



INSTITUTO TECNOLÓGICO DE COSTA RICA

ÁREA ACADÉMICA AGROFORESTAL

PROGRAMA DE MAESTRÍA EN GESTIÓN DE RECURSOS NATURALES Y  
TECNOLOGÍAS DE PRODUCCIÓN



**Biomasa, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente acumulado en una cronosecuencia de bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica y el Parque Estadual de Mata Seca, Brasil.**

Trabajo final de graduación sometido al tribunal del área académica agroforestal del Instituto Tecnológico de Costa Rica para optar por el grado de Máster en Gestión de Recursos Naturales y Tecnologías de Producción.

**Estudiante:**

ING. FO. ANA JULIETA CALVO-OBANDO

**Tutor:**

Ph.D. JULIO CÉSAR CALVO-ALVARADO

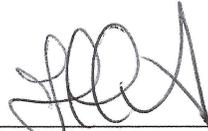
Cartago, Costa Rica

2017

Este trabajo final de graduación fue aceptado por el tribunal del área académica agroforestal del Instituto Tecnológico de Costa Rica, como requisito parcial para optar por el grado de Máster en Gestión de Recursos Naturales y Tecnologías de Producción.

**BIOMASA, CARBONO Y CO<sub>2</sub> EQUIVALENTE ACUMULADO EN UNA CRONOSECUENCIA DE BOSQUE SECO TROPICAL EN EL PARQUE NACIONAL SANTA ROSA, COSTA RICA Y EL PARQUE ESTADUAL DE MATA SECA, BRASIL.**

**Miembros del tribunal evaluador**



---

Ph.D. Julio César Calvo Alvarado  
Profesor tutor



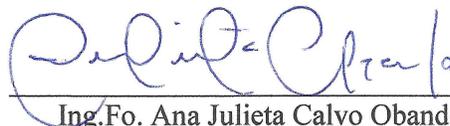
---

Ph.D. Eugenio González Jiménez  
Profesor lector



---

M.Sc. Rodolfo Canessa Mora  
Presidente del tribunal



---

Ing.Fo. Ana Julieta Calvo Obando  
Sustentante

## AGRADECIMIENTOS

- A mi profesor tutor el Dr. Julio César Calvo Alvarado por la confianza depositada para realizar este trabajo y muy especialmente por el apoyo y la amistad brindada durante todo este proceso.
- A mi profesor lector el Dr. Eugenio González Jiménez por toda su ayuda y aportes en la revisión de este documento.
- Se reconoce el apoyo logístico y financiero de la Vicerrectoría de Investigación y Extensión del Instituto Tecnológico de Costa Rica, ya que este trabajo fue posible gracias a los siguientes proyectos de investigación:
  - (1) Dimensiones humanas, ecológicas y biofísicas de los bosques secos tropicales.
  - (2) Monitoreo de procesos ecológicos del bosque seco tropical: aplicaciones de sensores remotos para estimaciones a nivel de paisaje y cambio global.
  - (3) Fortalecimiento del intercambio de conocimiento para el manejo y la conservación de los bosques secos tropicales en las Américas.
- Al Ph. D Mario Marco do Espírito Santo y a su grupo de investigación del Laboratorio de Ecología Evolutiva de la Universidad Estadual de Montes Claros (UNIMONTES), Minas Gerais, Brasil; así como a los estudiantes y profesionales involucrados en la toma de datos en el sitio de estudio en el Parque Estadual de Mata Seca, Brasil.
- Se agradece el apoyo logístico del Área de Conservación Guanacaste, muy especialmente al Sr. Roger Blanco y la Sra. María Marta Chavarría; al Centro de Investigación en Innovación Forestal (CIF), al Instituto Meteorológico de Costa Rica (IMN), al Instituto Nacional de Meteorología de Brasil (INMET) y a todos los estudiantes asistentes y profesionales que han participado en este proyecto.
- Al Comité de Becas del Instituto Tecnológico de Costa Rica por el apoyo financiero para emprender este camino de crecimiento profesional.
- A la red de investigación Tropi Dry, patrocinada por el Inter-American Institute for Global Change Research (IAI), CRN3025 y apoyada por el US National Science Foundation Grant (Grant GEO-1128040).

## ÍNDICE GENERAL

Agradecimientos .....	ii
Índice general.....	iii
Índice de cuadros .....	v
Índice de figuras.....	vii
Índice de anexos.....	viii
1. Resumen.....	x
2. Abstract.....	i
3. Introducción .....	1
4. Objetivos.....	3
4.1 Objetivo general .....	3
4.2 Objetivos específicos .....	3
5. Marco teórico .....	4
5.1 Bosque seco tropical .....	4
5.2 Ciclo del carbono y cambio climático.....	6
6. Metodología .....	9
6.1 Enfoque y tipo de investigación .....	9
6.2 Marco espacial, diseño experimental y marco temporal.....	9
6.2.1 Marco espacial .....	9
6.2.2 Diseño experimental .....	16
6.2.3 Marco temporal.....	17
6.3 Sistematización de los objetivos .....	18
6.3.1 Caracterizar climatológicamente los sitios de estudio en Costa Rica y Brasil, durante un periodo de ocho años comprendido entre los años 2006-2014.....	18
6.3.2 Calcular la biomasa total, carbono y CO <sub>2</sub> equivalente acumulado sobre el suelo y de raíces, en tres estadios sucesionales de bosque seco tropical: temprano, intermedio y tardío, en el PNSR en Costa Rica y en el PEMS en Brasil, para un periodo de ocho años. ....	19

6.3.3	Determinar para cada uno de los sitios en estudio las familias y especies que contribuyen en mayor grado al almacenamiento de CO2 equivalente. ....	23
7.	Resultados .....	24
7.1	Objetivo 1: Caracterizar climatológicamente los sitios de estudio en Costa Rica y Brasil, durante un periodo de ocho años (2006-2014).....	24
7.2	Objetivo 2: Calcular la biomasa total, carbono y CO2 equivalente acumulado sobre el suelo y de raíces, en tres estadios sucesionales de bosque seco tropical: temprano, intermedio y tardío, en el PNSR en Costa Rica y en el PEMS en Brasil, para un periodo de ocho años. ....	26
7.3	Objetivo 3: Determinar para cada uno de los sitios en estudio las familias y especies que contribuyen en mayor grado al almacenamiento de CO2 equivalente.....	40
8.	Discusión .....	43
9.	Conclusiones .....	50
10.	Recomendaciones .....	53
11.	Bibliografía citada.....	54
12.	Anexos .....	63

## ÍNDICE DE CUADROS

<b>Cuadro 1.</b> Variables hidroclimáticas para el período 2006-2014 en el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR), Costa Rica y Parque Estadual de Mata Seca (PEMS), Brasil. Valores entre paréntesis ( $\pm$ ) muestran la desviación estándar.....	24
<b>Cuadro 2.</b> Número de ejes muestreados (n) y área basal G ( $\text{m}^2\text{ha}^{-1}$ ) ( $\pm$ límites de confianza al 95%) por país, por año y estadio de sucesión en un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR), Costa Rica y Parque Estadual de Mata Seca (PEMS), Brasil. Las letras muestran las diferencias entre estadios sucesionales por sitio de acuerdo con la prueba Tukey. ....	26
<b>Cuadro 3.</b> Número familias muestreadas (n) por año y estadio de sucesión en un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR), Costa Rica y en el Parque Estadual de Mata Seca (PEMS), Brasil. ....	28
<b>Cuadro 4.</b> Número especies muestreadas (n) por año y estadio de sucesión en un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR), Costa Rica y en el Parque Estadual de Mata Seca (PEMS), Brasil. ....	29
<b>Cuadro 5.</b> Variación porcentual (%), y tasa de cambio anual según FAO (1995) de la biomasa aérea, carbono y $\text{CO}_2$ equivalente, durante el periodo 2006-2014, así como la producción primaria neta aérea anual ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) en tres estadios sucesionales del BST en el PNSR, Costa Rica. ....	31
<b>Cuadro 6.</b> Biomasa aérea ( $B_a$ ), subterránea ( $B_r$ ) y su proporción, durante el periodo 2006-2014, en tres estadios sucesionales del BST en el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR), Costa Rica. ....	32
<b>Cuadro 7.</b> Variación porcentual (%), y tasa de cambio anual según FAO (1995) de la biomasa de raíces ( $B_r$ ), carbono y $\text{CO}_2$ equivalente, durante el periodo 2006-2014, así como la producción primaria neta subterránea de raíces anual ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) en tres estadios sucesionales del BST en el PNSR, Costa Rica. ....	33
<b>Cuadro 8.</b> Variación porcentual (%), y tasa de cambio anual según FAO (1995) de la biomasa aérea, carbono y $\text{CO}_2$ equivalente, durante el periodo 2006-2014, así como la	

producción primaria neta aérea anual ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ), en tres estadios sucesionales del BST en el Parque Estadual Mata Seca (PEMS), Brasil. ....	35
<b>Cuadro 9.</b> Biomasa aérea ( $B_a$ ), subterránea ( $B_r$ ) y su proporción, durante el periodo 2006-2014, en tres estadios sucesionales del BST en el PEMS, Brasil. ....	36
<b>Cuadro 10.</b> Variación porcentual (%), y tasa de cambio anual según FAO (1995) de la biomasa de raíces ( $B_r$ ), carbono y $\text{CO}_2$ equivalente, durante el periodo 2006-2014, así como la producción primaria neta subterránea de raíces anual ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) en tres estadios sucesionales del BST en el PEMS, Brasil.....	37
<b>Cuadro 11.</b> Ganancia o pérdida de $\text{CO}_2$ equivalente aéreo ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) durante el período 2006-2014 para las familias presentes en tres estadios sucesionales de un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR), Costa Rica. ....	40
<b>Cuadro 12.</b> Ganancia o pérdida de $\text{CO}_2$ equivalente aéreo ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) durante el período 2006-2014 para las especies presentes en tres estadios sucesionales de un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR), Costa Rica. ....	41
<b>Cuadro 13.</b> Ganancia o pérdida de $\text{CO}_2$ equivalente aéreo ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) durante el período 2006-2014 para las familias presentes en tres estadios sucesionales de un bosque seco tropical en el Parque Estadual de Mata Seca (PEMS), Brasil. ....	42
<b>Cuadro 14.</b> Ganancia o pérdida de $\text{CO}_2$ equivalente aéreo ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) durante el período 2006-2014 para las especies presentes en tres estadios sucesionales de un bosque seco tropical en el Parque Estadual de Mata Seca (PEMS), Brasil. ....	42

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Sitios de estudio en bosque seco tropical bajo el protocolo de investigación del proyecto Tropi Dry. ....	10
<b>Figura 2.</b> Precipitación (mm) y días de lluvia promedio de una serie de tiempo de 30 años de la estación del Aeropuerto Daniel Oduber en Costa Rica, período 1986-2016. Fuente: National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA).....	11
<b>Figura 3.</b> Precipitación (mm) y días de lluvia promedio de serie de tiempo de 30 años de la estación Mocambinho en Brasil, período 1961-1990. Fuente: Instituto Nacional de Meteorología de Brasil (INMET). ....	15
<b>Figura 4.</b> Balance hídrico según (Thornthwaite & Mather, 1955), (Thornthwaite & Mather, 1957) para el período 1 de mayo de 2006 – 30 de abril de 2014, para la estación del Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. ....	25
<b>Figura 5.</b> Balance hídrico según (Thornthwaite & Mather, 1955), (Thornthwaite & Mather, 1957) para el período 1 de octubre de 2006 – 30 de setiembre de 2014, para la estación Mocambinho, Minas Gerais, Brasil. ....	25
<b>Figura 6.</b> Biomasa aérea, carbono y CO <sub>2</sub> equivalente en Mg ha <sup>-1</sup> de los años 2006 y 2014 en tres estadios sucesionales del BST en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. Las barras muestran los límites de confianza al 95%. Las letras muestran las diferencias con respecto a los valores de biomasa aérea de acuerdo con la prueba Tukey. ....	30
<b>Figura 7.</b> Biomasa, carbono y CO <sub>2</sub> equivalente (Mg ha <sup>-1</sup> ) de los años 2006 y 2014 en tres estadios sucesionales del BST en el Parque Estadual de Mata Seca, Brasil. Las barras muestran los límites de confianza al 95%. Las letras muestran las diferencias de acuerdo con la prueba Tukey. ....	34
<b>Figura 8.</b> Biomasa aérea (Mg ha <sup>-1</sup> ) (± límites de confianza al 95%) por estadio de sucesión, país y año, en un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica y Parque Estadual de Mata Seca, Brasil. Dónde: CR=Costa Rica y BR= Brasil.....	39
<b>Figura 9.</b> Biomasa subterránea de raíces (Mg ha <sup>-1</sup> ) (± límites de confianza al 95%) por estadio de sucesión, país y año, en un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica y Parque Estadual de Mata Seca, Brasil. ....	39

## ÍNDICE DE ANEXOS

<b>Anexo 1.</b> Variables hidroclimáticas anuales según Thornthwaite y Mather (1955, 1957) para el período 2006-2014 en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica y Parque Estadual de Mata Seca, Brasil. ....	63
<b>Anexo 2.</b> Balance hídrico según Thornthwaite y Mather (1955, 1957) anual para el período 1 de mayo de 2006 – 30 de abril de 2014, para la estación del Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica.....	64
<b>Anexo 3.</b> Balance hídrico según Thornthwaite y Mather (1955, 1957) anual para el período 1 de octubre de 2006 – 30 de setiembre de 2014, para la estación Mocambinho, Minas Gerais, Brasil.....	65
<b>Anexo 4.</b> Distribución diamétrica (cm) muestreada por año y estadio de sucesión en un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. ....	66
<b>Anexo 5.</b> Ganancia o pérdida de individuos (n) por especie y estadio de sucesión en un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica durante un período de ocho años (2006-2014) .....	67
<b>Anexo 6.</b> Distribución diamétrica (cm) muestreado por año y estadio de sucesión en un bosque seco tropical en el Parque Estadual de Mata Seca, Brasil. ....	68
<b>Anexo 7.</b> Ganancia o pérdida de individuos (n) por especie y estadio de sucesión en un bosque seco tropical en el Parque Estadual de Mata Seca, Brasil durante un período de ocho años (2006-2014) .....	69
<b>Anexo 8.</b> Lista de especies y densidad de la madera empleadas para el cálculo de la biomasa en un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. ....	70
<b>Anexo 9.</b> Lista de especies y densidad de la madera empleadas para el cálculo de la biomasa en un bosque seco tropical en el Parque Estadual de Mata Seca, Brasil. ....	74
<b>Anexo 10.</b> Promedio de biomasa, carbono y CO <sub>2</sub> equivalente aéreos (Mg ha <sup>-1</sup> ) (± límites de confianza al 95%) por país, por año y estadio de sucesión en un bosque seco tropical en el	

Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica y Parque Estadual de Mata Seca, Brasil. Las letras muestran las diferencias por país y para el mismo año de acuerdo con la prueba Tukey. ...85

**Anexo 11.** Promedio de biomasa, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente subterráneo de raíces (Mg ha<sup>-1</sup>) ( $\pm$  límites de confianza al 95%) por país, por año y estadio de sucesión en un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica y Parque Estadual de Mata Seca, Brasil. Las letras muestran las diferencias por país y para el mismo año de acuerdo con la prueba Tukey. ....86

**Anexo 12.** Ganancia o pérdida de CO<sub>2</sub> equivalente aéreo (Mg ha<sup>-1</sup>) durante el período 2006-2014 para las familias presentes en tres estadios sucesionales de un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.....87

**Anexo 13.** Ganancia o pérdida de CO<sub>2</sub> equivalente aéreo (Mg ha<sup>-1</sup>) durante el período 2006-2014 para las especies presentes en tres estadios sucesionales de un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.....88

**Anexo 14.** Ganancia o pérdida de CO<sub>2</sub> equivalente aéreo (Mg ha<sup>-1</sup>) durante el período 2006-2014 para las familias presentes en tres estadios sucesionales de un bosque seco tropical en el Parque Estadual de Mata Seca, Brasil.....91

**Anexo 15.** Ganancia o pérdida de CO<sub>2</sub> equivalente aéreo (Mg ha<sup>-1</sup>) durante el período 2006-2014 para las especies presentes en tres estadios sucesionales de un bosque seco tropical en el Parque Estadual de Mata Seca, Brasil.....92

## 1. Resumen

El bosque seco tropical (BST) es uno de los ecosistemas forestales más amenazados y menos estudiados del mundo, por lo que la estimación de su valor ecológico para su manejo y conservación representa un reto con respecto a otros ecosistemas. La investigación sobre reservas de carbono en BST no son la excepción ya que la investigación se ha concentrado principalmente en los bosques húmedos. Por tanto, el objetivo de este estudio fue determinar la biomasa aérea ( $B_a$ ) y de raíces ( $B_r$ ), el carbono (C) y el  $CO_2$  equivalente ( $CO_{2.eq}$ ) que se encuentra almacenado en una cronosecuencia de sucesión secundaria de BST en el Neotrópico, específicamente en el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR) en Costa Rica y en el Parque Estadual Mata Seca (PEMS) en Brasil. Esto fue posible gracias a la información de campo de una red de parcelas permanentes de muestreo (PPM) que siguió el protocolo de investigación del grupo Tropi Dry y que fue establecida y monitoreada por el Tecnológico de Costa Rica y la Universidad Estadual de Montes Claros. Gracias a este protocolo único de investigación fue posible muestrear en los dos países: (a) tres estadios sucesionales (temprano, intermedio y tardío), (b) dos años 2006 y 2014, (c) un total de 1067 y 1054 árboles para cada año en Costa Rica; así como 1824 y 2173 árboles en Brasil, (d) 29 parcelas de 1000 m<sup>2</sup> para un total de 29 000 m<sup>2</sup> (9000 m<sup>2</sup> en el PNSR y 20000 m<sup>2</sup> en el PEMS). Además, este estudio caracterizó el comportamiento climático en los dos sitios bajo análisis con el objetivo de comprender de forma más integral su dinámica. Se logró determinar que  $B_a$ ,  $B_r$ , C y  $CO_{2.eq}$  incrementan de bosques tempranos hacia bosques tardíos, además de hacerlo del año 2006 con respecto al año 2014. El PNSR presentó magnitudes superiores para los tres estadios de sucesión con respecto al PEMS durante el año 2006; así como para los estadios temprano e intermedio durante el año 2014. Específicamente este estudio fue capaz de determinar en función del estadio sucesional los siguientes valores, todos en Mg ha<sup>-1</sup>: (a) En Costa Rica durante el año 2006 la  $B_a$  fue de 41,3–181,0, el C de 19,8-88,3, el  $CO_{2.eq}$  de 72,7-324,1; mientras que la  $B_r$  fue de 9,2–34,3, el C 4,8-18,2, el  $CO_{2.eq}$  de 17,5-66,7. En Brasil durante el mismo año la  $B_a$  fue de 7,4-173,7, el C de 3,4-84,7 y el  $CO_{2.eq}$  de 12,4-310,8; y la  $B_r$  fue de 2,0-32,9, el C de 1,0-17,5 y el  $CO_{2.eq}$  de 3,7-64,1. Por otro lado, para el año 2014, en Costa Rica la  $B_a$  fue de 60,9-205,4, el C de 29,3-100,2, el  $CO_{2.eq}$  de 107,7-367,8. Mientras que la  $B_r$  fue de 12,9-38,3, el C de 6,7-20,3, el  $CO_{2.eq}$  de 24,8-74,6. En Brasil durante el mismo año la  $B_a$  fue de 59,5-208,0, el C de 28,4-101,5 y el  $CO_{2.eq}$  de 104,3-372,6; y la  $B_r$  fue de 12,7-38,7, el C de 6,6-20,5 y el  $CO_{2.eq}$  de 24,2-75,4. En términos de productividad promedio anual en Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> del  $CO_{2.eq}$  aéreo en Costa Rica fue de 4.5 en estadio temprano, 7.1 estadio intermedio y 5.6 en estadio tardío; mientras que en Brasil fue de 12.0, 2.1 y 7.9 para cada estadio respectivamente. A nivel de  $CO_{2.eq}$  subterráneo de raíces, en Costa Rica fue de 0.9, 1.2 y 0.9 respectivamente en cada estadio de sucesión y en Brasil de 2.4, 0.4 y 1.3. Adicionalmente, este estudio da a conocer cuales familias y especies son las que actúan como los principales almacenes de  $CO_{2.eq}$  aéreo en estos bosques. Con este trabajo se espera contribuir al estado del conocimiento que se tiene sobre este ecosistema específico y que la información generada contribuya en la toma de decisiones para asegurar su conservación y manejo.

**Palabras clave:** Restauración forestal, Restauración ecológica, Conservación de bosques, Bosques tropicales, Bosques secundarios, Servicios ecosistémicos, Servicios ambientales, REDD, Fijación de carbono, Stock de carbono, Biomasa forestal, Alometría, Costa Rica.

## 2. Abstract

### **Accumulated biomass, carbon and CO<sub>2</sub> equivalent in a chronosequence of Tropical Dry Forest at Santa Rosa National Park, Costa Rica and the Mata Seca State Park, Brazil.**

The tropical dry forest (TDF) is one of the most threatened and least studied forest ecosystems in the world, so the estimation of its ecological value for its management and conservation represents a challenge with respect to other ecosystems. Research on carbon stocks in TDF is no exception as research has focused mainly on wet forests. This study aimed determine the accumulated biomass, carbon and CO<sub>2</sub> equivalent, stored in a chronosequence of secondary TDF in the Neotropics, specifically at Santa Rosa National Park in Costa Rica and Mata Seca State Park in Brazil. This study was possible thanks to information provided from the Tecnológico de Costa Rica and Tropi Dry project trial of permanent sampling plots, which was established and monitored following a single protocol of research between countries. In both countries, it was possible to study: (a) three successional stages (early, intermediate and late), (b) two years 2006 and 2014, in which were sampled in Costa Rica 1067 and 1054 trees respectively, and in Brazil 1824 and 2173, (c) a total sampling of 29 plots of 1000 m<sup>2</sup> each for a total area of 29 000 m<sup>2</sup> over a period of eight years (9000 m<sup>2</sup> in Costa Rica and 20000 m<sup>2</sup> in Brazil). Moreover, this study characterizes the climate behavior in the two sites under analysis in order to understand more comprehensively the dynamics in both locations. Broadly, it was possible to determine that the aboveground and roots biomass, carbon and CO<sub>2</sub> equivalent tend to increase from early stages to late stages of TDFs, in addition to doing so from year 2006 with respect to 2014. Furthermore, Santa Rosa National Park showed higher magnitudes at the three successional stages in regard to the Mata Seca State Park during the year 2006, as well as for the early and intermediate stages during the year 2014. Specifically, this study was able to estimate the following values of aboveground and root biomass, carbon and CO<sub>2</sub> equivalent, all in Mg ha<sup>-1</sup>. At Costa Rica during the year 2006 the aboveground biomass was 41.3-181.0, the carbon 19.8-88.3 and the CO<sub>2</sub> equivalent 72.7-324.1. While the root biomass was 9.2-34.3, the carbon 4.8-18.2 and the CO<sub>2</sub> equivalent 17.5-66.7. In Brazil during the same year the aboveground biomass was 7.4-173.7, the carbon 3.4-84.7 and the CO<sub>2</sub> equivalent 12.4-310.8. Meanwhile the root biomass was 2.0-32.9, the carbon 1.0-17.5 and the CO<sub>2</sub> equivalent 3.7-64.1. During year 2014, in Costa Rica the aboveground biomass was 60.9-205.4, the carbon 29.3-100.2 and the CO<sub>2</sub> equivalent of 107.7-367.8. While the root biomass was 12.9-38.3, the carbon 6,7-20,3 and the CO<sub>2</sub> equivalent 24.8-74.6. In Brazil during the same year the aboveground biomass was 59.5-208.0, the carbon 28.4-101.5 and the CO<sub>2</sub> equivalent 104.3-372.6. Meanwhile the root biomass was 12.7-38.7, the carbon 6.6-20.5 and the CO<sub>2</sub> equivalent 24.2-75.4. While in terms of average annual productivity in Mg ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> of the aboveground CO<sub>2</sub> equivalent, in Costa Rica it was 4.5, 7.1 and 5.6 in early, intermediate and late stage; Meanwhile in Brazil it was 12.0, 2.1 and 7.9 respectively. Regarding root CO<sub>2</sub> equivalent values, in Costa Rica it was 0.9, 1.2 and 0.9 respectively at each stage of succession and in Brazil of 2.4, 0.4 and 1.3 respectively.

**Key-words:** Forest restoration, Ecological conservation, Tropical forests, Secondary forests, Ecosystem services, Environmental services, REDD, Carbon sequestration, Carbon stock, Forest biomass, Allometry, Costa Rica.

### 3. Introducción

A escala global se estima que el 48,5% del área de bosques secos tropicales (BST) y subtropicales han sido convertidos a otros usos de la tierra (Hoekstra, Boucher, Ricketts, & Roberts, 2005), mientras que para el caso específico de las Américas se reporta que el 66% del área de BST ha sido convertida a otros usos en esta región (Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa, 2010). Para el caso específico de las Américas, esta transformación ha sido ocasionada fundamentalmente por la expansión agrícola y ganadera (Murphy & Lugo, 1986), (World Wildlife Fund, 2001), (Arroyo-Mora, Sánchez-Azofeifa, Benoit, Calvo-Alvarado, & Janzen, 2005), (Calvo-Alvarado, McLennan, Sanchez-Azofeifa, & Garvin, 2009), (Quesada, y otros, 2009), (Sánchez-Azofeifa, y otros, 2013), así como por la tala selectiva y la expansión urbana producto de sus características climáticas y edáficas óptimas para el desarrollo de asentamientos urbanos (Tosi Jr & Voertman, 1964), (Murphy & Lugo, 1986), (Sánchez-Azofeifa, y otros, 2005), (Sanchez-Azofeifa, y otros, 2005), (Arroyo-Mora, Sánchez-Azofeifa, Benoit, Calvo-Alvarado, & Janzen, 2005), (Calvo-Alvarado, McLennan, Sanchez-Azofeifa, & Garvin, 2009).

De acuerdo con Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa (2010) en su estudio para conocer la extensión actual y estado de conservación de los BST en las Américas, para el cual se determinaron las áreas potenciales de bosque seco utilizando los límites geográficos definidos por (Olson, Dinerstein, Wikramanayake, & Kassem, 2001), y se contrastó este resultado con una clasificación supervisada de la reflectancia de la superficie terrestre por medio de imágenes MODIS de la época seca del año 2004 con una resolución espacial de 500 metros. De acuerdo con este análisis y considerando únicamente Norte, Centro y Sur América, así como las islas del Caribe, la extensión total del BST es de aproximadamente 519 597 km<sup>2</sup> que corresponde apenas a 34% de su potencial distribución geográfica; además, se muestran porcentajes alarmantes de conversión a otros usos del suelo, en países como Perú (95%), Guatemala (86%), Costa Rica (76%), México (71%) y Brasil (52%).

La estacionalidad de los BST, la fragmentación, la poca área disponible, así como la fuerte presión antropogénica, han causado que los procesos ecológicos de este ecosistema sean susceptibles a sufrir fuertes disturbios. Por tanto, resulta esencial aumentar y mejorar el conocimiento que se tiene acerca de los procesos ecológicos del BST en procura de mejorar su manejo y conservación. A pesar de su importancia, los BST están entre los más amenazados y menos estudiados de los ecosistemas forestales del mundo y, como resultado, su conservación puede estar en mayor riesgo que la de los bosques húmedos y otros ecosistemas (Janzen D. , 1988), (Miles, y otros, 2006), (Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa, 2010), (Gillespie, y otros, 2012.), (Aide, y otros, 2012), (Calvo-Alvarado, Sanchez-Azofeifa, & Portillo-Quintero, 2013). Evidencia de lo anterior, es que por ejemplo el estudio específico de Sánchez-Azofeifa *et al.* (2005), para el año 2005 solamente el 14% de todas las publicaciones científicas en bosque tropical estaban enfocadas en este ecosistema, mientras que el otro 86% estaba enfocado en los bosques tropicales húmedos.

A la fecha, la investigación sobre las reservas de carbono se ha concentrado principalmente en los bosques húmedos, para lo cual está bien establecida la línea base. Sin embargo, la estimación de las reservas de carbono en los BST requiere un enfoque diferente, sobre todo porque la relación de carbono aéreo/terrestre es diferente en estos ecosistemas (Blackie, y otros, 2014); por ejemplo, algunos autores indican como la mayoría de las reservas se encuentran principalmente en el suelo (Holbrook, Whitbeck, & Mooney, 1995), (Jaramillo, Martínez-Yrizar, & Sanford, 2011). Por tanto, ante la escasez de estudios, la información de biomasa, carbono acumulado y CO<sub>2</sub> equivalente podría ser útil para mejorar el estado del conocimiento que se tiene con respecto a los procesos de restauración del BST, la cuantificación de los reservorios de carbono y la estimación de la productividad primaria neta (Brown & Lugo, 1990), (Lugo & Helmer, 2004), (Lawrence, 2005), (Chave, y otros, 2009), (Quesada, y otros, 2009), (Ceballos, y otros, 2009), (Becknell, Kissing, & Power, 2012).

El objetivo de este trabajo fue evaluar la biomasa aérea, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente acumulados, en tres estadios sucesionales (bosques tempranos, intermedios y tardíos) del BST a nivel del Neotrópico, específicamente en el Parque Nacional Santa Rosa en Costa Rica y en el Parque Estadual de Mata Seca en Brasil, así como conocer a nivel de familia y especie, cuáles son las que actúan como los principales reservorios de CO<sub>2</sub> equivalente aéreo. Este estudio generó información de campo a partir de parcelas permanentes de muestreo en el Parque Nacional Santa Rosa en Costa Rica y el Parque Estadual de Mata Seca en Brasil, durante ocho años y bajo un protocolo único de medición. Específicamente se cuenta con información del crecimiento, mortalidad y reclutamiento de especies arbóreas a lo largo de una cronosecuencia de BST para los sitios en estudio.

## **4. Objetivos**

### **4.1 Objetivo general**

Estimar las reservas de CO<sub>2</sub> equivalente acumuladas en la biomasa aérea y de raíces en bosques secos tropicales del Parque Nacional Santa Rosa (PNSR) en Costa Rica y el Parque Estadual de Mata Seca (PEMS) en Brasil, empleando técnicas metodológicas y estándares que puedan ser replicables en la evaluación del servicio ambiental de fijación de carbono en bosques secos del Neotrópico.

### **4.2 Objetivos específicos**

- 1) Caracterizar climatológicamente los sitios de estudio en Costa Rica y Brasil, durante un periodo de ocho años comprendido entre los años 2006-2014.
- 2) Calcular la biomasa total, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente acumulado sobre el suelo y de raíces, en tres estadios sucesionales de bosque seco tropical: temprano, intermedio y tardío, en el PNSR en Costa Rica y en el PEMS en Brasil, para un periodo de ocho años.
- 3) Determinar para cada uno de los sitios en estudio las familias y especies que contribuyen en mayor grado al almacenamiento de CO<sub>2</sub> equivalente.

## **5. Marco teórico**

### **5.1 Bosque seco tropical**

En Norte y Centroamérica, los BST se extienden a lo largo de la costa del Pacífico y corresponden a un hábitat tropical que tiene una estación seca prolongada de 5-8 meses. Es el hogar de importantes especies de plantas y animales, así como por presentar un alto grado de endemismo. Presentan patrones de diversidad biológica especiales, en los que las especies, principalmente plantas, tienden a tener rangos de diversidad más amplios que las especies de bosque húmedo y, requieren de grandes extensiones de terreno para sostener adecuadamente los niveles más altos de la cadena trófica, amortiguar las especies sensibles a la presión de la caza y para asegurar la persistencia de los bosques de ribera y las fuentes de agua (World Wildlife Fund, 2001), (Portillo-Quintero, Sanchez-Azofeifa, Calvo-Alvarado, Quesada, & Espiritu Santo, 2015).

En Suramérica los BST son los ecosistemas más amenazadas y menos conocidos, siendo que el bosque localizado en el Atlántico es sin duda uno de los más ricos y vulnerables. La biodiversidad de esta región es relativamente desconocida, a pesar de que el endemismo es alto y a la presencia de migraciones únicas de ciertas especies de aves, incluyendo muchas que están amenazadas a nivel mundial. En esta región, la agricultura se mantiene como la principal amenaza a la destrucción de este ecosistema (World Wildlife Fund, 2001).

Comparando los BST con otros biomas tales como bosques húmedos y bosques lluviosos, los BST son de menor altura, lo que los hace más fáciles de cortar para la preparación de terrenos para la agricultura; además, el clima asociado a este ecosistema es más adecuado para el ganado, los suelos son a menudo más fértiles, producto de menor lixiviación, las hierbas y la regeneración tienden a ser menos agresivas, y el impacto de las enfermedades en las personas podría ser menor en ambientes más secos (Murphy & Lugo, 1986), (Calvo-Alvarado, Sanchez-Azofeifa, & Portillo-Quintero, 2013).

En términos generales, este ecosistema se encuentra totalmente fragmentado y se ve amenazado por fuertes presiones antropogénicas tales como la expansión ganadera y agrícola, la quema, los incendios forestales, la deforestación, la introducción de especies exóticas y las operaciones de caza. El BST es un ecosistema muy sensible ya que todos estos eventos pueden llegar a alterar de forma rápida las comunidades naturales (World Wildlife Fund, 2001), (Calvo-Alvarado, Sanchez-Azofeifa, & Portillo-Quintero, 2013). Los BST son ahora mucho más raros que las selvas lluviosas tropicales, aunque estas últimas también están desapareciendo a un ritmo muy rápido (Janzen D. , 1983).

Además, Calvo-Rodríguez, Sanchez-Azofeifa, Duran & Espírito-Santo (2016), reportaron como la mayoría de los estudios relacionados a servicios ecosistémicos de los bosques secos tropicales, específicamente el 62%, han sido dirigidos a una escala local y reportado un único sitio de estudio, mientras que el restante 38% se ha enfocado a una escala global, nacional o regional. Estos mismos autores mencionan que los sitios a escala local más estudiados son la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala en México, el Parque Nacional Santa Rosa en Costa Rica y el Parque Estadual de Mata Seca en Brasil; mientras que a escala regional las más estudiadas fueron Jalisco en México y Guanacaste en Costa Rica.

Con respecto al número de publicaciones, en el año 2005 solamente el 14% de todas las publicaciones científicas en bosque tropical estaban enfocadas en BST, mientras que el otro 86% estaba enfocado en los bosques tropicales húmedos (Sánchez-Azofeifa, y otros, 2005). Por otro lado, (Portillo-Quintero, Sanchez-Azofeifa, Calvo-Alvarado, Quesada, & Espiritu Santo, 2015) y (Calvo-Rodríguez, Sanchez-Azofeifa, Duran, & Espírito-Santo, 2016) identificaron como el número de estudios que cuantificaron o midieron una o más variables para determinar servicios ecosistémicos del BST ha aumentado con el tiempo, de acuerdo con Calvo-Rodríguez, Sanchez-Azofeifa, Duran, & Espírito-Santo (2016) se pasó de 10 estudios por década (1970-1980) a más de 250 (2000-2010), aunque el número puede haber tendido a estabilizarse después de 2006; además de que el 46% de los estudios encontrados se relacionaban al servicio ambiental de biodiversidad, el 26% a Carbono, el 16% a suelos y el 11% al agua.

Continuando con el estudio de Calvo-Rodríguez, Sanchez-Azofeifa, Duran, & Espíritu-Santo (2016), a pesar de que, en la categoría de servicios ecosistémicos reguladores, la mayoría de los estudios ya publicados se centraron en el tema de reservas de carbono (39%) y en la categoría de servicios de aprovisionamiento en la producción de biomasa (27%). Por lo tanto, la importancia de este estudio específico se centra en brindar información de reservas de biomasa, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente a nivel de estadio sucesional, lo cual no se ha reportado aún en la literatura empleando mismos protocolos para dos países referentes.

## **5.2 Ciclo del carbono y cambio climático**

El carbono (C) es un elemento imprescindible de los compuestos orgánicos y su movimiento ocurre a diferentes escalas del espacio y del tiempo, que van desde el nivel molecular hasta el global. El C en su unión molecular con el oxígeno, constituye el dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>), gas resultante de procesos tanto geoquímicos como biológicos, y cuya presencia en la atmósfera es fundamental en la regulación de la temperatura del planeta debido a sus propiedades como gas de efecto invernadero (Jaramillo V. , 2004). El CO<sub>2</sub> evita la salida de la radiación solar y produce junto con el vapor de agua, un efecto de calentamiento a escala global y su importancia es tal para la regulación de la temperatura del planeta, que sin su presencia esta sería aproximadamente 33°C más fría y, por lo tanto, el planeta estaría congelado (Schlesinger & Bernhardt, 2013).

De acuerdo con Robinson, Robinson, & Soon (2007), la concentración de CO<sub>2</sub> en la atmósfera de la Tierra se ha incrementado durante el último siglo, y que la magnitud de este incremento atmosférico es en la actualidad de unas 4 giga toneladas de Carbono (Gt C) por año, siendo que las principales causas de este incremento son antropogénicas. Por ejemplo, la producción humana industrial de CO<sub>2</sub>, debido al uso de carbón, petróleo, y gas natural y a la producción de cemento, es actualmente de unas 8 Gt C por año.

Jaramillo (2004) menciona que las perturbaciones al ciclo global del carbono se enmarcan en un contexto más amplio reconocido como *cambio ambiental global*, debido principalmente a las propiedades del CO<sub>2</sub> y de otros gases de efecto invernadero como el metano, que, a mayor concentración en la atmósfera, generan mayor temperatura promedio global. Este cambio ambiental global se define a partir de dos tipos de fenómenos:

- 1) El que altera las capas de fluidos del sistema de la Tierra, incluyendo la atmósfera y los océanos, y que, por lo tanto, es experimentado a escala planetaria; tales como el cambio en la composición de la atmósfera por aumento en la concentración del CO<sub>2</sub> y de metano, el cambio climático, la destrucción de la capa de ozono en la estratosfera y el aumento de la incidencia de la radiación ultravioleta.
- 2) El que ocurre en sitios discretos, pero tan ampliamente distribuidos que constituye un cambio global, tales como la pérdida de la biodiversidad, el cambio en el uso del suelo, los cambios en la química atmosférica que generan la lluvia ácida y el aumento en la concentración de ozono en la troposfera y las invasiones biológicas.

Las plantas superiores obtienen el CO<sub>2</sub> atmosférico por difusión a través de los estomas, y es transportado a los tejidos donde se lleva a cabo la fotosíntesis. Cierta cantidad de este CO<sub>2</sub> regresa a la atmósfera debido a la respiración autotrófica o respiración de los tejidos vegetales; pero la cantidad que se fija y se convierte en carbohidratos durante la fotosíntesis se conoce como producción primaria bruta (PPB), la cual se incorpora en los tejidos vegetales tales como hojas, raíces y tejido leñoso. El crecimiento anual de las plantas como resultado de la diferencia entre el carbono fijado y el respirado, se le conoce como producción primaria neta (PPN) (Jaramillo V. , 2004).

La capacidad de los ecosistemas terrestres para funcionar como sumideros de carbono depende del efecto de fertilización carbónica. Debido al aumento en la concentración del CO<sub>2</sub> en la atmósfera y a la deposición del nitrógeno atmosférico, que se ha emitido en exceso por diversas actividades humanas (Jaramillo V. , 2004), existe evidencia de que dicho efecto de fertilización aumenta el crecimiento de las plantas en condiciones naturales, aunque no en la

magnitud en la que los estudios fisiológicos con plantas individuales y en condiciones controladas sugerían (Mooney, y otros, 1999). El efecto de la fertilización por nitrógeno se debe a que la disponibilidad de este elemento limita la productividad primaria de muchos ecosistemas terrestres (Schlesinger & Bernhardt, 2013).

Jaramillo (2004) afirmó que es importante considerar que las magnitudes que se calculan actualmente para los sumideros de C no operarán de manera constante en el futuro, ya que todos los procesos claves disminuirán. Por ejemplo, la captura de C por los bosques jóvenes que crecen en las tierras agrícolas disminuirá conforme éstos lleguen a la madurez. Igualmente, las respuestas a la fertilización por el CO<sub>2</sub> atmosférico y por la deposición de nitrógeno mostrarán una saturación fisiológica, al tiempo que también otros recursos se volverán limitantes.

## 6. Metodología

### 6.1 Enfoque y tipo de investigación

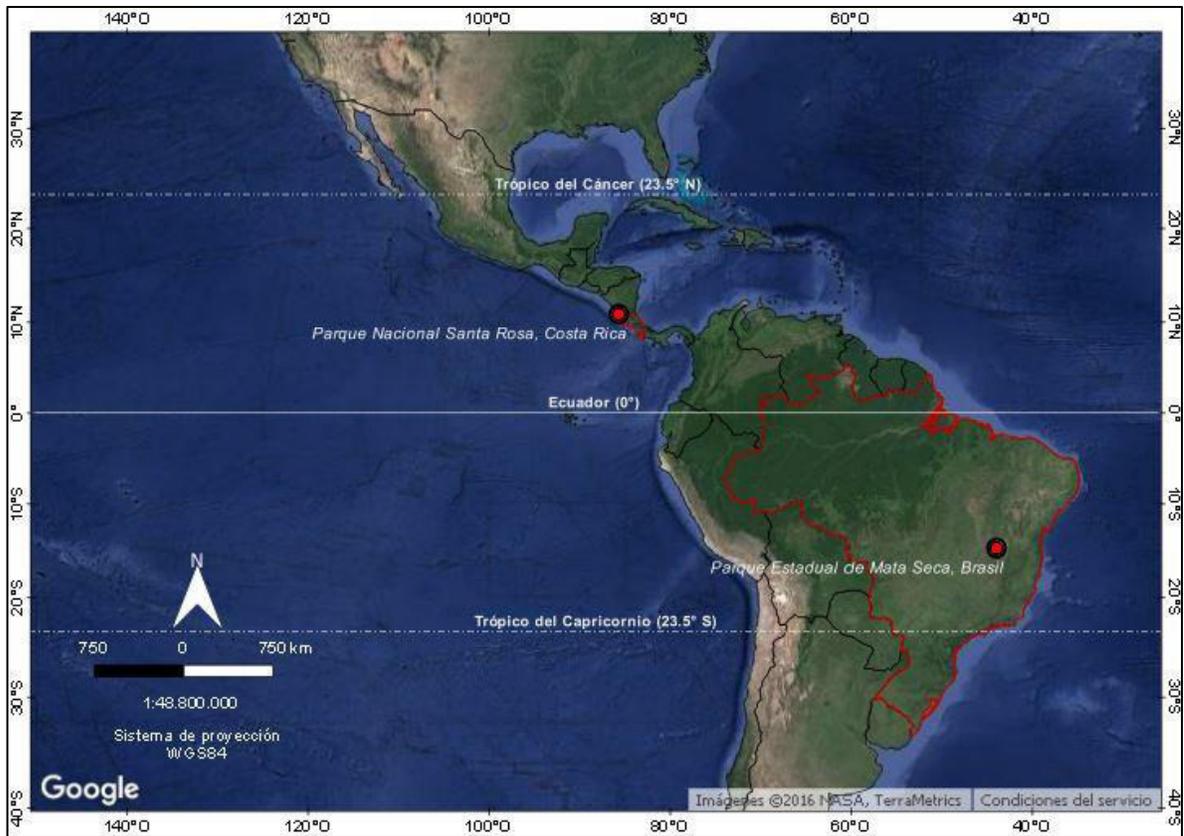
El enfoque implementado en esta investigación fue de tipo cuantitativo y se pretendió tener un alcance de tipo descriptivo al reportar los valores de biomasa total, carbono y CO<sub>2</sub> equivalentes en diferentes estadios sucesionales y para dos sitios de estudio en países diferentes, durante un período de ocho años. En este tipo de investigación, se miden o evalúan aspectos, dimensiones o componentes del objeto a investigar. También se hizo uso de la investigación explicativa, cuya finalidad fue brindar un entendimiento al fenómeno que se está estudiando (San Martín, 2010).

### 6.2 Marco espacial, diseño experimental y marco temporal

#### 6.2.1 Marco espacial

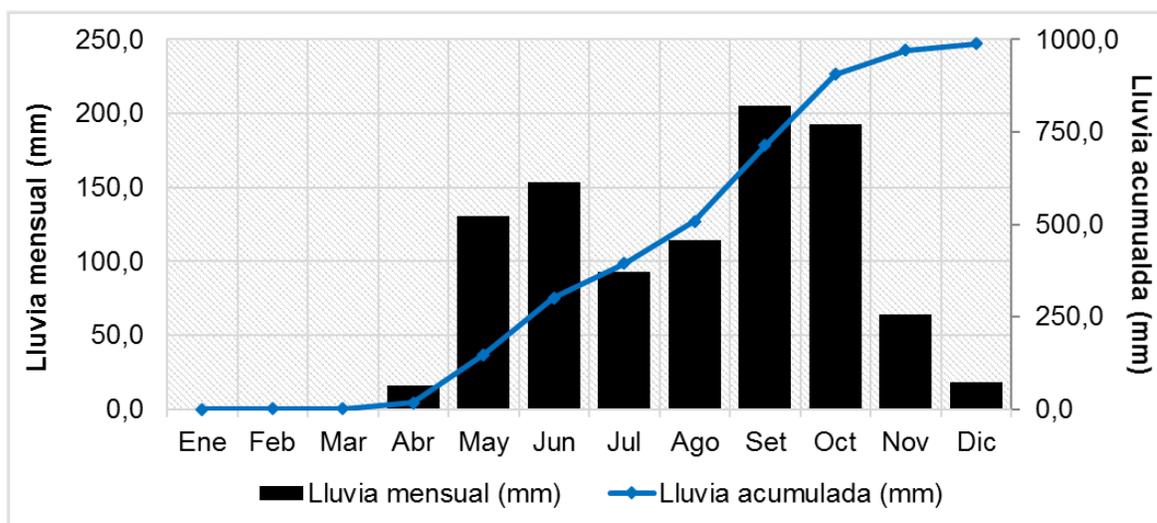
Este estudio se realizó en el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR) (N10°50'-W85°36') en Costa Rica y en el Parque Estadual de Mata Seca (PEMS) (S14°50'-W43°59') en Brasil (Figura 1). A continuación, se amplían las características de cada sitio.

**Parque Nacional Santa Rosa (PNSR) en Costa Rica:** El PNSR se ubica en el área de Conservación Guanacaste a 10 km de la costa pacífico norte el país, en la provincia de Guanacaste, y tiene una extensión aproximada de 39 000 hectáreas. La topografía de la región es relativamente plana con pendiente promedio de 7°. La elevación varía de 325 m en el noroeste hasta el nivel del mar en el sureste (Castillo-Nuñez, y otros, 2011). De acuerdo con (Bolaños & Watson, 1993) el PNSR se ubica de acuerdo con el Sistema de Clasificación de Zonas de vida de Holdridge, en áreas de bosque seco tropical (bsT) y bosque premontano húmedo transición a basal (bhP-B). En ambas zonas de vida la temperatura promedio es 24,0-27,8 °C, mientras que en bs-T la precipitación anual varía entre los 1100-1500 mm, y en bhP-B varía entre 1500-1950 mm. El clima en el PNSR presenta una estación seca de 3,5-6,5 meses, usualmente de noviembre hasta abril.



**Figura 1.** Sitios de estudio en bosque seco tropical bajo el protocolo de investigación del proyecto Tropi Dry.

Según los datos del National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA), para la estación del aeropuerto Daniel Oduber en Liberia, Costa Rica ( $10^{\circ}35'N$ ,  $85^{\circ}33'W$ ), en el cantón de Liberia, provincia de Guanacaste, a una elevación de 80 m y aproximadamente a 28 km del PNSR, en línea recta. Para una serie de datos de 30 años (período 1986-2016) reporta una precipitación anual de 988,7 mm y un promedio de 56 días con lluvia al año, distribuidos con mayor frecuencia durante los meses de junio, setiembre y octubre, en los cuales llueve el 56% de toda la precipitación del año y se presentan 8 días o más con lluvia por mes. Además, se evidencia un periodo seco entre los meses de diciembre a abril (Figura 2).



**Figura 2.** Precipitación mensual (mm) y precipitación acumulada (mm) promedio de una serie de tiempo de 30 años de la estación del Aeropuerto Daniel Oduber en Costa Rica, período 1986-2016. Fuente: National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA).

De acuerdo con Leiva, Mata, Rocha y Gutiérrez (2009), los órdenes de suelo más comunes en el PNSR son los Entisoles y los Vertisoles, ambos asociados con sitios pobremente drenados y con pendientes de menos de 3%. En menor grado hay presencia de Molisoles, Alfisoles, Inceptisoles y Ultisoles, todos estos asociados a bosques de 40 años o más.

En el estudio de Leiva, Mata, Rocha y Gutiérrez (2009) se describieron clases pertenecientes a seis órdenes de la taxonomía de los suelos, resultado de complejas interacciones entre los materiales parentales ignimbríticos, la estacionalidad climática, la erosión, la topografía, los organismos, y la intervención humana; llegando a la conclusión de que, con respecto a los órdenes de suelos, en el PNSR se presenta una alta diversidad espacial a escalas pequeñas. Además, otros autores indican que la combinación de factores edáficos, la historia previa del uso de la tierra, la influencia de la vegetación remanente, y la impredecibilidad de la sequía y el fuego, se combinan para producir múltiples rutas sucesionales (Ewel, 1980), (Mesquita, Ickes, Ganade, & Williamson, 2001), (Chazdon, 2003).

Leiva, Mata, Rocha y Gutiérrez (2009) indican que la regeneración en el PNSR ocurre principalmente sobre la Meseta Ignimbrítica de Santa Rosa (MISR), una región de subducción de placas con constante actividad volcánica, con relieve montañoso y suelos meteorizados, de perfiles poco profundos, pero con horizontes conspicuos. Indicando que el paisaje de la región está dominado por potreros ganaderos quemados anualmente, predios abandonados, fragmentos de bosques secundarios y bosques maduros.

Otros autores indican que el BST del PNSR se caracteriza por ser bosque secundario en distintos estadios de sucesión: temprano, intermedio y tardío; y según Kalacska, Sánchez-Azofeifa, Calvo-Alvarado, Quesada, & Janzen, (2004) tiene las siguientes características: (1) el estadio temprano se trata de bosques que crecieron después de varios incendios intensivos de pastos que tuvieron lugar a principios de la década de 1980, (2) el estadio intermedio corresponde a bosques afectados por la tala e incendios menos intensos a comienzos de la década de 1970 y (3) el tardío son bosques localizados en áreas donde el último reporte de tala selectiva ocurrió en la década de 1920. Además, otros estudios indican que el estadio tardío de bosque del PNSR tiene más de 100 años (Arroyo-Mora, Sánchez-Azofeifa, Benoit, Calvo-Alvarado, & Janzen, 2005), (Kalacska, y otros, 2007), (Leiva, Mata, Rocha, & Gutiérrez, 2009).

Con respecto a la composición florística característica en el PNSR, Hartshorn, (1991) indica que la vegetación de la meseta superior del PNSR está dominada por el pasto africano jaragua (*Hyparrhenia rufa*) e islas dispersas de árboles. Estos potreros de jaragua en la meseta superior, sin duda fueron derivados del bosque perennifolio de robles (*Quercus oleoides*) característico de suelos de pómez y cenizas de las bajuras secas estacionales de Centro América. Al bosque de robles, pobre en especies, que originalmente cubrió partes de la meseta superior se le puede considerar como una asociación edáfico-atmosférica debido a los suelos pobres y a una estación seca más larga que lo común. Además, muy diseminados sobre los potreros de jaragua hay árboles de *Byrsonima crassifolia* y *Curatella americana* que son resistentes al fuego.

Conforme se desciende la meseta superior hacia el oeste y hacia el norte, se presenta una serie compleja de hábitats y tipos de vegetación sobre una fisiografía variada, que va desde las terrazas pequeñas coluviales y los valles intermitentes de las quebradas, hasta los promontorios rocosos y las ensenadas protegidas. La vegetación de esta región se complica aún más debido a su larga historia de actividades inciertas, que incluye la tala más obvia de los bosques para potreros y la menos obvia, o sea la tala selectiva y el ramoneo de bovinos hambrientos durante la severa estación seca (Hartshorn, 1991).

Los bosques heterogéneos en las estribaciones inferiores son los que poseen los hábitats biológicamente más diversos en el PNSR. Aunque el bosque está bien desarrollado sobre los suelos derivados de basalto, se le debe considerar como una asociación atmosférica debido a la estación seca, más larga de lo normal. Las especies más comunes de árboles incluyen *Bombacopsis quinatum*, *Calycophyllum candidissimum*, *Casearia arguta*, *Chomelia spinosa*, *Croton reflexifolius*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Eugenia salamensis*, *Guazuma ulmifolia*, *Jacquinia pungens*, *Luehea candida*, *Piper amalago*, *Pithecellobium saman*, *Tabebuia ochracea*, *Tabebuia rosea*, *Thouinidium decandrum*, *Trichilia colimana*, y *Zanthoylum selulosum*. Los árboles del dosel son generalmente caducifolios, excepto en las ensenadas húmedas, en donde los perennifolios *Andira inermis*, *Ardisia revoluta*, *Ficus sp*, *Hymenaea courbaril*, *Mastichodendron capiri* y *Manilkara zapota* son muy abundantes (Hartshorn, 1991).

Existen parches remanentes, probablemente degradados, de los bosques naturales a lo largo de los caminos que conducen a Playa Naranjo; sin embargo, el acceso en bote por la costa también trajo varios agricultores que practicaban la agricultura de roza y quema en la mayoría de los valles de bajura. Muchas de las pequeñas parcelas (1 a 5 ha), establecidas en los años de 1960, están en las etapas tempranas de una asociación secundaria con una gran abundancia de especies pioneras y de árboles tolerantes a la sombra, tales como *Castilla elastica*, *Cecropia peltata*, *Cochlospermum vitifolium*, *Guazuma ulmifolia*, y *Muntingia calabura* (Hartshorn, 1991).

**Parque Estadual de Mata Seca (PEMS) en Brasil:** El PEMS se ubica en los municipios de Manga e Itacarambi, al norte del estado de Minas Gerais. Se creó mediante decreto en el año 2000 y en el 2009 fue ampliado, pasando de 10 281 hectáreas a 15 360 hectáreas. Su creación se dio a partir de la necesidad de proteger el ecosistema de bosque caducifolio en la margen izquierda del Río São Francisco, como una condicionante ambiental del Proyecto de Irrigación Jaíba. El PEMS forma parte del Sistema de Áreas Protegidas de Jaíba, conjuntamente con otras seis áreas ubicadas en la margen derecha del río Velho Chico (IEF (Instituto Estadual de Florestas), s.f.), (Calvo-Rodríguez, 2012), (Calvo-Rodríguez, Calvo-Alvarado, Espírito-Santo, & Ferreira Nunes, 2017), (Calvo-Rodríguez, Espírito-Santo, Ferreira-Nunes, & Calvo-Alvarado, 2017)

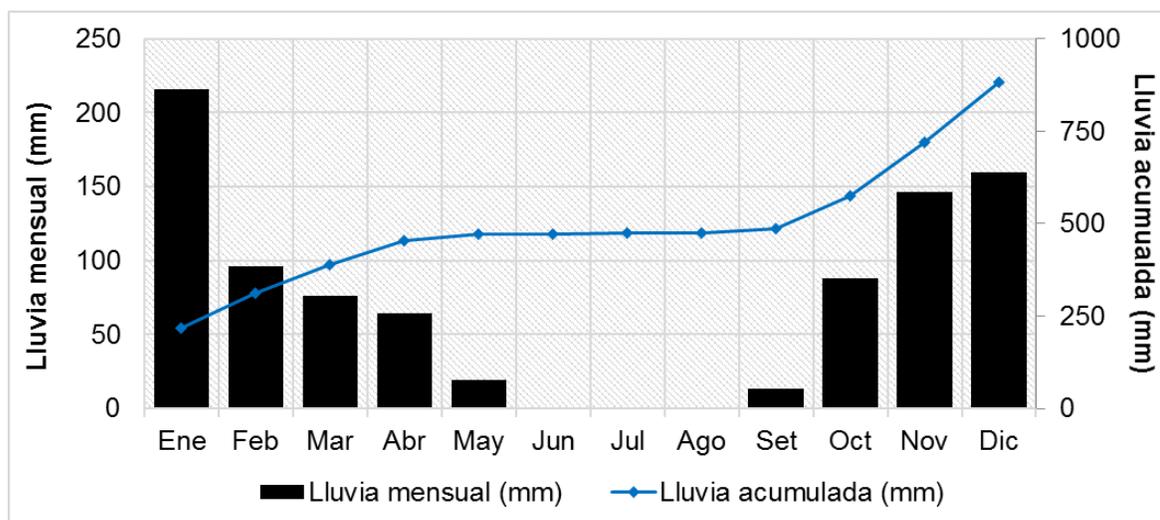
Abarcando los municipios de Jaíba y Matías Cardoso, el proyecto Jaíba fue implantado a finales de la década de los 70 y se destaca como el mayor emprendimiento orientado hacia el desarrollo agroindustrial de la región. Se trató de un proyecto que desencadenó un expresivo avance en los agronegocios del Norte de Minas Gerais, ya que promovió el inicio de una gran expansión de la agricultura irrigada que se reflejó en la proliferación de pivotes centrales a lo largo de las márgenes del Río São Francisco, Verde Grande y Gortuba (Alves Belém, 2008).

Sin embargo, estos emprendimientos no presentaron ninguna preocupación con el medio ambiente, lo que resultó en grandes impactos ambientales en la región como un todo (Fiemino, 1996). Así, la escalada de deforestación en la región del Proyecto Jaíba se extendió hasta la margen izquierda del San Francisco, haciendo que grandes áreas de BST también fueran destruidas en los municipios de Januária, Itacarambi, Manga y Montalvânia. Considerando lo anterior, la vegetación del PEMS representa uno de los últimos remanentes de las inmensas áreas de BST que cubrían la región (Alves Belém, 2008).

De acuerdo con Alves Belém (2008), el principal río del área de estudio es el San Francisco que en los límites del Parque Estadual Mata Seca presenta cuatro Lagunas marginales: Lagoa da Picada, Lagoa Comprida, Lagoa do Angical y la Lagoa da Prata. Para (Pompeu, 1997), las lagunas marginales son cuerpos hídricos que quedan aislados en las planicies de

inundación después del período de inundaciones y en la cuenca del río San Francisco, las lagunas marginales constituyen el principal criadero de las especies de peces más importantes para la pesca comercial y deportiva, por lo que estas lagunas conforman ambientes críticos para la conservación.

Con respecto al clima de la región, de acuerdo con el Instituto Nacional de Meteorología de Brasil (INMET), para la estación Mocambinho (15°05'S, 44°01'W), en el Municipio de Porteirinha, estado de Minas Gerais, a una elevación de 452 m y aproximadamente a 26 km del PEMS y para una serie de datos de 30 años (período 1961-1990), reporta una precipitación anual de 881,2 mm y 61 días con lluvia al año, distribuidos con mayor frecuencia durante los meses de noviembre, diciembre y enero, en los cuales llueve el 59% de toda la precipitación del año y se presentan de 9 días o más con lluvia. Además, se evidencia un periodo seco entre los meses de mayo a setiembre (Figura 3).



**Figura 3.** Precipitación mensual (mm) y precipitación acumulada (mm) promedio de una serie de tiempo de 30 años de la estación Mocambinho en Brasil, período 1961-1990. Fuente: Instituto Nacional de Meteorología de Brasil (INMET).

La cobertura vegetal del área al norte de Minas Gerais es naturalmente compleja, compuesta por distintas formaciones vegetales, predominantemente con presencia de especies caducifolias que forman parte de la amplia gama de áreas de transición hacia el Cerrado y la Catinga. Además de las formaciones deciduas, se destacan los bosques perennifolios, que

aún cubren porciones significativas de las llanuras de inundación de los ríos Verde Grande y principalmente del río São Francisco (IEF (Instituto Estadual de Florestas), s.f.), (Alves Belém, 2008). El nombre del PEMS se debe a causa de su vegetación caducifolia decidua, conocida como Mata Seca, cuya vegetación se caracteriza por presentar enormes individuos de la especie *Cavanillesia arborea*, también conocida como Barriguda, árbol símbolo del bosque seco, así como también de diversas especies de cactáceas y crasuláceas (IEF (Instituto Estadual de Florestas), s.f.).

Actualmente, el área del PEMS viene sufriendo diversos tipos de presiones antrópicas como la práctica de la agricultura irrigada, quemas, la extracción de carbón clandestino, pisoteo del ganado, pesca y caza (Alves Belém, 2008). Por otra parte, estudios han constatado que hasta mediados de la década de 1970 la economía del Norte de Minas estaba totalmente basada en la agricultura, el comercio y principalmente en la ganadería, a partir de la cual la mayoría de las ciudades se destacaban como centros productores de ganado de corte (Leite & Pereira, 2004).

### **6.2.2 Diseño experimental**

En cada uno de los países en estudio se procedió a establecer parcelas permanentes de muestreo en una gradiente sucesional conformada por bosques tempranos, intermedios y tardíos. Estos estadios sucesionales se definen de la siguiente forma de acuerdo con Kalacska, Sánchez-Azofeifa, Calvo-Alvarado, Quesada, & Janzen, (2004):

- 1) Bosques tempranos: se trata de bosques que crecieron después de varios incendios intensivos de pastos que tuvieron lugar a principios de la década de 1980.
- 2) Bosques intermedios: corresponde a bosques afectados por la tala e incendios menos intensos a comienzos de la década de 1970.
- 3) Bosques tardíos: son bosques localizados en áreas donde el último reporte de tala selectiva ocurrió en la década de 1920.

Sin embargo, debido a la historia del uso anterior del suelo en cada país, así como por sus condiciones geomorfológicas específicas, en cada uno de los tres sitios esta delimitación también se realizó considerando la estructura horizontal y vertical de cada bosque.

Para el establecimiento y monitoreo de las parcelas permanentes de muestreo se aplicó el protocolo de investigación del Proyecto Tropi-Dry (Álvarez, y otros, 2008). Las parcelas establecidas fueron de forma rectangular, orientadas hacia el Norte, con dimensiones de 20 x 50 m (1000 m<sup>2</sup>) cada una. En Costa Rica se establecieron tres parcelas por estadio de sucesión para un total de 9 parcelas. Por su parte en Brasil se establecieron seis parcelas en los estadios temprano e intermedio, y ocho parcelas en el estadio tardío para un total de 20 parcelas. Por tanto, todo el estudio estuvo conformado de 29 parcelas equivalentes a 29000 m<sup>2</sup> monitoreados.

En cada una de las parcelas se procedió a identificar taxonómicamente cada uno de los árboles, incluyendo los diferentes ejes en árboles bifurcados, cuyo diámetro a 1,3 metros de altura (DAP) fuera igual o superior a 5 cm. Todos estos árboles fueron pintados a la altura del DAP y se les colocó una placa de identificación.

### **6.2.3 Marco temporal**

En cada uno de los países se realizaron campañas de medición de todas las parcelas permanentes de forma anual, siempre durante el mismo mes de cada año. En los dos países se midió el DAP de todos los árboles, incluyendo los diferentes ejes en árboles bifurcados, y se cuantificó la mortalidad y el reclutamiento de individuos a partir de 5 cm de DAP. El presente estudio analizó los datos del período 2006-2014 para un registro de crecimiento, mortalidad y reclutamiento de ocho años para ambos sitios.

### **6.3 Sistematización de los objetivos**

A continuación, se describe la metodología utilizada para desarrollar cada uno de los objetivos que componen este estudio.

#### **6.3.1 Caracterizar climatológicamente los sitios de estudio en Costa Rica y Brasil, durante un periodo de ocho años comprendido entre los años 2006-2014.**

Con la finalidad de describir las condiciones climáticas y de balance hídrico de los sitios de estudio durante el periodo de monitoreo: (1) precipitación (mm), (2) temperatura (°C), (3) déficit hídrico (mm), (4) exceso de humedad (mm), (5) evapotranspiración potencial (mm) y (6) evapotranspiración real (mm), se calculó el balance hídrico siguiendo la metodología descrita por (Thornthwaite & Mather, 1957), (Calvo J. , 1986), (Moya & Calvo-Alvarado, 2012). Para ambos sitios se estimó una profundidad efectiva de suelo de 40 cm y una retención de humedad de suelo de 75 mm (De Oliveira Dart, Louro Berbara, Mendonca-Santos, Quevedo Bornes, & Klotz Tato, 2008), (Calvo, 1996).

Para Costa Rica se definió el año hidrológico con base a la Figura 2, que corresponde a los datos promedio mensuales de precipitación generados a partir de una serie de tiempo de 30 años de la NOAA, como el periodo comprendido del 1 de mayo del año 1 hasta el 30 de abril del año 2. Los datos de precipitación, humedad relativa y temperatura de este estudio fueron los provenientes de la estación climatológica del PNSR del Instituto Meteorológico de Costa Rica que está ubicada a una elevación de 294 m, dentro del PNSR, coordenadas 10° 50,405'N y 85° 37,050'O.

Para Brasil se definió el año hidrológico con base a la Figura 3, que corresponde a los datos promedio mensuales de precipitación generados a partir de una serie de tiempo de 30 años del Instituto Nacional de Meteorología de Brasil (INMET), como el periodo comprendido del 1 de octubre del año 1 hasta el 30 de Setiembre del año 2. Para este estudio obtuvo la información de la estación climática del INMET llamada Mocambinho, a una elevación de 452 m y ubicada aproximadamente a 26 km del PEMS, coordenadas 15°05'S y 44°01'O.

El balance hídrico de ambos sitios se determinó bajo los siguientes supuestos:

- a) Año hidrológico: 1 de mayo año 1-30 de abril año 2 (Costa Rica) y 1 de octubre año 1-30 de setiembre año 2 (Brasil).
- b) Factor de corrección para ajustar la duración del brillo solar para la estimación de la evapotranspiración potencial de Thornthwaite: latitud 10 Norte (Costa Rica) y 10 Sur (Brasil).
- c) Capacidad de almacenamiento de humedad útil: Categoría V o suelos de textura moderada o medianamente fina, franco-arcilloso-arenoso, franco-arcilloso, franco-arcilloso-limoso.
- d) Profundidad efectiva del suelo: 40 cm.
- e) Retención de humedad del suelo: 75 mm.

**6.3.2 Calcular la biomasa total, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente acumulado sobre el suelo y de raíces, en tres estadios sucesionales de bosque seco tropical: temprano, intermedio y tardío, en el PNSR en Costa Rica y en el PEMS en Brasil, para un periodo de ocho años.**

A continuación, se amplía la información sobre ecuaciones alométricas y fórmulas matemáticas empleadas para cumplir este objetivo. Además, es importante hacer especial énfasis en que este estudio contempla la estimación de las variables de interés considerando todos los árboles, ya fuera con uno o más ejes, que a una altura de 1,3 metros tuvieran un diámetro igual o superior a 5 cm.

**a. Biomasa aérea ( $B_a$ ) en  $Mg\ ha^{-1}$**

Debido a la riqueza de especies en los bosques tropicales, para la estimación de la biomasa se vuelve muy difícil el empleo de modelos de regresión específicos a especies (Charan Sahu, Suresh, & Ravindranath, 2016), así como también a causa de restricciones al uso de métodos destructivos y al tiempo disponible (Arnstein, 2013).

Se utilizó la ecuación general para la estimación de la biomasa aérea propuesta por Chave *et al.* (2005), específica para el bosque seco y cuyo error estándar de la estimación de la biomasa de fustes es del 19,5%, cuando no se incluye la variable de altura (Ecuación 1). Además, el error en la estimación de la biomasa de un árbol a nivel local es del orden de  $\pm 5\%$ . Otros estudios han hecho uso de estas ecuaciones, tales como (Charan Sahu, Suresh, & Ravindranath, 2016), (Arnstein, 2013) y (Álvarez, y otros, 2012).

$$AGB_{est} = \rho \times \exp(-0,667 + 1,784 \ln(D) + 0,207 (\ln(D))^2 - 0,0281 (\ln(D))^3)$$

Donde:

AGB= Biomasa aérea o sobre el suelo en Mg ha<sup>-1</sup>.

D= Diámetro del árbol en cm.

$\rho$ = gravedad específica o densidad de la madera en g cm<sup>-3</sup>.

**Ecuación 1.** Ecuación alométrica para la estimación de la biomasa aérea en bosque seco propuesta por Chave *et al.* (2005).

La gravedad específica básica (GE) o densidad de la madera es una característica que está asociada con el peso y la dureza de la misma (Aguilar-Rodríguez, Abundiz-Bonilla, & Barajas-Morales, 2001). La gravedad específica depende de la cantidad y tipo de elementos celulares que constituyen a cada especie, pero también se ve influenciada por el grosor de la pared celular de dichos elementos (Kollmann & Coté, 1986). a su vez esta característica se asocia con las condiciones climáticas que prevalecen en la región donde los individuos crecen (Barajas-Morales, 1987).

La gravedad específica de la madera para todas las especies de los tres países se registró mediante una revisión bibliográfica y cuyos valores se muestran en el Anexo 8 y 9, y en el caso de que no existieran registros de esta variable para alguna de las especies se empleó el valor de 0,6 gcm<sup>-3</sup> considerado como el valor universal de densidad de la madera o promedio de todas las especies (Charan Sahu, Suresh, & Ravindranath, 2016).

Esta Ecuación 1 no debe utilizarse más allá de su rango de validez. El modelo propuesto es válido en el rango de DAP de 5-156 cm medido en centímetros y la densidad de la madera en gramos por centímetro cúbico. La biomasa sobre el suelo (AGB) resultante estimada a partir de la ecuación es en kilogramos. Por otra parte, la densidad de la madera debe representar una masa secada en horno (103 ° C) dividida por el volumen verde (Chave, y otros, 2005).

#### **b. Biomasa subterránea o de raíces (Br) en Mg ha<sup>-1</sup>**

Se utilizó la ecuación alométrica para estimar biomasa subterránea de especies arbóreas propuesta por (Cairns , Brown, Helmer, & Baumgardne, 1997) y empleada por diferentes estudios tales como (IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), 2003.), (Kirby & Potvin, 2007), (Dore, y otros, 2016).

$$B_r = \exp(-1,0587 + 0,8836 \times \ln AGB)$$

Dónde:

B<sub>r</sub>= Biomasa de raíces (kg)

AGB= Biomasa sobre el suelo /aérea

ln = logaritmo natural

**Ecuación 2.** Ecuación alométrica para la estimación de la biomasa de raíces propuesta por (Cairns , Brown, Helmer, & Baumgardne, 1997)

#### **c. Carbono (C) en Mg ha<sup>-1</sup>**

Para realizar la conversión a carbono del cálculo estimado de biomasa aérea (B<sub>a</sub>) y reservorio subterráneo de raíces (B<sub>r</sub>), se asumió que el contenido de carbono es cercano al 50% de la biomasa de los árboles vivos (Brown & Lugo, 1992), (Dixon, y otros, 1994), (Ravindranath, Somashekhar, & Gadgil, 1997), (McDickens, 1997), (Fearnside, Lashof, & Moura-Costa, 1999.), (Clark, y otros, 2001), (Malhi, y otros, 2004), (Chave, y otros, 2005), (IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), 2006), (Aragão, y otros, 2009).

#### d. CO<sub>2</sub> equivalente (CO<sub>2</sub>.eq) en Mg ha<sup>-1</sup>

Se empleó la metodología propuesta por el (IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), 2003.) y (IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), 2006), la cual establece que para convertir la cantidad de carbono almacenada en los bosques naturales se requiere multiplicar la cantidad de toneladas de carbono que almacenan los bosques por un factor de 3,6711 que corresponde a la proporción del peso molecular de CO<sub>2</sub> a carbono (t CO<sub>2</sub>-eq).

#### e. Tasa de cambio anual en porcentaje (%)

Una vez calculada la biomasa total aérea y de raíces, el carbono acumulado y el CO<sub>2</sub> equivalente, esta información se registró por país, estadio de sucesión y año de medición, y se procedió a extrapolarla a hectárea. Se analizó la variación porcentual y también la tasa de cambio anual siguiendo la fórmula propuesta por (FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura), 1995) en la cual:

$$q = \left( \frac{A_2}{A_1} \right)^{\frac{1}{(t_2 - t_1)}} - 1$$

Donde:

q= tasa de cambio anual,

A<sub>2</sub>= variable en el año 2

A<sub>1</sub>=variable en el año 1

t<sub>2</sub>-t<sub>1</sub>= periodo en evaluación, es la diferencia entre el año 2 y el año 1

**Ecuación 3.** Fórmula propuesta por (FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura), 1995) para el cálculo de la tasa de cambio anual de las estimaciones de biomasa total aérea y de raíces.

Además, el resultado obtenido a partir de esta tasa se va a emplear para estimar la productividad año a año n Mg ha<sup>-1</sup> de biomasa, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente.

#### **f. Análisis estadístico**

Se analizó únicamente la normalidad de los datos con la prueba de Shapiro-Wilk utilizando el software STATISTICA 13 (Dell Inc., 2016) y una probabilidad de 0.05. Posteriormente se compararon los datos utilizando la prueba estadística de parcelas divididas en espacio y tiempo, aplicando el procedimiento propuesto por (Steel & Torrie, 1996) y utilizando intervalos de confianza al 95% ( $p < 0.05$ ).

Los datos se organizaron en tres réplicas por estadio sucesional, para el caso de Costa Rica, y seis réplicas por estadio para el caso de Brasil. Las variables de respuesta fueron: biomasa total, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente, aéreo y de raíces. Las variables bajo análisis se definieron de la siguiente forma:

- (1) Para estimar patrones espaciales se definió el Factor A como el correspondiente a los países (Costa Rica y Brasil) y el Factor B el correspondiente a los estadios sucesionales (temprano, intermedio y tardío).
  
- (2) Para estimar los patrones temporales se definió el Factor C que corresponde a los años de muestreo: 2006-2014.

#### **6.3.3 Determinar para cada uno de los sitios en estudio las familias y especies que contribuyen en mayor grado al almacenamiento de CO<sub>2</sub> equivalente.**

Con el objetivo de conocer un poco más sobre el efecto de la composición florística se calculó la diferencia del CO<sub>2</sub> equivalente aéreo entre el año 2006 con respecto al año 2014, de esta forma fue posible determinar las ganancias o pérdidas de CO<sub>2</sub> equivalente durante el periodo de ocho años, tanto a nivel de familia como a nivel de especie taxonómica. Posteriormente se procedió a clasificar de mayor a menor los valores obtenidos y con esto se logró determinar por estadio sucesional cuales familias y especies han contribuido en mayor medida a la captura de CO<sub>2</sub> equivalente en el ecosistema.

## 7. Resultados

### 7.1 Objetivo 1: Caracterizar climatológicamente los sitios de estudio en Costa Rica y Brasil, durante un periodo de ocho años (2006-2014).

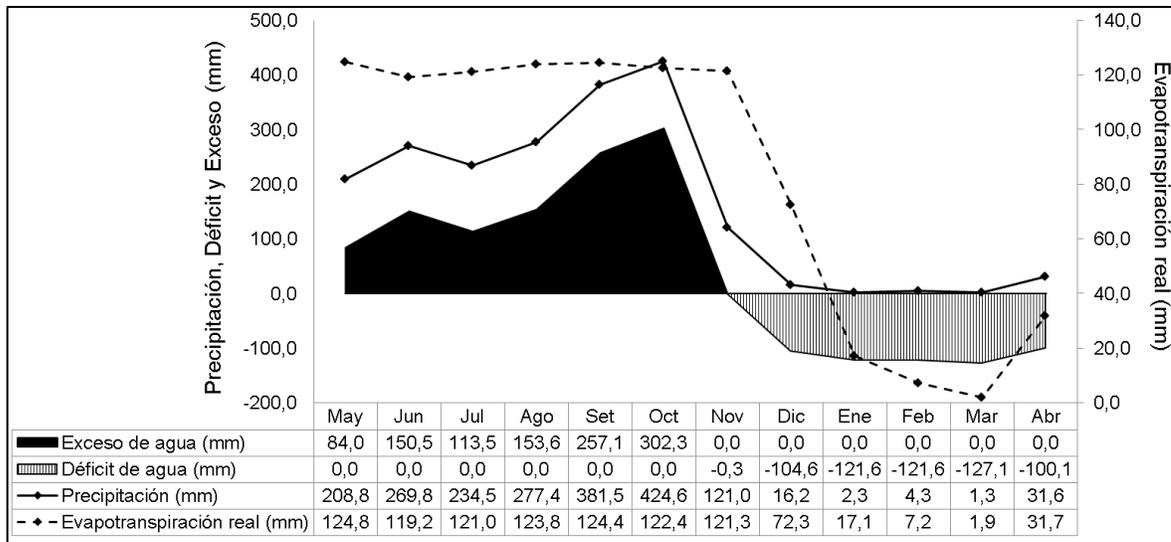
En el Cuadro 1 se muestra el valor anual de las variables hidroclimáticas para el período 2006-2014 en el PNSR, Costa Rica y en el PEMS, Brasil; mientras que la Figura 4 y Figura 5 muestran los resultados del balance hídrico según (Thornthwaite & Mather, 1957). En el Anexo 1 se muestran los valores anuales y en los Anexos 2 y 3 se presentan los balances hídricos para cada sitio de estudio y año hidrológico de forma individual.

**Cuadro 1.** Variables hidroclimáticas para el período 2006-2014 en el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR), Costa Rica y Parque Estadual de Mata Seca (PEMS), Brasil. Valores entre paréntesis ( $\pm$ ) muestran la desviación estándar.

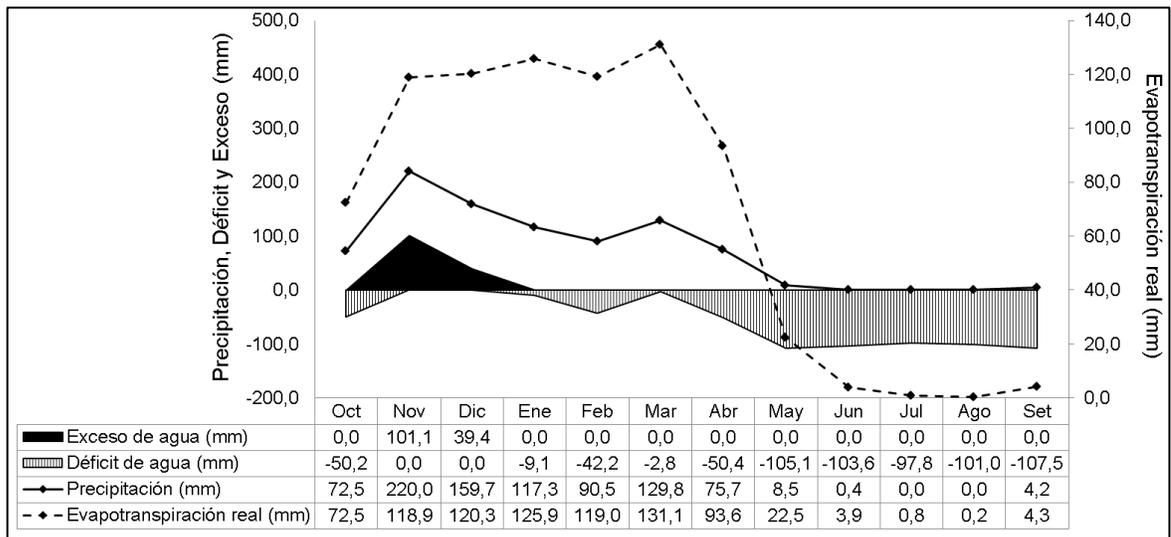
Variable	PNSR- Costa Rica (mm)	PEMS - Brasil (mm)	Variación (%)*
Precipitación anual	1973,2 ( $\pm$ 922,9)	891,7 ( $\pm$ 241,3)	-54.8
Días con lluvia (n)	117,8 ( $\pm$ 22,7)	56,4 ( $\pm$ 7,9)	-52.1
Temperatura promedio ( $^{\circ}$ C)	25,9 ( $\pm$ 0,6)	24,8 ( $\pm$ 0,3)	-3.9
Biotemperatura ( $^{\circ}$ C)	24,6 ( $\pm$ 0,2)	24,5 ( $\pm$ 0,1)	-0.7
Exceso de agua	1146,0 ( $\pm$ 859,2)	308,8 ( $\pm$ 196,6)	-73.1
Déficit de agua	661,3 ( $\pm$ 110,1)	828,0 ( $\pm$ 85,3)	+25.2
Meses con déficit hídrico (n)	7,0 ( $\pm$ 1,0)	9,0 ( $\pm$ 1,0)	+28.6
Evapotranspiración anual potencial (mm)	1488,5 ( $\pm$ 49,1)	1410,9 ( $\pm$ 26,2)	-5.2
Evapotranspiración anual real (mm)	930,0 ( $\pm$ 75,2)	690,8 ( $\pm$ 84,3)	-25.7

**Dónde:** \* Signos positivos (+) significan que el valor obtenido en Brasil es mayor al de Costa Rica. Signos negativos (-) significan que el valor obtenido en Brasil es menor al de Costa Rica.

De acuerdo con NOAA (2017), durante el período de ocho años (96 meses) en análisis aproximadamente, se determinó que: (1) 4,1 años (49 meses) correspondieron a meses Neutrales, (B) 2,7 años (32 meses) correspondieron a meses La Niña y (C) 1,2 años (15 meses) a meses El Niño. Los Anexos 2 y 3 muestran en detalle esta información.



**Figura 4.** Balance hídrico según (Thornthwaite & Mather, 1957) para el período 1 de mayo de 2006 – 30 de abril de 2014, para la estación del Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica.



**Figura 5.** Balance hídrico según (Thornthwaite & Mather, 1957) para el período 1 de octubre de 2006 – 30 de setiembre de 2014, para la estación Mocambinho, Minas Gerais, Brasil.

**7.2 Objetivo 2: Calcular la biomasa total, carbono y CO2 equivalente acumulado sobre el suelo y de raíces, en tres estadios sucesionales de bosque seco tropical: temprano, intermedio y tardío, en el PNSR en Costa Rica y en el PEMS en Brasil, para un periodo de ocho años.**

De acuerdo con el estadístico de Shapiro-Wilk se determinó que los datos no siguen una distribución normal ( $p < 0.05$ ). Sin embargo, el presente estudio hace uso de estadística paramétrica para analizar los datos, autores como (Sheskin, 2011) avalan el uso de estadística paramétrica en datos que no siguen una distribución normal, ya que en diseños experimentales complejos realizar transformaciones podría resultar contraproducente para el análisis e interpretación de los mismos.

**7.2.1 Estructura horizontal y composición florística**

Este estudio fue capaz de muestrear por un período de ocho años (2006-2014) más de mil ejes por sitio y por año. El Cuadro 2 amplía el número de individuos y el área basal por sitio, año y estadio sucesional.

**Cuadro 2.** Número de ejes muestreados (n) y área basal G ( $m^2 ha^{-1}$ ) ( $\pm$  límites de confianza al 95%) por país, por año y estadio de sucesión en un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR), Costa Rica y Parque Estadual de Mata Seca (PEMS), Brasil. Las letras muestran las diferencias entre estadios sucesionales por sitio de acuerdo con la prueba Tukey.

Sitio	Estadio sucesional	Ejes muestreados 2006	Área basal 2006 G ( $m^2 ha^{-1}$ )	Ejes muestreados 2014	Área basal 2014 G ( $m^2 ha^{-1}$ )	Variación 2006-2014 área basal (%)
PNSR, Costa Rica	Temprano	332	7,9 ( $\pm 9,1$ ) <sup>a</sup>	364	10,6 ( $\pm 15,1$ ) <sup>a</sup>	+34,0
	Intermedio	335	24,8 ( $\pm 40,1$ ) <sup>a</sup>	283	28,4 ( $\pm 38,8$ ) <sup>a</sup>	+14,9
	Tardío	400	28,3 ( $\pm 5,0$ ) <sup>a</sup>	407	31,0 ( $\pm 4,8$ ) <sup>a</sup>	+9,7
PEMS, Brasil	Temprano	287	1,5 ( $\pm 0,7$ ) <sup>a</sup>	734	7,3 ( $\pm 3,7$ ) <sup>a</sup>	+384,8
	Intermedio	617	15,2 ( $\pm 3,4$ ) <sup>b</sup>	720	17,6 ( $\pm 3,9$ ) <sup>b</sup>	+16,4
	Tardío	920	21,9 ( $\pm 5,4$ ) <sup>c</sup>	719	26,4 ( $\pm 6,6$ ) <sup>c</sup>	+20,3

Tanto para el caso del PNSR en Costa Rica como para el PEMS en Brasil, la distribución diamétrica se caracteriza por ser una J invertida, en la que la mayoría de los individuos se concentran en las clases de menor diámetro. El detalle de esto se amplía por sitio en los Anexos 4 y 6. Al comparar ambos sitios se determinaron las siguientes tendencias en cuanto a la distribución diamétrica de los individuos:

- (1) El estadio temprano del PNSR en Costa Rica tiene individuos hasta la clase 50-55 cm, mientras que el PEMS en Brasil tiene individuos hasta la clase de 25-30 cm.
- (2) En el estadio intermedio, ambos países tienen individuos hasta la clase de 65-70 cm, sin embargo, el PNSR en Costa Rica tiene un individuo en la clase de 130-135 cm.
- (3) En el estadio tardío del PEMS en Brasil hay individuos hasta la clase de 90-95 cm, mientras que la máxima clase alcanzada en el estadio tardío del PNSR en Costa Rica es la de 65-70 cm.

Los Cuadros 3 y 4 muestran en detalle el número de familias y especies muestreadas en cada sitio, año y estadio sucesional. En el PNSR en Costa Rica se muestrearon en total 37 familias y 108 especies, mientras que en el PEMS en Brasil el muestreo incluyó 26 familias y 107 especies.

El estadio temprano en el PNSR en Costa Rica se caracterizó por tener mayor cantidad de individuos de las familias Bixaceae, Fabaceae y Verbenaceae; y en el PEMS en Brasil en las familias Anacardiaceae, Apocynaceae, Bignoniaceae y Fabaceae. El estadio intermedio en el PNSR se caracterizó por tener mayor cantidad de individuos en las familias Fabaceae, Malvaceae, Meliaceae y Rubiaceae; y en el PEMS en las familias Bignoniaceae, Combretaceae y Fabaceae. Por último, el estadio tardío del PNSR se caracterizó por tener mayor número de individuos en las familias Celastraceae, Euphorbiaceae y Rubiaceae; y en el PEMS en las familias Bignoniaceae, Combretaceae y Fabaceae. La abundancia de individuos en estas familias no necesariamente significa que son las que más aportan al carbono y CO<sub>2</sub> equivalente almacenado, ya que esto depende de más variables tales como la densidad de la madera y la distribución diamétrica de los individuos.

**Cuadro 3.** Número familias muestreadas (n) por año y estadio de sucesión en un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR), Costa Rica y en el Parque Estadual de Mata Seca (PEMS), Brasil.

País	Año	Estadio sucesional	n	Familias
Costa Rica	2006	Temprano	17	Verbenaceae, Bixaceae y Fabaceae concentran el 72,0% de individuos, mientras que el 28,0% restante se distribuye en 14 familias.
		Intermedio	29	Fabaceae, Malvaceae y Meliaceae concentran el 47,4% de individuos, mientras que el 52,5% restante se distribuye en 26 familias.
		Tardío	27	Euphorbiaceae, Rubiaceae y Celastraceae concentran el 48,0% de individuos, mientras que el 52,0% restante se distribuye en 24 familias.
	2014	Temprano	18	Verbenaceae, Fabaceae y Bixaceae concentran el 64,3% de individuos, mientras que el 35,7% restante se distribuye en 15 familias.
		Intermedio	28	Malvaceae, Rubiaceae y Meliaceae concentran el 37,1% de los individuos, mientras que el 62,9% restante se distribuye en 25 familias.
		Tardío	30	Rubiaceae, Euphorbiaceae y Celastraceae concentran el 46,6% de los individuos, mientras que el 53,4% restante se distribuye en 27 familias.
Brasil	2006	Temprano	7	Fabaceae, Anacardiaceae y Apocynaceae concentran el 97,9% del total, mientras que el 2,1% restante se distribuye en 4 familias.
		Intermedio	18	Bignoniaceae, Combretaceae y Fabaceae concentran el 71,0% de individuos, mientras que el 29,0% restante se distribuye en 15 familias.
		Tardío	22	Bignoniaceae, Fabaceae y Combretaceae concentran el 75,7% de individuos, mientras que el 24,3% restante se distribuye en 19 familias.
	2014	Temprano	11	Anacardiaceae, Fabaceae y Bignoniaceae concentran el 92,9% de individuos, mientras que el 7,1% restante se distribuye en 8 familias.
		Intermedio	18	Bignoniaceae, Fabaceae y Combretaceae concentran el 61,4% de los individuos, mientras que el 38,6% restante se distribuye en 15 familias.
		Tardío	21	Bignoniaceae, Combretaceae y Fabaceae concentran el 70,7% de los individuos, mientras que el 29,3% restante se distribuye en 18 familias.

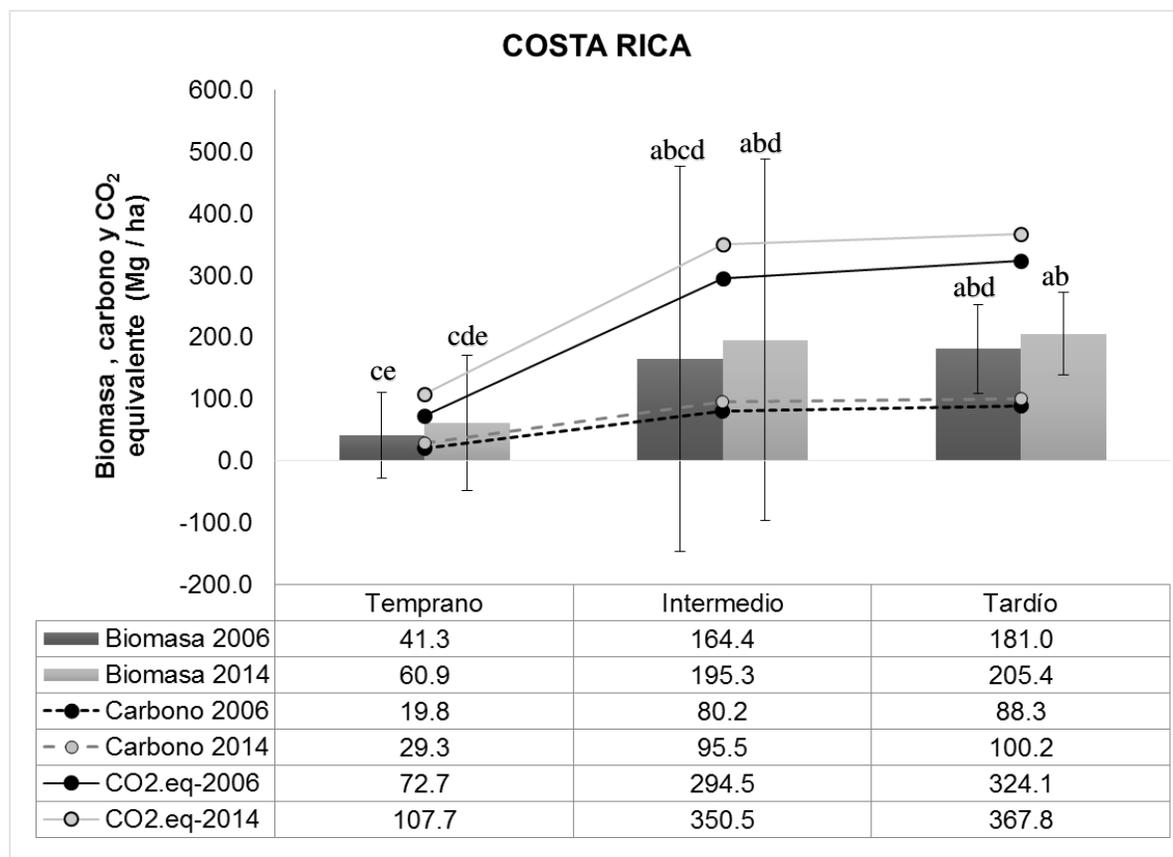
**Cuadro 4.** Número especies muestreadas (n) por año y estadio de sucesión en un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR), Costa Rica y en el Parque Estadual de Mata Seca (PEMS), Brasil.

País	Año	Estadio sucesional	n	Especies
Costa Rica	2006	Temprano	26	<i>Rehdera trinervis</i> , <i>Cochlospermum vitifolium</i> y <i>Gliricidia sepium</i> concentran el 68,7% de los individuos, el 31,3% restante se distribuye en 23 especies.
		Intermedio	62	<i>Luehea candida</i> , <i>Prosopis juliflora</i> y <i>Trichilia hirta</i> concentran el 26,9% de los individuos, el 73,1% restante se distribuye en 59 especies.
		Tardío	60	<i>Sebastiania pavoniana</i> , <i>Semialarium mexicanum</i> y <i>Solenandra mexicana</i> concentran el 36,8% de los individuos, el 63,3% restante se distribuye en 57 especies.
	2014	Temprano	33	<i>Rehdera trinervis</i> , <i>Gliricidia sepium</i> y <i>Cochlospermum vitifolium</i> concentran el 59,3% de los individuos, el 40,7% restante se distribuye en 30 especies.
		Intermedio	59	<i>Luehea candida</i> , <i>Trichilia hirta</i> y <i>Bignonia neoheterophylla</i> concentran el 20,8% de los individuos, el 79,2% restante se distribuye en 56 especies.
		Tardío	65	<i>Sebastiania pavoniana</i> , <i>Semialarium mexicanum</i> y <i>Guettarda macrosperma</i> concentran el 35,5% de los individuos, mientras que el 64,5% restante se distribuye en 62 especies.
Brasil	2006	Temprano	18	<i>Senna spectabilis</i> , <i>Myracrodruon urundeuva</i> y <i>Piptadenia viridiflora</i> concentran el 84,3% de los individuos, el 15,7% restante se distribuye en 15 especies.
		Intermedio	52	<i>Handroanthus sp</i> , <i>Combretum duarteanum</i> y <i>Pseudopiptadenia contorta</i> concentran el 45,5% de los individuos, el 54,5% restante se distribuye en 49 especies.
		Tardío	67	<i>Handroanthus chrysotrichus</i> , <i>Handroanthus sp</i> y <i>Combretum duarteanum</i> concentran el 45,1% de los individuos, el 54,9% restante se distribuye en 64 especies.
	2014	Temprano	32	<i>Myracrodruon urundeuva</i> , <i>Handroanthus ochraceus</i> y <i>Mimosa hostilis</i> concentran el 67,8% de los individuos, el 32,2% restante se distribuye en 29 especies.
		Intermedio	50	<i>Handroanthus sp</i> , <i>Combretum duarteanum</i> y Sin identidad, concentran el 41,9% de los individuos, el 58,1% restante se distribuye en 47 especies.
		Tardío	57	<i>Handroanthus chrysotrichus</i> , <i>Combretum duarteanum</i> y <i>Handroanthus sp</i> concentran el 52,6% de los individuos, mientras que el 47,4% restante se distribuye en 54 especies.

## 7.2.2 Biomasa, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente: aéreo y subterráneo

### - Costa Rica

En la Figura 6 se muestra la magnitud y tendencia de los valores por estadio sucesional de biomasa aérea, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente en el bosque seco tropical del PNSR, Costa Rica. El detalle de estos resultados se muestra en el Anexo 10.



**Figura 6.** Biomasa aérea, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente en Mg ha<sup>-1</sup> de los años 2006 y 2014 en tres estadios sucesionales del BST en el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR), Costa Rica. Las barras muestran los límites de confianza al 95%. Las letras muestran las diferencias con respecto a los valores de biomasa aérea entre estadio sucesional para un mismo año de acuerdo con la prueba Tukey.

En la Figura 6 se aprecia una tendencia natural en la que a medida que se incrementa la madurez del estadio sucesional, se incrementan los valores de biomasa, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente, siendo que el estadio temprano presenta valores inferiores con respecto al estadio tardío.

Adicionalmente, nótese en la Figura 6 y en el Cuadro 5 como la tasa de cambio anual de acumulación de biomasa, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente fue escalonada, siendo superior en el estadio temprano, con respecto al estadio intermedio y este a su vez con respecto al estadio tardío. De acuerdo con la Figura 6, en ocho años el BST del PNSR fue capaz de tener un balance positivo e incrementar sus reservas de CO<sub>2</sub> equivalente almacenado: (1) el estadio temprano incrementó 34,9 Mg ha<sup>-1</sup> (2) el estadio intermedio incrementó 56,0 Mg ha<sup>-1</sup> y (3) el estadio tardío incrementó 43,7 Mg ha<sup>-1</sup>. Esta información se detalla en los Cuadros 11 y 12 a nivel de familias y especies taxonómicas, así como también en los Anexos 10, 12 y 13.

El Cuadro 5 presenta los valores de variación porcentual durante todo el periodo, tasa de cambio anual y la productividad promedio anual de los tres estadios de sucesión bajo análisis.

**Cuadro 5.** Variación porcentual (%), y tasa de cambio anual según FAO (1995) de la biomasa aérea, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente, durante el periodo 2006-2014, así como la producción primaria neta aérea anual (Mg ha<sup>-1</sup>) en tres estadios sucesionales del BST en el PNSR, Costa Rica.

<b>Variación porcentual durante el período 2006-2014 (%)</b>			
<b>Estadio de sucesión</b>	<b>Biomasa</b>	<b>Carbono</b>	<b>CO<sub>2</sub> equivalente</b>
Temprano	47.4	48.1	48.1
Intermedio	18.8	19.0	19.0
Tardío	13.5	13.5	13.5
<b>Total general</b>	<b>19.3</b>	<b>19.5</b>	<b>19.5</b>
<b>Tasa de cambio anual (%)</b>			
<b>Estadio de sucesión</b>	<b>Biomasa</b>	<b>Carbono</b>	<b>CO<sub>2</sub> equivalente</b>
Temprano	5.0	5.0	5.0
Intermedio	2.2	2.2	2.2
Tardío	1.6	1.6	1.6
<b>Total general</b>	<b>2.2</b>	<b>2.2</b>	<b>2.2</b>
<b>Productividad Promedio Anual (Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>)</b>			
<b>Estadio de sucesión</b>	<b>Biomasa</b>	<b>Carbono</b>	<b>CO<sub>2</sub> equivalente</b>
Temprano	2.4 (±0.3)	1.2 (±0.1)	4.5 (±0.5)
Intermedio	3.9 (±0.2)	1.9 (±0.1)	7.1 (±0.4)
Tardío	3.0 (±0.1)	1.5 (±0.1)	5.6 (±0.2)
<b>Total general</b>	<b>3.1 (±0.2)</b>	<b>1.5 (±0.1)</b>	<b>5.7 (±0.3)</b>

La variación porcentual del período y la tasa de cambio anual fue más del doble en el estadio temprano con respecto al intermedio y tardío. Además, con respecto a la productividad promedio anual para la biomasa aérea alcanza el valor más alto en el estadio intermedio, seguido del tardío y por último el temprano. La variación porcentual durante el periodo no es la misma para la biomasa que para el carbono y CO<sub>2</sub> equivalente, principalmente en el estadio temprano, dado que el factor para el cálculo del carbono es menor en árboles cuyo DAP está por debajo de los 10 cm.

El Cuadro 6 muestra los resultados de la biomasa subterránea ( $B_r$ ) para tres estadios sucesionales y para los dos años de muestreo obtenidos en el PNSR, Costa Rica. Adicionalmente se muestra la biomasa aérea ( $B_a$ ) y se hace una comparación para determinar la proporción que representa la biomasa subterránea respecto de la biomasa aérea. El detalle de los resultados se muestra en el Anexo 11.

**Cuadro 6.** Biomasa aérea ( $B_a$ ), subterránea ( $B_r$ ) y su proporción, durante el periodo 2006-2014, en tres estadios sucesionales del BST en el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR), Costa Rica.

Estadio	Año 2006			Año 2014		
	Biomasa aérea (Mg ha <sup>-1</sup> )	Biomasa subterránea (Mg ha <sup>-1</sup> )	Proporción $B_r/B_a$	Biomasa aérea (Mg ha <sup>-1</sup> )	Biomasa subterránea (Mg ha <sup>-1</sup> )	Proporción $B_r/B_a$
Temprano	41,3	9,2	4,5	60,9	12,9	4,7
Intermedio	164,4	30,8	5,3	195,3	36,2	5,4
Tardío	181,0	34,3	5,3	205,4	38,3	5,4
<b>General</b>	<b>128,9</b>	<b>24,8</b>	<b>5,2</b>	<b>153,9</b>	<b>29,1</b>	<b>5,3</b>

**Nota:** La proporción refleja cuantas veces más hay biomasa aérea con respecto a la biomasa subterránea.

La biomasa subterránea de raíces presenta la misma tendencia general que la biomasa aérea, en la cual el menor valor de biomasa subterránea se obtuvo en el estadio temprano, seguido del estadio intermedio y el mayor valor en el estadio tardío, además en ambos años el estadio temprano representa menor proporción de  $B_r$  con respecto a  $B_a$ . Esta tendencia se mantiene para el año 2014, sin embargo, ocho años después la proporción de la  $B_r$  con respecto a la  $B_a$  ha incrementado en los tres estadios de sucesión.

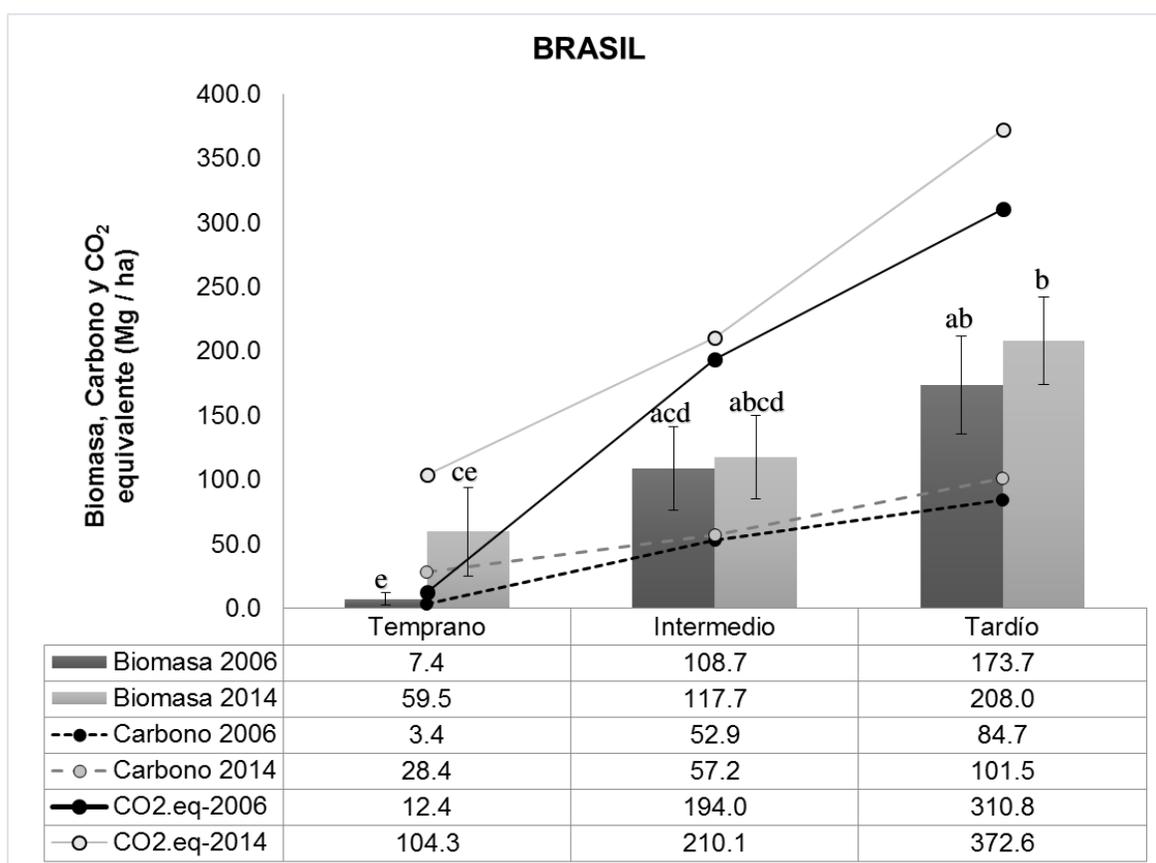
En el Cuadro 7 se presenta los valores de variación porcentual, tasa de cambio anual y productividad promedio anual de biomasa de raíces, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente, para tres estadios sucesionales del PNSR, Costa Rica.

**Cuadro 7.** Variación porcentual (%), y tasa de cambio anual según FAO (1995) de la biomasa de raíces (B<sub>r</sub>), carbono y CO<sub>2</sub> equivalente, durante el periodo 2006-2014, así como la producción primaria neta subterránea de raíces anual (Mg ha<sup>-1</sup>) en tres estadios sucesionales del BST en el PNSR, Costa Rica.

<b>Variación porcentual durante el período 2006-2014 (%)</b>			
<b>Estadio de sucesión</b>	<b>Biomasa</b>	<b>Carbono</b>	<b>CO<sub>2</sub> equivalente</b>
Temprano	40,6	41,2	41,2
Intermedio	17,3	17,6	17,6
Tardío	11,8	11,9	11,9
<b>Total general</b>	<b>17,7</b>	<b>17,8</b>	<b>17,8</b>
<b>Tasa de cambio anual (%)</b>			
<b>Estadio de sucesión</b>	<b>Biomasa</b>	<b>Carbono</b>	<b>CO<sub>2</sub> equivalente</b>
Temprano	4,4	4,4	4,4
Intermedio	2,0	2,0	2,0
Tardío	1,4	1,4	1,4
<b>Total general</b>	<b>2,1</b>	<b>2,1</b>	<b>2,1</b>
<b>Productividad Promedio Anual (Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>)</b>			
<b>Estadio de sucesión</b>	<b>Biomasa</b>	<b>Carbono</b>	<b>CO<sub>2</sub> equivalente</b>
Temprano	0,5 (±0,05)	0,2 (±0,02)	0,9 (±0,09)
Intermedio	0,7 (±0,03)	0,3 (±0,02)	1,2 (±0,06)
Tardío	0,5 (±0,02)	0,3 (±0,01)	0,9 (±0,03)
<b>Total general</b>	<b>1,6 (±0,08)</b>	<b>0,8 (±0,04)</b>	<b>3,0 (±0,15)</b>

- **Brasil**

En la Figura 7 se muestra la tendencia por estadio sucesional de los valores de biomasa aérea, carbono y el CO<sub>2</sub> equivalente en el bosque seco tropical del PEMS, Brasil. El detalle de estos resultados se muestra en el Anexo 10.



**Figura 7.** Biomasa aérea, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente (Mg ha<sup>-1</sup>) de los años 2006 y 2014 en tres estadios sucesionales del BST en el Parque Estadual de Mata Seca, Brasil. Las barras muestran los límites de confianza al 95%. Las letras muestran las diferencias con respecto a los valores de biomasa aérea entre estadio sucesional para un mismo año de acuerdo con la prueba Tukey.

En la Figura 7 se aprecia al igual que en el PNSR en Costa Rica, una tendencia en la que a medida que se incrementa la madurez del estadio sucesional, se incrementan los valores de biomasa aérea, carbono y de CO<sub>2</sub> equivalente, siendo que el estadio temprano es el que presenta los valores de menor magnitud.

De acuerdo con la Figura 7 y el Cuadro 8, a diferencia de Costa Rica, en Brasil la variación porcentual durante el periodo y la tasa de cambio anual de la biomasa, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente no es escalonada con respecto al estadio sucesional. La mayor magnitud de cambio ocurre en el estadio temprano, seguido del estadio tardío y la menor magnitud de cambio se presenta en el estadio intermedio.

De acuerdo con la Figura 7, en ocho años el BST del PEMS fue capaz de tener un balance positivo e incrementar sus reservas de CO<sub>2</sub> equivalente almacenado: (1) el estadio temprano incrementó 91,9 Mg ha<sup>-1</sup> (2) el estadio intermedio incrementó 16,0 Mg ha<sup>-1</sup> y (3) el estadio tardío incrementó 61,9 Mg ha<sup>-1</sup>. Esta información se detalla en los Cuadros 13 y 14 a nivel de familias y especies taxonómicas, así como también en los Anexos 10, 14 y 15.

**Cuadro 8.** Variación porcentual (%), y tasa de cambio anual según FAO (1995) de la biomasa aérea, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente, durante el periodo 2006-2014, así como la producción primaria neta aérea anual (Mg ha<sup>-1</sup>), en tres estadios sucesionales del BST en el Parque Estadual Mata Seca (PEMS), Brasil.

<b>Variación porcentual durante el período 2006-2014 (%)</b>			
<b>Estadio de sucesión</b>	<b>Biomasa</b>	<b>Carbono</b>	<b>CO<sub>2</sub> equivalente</b>
Temprano	708,4	738,2	738,2
Intermedio	8,2	8,3	8,3
Tardío	19,8	19,9	19,9
<b>Total general</b>	<b>23,1</b>	<b>23,0</b>	<b>23,0</b>
<b>Tasa de cambio anual (%)</b>			
<b>Estadio de sucesión</b>	<b>Biomasa</b>	<b>Carbono</b>	<b>CO<sub>2</sub> equivalente</b>
Temprano	29,9	30,4	30,4
Intermedio	1,0	1,0	1,0
Tardío	2,3	2,3	2,3
<b>Total general</b>	<b>2,6</b>	<b>2,6</b>	<b>2,6</b>
<b>Productividad Promedio Anual (Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>)</b>			
<b>Estadio de sucesión</b>	<b>Biomasa</b>	<b>Carbono</b>	<b>CO<sub>2</sub> equivalente</b>
Temprano	6,5 (±4,0)	3,3 (±2,0)	12,0 (±7,4)
Intermedio	1,1 (±0,03)	0,6 (±0,01)	2,1 (±0,05)
Tardío	4,3 (±0,2)	2,1 (±0,1)	7,9 (±0,4)
<b>Total general</b>	<b>4,0 (±0,3)</b>	<b>2,0 (±0,2)</b>	<b>7,3 (±0,6)</b>

En el Cuadro 8 se observa como el estadio temprano presentó una gran magnitud en su variación porcentual durante el periodo, esto porque tal y como se podrá observar más adelante en el Cuadro 14, Anexo 7 y 15, *Myracrodruon urundeuva*, *Handroanthus ochraceus* y *Mimosa hostilis*, contribuyen fuertemente a esta tendencia en alza del estadio temprano durante el período bajo análisis. Además, esto se ve reflejado en el área basal y en la productividad promedio anual para la biomasa aérea, en la que el valor más alto se obtiene en el estadio temprano, seguido del tardío y por último el intermedio.

Al igual que en el PNSR en Costa Rica, la variación porcentual durante el periodo no es la misma para la biomasa que para el carbono y CO<sub>2</sub> equivalente, principalmente en el estadio temprano, dado que el factor para el cálculo del carbono es menor en árboles cuyo DAP está por debajo de los 10 cm y se incrementa para árboles cuyo DAP es igual o superior a 10 cm.

El Cuadro 9 muestra los resultados de la biomasa subterránea (B<sub>r</sub>) para tres estadios sucesionales y para los años de muestreo obtenidos en el PEMS. Adicionalmente se muestra la biomasa aérea (B<sub>a</sub>) y se hace una comparación para determinar el porcentaje que representa la biomasa subterránea respecto de la biomasa aérea. El detalle de los resultados de la biomasa, carbono y CO<sub>2</sub> equivalentes de biomasa subterránea de raíces se muestra en el Anexo 11.

**Cuadro 9.** Biomasa aérea (B<sub>a</sub>), subterránea (B<sub>r</sub>) y su proporción, durante el periodo 2006-2014, en tres estadios sucesionales del BST en el Parque Estadual Mata Seca (PEMS), Brasil.

Estadio	Año 2006			Año 2014		
	Biomasa aérea (Mg ha <sup>-1</sup> )	Biomasa subterránea (Mg ha <sup>-1</sup> )	Proporción B <sub>r</sub> -B <sub>a</sub>	Biomasa aérea (Mg ha <sup>-1</sup> )	Biomasa subterránea (Mg ha <sup>-1</sup> )	Proporción B <sub>r</sub> -B <sub>a</sub>
Temprano	7,4	2,0	3,7	59,5	12,7	4,7
Intermedio	108,7	21,8	5,0	117,7	23,4	5,0
Tardío	173,7	32,9	5,3	208,0	38,7	5,4
<b>General</b>	<b>96,6</b>	<b>18,9</b>	<b>5,1</b>	<b>128,4</b>	<b>24,9</b>	<b>5,2</b>

**Nota:** La proporción refleja cuantas veces más hay biomasa aérea con respecto a la biomasa subterránea.

Al igual que en el PNSR en Costa Rica, el menor valor de biomasa subterránea se obtuvo en el estadio temprano, seguido del estadio intermedio y el mayor valor en el estadio tardío, además en ambos años el estadio temprano representa menor proporción de  $B_r$  con respecto a la  $B_a$ . Esta tendencia se mantiene para el año 2014, sin embargo, ocho años después la proporción de la  $B_r$  con respecto a la  $B_a$  ha incrementado en los tres estadios de sucesión.

En el Cuadro 10 se presenta los valores de variación porcentual, tasa de cambio anual y productividad promedio anual de biomasa, carbono y  $CO_2$  equivalente subterránea de raíces, para tres estadios sucesionales del PEMS, Brasil.

**Cuadro 10.** Variación porcentual (%), y tasa de cambio anual según FAO (1995) de la biomasa de raíces ( $B_r$ ), carbono y  $CO_2$  equivalente, durante el periodo 2006-2014, así como la producción primaria neta subterránea de raíces anual ( $Mg\ ha^{-1}$ ) en tres estadios sucesionales del BST en el PEMS, Brasil.

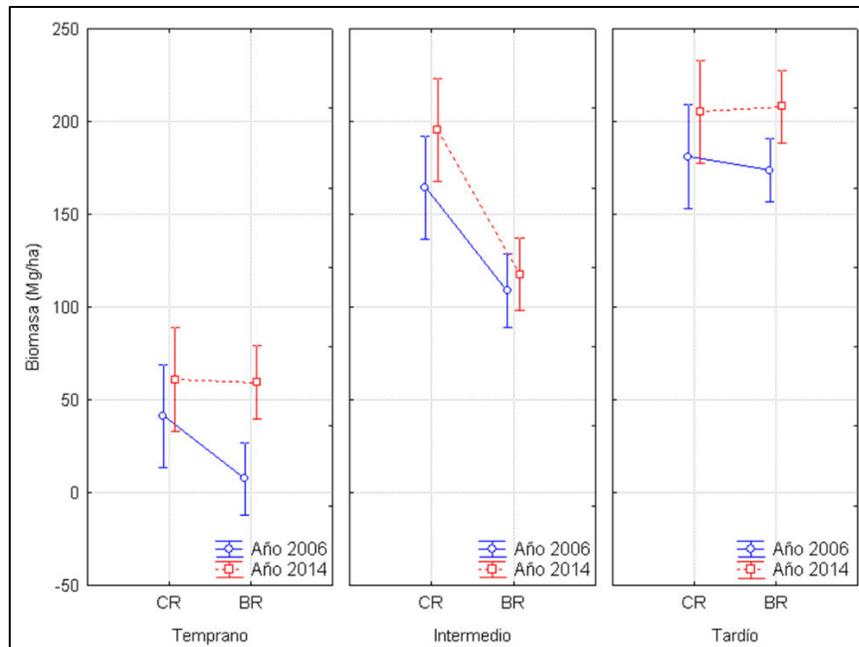
<b>Variación porcentual durante el período 2006-2014 (%)</b>			
<b>Estadio de sucesión</b>	<b>Biomasa</b>	<b>Carbono</b>	<b>CO<sub>2</sub> equivalente</b>
Temprano	534,4	554,8	554,8
Intermedio	7,4	7,4	7,4
Tardío	17,6	17,7	17,7
<b>Total general</b>	<b>22,7</b>	<b>22,6</b>	<b>22,6</b>
<b>Tasa de cambio anual (%)</b>			
<b>Estadio de sucesión</b>	<b>Biomasa</b>	<b>Carbono</b>	<b>CO<sub>2</sub> equivalente</b>
Temprano	26,0	26,5	26,5
Intermedio	0,9	0,9	0,9
Tardío	2,0	2,1	2,1
<b>Total general</b>	<b>2,6</b>	<b>2,6</b>	<b>2,6</b>
<b>Productividad Promedio Anual (<math>Mg\ ha^{-1}\ año^{-1}</math>)</b>			
<b>Estadio de sucesión</b>	<b>Biomasa</b>	<b>Carbono</b>	<b>CO<sub>2</sub> equivalente</b>
Temprano	1,3 ( $\pm 0,73$ )	0,7 ( $\pm 0,37$ )	2,4 ( $\pm 1,34$ )
Intermedio	0,2 ( $\pm 0,004$ )	0,1 ( $\pm 0,002$ )	0,4 ( $\pm 0,01$ )
Tardío	0,7 ( $\pm 0,04$ )	0,4 ( $\pm 0,02$ )	1,3 ( $\pm 0,07$ )
<b>Total general</b>	<b>0,6 (<math>\pm 0,04</math>)</b>	<b>0,3 (<math>\pm 0,02</math>)</b>	<b>1,1 (<math>\pm 0,07</math>)</b>

- ***Comparación de biomasa aérea y subterránea del PNSR en Costa Rica –vrs- PEMS en Brasil***

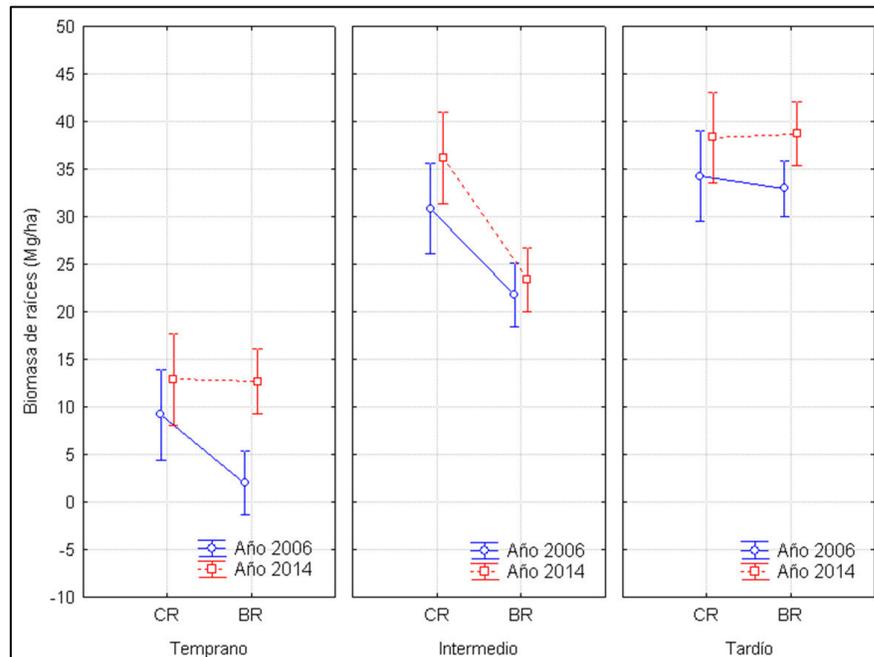
En el año 2006, el PNSR presentó para los tres estadios sucesionales, valores de biomasa aérea ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ), carbono ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) y  $\text{CO}_2$  equivalente ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) superiores a los del PEMS, tal y como se observa en las Figuras 6 y 7. Sin embargo, de acuerdo con los Cuadros 5 y 8, el estadio temprano y tardío del PEMS presentó mayor incremento porcentual durante el periodo de ocho años, así como mayor tasa de cambio anual, con respecto al PNSR. Debido a esto, ya en el año 2014, el valor de biomasa aérea, carbono y  $\text{CO}_2$  equivalente para el estadio temprano del PEMS es similar al del PNSR y el del estadio tardío es superior (Figura 8).

De acuerdo con los Cuadros 5 y 8, como resultado general se obtuvo para el PNSR un incremento porcentual para el periodo de ocho años, tanto en biomasa aérea, carbono y  $\text{CO}_2$  equivalente entre 19,3-19,5% y una tasa anual de cambio de 2,2%, mientras que el incremento porcentual en el PEMS fue entre 23,0-23,1% y una tasa de cambio anual de 2,6%. Tanto en Costa Rica como en Brasil, el estadio sucesional temprano es el que presentó mayor incremento porcentual durante el periodo de ocho años, asimismo con respecto a la tasa anual de cambio. Seguidamente, el estadio con mayor incremento fue el intermedio para Costa Rica y el tardío para Brasil.

La Figura 8 y 9 muestra gráficamente y en forma resumida la tendencia de la biomasa aérea y la biomasa subterránea, respectivamente, con respecto a cada sitio en estudio, el estadio sucesional y el año. Es importante acotar que esta misma tendencia es la que sigue las variables de carbono y  $\text{CO}_2$  equivalente, dado que son variables dependientes del valor de biomasa. El detalle de estos resultados se muestra en el Anexo 10 y 11.



**Figura 8.** Biomasa aérea ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) ( $\pm$  límites de confianza al 95%) por estadio de sucesión, sitio y año, en un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica y Parque Estadual de Mata Seca, Brasil. Dónde: CR=PNSR en Costa Rica y BR= PEMS en Brasil.



**Figura 9.** Biomasa subterránea de raíces ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) ( $\pm$  límites de confianza al 95%) por estadio de sucesión, sitio y año, en un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica y Parque Estadual de Mata Seca, Brasil. Dónde: CR=PNSR en Costa Rica y BR= PEMS en Brasil.

**7.3 Objetivo 3: Determinar para cada uno de los sitios en estudio las familias y especies que contribuyen en mayor grado al almacenamiento de CO<sub>2</sub> equivalente.**

En los Cuadro 11 y 12 se muestran las familias y especies taxonómicas presentes en el PNSR en Costa Rica, agrupadas en función del incremento y pérdida del CO<sub>2</sub> equivalente en Mg ha<sup>-1</sup> durante el período de ocho años (2006-2014).

En Costa Rica se puede apreciar como el balance neto fue positivo en los tres estadios, lo que significó que a pesar de las pérdidas de CO<sub>2</sub> equivalente, fueron mayores las ganancias. El estadio que más ganó y perdió CO<sub>2</sub> equivalente fue el intermedio, seguido del tardío y por último fue el temprano.

**Cuadro 11.** Ganancia o pérdida de CO<sub>2</sub> equivalente aéreo (Mg ha<sup>-1</sup>) durante el período 2006-2014 para las familias presentes en tres estadios sucesionales de un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR), Costa Rica.

Ganancia de CO <sub>2</sub> equivalente					
Estadio temprano		Estadio intermedio		Estadio tardío	
Verbenaceae	12.1	Moraceae	20.0	Rubiaceae	11.7
Fabaceae	9.7	Malvaceae	13.1	Fabaceae	9.2
Fagaceae	7.1	Verbenaceae	6.1	Verbenaceae	6.8
Otras 13 familias	7.4	Otras 18 familias	24.4	Otras 23 familias	20.1
<b>Total</b>	<b>36.28</b>		<b>63.6</b>		<b>47.8</b>
Pérdida de CO <sub>2</sub> equivalente					
Temprano		Intermedio		Tardío	
Bixaceae	-1.3	Fabaceae	-4.4	Salicaceae	-2.4
Bignoniaceae	-0.02	Annonaceae	-1.8	Bixaceae	-0.7
-	-	Chrysobalanaceae	-0.4	Celastraceae	-0.6
-	-	Otras 5 familias	-1.0	Otras 2 familias	-0.5
<b>Total</b>	<b>-1.3</b>		<b>-7.6</b>		<b>-4.1</b>
<b>Balance neto</b>	<b>34.9</b>		<b>56.0</b>		<b>43.7</b>

**Cuadro 12.** Ganancia o pérdida de CO<sub>2</sub> equivalente aéreo (Mg ha<sup>-1</sup>) durante el período 2006-2014 para las especies presentes en tres estadios sucesionales de un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR), Costa Rica.

Ganancia de CO <sub>2</sub> equivalente					
Estadio temprano		Estadio intermedio		Estadio tardío	
<i>Rehdera trinervis</i>	11.8	<i>Luehea candida</i>	14.7	<i>Lysiloma divaricatum</i>	8.3
<i>Quercus oleoides</i>	7.1	<i>Trophis racemosa</i>	10.1	<i>Rehdera trinervis</i>	6.8
<i>Machaerium biovulatum</i>	4.2	<i>Ficus matiziana</i>	6.6	<i>Guettarda macrosperma</i>	6.8
Otras 28 especies	13.2	Otras 43 especies	47.8	Otras 53 especies	26.8
<b>Total</b>	<b>36.3</b>		<b>79.3</b>		<b>48.7</b>
Pérdida de CO <sub>2</sub> equivalente					
Estadio temprano		Estadio intermedio		Estadio tardío	
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	-1.3	<i>Prosopis juliflora</i>	-8.6	<i>Zuelania guidonia</i>	-2.3
<i>Crescentia cujete</i>	-0.1	<i>Trichilia hirta</i>	-4.2	<i>Bursera graveolens</i>	-0.8
-	-	<i>Guazuma ulmifolia</i>	-3.4	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	-0.7
-	-	Otras 17 especies	-7.0	Otras 9 especies	-1.1
<b>Total</b>	<b>-1.4</b>		<b>-23.3</b>		<b>-5.0</b>
<b>Balance neto</b>	<b>34.9</b>		<b>56.0</b>		<b>43.7</b>

Mientras que en los Cuadro 13 y 14 se muestran las familias y especies taxonómicas presentes en el PEMS en Brasil, agrupadas en función del incremento y pérdida del CO<sub>2</sub> equivalente en Mg ha<sup>-1</sup> durante el período de ocho años (2006-2014).

Al igual que en Costa Rica se puede apreciar como el balance neto fue positivo en los tres estadios, lo que significó que a pesar de las pérdidas de CO<sub>2</sub> equivalente, fueron mayores las ganancias. El estadio que más ganó CO<sub>2</sub> equivalente fue el temprano, seguido del tardío y por último el intermedio. Mientras que el estadio que más perdió CO<sub>2</sub> equivalente fue el tardío, seguido del intermedio y por último el temprano.

Los resultados obtenidos según los Cuadros del 11 al 14 pueden diferir de los resultados de los Cuadros 4 y 5, principalmente debido a que la abundancia de una familia y especie en un sitio no es sinónimo de que esta sea el principal reservorio de CO<sub>2</sub> equivalente, ya que este también depende de otros factores como la densidad de la madera de la especie, su diámetro y altura.

**Cuadro 13.** Ganancia o pérdida de CO<sub>2</sub> equivalente aéreo (Mg ha<sup>-1</sup>) durante el período 2006-2014 para las familias presentes en tres estadios sucesionales de un bosque seco tropical en el Parque Estadual de Mata Seca (PEMS), Brasil.

Ganancia de CO <sub>2</sub> equivalente					
Estadio temprano		Estadio intermedio		Estadio tardío	
Anacardiaceae	59.8	Moraceae	12.0	Anacardiaceae	26.8
Fabaceae	19.8	Malvaceae	8.8	Bignoniaceae	19.2
Bignoniaceae	8.3	Verbenaceae	2.4	Apocynaceae	17.8
Otras 7 familias	3.9	Otras 10 familias	5.6	Otras 12 familias	15.6
<b>Total</b>	<b>91.86</b>		<b>28.9</b>		<b>79.5</b>
Pérdida de CO <sub>2</sub> equivalente					
Estadio temprano		Estadio intermedio		Estadio tardío	
Cannabaceae	-0.01	Combretaceae	-12.6	Fabaceae	-17.1
-	-	Vitaceae	-0.1	Bixaceae	-0.3
-	-	Apocynaceae	-0.1	Vitaceae	-0.1
-	-	Salicaceae	-0.01	Otras 4 familias	-0.1
<b>Total</b>	<b>-0.01</b>		<b>-12.9</b>		<b>-17.6</b>
<b>Balance neto</b>	<b>91.9</b>		<b>16.0</b>		<b>61.9</b>

**Cuadro 14.** Ganancia o pérdida de CO<sub>2</sub> equivalente aéreo (Mg ha<sup>-1</sup>) durante el período 2006-2014 para las especies presentes en tres estadios sucesionales de un bosque seco tropical en el Parque Estadual de Mata Seca (PEMS), Brasil.

Ganancia de CO <sub>2</sub> equivalente					
Estadio temprano		Estadio intermedio		Estadio tardío	
<i>Myracrodruon urundeuva</i>	57.4	<i>Handroanthus sp.</i>	10.5	<i>Handroanthus chrysotrichus</i>	27.4
<i>Mimosa hostilis</i>	10.7	<i>Pseudopiptadenia contorta</i>	4.6	<i>Myracrodruon urundeuva</i>	25.0
<i>Handroanthus ochraceus</i>	8.1	<i>Spondias tuberosa</i>	3.9	<i>Aspidosperma polyneuron</i>	20.2
Otras 28 especies	21.4	Otras 37 especies	17.1	Otras 44 especies	33.0
<b>Total</b>	<b>97.6</b>		<b>36.1</b>		<b>105.6</b>
Pérdida de CO <sub>2</sub> equivalente					
Estadio temprano		Estadio intermedio		Estadio tardío	
<i>Senna spectabilis</i>	-5.6	<i>Terminalia fagifolia</i>	-9.2	<i>Anadenanthera colubrina</i>	-13.0
<i>Calotropis procera</i>	-0.1	<i>Myracrodruon urundeuva</i>	-3.4	<i>Handroanthus sp.</i>	-6.6
<i>Celtis iguanaea</i>	-0.1	<i>Combretum duarteanum</i>	-3.4	<i>Machaerium acutifolium</i>	-4.8
Otras especies	0.0	Otras 11 especies	-4.0	Otras 20 especies	-19.3
<b>Total</b>	<b>-5.7</b>		<b>-20.0</b>		<b>-43.7</b>
<b>Balance neto</b>	<b>91.9</b>		<b>16.0</b>		<b>61.9</b>

## 8. Discusión

Durante el periodo 2006-2014, la precipitación en el PNSR en Costa Rica fue mayor a la del PEMS en Brasil en un 55%, provocando un exceso de agua en el suelo superior en Costa Rica de casi el 87% con respecto a Brasil. Este exceso de humedad en el suelo en Costa Rica parece además estar justificada en la cantidad de días con lluvia, dado que en Costa Rica se reportan más días con lluvia que en Brasil. Esta diferencia generó que el déficit de agua en Brasil fuera mayor (16,4%) y la evapotranspiración anual real fuera inferior (17,6%) que en Costa Rica. Analizando el valor promedio de precipitación y biotemperatura para el período de ocho años, la lluvia anual en Costa Rica supera el esperado para BST según el sistema de Clasificación de Zonas de Vida de Holdridge (Holdridge, 1967); sin embargo, es un período muy corto de tiempo y en el cual tres de sus años se caracterizaron por ser años Niña con incremento de la humedad para el Pacífico costarricense.

El balance hídrico para el PNSR en Costa Rica evidencia que el agua del suelo se agota de noviembre a abril generando seis meses secos. La recarga se inicia en mayo, con disponibilidad de agua hasta octubre. En julio ocurre una disminución del agua en el suelo, pero no se origina déficit hídrico, posteriormente se vuelve a repuntar la humedad hasta el mes de octubre. En el PNSR, durante los seis meses secos las condiciones de aridez se acentúan por las condiciones edáficas de suelos que son muy deficientes en la retención del agua, así como al poder secante de los fuertes vientos del este y noreste en los meses de diciembre, enero y febrero (Vargas Ulate, 2001).

El balance hídrico para el PEMS en Brasil evidencia que el agua del suelo se agota de enero a octubre generando hasta diez meses secos o con déficit hídrico. La recarga se inicia en noviembre. A pesar de que llovió durante 10 meses, la magnitud de la precipitación no se pudo ver reflejada en exceso de agua, solo durante los meses de noviembre y diciembre, que justamente corresponden a los meses de mayor precipitación y donde esta fue superior a 150 mm, posteriormente ocurre un incremento de la precipitación en marzo, sin que esta se vea reflejada en exceso de humedad.

Al analizar los datos año a año (Anexo 1), ocurre que para el PNSR en Costa Rica durante los años hidrológicos 3 (2008-2009), 5 (2010-2011) y 6 (2011-2012) se presentaron valores anuales de precipitación por encima de los 2500 mm y hasta los 3451 mm. Según los datos de la NOAA estos 3 años presentaron tendencia a ser años Niña o húmedos, sin embargo, esta tendencia a presentar magnitudes superiores de precipitación no fue tan evidente en Brasil como si lo fue en Costa Rica. Las fuertes diferencias en los regímenes de precipitación en ambos países se podrían deber en parte a su ubicación geográfica, ya que cuanto mayor es la distancia desde el Ecuador, menor será la estación lluviosa, siendo que incluso las áreas cercanas a los límites latitudinales de los trópicos pueden tener hasta una pronunciada estación seca que puede durar hasta ocho meses (Murphy & Lugo, 1986).

Para el caso del PNSR en Costa Rica, autores como Vargas Ulate (2001) indican que para precipitaciones comprendidas entre los 1500 y los 1750 mm al año, parecen suficiente para mantener una cobertura arbórea densa, siendo que la limitación no es la cantidad, sino la distribución de la lluvia en el año. La distribución de las precipitaciones es estacional, lo que origina una larga estación seca de seis meses y un déficit hídrico muy fuerte.

Adicionalmente, de acuerdo con (Calvo-Alvarado, y otros, 2016) el clima en el PNSR en Costa Rica depende más de la influencia marítima debido a su cercanía con el océano Pacífico, mientras que, en el PEMS en Brasil, el sitio posee un clima continental con mayor influencia de tormentas convectivas de menor duración y alta intensidad. Lo anterior podría ser en parte una explicación de por qué en el PEMS en Brasil y durante cada uno de los ocho años del periodo se presentaron lluvias inferiores a los 1284 mm anuales, un valor de precipitación más esperado para biomas secos.

Autores como (López, Rodríguez, Gracia, & Sabate, 2006), (Mattos, y otros, 2015) y (Mendivelso, Camarero, & Gutiérrez, 2016), mediante estudios dendrocronológicos realizados en diversos BST, muestran que el crecimiento de los árboles se relaciona de forma positiva a la precipitación, reflejando la influencia de la disponibilidad hídrica en el desarrollo de las células del xilema y por tanto en el crecimiento. A causa de esto, las diferencias en la disponibilidad de agua explicadas inicialmente podrían estar justificando en

parte, los patrones de acumulación de biomasa aérea y de raíces, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente, entre sitios de estudio y posiblemente entre estadios sucesionales si se considera el efecto de la intercepción de la precipitación.

Si bien este estudio presenta valores hidroclimáticos generales para cada sitio, (Calvo-Alvarado, y otros, 2016) han estimado tanto para el PNSR como para el PEMS valores de intercepción de la precipitación en función del estadio sucesional, dando evidencia de como conforme el BST se restaura, se incrementa la intercepción de la precipitación por copas y fustes, provocando que llegue menos agua al suelo. Sin embargo, este tema resulta sumamente complejo ya que el valor de disponibilidad de agua en el suelo depende de muchos más factores que simplemente cuanta lluvia es interceptada o no, tales como: la profundidad, textura, densidad y estructura física del suelo, el tipo de suelo y su capacidad de retención de humedad; el número, distribución en el tiempo e intensidad de los eventos de lluvia; la estructura horizontal y vertical del bosque, la biomasa de raíces, las horas de luz solar, la conformación geológica de cada uno de los sitios, entre otros.

Por ejemplo, cuando se evalúa la relación precipitación-crecimiento en especies arbóreas que coexisten, se ha encontrado que la respuesta a las precipitación es específica de cada especie y se manifiesta con más fuerza en distintas escalas temporales, sugiriendo que los árboles poseen diferentes estrategias para crecer y usar el agua en los BST ( (Enquist & Leffler, 2001), (Mendivelso, Camarero, Obregón, Gutiérrez, & Toledo, 2013), (Mendivelso, Camarero, Gutiérrez, & Zuidema, 2014)

La sequía es uno de los factores de estrés abiótico más comunes que afectan negativamente el crecimiento de las plantas y la productividad a través de una serie de cambios morfológicos y fisiológicos (Bredá, Huc, Granier, & Dreyer, 2006), (Cochard, y otros, 2013), (Severien Barigah, y otros, 2013). La reducción de la disponibilidad de agua altera las relaciones suelo-raíz y hoja-atmósfera, amenazando la continuidad del transporte del agua desde el suelo hasta las hojas, reduciendo así la capacidad de las plantas de absorber el agua desde el suelo (Sperry, Hacke, Oren, & Comstock, 2002).

De acuerdo con (Sévérien Barigah, y otros, 2013), las plantas tienen que enfrentarse permanentemente al dilema de morir ya sea por déficit hídrico o por carencia de carbono, la cual se da cuando ocurre un balance negativo o desequilibrio entre la absorción y la pérdida de este elemento, siendo que la deficiencia de carbono es una consecuencia de evitar la falla hidráulica a través del cierre estomático (McDowell, y otros, 2008), (Sevanto, McDowell, Dickman, Pangle, & Pockman, 2013).

El incremento del déficit hídrico provoca que las plantas se vuelvan más vulnerables a sufrir de cavitación, la cual ocurre cuando la tasa de transpiración es en extremo alta y la fuerza de tensión que tira al agua para ser transpirada por medio de los estomas es mayor que la fuerza que mantiene a las moléculas de agua unidas, provocando que la columna de agua se rompa y que los conductos del xilema se llenen de aire, perdiendo así su funcionalidad en la conducción de la savia (Cochard, y otros, 2013).

La cavitación es un aspecto fundamental de las relaciones agua-planta, con múltiples implicaciones en su anatomía, fisiología y ecología. Se sabe que los estomas se cierran durante la etapa temprana de la escasez de agua para prevenir la inducción de cavitación (Cochard, Coll, Le Roux, & Améglio, 2002). Además, la acumulación de eventos de cavitación durante la sequía conduce a la muerte de la planta (Brodribb & Cochard, Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water stressed conifers., 2009.), (Brodribb T. J., Bowman, Nichols, Delzon, & Burrett, 2010). Por lo tanto, la resistencia a la cavitación se considera ahora como uno de los principales factores fisiológicos que impulsan las reducciones en la productividad forestal y la mortalidad inducida por la sequía en los árboles (Anderegg, y otros, 2012), (Choat B. , y otros, 2012).

Esto tiene consecuencias directas para los rasgos fisiológicos relacionados con el movimiento del agua y la fijación de carbono, tales como el desempeño estomático (Bredá, Huc, Granier, & Dreyer, 2006), (Sevanto, McDowell, Dickman, Pangle, & Pockman, 2013), tasas de fijación de carbono (Brodribb & Feild, 2000), (Urli, y otros, 2013), el potencial hídrico foliar (Thomas, 2000), (Mitchell, y otros, 2013), el punto de pérdida de turgencia de las células foliares (Brodribb T. J., Holbrook, Edwards, & Gutierrez, 2003), (Sevanto, McDowell,

Dickman, Pangle, & Pockman, 2013) y la capacidad de transporte de agua por el xilema (Calvo-Alvarado, MCDowell, & Waring, 2008) (Cochard, y otros, 2005), (Maherali, Pockman, & Jackson, 2004).

Considerando la importancia del clima en la dinámica del ecosistema forestal y su impacto directo en el rendimiento de las variables que pretende analizar este estudio, fue posible estimar que la biomasa, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente incrementan de bosques temprano hacia bosques tardíos, además de hacerlo del año 2006 con respecto al año 2014, lo cual puede ser un indicador de la recuperación de estos ecosistemas. Además, el PNSR en Costa Rica presento magnitudes superiores durante el año 2006 para los tres estadios de sucesión, y para los estadios temprano e intermedio durante el año 2014. Este estudio, en términos generales reporta valores de biomasa aérea en el año 2006 de 41,3–181,0 Mg ha<sup>-1</sup> en el PNSR en Costa Rica y de 7,4-173,7 Mg ha<sup>-1</sup> en el PEMS en Brasil; y en el año 2014 de 60,9-205,4 Mg ha<sup>-1</sup> en el PNSR en Costa Rica y de 59.5-208,0 Mg ha<sup>-1</sup> en el PEMS en Brasil.

Murphy y Lugo (1986) reportan valores de biomasa total de planta de 78-320 Mgha<sup>-1</sup>; Portillo-Quintero, Sanchez-Azofeifa, Calvo-Alvarado, Quesada y Espiritu Santo (2015) y Becknell, Kissing Kucek y Powers (2015) analizaron 188 estudios de BST para Centro y Suramérica obteniendo resultados de 39 (Chamela, México) hasta 334 (Guanacaste, Costa Rica) Mgha<sup>-1</sup> de biomasa por encima del suelo; IPCC (2003) reporta valores de biomasa para bosques secos regenerados naturalmente en América de 45-90 Mgha<sup>-1</sup> (promedio de 78 Mg ha<sup>-1</sup>) y para bosques húmedos con una época seca larga de 202-406 Mgha<sup>-1</sup> (promedio de 212 Mg ha<sup>-1</sup>).

Kalacska y otros (2008), reporta para el PNSR en Costa Rica valores de Carbono en Mg/ha en el estadio temprano de 31,8±1,8, para el estadio intermedio de 60,2 ±2,5 y para el estadio tardío de 88,9±2,0. Comprando estos valores con los resultados de este estudio, para el año 2006 que es el más cercano al 2005 de los datos del estudio de Kalacska; de 19,8 Mg/ha para el estadio temprano, 80,2 Mg/ha para el estudio intermedio y 88,3 Mg/ha para el estadio tardío; se tienen que los valores de Kalacska difieren con los obtenidos en este estudio, sin embargo se mantienen dentro del rango de los datos, adicionalmente es importante considerar

que el estudio de Kalacska es empleando individuos a partir de 2,5 cm de DAP, mientras que el presente estudio lo hace a partir de los 5 cm de DAP.

Por otro lado, el estudio de Cifuentes-Jara (2008), realizó la medición de la biomasa total sobre el suelo de 54 bosques secundarios que crecen a lo largo de un gradiente bioclimático que abarca seis zonas de vida de Costa Rica, desde el bosque seco tropical hasta el bosque lluvioso premontano, obteniendo como resultado que las tasas máximas de acumulación de biomasa total sobre el suelo oscilaron entre  $5,7 \text{ Mg ha}^{-1}\text{año}^{-1}$  en la zona de vida seca hasta  $11,4 \text{ Mgha}^{-1}\text{año}^{-1}$  en las zonas de vida húmedas.

En menos de 60 años, los bosques de la zona Premontana lluviosa y húmeda acumularon valores de biomasa total entre los 250 y  $300 \text{ Mgha}^{-1}$ . Los bosques secundarios en las zonas de vida húmedas y premontana húmeda transición basal acumulaban hasta  $200 \text{ Mgha}^{-1}$  en 27 años, mientras que los bosques secundarios en la zona de vida seca acumulaban sólo  $160 \text{ Mgha}^{-1}$  en 82 años (Cifuentes-Jara, 2008).

A pesar de que, en términos de biomasa, carbono y  $\text{CO}_2$  equivalentes almacenados, Costa Rica tiende en términos generales a presentar mayor magnitud que en Brasil, no resulta despreciable observar como el comportamiento de variación porcentual para el período, la tasa de cambio anual y la productividad promedio anual tiende a ser mayor en Brasil. Esta tendencia se puede deber principalmente a diferencias en la edad del bosque entre ambos países, la historia del uso anterior del suelo ya que la región donde se ubica el PNSR se caracteriza por ser históricamente de uso ganadero, mientras que en la región donde se ubica el PEMS se caracteriza el uso agropecuario, la dinámica de reclutamiento y mortalidad entre ambos países, y a elementos puntuales de la composición florística y estructura horizontal, principalmente por presencia de árboles de mayor porte o que posiblemente sean remanentes.

Si bien este estudio da indicios de la Productividad Primaria Neta (PPN), se habla en términos de Productividad Promedio Anual ( $\text{Mg ha}^{-1}\text{año}^{-1}$ ) de biomasa, carbono y  $\text{CO}_2$  equivalente de cada estadio de sucesión por país, dado que la PPN tiende a ser más compleja y a considerar más variables como la hojarasca, componentes volátiles orgánicos, dinámica de reclutamiento y mortalidad; mientras que este estudio se enfoca únicamente en valores de

biomasa aérea y de raíces calculados a partir de ecuaciones alométricas. En relación con la PPN, existen reportes de valores de 6-16 ( $\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ) en bosques secos (Murphy & Lugo, 1986), 1.4-14.3  $\text{MgC ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  alrededor del mundo (Clark, y otros, 2001), 3.22-8.90  $\text{MgC ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  para el PNSR en Costa Rica (Calvo-Rodríguez, Sanchez-Azofeifa, Duran, & Espírito-Santo, 2016).

## 9. Conclusiones

- 1) Durante el periodo (2006-2014) se evidenció una mayor disponibilidad de agua en el PNSR-Costa Rica que en el PEMS-Brasil. La precipitación fue mayor a la de Brasil en un 55%, provocando un exceso de agua en el suelo superior en Costa Rica de casi el 87%. Este exceso de humedad en el suelo parece estar en parte justificada en la cantidad de días con lluvia, dado que en Costa Rica se reportan más días de lluvia al año que en Brasil. Estas condiciones generaron que el déficit de agua en Brasil fuera mayor un 16,4% y la evapotranspiración anual real fuera inferior un 17,6% que en Costa Rica. En el PNSR llovió durante 117 días al año durante el periodo, mientras que en el PEMS fueron 56 días al año.
- 2) En general, la biomasa, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente aéreo y de raíces incrementan de bosques tempranos hacia bosques tardíos, además de hacerlo del año 2006 con respecto al año 2014, y en los cuales el PNSR presentó magnitudes superiores para los tres estadios de sucesión con respecto al PEMS durante el año 2006; así como para los estadios temprano e intermedio durante el año 2014.
- 3) En el PNSR-Costa Rica durante el año 2006 la biomasa aérea en el estadio temprano, intermedio y tardío fue de 41.3, 164.4 y 181.0 Mgha-1 respectivamente. El carbono de 19.8, 80.2 y 88.3 Mgha-1 respectivamente. El CO<sub>2</sub> equivalente de 72.7, 294.5 y 324.1 Mgha-1 respectivamente. Durante el año 2014 la biomasa aérea en el estadio temprano, intermedio y tardío fue de 60.9, 195.3 y 205.4 Mgha-1 respectivamente. El carbono de 29.3, 95.5 y 100.2 Mgha-1 respectivamente. El CO<sub>2</sub> equivalente de 107.7, 350.5 y 367.8 Mgha-1 respectivamente.
- 4) En el PNSR-Costa Rica durante el año 2006 la biomasa subterránea de raíces en el estadio temprano, intermedio y tardío fue de 9.2, 30.8 y 34.3 Mgha-1 respectivamente. Mientras que en el 2014 fue de 12.9, 36.2 y 38.3 Mgha-1 respectivamente.
- 5) En el PNSR-Costa Rica la productividad promedio anual en Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> del CO<sub>2</sub> equivalente aéreo fue de 4.5, 7.1 y 5.6 en estadio temprano, intermedio y tardío respectivamente. A nivel subterráneo de raíces fue de 0.9, 1.2 y 0.9 respectivamente. En

parte, la diferencia con respecto al PEMS-Brasil podría deberse a una estación de crecimiento más extensa y favorable en el PNSR debido a su balance hídrico, con déficit hídrico promedio mucho menor de 661.3 mm, mientras que el PEMS-Brasil tiene un déficit hídrico de 828.0 mm.

- 6) En el PEMS-Brasil durante el año 2006 la biomasa aérea en el estadio temprano, intermedio y tardío fue de 7.4, 108.7 y 173.7 Mgha-1 respectivamente. El carbono de 3.4, 52.9 y 84.7 Mgha-1 respectivamente. El CO<sub>2</sub> equivalente de 12.4, 194.0 y 310.8 Mgha-1 respectivamente. Durante el año 2014 la biomasa aérea en el estadio temprano, intermedio y tardío fue de 59.5, 117.7 y 208.0 Mgha-1 respectivamente. El carbono de 28.4, 57.2 y 101.5 Mgha-1 respectivamente. El CO<sub>2</sub> equivalente de 104.3, 210.1 y 372.6 Mgha-1 respectivamente.
- 7) En el PEMS-Brasil durante el año 2006 la biomasa subterránea de raíces en el estadio temprano, intermedio y tardío fue de 2.0, 21.8 y 32.9 Mgha-1 respectivamente. Mientras que en el 2014 fue de 12.7, 23.4 y 38.7 Mgha-1 respectivamente.
- 8) En el PEMS-Brasil la productividad promedio anual en Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> del CO<sub>2</sub> equivalente aéreo fue de 12.0, 2.1 y 7.9 en estadio temprano, intermedio y tardío respectivamente. A nivel subterráneo de raíces fue de 2.4, 0.4 y 1.3 respectivamente.
- 9) En general, el PNSR obtuvo valores de biomasa, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente, tanto aéreos como subterráneos, mayores a los del PEMS. Sin embargo, el PEMS presentó cambios porcentuales durante el período y tasas anuales de cambio mayores que Costa Rica, principalmente en bosques tempranos y tardíos, lo cual podría sugerir que en Brasil estos bosques son más jóvenes que en Costa Rica, o bien el impacto del uso anterior del suelo se ve reflejado en estos números. Sin embargo, no se descarta el efecto de más variables sobre estas tendencias.
- 10) En el PNSR y en el PEMS el balance neto de CO<sub>2</sub> equivalente fue positivo en los tres estadios, lo que significó que a pesar de que ocurrieron pérdidas, fueron mayores las ganancias. En ocho años Costa Rica tuvo un balance positivo de CO<sub>2</sub> equivalente en el

estadio temprano, intermedio y tardío de 34.9, 56.0 y 43.7 Mgha-1 respectivamente. Mientras que en Brasil fue de 91.9, 16.0 y 61.9 Mgha-1 respectivamente.

- 11) En el PNSR las familias que más ganaron CO<sub>2</sub> equivalente fueron Verbenaceae, Fabaceae y Fagaceae en el estadio temprano; Moraceae, Malvaceae y Verbenaceae en el estadio intermedio; Rubiaceae, Fabaceae y Verbenaceae en el estadio tardío.
- 12) En el PNSR las especies que más ganaron CO<sub>2</sub> equivalente fueron *Rehdera trinervis*, *Quercus oleoides* y *Machaerium biovulatum* en el estadio temprano; *Luehea candida*, *Trophis racemosa* y *Ficus matiziana* en el estadio intermedio; *Lysiloma divaricatum*, *Rehdera trinervis* y *Guettarda macrosperma* en el estadio tardío.
- 13) En el PEMS las familias que más ganaron CO<sub>2</sub> equivalente fueron Anacardiaceae, Fabaceae y Bignoniaceae en el estadio temprano; Moraceae, Malvaceae y Verbenaceae en el estadio intermedio; Anacardiaceae, Bignoniaceae y Apocynaceae en el estadio tardío.
- 14) En Brasil las especies que más ganaron CO<sub>2</sub> equivalente fueron *Myracrodruon urundeuva*, *Mimosa hostilis* y *Handroanthus ochraceus* en el estadio temprano; *Handroanthus* sp, *Pseudopiptadenia contorta* y *Spondias tuberosa* en el estadio intermedio; *Handroanthus chrysotrichus*, *Myracrodruon urundeuva* y *Aspidosperma polyneurom* en el estadio tardío. De estas la especie *Myracrodruon urundeuva* resulto ser extraordinariamente importante dado que presenta un crecimiento muy agresivo en el estadio temprano y tiene una alta densidad, aportando así una ganancia en biomasa extraordinaria.
- 15) Los valores obtenidos en este estudio se ubican dentro del rango de valores obtenidos para estudios previos en el bosque seco tropical.

## 10. Recomendaciones

- 1) Para tener un panorama integral de las reservas de carbono resulta necesario que futuros estudios cuantifiquen otras variables no consideradas en este estudio o que se agruparon dentro de otras variables o que se estimaron indirectamente por medio de ecuaciones. Resulta fundamental conocer a ciencia cierta el reservorio de carbono por estadio sucesional presente en suelo, copas, madera muerta, necromasa o materia muerta en descomposición, entre otros.
- 2) Resulta indispensable realizar el análisis a profundidad de los resultados de este estudio con respecto a variables edáficas y de geomorfología.
- 3) Para conocer de forma más precisa los reservorios de carbono se requieren ecuaciones alométricas específicas a especies y no necesariamente a nivel de ecosistema de bosque seco. Se recomienda realizar estudios sobre este aspecto.
- 4) Extrapolar la información obtenida en este estudio a nivel de todo el PNSR y el PEMS como una herramienta que permita divulgar el rol que juegan estas áreas protegidas como reservorios de carbono. Para esto sería útil que futuros estudios sean capaces de generar mapas de cobertura que clasifiquen a nivel de estadios sucesionales para cada sitio y con esto poder generar mapas de biomasa, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente.
- 5) Divulgar en las instituciones pertinentes los resultados de este estudio ya que brinda información útil para los programas REDD.

## 11. Bibliografía citada

- Aguilar-Rodríguez, S., Abundiz-Bonilla, L., & Barajas-Morales, J. (2001). Comparación de la gravedad específica y características anatómicas de la madera de dos comunidades vegetales en México. *Anales del Instituto de biología*, 72(2), 171-185.
- Aide, T. M., Clark, M. L., Grau, H. R., López-Carr, D., Levy, M. A., Redo, D., . . . Muñiz, M. (2012). Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010). *Biotropica*, 45(2), 262–271.
- Álvarez, E., Duque, A., Saldarriaga, J., Cabrera, K., de las Salas, G., del Valle, I., . . . Rodríguez, L. (2012). Tree above ground biomass allometries for carbon stocks estimation in the natural forests of Colombia. *Forest Ecology and Management*, 267, 297–308.
- Álvarez, M., Ávila-Cabadilla, L. D., Berbara, R., Calvo-Alvarado, J. C., Cuevas-Reyes, P., do Espirito Santo, M. M., . . . Stoner, K. (2008). *Manual of Methods: Human, Ecological and Biophysical Dimensions of Tropical Dry Forests*. (J. M. Nassar, J. P. Rodríguez, A. Sánchez-Azofeifa, T. Garvin, & M. Quesada, Edits.) Caracas, Venezuela: Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC).
- Alves Belém, R. (2008). Zoneamento ambiental e os desafios da implementação do Parque Estadual Mata Seca, Município de Manga, Norte de Minas Gerais. *Tesis para optar por el grado de Maestría en Geografía.*, 170. Belo Horizonte, BR.
- Anderegg, W., Berry, J., Smith, D., Sperry, J., Anderegg, L., & Field, C. (2012). The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 233-237.
- Anderegg, W., Berry, J., Smith, D., Sperry, J., Anderegg, L., & Field, C. (2012). The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. *Proceedings of the National Academy of Sciences.*, 109, págs. 233–237. USA.
- Aragão, L., Malhi, Y., Metcalfe, D., Silva-Espejo, J., Jiménez, E., Navarrete, D., . . . Vásquez, R. (2009). Above- and below-ground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils. *Biogeosciences*, 2759-2778.
- Arnstein, E. (2013). Forest Inventory and Quantification of Stored Carbon in the Bolivian Chaco. *The Bulletin of the Yale Tropical Resources Institute*, 32-33. Obtenido de [https://environment.yale.edu/tri/uploads/16-Arnstein-TRIVol32\\_33.pdf](https://environment.yale.edu/tri/uploads/16-Arnstein-TRIVol32_33.pdf)
- Arroyo-Mora, P., Sánchez-Azofeifa, G., Benoit, R., Calvo-Alvarado, J., & Janzen, D. (2005). Dynamics in landscape structure and composition for the Chorotega region, Costa Rica from 1960 to 2000. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 106(1), 27-39.
- Barajas-Morales, J. (1987). Wood specific gravity in species from two tropical forests in México. *IAWA Bulletin*, 8(2), 143-148.
- Becknell, J. M., Kissing, L. K., & Power, J. S. (2012). Aboveground biomass in mature and secondary seasonally dry tropical forests: A literature review and global synthesis. *Forest Ecology and Management*, 276, 88-95.
- Becknell, J., Kissing Kucek, L., & Powers, J. (2015). Aboveground biomass in mature and secondary seasonally dry tropical forests: A literature review and global synthesis. *Forest Ecology and Management*, 276, 88–95. doi:10.1016/j.foreco.2012.03.033
- Blackie, R., Baldauf, C., Gautier, D., Gumbo, D., Kassa, H., Parthasarathy, N., . . . Sunderland, T. (2014). *Tropical dry forests: The state of global knowledge and recommendations for future research*. Bogor, Indonesia: CIFOR.
- Bolaños, R. A., & Watson, V. (1993). *Mapa Ecológico de Costa Rica, según el Sistema de Clasificación de Zonas de Vida de L. R. Holdridge*. San José, Costa Rica: Centro Científico Tropical.

- Bredá, N., Huc, R., Granier, A., & Dreyer, E. (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, 63, 625–644.
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., & Dreyer, E. (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, 63, 625-644.
- Brodribb, T. J., & Cochard, H. (2009). *Plant Physiology*, 149, 575-584.
- Brodribb, T. J., & Cochard, H. (2009). Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant Physiology*, 149, 575-584.
- Brodribb, T. J., & Cochard, H. (2009). Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water stressed conifers. *Plant Physiology*, 149, 575-584.
- Brodribb, T. J., & Feild, T. S. (2000). Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. *Plant, Cell and Environment*, 23, 1381-1388.
- Brodribb, T. J., Bowman, D. J., Nichols, S., Delzon, S., & Burrell, R. (2010). Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. *188*, 533-542.
- Brodribb, T. J., Holbrook, N. M., Edwards, E. J., & Gutierrez, M. V. (2003). Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. *Plant, Cell and Environment*, 26, 443-450.
- Brodribb, T., & Cochard, H. (2009). Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant Physiology*, 149, 575–584.
- Brodribb, T., & Feild, T. (2000). Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. *Plant, Cell and Environment*, 23, 1381–1388.
- Brodribb, T., Bowman, D., Nichols, S., Delzon, S., & Burrell, R. (2010). Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. *New Phytologist*, 188, 533–542.
- Brodribb, T., Holbrook, N., Edwards, E., & Gutierrez, M. (2003). Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. *Plant, Cell and Environment*, 26, 443-450.
- Brown, S., & Lugo, A. E. (1990). Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology*, 6, 1-32.
- Brown, S., & Lugo, A. E. (1992). Aboveground biomass estimates for tropical moist forests of the Brazilian Amazon. *Interciencia*, 17(1), 8-18.
- Cairns, M., Brown, S., Helmer, E., & Baumgardner, G. (1997). Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia*, 111, 1-11.
- Calvo, J. (1986). An evaluation of the Thornthwaite water balance technique for predicting stream runoff in Costa Rica. *Hydrological Sciences Journal*, 31, 51-60.
- Calvo, J. (1996). *Principios de hidrología forestal tropical*. Cartago, Costa Rica: Instituto Tecnológico de Costa Rica.
- Calvo-Alvarado, J., Jiménez-Rodríguez, C., Calvo-Obando, A., Gonçalves-Silva, T., do Espírito-Santo, M., & Rodríguez-Solís, M. (2016). Rainfall interception across a chronosequence of tropical dry forest in Costa Rica and Brazil. *5 th International EcoSummit Ecological Sustainability Engineering Change* (pág. 169). Montpellier, France: Elsevier. Obtenido de [www.ecosummit2016.org](http://www.ecosummit2016.org)
- Calvo-Alvarado, J., McDowell, N., & Waring, R. (2008). Allometric relationships to predict foliar biomass and leaf area:sapwood area ratio in relation to tree height for five wet tropical rain forest species in Costa Rica. *Tree Physiology*, 28, 1601-1608.
- Calvo-Alvarado, J., McLennan, B., Sanchez-Azofeifa, G., & Garvin, T. (2009). Deforestation and forest restoration in Guanacaste, Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 258(6), 931-940.

- Calvo-Alvarado, J., Sanchez-Azofeifa, G., & Portillo-Quintero, C. (2013). Neotropical Seasonally Dry Forests. En S. Levin (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity* (págs. 488-500). Academic.
- Calvo-Rodríguez, S. (2012). Crecimiento del bosque seco tropical en tres estadios sucesionales en el Parque Estadual de Mata Seca, Minas Gerais, Brasil. *Tesis para optar por el grado de Licenciatura*. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, CR, Universidad de Montes Claros. Minas Gerais, BR.
- Calvo-Rodríguez, S., Calvo-Alvarado, J., Espírito-Santo, M., & Ferreira Nunes, Y. (2017). Changes in forest structure and composition in a successional tropical dry forest of Brazil. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 14(35), 12-23.
- Calvo-Rodríguez, S., Espirito-Santo, M., Ferreira-Nunes, Y., & Calvo-Alvarado, J. (2017). Tree diameter growth for three successional stages of Tropical Dry Forest in Minas Gerais, Brazil. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 14(35), 24-32.
- Calvo-Rodríguez, S., Sanchez-Azofeifa, G., Duran, S., & Espírito-Santo, M. (2016). Assessing ecosystem services in Neotropical dry forests: a systematic review. *Environmental Conservation*, 1-10. doi:10.1017/S0376892916000400
- Castillo-Núñez, M., Sánchez-Azofeifa, A., Croitoru, A., Rivard, B., Calvo-Alvarado, J., & Dubayh, R. (2011). Delineation of secondary succession mechanisms for tropical dry forest using LIDAR. *Remote Sensing of Environment*, 115, 2217-2231.
- Ceballos, G., Vale, M., Bonacic, C., Calvo-Alvarado, J., List, R., Bynum, N., . . . Rodríguez, J. (2009). Conservation challenges for the Austral and Neotropical America section. *Conservation Biology*, 23(4), 811-817. doi:10.1111/j.1523-1739.2009.01286.x.
- Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique Por le Développement (CIRAD),. (2012). *Manual de construcción de ecuaciones alométricas para estimar el volumen y la biomasa de los árboles Del trabajo de campo a la predicción*. . Rome.
- Charan Sahu, S., Suresh, H., & Ravindranath, N. (2016). Forest structure, composition and above ground biomass of tree community in tropical dry forests of Eastern Ghats, India. *Notulae Scientia Biologicae*, 125-133.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, A., Chambers, J., Folster, H., . . . Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145, 87-99.
- Chave, J., Navarrete, D., Almeida, S., Alvarez, E., Aragao, L., Bonal, D., . . . Malhi, Y. (2009). Regional and temporal patterns of litterfall in tropical South America. *Biogeosciences Discuss*, 6, 7565-7597.
- Chazdon, R. (2003). Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives of Plant Ecology*, 6, 51-71.
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T. J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., . . . Zanne, A. E. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491, 752-755.
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., . . . Zanne, A. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491, 752-755.
- Cifuentes-Jara, M. (2008). *Aboveground Biomass and Ecosystem Carbon Pools in Tropical Secondary Forests Growing in Six Life Zones of Costa Rica*. A dissertation in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy., Oregon State University.
- Clark, D. (2004). Sources or sinks? The response of tropical forests to current and future climate and atmospheric composition. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359, 477-491.
- Clark, D., Brown, S., Kicklighter, D., Chambers, J., Thomlinson, J., Ni, J., & Holland, E. (2001). Net primary production in tropical forests: an evaluation and synthesis of existing field data. *Ecological Applications*, 11(2), 371-384.

- Cochard, H., Badel, E., Herbette, S., Delzon, S., Choat, B., & Jansen, S. (2013). Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: a critical review. *Journal of Experimental Botany*, 64(15), 4779-4791. doi:10.1093/jxb/ert193
- Cochard, H., Badel, E., Herbette, S., Delzon, S., Choat, B., & Jansen, S. (2013). Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: a critical review. *Journal of Experimental Botany*, 64(15), 4779-4791. doi:10.1093/jxb/ert193
- Cochard, H., Coll, L., Le Roux, X., & Améglio, T. (2002). Unraveling the effects of plant hydraulics on stomatal conductance during water stress in walnut. *Plant Physiology*, 128, 282-290.
- Cochard, H., Coll, L., Le Roux, X., & Améglio, T. (2002). Unraveling the effects of plant hydraulics on stomatal conductance during water stress in walnut. *Plant Physiology*, 128, 282-290.
- Cochard, H., Damour, G., Bodet, C., Tharwat, I., Poirier, M., & Améglio, T. (2005). Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves. *Physiologia Plantarum*, 124, 410-418.
- Cochard, H., Damour, G., Bodet, C., Tharwat, I., Poirier, M., & Améglio, T. (2005). Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves. *Physiologia Plantarum*, 124, 410-418.
- Comisión Nacional del Agua (CONAGUA), Instituto Meteorológico Nacional. (s.f.). Recuperado el 29 de 5 de 2016, de <http://smn.cna.gob.mx/tools/RECURSOS/Normales7100/NORMAL14042.TXT>
- De Oliveira Dart, R., Louro Barbara, R., Mendonca-Santos, M., Quevedo Bornes, M., & Klotz Tato, G. (2008). Propriedades dos solos em tres sucessões de floresta tropical seca. *Manejo e conservacao do solo e da agua no contexto das mudancas ambientais*. (págs. 1-4). Río Janeiro, Brasil: (EMBRAPA), Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Obtenido de Manejo e conservacao do solo e agua no contexto das mudancas ambientais.: <http://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/147568/1/trab-8657-451.pdf>
- Dell Inc. (2016). Dell Statistica (data analysis software system). 13. Obtenido de [www.software.dell.com](http://www.software.dell.com)
- Dixon, R., Brown, S., Houghton, R., Solomon, A., Trexler, M., & Wisniewski, J. (1994). Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, 263, 185-190.
- Dore, S., L. Fry, D., Collins, B., Vargas, R., York, R., & Stephens, S. (2016). Management Impacts on Carbon Dynamics in a Sierra Nevada Mixed Conifer Forest. *Plos One*, 11(2), e0150256. doi:10.1371/journal.pone.0150256
- Enquist, B., & Leffler, A. (2001). Long-term tree ring chronologies from sympatric tropical dry-forest trees: Individualistic response to climate variation. *Journal of Tropical Ecology*, 17, 41-60. doi:10.1017/S0266467401001031
- Ewel, J. (1980). Tropical succession: manifold routes to maturity. *Biotropica*, 12, 2-7.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura). (1995). *Forest resources assessment 1990*. Rome.: FAO.
- Fearnside, P., Lashof, D., & Moura-Costa, P. (1999). Accounting for time in Mitigating Global Warming through land-use change and forestry. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 5(3), 239-270.
- Fiemino, H. (25 de 11 de 1996). Um projeto à procura de si. *Estado ecológico, Seção Identidade*, 3. Belo Horizonte, Minas Gerais, BR: Universidad Federal de Minas Gerais.
- Gillespie, T., Lipkin, B., Sullivan, L., Benowitz, D., Pau, S., & Keppel, G. (2012). The rarest and least protected forests in biodiversity hotspots. *Biodiversity and Conservation*, 21(14), 3597-3611.
- Golay, J., Kanevski, M., Vega Orozco, C., & Leuenberger, M. (2014). The multipoint Morisita index for the analysis of spatial patterns. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 406, 191-202.
- Hammer, O., Harper, D., & Ryan, P. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontología Electronica*, 4(1), 1-9.

- Hartshorn, G. (1991). Plantas. En D. Janzen (Ed.), *Historia Natural de Costa Rica* (M. Chavarría, Trad., págs. 119-353). San José, CR: Editorial de la Universidad de Costa Rica.
- Hilje, B., Calvo-Alvarado, J., Jiménez-Rodríguez, C., & Sánchez-Azofeifa, A. (2015). Tree species composition, breeding systems, and pollination and dispersal syndromes in three forest successional stages in a tropical dry forest in Mesoamerica. *Tropical Conservation Science*, 1(8), 76-94.
- Hoekstra, J., Boucher, T., Ricketts, T., & Roberts, C. (2005). Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters*, 8, 23-29.
- Holbrook, M., Whitbeck, J., & Mooney, H. (1995). Drought responses of neotropical dry forest trees. En H. Mooney, S. Bullock, & E. Medina, *Seasonally tropical forests*. (págs. 243-276). Cambridge University Press. doi:<https://doi.org/10.1017/CBO9780511753398.010>
- Holdridge, L. (1967). *Life zone ecology*. San José, Costa Rica: Tropical Science Center.
- Hughes, R., Kauffman, J., & Jaramilla-Luque, V. (2000). Ecosystem-scale impacts of deforestation and land use in a humid tropical region of México. *Ecological Applications*, 10, 515-527.
- IEF (Instituto Estadual de Florestas). (s.f.). *Parque Estadual da Mata Seca*. Recuperado el 30 de 5 de 2016, de Portal meioambiente.mg: <http://www.ief.mg.gov.br/areas-protegidas/204?task=view>
- IEF (Instituto Estadual de Florestas). (s.f.). *Parque Estadual de Mata Seca*. Recuperado el 30 de 5 de 2016, de Portal meioambiente.mg: <http://www.ief.mg.gov.br/noticias/3306-nova-categoria/1762--parque-estadual-da-mata-seca>
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). (2003.). *Good Practice Guidance for Land Use, Land Use Change and Forestry*. (I. f. (IGES), Ed.) IPCC National Greenhouse Gases Inventory Programme.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). (2006). *IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories*. (H. Eggleston, L. Buendia, K. Miwa, T. Ngara, & K. Tanabe, Edits.) Japón: IGES (National Greenhouse Gas Inventories Programme).
- Janzen, D. (1983). *Costa Rican Natural History*. Chicago, IL: The University of Chicago Press.
- Janzen, D. (1988). Tropical Dry forests, the most endangered major tropical ecosystem. En E. Wilson, & F. Peter, *Biodiversity* (págs. 130-137). Washington DC.: National Academy Press.
- Jaramillo, V. (2004). *El ciclo global el carbono*. (J. Martínez, & A. Fernández Bremauntz, Edits.) México: Instituto Nacional de Ecología. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Jaramillo, V., Martínez-Yrizar, A., & Sanford, R. (2011). Primary productivity and biogeochemistry of seasonally dry tropical forests. En R. Dirzo, H. Young, H. Mooney, & G. Ceballos (Edits.), *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation* (págs. 109-128). London, UK: Island Press.
- Kalacska, M., Sanchez-Azofeifa, G., Calvo-Alvarado, J., Quesada, M., & Janzen, D. (2004). Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 200(1-3), 227-247.
- Kalacska, M., Sánchez-Azofeifa, G., Rivard, B., Caelli, T., White, P., & Calvo-Alvarado, J. (2007). Ecological fingerprinting of ecosystem succession: Estimating secondary tropical dry forest structure and diversity using imaging spectroscopy. *Remote Sensing of Environment*, 108, 82-96.
- Kalacska, M., Sanchez-Azofeifa, G., Rivard, B., Calvo-Alvarado, J., & Quesada, M. (2008). Baseline assessment for environmental services payments from satellite imagery: A case study from Costa Rica and Mexico. *Journal of Environmental Management*, 88, 348-359.
- Kirby, K., & Potvin, C. (2007). Variation in carbon storage among tree species: Implications for the management of a small-scale carbon sink project. *Forest Ecology and Management*, 246, 208-221.
- Kollmann, F., & Coté, A. (1986). Principles of wood science and technology. *Springer Verlag*, 592.

- Lawrence, D. (2005). Regional-scale variation in litter production and seasonality in the tropical dry forests of Southern Mexico. *Biotropica*, 37, 561-570.
- Leite, M., & Pereira, M. (2004). A expansão Urbana de Montes Claros a Partir do Processo de Industrialização. *Leitura Geográfica sobre o Norte de Minas Gerais, Montes Claros*, 1(1), 33-51.
- Leiva, J., Mata, R., Rocha, O., & Gutiérrez, M. (2009). Cronología de la regeneración del bosque tropical seco en Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. I. Características. *Revista Biología Tropical*, 57(3), 801-815.
- López, B., Rodríguez, R., Gracia, C., & Sabate, S. (2006). Climatic signals in growth and its relation to ENSO events of two *Prosopis* species following a latitudinal gradient in South America. *Global Change Biology*, 12, 897-906.
- Lugo, A., & Helmer, E. (2004). Emerging forests on abandoned land: Puerto Rico's new forests. *Forest Ecology and Management.*, 190, 145-161.
- Madeira, B., Espírito-Santo, M., D'Ángelo Neto, S., Nunes, Y., Sánchez-Azofeifa, A., Wilson Fernandes, G., & Quesada, M. (2009). Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology*, 201(1), 291-304.
- Maherali, H., Pockman, W., & Jackson, R. (2004). Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, 85, 2184-2199.
- Maherali, H., Pockman, W., & Jackson, R. (2004). Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, 85, 2184-2199.
- Malhi, Y., Baker, T., Phillips, O., Almeida, S., Álvarez, E., Arroyo, L., . . . Lloyd, J. (2004). The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Global Change Biology*, 10, 563-591.
- Mattos, P., Braz, E., Domene, V., Sampaio, E., Gasson, P., Pareyn, F., . . . Araújo, E. (2015). Climate-tree growth relationships of *Mimosa tenuiflora* in seasonally dry tropical forest, Brazil. *CERNE*, 21, 141-149. doi:10.1590/01047760201521011460
- McDikens, K. (1997). *A guide to monitoring carbon storage in forestry and agroforestry projects*. Winrock International Institute for Agricultural Development, Forest Carbon Monitoring Program, Virginia, EUA.
- McDowell, N., Pockman, W., Allen, C., Breshears, D., Cobb, N., Kolb, T., . . . Yepez, E. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 178, 719-739.
- McDowell, N., Pockman, W., Allen, C., Breshears, D., Cobb, N., Kolb, T., . . . Yepez, E. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 178, 719-739.
- Mendivelso, H., Camarero, J., & Gutiérrez, E. (2016). Dendrocronología en bosques neotropicales secos: métodos, avances y aplicaciones. *Revista Ecosistemas*, 25(2), 66-75.
- Mendivelso, H., Camarero, J., Gutiérrez, E., & Zuidema, P. (2014). Timedependent effects of climate and drought on tree growth in a Neotropical dry forest: short-term tolerance vs. long-term sensitivity. *Agricultural and Forest Meteorology.*, 188, 13-23. doi:10.1016/j.agrformet.2013.12.010.
- Mendivelso, H., Camarero, J., Obregón, O., Gutiérrez, E., & Toledo, M. (2013). Differential Growth Responses to Water Balance of. *Plos One*, 8(10), 1-11. doi:10.1371/journal.pone.0073855
- Mesquita, R., Ickes, K., Ganade, G., & Williamson, G. (2001). Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology*, 89, 528-537.
- Miles, L., Newton, A., DeFries, R., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., . . . Gordon, J. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33(3), 491-505.

- Mitchell, P., O'Grady, A., Tissue, D., White, D., Ottenschlaeger, M., & Pinkard, E. (2013). Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. *New Phytologist*, *197*, 862-872.
- Mitchell, P., O'Grady, A., Tissue, D., White, D., Ottenschlaeger, M., & Pinkard, E. (2013). Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. *New Phytologist*, *197*, 862-872.
- Mooney, H., Canadell, J., Chapin, F., Ehleringer, J., Korner, C., McMurtrie, R., . . . Schulze, D. (1999). Ecosystem physiology responses to global change. En W. Walker, J. Steffen, J. Canadell, & Ingram (Edits.), *The terrestrial biosphere and global change: implications for natural and managed ecosystems*. (págs. 141-189). Cambridge: Cambridge University Press.
- Moya, R., & Calvo-Alvarado, J. (2012). Variation of wood color parameters of *Tectona grandis* and its relationship with physical and chemical soil properties. *Annals in Forest Science*, *69*(8), 947-959.
- Murphy, P., & Lugo, A. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *17*, 67-88.
- NOAA, N. O. (1 de 4 de 2017). *NOAA Center for Weather and Climate Prediction*. Obtenido de [http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis\\_monitoring/ensostuff/ensoyears.shtml](http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ensoyears.shtml)
- Noguera, F., Vega Rivera, J., & García Aldrete, A. (2002.). Introducción. En F. Noguera, J. Vega Rivera, A. García-Aldrete, & M. Quesada Avendaño (Edits.), *Historia natural de Chamela*. (págs. 15-21). D.F., México: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Olson, D., Dinerstein, E., Wikramanayake, E., & Kassem, K. (2001). Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *BioScience*, *51*(11), 933-938.
- Pompeu, P. (1997). Efeitos das estações seca e chuvosa e da ausência de inundações nas comunidades de peixes de três lagoas marginais do médio São Francisco. *Tesis para optar por el grado de Maestría en Ecología*, *72*. Belo Horizonte, Minas Gerais, BR: Universidad Federal de Minas Gerais.
- Portillo-Quintero, C., & Sánchez-Azofeifa, G. (2010). Extend and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation*, *143*, 144-155.
- Portillo-Quintero, C., Sanchez-Azofeifa, G., Calvo-Alvarado, J., Quesada, M., & Espiritu Santo, M. (2015). The role of tropical dry forests for biodiversity, carbon and water conservation in the neotropics: lessons learned and opportunities for its sustainable management. *Regional Environmental Change*, *15*(6), 1039-1049. doi:10.1007/s10113-014-0689-6
- Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, G., Alvarez-Añorve, M., Stoner, K., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., . . . Espírito-Santo, M. (2009). Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, *258*(6), 1014-1024.
- Ravindranath, N., Somashekhar, B., & Gadgil, M. (1997). Carbon flow in Indian forests. *Climatic Change*, *35*(3), 297-320.
- Robinson, A., Robinson, N., & Soon, W. (2007). Environmental Effects of Increased Atmospheric Carbon Dioxide. *Journal of American Physicians and Surgeons*, *12*(3), 79-90.
- Rubel, K., & Kotteck, M. (2010). Observed and projected climate shifts 1901-2100 depicted by world maps of the Köppen-Geiger climate classification. *Meteorologische Zeitschrift*, *19*(2), 135-141. doi:10.1127/0941-2948/2010/0430.
- San Martín, J. (2010). *Metodología de la Investigación*. San José.
- Sánchez-Azofeifa, A., Calvo-Alvarado, J., Espírito-Santo, M., Fernandes, G., Powers, J., & Quesada, M. (2013). Chapter 1: Tropical Dry Forests in the Americas: The Tropi Dry Endeavor. En G. Sánchez-Azofeifa, & J. Powers (Edits.), *Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology, Conservation and Management* (págs. 1-15). CRC Press. doi:10.1201/b15417-2

- Sanchez-Azofeifa, G., Kalacska, M., Quesada, M., Calvo-Alvarado, J., Nassar, J., & Rodriguez, J. (2005). Need for Integrated Research for a Sustainable Future in Tropical Dry Forests. *Conservation Biology*, 19(2), 285-286.
- Sánchez-Azofeifa, G., Quesada, M., Rodriguez, J., Nassar, J., Stoner, K., Castillo, A., . . . Cuevas-Reyes, P. (2005). Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica*, 37(4), 477–485. doi:10.1046/j.0950-091x.2001.00153.x-i1
- Schlesinger, W., & Bernhardt, E. (2013). *Biogeochemistry: An analysis of global change*. (3rd ed.). Academic Press.
- Sevanto, S., McDowell, N., Dickman, L., Pangle, R., & Pockman, W. (2013). How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant, Cell and Environment*. doi:10.1111/pce.12141.
- Sevanto, S., MCDowell, N., Dickman, L., Pangle, R., & Pockman, W. (2014). How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant, Cell and Environment*, 37(1), 153–161. doi:10.1111/pce.12141
- Severien Barigah, T., Charrier, O., Douris, M., Bonhomme, M., Herbette, S., Améglio, T., . . . Cochard, H. (2013). Water stress-induced xylem hydraulic failure is a causal factor of tree mortality in beech and poplar. *Annals of Botany*, 112(7), 1431-1437. doi:10.1093/aob/mct204
- Sévérien Barigah, T., Charrier, O., Douris, M., Bonhomme, M., Herbette, S., Améglio, T., . . . Cochard, H. (2013). Water stress-induced xylem hydraulic failure is a causal factor of tree mortality in beech and poplar. *Annals of Botany*, 112(7), 1431-1437. doi:10.1093/aob/mct204
- Sheskin, D. (2011). *Handbook of Parametric and Nonparametric Statiscal Procedurees*. (Fifth ed.). CRC Press.
- Sperry, J., Hacke, U., Oren, R., & Comstock, J. (2002). Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell and Environment*, 25, 251-263.
- Sperry, J., Hacke, U., Oren, R., & Comstock, J. (2002). Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell and Environment*, 25, 251–263.
- Steel, R., & Torrie, J. (1996). *Bioestadística: Principios y procedimientos*. (2da. ed.). (R. M. B., Trad.) México: McGraw-Hill.
- Thomas, F. (2000). Growth and water relations of four deciduous tree species (*Fagus sylvatica* L., *Quercus petraea* [Matt.] Liebl., *Q. pubescens* Willd., *Sorbus aria* [L.] Cr.) occurring at Central European tree line sites on shallow calcarous soils: physiological reactions of. *Flora*, 195, 104-115.
- Thomas, F. (2000). Growth and water relations of four deciduous tree species (*Fagus sylvatica* L., *Quercus petraea* [MATT.] LIEBL., *Q-pubescens* WILLD., *Sorbus aria* [L.] CR.) occurring at Central-European tree-line sites on shallow calcareous soils: physiological reactions of. *Flora*, 195, 104-115.
- Thornthwaite, C., & Mather, J. (1955). Water balance patterns. En *Climatic characteristics and water balance*. (págs. 128-146). Centerton, New Jersey: C.W Thornthwaite & Associates.
- Thornthwaite, C., & Mather, J. (1957). *Instructions and Tables for Computing Potential Evapotranspiration and the Water Balance*. Centerton, New Jersey: C.W Thornthwaite & Associates.
- Tosi Jr, J., & Voertman, R. (1964). Some environmental factors in the economic development of the tropics. *Economic Geography*, 40, 189-205.
- UNESCO (United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization). (2011). *Biosphere Reserve Information, México, Chamela-Cuixmala*. Recuperado el 29 de 5 de 2016, de <http://www.unesco.org/mabdb/br/brdir/directory/biores.asp?mode=all&code=MEX+19>
- Urli, M., Porté, A., Cochard, H., Guengant, Y., Burlett, R., & Delzon, S. (2013). Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiology*, 33, 672-683.

- Urli, M., Porté, A., Cochard, H., Guengant, Y., Burlett, R., & Delzon, S. (2013). Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiology*, 33, 672–683.
- Vargas Ulate, G. (2001). Fitogeografía de ecosistemas secos en la meseta de ignimbritas de Guanacaste, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 49(1), 227-238.
- World Wildlife Fund. (2001). *Tropical & Subtropical Dry Broadleaf Forest* . Obtenido de Ecoregions Report: <http://www.worldwildlife.org/biomes/tropical-and-subtropical-dry-broadleaf-forests>

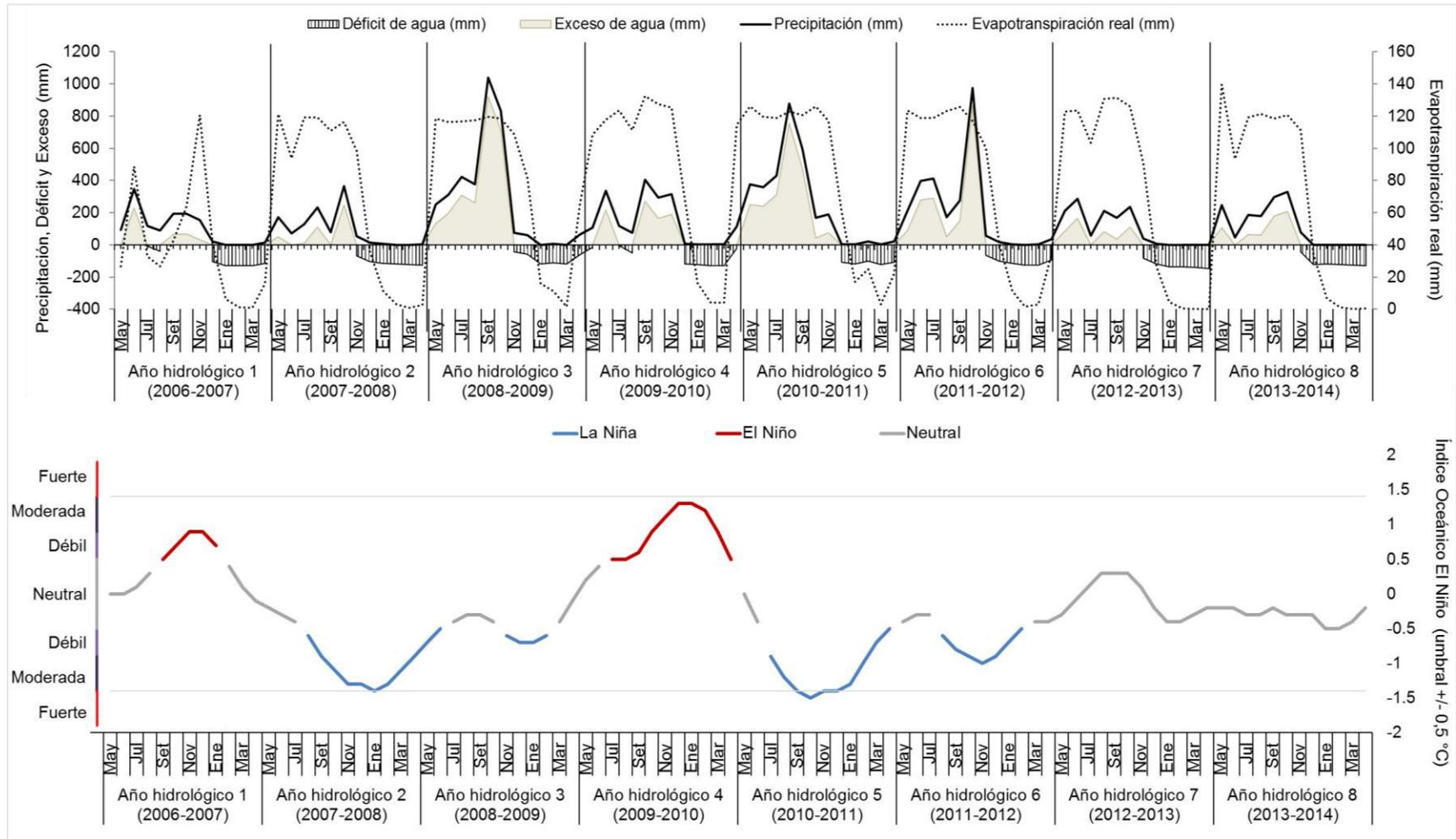
## 12. Anexos

**Anexo 1.** Valor anual de las variables hidroclimáticas según Thornthwaite y Mather (1955, 1957) para el período 2006-2014 en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica y Parque Estadual de Mata Seca, Brasil.

Variable	Costa Rica	Brasil	Variación (%)*	Costa Rica	Brasil	Variación (%)*
	AÑO 1 (2006-2007)			AÑO 2 (2007-2008)		
<i>Precipitación anual (mm)</i>	1220,1	990,4	-18,8	1123,8	708,8	-36,9
<i>Días con lluvia (n)</i>	95,0	53,0	-44,2	120,0	49,0	-59,2
<i>Temperatura promedio (°C)</i>	26,1	24,5	-6,1	25,4	24,8	-2,1
<i>Biotemperatura (°C)</i>	24,7	24,4	-1,1	24,8	24,5	-0,9
<i>Déficit de agua (mm)</i>	683,7	766,3	+12,1	745,0	808,6	+8,5
<i>Exceso de agua (mm)</i>	394,4	370,0	-6,2	421,4	104,7	-75,2
<i>Evapotranspiración anual potencial (mm)</i>	1509,5	1386,6	-8,1	1447,4	1412,7	-2,4
<i>Evapotranspiración anual real (mm)</i>	935,0	700,8	-25,0	833,1	708,1	-15,0
AÑO 3 (2008-2009)			AÑO 4 (2009-2010)			
<i>Precipitación anual (mm)</i>	3451,2	1015,4	-70,6	1786,7	759,0	-57,5
<i>Días con lluvia (n)</i>	149,0	58,0	-61,1	117,0	52,0	-55,6
<i>Temperatura promedio (°C)</i>	25,1	25,1	-0,2	26,4	24,8	-5,8
<i>Biotemperatura (°C)</i>	24,7	24,6	-0,6	24,5	24,5	-0,1
<i>Déficit de agua (mm)</i>	511,0	794,3	+55,5	591,6	837,6	+41,6
<i>Exceso de agua (mm)</i>	2535,4	382,3	-84,9	847,1	184,0	-78,3
<i>Evapotranspiración anual potencial (mm)</i>	1426,8	1427,5	+0,0	1531,2	1412,6	-7,7
<i>Evapotranspiración anual real (mm)</i>	990,8	773,0	-22,0	1053,9	703,3	-33,3
AÑO 5 (2010-2011)			AÑO 6 (2011-2012)			
<i>Precipitación anual (mm)</i>	3055,9	1284,8	-58,0	2562,0	625,5	-75,6
<i>Días con lluvia (n)</i>	133,0	72,0	-45,9	142,0	55,0	-61,3
<i>Temperatura promedio (°C)</i>	25,5	24,3	-4,7	25,6	24,6	-4,0
<i>Biotemperatura (°C)</i>	24,8	24,3	-2,0	24,8	24,4	-1,3
<i>Déficit de agua (mm)</i>	556,3	691,4	+24,3	623,9	863,5	+38,4
<i>Exceso de agua (mm)</i>	2151,9	604,9	-71,9	1717,4	97,6	-94,3
<i>Evapotranspiración anual potencial (mm)</i>	1460,3	1371,4	-6,1	1468,5	1391,4	-5,3
<i>Evapotranspiración anual real (mm)</i>	979,0	797,9	-18,5	919,6	602,9	-34,4
AÑO 7 (2012-2013)			AÑO 8 (2013-2014)			
<i>Precipitación anual (mm)</i>	1221,1	1104,3	-9,6	1364,8	645,2	-52,7
<i>Días con lluvia (n)</i>	87,0	63,0	-27,6	99,0	49,0	-50,5
<i>Temperatura promedio (°C)</i>	26,9	25,3	-6,0	25,8	25,2	-2,3
<i>Biotemperatura (°C)</i>	24,2	24,6	1,6	24,7	24,6	-0,7
<i>Déficit de agua (mm)</i>	837,5	884,5	+5,6	741,3	977,6	+31,9
<i>Exceso de agua (mm)</i>	481,2	545,0	+13,3	619,4	181,6	-70,7
<i>Evapotranspiración anual potencial (mm)</i>	1577,5	1443,8	-8,5	1486,8	1441,1	-3,1
<i>Evapotranspiración anual real (mm)</i>	860,7	702,0	-18,4	868,1	538,6	-38,0

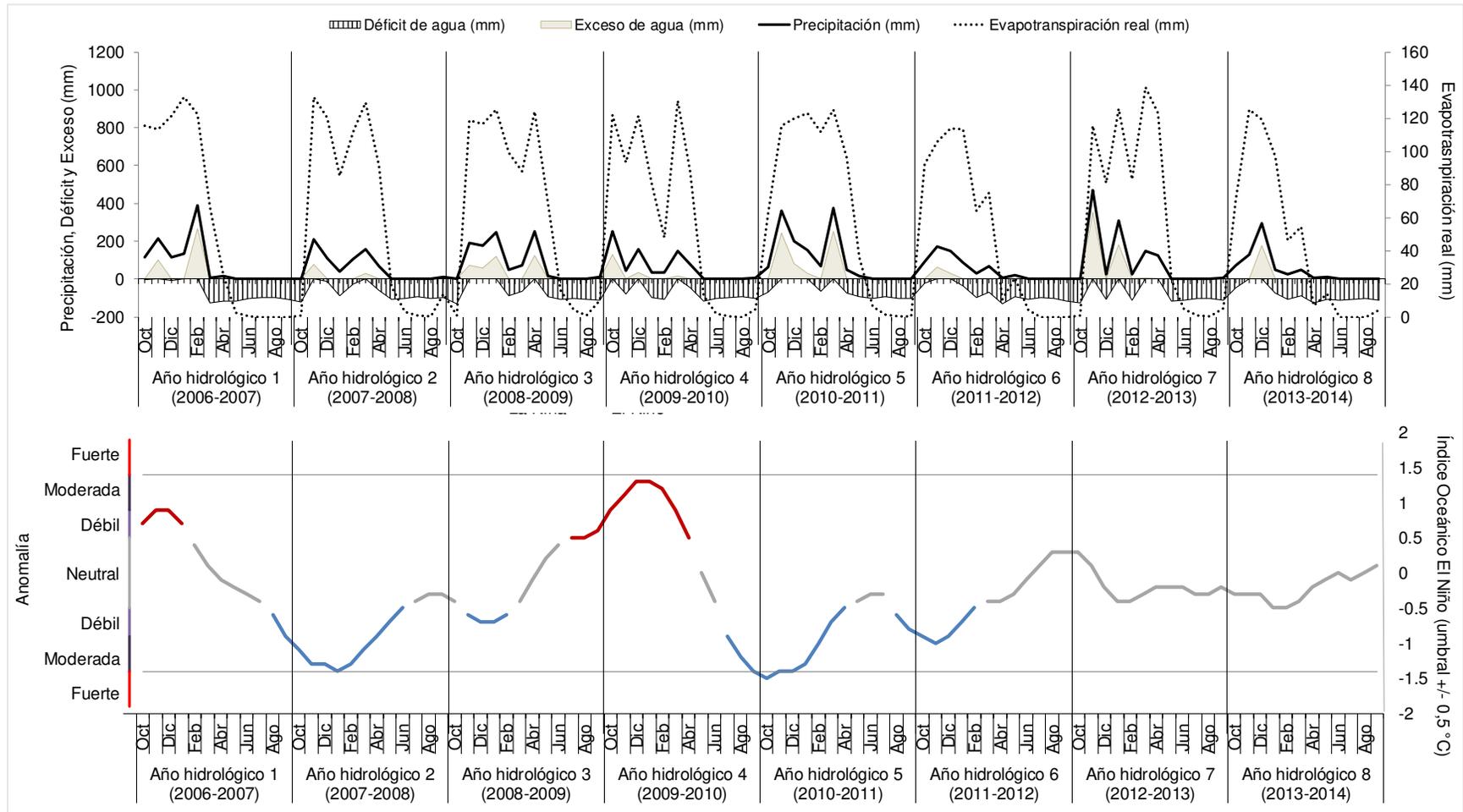
**Dónde:** \* Signos positivos (+) significan que el valor obtenido en Brasil es mayor al de Costa Rica. Signos negativos (-) significan que el valor obtenido en Brasil es menor al de Costa Rica.

**Anexo 2.** Balance hídrico según Thornthwaite y Mather (1955, 1957) anual para el período 1 de mayo de 2006 – 30 de abril de 2014, para la estación del Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica.



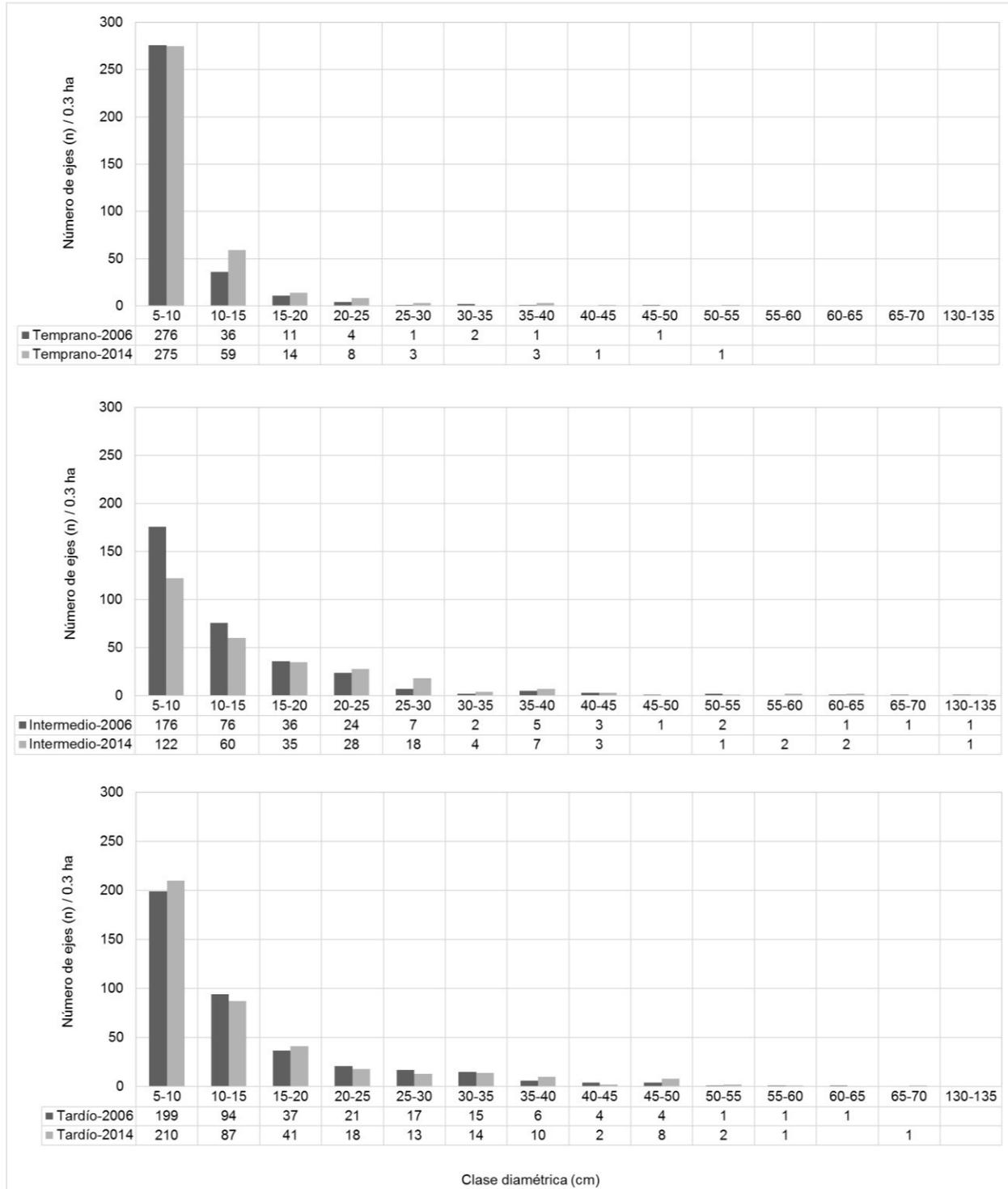
**Fuente:** (1) Gráfico superior: datos de la estación climatológica del PNSR del Instituto Meteorológico de Costa Rica, (2) Gráfico inferior: (NOAA, 2017)

**Anexo 3.** Balance hídrico según Thornthwaite y Mather (1955, 1957) anual para el período 1 de octubre de 2006 – 30 de setiembre de 2014, para la estación Mocambinho, Minas Gerais, Brasil.

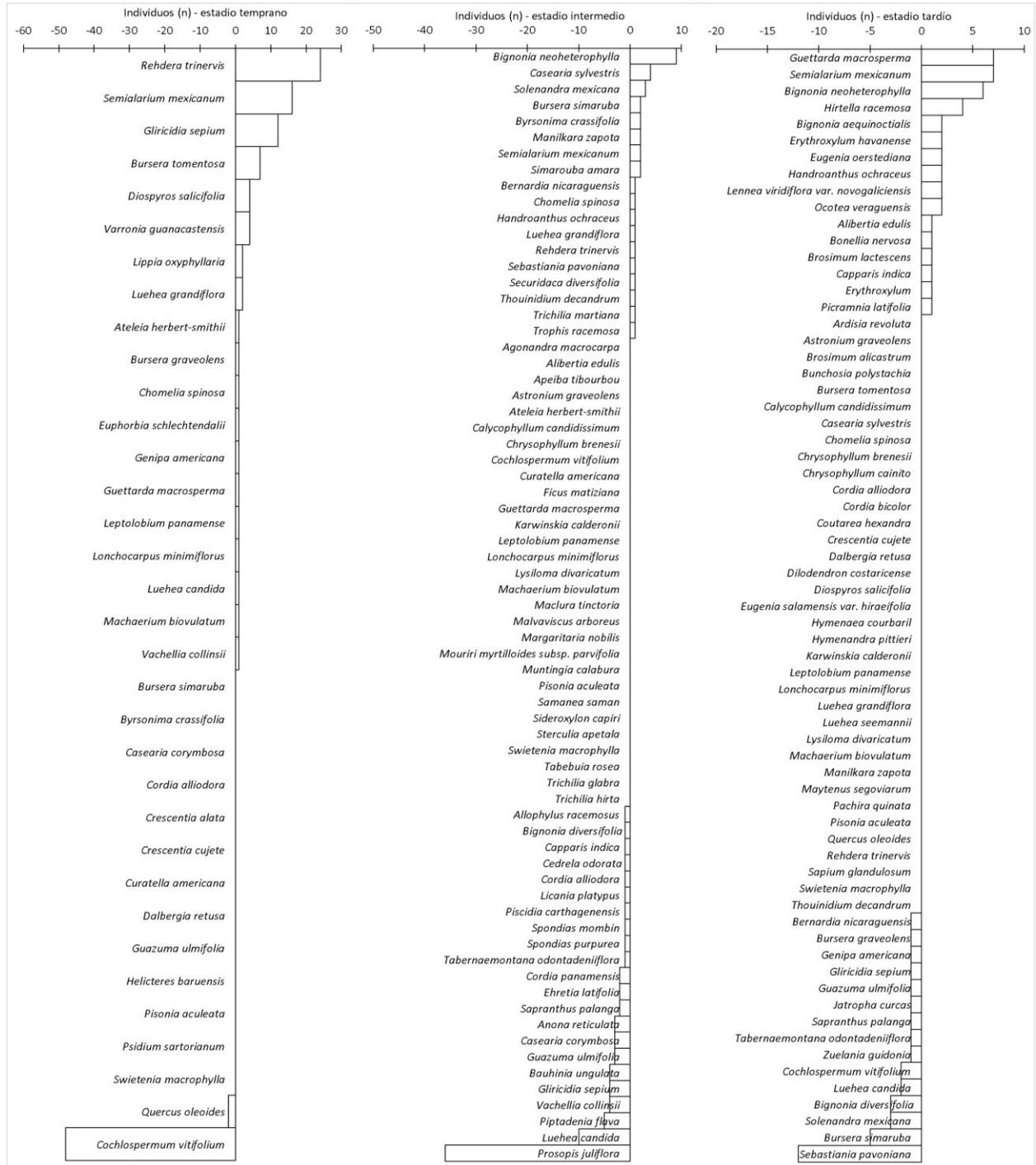


**Fuente:** (1) Gráfico superior: datos de la estación Mocambinho del Instituto Nacional de Meteorología de Brasil (INMET), (2) Gráfico inferior: (NOAA, 2017)

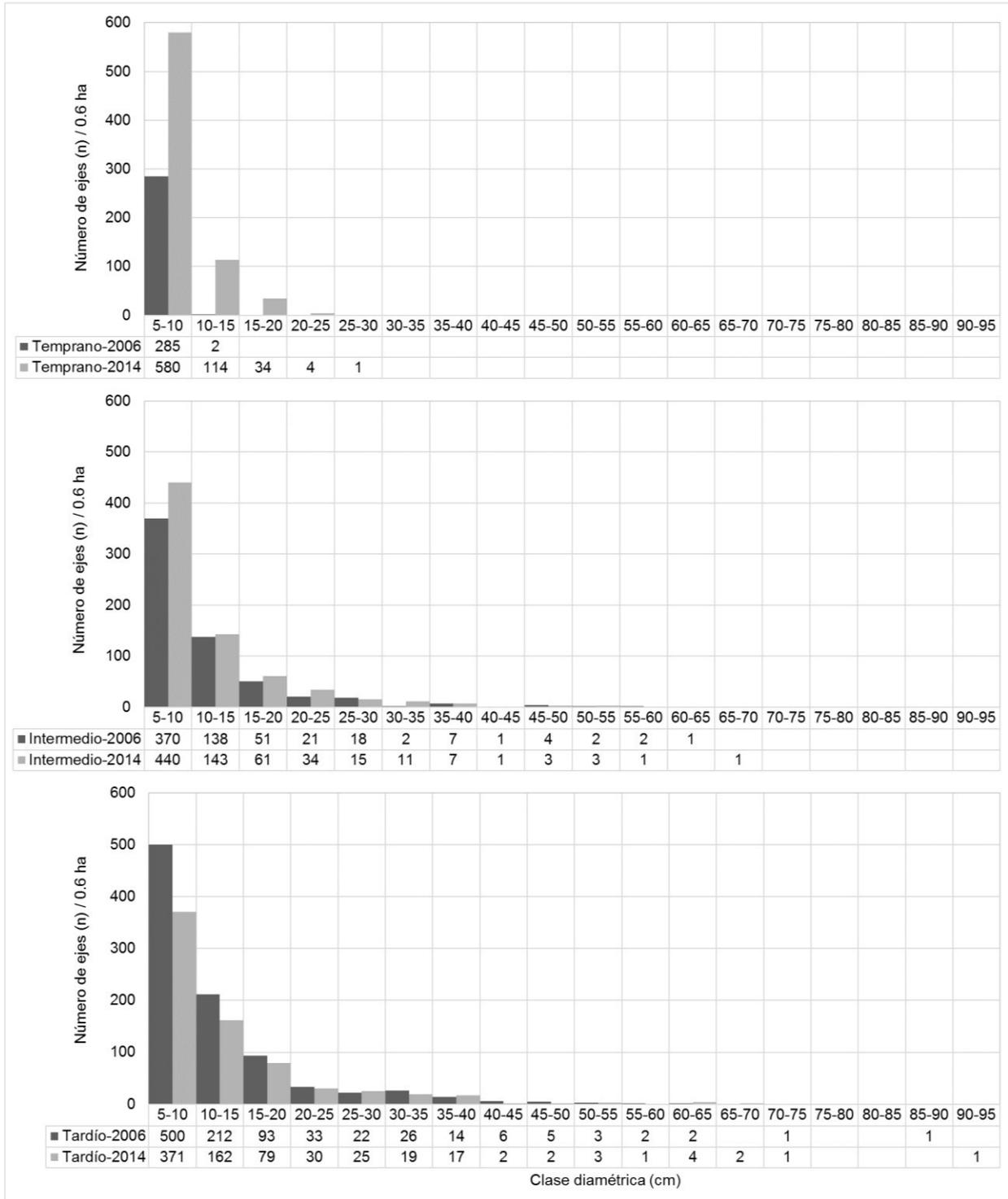
**Anexo 4.** Distribución diamétrica (cm) muestreada por año y estadio de sucesión en un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.



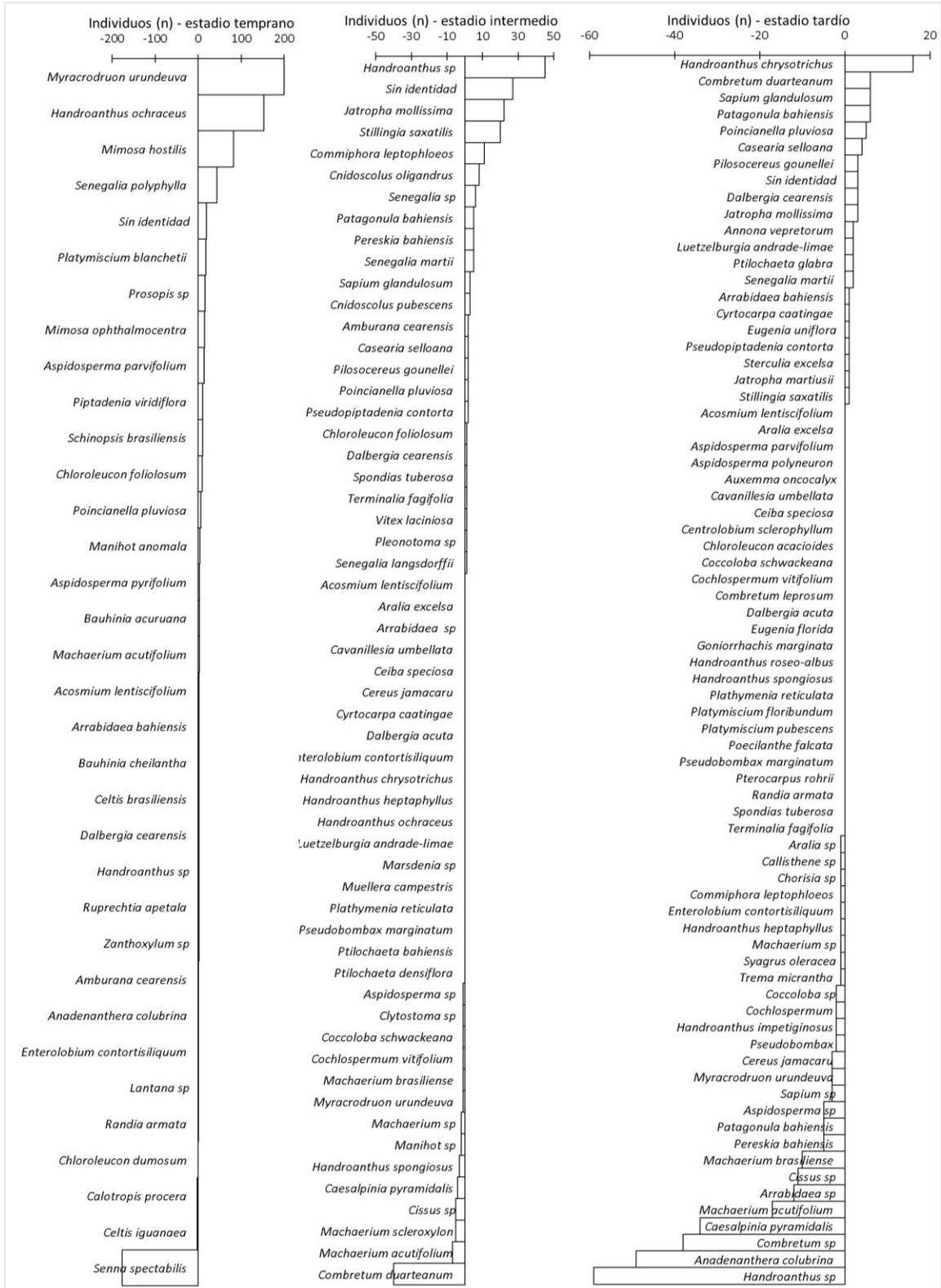
**Anexo 5.** Ganancia o pérdida de individuos (n) por especie y estadio de sucesión en un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica durante un período de ocho años (2006-2014)



**Anexo 6.** Distribución diamétrica (cm) muestreado por año y estadio de sucesión en un bosque seco tropical en el Parque Estadual de Mata Seca, Brasil.



**Anexo 7.** Ganancia o pérdida de individuos (n) por especie y estadio de sucesión en un bosque seco tropical en el Parque Estadual de Mata Seca, Brasil durante un período de ocho años (2006-2014)



**Anexo 8.** Listado de especies y densidades de la madera empleadas para el cálculo de la biomasa en un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

Familia	Especie	Densidad (g/cm <sup>3</sup> )	Referencias
Anacardiaceae	<i>Astronium graveolens</i>	0,844	(1), (2), (4), (8), (14), (15), (16), (17), (19), (53), (57), (58), (63), (67), (68), (74), (87), (89)
Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i>	0,382	(1), (3), (4), (8), (10), (12), (14), (15), (16), (17), (20), (44), (52), (54), (56), (60), (61), (63), (66), (68), (78), (83), (87), (88)
Anacardiaceae	<i>Spondias purpurea</i>	0,357	(1), (2), (3), (4), (5)
Annonaceae	<i>Anona reticulata</i>	0,511	(17), (44), (52)
Annonaceae	<i>Sapranthus palanga</i>	0,630	(1), (87)
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana odontadeniiflora</i>	0,470	(1)
Bignoniaceae	<i>Bignonia aequinocialis</i>	0,466	(17)
Bignoniaceae	<i>Bignonia diversifolia</i>	0,466	(17)
Bignoniaceae	<i>Bignonia neoheterophylla</i>	0,466	(17)
Bignoniaceae	<i>Crescentia alata</i>	0,710	(2)
Bignoniaceae	<i>Crescentia cujete</i>	0,643	(13), (37)
Bignoniaceae	<i>Handroanthus ochraceus</i>	0,870	(1), (14), (15)
Bignoniaceae	<i>Tabebuia rosea</i>	0,519	(1), (2), (15), (17), (33), (44), (52), (61), (63), (76), (83), (85), (86), (87)
Bixaceae	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	0,218	(2), (9), (16)
Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i>	0,505	(1), (2), (6), (8), (9), (10), (11), (12), (13), (14), (15), (16), (17), (18), (33)
Boraginaceae	<i>Cordia bicolor</i>	0,483	(4), (15), (78)
Boraginaceae	<i>Cordia panamensis</i>	0,523	(3), (17)
Boraginaceae	<i>Ehretia latifolia</i>	0,538	(17), (44), (52)
Boraginaceae	<i>Varronia guanacastensis</i>	0,523	(3), (17)
Burseraceae	<i>Bursera graveolens</i>	0,320	(9)
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i>	0,307	(1), (3), (15), (16), (17), (18), (19), (20), (21), (44), (52)
Burseraceae	<i>Bursera tomentosa</i>	0,324	(17), (44), (52)
Capparaceae	<i>Capparis indica</i>	0,680	(2)
Celastraceae	<i>Maytenus segoviarum</i>	0,711	(17), (44), (52)
Celastraceae	<i>Semialarium mexicanum</i>	0,600	(103)
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella racemosa</i>	0,782	(20), (28), (40), (44), (52)
Chrysobalanaceae	<i>Licania platypus</i>	0,692	(1), (37), (77)

Familia	Especie	Densidad (g /cm3)	Referencias
Dilleniaceae	<i>Curatella americana</i>	0,530	(20), (91)
Ebenaceae	<i>Diospyros salicifolia</i>	0,727	(3), (17), (44), (52)
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum havanense</i>	0,990	(2) (17)
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum</i>	0,755	(17), (44), (52)
Euphorbiaceae	<i>Bernardia nicaraguensis</i>	0,600	(103)
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	0,471	(17), (44), (52)
Euphorbiaceae	<i>Jatropha curcas</i>	0,170	(9)
Euphorbiaceae	<i>Sapium glandulosum</i>	0,451	(1), (5), (9), (15), (20), (37), (38), (47), (53), (54), (55)
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania pavoniana</i>	0,655	(17), (44), (52)
Fabaceae	<i>Ateleia herbert-smithii</i>	0,631	(17)
Fabaceae	<i>Bauhinia unguolata</i>	0,784	(87), (90)
Fabaceae	<i>Dalbergia retusa</i>	0,900	(1), (3), (8), (15), (17), (18), (19), (44), (52), (65), (67), (74), (92)
Fabaceae	<i>Gliricidia sepium</i>	0,669	(2), (17), (30), (33)
Fabaceae	<i>Hymenaea courbaril</i>	0,786	(1), (4), (8), (12), (13), (14), (15), (24), (30), (44), (49), (52), (57), (58), (61), (63), (67), (68), (73), (74), (75), (76), (77), (79), (80), (81)
Fabaceae	<i>Lennea viridiflora var. novogaliciensis</i>	0,600	(103)
Fabaceae	<i>Leptolobium panamense</i>	0,873	(17), (44), (52), (67), (83), (94)
Fabaceae	<i>Lonchocarpus minimiflorus</i>	0,780	(1)
Fabaceae	<i>Lysiloma divaricatum</i>	0,845	(1)
Fabaceae	<i>Machaerium biovulatum</i>	0,781	(3), (17), (44), (52)
Fabaceae	<i>Piptadenia flava</i>	0,733	(4)
Fabaceae	<i>Piscidia carthagenensis</i>	0,800	(9)
Fabaceae	<i>Prosopis juliflora</i>	0,791	(2), (6), (13), (17), (21), (23), (33), (44), (52), (67), (98)
Fabaceae	<i>Samanea saman</i>	0,549	(1), (4), (6), (8), (9), (13), (14), (15), (17), (18), (21), (30), (33), (49), (61), (64), (67), (83), (84)
Fabaceae	<i>Vachellia collinsii</i>	0,800	(1)
Fagaceae	<i>Quercus oleoides</i>	0,558	(1), (67), (68), (74)
Lauraceae	<i>Ocotea veraguensis</i>	0,300	(1)
Malpighiaceae	<i>Bunchosia polystachia</i>	0,695	(17)
Malpighiaceae	<i>Byrsonima crassifolia</i>	0,607	(1), (9), (18), (20), (37), (44), (52), (91)
Malvaceae	<i>Apeiba tibourbou</i>	0,257	(1), (12), (37)

Familia	Especie	Densidad (g/cm <sup>3</sup> )	Referencias
Malvaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i>	0,526	(1), (2), (12), (14), (15), (16), (17), (20), (33), (40), (41), (42), (43)
Malvaceae	<i>Helicteres baruensis</i>	0,536	(17)
Malvaceae	<i>Luehea candida</i>	0.5-0.910	(0.3) - (2) (17)
Malvaceae	<i>Luehea grandiflora</i>	0,551	(17), (44), (52)
Malvaceae	<i>Luehea seemannii</i>	0,417	(28)
Malvaceae	<i>Malvaviscus arboreus</i>	0,458	(17), (44), (52)
Malvaceae	<i>Pachira quinata</i>	0,416	(1), (8), (15), (16), (17), (18), (19), (20), (33), (44), (52), (61), (64)
Malvaceae	<i>Sterculia apetala</i>	0,381	(1), (4), (8), (9), (12), (13), (14), (15), (16), (17), (33), (63), (68), (82)
Melastomataceae	<i>Mouriri myrtilloides subsp. parvifolia</i>	0,838	(17), (44), (52)
Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i>	0,458	(1), (2), (4), (9), (10), (12), (13), (14), (15), (16), (18), (44), (52), (53), (58), (60), (61), (65), (66), (67), (71), (72), (73), (74), (75), (76), (77)
Meliaceae	<i>Swietenia macrophylla</i>	0,514	(1), (3), (4), (6), (8), (9), (12), (13), (14), (15), (18), (44), (52), (53), (57), (60), (61), (62), (63), (64), (65), (66), (67), (68), (74), (75), (89), (101), (102)
Meliaceae	<i>Trichilia glabra</i>	0,592	(1), (66), (87)
Meliaceae	<i>Trichilia hirta</i>	0,592	(1), (13), (17), (37), (66), (87)
Meliaceae	<i>Trichilia martiana</i>	0,470	(2)
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>	0,655	(1), (2), (4), (9), (17), (19), (53), (60), (63), (64), (65), (66), (67), (68)
Moraceae	<i>Brosimum lactescens</i>	0,663	(9), (55), (56), (61), (69), (70)
Moraceae	<i>Ficus matiziana</i>	0,426	(3), (17), (44), (52)
Moraceae	<i>Maclura tinctoria</i>	0,776	(1), (2), (4), (8), (9), (12), (14), (17), (22), (23), (33), (44), (45), (52), (53), (57), (58), (61), (63), (67), (74)
Moraceae	<i>Trophis racemosa</i>	0,659	(2), (9), (27)
Muntingiaceae	<i>Muntingia calabura</i>	0,300	(9)
Myrtaceae	<i>Eugenia oerstediana</i>	0,755	(17), (44), (52)
Myrtaceae	<i>Eugenia salamensis var. hiraefolia</i>	0,840	(84)
Myrtaceae	<i>Psidium sartorianum</i>	0,790	(2)
Nyctaginaceae	<i>Pisonia aculeata</i>	0,352	(17), (44), (52)
Opiliaceae	<i>Agonandra macrocarpa</i>	0,816	(17), (44), (52)
Phyllanthaceae	<i>Margaritaria nobilis</i>	0,622	(13), (54), (55)
Picramniaceae	<i>Picramnia latifolia</i>	0,600	(103)

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>	<b>Densidad (g /cm3)</b>	<b>Referencias</b>
Polygalaceae	<i>Securidaca diversifolia</i>	0,880	(17)
Primulaceae	<i>Ardisia revoluta</i>	0,593	(17), (44), (52)
Primulaceae	<i>Bonellia nervosa</i>	0,770	(17)
Primulaceae	<i>Hymenandra pittieri</i>	0,593	(17), (44), (52)
Rhamnaceae	<i>Karwinskia calderonii</i>	0,600	(103)
Rubiaceae	<i>Alibertia edulis</i>	0,760	(88)
Rubiaceae	<i>Calycophyllum candidissimum</i>	0,733	(1), (9), (44), (45), (52), (67), (83)
Rubiaceae	<i>Chomelia spinosa</i>	0,530	(1)
Rubiaceae	<i>Coutarea hexandra</i>	0,600	(9)
Rubiaceae	<i>Genipa americana</i>	0,635	(2), (4), (10), (12), (13), (14), (17), (19), (20), (23), (44), (52), (63), (65), (67), (80), (88), (93)
Rubiaceae	<i>Guettarda macrosperma</i>	0,740	(17), (44), (52)
Rubiaceae	<i>Solenandra mexicana</i>	0,600	(103)
Salicaceae	<i>Casearia corymbosa</i>	0,593	(1), (2), (17)
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i>	0,698	(1), (9), (14), (58)
Salicaceae	<i>Zuelania guidonia</i>	0,611	(28), (37)
Sapindaceae	<i>Allophylus racemosus</i>	0,504	(17), (44), (52)
Sapindaceae	<i>Dilodendron costaricense</i>	0,600	(103)
Sapindaceae	<i>Thouinidium decandrum</i>	0,670	(1)
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum brenesii</i>	0,662	(17), (44), (52)
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum cainito</i>	0,670	(1), (17), (33)
Sapotaceae	<i>Manilkara zapota</i>	0,868	(41), (67), (96), (97)
Sapotaceae	<i>Sideroxylon capiri</i>	0,760	(1)
Simaroubaceae	<i>Simarouba amara</i>	0,379	(1), (4), (8), (10), (12), (14), (15), (16), (20), (29), (55), (57), (60), (61), (73), (80), (81), (99), (100)
Verbenaceae	<i>Lippia oxyphyllaria</i>	0,600	(103)
Verbenaceae	<i>Rehdera trinervis</i>	0,667	(17)

**Anexo 9.** Listado de especies y densidades de la madera empleadas para el cálculo de la biomasa en un bosque seco tropical en el Parque Estadual de Mata Seca, Brasil.

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>	<b>Densidad (g/cm<sup>3</sup>)</b>	<b>Referencias</b>
Anacardiaceae	<i>Cyrtocarpa caatingae</i>	0,600	(103)
Anacardiaceae	<i>Myracrodruon urundeuva</i>	1,032	(4), (8), (12), (14), (17), (22), (33), (49)
Anacardiaceae	<i>Schinopsis brasiliensis</i>	1,230	(14)
Anacardiaceae	<i>Spondias tuberosa</i>	0,404	(3), (17), (44), (52)
Annonaceae	<i>Annona vepretorum</i>	0,511	(17), (44), (52)
Apocynaceae	<i>Aspidosperma parvifolium</i>	0,781	(14), (20), (56)
Apocynaceae	<i>Aspidosperma polyneuron</i>	0,733	(8), (12), (14), (15), (22), (37), (38), (57), (58)
Apocynaceae	<i>Aspidosperma pyriformium</i>	0,790	(14)
Apocynaceae	<i>Aspidosperma sp.</i>	0,748	(17), (44), (52)
Apocynaceae	<i>Calotropis procera</i>	0,600	(103)
Apocynaceae	<i>Marsdenia sp.</i>	0,600	(103)
Araliaceae	<i>Aralia excelsa</i>	0,530	(2)
Araliaceae	<i>Aralia sp.</i>	0,600	(103)
Arecaceae	<i>Syagrus oleracea</i>	0,617	(17)
Bignoniaceae	<i>Arrabidaea bahiensis</i>	0,599	(3), (17), (44), (52)
Bignoniaceae	<i>Arrabidaea sp.</i>	0,600	(103)
Bignoniaceae	<i>Clytostoma sp.</i>	0,600	(103)
Bignoniaceae	<i>Handroanthus chrysotrichus</i>	0,750	(3), (17), (44), (52)
Bignoniaceae	<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	0,748	(3), (17), (44), (52)
Bignoniaceae	<i>Handroanthus impetiginosus</i>	0,912	(2), (8), (12), (14), (22), (46)
Bignoniaceae	<i>Handroanthus ochraceus</i>	0,870	(1), (14), (15)
Bignoniaceae	<i>Handroanthus roseo-albus</i>	0,748	(3), (17), (44), (52)
Bignoniaceae	<i>Handroanthus spongiosus</i>	0,748	(3), (17), (44), (52)
Bignoniaceae	<i>Handroanthus sp.</i>	0,748	(3), (17), (44), (52)
Bignoniaceae	<i>Pleonotoma sp.</i>	0,600	(48)
Bixaceae	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	0,218	(2), (9), (16)
Bixaceae	<i>Cochlospermum sp.</i>	0,264	(17)
Boraginaceae	<i>Auxemma oncocalyx</i>	0,600	(48)

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>	<b>Densidad (g/cm<sup>3</sup>)</b>	<b>Referencias</b>
Boraginaceae	<i>Patagonula bahiensis</i>	0,880	(14)
Burseraceae	<i>Commiphora leptophloeos</i>	0,430	(14)
Cannabaceae	<i>Celtis brasiliensis</i>	0,598	(3), (17), (44), (52)
Cannabaceae	<i>Celtis iguanaea</i>	0,655	(14), (46)
Cannabaceae	<i>Trema micrantha</i>	0,319	(2), (13), (16), (20)
Combretaceae	<i>Combretum duarteanum</i>	0,821	(17), (44), (52)
Combretaceae	<i>Combretum leprosum</i>	0,630	(9), (14)
Combretaceae	<i>Combretum sp.</i>	0,821	(17), (44), (52)
Combretaceae	<i>Terminalia fagifolia</i>	1,000	(14)
Euphorbiaceae	<i>Cnidoscolus oligandrus</i>	0,307	(17)
Euphorbiaceae	<i>Cnidoscolus pubescens</i>	0,440	(14)
Euphorbiaceae	<i>Jatropha martiusii</i>	0,307	(17)
Euphorbiaceae	<i>Jatropha mollissima</i>	0,307	(17)
Euphorbiaceae	<i>Manihot anomala</i>	0,600	(48)
Euphorbiaceae	<i>Manihot sp.</i>	0,600	(48)
Euphorbiaceae	<i>Sapium glandulosum</i>	0,451	(1),(5), (9), (15), (20), (37), (38), (47), (53), (54), (55)
Euphorbiaceae	<i>Sapium sp.</i>	0,430	(17), (44), (52)
Euphorbiaceae	<i>Stillingia saxatilis</i>	0,600	(48)
Fabaceae	<i>Acosmium lentiscifolium</i>	0,763	(17), (44), (52)
Fabaceae	<i>Amburana cearensis</i>	0,522	(8), (9), (12), (14), (22), (37), (42), (53), (57), (60), (61)
Fabaceae	<i>Anadenanthera colubrina</i>	0,866	(8), (12), (14), (15), (33), (46), (51)
Fabaceae	<i>Bauhinia acuruana</i>	0,784	(17), (44), (52)
Fabaceae	<i>Bauhinia cheilantha</i>	0,784	(17), (44), (52)
Fabaceae	<i>Caesalpinia pyramidalis</i>	0,975	(17)
Fabaceae	<i>Centrolobium sclerophyllum</i>	0,678	(17), (44), (52)
Fabaceae	<i>Chloroleucon acacioides</i>	0,604	(17), (44), (52)
Fabaceae	<i>Chloroleucon dumosum</i>	0,604	(17), (44), (52)
Fabaceae	<i>Chloroleucon foliolosum</i>	0,629	(30), (59)
Fabaceae	<i>Dalbergia acuta</i>	0,797	(17), (44), (52)
Fabaceae	<i>Dalbergia cearensis</i>	0,948	(8), (9), (17), (37)

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>	<b>Densidad (g/cm<sup>3</sup>)</b>	<b>Referencias</b>
Fabaceae	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	0,397	(8), (9), (12), (14), (22), (23)
Fabaceae	<i>Goniorrhachis marginata</i>	1,010	(14)
Fabaceae	<i>Luetzelburgia andrade-limae</i>	0,600	(48)
Fabaceae	<i>Machaerium acutifolium</i>	1,120	(14)
Fabaceae	<i>Machaerium brasiliense</i>	0,660	(14)
Fabaceae	<i>Machaerium scleroxylon</i>	0,823	(8), (9), (12), (14)
Fabaceae	<i>Machaerium sp.</i>	0,781	(3), (17), (44), (52)
Fabaceae	<i>Mimosa hostilis</i>	1,120	(14)
Fabaceae	<i>Mimosa ophthalmocentra</i>	0,756	(48)
Fabaceae	<i>Muelleria campestris</i>	0,890	(14)
Fabaceae	<i>Piptadenia viridiflora</i>	0,860	(9), (14)
Fabaceae	<i>Plathymenia reticulata</i>	0,497	(8), (9), (14)
Fabaceae	<i>Platymiscium blanchetii</i>	0,796	(17), (44), (52)
Fabaceae	<i>Platymiscium floribundum</i>	0,890	(14)
Fabaceae	<i>Platymiscium pubescens</i>	0,796	(NO ENCONTRADA)
Fabaceae	<i>Poecilanthus falcata</i>	0,743	(17), (44), (52)
Fabaceae	<i>Poincianella pluviosa</i>	0,890	(12)
Fabaceae	<i>Prosopis sp.</i>	0,767	(17), (44), (52)
Fabaceae	<i>Pseudopiptadenia contorta</i>	0,600	(48)
Fabaceae	<i>Pterocarpus rohrii</i>	0,456	(2), (10), (14), (15), (20), (27)
Fabaceae	<i>Senegalia langsdorffii</i>	0,600	(48)
Fabaceae	<i>Senegalia martii</i>	0,600	(48)
Fabaceae	<i>Senegalia polyphylla</i>	0,629	(9), (11), (12), (14)
Fabaceae	<i>Senegalia sp.</i>	0,600	(48)
Fabaceae	<i>Senna spectabilis</i>	0,480	(50)
Lamiaceae	<i>Vitex laciniosa</i>	0,562	(3), (17), (44), (52)
Malpighiaceae	<i>Ptilochaeta bahiensis</i>	0,600	(48)
Malpighiaceae	<i>Ptilochaeta densiflora</i>	0,600	(48)
Malpighiaceae	<i>Ptilochaeta glabra</i>	0,600	(48)
Malvaceae	<i>Cavanillesia umbellata</i>	0,150	(9), (14), (17)

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>	<b>Densidad (g/cm<sup>3</sup>)</b>	<b>Referencias</b>
Malvaceae	<i>Ceiba speciosa</i>	0,335	(17), (44), (52)
Malvaceae	<i>Chorisia sp.</i>	0,293	(17), (44), (52)
Malvaceae	<i>Pseudobombax marginatum</i>	0,320	12
Malvaceae	<i>Pseudobombax</i>	0,277	(17), (44), (52)
Malvaceae	<i>Sterculia excelsa</i>	0,510	(8), (20)
Myrtaceae	<i>Eugenia florida</i>	0,681	(14), (47), (55)
Myrtaceae	<i>Eugenia uniflora</i>	0,829	(23), (46)
Polygonaceae	<i>Coccoloba schwackeana</i>	0,687	(17), (44), (52)
Polygonaceae	<i>Coccoloba sp.</i>	0,687	(17), (44), (52)
Polygonaceae	<i>Ruprechtia apetala</i>	0,661	(23), (46)
Rubiaceae	<i>Randia armata</i>	0,668	(9), (46)
Rutaceae	<i>Zanthoxylum</i>	0,617	(17), (44), (52)
Salicaceae	<i>Casearia selloana</i>	0,635	(17), (44), (52)
Sin identidad	<i>Sin identidad</i>	0,600	(48)
Verbenaceae	<i>Lantana sp.</i>	0,600	(48)
Vitaceae	<i>Cissus sp.</i>	0,600	(48)
Vochysiaceae	<i>Callisthene sp.</i>	0,743	(17), (44), (52)

## **Bibliografía consultada para los Anexos 8 y 9.**

- (1) Carpio, I. (1992). Maderas de Costa Rica: 150 especies forestales. San José: Editorial de la Universidad de Costa Rica.
- (2) Barajas-Morales, J. (1987). Wood Specific Gravity in Species from Two Tropical Forests in México. *IAWA Journal*, 8(2), 143-148.
- (3) Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), (2003), Cuadro 3A,1,9-2: Densidades de madera básicas (D) de troncos (toneladas de materia seca/m<sup>3</sup> de volumen recién talado) para especies tropicales arbóreas In: Chapter 3: Good Practice Guidance for Land Use, Land-Use Change and Forestry (GPG-LULUCF), Vienna, 3: 183-189.
- (4) Fearnside, P. (1997). Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 90(1), 59-87.
- (5) Departemen Kehutanan. (1983). Jenis-Jenis Pohon Disusun Berdasarkan Nama Daerah dan Nama Botaninya, Buku 10, Maluku. (List of trees species based on vernacular and botanical name), Program Kehutanan. Direktorat Bina Program Kehutanan, Maluku.
- (6) Faridah, L., Van der Maesen, L., Kang, B., Oyen, L., Van den Beldt, R., Wessel, M., & Jansen, P. (1997). Plant resources of South-East Asia no. 11. Auxiliary plants.
- (8) Chichignoud, M., Deon, G., Detienne, P., Parant, B., & P, Vantomme, (1990), Atlas des Bois Tropicaux d'Amérique Latine, CIRAD-Foret, Nogent-sur-Marne France and Organisation Internationale des Bois Tropicaux, Yokohama, Japan.
- (9) Detienne, P., & Jacquet, P., (1983), Atlas d'Identification des Bois de l'Amazonie et des Régions Voisines, Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-sur-Marne, France.
- (10) Fanshawe, D. B., (1961), Forest products of British Guiana I: principal timbers, Forestry Bulletin (New Series), Georgetown, British Guiana Forest Department.
- (11) ter Steege, H., & Hammond, D. S. (2001). Character convergence, diversity, and disturbance in tropical rain forest in Guyana. *Ecology*, 82(11), 3197-3212.
- (12) Gutiérrez, V. H., Silva, J., Arias, J., & Castello, L. (1999). Información técnica para el procesamiento industrial de 134 especies maderables de Bolivia. La Paz, BO, FAO-PAFBOL. Serie Técnica, (12), 372.
- (13) Little Jr, E. L., & Wadesworth, F. H. (1964). Common trees of Puerto Rico and the Virgin Islands US Department of Agriculture, Agricultural Handbook 249, superintendent of documents. *US Government Printing Office, Washington*.
- (14) Lorenzi, H. (1992). Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Nova Odessa: *Editora Plantarum*.
- (15) Reyes, G., Brown, S., Chapman, J., & Lugo, A. E. (1992). Wood densities of tropical trees. USDA Forest Service, Southern Forest Experiment Station. *General Technical Report SO, 88*.

- (16) Wiemann, M., & Williamson, G. (1989). Wood specific gravity gradients in tropical dry and montane rain forest trees. *American Journal of Botany*, 924-928.
- (17) *World Agroforestry Centre (ICRAF)*. (s. f.). The Functional Attributes and Ecological Database. Recuperado de: <http://db.worldagroforestry.org/wd/inquire>.
- (18) Reyes, G., Brown, S., Chapman, J., & Lugo, A. (1992). Wood densities of tropical tree species. *Gen. Tech. Rep. SO-88. New Orleans, LA: US Dept of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station*.
- (19) The Wood Exchange. In: *World Agroforestry Centre (ICRAF)*. (s. f.). The Functional Attributes and Ecological Database. Recuperado de: <http://db.worldagroforestry.org/wd/inquire>.
- (20) Detienne, P., Jacquet, P., & Mariaux, A. (1982). Manuel d'identification des bois tropicaux. 3. Guyane française: Centre Technique Forestier tropical: Nogent-sur-Marne.
- (21) Liogier, A. (1978). Arboles dominicanos. Santo Domingo: Academia de Ciencias de la República Dominicana.
- (22) Leonardis, R., & Milanese, C. (1975). *Libro del árbol: esencias forestales indígenas de la Argentina de aplicación industrial*. Buenos Aires: Celulosa Argentina.
- (23) Giménez, A., Giménez, J., & Moglia, J. (2003). *Árboles del Chaco Argentino: guía para el reconocimiento dendrológico*. Santiago del Estero: Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Santiago del Estero.
- (24) ter Steege, H., & Hammond, D. (2001). Character convergence, diversity, and disturbance in tropical rain forest in Guyana. *Ecology*, 82(11), 3197-3212.
- (25) Favrichon, V. (1994). Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique de peuplement en forêt guyanaise. *Revue d'Écologie*, 49(4), 379-403.
- (26) King, D. (1996). Allometry and life history of tropical trees. *Journal of tropical ecology*, 12(1), 25-44.
- (27) sg4FLS measured by Helene Muller-Landau at La Selva in 2001. In: *World Agroforestry Centre (ICRAF)*. (s. f.). The Functional Attributes and Ecological Database. Recuperado de: <http://db.worldagroforestry.org/wd/inquire>.
- (28) sgBCI measured by Helene Muller-Landau on BCI in 2000. In: *World Agroforestry Centre (ICRAF)*. (s. f.). The Functional Attributes and Ecological Database. Recuperado de: <http://db.worldagroforestry.org/wd/inquire>.
- (29) Values compiled from various sources by the BDFFP project. In: *World Agroforestry Centre (ICRAF)*. (s. f.). The Functional Attributes and Ecological Database. Recuperado de: <http://db.worldagroforestry.org/wd/inquire>.
- (30) Soewarsono, P. (1990). Specific Gravity of Indonesian Woods and Its Significance for Practical Use. *Departemen Kehutanan RI, Bogor*.

- (31) Ilic, J., Boland, D., McDonald, M., Downes, G., & Blakemore, P. (2000). Woody Density Phase 1-State of Knowledge. National Carbon Accounting System-Technical Report No. 18. *Australian Greenhouse Office, Canberra, AU.*
- (32) Anonymous, 1974, cc, Forest Research and Training Circle, Forest Department, Burma, 121 pp. In: *World Agroforestry Centre (ICRAF)*. (s. f.). The Functional Attributes and Ecological Database. Recuperado de: <http://db.worldagroforestry.org/wd/inquire>.
- (33) *World Agroforestry Centre (ICRAF)*. (s. f.). Agroforestry tree Database. Recuperado de: [www.worldagroforestrycentre.org/sea/products/AFDbases/AF/index.asp](http://www.worldagroforestrycentre.org/sea/products/AFDbases/AF/index.asp).
- (34) Desch, H., & Dinwoodie, J. (1996). *Timber structure, properties, conversion and use* (No. Ed. 7). Basingstoke: MacMillan Press Ltd.
- (35) Jenis-Jenis Pohon Disusun Berdasarkan Nama Daerah dan Nama Botaninya, Buku 18 A, Kalimantan Tengah. In: *World Agroforestry Centre (ICRAF)*. (s. f.). The Functional Attributes and Ecological Database. Recuperado de: <http://db.worldagroforestry.org/wd/inquire>.
- (36) Food and Agriculture Organization (FAO). (s. f. ). FAO Corporate Document Repository. Recuperado de: <http://www.fao.org/docrep/w4095e/w4095e0c.htm>
- (37) Prospect: The Wood Database Version 2,1. In: *World Agroforestry Centre (ICRAF)*. (s. f.). The Functional Attributes and Ecological Database. Recuperado de: <http://db.worldagroforestry.org/wd/inquire>.
- (38) Prospect: The Wood Database Version 2,1 to 2,3. In: *World Agroforestry Centre (ICRAF)*. (s. f.). The Functional Attributes and Ecological Database. Recuperado de: <http://db.worldagroforestry.org/wd/inquire>.
- (39) Echenique-Manrique, R. (1971). Características de la madera y su uso en la construcción. México D.F: Cámara Nacional de la Industria de la Construcción.
- (40) Venezuela database, By H ter Steege. In: *World Agroforestry Centre (ICRAF)*. (s. f.). The Functional Attributes and Ecological Database. Recuperado de: <http://db.worldagroforestry.org/wd/inquire>.
- (41) Atas, P. (1981). Mengenal Sifat-sifat Kayu Indonesia dan Penggunaannya. *Penerbit Kanisius, Yogyakarta.*
- (42) Chudnoff, M. (1973). *Physical, Mechanical, and Other Properties of Selected Secondary Species in Surinam, Peru, Colombia, Nigeria, Gabon, Philippines, and Malaysia*. Office of Science and Technology Agency for International Development.
- (43) Benthall, A. (1984). *The Trees of Calcutta: And its Neighborhood*. Calcutta: Thacker Spink and Co, Ltd.
- (44) Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N., & Zanne, A. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters*, 12(4), 351-366.
- (45) Little, E., Wodbury, R., & Wadesworth, F. (1974). *Trees of Puerto Rico and the Virgin Islands*, Second Volume, US Department of Agriculture, Agricultural Handbook 449, Superintendent of Documents, US Government Printing Office, Washington DC.

- (46) Easdale, T. - Universidad Tucuman, Unpublished data. In: *World Agroforestry Centre (ICRAF)*. (s. f.). The Functional Attributes and Ecological Database. Recuperado de: <http://db.worldagroforestry.org/wd/inquire>.
- (47) Van Gelder, H., Poorter, L., & Sterck, F. (2006). Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist*, 171(2), 367-378.
- (48) Charan Sahu, S., Suresh, H., & Ravindranath, N. (2016). Forest structure, composition and above ground biomass of tree community in tropical dry forests of Eastern Ghats, India. *Notulae Scientiae Biologicae*, 125-133.
- (49) Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal (IBDF). (1983). Potencial Madeireiro do Grande Carajás. *Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal (IBDF), Brasilia, DF, Brazil*.
- (50) Rocafort, J., & Siopongco, J. (1974). Fifth Progress Report on the Specific Gravity of Philippine woods. *The Philippine Lumberman*, 20(5), 11-24.
- (51) Viscarra Altamirano, S. (1992). *Maderas de Bolivia (características y usos de 55 maderas tropicales)*. Santa Cruz: Centro de Investigaciones de la Capacidad de Uso Mayor de la Tierra, Cámara Nacional Forestal.
- (52) Zanne, A., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S., & Chave, J. (2009). Global wood density database. 2009. Recuperado de: <http://datadryad.org/handle/10255/dryad.235>
- (53) Instituto Brasileiro Do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (Ibama). (2006). Database of Brazilian Woods. Recuperado de: 2006. <http://www.ibama.gov.br/lpf/madeira/default.htm>.
- (54) Values collected by Miles Silman. In: *World Agroforestry Centre (ICRAF)*. (s. f.). The Functional Attributes and Ecological Database. Recuperado de: <http://db.worldagroforestry.org/wd/inquire>.
- (55) Woodcock, D. (2000). Wood specific gravity of trees and forest types in the southern Peruvian Amazon. *Acta Amazonica*, 30(4), 589-589.
- (56) sg4FCC measured by Helene Muller-Landau at Cocha Cashu in 2001. In: *World Agroforestry Centre (ICRAF)*. (s. f.). The Functional Attributes and Ecological Database. Recuperado de: <http://db.worldagroforestry.org/wd/inquire>.
- (57) Loureiro, A. A., & Lisboa, P. L. B. (1979). Madeiras do município de Aripuanã e suas utilidades (Mato Grosso). *Acta Amazonica*, 9(1), 5-88.
- (58) Martins, R. (1944). *Livro das árvores do Paraná*. Curitiba: Edicao do Directorio Regional de Geografia do Estado do Parana.
- (59) Kryn, J., & Fobes, E. (1959). The Woods of Liberia. Forest Products Laboratory Document No. 2159, Forest Service, U.S. Department of Agriculture.
- (60) Arostegui, A. (1982). Recopilacion y analisis de estudios tecnologicos de maderas peruanas. Documento de trabajo No. 2. Proyecto PNUD/FAO/PER/81/002 Fortalecimiento de los programas de desarrollo forestal en selva central, Lima.

- (61) Baker, T., Phillips, O., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore, A., & Lewis, S. (2004). Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology*, 10(5), 545-562.
- (63) Chudnoff, M. (1984). *Tropical timbers of the world*. Washington, DC: US Department of Agriculture, Forest Service.
- (64) Junta, D. (1981). Tablas de propiedades físicas y mecánicas de la madera de 20 especies del Perú. Proyectos Andinos de Desarrollo Tecnológico en el área de los Recursos Forestales Tropicales. Junta del Acuerdo de Cartagena. Lima-Perú.
- (65) Benítez, R., & Montesinos, J. (1988). Catálogo de cien especies forestales de Honduras; distribución, propiedades y usos. Siguatepeque: Escuela Nacional de Ciencias Forestales (ESVACIFOR).
- (66) Acevedo, M., & Kikata, Y. (1994). Atlas de maderas de Perú. Editorial: Universidad Nacional Agraria La Molina.
- (67) Cordero, J., & Boshier, D. (Eds.). (2003). *Árboles de Centroamérica: un manual para extensionistas*. Turrialba: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE).
- (68) Escobar, C., & Rodríguez, J. (1995). *Las maderas en Colombia*. Medellín: Universidad Nacional de Colombia, Centro Colombo Canadiense de la Madera.
- (69) Inga, P., & Castillo, M. (2016). Características físico-químicas de la madera y carbon de once especies forestales de la Amazonia Peruana. *Revista Forestal del Peru*, 14(2), 62-73.
- (70) Nogueira, E. M., Nelson, B. W., & Fearnside, P. M. (2005). Wood density in dense forest in central Amazonia, Brazil. *Forest Ecology and Management*, 208(1), 261-286.
- (71) Lemmens, R. H. M. J., Soerianegara, I., & Wong, W. C. (1995). Timber trees: Minor commercial timbers, Plant Resources of South-East Asia No 5(2). Leiden: Backhuys Publishers.
- (72) Direktorat Bina Program Kehutanan. (1982). Jenis-Jenis Pohon disusun Berdasarkan Nama Daerah dan Nama Botaninya Buku 13. Aceh. In: *World Agroforestry Centre (ICRAF)*. (s. f.). The Functional Attributes and Ecological Database. Recuperado de: <http://db.worldagroforestry.org/wd/inquire>.
- (73) Vink, A. (1983). *Surinam Timbers*. Suriname: State Forest Industries, Paramaribo.
- (74) Jiménez-Madrigal, Q., Rojas-Rodríguez, F., Rojas, V., & Rodríguez, L. (2002). *Árboles maderables de Costa Rica: ecología and Silvicultura*. Heredia: Instituto Nacional de Biodiversidad (INBIO).
- (75) González, T., & González, G. (1973). *Propiedades físicas, mecánicas, usos y otras características de algunas maderas comercialmente importantes en Costa Rica*. San José: Laboratorio de Productos Forestales.
- (76) Arévalo, R., & Londoño, A. (2017). Manual para la identificación de maderas que se comercializan en el departamento del Tolima. Ibagué.

- (77) Longwood, F. (1971). Present and potencial commercial timbers of the Caribbean with special reference to the West Indies, the Guianas, and British Honduras. Northeastern Forest Experiment Station, Forest Service. Agricultural Handbook N° 207. Washington: USDA.
- (78) Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal (IBDF). 1981. Madeiras de Amazonia, características e utilização. Vol 1. Floresta Nacional do Tapajos. Brasília: Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal.
- (79) Ferraz, I., Leal, N., Imakawa, A., Varela, V., & Piña-Rodrigues, F. (2004). Características básicas para um agrupamento ecológico preliminar de espécies madeireiras da floresta de terra firme da Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 34(4), 621-633.
- (80) Gazel, M. (1983). *Croissance des arbres et productivité des peuplements en forêt dense équatoriale de Guyane*. Guyane: Office national des forêts.
- (81) INPA (1991). *Catalogo de madeiras da Amazonia*. Manaus: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia, Coodenao de Pesquisas em Produtos Forestais.
- (82) Van der Slooten, H. J., Richter, H. G., Aune, J. E., & Cordero, L. L. (1971). Inventariacion y demonstraciones forestales Panama: Propiedades y usos de ciento trece especies maderables de Panama. *Informe tecnico*, 3.
- (83) Tree Talk. 2005. Woods of the World Pro CD. Springer-Verlag. In: *World Agroforestry Centre (ICRAF)*. (s. f.). The Functional Attributes and Ecological Database. Recuperado de: <http://db.worldagroforestry.org/wd/inquire>.
- (84) Meier, E. (2008). The Wood Database. Recuperado de: <http://www.wood-database.com/wood-identification/by-scientific-name/>
- (85) Hidayat, S. and Simpson, W.T. 1994.c. USDA FPL-RN-0263. In: *World Agroforestry Centre (ICRAF)*. (s. f.). The Functional Attributes and Ecological Database. Recuperado de: <http://db.worldagroforestry.org/wd/inquire>.
- (86) Kukachka, B. (1970). *Properties of imported tropical Woods*. Madison: US Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory.
- (87) De San Román, M., González, G., Méndez, L., Bonilla, L., Carpio, I., & Muñoz, A. (1981). *Propiedades y usos de cuarenta y ocho especies maderables de Llanos de Cortés, Guanacaste*. San José: Universidad de Costa Rica, Facultad de Ingeniería, Laboratorio de Productos Forestales.
- (88) Parolin, P., Ferreira, L. V., & Junk, W. J. (1998). Central Amazonian floodplains: effect of two water types on the wood density of trees. *Internationale Vereinigung fur Theoretische und Angewandte Limnologie Verhandlungen*, 26(3), 1106-1112.
- (89) Mainieri, C., & Chimelo, J. (1989). *Fichas de características das madeiras brasileiras*. Sao Paulo.: Instituto de Pesquisas Tecnológicas.
- (90) Soler, M. (2004). *Mil maderas II*. Valencia: Editorial UPV (Universidad Politécnica de Valencia).
- (91) Barbosa, R., & Ferreira, C. (2004). Densidade básica da madeira de um ecossistema de "campina" em Roraima, Amazonia Brasileira. *Acta Amazonica* 34, 587-591.

- (92) Soler, M. (2001). *Mil maderas*. Valencia: Editorial UPV (Universidad Politécnica de Valencia).
- (93) Cunha-Mello, E. (1971). Estudo dendrológico e determinação das características físicas e mecânicas do Genipapo, *Genipa americana* L. [The dendrology and the physical and mechanical properties of Genipapo, *Genipa americana*.]. *Brasil Florestal*, 2(8), 17-21.
- (94) Soerianegara, I., & Lemmens, R. (Eds.). (1994). *Timber trees: Major commercial timber*. Bogo: PROSEA.
- (96) Souza, M., Magliano, M., & Alves, J. (1997). *Madeiras tropicais brasileiras: Brazilian tropical Woods*. Brasília: Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis, Laboratório de Produtos Florestais.
- (97) Herrera, Z., & Morales, A. (1993). *Propiedades y usos potenciales de 100 maderas nicaragüenses*. Managua: Instituto Nicaragüense de Recursos Naturales y del Ambiente (IRENA).
- (98) Alden, H. (1995). *Hardwoods of North America* (Vol. 83). Madison: US Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory.
- (99) Proyecto Radargramétrico del Amazonas. (1979). *La Amazonia Colombiana y sus recursos*. IGAC, Bogota.
- (100) Do Nascimento, C. (1993). Variabilidade da densidade básica e de propriedades mecânicas de madeiras da Amazônia. (Masters thesis in Forestry Sciences), Universidade de Sao Paulo, Escola Superior de Agricultura 'Luiz de Queiroz', Piracicaba, Sao Paulo, Brazil.
- (101) Martawijaya, A., Kartasujana, I., Kadir, K., & Prawira, S. A. (1992). *Indonesian Wood Atlas Vol 1*. Departemen Kehutanan RI, Bogor.
- (102) PROSEA Timber Tree, CD ROM series, ETI Biodiversity Center, World Biodiversity Databases. In: *World Agroforestry Centre (ICRAF)*. (s. f.). *The Functional Attributes and Ecological Database*. Recuperado de: <http://db.worldagroforestry.org/wd/inquire>.

**Anexo 10.** Promedio de biomasa, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente aéreos (Mg ha<sup>-1</sup>) (± límites de confianza al 95%) por país, por año y estadio de sucesión en un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica y Parque Estadual de Mata Seca, Brasil. Las letras muestran las diferencias por país y para el mismo año de acuerdo con la prueba Tukey.

Variable	Factor_1	Factor_2	Factor_3	N	Biomasa Aérea (Mg ha <sup>-1</sup> )	Carbono Aéreo (Mg ha <sup>-1</sup> )	CO <sub>2</sub> equivalente Aéreo (Mg ha <sup>-1</sup> )
País	Costa Rica			18	141,4 (±45,9) <sup>a</sup>	68,9 (±22,5) <sup>a</sup>	252,9 (±82,5) <sup>a</sup>
	Brasil			38	115,7 (±24,3) <sup>a</sup>	56,2 (±11,9) <sup>a</sup>	206,5 (±43,7) <sup>a</sup>
Estadio	Temprano			18	39,3 (±17,4) <sup>a</sup>	18,8 (±8,5) <sup>a</sup>	69,0 (±31,0) <sup>a</sup>
	Intermedio			18	135,4 (±35,8) <sup>b</sup>	66,0 (±17,6) <sup>b</sup>	242,2 (±64,5) <sup>b</sup>
	Tardío			20	189,8 (±17,9) <sup>c</sup>	92,6 (±8,8) <sup>c</sup>	339,9 (±32,2) <sup>c</sup>
Año	2006			29	111,9 (±31,1) <sup>a</sup>	54,5 (±15,2) <sup>a</sup>	200,0 (±56,0) <sup>a</sup>
	2014			27	136,9 (±30,9) <sup>a</sup>	66,6 (±15,2) <sup>a</sup>	244,4 (±55,7) <sup>a</sup>
País * Estadio	Costa Rica	Temprano		6	51,1 (±36,5) <sup>bc</sup>	24,6 (±17,8) <sup>bc</sup>	90,2 (±65,4) <sup>bc</sup>
		Intermedio		6	179,9 (±115,5) <sup>ad</sup>	87,8 (±56,6) <sup>ad</sup>	322,5 (±207,8) <sup>ad</sup>
		Tardío		6	193,2 (±29,7) <sup>a</sup>	94,2 (±14,5) <sup>a</sup>	346,0 (±53,1) <sup>a</sup>
	Brasil	Temprano		12	33,4 (±22,4) <sup>b</sup>	15,9 (±10,8) <sup>b</sup>	58,4 (±39,6) <sup>b</sup>
		Intermedio		12	113,2 (±19,0) <sup>cd</sup>	55,0 (±9,3) <sup>cd</sup>	202,0 (±34,1) <sup>cd</sup>
		Tardío		14	188,4 (±24,7) <sup>a</sup>	91,9 (±12,1) <sup>a</sup>	337,3 (±44,4) <sup>a</sup>
País * Año	Costa Rica	2006		9	128,9(±71,7) <sup>a</sup>	62,8 (±35,2) <sup>a</sup>	230,4 (±129,1) <sup>a</sup>
		2014		9	153,9 (±73,0) <sup>a</sup>	75,0 (±35,8) <sup>a</sup>	275,3 (±131,3) <sup>a</sup>
	Brasil	2006		20	104,3 (±36,3) <sup>a</sup>	50,7 (±17,7) <sup>a</sup>	186,2 (±65,2) <sup>a</sup>
		2014		18	128,4 (±34,7) <sup>a</sup>	62,4 (±17,0) <sup>a</sup>	229,0 (±62,5) <sup>a</sup>
Estadio * Año	Temprano	2006		9	18,7 (±17,1) <sup>c</sup>	8,9 (±8,3) <sup>c</sup>	32,5 (±30,5) <sup>c</sup>
		2014		9	59,9 (±26,2) <sup>cd</sup>	28,7 (±12,8) <sup>cd</sup>	105,4 (±46,9) <sup>cd</sup>
	Intermedio	2006		9	127,3 (±56,0) <sup>ad</sup>	62,0 (±27,5) <sup>ad</sup>	227,5 (±100,9) <sup>ad</sup>
		2014		9	143,6 (±57,3) <sup>ab</sup>	70,0 (±28,1) <sup>ab</sup>	256,9 (±103,2) <sup>ab</sup>
	Tardío	2006		11	175,7 (±27,0) <sup>ab</sup>	85,6 (±13,3) <sup>ab</sup>	314,4 (±48,6) <sup>ab</sup>
		2014		9	207,1 (±22,3) <sup>b</sup>	101,1 (±10,9) <sup>b</sup>	371,0 (±40,0) <sup>b</sup>
País * Estadio * Año	Costa Rica	Temprano	2006	3	41,3 (±69,5) <sup>ce</sup>	19,8 (±33,9) <sup>ce</sup>	72,7 (±124,4) <sup>ce</sup>
			2014	3	60,9 (±109,6) <sup>cde</sup>	29,3 (±53,6) <sup>cde</sup>	107,7 (±196,8) <sup>cde</sup>
		Intermedio	2006	3	164,4 (±311,6) <sup>abcd</sup>	80,2 (±152,9) <sup>abcd</sup>	294,5 (±561,4) <sup>abcd</sup>
			2014	3	195,3 (±292,4) <sup>abd</sup>	95,5 (±142,9) <sup>abd</sup>	350,5 (±524,8) <sup>abd</sup>
		Tardío	2006	3	181,0 (±71,6) <sup>abd</sup>	88,3 (±34,8) <sup>abd</sup>	324,1 (±127,9) <sup>abd</sup>
			2014	3	205,4 (±66,9) <sup>ab</sup>	100,2 (±32,6) <sup>ab</sup>	367,8 (±119,8) <sup>ab</sup>
	Brasil	Temprano	2006	6	7,4 (±4,9) <sup>e</sup>	3,4 (±2,3) <sup>e</sup>	12,4 (±8,3) <sup>e</sup>
			2014	6	59,5 (±34,4) <sup>ce</sup>	28,4 (±16,7) <sup>ce</sup>	104,3 (±61,5) <sup>ce</sup>
		Intermedio	2006	6	108,7 (±32,6) <sup>acd</sup>	52,9 (±16,0) <sup>acd</sup>	194,0 (±58,6) <sup>acd</sup>
			2014	6	117,7 (±32,4) <sup>abcd</sup>	57,2 (±15,9) <sup>abcd</sup>	210,1 (±58,2) <sup>abcd</sup>
		Tardío	2006	8	173,7 (±37,9) <sup>ab</sup>	84,7 (±18,6) <sup>ab</sup>	310,8 (±68,3) <sup>ab</sup>
			2014	6	208,0 (±34,1) <sup>b</sup>	101,5 (±16,7) <sup>b</sup>	372,6 (±61,2) <sup>b</sup>

**Anexo 11.** Promedio de biomasa, carbono y CO<sub>2</sub> equivalente subterráneo de raíces (Mg ha<sup>-1</sup>) (± límites de confianza al 95%) por país, por año y estadio de sucesión en un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica y Parque Estadual de Mata Seca, Brasil. Las letras muestran las diferencias por país y para el mismo año de acuerdo con la prueba Tukey.

Variable	Factor_1	Factor_2	Factor_3	N	Biomasa subterránea de raíces (Mg ha <sup>-1</sup> )	Carbono subterráneo de raíces (Mg ha <sup>-1</sup> )	CO <sub>2</sub> .equ subterráneo de raíces (Mg ha <sup>-1</sup> )
País	Costa Rica			18	26,9 (±8,0) <sup>a</sup>	14,3 (±4,2) <sup>a</sup>	52,4 (±15,6) <sup>a</sup>
	Brasil			38	22,5 (±4,4) <sup>a</sup>	11,9 (±2,3) <sup>a</sup>	43,6 (±8,6) <sup>a</sup>
Estadio	Temprano			18	8,6 (±3,4) <sup>a</sup>	4,5 (±1,8) <sup>a</sup>	16,3 (±6,7) <sup>a</sup>
	Intermedio			18	26,2 (±6,0) <sup>b</sup>	13,9 (±3,2) <sup>b</sup>	51,0 (±11,8) <sup>b</sup>
	Tardío			20	35,7 (±3,0) <sup>c</sup>	18,9 (±1,6) <sup>c</sup>	69,4 (±5,9) <sup>c</sup>
Año	2006			29	21,7 (±5,6) <sup>a</sup>	11,5 (±3,0) <sup>a</sup>	42,1 (±11,0) <sup>a</sup>
	2014			27	26,3 (±5,4) <sup>b</sup>	13,9 (±2,9) <sup>b</sup>	51,1 (±10,5) <sup>b</sup>
País * Estadio	Costa Rica	Temprano		6	11,0 (±6,9) <sup>bc</sup>	5,8 (±3,7) <sup>bc</sup>	21,2 (±13,5) <sup>bc</sup>
		Intermedio		6	33,5 (±19,5) <sup>ad</sup>	17,8 (±10,4) <sup>ad</sup>	65,3 (±38,0) <sup>ad</sup>
		Tardío		6	36,3 (±4,9) <sup>a</sup>	19,2 (±2,6) <sup>a</sup>	70,6 (±9,6) <sup>a</sup>
	Brasil	Temprano		12	7,3 (±4,5) <sup>b</sup>	3,8 (±2,3) <sup>b</sup>	13,9 (±8,6) <sup>b</sup>
		Intermedio		12	22,6 (±3,4) <sup>cd</sup>	11,9 (±1,8) <sup>cd</sup>	43,8 (±6,6) <sup>cd</sup>
		Tardío		14	35,4 (±4,2) <sup>a</sup>	18,8 (±2,2) <sup>a</sup>	68,9 (±8,2) <sup>a</sup>
País * Año	Costa Rica	2006		9	24,8 (±12,5) <sup>a</sup>	13,1 (±6,7) <sup>a</sup>	48,1 (±24,5) <sup>a</sup>
		2014		9	29,1 (±12,6) <sup>a</sup>	15,4 (±6,7) <sup>a</sup>	56,6 (±24,6) <sup>a</sup>
	Brasil	2006		20	20,3 (±6,7) <sup>a</sup>	10,7 (±3,6) <sup>a</sup>	39,4 (±13,1) <sup>a</sup>
		2014		18	24,9 (±6,1) <sup>a</sup>	13,2 (±3,3) <sup>a</sup>	48,3 (±11,9) <sup>a</sup>
Estadio * Año	Temprano	2006		9	4,4 (±3,5) <sup>c</sup>	2,3 (±1,9) <sup>c</sup>	8,3 (±6,8) <sup>c</sup>
		2014		9	12,7 (±4,9) <sup>cd</sup>	6,6 (±2,6) <sup>cd</sup>	24,4 (±9,6) <sup>cd</sup>
	Intermedio	2006		9	24,8 (±9,5) <sup>ad</sup>	13,1 (±5,1) <sup>ad</sup>	48,2 (±18,6) <sup>ad</sup>
		2014		9	27,6 (±9,6) <sup>ab</sup>	14,6 (±5,1) <sup>ab</sup>	53,8 (±18,8) <sup>ab</sup>
	Tardío	2006		11	33,3 (±4,6) <sup>ab</sup>	17,6 (±2,5) <sup>ab</sup>	64,8 (±9,1) <sup>ab</sup>
		2014		9	38,6 (±3,7) <sup>b</sup>	20,5 (±2,0) <sup>b</sup>	75,1 (±7,2) <sup>b</sup>
País * Estadio * Año	Costa Rica	Temprano	2006	3	9,2 (±13,6) <sup>ce</sup>	4,8 (±7,2) <sup>ce</sup>	17,5 (±26,6) <sup>ce</sup>
			2014	3	12,9 (±20,5) <sup>cde</sup>	6,7 (±10,9) <sup>cde</sup>	24,8 (±40,1) <sup>cde</sup>
		Intermedio	2006	3	30,8 (±52,8) <sup>abcd</sup>	16,4 (±28,2) <sup>abcd</sup>	60,0 (±103,4) <sup>abcd</sup>
			2014	3	36,2 (±48,8) <sup>abd</sup>	19,2 (±25,9) <sup>abd</sup>	70,6 (±95,2) <sup>abd</sup>
		Tardío	2006	3	34,3 (±12,0) <sup>abd</sup>	18,2 (±6,3) <sup>abd</sup>	66,7 (±23,2) <sup>abd</sup>
			2014	3	38,3 (±11,0) <sup>ab</sup>	20,3 (±5,8) <sup>ab</sup>	74,6 (±21,5) <sup>ab</sup>
	Brasil	Temprano	2006	6	2,0 (±1,2) <sup>e</sup>	1,0 (±0,6) <sup>e</sup>	3,7 (±2,1) <sup>e</sup>
			2014	6	12,7 (±6,6) <sup>ce</sup>	6,6 (±3,5) <sup>ce</sup>	24,2 (±12,8) <sup>ce</sup>
		Intermedio	2006	6	21,8 (±5,9) <sup>acd</sup>	11,5 (±3,1) <sup>acd</sup>	42,2 (±11,5) <sup>acd</sup>
			2014	6	23,4 (±5,7) <sup>abcd</sup>	12,4 (±3,0) <sup>abcd</sup>	45,4 (±11,1) <sup>abcd</sup>
		Tardío	2006	8	32,9 (±6,5) <sup>ab</sup>	17,5 (±3,5) <sup>ab</sup>	64,1 (±12,8) <sup>ab</sup>
			2014	6	38,7 (±5,6) <sup>b</sup>	20,5 (±3,0) <sup>b</sup>	75,4 (±10,9) <sup>b</sup>

**Anexo 12.** Ganancia o pérdida de CO<sub>2</sub> equivalente aéreo (Mg ha<sup>-1</sup>) durante el período 2006-2014 para las familias presentes en tres estadios sucesionales de un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

Familia	Ganancia/Pérdida CO <sub>2</sub> equivalente aéreo (Mg ha <sup>-1</sup> ) durante el período 2006-2014,		
	Estadio Temprano	Estadio Intermedio	Estadio Tardío
Anacardiaceae	0,000000	-0,346889	0,383093
Annonaceae	0,000000	-1,792175	0,313876
Apocynaceae	0,000000	-0,114669	0,003886
Bignoniaceae	-0,015867	-0,100246	1,353394
Bixaceae	-1,311457	-0,344641	-0,688697
Boraginaceae	1,535288	0,436840	0,053305
Burseraceae	0,332583	0,183398	-0,428394
Capparaceae	0,000000	-0,043581	0,062661
Celastraceae	1,095884	0,842879	-0,556945
Chrysobalanaceae	0,000000	-0,434617	0,292292
Dilleniaceae	0,201441	0,025839	0,000000
Ebenaceae	0,533351	0,000000	0,320477
Erythroxylaceae	0,000000	0,000000	0,492584
Euphorbiaceae	0,045180	0,123422	2,065259
Fabaceae	9,719579	-4,422121	9,170349
Fagaceae	7,108809	0,000000	1,807613
Lauraceae	0,000000	0,000000	0,145597
Malpighiaceae	0,840695	5,950834	0,996623
Malvaceae	1,228339	13,073723	3,452644
Melastomataceae	0,000000	0,024493	0,000000
Meliaceae	0,260414	3,536523	0,030283
Moraceae	0,000000	20,011347	0,293224
Muntingiaceae	0,000000	0,000000	0,000000
Myrtaceae	0,063081	0,000000	0,283567
Nyctaginaceae	0,462419	0,157247	0,004291
Opiliaceae	0,000000	0,738775	0,000000
Phyllanthaceae	0,000000	0,030916	0,000000
Picramniaceae	0,000000	0,000000	0,081068
Polygalaceae	0,000000	0,383134	0,000000
Primulaceae	0,000000	0,000000	1,411742
Rhamnaceae	0,000000	2,002948	-0,024507
Rubiaceae	0,744757	5,078927	11,721823
Salicaceae	0,015963	0,524101	-2,359963
Sapindaceae	0,000000	0,037401	5,178975
Sapotaceae	0,000000	3,420717	1,013125
Simaroubaceae	0,000000	0,933432	0,000000
Sin identificar	0,000000	0,000000	0,050807
Verbenaceae	12,088649	6,073709	6,775946
<b>Balance neto</b>	<b>34,949109</b>	<b>55,991666</b>	<b>43,700000</b>

**Anexo 13.** Ganancia o pérdida de CO<sub>2</sub> equivalente aéreo (Mg ha<sup>-1</sup>) durante el período 2006-2014 para las especies presentes en tres estadios sucesionales de un bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

Especie	Ganancia/Pérdida CO <sub>2</sub> equivalente aéreo (Mg ha <sup>-1</sup> ) durante el período 2006-2014.		
	Estadio temprano	Estadio intermedio	Estadio tardío
<i>Agonandra macrocarpa</i>	0,000000	0,738775	0,000000
<i>Alibertia edulis</i>	0,000000	0,046611	0,070033
<i>Allophylus racemosus</i>	0,000000	-0,040846	0,000000
<i>Anona reticulata</i>	0,000000	-1,722650	0,000000
<i>Apeiba tibourbou</i>	0,000000	0,247893	0,000000
<i>Ardisia revoluta</i>	0,000000	0,000000	0,106221
<i>Astronium graveolens</i>	0,000000	0,035582	0,383093
<i>Ateleia herbert-smithii</i>	0,075659	-0,726543	0,000000
<i>Bauhinia unguolata</i>	0,000000	-1,007737	0,000000
<i>Bernardia nicaraguensis</i>	0,000000	0,050807	-0,062427
<i>Bignonia aequinoctialis</i>	0,000000	0,000000	0,099083
<i>Bignonia diversifolia</i>	0,000000	-1,156053	-0,158036
<i>Bignonia neoheterophylla</i>	0,000000	0,613352	0,406660
<i>Bonellia nervosa</i>	0,000000	0,000000	0,959777
<i>Brosimum alicastrum</i>	0,000000	0,000000	0,097519
<i>Brosimum lactescens</i>	0,000000	0,000000	0,195705
<i>Bunchosia polystachia</i>	0,000000	0,000000	0,996623
<i>Bursera graveolens</i>	0,058161	0,000000	-0,810443
<i>Bursera simaruba</i>	0,011875	0,183398	0,364899
<i>Bursera tomentosa</i>	0,262547	0,000000	0,017149
<i>Byrsonima crassifolia</i>	0,840695	5,950834	0,000000
<i>Calycophyllum candidissimum</i>	0,000000	1,130894	2,956527
<i>Capparis indica</i>	0,000000	-0,043581	0,062661
<i>Casearia corymbosa</i>	0,015963	0,184708	0,000000
<i>Casearia sylvestris</i>	0,000000	0,339393	-0,028687
<i>Cedrela odorata</i>	0,000000	3,667750	0,000000
<i>Chomelia spinosa</i>	0,146074	0,050891	0,028711
<i>Chrysophyllum brenesii</i>	0,000000	-0,002625	0,040865
<i>Chrysophyllum cainito</i>	0,000000	0,000000	0,011168
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	-1,311457	-0,344641	-0,688697
<i>Cordia alliodora</i>	1,296791	0,432082	0,009696
<i>Cordia bicolor</i>	0,000000	0,000000	0,043609
<i>Cordia panamensis</i>	0,000000	0,188718	0,000000
<i>Coutarea hexandra</i>	0,000000	0,000000	0,088667
<i>Crescentia alata</i>	0,034460	0,000000	0,000000
<i>Crescentia cujete</i>	-0,050327	0,000000	-0,013643
<i>Curatella americana</i>	0,201441	0,025839	0,000000
<i>Dalbergia retusa</i>	0,822647	0,000000	0,093424

Especie	Ganancia/Pérdida CO <sub>2</sub> equivalente aéreo (Mg ha <sup>-1</sup> ) durante el período 2006-2014.		
	Estadio temprano	Estadio intermedio	Estadio tardío
<i>Dilodendron costaricense</i>	0,000000	0,000000	0,908791
<i>Diospyros salicifolia</i>	0,533351	0,000000	0,320477
<i>Ehretia latifolia</i>	0,000000	-0,183959	0,000000
<i>Erythroxylum havanense</i>	0,000000	0,000000	0,414002
<i>Erythroxylum</i>	0,000000	0,000000	0,078583
<i>Eugenia oerstediana</i>	0,000000	0,000000	0,224248
<i>Eugenia salamensis</i> var. <i>hiraefolia</i>	0,000000	0,000000	0,059319
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	0,045180	0,000000	0,000000
<i>Ficus matiziana</i>	0,000000	6,554502	0,000000
<i>Genipa americana</i>	0,515442	0,000000	0,652576
<i>Gliricidia sepium</i>	3,820502	1,273162	0,525532
<i>Guazuma ulmifolia</i>	0,008054	-3,421041	0,345288
<i>Guettarda macrosperma</i>	0,083242	3,591877	6,768667
<i>Handroanthus ochraceus</i>	0,000000	0,391916	1,019329
<i>Helicteres baruensis</i>	0,000000	0,000000	0,000000
<i>Hirtella racemosa</i>	0,000000	0,000000	0,292292
<i>Hymenaea courbaril</i>	0,000000	0,000000	0,041915
<i>Hymenandra pittieri</i>	0,000000	0,000000	0,345744
<i>Jatropha curcas</i>	0,000000	0,000000	-0,024685
<i>Karwinskia calderonii</i>	0,000000	2,002948	-0,024507
<i>Lennea viridiflora</i> var. <i>novogaliciensis</i>	0,000000	0,000000	0,120879
<i>Leptolobium panamense</i>	0,543105	2,177955	0,100927
<i>Licania platypus</i>	0,000000	-0,434617	0,000000
<i>Lippia oxyphyllaria</i>	0,306131	0,000000	0,000000
<i>Lonchocarpus minimiflorus</i>	0,091094	0,253164	-0,067562
<i>Luehea candida</i>	1,043346	14,733786	-0,160165
<i>Luehea grandiflora</i>	0,176940	1,545666	0,140759
<i>Luehea seemannii</i>	0,000000	0,000000	0,637478
<i>Lysiloma divaricatum</i>	0,000000	1,665193	8,290485
<i>Machaerium biovulatum</i>	4,246667	0,020856	0,064747
<i>Maclura tinctoria</i>	0,000000	3,309742	0,000000
<i>Malvaviscus arboreus</i>	0,000000	0,000000	0,000000
<i>Manilkara zapota</i>	0,000000	3,423342	0,961092
<i>Margaritaria nobilis</i>	0,000000	0,030916	0,000000
<i>Maytenus segoviarum</i>	0,000000	0,000000	0,028556
<i>Mouriri myrtilloides</i> subsp. <i>parvifolia</i>	0,000000	0,024493	0,000000
<i>Muntingia calabura</i>	0,000000	0,000000	0,000000
<i>Ocotea veraguensis</i>	0,000000	0,000000	0,145597
<i>Pachira quinata</i>	0,000000	0,000000	2,489285
<i>Picramnia latifolia</i>	0,000000	0,000000	0,081068
<i>Piptadenia flava</i>	0,000000	-0,448715	0,000000

Especie	Ganancia/Pérdida CO <sub>2</sub> equivalente aéreo (Mg ha <sup>-1</sup> ) durante el período 2006-2014.		
	Estadio temprano	Estadio intermedio	Estadio tardío
<i>Piscidia carthagenensis</i>	0,000000	1,227315	0,000000
<i>Pisonia aculeata</i>	0,462419	0,157247	0,004291
<i>Prosopis juliflora</i>	0,000000	-8,592683	0,000000
<i>Psidium sartorianum</i>	0,063081	0,000000	0,000000
<i>Quercus oleoides</i>	7,108809	0,000000	1,807613
<i>Rehdera trinervis</i>	11,782518	6,073709	6,775946
<i>Samanea saman</i>	0,000000	0,073657	0,000000
<i>Sapium glandulosum</i>	0,000000	0,000000	1,480199
<i>Sapranthus palanga</i>	0,000000	-0,069525	0,313876
<i>Sebastiania pavoniana</i>	0,000000	0,072615	0,672173
<i>Securidaca diversifolia</i>	0,000000	0,383134	0,000000
<i>Semialarium mexicanum</i>	1,095884	0,842879	-0,585501
<i>Sideroxylon capiri</i>	0,000000	0,000000	0,000000
<i>Simarouba amara</i>	0,000000	0,933432	0,000000
<i>Sin identificar</i>	0,000000	0,000000	0,050807
<i>Solenandra mexicana</i>	0,000000	0,258654	1,156642
<i>Spondias mombin</i>	0,000000	-0,059906	0,000000
<i>Spondias purpurea</i>	0,000000	-0,322565	0,000000
<i>Sterculia apetala</i>	0,000000	-0,032580	0,000000
<i>Swietenia macrophylla</i>	0,260414	1,948396	0,030283
<i>Tabebuia rosea</i>	0,000000	0,050540	0,000000
<i>Tabernaemontana odontadeniiflora</i>	0,000000	-0,114669	0,003886
<i>Thouinidium decandrum</i>	0,000000	0,078247	4,270184
<i>Trichilia glabra</i>	0,000000	1,906286	0,000000
<i>Trichilia hirta</i>	0,000000	-4,218605	0,000000
<i>Trichilia martiana</i>	0,000000	0,232696	0,000000
<i>Trophis racemosa</i>	0,000000	10,147103	0,000000
<i>Vachellia collinsii</i>	0,119905	-0,337745	0,000000
<i>Varronia guanacastensis</i>	0,238497	0,000000	0,000000
<i>Zuelania guidonia</i>	0,000000	0,000000	-2,331277
<b>Balance neto</b>	<b>34,949109</b>	<b>55,991666</b>	<b>43,700000</b>

**Anexo 14.** Ganancia o pérdida de CO<sub>2</sub> equivalente aéreo (Mg ha<sup>-1</sup>) durante el período 2006-2014 para las familias presentes en tres estadios sucesionales de un bosque seco tropical en el Parque Estadual de Mata Seca, Brasil.

Familia	Ganancia/Pérdida CO <sub>2</sub> equivalente aéreo (Mg ha <sup>-1</sup> ) durante el período 2006-2014,		
	Estadio Temprano	Estadio Intermedio	Estadio Tardío
Anacardiaceae	59.827651	0.933875	26.806673
Annonaceae	0.000000	0.000000	0.200400
Apocynaceae	1.332587	-0.071982	17.847930
Araliaceae	0.000000	0.153954	0.974547
Arecaceae	0.000000	0.000000	0.153163
Bignoniaceae	8.291881	12.045149	19.179351
Bixaceae	0.000000	0.752131	-0.265986
Boraginaceae	0.000000	0.244038	-0.045476
Burseraceae	0.000000	2.032608	6.359772
Cannabaceae	-0.014608	0.000000	-0.010358
Combretaceae	0.000000	-12.643793	0.233820
Euphorbiaceae	0.308730	2.431081	0.523426
Fabaceae	19.827094	8.780010	-17.108986
Lamiaceae	0.000000	0.150513	0.000000
Malpighiaceae	0.000000	0.046947	0.063444
Malvaceae	0.000000	0.360071	1.592340
Myrtaceae	0.000000	0.000000	0.136364
Polygonaceae	0.091110	0.165231	3.696079
Rubiaceae	0.519475	0.000000	-0.004586
Rutaceae	0.057392	0.000000	0.000000
Salicaceae	0.000000	-0.006019	1.297861
Sin identificar	1.584626	0.795373	0.412677
Verbenaceae	0.024249	0.000000	0.000000
Vitaceae	0.000000	-0.131815	-0.148456
Vochysiaceae	0.000000	0.000000	-0.025807
<b>Balance neto</b>	<b>91.850188</b>	<b>16.037373</b>	<b>61.868189</b>

**Anexo 15.** Ganancia o pérdida de CO<sub>2</sub> equivalente aéreo (Mg ha<sup>-1</sup>) durante el período 2006-2014 para las especies presentes en tres estadios sucesionales de un bosque seco tropical en el Parque Estadual de Mata Seca, Brasil.

Especie	Ganancia/Pérdida CO <sub>2</sub> equivalente aéreo (Mg ha <sup>-1</sup> ) durante el período 2006-2014,		
	Estadio Temprano	Estadio Intermedio	Estadio Tardío
<i>Acosmium lentiscifolium</i>	0.080657	-0.700904	0.405108
<i>Amburana cearensis</i>	0.021110	0.196029	0.000000
<i>Anadenanthera colubrina</i>	0.071756	0.000000	-13.006521
<i>Annona vepretorum</i>	0.000000	0.000000	0.200400
<i>Aralia excelsa</i>	0.000000	0.153954	1.089240
<i>Aralia sp.</i>	0.000000	0.000000	-0.114693
<i>Arrabidaea bahiensis</i>	0.063018	0.000000	0.107172
<i>Arrabidaea</i>	0.000000	0.234971	-0.646550
<i>Aspidosperma parvifolium</i>	0.848552	0.000000	0.264556
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	0.000000	0.000000	20.216278
<i>Aspidosperma pyriforme</i>	0.580923	0.000000	0.000000
<i>Aspidosperma sp.</i>	0.000000	-0.075507	-2.632903
<i>Auxemma onocalyx</i>	0.000000	0.000000	0.237998
<i>Bauhinia acuruana</i>	0.150177	0.000000	0.000000
<i>Bauhinia cheilantha</i>	0.120367	0.000000	0.000000
<i>Caesalpinia pyramidalis</i>	0.000000	-0.970559	-4.297201
<i>Callisthene sp.</i>	0.000000	0.000000	-0.025807
<i>Calotropis procera</i>	-0.096887	0.000000	0.000000
<i>Casearia seloana</i>	0.000000	-0.006019	1.297861
<i>Cavanillesia umbellata</i>	0.000000	0.151767	1.824225
<i>Ceiba speciosa</i>	0.000000	0.058140	0.163444
<i>Celtis brasiliensis</i>	0.071371	0.000000	0.000000
<i>Celtis iguanaea</i>	-0.085979	0.000000	0.000000
<i>Centrolobium sclerophyllum</i>	0.000000	0.000000	0.325998
<i>Cereus jamacaru</i>	0.000000	0.000000	0.000000
<i>Chloroleucon acacioides</i>	0.000000	0.000000	0.001551
<i>Chloroleucon dumosum</i>	0.054107	0.000000	0.000000
<i>Chloroleucon foliolosum</i>	0.584322	1.032136	0.000000
<i>Chorisia sp.</i>	0.000000	0.000000	-1.464719
<i>Cissus sp.</i>	0.000000	-0.131815	-0.148456
<i>Clytostoma sp.</i>	0.000000	-0.024249	0.000000
<i>Cnidocolus oligandrus</i>	0.000000	0.527197	0.000000
<i>Cnidocolus pubescens</i>	0.000000	0.091581	0.000000
<i>Coccoloba schwackeana</i>	0.000000	0.165231	3.956407
<i>Coccoloba sp.</i>	0.000000	0.000000	-0.260329
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	0.000000	0.752131	-0.048806
<i>Cochlospermum sp.</i>	0.000000	0.000000	-0.217180
<i>Combretum duarteanum</i>	0.000000	-3.403890	2.771052
<i>Combretum leprosum</i>	0.000000	0.000000	0.042024

Especie	Ganancia/Pérdida CO <sub>2</sub> equivalente aéreo (Mg ha <sup>-1</sup> ) durante el período 2006-2014,		
	Estadio Temprano	Estadio Intermedio	Estadio Tardío
<i>Combretum sp.</i>	0.000000	0.000000	-3.535623
<i>Commiphora leptophloeos</i>	0.000000	2.032608	6.359772
<i>Cyrtocarpa caatingae</i>	0.000000	0.434142	1.593778
<i>Dalbergia acuta</i>	0.000000	2.883692	0.207999
<i>Dalbergia cearensis</i>	0.157474	0.362480	0.132916
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	0.424729	1.023618	-2.474769
<i>Eugenia florida</i>	0.000000	0.000000	0.035041
<i>Eugenia uniflora</i>	0.000000	0.000000	0.101322
<i>Goniorrhachis marginata</i>	0.000000	0.000000	0.650666
<i>Handroanthus chrysotrichus</i>	0.000000	0.220440	27.362030
<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	0.000000	0.547977	0.283305
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	0.000000	0.000000	-1.567663
<i>Handroanthus ochraceus</i>	8.108049	0.145472	0.000000
<i>Handroanthus roseo-albus</i>	0.000000	0.000000	0.181733
<i>Handroanthus spongiosus</i>	0.000000	0.372710	0.060550
<i>Handroanthus sp.</i>	0.120815	10.523580	-6.601227
<i>Jatropha martiusii</i>	0.000000	0.000000	0.028155
<i>Jatropha mollissima</i>	0.000000	0.455249	0.058544
<i>Lantana sp.</i>	0.024249	0.000000	0.000000
<i>Luetzelburgia andrade-limae</i>	0.000000	0.243952	0.720275
<i>Machaerium acutifolium</i>	0.427143	-0.039470	-4.829796
<i>Machaerium brasiliense</i>	0.000000	-0.066641	-0.950619
<i>Machaerium scleroxylon</i>	0.000000	-1.514971	0.000000
<i>Machaerium sp.</i>	0.000000	-0.353914	-0.353571
<i>Manihot anomala</i>	0.308730	0.000000	0.000000
<i>Manihot sp.</i>	0.000000	-0.108382	0.000000
<i>Marsdenia sp.</i>	0.000000	0.003525	0.000000
<i>Mimosa hostilis</i>	10.721012	0.000000	0.000000
<i>Mimosa ophthalmocentra</i>	0.723398	0.000000	0.000000
<i>Muelleria campestris</i>	0.000000	0.028248	0.000000
<i>Myracrodruon urundeuva</i>	57.416415	-3.406647	25.000295
<i>Patagonula bahiensis</i>	0.000000	0.244038	-0.283474
<i>Pereskia bahiensis</i>	0.000000	0.000000	0.000000
<i>Pilosocereus gounellei</i>	0.000000	0.000000	0.000000
<i>Piptadenia viridiflora</i>	4.817415	0.000000	0.000000
<i>Plathymenia reticulata</i>	0.000000	0.301560	2.329922
<i>Platymiscium blanchetii</i>	1.508941	0.000000	0.000000
<i>Platymiscium floribundum</i>	0.000000	0.000000	0.040429
<i>Platymiscium pubescens</i>	0.000000	0.000000	0.140519
<i>Pleonotoma sp.</i>	0.000000	0.024249	0.000000
<i>Poecilanthe falcata</i>	0.000000	0.000000	0.953450
<i>Poincianella pluviosa</i>	0.271445	1.377704	1.748415

Especie	Ganancia/Pérdida CO <sub>2</sub> equivalente aéreo (Mg ha <sup>-1</sup> ) durante el período 2006-2014,		
	Estadio Temprano	Estadio Intermedio	Estadio Tardío
<i>Prosopis sp.</i>	0.943617	0.000000	0.000000
<i>Pseudobombax marginatum</i>	0.000000	0.150164	0.157210
<i>Pseudobombax sp.</i>	0.000000	0.000000	-0.174492
<i>Pseudopiptadenia contorta</i>	0.000000	4.584139	0.940980
<i>Pterocarpus rohrii</i>	0.000000	0.000000	0.153238
<i>Ptilochaeta bahiensis</i>	0.000000	0.020510	0.000000
<i>Ptilochaeta densiflora</i>	0.000000	0.026437	0.000000
<i>Ptilochaeta glabra</i>	0.000000	0.000000	0.063444
<i>Randia armata</i>	0.519475	0.000000	-0.004586
<i>Ruprechtia apetala</i>	0.091110	0.000000	0.000000
<i>Sapium glandulosum</i>	0.000000	0.088580	0.489210
<i>Sapium sp.</i>	0.000000	0.000000	-0.097212
<i>Schinopsis brasiliensis</i>	2.411236	0.000000	0.000000
<i>Senegalia langsdorffii</i>	0.000000	0.027774	0.000000
<i>Senegalia martii</i>	0.000000	0.186511	0.052023
<i>Senegalia polyphylla</i>	4.365625	0.000000	0.000000
<i>Senegalia sp.</i>	0.000000	0.178625	0.000000
<i>Senna spectabilis</i>	-5.616200	0.000000	0.000000
<i>Sin identidad</i>	1.584626	0.795373	0.412677
<i>Spondias tuberosa</i>	0.000000	3.906380	0.212599
<i>Sterculia excelsa</i>	0.000000	0.000000	1.086672
<i>Stillingia saxatilis</i>	0.000000	1.376855	0.044729
<i>Syagrus oleracea</i>	0.000000	0.000000	0.153163
<i>Terminalia fagifolia</i>	0.000000	-9.239903	0.956366
<i>Trema micrantha</i>	0.000000	0.000000	-0.010358
<i>Vitex laciniosa</i>	0.000000	0.150513	0.000000
<i>Zanthoxylum sp.</i>	0.057392	0.000000	0.000000
<b>Balance neto</b>	<b>91.85018804</b>	<b>16.03737274</b>	<b>61.868189</b>