

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA  
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ANÁLISIS ALOMÉTRICO DE LA ACUMULACIÓN DE CARBONO EN CUATRO  
ESPECIES DE PALMAS DE DIFERENTES ESTRATOS EN TIERRAS BAJAS DEL  
CARIBE DE COSTA RICA

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado  
en Biología para optar al grado y título de Maestría Académica en Biología

MILENA CAMBRONERO QUESADA

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

2015

A mis progenitores,  
Marvin Cambronero Álvarez y Lucía Quesada Ramírez,  
sin quienes no sería la persona que soy.

## **Agradecimientos**

Agradezco en primer lugar a mi profesor Gerardo Ávalos por todo su apoyo e infinita paciencia desde el primero y hasta el último día. Por estar siempre atento a mis dudas e inquietudes, y por ser un excelentísimo tutor. A los profesores Elmer García, Walter Marín, Sergio González y Carlos Morales por sus consejos y comentarios, que permitieron mejorar el contenido de este trabajo.

A la Organización para Estudios Tropicales, particularmente al programa de becas Donald-Beverly Stone y Henry Leigh, y al personal de la Estación Biológica La Selva, en especial a Orlando Vargas, Danilo Brenes, Bernal Matarrita, Gumersindo Vásquez y Marvin Chacón, por su gran ayuda durante el trabajo de campo. A la Finca Agroecológica El Progreso, en especial a la familia Alpízar Chávez, por su hospitalidad y disposición para ayudarme durante el proceso de colecta.

A la Universidad de Ulm, Alemania, especialmente al Instituto de Botánica Sistemática y Ecología, a su director, Steven Jansen, a Matthias Klepsch y Marco Schmitt, por guiarme en el análisis químico de las muestras. A la Escuela de Biología y en especial a Mónica Springer por coordinar el programa de intercambio a dicha universidad.

Al Sistema de Estudios de Posgrado de Biología de la Universidad de Costa Rica, específicamente al Fondo Restringido (FR082), a la Vicerrectoría de Vida Estudiantil de la Universidad de Costa Rica y a la “International Palm Society”, por brindar parte del financiamiento para poder llevar a cabo este proyecto.

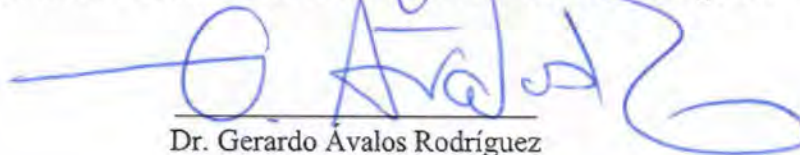
Finalmente, agradezco profundamente a mi familia y a mis amigas y amigos, quienes me brindaron su apoyo incondicional a través de todo el proceso, tanto en los buenos momentos como en los tropiezos y frustraciones. Muchas gracias a todos y todas por ser mi soporte durante estos años, por su cariño y por ser parte de mi vida.

“Esta Tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado y título de Maestría Académica en Biología”



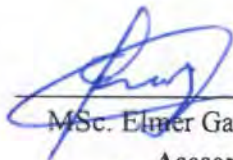
Dr. Federico Albertazzi Castro

**Representante de la Decana del Sistema de Estudios de Posgrado**



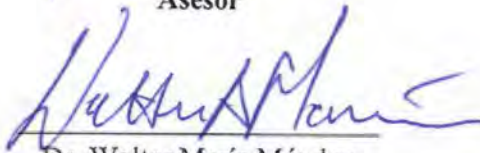
Dr. Gerardo Ávalos Rodríguez

**Director de tesis**



MSc. Elmer García Díaz

**Asesor**



Dr. Walter Marín Méndez

**Asesor**



Dr. Carlos Morales Sánchez

**Representante del Director del Programa de Posgrado en Biología**



Milena Cambronero Quesada

**Candidata**

## Índice

Dedicatoria .....	ii
Agradecimientos .....	iii
Hoja de aprobación .....	iv
Resumen .....	vi
Lista de cuadros .....	vii
Lista de figuras .....	xi
Lista de abreviaturas .....	xv
Introducción .....	1
Materiales y métodos .....	9
Resultados .....	20
Discusión .....	53
Conclusiones .....	65
Referencias .....	66

## RESUMEN

La familia Arecaeae constituye un grupo de plantas sumamente diverso y abundante, de gran importancia cultural, económica y ecológica. A pesar de ello, las palmas han sido excluidas de la mayoría de inventarios de acumulación de carbono en bosques tropicales. La alometría constituye una de las técnicas más utilizadas para estimar el carbono acumulado en los bosques. No obstante, la mayoría de los modelos alométricos han sido diseñados para árboles dicotiledóneos. Las palmas y los árboles presentan marcadas diferencias estructurales, por lo que utilizar modelos alométricos para árboles podría llevar a estimaciones erróneas al calcular el carbono acumulado en bosques tropicales. El objetivo de este estudio fue analizar las relaciones alométricas y la acumulación de carbono de cuatro especies de palmas (*Iriartea deltoidea*, *Socratea exorrhiza*, *Euterpe precatoria* y *Prestoea decurrens*), representativas de diferentes estratos (dosel las dos primeras, subdosel y sotobosque, respectivamente), así como desarrollar modelos alométricos para predecir la acumulación de carbono en dichas especies y compararlos con un modelo específico para árboles. Las muestras se recolectaron en la Estación Biológica La Selva, (Sarapiquí, Heredia, Costa Rica) y en parches boscosos de la Finca Agroecológica El Progreso (Pococí, Limón, Costa Rica). Se recolectaron 10 plantas por especie, de un amplio ámbito de tamaños, se determinaron las relaciones alométricas, la biomasa y el contenido de carbono. Las variables morfológicas y de biomasa se correlacionan altamente entre sí. Las diferencias observadas entre especies en el porcentaje de carbono total fueron pequeñas, con un menor porcentaje en *I. deltoidea* ( $42.96 \pm 0.39 \%$ ), y mayor en *E. precatoria* ( $45.16 \pm 0.46 \%$ ) y *S. exorrhiza* ( $44.73 \pm 0.59 \%$ ) que en *P. decurrens* ( $43.88 \pm 1.16 \%$ ). Las raíces de *I. deltoidea*, *S. exorrhiza* y *P. decurrens* presentaron el mayor porcentaje de carbono, posiblemente debido a que estas especies son tolerantes a la sombra, al menos durante los primeros estadios de su ciclo vital en el caso de las dos primeras, por lo que resulta importante acumular recursos en el sotobosque y crecer en pulsos. En *E. precatoria* el porcentaje de carbono fue mayor en hojas y aumentó con la altura total. Esta especie mantiene una estrategia sucesional de pionera críptica, lo que le permite desarrollarse en claros del bosque y crecer y reproducirse en la sombra, por lo que distribuir más carbono en hojas podría facilitar su adaptación a la sombra. Los modelos alométricos para predecir carbono incluyeron, como mejores variables predictoras, la altura total en *E. precatoria*, *I. deltoidea* y *P. decurrens*, y el diámetro a altura de pecho (DAP) en *S. exorrhiza*. A diferencia de lo que sucede en árboles dicotiledóneos, la densidad del tejido esclerotizado tuvo un efecto significativo únicamente en *P. decurrens*, aunque el mejor modelo general incluyó el DAP, la altura total y la densidad. Estimar el carbono acumulado en partes aéreas de estas especies de palmas, a partir de un modelo diseñado para árboles, generó un error de  $50.45 \pm 22.23 \%$  y, en general, se subestimó el dato real. Considerando la abundancia estructural de las palmas, así como sus amplias funciones ecológicas, la implementación de los modelos generados en este estudio constituye un aporte de suma importancia para comprender la relevancia de las palmas en la acumulación de carbono en bosques tropicales.

## Lista de cuadros

Cuadro 1. Ámbito de valores de diámetro a altura de pecho (DAP), altura total, biomasa fresca y área foliar de 4 especies de palmas neotropicales. En todos los casos N= 10 plantas .....	21
Cuadro 2. Modelos para explicar la relación entre el diámetro a altura de pecho (DAP, cm) y altura total ( $A_{tot}$ , m), DAP y biomasa fresca total (BFTot, kg) $A_{tot}$ y BT de 4 especies de palmas neotropicales. En todos los casos N= 10 plantas, g.l.= 9. Ver gráficos correspondientes a cada modelo en la Figura 2. FC: Factor de corrección recomendado por Sprugel (1983). CME: Cuadrado medio del error, Ln: Logaritmo natural .....	22
Cuadro 3. Modelos para explicar la relación entre la altura total (AT; m) y la proporción de esbeltez (PE: altura del tallo entre diámetro a altura de pecho) de 4 especies de palmas neotropicales. En todos los casos N= 10 plantas, g.l.= 9. Ver gráficos correspondientes a cada modelo en la Figura 4. CME: Cuadrado medio del error .....	26
Cuadro 4. Modelos para explicar la relación entre la altura total (AT; m) y la densidad del tejido esclerotizado en la base del tallo ( $\rho$ ; g/cm <sup>3</sup> ) de 2 especies de palmas neotropicales. En ambos casos N= 10 plantas, g.l.= 9. Ver gráficos correspondientes a cada modelo en la Figura 6. CME: Cuadrado medio del error, Ln: Logaritmo natural .....	28
Cuadro 5. Modelos para explicar la relación entre la biomasa fresca foliar (BFF; kg) y la biomasa fresca del tallo (BFT; kg) de 4 especies de palmas neotropicales. En todos los casos N= 10 plantas, g.l.= 9. Ver gráficos correspondientes a cada modelo en la Figura 7. FC: Factor de corrección recomendado por Sprugel (1983). CME: Cuadrado medio del error, Ln: Logaritmo natural .....	30

<p>Cuadro 6. Modelos para explicar la relación entre el área foliar (<math>m^2</math>) y la altura total (AT, m), el diámetro la altura de pecho (DAP, cm) y el número de frondas (NF) de 4 especies de palmas neotropicales. En todos los casos N= 10 plantas, g.l.=9. Ver gráficos correspondientes a cada modelo en la Figura 8. FC: Factor de corrección recomendado por Sprugel (1983). CME: Cuadrado medio del error, Ln: Logaritmo natural .....</p>	32
<p>Cuadro 7. Modelos para explicar la relación entre el área foliar (<math>m^2</math>) y la altura total (AT, m), el diámetro la altura de pecho (DAP, cm) y el número de frondas (NF) de 4 especies de palmas neotropicales. En todos los casos N= 10 plantas, g.l.=9. Ver gráficos correspondientes a cada modelo en la Figura 8. FC: Factor de corrección recomendado por Sprugel (1983). CME: Cuadrado medio del error, Ln: Logaritmo natural .....</p>	34
<p>Cuadro 8. Eigenvectors (vectores característicos) y eigenvalues (raíces características) del Análisis de Componentes Principales realizado para variables morfológicas y de distribución de biomasa de 4 especies de palmas neotropicales, utilizando la matriz de correlaciones. Std: valores estandarizados. Valores en <b>negrita</b>, representan variables dominantes de los eigenvectors de cada componente .....</p>	35
<p>Cuadro 9. Modelos para explicar la relación entre el componente principal Tamaño (T) y el carbono total acumulado (<math>C_{tot}</math>; kg) de 4 especies de palmas neotropicales. En todos los casos N= 10 plantas, g.l.= 9. Ver gráficos correspondientes a cada modelo en la Figura 10. FC: Factor de corrección recomendado por Sprugel (1983). CME: Cuadrado medio del error, Ln: Logaritmo natural .....</p>	37



Cuadro 10. Prueba de Tukey-Kramer para el promedio de mínimos cuadrados de la relación de componente Tamaño y el contenido de carbono total, de 4 especies de palmas neotropicales ( $q= 2.70$ , $\alpha= 0.05$ ) .....	38
Cuadro 11. Modelos para explicar la relación entre la altura total (AT; m) y el porcentaje de carbono acumulado (%C) de 4 especies de palmas neotropicales. En <i>Iriartea deltoidea</i> N= 8 plantas, g.l.= 7, en las demás especies N= 10 plantas, g.l.= 9. Ver gráficos correspondientes a cada modelo en la Figura 12. CME: Cuadrado medio del error .....	41
Cuadro 12. Modelos para explicar la relación entre la altura total (AT; m) y el porcentaje de carbono acumulado (%C) por órgano de 3 especies de palmas neotropicales. En todos los casos N= 10 plantas, g.l.= 9. Ver gráficos correspondientes a cada modelo en la Figura 14. CME: Cuadrado medio del error .....	44
Cuadro 13. Modelos alométricos para explicar la relación entre la altura total (AT; m) y el porcentaje de carbono (%C) acumulado por órgano en 4 especies de palmas neotropicales. En todos los casos N= 10 plantas, g.l.= 9. Las letras (A-L) corresponden a las de la Figura 15. CME: Cuadrado medio del error, Ln: Logaritmo natural .....	46
Cuadro 14. Modelos para estimar contenido de carbono (C; kg) en 4 especies de palmas neotropicales. Para cada especie N= 10 plantas, g.l.= 8. DAP: Diámetro a la altura del pecho (cm), $A_{tot}$ : Altura total (m), $A_{bh}$ : Altura a la base de las hojas (m), $\rho$ : densidad del tejido esclerotizado ( $g/cm^3$ ). FC: Factor de corrección recomendado por Sprugel (1983). CME: Cuadrado medio de error. AIC: Criterio de información de Akaike. Ln: Logaritmo natural. Valores en negrita representan el mejor modelo por especie, ver gráficos en Figura 16 .....	48

Cuadro 15. Modelos generales para estimar contenido de carbono (C; kg) en 4 especies de palmas neotropicales. N= 40 plantas, g.l.= 38.  $A_{bh}$ : Altura a la base de las hojas (m),  $A_{tot}$ : Altura total (m), DAP: Diámetro a la altura del pecho (cm),  $\rho$ : densidad del tejido esclerotizado ( $g/cm^3$ ). FC: Factor de corrección recomendado por Sprugel (1983). CME: Cuadrado medio de error. AIC: Criterio de información de Akaike. Ln: Logaritmo natural. Valores en **negrita** representan los mejores modelos ..... 50

## Lista de figuras

Figura 1. A) Extracción de una muestra de tejido esclerotizado utilizando un barreno o perforador forestal (Haglof 2-Thread Increment Borer). B) Muestra de tejido esclerotizado extraída .....	15
Figura 2. Relación entre la altura total (AT; m) y el diámetro a la altura del pecho (DAP, cm) (A, D, G, J), DAP y biomasa fresca total (BFTot; kg) (B, E, H, K), AT y BFTot (C, F, I, L) de 4 especies de palmas neotropicales. Ver modelos de regresión en Cuadro 2 .....	21
Figura 3. Variación del diámetro (cm $\pm$ desviación estándar) en diferentes puntos del tallo en 4 especies de palmas neotropicales. DB: Diámetro en la base del tallo, DAP: Diámetro a altura de pecho, DM: Diámetro en la mitad del tallo, DA: Diámetro apical. Los valores que no comparten la misma letra son significativamente diferentes, de acuerdo a la prueba Tukey-Kramer ( $q= 2.74$ , $\alpha= 0.05$ ). Tamaño de muestra por especie= 10 plantas .....	24
Figura 4. Relación entre la altura total (m) y la proporción de esbeltez (altura del tallo entre diámetro a altura de pecho) de 4 especies de palmas neotropicales. Ver modelos de regresión en Cuadro 3 .....	25
Figura 5. Densidad del tejido esclerotizado ( $\text{g/cm}^3$ ; $\pm$ desviación estándar) en la base del tallo de 4 especies de palmas neotropicales. Los valores que no comparten la misma letra son significativamente diferentes (prueba Tukey-Kramer, $q= 2.69$ , $\alpha= 0.05$ ). Tamaño de muestra por especie= 10 plantas .....	27
Figura 6. Relación entre la altura total (m) y la densidad del tejido esclerotizado en la base del tallo ( $\text{g/cm}^3$ ) de 2 especies de palmas neotropicales. Ver modelos de regresión en Cuadro 4 .....	28

Figura 7. Relación entre la biomasa fresca del tallo (kg) y la biomasa fresca foliar (kg) de 4 especies de palmas neotropicales. Ver modelos de regresión en Cuadro 5 .....	29
Figura 8. Relación entre la altura total (m) (A, D, G), el diámetro a altura de pecho (DAP, cm) (B, E, H), número de frondas (C, F, I) y el área foliar (m <sup>2</sup> ) de 3 especies de palmas neotropicales. Ver modelos de regresión en Cuadro 6 .....	31
Figura 9. Componente principal 2 asociado a dimensiones del cono de raíces ( $\pm$ desviación estándar) de 4 especies de palmas neotropicales. Los valores que no comparten la misma letra son significativamente diferentes (prueba Tukey-Kramer, $q= 2.69$ , $\alpha= 0.05$ ). Tamaño de muestra por especie= 10 plantas .....	36
Figura 10. Relación entre el primer componente principal (Tamaño) y el carbono total acumulado (kg) en 4 especies de palmas neotropicales. Ver modelos de regresión en Cuadro 9 .....	37
Figura 11. Porcentaje de carbono acumulado ( $\pm$ desviación estándar) en 4 especies de palmas neotropicales. La línea punteada representa el promedio total. Los valores que no comparten la misma letra son significativamente diferentes (Tukey-Kramer; $q= 2.70$ , $\alpha= 0.05$ ). Tamaño de muestra por especie= 10 plantas .....	39
Figura 12. Relación entre la altura total (m) y el porcentaje de carbono acumulado (% Carbono) en 4 especies de palmas neotropicales. *Plantas recolectadas en la Finca Agroecológica El Progreso no incluidos en la regresión. Ver modelos de regresión en Cuadro 11 .....	40

Figura 13. Porcentaje de carbono acumulado ( $\pm$ desviación estándar) en tres órganos (H: Hojas, T: Tallo, R: Raíces) en 4 especies de palmas neotropicales. Los valores que no comparten la misma letra son significativamente diferentes (prueba Tukey-Kramer, $q= 2.70$ , $\alpha= 0.05$ ). Tamaño de muestra por especie= 10 plantas .....	42
Figura 14. Relación entre la altura total (m) y el porcentaje de carbono acumulado (%C) por órgano en 3 especies de palmas neotropicales. Ver modelos de regresión en Cuadro 12 .....	43
Figura 15. Relación entre la altura total (m) y el porcentaje de carbono (% Carbono) acumulado en cada órgano (hojas, tallo y raíces) por planta, en 4 especies de palmas neotropicales. Los modelos de regresión correspondientes a cada letra (A-L) se incluyen en el Cuadro 13. * $p<0.05$ .....	45
Figura 16. Modelos para estimar contenido de carbono total (C; kg) en 4 especies de palmas neotropicales. DAP: Diámetro a altura de pecho. Ver modelos de regresión en Cuadro 14 .....	49
Figura 17. Error ( $C_{\text{estimado}} - C_{\text{observado}}$ ) al estimar el contenido de carbono total (C; kg) en 4 especies de palmas neotropicales, utilizando el modelo pantropical propuesto por Chave et al. (2014) para calcular biomasa seca en árboles dicotiledóneos, con un factor de conversión de 0.50, para calcular el carbono almacenado a partir de dicha biomasa .....	51

Figura 18. Promedio del porcentaje de error (% Error;  $\pm$  desviación estándar) al estimar el contenido de carbono total (C; kg) en 4 especies de palmas neotropicales, utilizando el modelo pantropical propuesto por Chave et al. (2014) para calcular biomasa seca en árboles dicotiledóneos, con un factor de conversión de 0.50, para calcular el carbono almacenado a partir de dicha biomasa. La línea punteada representa el promedio total. Los valores que no compartan la misma letra son significativamente diferentes (prueba Tukey-Kramer,  $q= 2.70$ ,  $\alpha= 0.05$ ). Tamaño de muestra por especie= 10 plantas ..... 52

Figura 19. Raíces fúlcreas de *Socratea exorrhiza* dañadas por pecaríes (*Pecari tajacu*) en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. Las reglas de madera miden 2 m de largo ..... 56

## Lista de abreviaturas

ACP	Análisis de componentes principales
AF	Área foliar
AIC	Criterio de información de Akaike (siglas en inglés)
ANCOVA	Análisis de covarianza
ANDEVA	Análisis de varianza
$A_{bh}$	Altura a la base de las hojas
$A_{tot}$	Altura total
BFF	Biomasa fresca foliar
BFTot	Biomasa fresca total
BFT	Biomasa fresca del tallo
C	Carbono
Ctot	Carbono total
CME	Cuadrado medio de error
CO <sub>2</sub>	Dióxido de carbono
DA	Diámetro apical
DAP	Diámetro a la altura del pecho
DB	Diámetro en la base del tallo
DM	Diámetro en la mitad del tallo,
FC	Factor de corrección
g.l.	Grados de libertad
H	Hojas
Ln	Logaritmo natural
N	Tamaño muestral
NF	Número de frondas
PE	Proporción de esbeltez
R	Raíces
R <sup>2</sup>	Coefficiente de determinación
SEE	Error estándar estimado (siglas en inglés)
Std	Valores estandarizados

T	Tallo
$\rho$	densidad del tejido esclerotizado



## INTRODUCCIÓN

Las palmas (Arecaceae) constituyen una de las familias más diversas entre las monocotiledóneas (Henderson, 2002; Dransfield, Uhl, Amussen, Baker, Harley & Lewis, 2008). Existen cerca de 2400 especies y ca. 200 géneros, distribuidas en cinco subfamilias: Calamoideae, Nypoideae, Coryphoideae, Ceroxyloideae y Arecoideae (Govaerts & Dransfield, 2005; Asmussen, Dransfield, Deickmann, Barfod, Pintaud & Baker, 2006; Dransfield et al. 2008). Estas plantas se encuentran restringidas a zonas tropicales y subtropicales, donde son diversas y abundantes, especialmente en Malasia y otras islas del sureste asiático, donde se pueden encontrar cerca de 50 géneros y 1000 especies (Henderson, 2002; Dransfield et al., 2008). La abundancia y distribución de las palmas refleja el complejo gradiente ambiental que determina la abundancia y distribución de las plantas tropicales en general (Eiserhardt, Svenning, Kissling & Balslev, 2011; Couvreur & Baker, 2013).

En el continente americano existen unas 730 especies y 65 géneros, con una predominancia de las subfamilias Arecoideae y Ceroxyloideae (Dransfield et al., 2008; Eiserhardt et al., 2011). Los mayores puntos de diversidad se localizan en Suramérica, específicamente en las selvas del Chocó colombiano y la región de la Amazonía (Eiserhardt et al., 2011). En Costa Rica se encuentran cerca de 109 especies y 29 géneros (Grayum, 2003), con una mayor riqueza de especies en la Península de Osa y en las zonas bajas del Caribe, particularmente la zona de Barra del Colorado (Kohlmann, Roderus, Elle, Solís, Soto & Russo, 2010). Cabe destacar que en estos sitios la familia Arecaceae es no solamente diversa, sino también sumamente abundante (Vormisto, Svenning, Hall & Balslev, 2004; ter Steege et al., 2013). En las zonas bajas de la Amazonía, las palmas han sido calificadas como “hiperdominantes”, siendo *Euterpe precatoria* la más abundante, con una población estimada de  $5.21 \times 10^9$  plantas, en un área de aproximadamente 6 millones de  $\text{km}^2$  (ter Steege et al., 2013). Asimismo, muchos ecosistemas tropicales se encuentran dominados por palmas; tal es el caso de los yolillales en los que predomina *Raphia taedigera* en Costa Rica (Grayum, 2003; Yaap, Watson & Laurence, 2015) o los aguajales conformados por *Mauritia flexuosa* en la Amazonía Peruana (Sampaio, Schmidt & Figueiredo, 2008), hábitats que pueden

constituir importantes reservorios de carbono (Lähteenoja, Ruokolainen, Schulman & Oinonen, 2009).

Además, la familia *Arecaceae* representa uno de los grupos de angiospermas más importantes en términos ecológicos y económicos (Campos & Ehringhaus, 2003; Dransfield et al., 2008). Estas plantas juegan un papel crucial en las redes tróficas, ya que proveen refugio a numerosas especies, entre las que destacan los insectos, principalmente hormigas (Howard, Moore, Giblin-Davis & Abad, 2001) y algunas especies de murciélagos que utilizan sus hojas (conocidas también como frondas) para construir tiendas (Timm & Clauson, 1990). También, las palmas constituyen una fuente importante de alimento para muchos polinizadores (i.e., abejas, moscas o escarabajos, entre otros) y frugívoros (Dransfield et al., 2008). La mayoría de los frutos de este grupo son comestibles y se ha comprobado que contienen un alto valor nutricional (Atchley, 1984; Henderson, 2002), por lo que atraen a una amplia variedad de frugívoros, tanto especialistas como oportunistas, muchos de los cuales actúan como dispersores de semillas (Zona & Henderson, 1989; Henderson, 2002; Zona, 2006). Entre los principales frugívoros que consumen frutos de palmas se encuentran murciélagos y mamíferos no voladores, insectos, peces, aves y otros reptiles (Zona & Henderson, 1989; Zona, 2006).

En términos económicos, la familia *Arecaceae* resulta de un valor incalculable para numerosos grupos humanos (Jones, 1995; Henderson, 2002; Dransfield, 2008). En muchas regiones, las palmas proveen materia prima para construcción, alimentación, bebida, vestimenta, combustible, medicina, fibras y son utilizadas para manufacturar una gran diversidad de herramientas y artefactos de uso cotidiano (Jones, 1995; Campos & Ehringhaus, 2003; Sylvester, Ávalos & Chávez-Fernández, 2012). Aunque el uso excesivo de estas plantas puede llevar a la sobreexplotación de poblaciones silvestres (e incluso a extinciones locales) (Freckleton, Silva-Matos, Bovi & Watkinson, 2003; Dransfield et al., 2008), es innegable que contribuyen significativamente a la economía y al bienestar de millones de personas (Jones, 1995; Dransfield et al., 2008).

En síntesis, la familia *Arecaceae* constituye un grupo sumamente diverso y abundante, de gran importancia cultural, económica y ecológica, que cumple funciones críticas en la estructura y la dinámica de los bosques tropicales, tanto en términos de contribución de biomasa como en redes tróficas (Henderson, 2002; Goodman et al.,

2013). A pesar de ello, las palmas han sido excluidas de la mayoría de los inventarios de acumulación de carbono en bosques tropicales (DeWalt & Chave, 2004; Chave et al., 2005; Lorenz & Lal, 2010; Goodman et al., 2013). Los pocos estudios relacionados con contenido de carbono en palmas se limitan a las especies de humedales *M. flexuosa* y *Mauritiella aculeata* (Goodman et al., 2013), a especies de importancia comercial, como el pejibaye, *Bactris gasipaes* (Ares, Boniche, Quesada, Yost, Molina & Smyth, 2002), y la palma aceitera, *Elaeis guineensis* (Thenkabail et al., 2004; Syahrudin, 2005; Leblanc, Russo, Cueva & Subía, 2006; Ekadinata, Khasanah, Rahayu, Budidarsono & van Noordwijk, 2010; Khasanah et al., 2012; Pulhin, Lasco & Urquiola, 2014) y recientemente a las especies de sotobosque *Asterogyne martiana*, *Chamaedorea tepejilote* y *Geonoma interrupta* (Álvarez, 2015).

Las estimaciones precisas de acumulación de carbono en los bosques, particularmente los tropicales, constituyen una de las bases científicas más importantes para la implementación exitosa de las políticas de carbono y clima, dados los consensos globales de que las emisiones de dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) tienen una fuerte influencia sobre el cambio climático (Zhang, Zhao, Ashton & Lee, 2012). Los bosques tropicales son ecosistemas que regulan las concentraciones de CO<sub>2</sub> en la atmósfera y constituyen importantes reservorios de carbono, por lo que juegan un papel relevante en la mitigación de los efectos del cambio climático (Houghton, 2007; Pardo, 2010; Goers, Ashton & Tyrrell, 2012). Es todavía crítico dilucidar el comportamiento de muchos sumideros y fuentes de carbono, para comprender las consecuencias de los cambios en el uso del suelo sobre la proyección de diferentes escenarios climáticos ante el calentamiento global (Clark, 2007; Canadell & Raupach, 2008; Goers et al., 2012). Debido a eso, es necesario refinar las metodologías para cuantificar su acumulación, así como aumentar el acervo de información disponible, con el fin de lograr entender cómo las diferentes especies, estadios ontogenéticos y formas de vida contribuyen a la acumulación total de carbono en los ecosistemas terrestres (Dewar, 1991; Dewar & Cannell, 1992; Brown, 1997; Achard, Eva, Mayaux, Stibig & Belward, 2004).

Existen numerosos métodos para realizar dichas estimaciones, entre los que destacan la utilización de sensores remotos (uso de imágenes satelitales, radares, láser de pulso o LIDAR, entre otros, para determinar la cobertura boscosa y el carbono

asociado), el método “Eddy covariance” (medición directa del CO<sub>2</sub> liberado y absorbido sobre un ecosistema), el método inverso (relación entre biomasa, flujo de CO<sub>2</sub> y transporte de CO<sub>2</sub> atmosférico) y la medición directa de biomasa (inventarios forestales) utilizando alometría, que se caracteriza por estudiar los cambios en las correlaciones de las dimensiones de las plantas para relacionarlos con la biomasa (o carbono) acumulada (Brown, 2002; Niklas, 2004; Zhang et al., 2012). Cada una de estas técnicas puede variar en la exactitud y resolución con la que se obtienen los datos, y pueden ser utilizadas en determinadas circunstancias, dependiendo de si el objetivo de la investigación es estimar el carbono acumulado a nivel local, regional o global (escala espacial) o determinar el flujo de CO<sub>2</sub> a través del tiempo (escala temporal) (Zhang et al., 2012).

En el caso particular de la medición de biomasa utilizando alometría, aunque puede presentar una baja resolución en la escala temporal, tiene la ventaja de ser muy precisa en cuanto a la estimación de biomasa a nivel local (i.e., generación de ecuaciones para bosques lluviosos, húmedos, secos, plantaciones, etc.); también puede ser utilizada a nivel global, pero se debe tomar en cuenta que las relaciones alométricas pueden variar de acuerdo a la región geográfica y la estructura del bosque, así como el estatus fisiológico del organismo, es decir, si se encuentra en fase reproductiva o vegetativa (Chave et al., 2005; Feldpausch et al., 2011; Zhang, et al., 2012). Esta técnica se caracteriza por utilizar medidas de datos morfológicos (inicialmente destructivas), las cuales una vez registradas pueden ser fácilmente aplicadas en el campo de una manera no destructiva (Hairiah, Sitompul, van Noordwijk & Palm, 2001; Chave et al., 2005; Montero & Montagnini, 2005). Debido a esto, la alometría representa una de las herramientas más utilizadas para determinar la biomasa y acumulación de carbono en los bosques y se ha utilizado durante varias décadas, por lo que existen amplias bases de datos disponibles (Chave et al., 2005; Curtis, 2008; Lal, 2008; Lorenz & Lal, 2010).

No obstante, la mayoría de estudios que utilizan alometría se han centrado en árboles dicotiledóneos leñosos, particularmente en las especies más comunes o de importancia comercial (Brown, 1997; Hairiah et al., 2001; Chave et al., 2005; Zhang, et al., 2012; Chave et al., 2014). Formas de vida como lianas, hemiepífitas y palmas han sido excluidas de estos inventarios (Clark, Brown, Kicklighter, Chambers, Thomlinson

& Ni, 2001; Chave et al., 2005, 2014). Se desconoce el error que pueda significar el utilizar ecuaciones alométricas generadas para árboles para estimar el carbono acumulado en estas plantas (Clark et al., 2011), o bien simplemente no tomarlas en cuenta, pero en el caso particular de las palmas, se ha determinado que la aplicación de modelos correspondientes a árboles dicotiledóneos leñosos podría subestimar la biomasa acumulada en las mismas (Goodman et al., 2013). Esto se debe principalmente a que las palmas con diámetros pequeños poseen una mayor biomasa que árboles dicotiledóneos de diámetros y alturas comparables (Goodman et al., 2013).

Las relaciones alométricas y las características estructurales y anatómicas de palmas y árboles dicotiledóneos son muy distintas (Hairiah et al., 2001; Chave et al., 2005; Goodman et al., 2013). De acuerdo con Dransfield et al. (2008), el diseño estructural de una palma depende de tres parámetros: (i) el patrón de ramificación, (ii) la morfología del tallo y (iii) la estrategia reproductiva. En el primer caso, durante el crecimiento vegetativo, las yemas axilares de un tallo pueden ser abortadas, lo que da lugar a un tallo solitario; o bien, las palmas pueden desarrollar un nuevo tallo dando lugar a un eje secundario o a la ramificación aérea, aunque ésta es poco común en palmas (a diferencia de los árboles) (Dransfield et al., 2008). Asimismo, la estructura de estas plantas se construye añadiendo apéndices de dimensiones fijas (conocidos como metámeros y constituidos por nudo, internudo, hoja y yema axilar) a un eje central (tallo), lo que limita su variación morfológica (Henderson, 2002; Tomlinson, 2006).

Además, la familia Arecaceae exhibe gran variación en la morfología del tallo (tamaño y forma). Por ejemplo, existen palmas acaules, arbustivas, arborescentes, y trepadoras, las cuales muestran una amplia variación en el diámetro a altura del pecho (DAP), la altura y otras características morfológicas, lo que añade una gran variabilidad a su estructura (Dransfield et al., 2008). Finalmente, existen dos estrategias reproductivas que influyen la arquitectura de esta familia. En algunos géneros los tallos muestran un prolongado crecimiento vegetativo, seguido por una fase reproductiva corta, después de la cual la planta muere. Las especies que siguen esta estrategia se conocen como hapaxánticas o determinadas y se caracterizan por desarrollar una inflorescencia terminal, que limita el posterior crecimiento del tallo (existen excepciones a esto; por ejemplo las especies de la tribu Caryoteae, en las que se producen varias

inflorescencias a lo largo del tallo a medida que éste crece) (Tomlinson, 1990; Henderson, 2002; Dransfield et al., 2008). Las palmas cuyo tallo continúa creciendo y produce inflorescencias a lo largo del ciclo vital constituyen la mayoría de especies y se conocen como pleonánticas o indeterminadas. Estas plantas se caracterizan por presentar inflorescencias axilares, que permiten al tallo continuar creciendo en altura (Tomlinson, 1990; Henderson, 2002; Dransfield et al., 2008). A partir de la combinación de estos tres parámetros (ramificación, morfología del tallo y estrategia reproductiva) se han designado 23 modelos arquitectónicos en palmas (Dransfield et al., 2008), que representan la variación morfológica y reproductiva de esta familia.

Una de las características más distintivas de las palmas es que algunas de ellas pueden alcanzar alturas considerables (i.e., *Ceroxylon quindiuense* puede llegar a medir 60 m de altura), reteniendo tejidos vivos en el tallo y sin presentar crecimiento secundario generado por meristemas laterales (Tomlinson, 1990; Henderson, 2002; Dransfield et al., 2008). Esto es posible gracias al proceso conocido como “crecimiento primario sostenido”, que se desarrolla en algunas especies y consiste en la expansión de las células parenquimáticas del tallo, el engrosamiento de las paredes celulares y el incremento en el grado de lignificación, especialmente en las capas de esclerénquima asociadas a los haces vasculares (tejido esclerotizado) (Waterhouse & Quinn, 1978; Rich, 1986; Tomlinson, 1990; Henderson, 2002; Tomlinson, 2011). En los tallos de las palmas, los haces vasculares se distribuyen por todo el cilindro central, pero por lo general se concentran en la periferia a fin de proveer soporte mecánico (Tomlinson, 1990; Henderson, 2002). Cada haz presenta un casquete de fibras, siendo los haces de la periferia los que poseen los casquetes más desarrollados, mientras que en las células centrales del tallo se forman grandes lagunas (Rich, 1986; Tomlinson, 1990; Henderson, 2002). Esto permite sostener un mayor peso de la copa y del tallo mismo y, por tanto, la palma logra alcanzar una mayor altura, ya que la fuerza y rigidez se concentran en la periferia del tallo (Rich, 1986; Rich, Helenurm, Kearns, Morse, Palmer & Short, 1986; Henderson, 2002).

Es importante mencionar que este tipo de crecimiento no se encuentra en todas las especies de palmas y aunque no está asociado a grupos taxonómicos específicos (i.e., subfamilia o tribu), es común en la subfamilia Arecoideae. Por ejemplo, Rich (1986)

observó un incremento del DAP con respecto a la altura en *Socratea exorrhiza*, *Iriartea deltoidea* y *E. precatória* mientras que en *Cryosophila warscewiczzi*, *Welfia regia* y *Prestoea decurrens* el cambio en el diámetro fue mínimo o nulo. Del mismo modo, en las palmas de mayor altura de las tribus Iriarteae y Euterpeae se ha observado un aumento del DAP con la altura (Waterhouse & Quinn, 1978; Rich, 1986; Rich et al., 1986; Tomlinson, 1990; Ávalos, Salazar & Araya, 2005; Sylvester & Ávalos, 2009; Ávalos & Fernández, 2010), que les permite a estas especies alcanzar el dosel o subdosel rápidamente, por tanto fotosintetizar de una manera más eficiente.

La acumulación de biomasa en palmas (y por ende, de carbono) puede variar ampliamente, dependiendo del hábito, modelo arquitectónico, tasa de crecimiento y reproducción, es decir, de su estrategia de historia de vida. Estas características, además de las asociadas a patrones demográficos (i.e., tasa intrínseca de crecimiento, tasa de natalidad, tasa de mortalidad, composición de edad de la población), están relacionadas con la capacidad de las especies para sobrevivir y reproducirse ante distintas presiones selectivas, tanto bióticas (i.e., herbivoría, patógenos, competencia con otras especies) como abióticas (i.e., disponibilidad de agua, nutrientes, acceso a la luz) (Roff, 1992; Stearns, 1992). Se ha propuesto que la selección natural ha moldeado estas estrategias de historias de vida, favoreciendo aquellas especies cuya estructura y funcionamiento sea más eficiente desde el punto de vista de obtención de recursos, sobrevivencia y éxito reproductivo en un contexto ecológico particular (Niklas & Kerchner, 1984; Roff, 1992; Stearns, 1992, Niklas, 1994).

De este modo resulta crucial comprender las relaciones alométricas en este grupo, ya que el desempeño funcional y ecológico de las palmas se refleja en su alometría (Tomlinson, 2006). Los ajustes estructurales de cada especie se encuentran relacionados con su función en el hábitat y el ambiente en que se desarrolla cada planta, dado que ésta adecúa su fenotipo a condiciones cambiantes de recursos, y la amplitud de la adecuación es el resultado de su evolución (Arnold, 1983; Ackerly et al., 2000; Reich et al., 2003; West-Eberhard, 2003). Por tanto, es importante considerar las relaciones alométricas como una manera de integrar el ajuste morfológico de las palmas, así como su distribución de recursos, particularmente de carbono, en estructuras vegetativas (hojas,

tallo o raíces) o reproductivas, como respuesta a las condiciones espaciales y temporales dinámicas.

Los objetivos de esta investigación fueron los siguientes:

**Objetivo general:**

- Analizar las relaciones alométricas y la acumulación de carbono en las especies de palmas neotropicales *Iriartea deltoidea*, *Socratea exorrhiza*, *Euterpe precatória* y *Prestoea decurrens*.

**Objetivos específicos:**

1. Establecer las relaciones funcionales entre variables morfométricas y de biomasa de las cuatro especies.
2. Determinar y comparar el porcentaje de carbono acumulado en las cuatro especies.
3. Caracterizar la acumulación de carbono según el órgano (hojas, tallo y raíces) en cada especie.
4. Generar modelos alométricos que relacionen los caracteres morfológicos y la densidad del tejido esclerotizado de las cuatro especies con el contenido de carbono.
5. Determinar el error generado al calcular el carbono acumulado en partes aéreas de cuatro especies de palmas neotropicales a partir de un modelo específico para árboles leñosos dicotiledóneos de zonas tropicales.

Las variables morfológicas de las cuatro especies deberían estar correlacionadas entre sí y las características alométricas deberían vincularse con la estrategia de historia de vida; es decir, las especies de dosel (*I. deltoidea* y *S. exorrhiza*) deberían presentar relaciones alométricas similares entre sí y distintas a las de subdosel y sotobosque (*E. precatória* y *P. decurrens*). El DAP debería aumentar con la altura del tallo, ya que se ha observado crecimiento primario sostenido en estas cuatro especies.

En cuanto a la acumulación de carbono, tradicionalmente se ha considerado que el contenido de carbono en árboles corresponde a un 50 % de la biomasa seca (Chave et al.



2005, Houghton, 2007, Lorenz & Lal, 2010). En palmas dicho porcentaje debería ser similar, de acuerdo a datos sobre *M. flexuosa* y *M. aculeata* (51.2 %, 48.1 % y 48.8 % para hojas, tallo y raíces, respectivamente; Goodman et al, 2013) y *E. guineensis* (48 % para hojas y 52 % para tallo; Leblanc et al., 2006). *Prestoea decurrens* debería asignar proporcionalmente más carbono a las raíces, debido a que las especies de sotobosque se encuentran limitadas por el recurso lumínico e inicialmente acumulan una mayor biomasa en las raíces, para posteriormente crecer en pulsos (Henderson, 2002). En contraste, las especies de subdosel (*E. precatorea*) y de dosel (*S. exorrhiza* e *I. deltoidea*) deberían poseer un mayor porcentaje de carbono en tallo y raíces, dado que dichas especies alcanzan alturas considerables, por lo que requieren de un mayor soporte en la base.

La distribución de carbono debería variar de acuerdo con el estadio ontogenético, en función de la estrategia de regeneración de la especie y del lugar que ocupe en el estrato del bosque (sotobosque, subdosel, dosel). Igual que sucede con árboles dicotiledóneos, la altura y el DAP deberían estar entre las mejores variables para estimar carbono en palmas, pero no así en el caso de la densidad del tejido esclerotizado, que en árboles se considera como una variable funcional crítica que predice no solamente el carbono, sino también la estrategia de regeneración y el desempeño funcional de la planta (Reich et al., 2003; Reich, 2014), pero que en palmas es muy variable tanto a lo ancho como a lo largo del tallo (Rich, 1986). Finalmente, al estimar el carbono acumulado en palmas a partir de un modelo específico para árboles, el resultado debería ser una subestimación del mismo con un amplio error, ya que las palmas pueden alcanzar mayores alturas con diámetros más pequeños, por lo que utilizar ecuaciones para árboles podría subestimar el carbono acumulado en palmas (Goodman et al., 2013).

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Sitio de estudio:** Las muestras de 35 plantas (de las 40 analizadas) fueron recolectadas en la Estación Biológica La Selva, localizada en tierras bajas del noreste de Costa Rica, en el cantón de Sarapiquí, Heredia (10°25'53.14" N - 84°0'10.51" W, 30-

150 msnm, 4162 mm de precipitación anual, temperatura diaria promedio 25°C, durante los últimos 10 años) (Organización para Estudios Tropicales, 2015a, 2015b). La Selva comprende unas 1600 hectáreas (ha) de bosque tropical húmedo y tierras alteradas, que limitan con los ríos Sarapiquí y Puerto Viejo (McDade, 1994). En este sitio se encuentran cerca de 2000 especies de plantas, 36 de las cuales pertenecen a la familia *Arecaceae* (Castro, 2013). Las palmas arborescentes en La Selva pueden representar 25 % de los tallos con un DAP mayor a 10 cm (Lieberman, Lieberman, Hartshorn & Peralta, 1985).

Las cinco plantas restantes (dos de *I. deltoidea* de 11.23 y 10.50 m de altura total, una de *S. exorrhiza* de 14.8 m y dos de *E. precatória* de 3.95 y 10 m) se recolectaron en un parche boscoso en regeneración de la Finca Agroecológica El Progreso, localizada en las tierras bajas del Caribe, en el cantón de Pococí, Limón (10°30'35''N - 83°44'39''W, 45 msnm, precipitación anual de 4000-5000 mm), en la misma zona de vida que La Selva (Ávalos, Fernández & Engeln, 2013). El Progreso consta de 30 ha de bosque tropical húmedo, que fueron utilizadas para tala selectiva, pero se han mantenido protegidas desde 1987 (Ávalos et al., 2013).

#### **Especies de estudio:**

*Iriartea deltoidea* Ruiz & Pav. (subfamilia *Arecoideae*, tribu *Iriarteae*) (en adelante, *Iriartea*) es la única especie del género. Se distribuye desde el sureste de Nicaragua hasta la Amazonia brasileña (sin incluir Guyana, Guyana Francesa ni Surinam). Se puede encontrar en bosques muy húmedos y lluviosos, desde el nivel del mar hasta 800 msnm. Aunque en zonas andinas puede llegar hasta 1300 msnm (Henderson, Galeano & Bernal, 1995; Grayum, 2003). Esta especie es tolerante a la sombra durante los primeros estadios de su ciclo vital, pero alcanza el dosel y el subdosel en su etapa adulta, puede llegar a medir entre 25 y 30 m de altura y de 30 a 45 cm de DAP (Henderson et al., 1995; Grayum, 2003). El tallo es solitario, algunas veces engrosado en la mitad y está apoyado por un cono de raíces fúlcreas densamente agregadas, oscuras, y que pueden crecer hasta 1.5 m sobre el nivel del suelo (Henderson, 1990; Grayum, 2003). Esta especie tiene 4 a 7 hojas pinnadas, que alcanzan 2-3.5 m, los

foliolos son deltoides a elípticos y se disponen en diferentes planos. La hojuela terminal es simple, en forma de “cola de pez” (Henderson et al., 1995; Grayum, 2003; Dransfield et al., 2008). *Iriartea* es monoica y sus inflorescencias son infrafoliares, de 1 a 2 m de longitud, con flores unisexuales arregladas en tríadas (sin brácteas); los frutos son subglobosos, verdes y de 2-2.5 cm de diámetro (Henderson et al., 1995; Grayum, 2003). Las flores de esta especie son polinizadas por abejas (principalmente especies del género *Trigona*) (Henderson, 1985; Barfod, Hagen & Borchsenius, 2011) y los frutos pueden ser consumidos en la infrutescencia por numerosas aves y mamíferos, mientras que los que alcanzan el suelo son consumidos por sainos, roedores y venados, entre otros (Henderson et al., 1995). Esta especie es conocida en Costa Rica como “chonta negra”, “maquenque” o “palmilera” y posee un palmito dulce, que es comestible (Grayum, 2003). La parte externa del tallo es extremadamente dura, por lo que es utilizado en la construcción de viviendas, canoas e incluso ataúdes, así como en la elaboración de lanzas (Henderson et al., 1995; Grayum, 2003; Dransfield et al., 2008).

*Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. (subfamilia Arecoideae, tribu Iriarteeae) (en adelante, *Socratea*) es la única de las cinco especies del género presente en Costa Rica. Se distribuye desde el sur de Nicaragua hasta Brasil, desde el nivel del mar hasta 750 msnm (Henderson et al., 1995; Grayum, 2003). Esta especie se puede encontrar en bosques muy húmedos y es tolerante a la sombra durante los primeros estadios de su ciclo vital, aunque alcanza el dosel en su etapa adulta, llegando a medir 25-30 m de altura y 18-25 cm de DAP (Henderson et al., 1995; Grayum, 2003). El tallo es solitario y, al igual que en *Iriartea*, está apoyado por un cono de raíces fúlcreas, que en esta especie están separadas, puede alcanzar 2 m de altura, y tienen pequeñas raíces espinescentes (Henderson et al., 1995; Grayum, 2003). Esta especie puede tener cerca de 7 hojas, pinnadas, de 2-4 m de longitud, con los foliolos deltoides, dispuestos en distintos planos y con la hojuela terminal profundamente bífida, a diferencia de *Iriartea* (Henderson et al., 1995; Grayum, 2003). *Socratea* es monoica y sus inflorescencias son infrafoliares, las flores son unisexuales, dispuestas espiralmente en tríadas y los frutos son obovoides, verde amarillentos, de 1.5-2 cm de diámetro (Henderson et al., 1995; Grayum, 2003). Las flores de *Socratea* son polinizadas por escarabajos de las familias

Curculionidae y Nitidulidae (Henderson, 1985; Barfod et al., 2011). Un gran número de aves y mamíferos arbóreos y voladores se alimentan de los frutos, que igual que en *Iriartea* caen al suelo y son consumidos principalmente por saínos y roedores pequeños (Henderson et al., 1995). Esta especie es conocida en Costa Rica como “chonta”, “maquenque” o “palmito amargo”. El palmito tiene sabor desagradable, por lo que sufre menores problemas de extracción (Grayum, 2003). El tallo también es utilizado para construcción de viviendas (Campos & Ehringhaus, 2003, Dransfield et al., 2008; Sylvester et al., 2012).

*Euterpe precatoria* Mart. (subfamilia Arecoideae, tribu Euterpeae) se divide en dos variedades según Henderson (1995). *E. p. longevaginata* (de tallos solitarios o cespitosos, en elevaciones bajas y altas en los Andes y América Central), y *E. p. precatoria* (de tallos solitarios, en elevaciones bajas de la Amazonia). *Euterpe precatoria* var *longevaginata* (en adelante, *Euterpe*) es la única de las siete especies del género que habita en Costa Rica. Corresponde a una palma de tallo solitario, del subdosel, distribuida desde Belice hasta Bolivia, desde el nivel del mar hasta 1150 msnm, tanto en bosque secundario como en primario (Grayum, 2003). En esta especie la altura del tallo alcanza 25 m y el DAP 15-23 cm y, al igual que *Iriartea* y *Socratea*, el tallo se apoya en un cono de raíces fúlcreas que, aunque de menores dimensiones que en esas dos especies, en algunos casos extremos llega a superar 2 m de altura (Henderson et al., 1995; Grayum, 2003; Ávalos & Schneider, 2011). Puede tener de 5 a 10 hojas pinnadas de 2.5-4 m de longitud, con folíolos dispuestos en un solo plano (Henderson et al., 1995; Grayum, 2003). Esta especie es monoica y sus inflorescencias son infrafoliares, con flores unisexuales, espiralmente dispuestas en tríadas bracteadas; los frutos son subglobosos, de 0.7-1 cm de diámetro (Grayum, 2003). Las flores son polinizadas por viento, escarabajos y abejas y los frutos son dispersados por aves (Küchmeister, Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1997; Henderson, 2002).

*Euterpe* se beneficia de alteraciones moderadas en el bosque y de niveles intermedios de luz. Por su estrategia de regeneración, *Euterpe* se define como una especie “pionera críptica”, ya que se regenera bajo condiciones de alteraciones intermedias pero puede sobrevivir bajo niveles de sombra moderados (Kitajima &

Poorter, 2008; Ávalos et al., 2013). En Costa Rica, la densidad de *Euterpe* tiende a ser relativamente menor de lo que se ha registrado en el oeste de la Amazonia, encontrándose en bosques de bajura altamente diversos, así como en el bosque premontano (Clark, Clark, Sandoval & Castro, 1995; Homeier, Breckle, Dalitz, Levers & Ortiz, 2002; Vormisto et al., 2004). Esta especie se conoce como “palmito mantequilla” y es sumamente estimada, precisamente por el sabor del palmito, por lo que es escasa cerca de asentamientos humanos (Grayum, 2003; Ávalos, 2007; Sylvester & Ávalos, 2009; Ávalos et al., 2013). Los tallos se usan en construcción, los frutos para hacer bebidas y las raíces (cocidas o en jarabe) las utilizan algunos pueblos indígenas contra mordeduras de serpientes, dolor muscular, anemia y enfermedades de los riñones o el hígado (Henderson et al., 1995; Deharo, Baelmans, Gimenez, Quenevo & Bourdy, 2004).

*Prestoea decurrens* (H. Wendl. ex Burret) H.E. Moore (subfamilia Arecoideae, tribu Euterpeae) (en adelante *Prestoea*) se distribuye desde Nicaragua hasta Ecuador en bosque muy húmedo (0-900 msnm), especialmente cerca de quebradas y ríos o zonas inundables (Henderson et al. 1995; Grayum, 2003). *Prestoea* es una de las cinco especies del género que se encuentran en Costa Rica (existen 11 especies) y constituye la especie más común en la vertiente del Caribe (Grayum, 2003). Esta palma se desarrolla en el sotobosque, es tolerante a la sombra, puede tener tallos múltiples (3 a 8), que pueden alcanzar hasta 10 m de altura y 7-12 cm de DAP, y no forma un pseudocaule (las vainas peciolares están partidas). Presenta de 4 a 10 hojas pinnadas, de entre 1.5 y 3 m de longitud, con folíolos dispuestos en un solo plano (Grayum, 2003). Esta especie es monoica y sus inflorescencias son infrafoliares, las flores son unisexuales, dispuestas en tríadas bracteadas y los frutos son subglobosos, de 0.6-0.9 cm de diámetro (Grayum, 2003). *Prestoea* es conocida como “caña lucía” y su palmito es dulce y comestible (Henderson et al., 1995).

**Recolección de muestras:** Se procesó un total de 40 plantas (10 por cada especie), de un amplio ámbito de tamaños (Cuadro 1), recolectadas entre setiembre del 2013 y febrero del 2014. Se midió el DAP a 1.30 m o inmediatamente por encima de las raíces

fúlcreas en caso de que la altura del cono fuera mayor a 1.30 m, el diámetro en la mitad del tallo, el diámetro en el ápice del tallo, el ancho y alto del cono de raíces, la altura de la palma hasta la base de las hojas (desde el nivel del suelo hasta la base de la vaina foliar), la altura del tallo (altura a la base de las hojas menos la altura del cono de raíces) y la altura total (desde el nivel del suelo hasta la base del pecíolo de la hoja más joven). Inmediatamente después de seccionar cada planta, se determinó la biomasa del tallo y las hojas con una pesola Swiss ® de  $30(\pm 0.25)$  kg de capacidad.

Se recolectaron únicamente seis plantas con estructuras reproductivas, una de *Euterpe* de 12.6 m con tres inflorescencias (6.25 kg), una de *Socratea* de 12.25 m, con una infrutescencia de 2 kg, y 4 plantas de *Prestoea* de entre 6 y 11.5 m, con 3-9 inflorescencias, de  $0.90 (\pm 0.15)$  kg en promedio. Estos datos no se incluyeron en los análisis, debido a que no todas las plantas tenían estas estructuras. Seis plantas de *Prestoea* tenían ejes secundarios a partir de la base: una planta de 8.5 m con cinco ejes secundarios de entre 0.3 y 2 m de altura, una de 3.95 m con tres ejes secundarios 0.2 m cada uno, tres plantas de 4.5, 8.5 y 9.35 m de altura con dos ejes secundarios de entre 0.4 y 2 m, y una de 6 m con un eje secundario de 0.5 m. Del mismo modo, estos tallos secundarios no se incluyeron en los análisis debido a que no todas las plantas tenían estas estructuras y usualmente en las palmas de ejes múltiples se muestrean los tallos por separado y no toda la planta.

En la mayoría de los casos, las raíces se extrajeron en su totalidad, y se trasladaron al laboratorio. En 11 plantas (1 *Euterpe*, 1 *Iriarteia*, 4 *Prestoea* y 5 *Socratea*) resultó difícil extraer la totalidad de las raíces, dado su tamaño o profundidad, por lo que se extrajo una sección y a partir de ésta se estimó la biomasa total de las raíces. Por ejemplo, si se extrajo sólo la mitad de las raíces, se multiplicó la biomasa medida por dos. Para la determinación de carbono y biomasa seca, se recolectaron muestras de al menos 20 g de hojas (incluyendo una joven, una intermedia y una madura, determinadas según su posición con respecto al meristema apical), tallo (base, mitad y cerca de la base de las hojas) y raíces (de al menos tres raíces diferentes) y se trasladaron al laboratorio para mediciones posteriores. Se determinó el número de frondas y se eligieron tres (una joven, una intermedia y una madura) para estimar el AF.

Además, se midió la densidad del tejido esclerotizado ( $\rho$ ), siguiendo los métodos de Chave (2005). Para ello se obtuvieron muestras del tallo, usando un barrenador forestal (Haglof 2-Thread Increment Borer), compuesto de tres partes: un barrenador de acero de 16 cm de longitud y 0.5 cm de diámetro interior, una empuñadura y un extractor. Para utilizarlo se eligió un punto en uno de los entrenudos del tronco (cerca de la base, en la mitad y cerca de la base de las hojas), se colocó el barrenador y la empuñadura y se realizó la perforación. Posteriormente, se retiró la empuñadura y se extrajo la muestra del tejido esclerotizado con el extractor. Inmediatamente, las muestras extraídas se colocaron en un tubo de ensayo, se sellaron y marcaron con la identificación correspondiente y se trasladaron al laboratorio (Fig. 1).



**Figura 1** A) Extracción de una muestra de tejido esclerotizado utilizando un barrenador forestal (Haglof 2-Thread Increment Borer). B) Muestra de tejido esclerotizado extraída.

**Determinación de la biomasa seca y del porcentaje de carbono:** Las raíces se lavaron y se secaron para posteriormente determinar su biomasa fresca. Para obtener el valor de la biomasa seca de tallo, hojas y raíces, se secaron las muestras en una estufa a 65 °C hasta alcanzar masa constante. Posteriormente, estas muestras fueron molidas y almacenadas para la determinación de carbono. En total, se analizaron 120 muestras (10

plantas \* 4 especies \* 3 órganos) que fueron trasladadas al Laboratorio de Botánica de la Universidad de Ulm (Baden-Württemberg, Alemania), donde se determinó el porcentaje de carbono (%C) con un analizador automático de carbono y nitrógeno (TruSpec CN; LECO Corporation, 2006). Para su operación, dicho aparato atraviesa tres fases: purga, combustión y análisis. En la fase de purga, la muestra se coloca en el cabezal de carga, donde se sella y se purga de cualquier gas atmosférico que haya entrado durante el proceso de carga. Posteriormente, la muestra se deja caer en un horno a 950 °C, donde se inyecta oxígeno y se lleva a cabo la combustión. Los productos de la combustión se trasladan a un segundo horno (850 °C) para su posterior oxidación y remoción de partículas, y los gases de la combustión se recolectan en un recipiente. Finalmente, en la fase de análisis, se inyecta oxígeno a dicho recipiente y se mezcla con los gases de la combustión, que son purgados a través de un detector infrarrojo de CO<sub>2</sub>. Una vez que los gases se han equilibrado, el carbono es medido como dióxido de carbono por el detector de CO<sub>2</sub>. El resultado final se muestra como el porcentaje de carbono contenido en la muestra (LECO Corporation, 2006).

**Determinación del área foliar (AF):** Para determinar el AF se siguieron los métodos de Ávalos & Sylvester (2010). Las tres hojas recolectadas se trasladaron al laboratorio, donde se limpiaron y se determinó su AF utilizando un medidor de AF, LICOR LI-3100 C. A partir de estas medidas se estimó el AF de la planta, promediando el AF de las tres hojas (joven, madura e intermedia) y multiplicándolo por el número total de frondas.

**Determinación de la densidad del tejido esclerotizado del tallo:** Para determinar la densidad de la muestra se calculó el volumen de agua desplazado, para lo que se llenó con agua un recipiente capaz de contener la muestra y se colocó en una balanza de precisión de 0.001 gramos. Posteriormente, se taró la balanza y la muestra se colocó en el agua, hasta estar totalmente sumergida (con la ayuda de una pinza o aguja) y asegurando que no tocara los bordes. Con ello se calculó el volumen de la muestra, dado que el peso del agua desplazada es igual al volumen de la muestra (ya que la densidad del agua es de 1g/mL) (Chave, 2005). Seguidamente, se secó la muestra en un



horno a 65 °C, hasta que alcanzara una masa constante. La densidad se obtuvo mediante la siguiente fórmula (g/mL, equivale a g/cm<sup>3</sup>):

$$\text{Densidad} = \frac{\text{Biomasa seca (g)}}{\text{Volumen (cm}^3\text{)}}$$

#### **Análisis de datos:**

**Relaciones funcionales entre variables morfométricas y de biomasa:** Para determinar si existen diferencias entre el diámetro y la altura de cada planta (diámetro en la base del tallo, DAP, diámetro a la mitad del tallo y diámetro apical), entre la densidad y la altura (en la base, mitad y ápice del tallo) y entre especies, se realizaron análisis de varianza (ANDEVA) y pruebas *a posteriori* de Tukey-Kramer, utilizando bloques por palma. Se calculó la proporción de esbeltez (“slenderness ratio”), que corresponde a la altura del tallo (m) dividida por el DAP (m), y se utiliza para examinar la rigidez del tallo y su resistencia a la deformación. Para establecer la relación entre las variables DAP, densidad, altura total y biomasa fresca total, por especie, se probaron modelos lineales y logarítmicos. En este caso, se utilizó el DAP como variable respuesta y como variable predictora, debido a que se deseaba observar cómo se comporta este carácter al aumentar la altura total y cómo varía la biomasa fresca total al incrementarse el DAP. Además, se probaron modelos lineales y logarítmicos para explicar la relación entre el AF y la altura total, el DAP y el número de frondas. Se eligieron aquellos modelos con  $p < 0.05$ , mayor coeficiente de determinación ( $R^2$ ) y menor cuadrado medio de error (CME), que indica la proporción de la variación de los resultados que están siendo explicados por el modelo. Para aquellas relaciones en las que la variable respuesta requirió de una transformación logarítmica, se calculó un factor de corrección, de acuerdo a lo recomendado por Sprugel (1983), para lo que se utilizó la siguiente ecuación:

$$FC = \exp\left(\frac{SEE^2}{2}\right)$$

Donde SEE corresponde al error estándar estimado por la regresión:

$$SEE = \sqrt{\sum \frac{(\log y_i - \log \hat{y}_i)^2}{N - 2}}$$

donde  $\log y_i$  representa los valores de la variable dependiente,  $\log \hat{y}_i$  los valores calculados a partir de la ecuación y N el tamaño muestral (Sprugel, 1983). La ecuación estimada se multiplicó por el FC correspondiente.

**Consolidación de las variables analizadas:** Dado que las variables analizadas se correlacionaron fuertemente, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) para resumir las principales relaciones entre las variables. Las variables analizadas incluyen mediciones morfológicas (DAP, altura y otras) y de biomasa, por lo que, para eliminar el efecto de diferentes unidades de medición y de valores extremos, se estandarizaron todas las variables, transformándolas a unidades de desviación estándar. Del ACP se salvaron los primeros tres componentes, que presentan un valor de *eigenvalue* (raíz característica de una matriz) mayor a 1 (Quinn & Keough, 2002). Al primer componente (*eigenvalue*= 13.08) se le asignó el nombre de “tamaño”, debido a que estuvo dominado por variables morfológicas y de biomasa. Al segundo componente (*eigenvalue*= 1.52) se le llamó “cono de raíces” y se encontró dominado por la altura del cono. Se realizó una transformación Box-Cox al primer componente, dado que no presentaba una distribución normal (Shapiro-Wilk test;  $W = 0.80$ ,  $p < 0.001$ ). Posteriormente, se realizó un Análisis de Covarianza (ANCOVA), tomando el componente “tamaño” y la especie como predictores y el contenido total de carbono (kg) como respuesta, para determinar si existen diferencias entre las relaciones morfológicas, de biomasa y de contenido de carbono, según la especie.

**Caracterización de la acumulación de carbono según a la especie y el órgano:**

Para determinar si existen diferencias de %C entre especies y órgano, se realizaron ANDEVA y pruebas *a posteriori* de Tukey-Kramer. Se estableció la relación entre el %C por especie y la altura total; la relación entre el %C por órgano y la altura total, y

entre el porcentaje del carbono total (kg) destinado a cada órgano (por planta) y la altura total.

**Ecuaciones alométricas para estimar carbono:** Las ecuaciones se calcularon a partir de regresiones lineales ordinarias, utilizando como variables predictoras el DAP (cm), la densidad del tejido esclerotizado cerca de la base del tallo ( $\text{g/cm}^3$ ), el AF ( $\text{m}^2$ ), la altura total (m), la altura del tallo (m), y la altura del tallo hasta la base de las hojas (m). La variable respuesta fue el logaritmo natural del contenido total de carbono (kg) por palma. Las ecuaciones se desarrollaron en términos de la eficiencia en la explicación de la variable respuesta (carbono total, kg). Se realizaron análisis por especie y análisis generales (incluyendo las plantas de las cuatro especies). Se eligieron los modelos con  $p < 0.05$ , con mayor  $R^2$ , menor CME y menor Criterio de Información de Akaike (AIC). Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el programa JMP10 (SAS Institute, 2012).

**Estimación del carbono acumulado sobre el suelo en palmas a partir de un modelo específico para árboles dicotiledóneos:** Se utilizó el siguiente modelo pantropical propuesto por Chave et al. (2014):

$$AGB = 0.0673 (\rho D^2 H)^{0.976}$$

Donde AGB corresponde a la biomasa seca aérea (kg),  $\rho$  a la densidad ( $\text{g/cm}^3$ ), D al diámetro a altura de pecho (cm), y H a la altura total (m).

Para determinar el carbono total (kg), se utilizó el factor de conversión correspondiente al 50 % de la biomasa seca, que tradicionalmente ha sido utilizado para determinar el carbono acumulado en árboles (Chave et al. 2005, Houghton, 2007, Lorenz & Lal, 2010). Se determinó el carbono total (Ctot) correspondiente a los órganos sobre el suelo, es decir, sin tomar en cuenta las raíces. Se calculó el error (kg) como:

$$\text{Error} = \text{Ctot}_{\text{estimado}} - \text{Ctot}_{\text{observado}}$$

y se observó su relación con la altura total. Se determinó el porcentaje de error a partir de la siguiente ecuación, y se comparó según la especie.

$$\text{Porcentaje de error} = \frac{|\text{Error}|}{C_{\text{observado}}} * 100$$

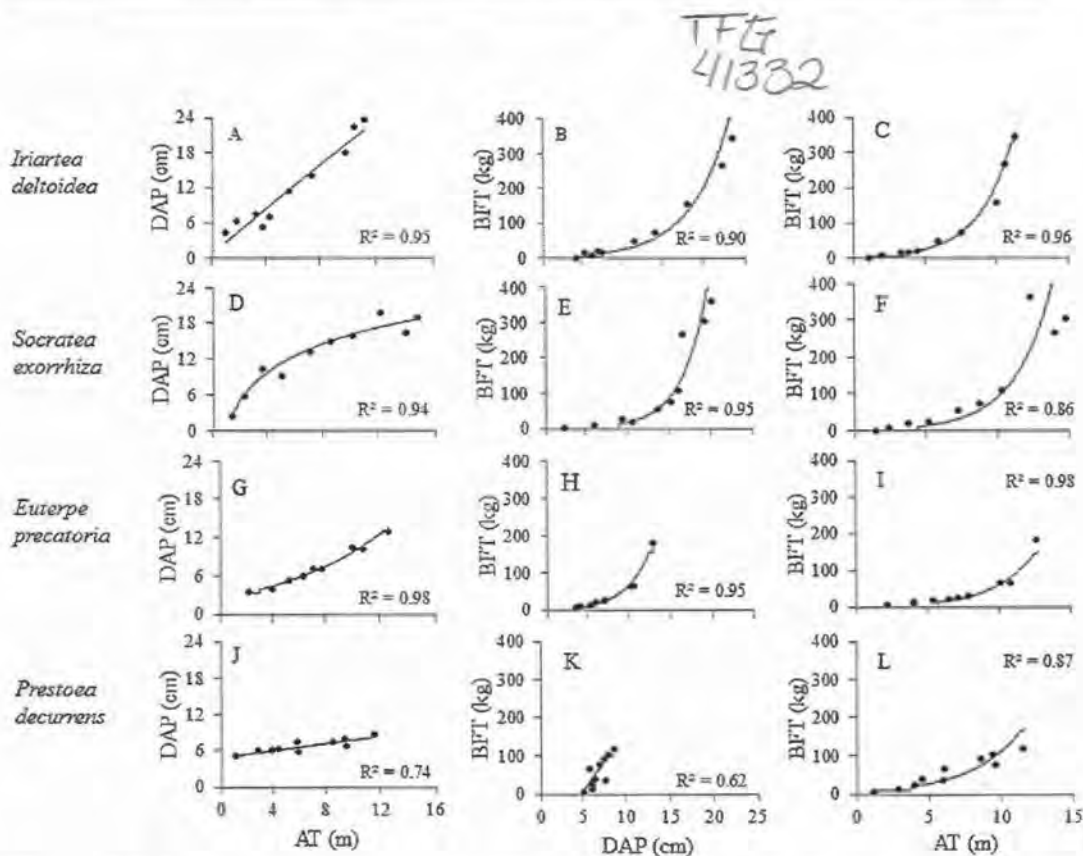
## RESULTADOS

**Relaciones funcionales entre variables morfométricas y de biomasa:** Se muestrearon 40 palmas con alturas entre 1.1 y 14.8 m. La planta de mayor tamaño era de *Socratea* y alcanzó 20.6 cm de DAP, 14.8 m de altura, 362.3 kg de biomasa fresca y, 79.67 m<sup>2</sup> de AF (Cuadro 1). El DAP aumentó al incrementarse la altura total en las cuatro especies (Fig. 2 A, D, G, J; Cuadro 2 A, D, G, J). En *Iriartea* y *Prestoea* dicha relación fue lineal, con una mayor pendiente en *Iriartea* (1.89) que en *Prestoea* (0.29; Fig. 4 A, J, Cuadro 2 A, J). En *Socratea* y *Euterpe*, la relación fue logarítmica (Fig. 2 D, G, Cuadro 2 D, G), con un crecimiento más acelerado en *Socratea*, particularmente a alturas menores a 5 m (Fig. 2 D, Cuadro 2 D). En las cuatro especies la biomasa fresca total aumentó de manera logarítmica al incrementarse el DAP y la altura total (Fig. 2 B, C, E, F, H, I, K, L, Cuadro 2 B, C, E, F, H, I, K, L), con curvas similares, a excepción de *Prestoea*, cuyo incremento en biomasa fue más acelerado con respecto al DAP (Fig. 2 K, Cuadro 2 K).

CUADRO 1

Ámbito de valores de diámetro a altura de pecho (DAP), altura total, biomasa fresca y área foliar de 4 especies de palmas neotropicales. En todos los casos N= 10 plantas

Especie	DAP (cm)	Altura total (m)	Biomasa (kg)	Área foliar (m <sup>2</sup> )
<i>Euterpe precatoria</i>	3.5 - 12.8	2.2 - 12.6	3.5 - 179.5	2.59 - 28.67
<i>Iriartea deltoidea</i>	4.4 - 23.6	1.0 - 11.2	2.3 - 344.0	2.63 - 79.67
<i>Prestoea decurrens</i>	5.0 - 8.6	1.1 - 11.5	5.3 - 117.4	1.67 - 18.01
<i>Socratea exorrhiza</i>	2.4 - 20.6	1.4 - 14.8	0.7 - 362.3	1.28 - 53.31



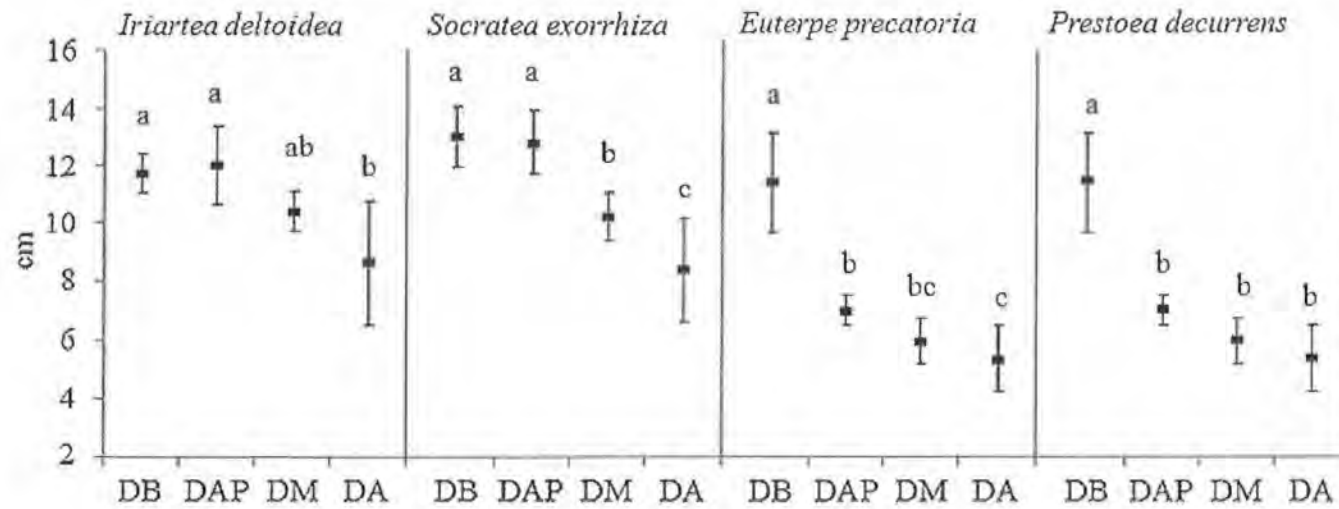
**Figura 2** Relación entre la altura total (AT; m) y el diámetro a la altura del pecho (DAP, cm) (A, D, G, J), DAP y biomasa fresca total (BFTot; kg) (B, E, H, K), AT y BFTot (C, F, I, L) de 4 especies de palmas neotropicales. Ver modelos de regresión en Cuadro 2.

## CUADRO 2

Modelos para explicar la relación entre el diámetro a altura de pecho (DAP, cm) y altura total ( $A_{tot}$ , m), DAP y biomasa fresca total (BFTot, kg)  $A_{tot}$  y BT de 4 especies de palmas neotropicales. En todos los casos N= 10 plantas, g.l.= 9. Ver gráficos correspondientes a cada modelo en la Figura 2. FC: Factor de corrección recomendado por Sprugel (1983). CME: Cuadrado medio del error, Ln: Logaritmo natural

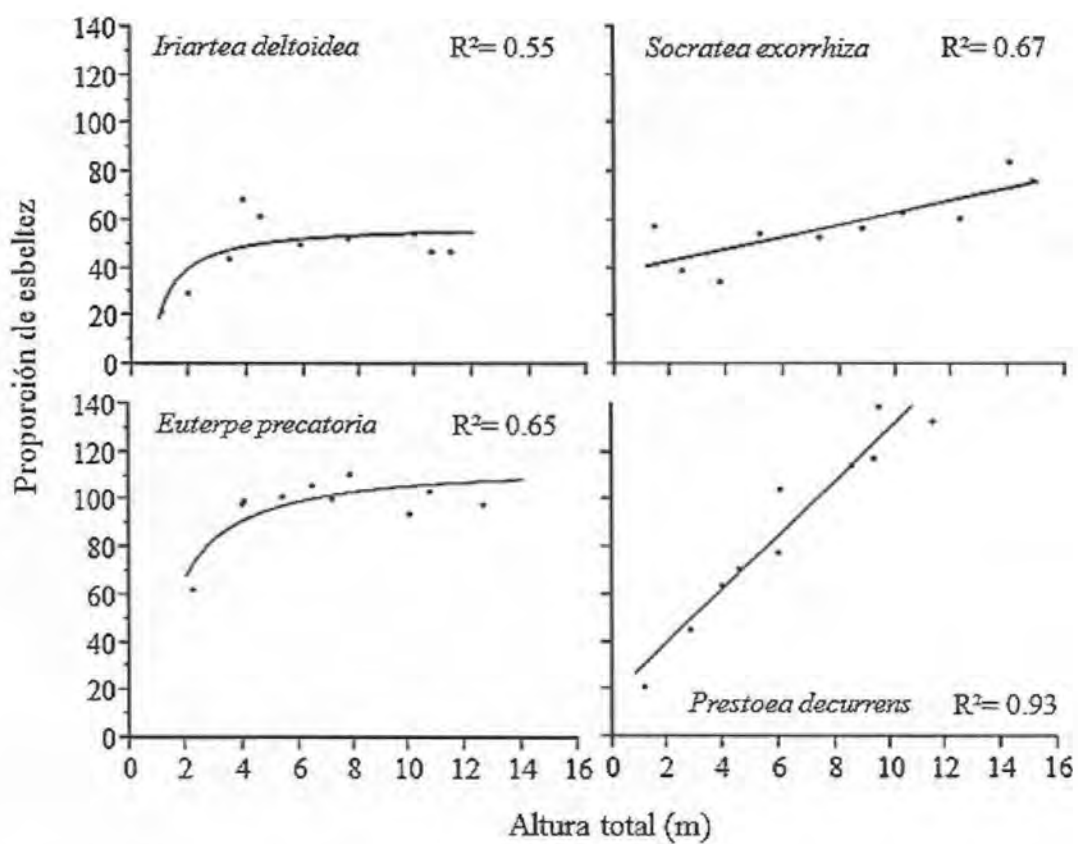
	Modelo	Variable		FC	R <sup>2</sup>	CME	F	p
<i>Iriartea</i>	A	DAP	$0.84 + 1.89 A_{tot}$		0.95	0.14	136.61	<0.0001
<i>deltoidea</i>	B	Ln(BFTot)	$1.09 + 0.21 DAP$	1.04	0.90	0.52	74.45	<0.0001
	C	Ln(BFTot)	$1.13 + 0.42 A_{tot}$	1.01	0.96	0.34	186.64	<0.0001
<i>Socratea</i>	D	DAP	$-0.02 + 6.98 \text{Ln}(A_{tot})$		0.94	1.45	132.56	<0.0001
<i>exorrhiza</i>	E	Ln(BFTot)	$-0.48 + 0.33 DAP$	1.02	0.95	0.45	159.17	<0.0001
	F	Ln(BFTot)	$0.80 + 0.37 A_{tot}$	1.19	0.86	0.77	49.28	0.0001
<i>Euterpe</i>	G	Ln(DAP)	$0.92 + 0.13 A_{tot}$	1.00	0.98	0.06	488.23	<0.0001
<i>precatorea</i>	H	Ln(BFTot)	$0.62 + 0.35 DAP$	1.00	0.95	0.28	147.04	<0.0001
	I	Ln(BFTot)	$0.69 + 0.34 A_{tot}$	1.00	0.98	0.18	378.95	<0.0001
<i>Prestoea</i>	J	DAP	$4.94 + 0.29 A_{tot}$		0.74	0.60	22.94	0.0014
<i>decurrens</i>	K	BFT	$-135.55 + 28.39 \text{Ln}(DAP)$		0.63	0.70	13.89	0.0058
	L	Ln(BFTot)	$1.86 + 0.29 A_{tot}$	1.01	0.86	0.40	52.77	<0.0001

En las cuatro especies se observaron diferencias entre el DAP, el diámetro en la base del tallo, medio y apical (*Iriartea*:  $F= 9.81$ , g.l.= 39,  $R^2= 0.95$ ,  $p< 0.0001$ ; *Socratea*:  $F= 24.75$ , g.l.= 39,  $R^2= 0.95$ ,  $p< 0.0001$ ; *Euterpe*:  $F= 42.33$ , g.l.= 39,  $R^2= 0.92$ ,  $p< 0.0001$ ; *Prestoea*:  $F= 45.37$ , g.l.= 39,  $R^2= 0.90$ ,  $p< 0.0001$ ). En *Iriartea*, *Socratea* y *Euterpe* el tallo se acercó más a una forma cónica, mientras que en *Prestoea* el tallo a partir de 1.3 m era de forma cilíndrica (Fig. 3). En todos los casos la proporción de esbeltez aumentó con la altura (Fig. 4, Cuadro 3).



**Figura 3** Variación del diámetro (cm  $\pm$  desviación estándar) en diferentes puntos del tallo en 4 especies de palmas neotropicales. DB: Diámetro en la base del tallo, DAP: Diámetro a altura de pecho, DM: Diámetro en la mitad del tallo, DA: Diámetro apical. Los valores que no comparten la misma letra son significativamente diferentes, de acuerdo a la prueba Tukey-Kramer ( $q=2.74$ ,  $\alpha=0.05$ ). Tamaño de muestra por especie= 10 plantas.





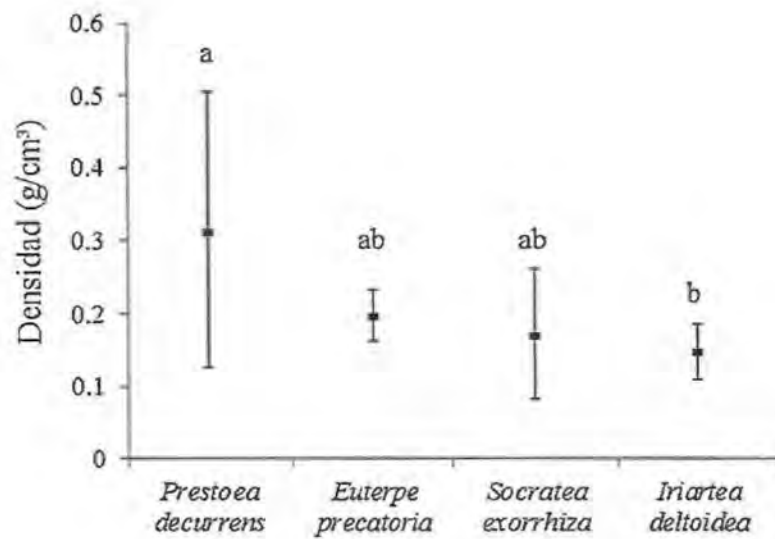
**Figura 4** Relación entre la altura total (m) y la proporción de esbeltez (altura del tallo entre diámetro a altura de pecho) de 4 especies de palmas neotropicales. Ver modelos de regresión en Cuadro 3.

CUADRO 3

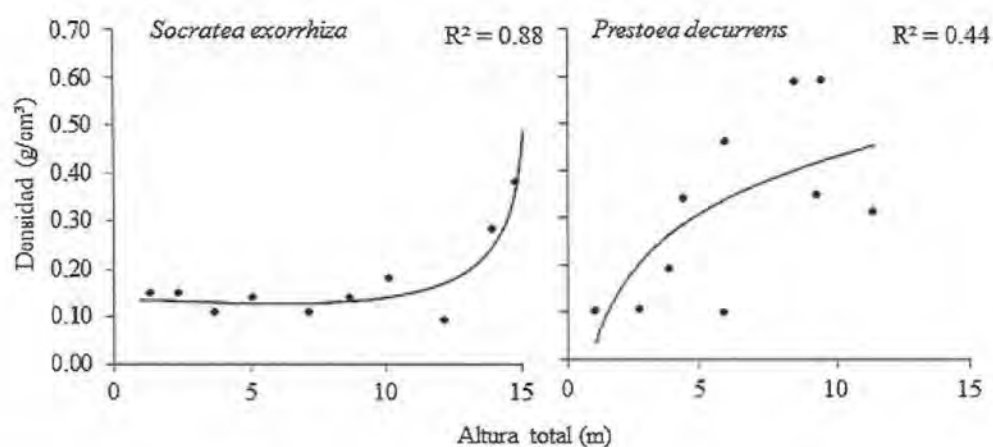
Modelos para explicar la relación entre la altura total (AT; m) y la proporción de esbeltez (PE: altura del tallo entre diámetro a altura de pecho) de 4 especies de palmas neotropicales. En todos los casos N= 10 plantas, g.l.= 9. Ver gráficos correspondientes a cada modelo en la Figura 4. CME: Cuadrado medio del error

Especie	Variable	x	R <sup>2</sup>	CME	F	p
<i>Iriartea deltoidea</i>	PE	58.60 – 36.00 (1/AT)	0.54	9.79	9.70	0.01
<i>Socratea exorrhiza</i>	PE	38.36 + 2.54 AT	0.67	9.18	15.89	0.00
<i>Euterpe precatoria</i>	PE	115.58 – 94.74 (1/AT)	0.65	8.24	15.11	0.01
<i>Prestoea decurrens</i>	PE	18.07 + 11.31 AT	0.93	10.89	107.72	<0.0001

La densidad del tejido esclerotizado en la base del tallo varió según la especie (F= 4.47, g.l.= 38, R<sup>2</sup>= 0.28, p= 0.01); fue mayor en *Prestoea* y menor en *Iriartea* (Fig. 5). La densidad en la base del tallo aumentó con la altura en *Socratea* y *Prestoea* (Fig. 6; Cuadro 4), no así en *Iriartea* (F= 4.67, g.l.= 9, R<sup>2</sup>= 0.37, p= 0.06) y *Euterpe* (F= 1.29, g.l.= 9, R<sup>2</sup>= 0.14, p= 0.29). No se observaron diferencias en la densidad según la altura del tallo (base, mitad, ápice) en ninguna de las especies (*Iriartea*: F= 0.77, g.l.= 29, R<sup>2</sup>= 0.05, p= 0.47; *Socratea*: F= 0.64, g.l.= 26, R<sup>2</sup>= 0.05, p= 0.54; *Euterpe*: F= 0.51, g.l.= 29, R<sup>2</sup>= 0.04, p= 0.66; *Prestoea*: F= 0.87, g.l.= 29, R<sup>2</sup>= 0.06, p= 0.43).



**Figura 5** Densidad del tejido esclerotizado (g/cm<sup>3</sup>;  $\pm$  desviación estándar) en la base del tallo de 4 especies de palmas neotropicales. Los valores que no comparten la misma letra son significativamente diferentes (prueba Tukey-Kramer,  $q=2.69$ ,  $\alpha=0.05$ ). Tamaño de muestra por especie= 10 plantas.



**Figura 6** Relación entre la altura total (m) y la densidad del tejido esclerotizado en la base del tallo ( $\text{g}/\text{cm}^3$ ) de 2 especies de palmas neotropicales. Ver modelos de regresión en Cuadro 4.

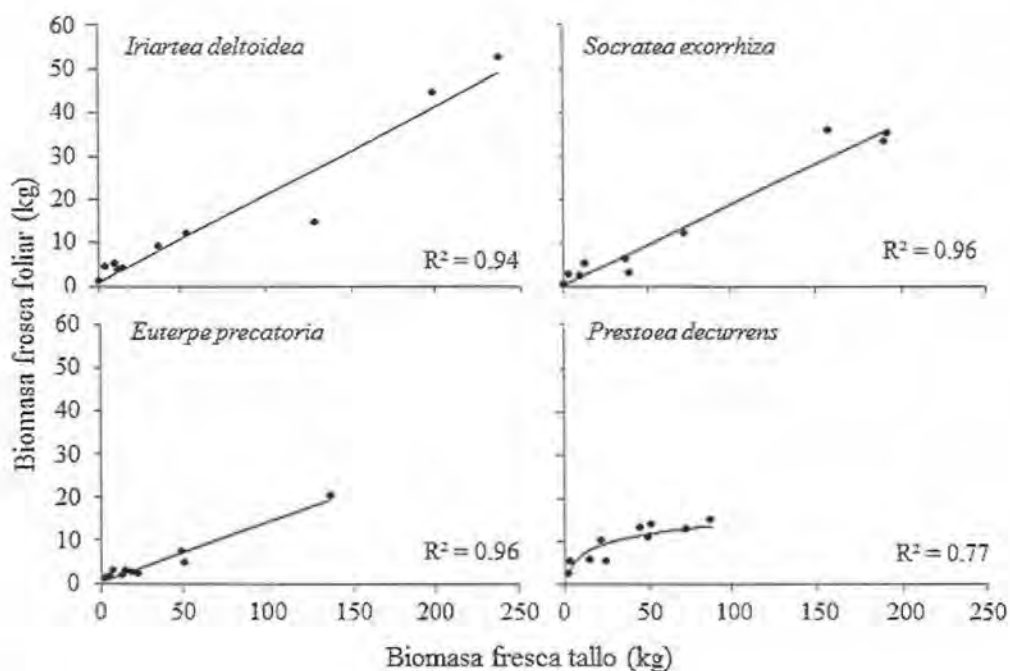
#### CUADRO 4

Modelos para explicar la relación entre la altura total (AT; m) y la densidad del tejido esclerotizado en la base del tallo ( $\rho$ ;  $\text{g}/\text{cm}^3$ ) de 2 especies de palmas neotropicales. En ambos casos  $N=10$  plantas,  $g.l.=9$ . Ver gráficos correspondientes a cada modelo en la

Figura 6. CME: Cuadrado medio del error, Ln: Logaritmo natural

Especie	Variable	x	$R^2$	CME	F	p
<i>Socratea exorrhiza</i>	$\rho$	$0.13 + 9.57e^{-8(AT)}$	0.88	0.03	58.03	<0.0001
<i>Prestoea decurrens</i>	$\rho$	$0.02 + 0.18 \text{Ln}(AT)$	0.44	0.15	6.32	0.04

La relación entre la biomasa fresca del tallo y la foliar en *Iriartea*, *Socratea* y *Euterpe* resultó lineal, mientras que en *Prestoea* fue logarítmica (Fig. 7, Cuadro 5). En *Euterpe*, *Iriartea* y *Socratea* el AF aumentó con la altura total, el DAP y el número de frondas (Fig. 8, Cuadro 6). En todos los casos las relaciones resultaron logarítmicas. En *Prestoea* no se observó un patrón que predijera el AF en función de la altura total ( $F=0.21$ , g.l.= 9,  $R^2=0.02$ ,  $p=0.66$ ), el DAP ( $F=3.08$ , g.l.= 9,  $R^2=0.29$ ,  $p=0.12$ ) o el número de frondas ( $F=0.65$ , g.l.= 9,  $R^2=0.08$ ,  $p=0.44$ ). Tomando en cuenta la altura total y el número de frondas, la pendiente en *Iriartea* resultó mayor que en *Socratea* y *Euterpe* (Fig. 8, Cuadro 6), lo que indica que en *Iriartea* el crecimiento del AF al aumentar la altura y el número de frondas es más rápido que en *Socratea* y *Euterpe* (Fig. 8, Cuadro 6). Por el contrario, considerando el DAP, se observó una mayor pendiente en *Euterpe*, seguida por *Socratea* y por último *Iriartea* (Fig. 8, Cuadro 6).

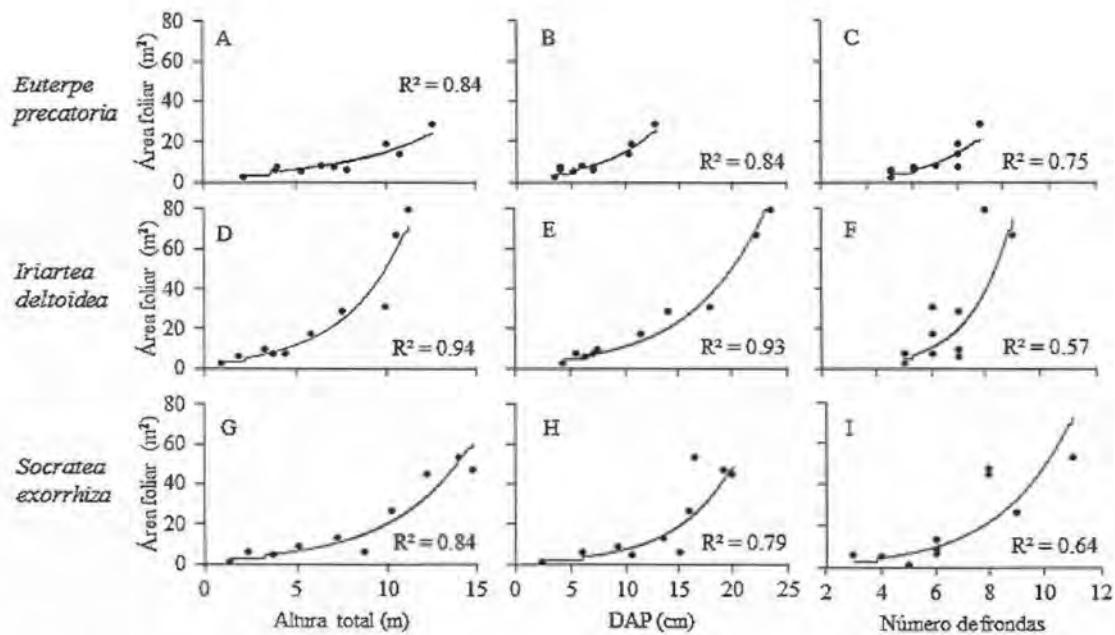


**Figura 7** Relación entre la biomasa fresca del tallo (kg) y la biomasa fresca foliar (kg) de 4 especies de palmas neotropicales. Ver modelos de regresión en Cuadro 5.

CUADRO 5

Modelos para explicar la relación entre la biomasa fresca foliar (BFF; kg) y la biomasa fresca del tallo (BFT; kg) de 4 especies de palmas neotropicales. En todos los casos N= 10 plantas, g.l.= 9. Ver gráficos correspondientes a cada modelo en la Figura 7. FC: Factor de corrección recomendado por Sprugel (1983). CME: Cuadrado medio del error, Ln: Logaritmo natural

Especie	Variable	x	R <sup>2</sup>	CME	F	p
<i>Iriartea deltoidea</i>	BFF	$1.02 + 0.20 \text{ BFT}$	0.94	4.87	118.06	<0.0001
<i>Socratea exorrhiza</i>	BFF	$0.17 + 0.19 \text{ BFT}$	0.96	3.09	203.66	<0.0001
<i>Euterpe precatoria</i>	BFF	$0.53 + 0.14 \text{ BFT}$	0.96	1.22	193.33	<0.0001
<i>Prestoea decurrens</i>	BFF	$-0.61 + 3.13 \text{Ln ( BFT)}$	0.77	2.26	26.65	0.0009



**Figura 8** A) Relación entre la altura total (m) (A, D, G), el diámetro a altura de pecho (DAP, cm) (B, E, H), número de frondas (C, F, I) y el área foliar (m<sup>2</sup>) de 3 especies de palmas neotropicales. Ver modelos de regresión en Cuadro 6.

CUADRO 6

Modelos para explicar la relación entre el área foliar ( $m^2$ ) y la altura total (AT, m), el diámetro la altura de pecho (DAP, cm) y el número de frondas (NF) de 4 especies de palmas neotropicales. En todos los casos N= 10 plantas, g.l.=9. Ver gráficos correspondientes a cada modelo en la Figura 8. FC: Factor de corrección recomendado por Sprugel (1983). CME: Cuadrado medio del error, Ln: Logaritmo natural

	Modelo	Variable		FC	R <sup>2</sup>	CME	F	p
<i>Euterpe</i>	A	Ln(AF)	0.81 + 0.19 AT	1.00	0.84	0.30	40.85	0.0002
<i>precatória</i>	B	Ln(AF)	0.74 + 0.20 DAP	1.00	0.84	0.30	40.44	0.0002
	C	Ln(AF)	-0.54 + 0.40 NF	1.01	0.75	0.37	23.71	0.0012
<i>Iriartea</i>	D	Ln(AF)	1.03 + 0.29 AT	1.00	0.94	0.29	118.56	<0.0001
<i>deltoidea</i>	E	Ln(AF)	0.96 + 0.15 DAP	1.00	0.93	0.30	112.47	<0.0001
	F	Ln(AF)	-1.59 + 0.66 NF	1.18	0.57	0.76	10.76	0.01
<i>Socratea</i>	G	Ln(AF)	0.70 + 0.23 AT	1.04	0.84	0.52	40.80	0.0002
<i>exorrhiza</i>	H	Ln(AF)	0.12 + 0.19 DAP	1.06	0.79	0.59	30.08	0.0006
	I	Ln(AF)	-0.10 + 0.40 NF	1.19	0.64	0.77	13.97	0.0057



**Consolidación de las variables analizadas:** La mayoría de las correlaciones entre las variables analizadas (que incluyeron las cuatro especies) resultaron significativas ( $p < 0.05$ ), con excepción de las relaciones entre el número de frondas y el DAP, el carbono en raíces y el ancho de cono con la altura del cono (Cuadro 7). Los valores de diámetro (DAP, medio y apical), AF, carbono y biomasa fresca y seca resultaron fuertemente correlacionados entre sí ( $>0.80$ , en la mayoría de los casos; Cuadro 7). El número de frondas, la altura del cono y el ancho del cono registraron correlaciones bajas entre sí, así como con las demás variables ( $< 0.80$ ).

Al consolidar las variables mediante el ACP, se obtuvieron dos componentes principales que explican un 81.14 % de la variación (Cuadro 8). El primer componente, denominado “tamaño” (Cuadro 8), está asociado con variables morfológicas relacionadas con el tamaño de la palma (diámetro medio y apical, DAP, altura total, área foliar) y de biomasa fresca y seca, y explicó un 72.78 % de la variación. El segundo componente (denominado “Cono raíces”) está asociado positivamente con las dimensiones del cono de raíces (altura y ancho) y de manera negativa con el número de frondas, mientras que el tercero se relacionó con la altura del tallo y la altura a la base de las hojas (Cuadro 8). No se observaron diferencias entre especies, considerando el componente “tamaño” ( $F = 1.62$ , g.l. = 39,  $R^2 = 0.12$ ,  $p = 0.20$ ), aunque sí en las dimensiones del cono de raíces ( $F = 22.88$ , g.l. = 39,  $R^2 = 0.66$ ,  $p < 0.0001$ ), con mayores valores en *Socratea* que en las demás especies (Fig. 9).

En las cuatro especies, el contenido de carbono total (kg) aumentó de manera logarítmica, al incrementarse los valores del componente “tamaño” (Fig. 10, Cuadro 9). Se observaron diferencias entre estas relaciones, según la especie ( $F = 141.76$ , g.l. = 38,  $R^2 = 0.94$ ,  $p < 0.0001$ ; ANCOVA), que resultaron más evidentes en plantas de mayor tamaño (Fig. 10). Las relaciones entre dicho componente y el carbono total fueron diferentes entre las especies de dosel (*Socratea e Iriarteia*) y *Euterpe* y *Prestoea* (Fig. 10, Cuadro 10).

CUADRO 7

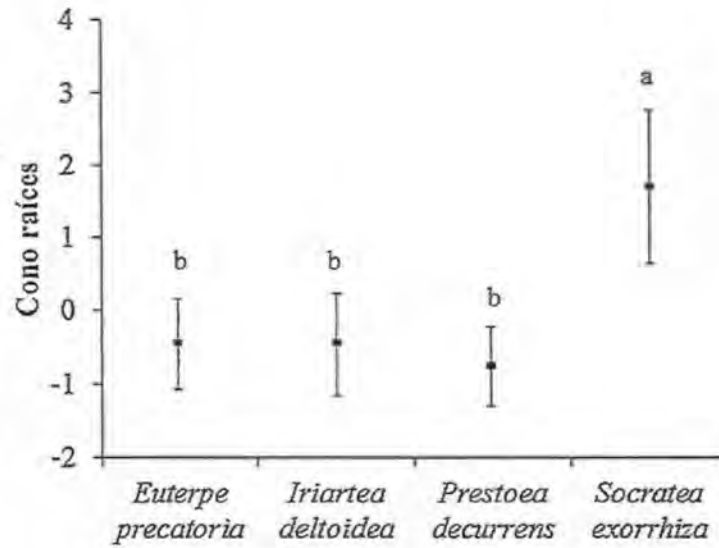
Matriz de correlación de características morfológicas, de biomasa y contenido de carbono de 4 especies de palmas. La mayoría de las correlaciones fueron significativas ( $p < 0.05$ ), con excepción de h-a, h-f, h-g y h-s. Valores resaltados con negrita representan correlaciones mayores a 0.80. DAP: Diámetro a altura de pecho, H: Hojas, T: Tallo, R: Raíces

Variable	(a)	(b)	(c)	(d)	(e)	(f)	(g)	(h)	(i)	(j)	(k)	(l)	(m)	(n)	(o)	(p)	(q)	(r)	(s)	(t)	(u)
DAP (a)	1.00																				
Diámetro medio (b)	<b>0.96</b>	1.00																			
Diámetro apical (c)	<b>0.90</b>	<b>0.96</b>	1.00																		
Altura total (d)	0.76	0.79	0.76	1.00																	
Altura base hojas (e)	0.72	0.72	0.70	<b>0.98</b>	1.00																
Altura cono raíces (f)	0.66	0.55	0.59	0.44	0.50	1.00															
Ancho cono raíces (g)	0.48	0.45	0.38	0.36	0.39	0.58	1.00														
# Frondas (h)	0.25	0.41	0.46	0.53	0.47	0.00	0.06	1.00													
Masa fresca H (i)	<b>0.83</b>	<b>0.93</b>	<b>0.94</b>	0.72	0.63	0.40	0.41	0.55	1.00												
Masa fresca T (j)	<b>0.89</b>	<b>0.96</b>	<b>0.95</b>	<b>0.82</b>	0.76	0.46	0.45	0.48	<b>0.96</b>	1.00											
Masa fresca R (k)	0.71	0.73	0.78	0.69	0.70	0.70	0.53	0.34	0.76	0.79	1.00										
Masa fresca total (l)	<b>0.87</b>	<b>0.93</b>	<b>0.95</b>	<b>0.81</b>	0.76	0.54	0.49	0.48	<b>0.96</b>	<b>0.99</b>	<b>0.88</b>	1.00									
Área foliar (m)	<b>0.88</b>	<b>0.92</b>	<b>0.91</b>	0.66	0.57	0.42	0.44	0.46	<b>0.95</b>	<b>0.93</b>	0.68	<b>0.90</b>	1.00								
Masa seca H (n)	<b>0.82</b>	<b>0.92</b>	<b>0.93</b>	0.72	0.63	0.39	0.40	0.55	1.00	<b>0.96</b>	0.75	<b>0.95</b>	<b>0.94</b>	1.00							
Masa seca R (o)	0.58	0.59	0.66	0.64	0.68	0.67	0.46	0.31	0.60	0.66	<b>0.94</b>	0.76	0.49	0.59	1.00						
Masa seca T (p)	0.72	<b>0.81</b>	<b>0.85</b>	<b>0.81</b>	0.77	0.44	0.39	0.53	<b>0.85</b>	<b>0.90</b>	<b>0.85</b>	<b>0.93</b>	0.74	<b>0.85</b>	<b>0.81</b>	1.00					
Masa seca total (q)	0.74	<b>0.82</b>	<b>0.86</b>	<b>0.80</b>	0.77	0.52	0.43	0.51	<b>0.86</b>	<b>0.90</b>	<b>0.91</b>	<b>0.94</b>	0.75	<b>0.86</b>	<b>0.88</b>	<b>0.99</b>	1.00				
Carbono H (r)	<b>0.82</b>	<b>0.91</b>	<b>0.93</b>	0.73	0.64	0.40	0.40	0.56	<b>0.99</b>	<b>0.96</b>	0.76	<b>0.95</b>	<b>0.94</b>	<b>0.99</b>	0.61	<b>0.86</b>	<b>0.87</b>	1.00			
Carbono-R (s)	0.57	0.58	0.65	0.64	0.67	0.67	0.45	0.31	0.58	0.64	<b>0.94</b>	0.75	0.48	0.58	1.00	<b>0.80</b>	<b>0.87</b>	0.60	1.00		
Carbono-T (t)	0.72	<b>0.81</b>	<b>0.85</b>	<b>0.80</b>	0.77	0.45	0.38	0.57	<b>0.84</b>	<b>0.90</b>	<b>0.86</b>	<b>0.92</b>	0.73	<b>0.84</b>	<b>0.82</b>	1.00	<b>0.99</b>	<b>0.85</b>	<b>0.82</b>	1.00	
Carbono total (u)	0.74	<b>0.81</b>	<b>0.86</b>	<b>0.80</b>	0.77	0.54	0.43	0.55	<b>0.85</b>	<b>0.89</b>	<b>0.92</b>	0.94	0.73	<b>0.85</b>	<b>0.89</b>	<b>0.99</b>	<b>1.00</b>	<b>0.87</b>	<b>0.88</b>	<b>0.99</b>	1.00

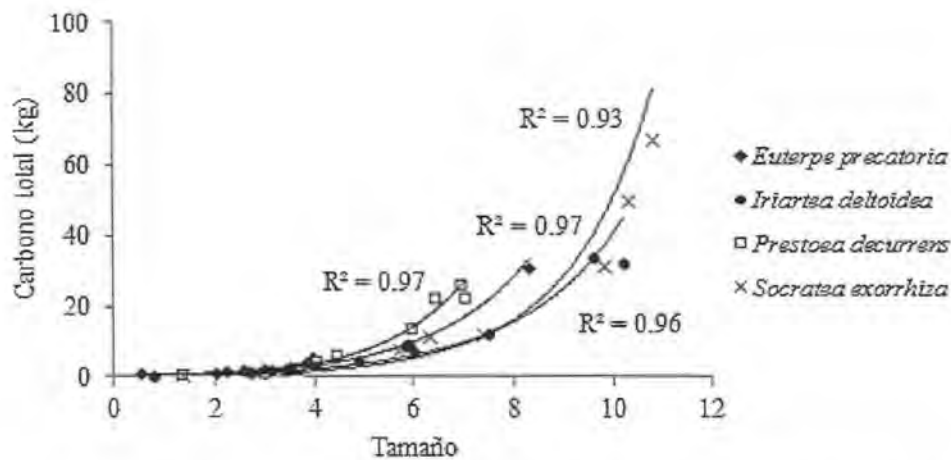
## CUADRO 8

Eigenvectors (vectores característicos) y eigenvalues (raíces características) del Análisis de Componentes Principales realizado para variables morfológicas y de distribución de biomasa de 4 especies de palmas neotropicales, utilizando la matriz de correlaciones. Std: valores estandarizados. Valores en negrita, representan variables dominantes de los eigenvectors de cada componente

Variable	Componente 1 (Tamaño)	Componente 2 (Raíces)
Eigenvalue	13.08	1.52
Porcentaje de variación explicada	72.68	8.46
Std DAP (cm)	<b>0.25</b>	0.09
Std Diámetro medio (cm)	<b>0.26</b>	-0.05
Std Diámetro apical (cm)	<b>0.26</b>	-0.08
Std Altura del tallo (m)	0.22	-0.08
Std Altura total (m)	<b>0.24</b>	-0.09
Std Altura base hojas (m)	0.23	0.01
Std Altura cono (m)	0.16	<b>0.56</b>
Std Ancho de cono (m)	0.14	0.45
Std Número de frondas	0.14	-0.46
Std Biomasa fresca hojas (kg)	<b>0.26</b>	-0.17
Std Biomasa fresca tallo (kg)	<b>0.27</b>	-0.10
Std Biomasa fresca raíces (kg)	<b>0.24</b>	0.25
Std Biomasa fresca total	<b>0.27</b>	-0.02
Std Área foliar	<b>0.24</b>	-0.13
Std Biomasa seca hojas (kg)	<b>0.26</b>	-0.18
Std Biomasa seca raíces (kg)	0.22	0.30
Std Biomasa seca tallo (kg)	<b>0.26</b>	-0.06
Std Biomasa seca total (kg)	<b>0.26</b>	0.02



**Figura 9** Componente principal 2 asociado a dimensiones del cono de raíces ( $\pm$  desviación estándar) de 4 especies de palmas neotropicales. Los valores que no comparten la misma letra son significativamente diferentes (prueba Tukey-Kramer,  $q=2.69$ ,  $\alpha=0.05$ ). Tamaño de muestra por especie= 10 plantas.



**Figura 10** Relación entre el primer componente principal (Tamaño) y el carbono total acumulado (kg) en 4 especies de palmas neotropicales. Ver modelos de regresión en Cuadro 9.

#### CUADRO 9

Modelos para explicar la relación entre el componente principal Tamaño (T) y el carbono total acumulado ( $C_{tot}$ ; kg) de 4 especies de palmas neotropicales. En todos los casos  $N=10$  plantas, g.l.= 9. Ver gráficos correspondientes a cada modelo en la Figura 10. FC: Factor de corrección recomendado por Sprugel (1983). CME: Cuadrado medio del error, Ln: Logaritmo natural

Especie	Variable	x	FC	$R^2$	CME	F	p
<i>Iriartea deltoidea</i>	$\text{Ln}(C_{tot})$	$-1.09 + 0.48 T$	1.01	0.96	0.31	213.94	<0.0001
<i>Socratea exorrhiza</i>	$\text{Ln}(C_{tot})$	$-1.79 + 0.57 T$	1.06	0.93	0.58	98.05	<0.0001
<i>Euterpe precatoria</i>	$\text{Ln}(C_{tot})$	$-0.99 + 0.54 T$	1.00	0.97	0.21	300.34	<0.0001
<i>Prestoea decurrens</i>	$\text{Ln}(C_{tot})$	$-1.29 + 0.64 T$	1.00	0.97	0.23	235.78	<0.0001

## CUADRO 10

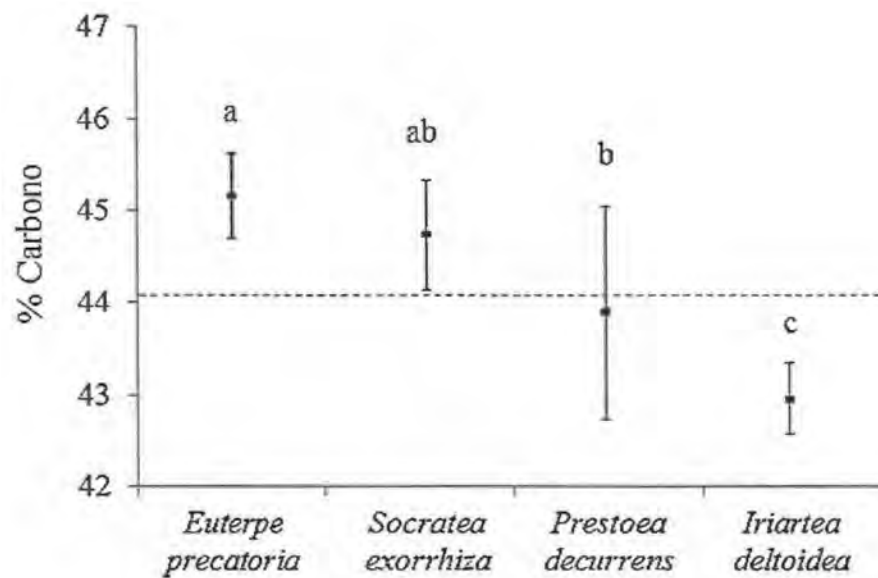
Prueba de Tukey-Kramer para el promedio de mínimos cuadrados de la relación de componente Tamaño y el contenido de carbono total, de 4 especies de palmas neotropicales ( $q= 2.70$ ,  $\alpha= 0.05$ )

Nivel*		Promedio de mínimos cuadrados	Promedio	Error estándar
<i>Prestoea decurrens</i>	A	1.97	1.83	0.13
<i>Euterpe precatória</i>	A B	1.73	1.14	0.12
<i>Iriartea deltoidea</i>	B C	1.30	1.34	0.12
<i>Socratea exorrhiza</i>	C	1.11	1.78	0.12

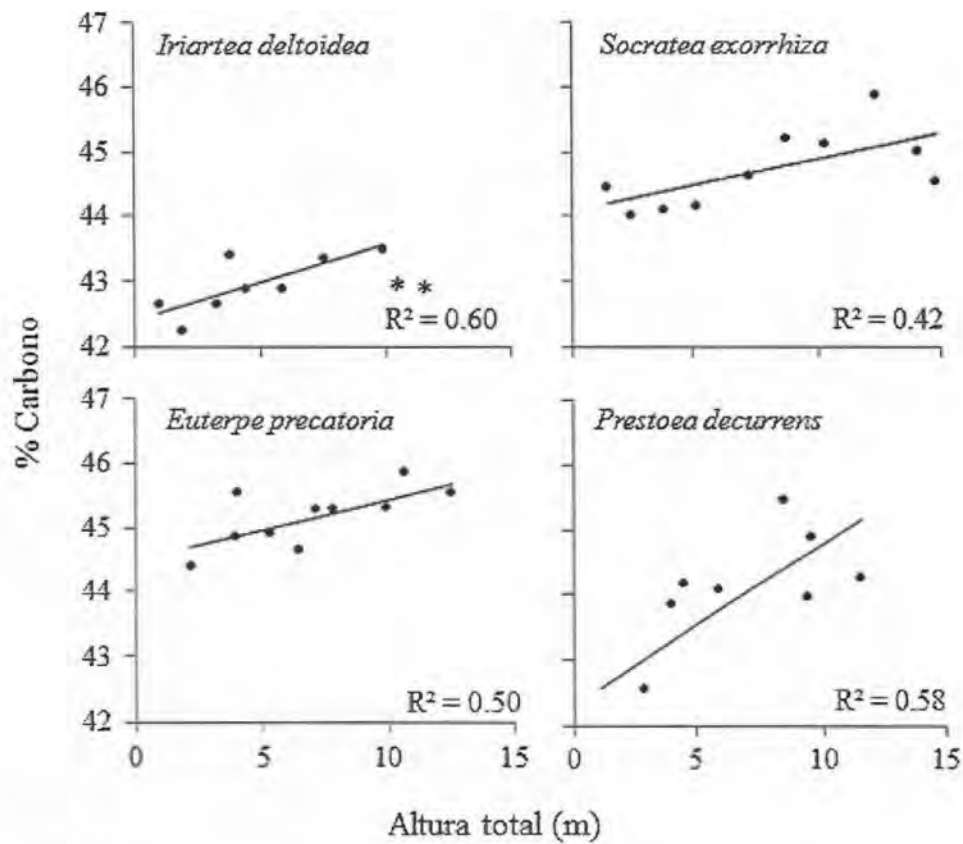
\*Niveles que no comparten la misma letra son significativamente diferentes

**Caracterización de la acumulación de carbono según la especie y el órgano:**

Se observaron diferencias en el %C total en las cuatro especies (Fig. 11;  $F= 19.24$ , g.l.= 38,  $R^2= 0.62$ ,  $p<0.0001$ ). El mayor %C se observó en *Euterpe* y *Socratea*, seguido de *Prestoea* y por último *Iriartea* (Fig. 11). *Prestoea* registra la mayor desviación estándar (Cuadro 11). El %C promedio para las cuatro especies fue de 44.19, con una pequeña desviación estándar ( $\pm 1.95$  %, Fig. 11), lo cual muestra una variabilidad reducida en el total del contenido de carbono entre especies, cercana al 5 %. El %C aumentó con la altura total en las cuatro especies (Fig. 12; Cuadro 11). En *Iriartea* no se observó una regresión significativa, tomando en cuenta las 10 plantas ( $F= 2.72$ , g.l.= 9,  $R^2= 0.25$ ,  $p= 0.14$ ), pero sí al eliminar las dos recolectadas en El Progreso (Fig. 12, Cuadro 11).



**Figura 11** Porcentaje de carbono acumulado ( $\pm$  desviación estándar) en 4 especies de palmas neotropicales. La línea punteada representa el promedio total. Los valores que no comparten la misma letra son significativamente diferentes (Tukey-Kramer;  $q= 2.70$ ,  $\alpha= 0.05$ ). Tamaño de muestra por especie= 10 plantas.



**Figura 12** Relación entre la altura total (m) y el porcentaje de carbono acumulado (% Carbono) en 4 especies de palmas neotropicales. \*Plantas recolectadas en la Finca Agroecológica El Progreso no incluidos en la regresión. Ver modelos de regresión en Cuadro 11.



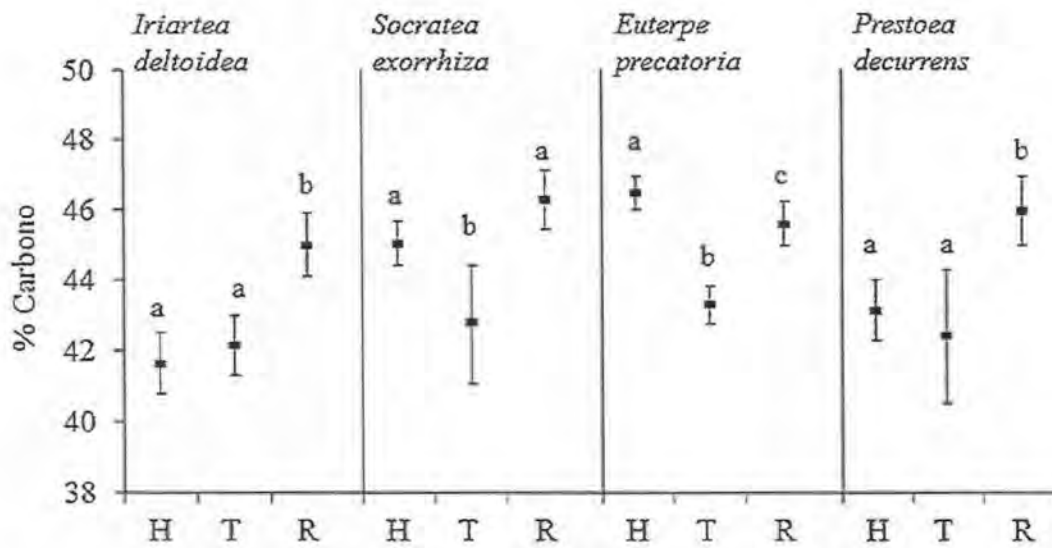
## CUADRO 11

Modelos para explicar la relación entre la altura total (AT; m) y el porcentaje de carbono acumulado (%C) de 4 especies de palmas neotropicales. En *Iriartea deltoidea* N= 8 plantas, g.l.= 7, en las demás especies N= 10 plantas, g.l.= 9. Ver gráficos correspondientes a cada modelo en la Figura 12. CME: Cuadrado medio del error

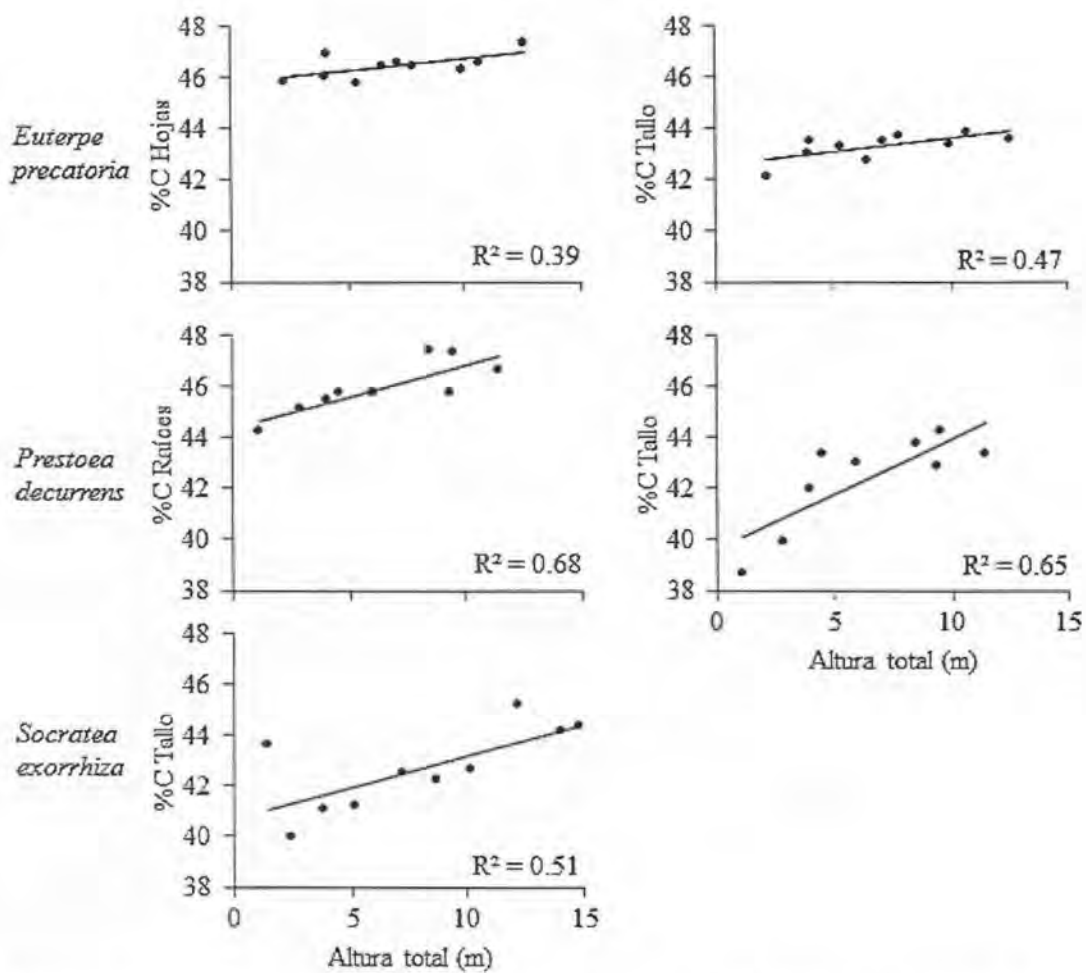
Especie	Variable	x	R <sup>2</sup>	CME	F	p
<i>Iriartea deltoidea</i>	%C	42.43 + 0.12 AT	0.60	0.30	8.98	0.02
<i>Socratea exorrhiza</i>	%C	44.10 + 0.08 AT	0.42	0.47	5.88	0.04
<i>Euterpe precatoria</i>	%C	44.48 + 0.10 AT	0.50	0.34	7.94	0.02
<i>Prestoea decurrens</i>	%C	42.30 + 0.25 AT	0.58	0.58	9.58	0.02

En *Iriartea* y *Prestoea* el %C acumulado según el órgano resultó mayor en raíces, en *Euterpe* en hojas, y en *Socratea* fue mayor en hojas y raíces (Fig. 13). El %C en tallo aumentó con la altura en *Euterpe*, *Prestoea* y *Socratea*, el de hojas aumentó únicamente en *Euterpe* y el de raíces en *Prestoea* (Fig. 14, Cuadro 12). En los demás tejidos no se observó un cambio en el %C con la altura (hojas *Iriartea*: F= 3.79, g.l.= 9, R<sup>2</sup>= 0.32, p= 0.09; tallo *Iriartea*: F= 3.57, g.l.= 9, R<sup>2</sup>= 0.30, p= 0.10; raíces *Iriartea*: F= 1.53, g.l.= 9, R<sup>2</sup>= 0.16, p= 0.25; hojas *Socratea*: F= 0.09, g.l.= 9, R<sup>2</sup>= 0.01, p= 0.77; raíces *Socratea*: F= 0.13, g.l.= 9, R<sup>2</sup>= 0.02, p= 0.72; raíces *Euterpe*: F= 2.43, g.l.= 9, R<sup>2</sup>= 0.23, p= 0.16; hojas *Prestoea*: F= 0.73, g.l.= 9, R<sup>2</sup>= 0.08, p= 0.42).

En las cuatro especies las plantas menores a 4 m de altura (3 m en caso de *Euterpe*) presentaron un mayor %C en hojas que en tallo y raíces (Fig. 15, Cuadro 13). A partir de dicha altura el %C en tallo aumentó y el de hojas disminuyó, excepto en *Socratea* (Fig. 15, Cuadro 13). El %C en raíces no cambió con la altura en ninguna especie, aunque en *Iriartea* dicho porcentaje resultó menor que el de tallo y hojas, sin importar la altura de la planta (Fig. 15; Cuadro 13, modelo C, p= 0.64). En *Socratea*, a diferencia de las otras especies, el %C en raíces se mantuvo superior al %C en hojas en todas las plantas (Fig. 15, Cuadro 13).



**Figura 13** Porcentaje de carbono acumulado ( $\pm$  desviación estándar) en tres órganos (H: Hojas, T: Tallo, R: Raíces) en 4 especies de palmas neotropicales. Los valores que no comparten la misma letra son significativamente diferentes (prueba Tukey-Kramer,  $q=2.70$ ,  $\alpha=0.05$ ). Tamaño de muestra por especie= 10 plantas.



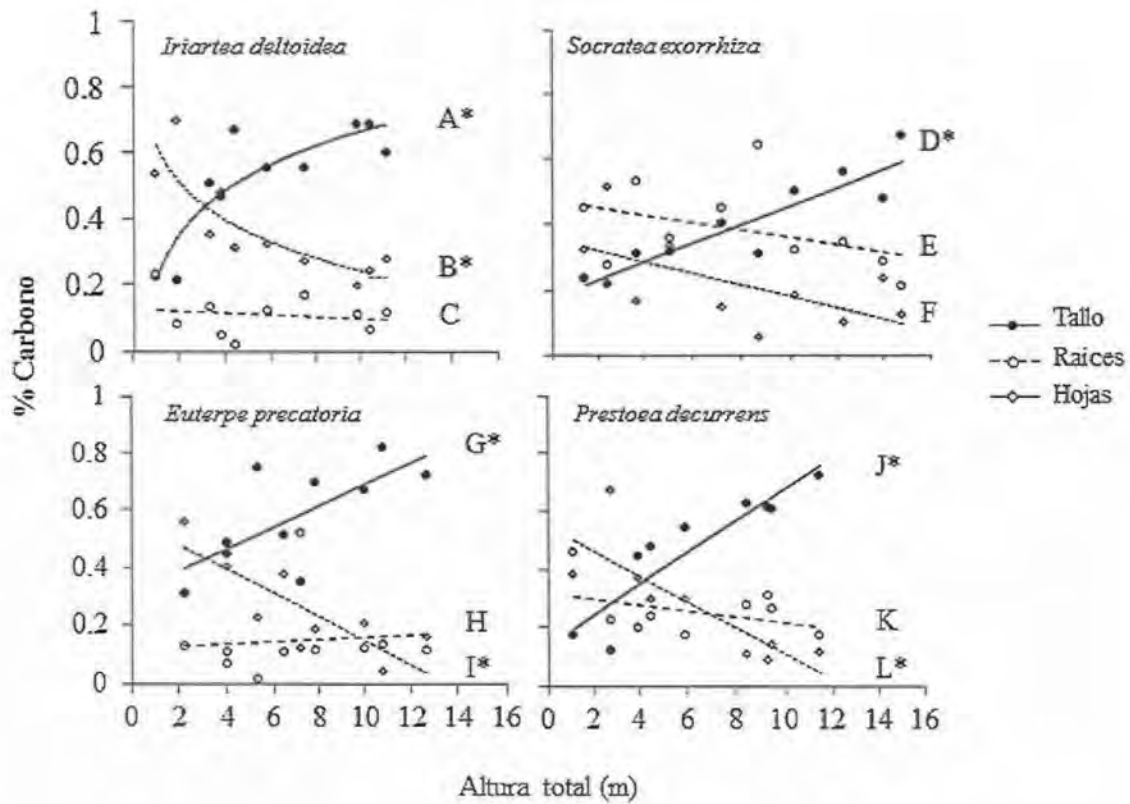
**Figura 14** Relación entre la altura total (m) y el porcentaje de carbono acumulado (%C) por órgano en 3 especies de palmas neotropicales. Ver modelos de regresión en Cuadro 12.

CUADRO 12

Modelos para explicar la relación entre la altura total (AT; m) y el porcentaje de carbono acumulado (%C) por órgano de 3 especies de palmas neotropicales. En todos los casos N= 10 plantas, g.l.= 9. Ver gráficos correspondientes a cada modelo en la Figura 14.

CME: Cuadrado medio del error

Especie	Variable	x	R <sup>2</sup>	CME	F	p
<i>Euterpe precatoria</i>	%C Hojas	45.88 + 0.09 AT	0.39	0.40	5.17	0.05
	% C Tallo	42.46 + 0.11 AT	0.47	0.41	6.97	0.03
<i>Prestoea decurrens</i>	% C Raíces	44.46 + 0.24 AT	0.69	0.59	16.82	0.003
	%C Tallo	39.69 + 0.43 AT	0.65	1.18	13.14	0.01
<i>Socratea exorrhiza</i>	%C Tallo	40.80 + 0.25 AT	0.51	1.23	8.45	0.02



**Figura 15** Relación entre la altura total (m) y el porcentaje de carbono (% Carbono) acumulado en cada órgano (hojas, tallo y raíces) por planta, en 4 especies de palmas neotropicales. Los modelos de regresión correspondientes a cada letra (A-L) se incluyen en el Cuadro 13. \* $p < 0.05$ .

CUADRO 13

Modelos alométricos para explicar la relación entre la altura total (AT; m) y el porcentaje de carbono (%C) acumulado por órgano en 4 especies de palmas neotropicales. En todos los casos N= 10 plantas, g.l.= 9. Las letras (A-L) corresponden a las de la Figura 15. CME: Cuadrado medio del error, Ln: Logaritmo natural

	Modelo	Variable		R <sup>2</sup>	CME	F	p
<i>Iriartea</i>	A	%C-tallo	$0.22 + 0.19 \text{ Ln(AT)}$	0.78	0.09	29.03	0.0007
<i>deltoidea</i>	B	%C-hojas	$0.63 - 0.17 \text{ Ln(AT)}$	0.72	0.09	20.44	0.0019
	C	%C-raíces	$0.13 + 0.00 \text{ AT}$	0.03	0.06	0.24	0.64
<i>Socratea</i>	D	%C-tallo	$0.17 + 0.03 \text{ AT}$	0.84	0.06	41.48	0.0002
<i>exorrhiza</i>	E	%C-raíces	$0.47 + 0.01 \text{ AT}$	0.17	0.13	1.62	0.24
	F	%C-hojas	$0.35 - 0.02 \text{ AT}$	0.36	0.12	4.54	0.07
<i>Euterpe</i>	G	%C-tallo	$0.04 + 0.32 \text{ AT}$	0.50	0.13	7.96	0.02
<i>precatória</i>	H	%C-raíces	$0.12 + 0.00 \text{ AT}$	0.01	0.15	0.07	0.80
	I	%C-hojas	$0.56 - 0.04 \text{ AT}$	0.68	0.10	17.34	0.00
<i>Prestoea</i>	J	%C-tallo	$0.14 + 0.05 \text{ AT}$	0.82	0.09	33.38	0.0007
<i>decurrens</i>	K	%C-raíces	$0.31 - 0.01 \text{ AT}$	0.15	0.09	1.28	0.30
	L	%C-hojas	$0.55 - 0.04 \text{ AT}$	0.68	0.11	14.90	0.01

**Modelos alométricos para estimar carbono:** Los mejores modelos para estimar el carbono total acumulado (kg) en *Euterpe*, *Iriartea* y *Prestoea* tienen como variable predictora la altura total, mientras que en *Socratea* es el DAP (Cuadro 14, Fig. 16). En todos los casos el DAP, la altura total y la altura hasta la base de las hojas resultaron variables significativas ( $p < 0.05$ ), mientras que la variable densidad resultó significativa únicamente para *Prestoea* (Cuadro 14, Fig. 16). Del mismo modo, en los modelos generales (incluyendo las plantas de las cuatro especies) el DAP, la altura total, la altura hasta la base de las hojas y la densidad resultaron significativas. No obstante, la densidad muestra un coeficiente de determinación bajo ( $R^2 = 0.19$ ; Cuadro 15). El mejor modelo incluyó el DAP, la altura total y la densidad, aunque las combinaciones DAP, altura hasta la base de las hojas y densidad, así como DAP y altura total, igualmente resultaron significativos y con coeficientes de determinación altos ( $R^2 > 0.86$ ; Cuadro 14).

**Estimación del carbono acumulado en palmas a partir de un modelo específico para árboles dicotiledóneos:** En general, el error estimado fue negativo (Fig. 17); es decir, al calcular el carbono acumulado en estas especies a partir del modelo propuesto por Chave et al. (2014) para árboles tropicales, con un factor de conversión de 0.50 de la biomasa seca, se subestimó el valor real en estas palmas. El porcentaje de error varió de 3.88 a 85.26% y fue mayor en *Prestoea* que en *Socratea* (Fig. 18;  $F = 6.61$ , g.l. = 37,  $R^2 = 0.37$ ,  $p = 0.001$ ), con un promedio total de  $50.45 \pm 22.23$  % (Fig. 18).

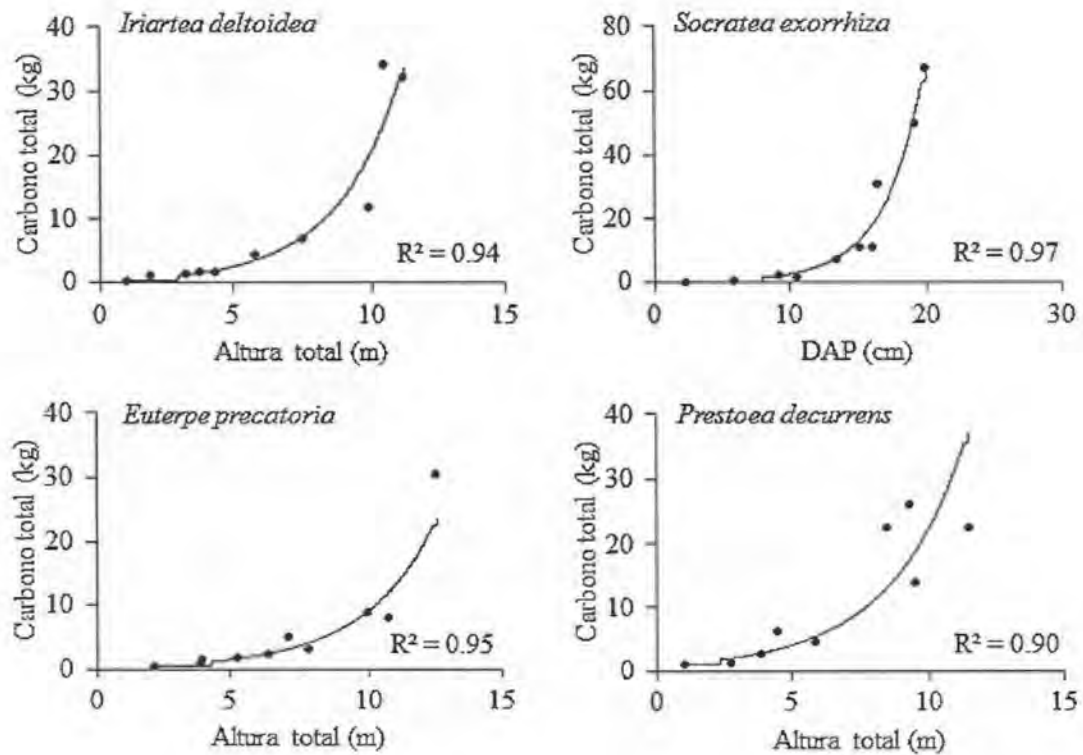
## CUADRO 14

Modelos para estimar contenido de carbono (C; kg) en 4 especies de palmas neotropicales.

Para cada especie N= 10 plantas, g.l.= 8. DAP: Diámetro a la altura del pecho (cm),  $A_{tot}$ : Altura total (m),  $A_{bh}$ : Altura a la base de las hojas (m),  $\rho$ : densidad del tejido esclerotizado ( $g/cm^3$ ). FC: Factor de corrección recomendado por Sprugel (1983). CME: Cuadrado medio de error. AIC: Criterio de información de Akaike. Ln: Logaritmo natural. Valores en negrita representan el mejor modelo por especie, ver gráficos en Figura 16

Especie	Variable		FC	R <sup>2</sup>	F	P	CME	AIC
<i>Euterpe</i>	Ln(C)	-1.49 + 0.37 DAP	1.01	0.93	113.19	<0.0001	0.34	14.34
<i>precatória</i>	<b>Ln(C)</b>	<b>-1.39 + 0.37 <math>A_{tot}</math></b>	<b>1.00</b>	<b>0.95</b>	<b>155.79</b>	<b>&lt;0.0001</b>	<b>0.29</b>	<b>11.33</b>
	Ln(C)	-0.77 + 0.38 $A_{bh}$	1.01	0.92	106.27	<0.0001	0.35	14.93
	Ln(C)	-1.57 + 13.69 $\rho$		0.04	1.38	0.27	1.21	39.93
<i>Iriartea</i>	Ln(C)	-1.16 + 0.21 DAP	1.03	0.92	87.66	<0.0001	0.48	21.29
<i>deltoidea</i>	<b>Ln(C)</b>	<b>-1.09 + 0.41 <math>A_{tot}</math></b>	<b>1.01</b>	<b>0.94</b>	<b>136.01</b>	<b>&lt;0.0001</b>	<b>0.39</b>	<b>17.20</b>
	Ln(C)	-0.71 + 0.53 $A_{bh}$	1.15	0.80	32.84	0.0004	0.73	29.80
	Ln(C)	-1.96 + 22.29 $\rho$		0.29	3.24	0.11	1.39	42.70
<i>Prestoea</i>	Ln(C)	-5.01 + 1.00 DAP	1.11	0.73	18.56	0.0035	0.72	28.24
<i>decurrens</i>	<b>Ln(C)</b>	<b>-0.37 + 0.35 <math>A_{tot}</math></b>	<b>1.02</b>	<b>0.90</b>	<b>60.45</b>	<b>&lt;0.0001</b>	<b>0.45</b>	<b>19.51</b>
	Ln(C)	-0.05 + 0.41 $A_{bh}$	1.05	0.82	32.53	0.0007	0.58	24.32
	Ln(C)	0.28 + 5.19 $\rho$		0.60	10.53	0.01	0.87	31.63
<i>Socratea</i>	<b>Ln(C)</b>	<b>-2.60 + 0.34 DAP</b>	<b>1.01</b>	<b>0.97</b>	<b>279.50</b>	<b>&lt;0.0001</b>	<b>0.35</b>	<b>15.11</b>
<i>exorrhiza</i>	Ln(C)	-1.29 + 0.38 $A_{tot}$	1.16	0.88	56.96	<0.0001	0.73	29.98
	Ln(C)	-1.09 + 0.45 $A_{bh}$	1.16	0.88	30.80	<0.0001	0.73	29.88
	Ln(C)	0.31 + 8.48 $\rho$		0.15	1.39	0.27	1.93	49.23



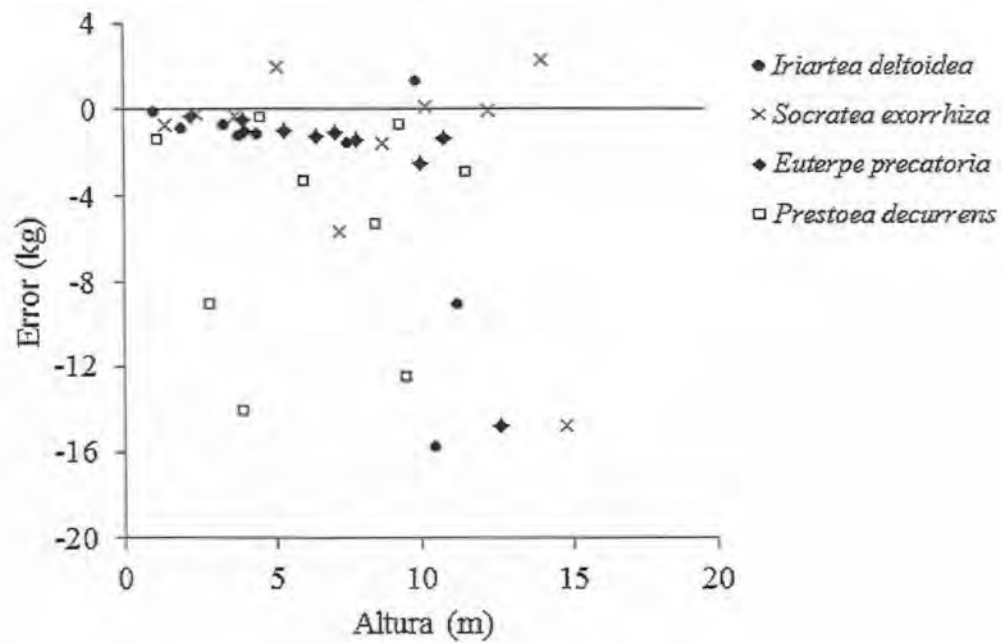


**Figura 16** Modelos para estimar contenido de carbono total (C; kg) en 4 especies de palmas neotropicales. DAP: Diámetro a altura de pecho. Ver modelos de regresión en Cuadro 14.

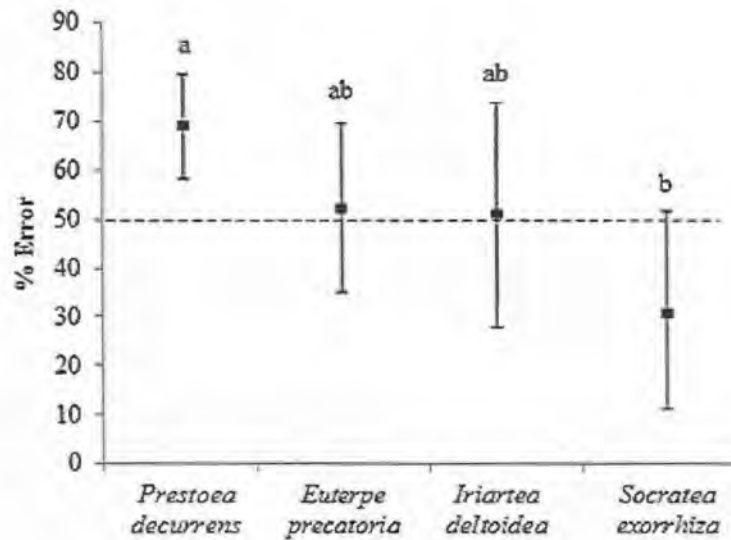
CUADRO 15

Modelos generales para estimar contenido de carbono (C; kg) en 4 especies de palmas neotropicales. N= 40 plantas, g.l.= 38.  $A_{bh}$ : Altura a la base de las hojas (m),  $A_{tot}$ : Altura total (m), DAP: Diámetro a la altura del pecho (cm),  $\rho$ : densidad del tejido esclerotizado ( $g/cm^3$ ). FC: Factor de corrección recomendado por Sprugel (1983). CME: Cuadrado medio de error. AIC: Criterio de información de Akaike. Ln: Logaritmo natural. Valores en negrita representan los mejores modelos

Variable	FC	R <sup>2</sup>	F	p	CME	AIC	
<b>Ln(C)</b>	<b>-1.46 + 0.09 DAP + 0.25 <math>A_{tot}</math> + 2.34 <math>\rho</math></b>	<b>1.00</b>	<b>0.89</b>	<b>92.55</b>	<b>&lt;0.0001</b>	<b>0.53</b>	<b>68.43</b>
<b>Ln(C)</b>	<b>-1.10 + 0.05 DAP + 0.32 <math>A_{tot}</math></b>	<b>1.00</b>	<b>0.87</b>	<b>119.30</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.56</b>	<b>71.95</b>
<b>Ln(C)</b>	<b>-1.42 + 0.12 DAP + 0.22 <math>A_{bh}</math> + 3.30 <math>\rho</math></b>	<b>1.01</b>	<b>0.87</b>	<b>77.09</b>	<b>&lt;0.0001</b>	<b>0.57</b>	<b>74.69</b>
<b>Ln(C)</b>	<b>-0.99 + 0.37 <math>A_{tot}</math></b>	<b>1.00</b>	<b>0.86</b>	<b>220.22</b>	<b>&lt;0.0001</b>	<b>0.58</b>	<b>73.07</b>
Ln(C)	-0.83 + 0.08 DAP + 0.31 $A_{bh}$	1.02	0.82	84.19	<0.001	0.65	83.46
Ln(C)	-0.52 + 0.41 $A_{bh}$	1.03	0.78	132.64	<0.0001	0.72	89.31
Ln(C)	-0.57 + 0.21 DAP	1.01	0.59	55.85	<0.0001	0.97	112.81
Ln(C)	0.38 + 5.61 $\rho$	1.02	0.19	8.49	0.01	1.38	140.64



**Figura 17** Error ( $C_{\text{estimado}} - C_{\text{observado}}$ ) al estimar el contenido de carbono total (C; kg) en 4 especies de palmas neotropicales, utilizando el modelo pantropical propuesto por Chave et al. (2014) para calcular biomasa seca en árboles dicotiledóneos, con un factor de conversión de 0.50, para calcular el carbono almacenado a partir de dicha biomasa.



**Figura 18** Promedio del porcentaje de error (% Error;  $\pm$  desviación estándar) al estimar el contenido de carbono total (C; kg) en 4 especies de palmas neotropicales, utilizando el modelo pantropical propuesto por Chave et al. (2014) para calcular biomasa seca en árboles dicotiledóneos, con un factor de conversión de 0.50, para calcular el carbono almacenado a partir de dicha biomasa. La línea punteada representa el promedio total. Los valores que no comparten la misma letra son significativamente diferentes (prueba Tukey-Kramer,  $q = 2.70$ ,  $\alpha = 0.05$ ). Tamaño de muestra por especie = 10 plantas.

## DISCUSIÓN

**Relaciones alométricas del tallo:** En las cuatro especies analizadas el DAP aumentó al incrementarse la altura del tallo, aunque con una menor magnitud en *Prestoea*. Esta relación está asociada con la presencia de un crecimiento primario sostenido, que es más evidente en *Iriartea*, *Socratea* y *Euterpe* (Rich, 1986; Homeier et al., 2002; Ávalos et al., 2005; Ávalos & Fernández, 2010; Goodman et al., 2013). Estas palmas pueden alcanzar alturas considerables, lo que implica que el tallo debe contar con propiedades mecánicas que le permitan sostener su propio peso y el de la copa, y a la vez que brinden flexibilidad para soportar condiciones de viento y otros factores (Waterhouse & Quinn, 1978; Rich, 1986; Tomlinson, 1990). Contrario a ello, *Prestoea* es una especie propia de sotobosque, que no alcanza grandes alturas, por lo que el DAP aumenta en una menor proporción, en comparación con las otras especies analizadas.

Cabe destacar que el aumento en el DAP responde a un cambio en las propiedades mecánicas internas de estas palmas (i.e., aumento en la densidad y dureza del tallo) (Rich, 1986; Tomlinson, 2011), que tiene lugar principalmente en la base del tallo y del centro del tallo hacia la periferia, dado que en la región periférica se desarrolla un mayor número de fibras asociadas a los haces vasculares. Estas fibras presentan un incremento en el diámetro (y disminución de lumen) a medida que sus paredes se engrosan (Tomlinson, 2011). Además, las células parenquimáticas en esta región del tallo se dividen para generar más células de parénquima con paredes primarias que pueden engrosarse con la formación de nuevos depósitos de celulosa y lignina, mientras que en el centro del tallo pueden sufrir apoptosis y formar lagunas (Rich, 1986; Tomlinson, 1990; Henderson, 2002; Tomlinson, 2011). El crecimiento primario sostenido disminuye al acercarse al ápice del tallo (Waterhouse & Quinn, 1978; Rich, 1986) lo que explica que en *Euterpe*, *Iriartea* y *Socratea* el tallo sea de forma cónica, mientras que en *Prestoea*, en la que el crecimiento primario sostenido es menos pronunciado, se acerca más a una forma cilíndrica a partir del primer metro de altura.

La relación altura-diámetro puede variar con el estadio ontogenético y las condiciones ambientales, como la disponibilidad de luz o nutrientes. Por ejemplo, en *E. precatória* y *E. edulis* se han aplicado modelos teóricos de estabilidad mecánica

(similitud elástica, de estrés y geométrica; McMahon & Kronauer, 1976), diseñados para árboles (Alves, Martins & Santos, 2004; Ávalos & Fernández, 2010), y se ha determinado que plantas de menos de 1 m de altura se ajustan al modelo de similitud geométrica (que asume que la altura del tallo,  $H$ , es proporcional al diámetro,  $D$ ; es decir,  $H \propto D$ ), mientras que las palmas más altas no se ajustan a ninguno de los modelos mencionados (Ávalos & Fernández, 2010). En *Iriartea* se ha observado que la relación altura-diámetro puede ser lineal (ambas variables logarítmicas) en tierras bajas del Caribe de Costa Rica, mientras que en zonas montañosas de este país la especie muestra una relación compleja que se aproxima a un modelo logarítmico (DAP logarítmico y altura lineal). En Perú se ha observado que la relación es lineal (ambas variables lineales) (G. Ávalos, com. pers., ago., 2015). Esta variación se ha observado también en árboles y se ha determinado que las características alométricas de las distintas especies pueden variar según el tipo de bosque, así como por la disponibilidad de nutrientes y las condiciones topográficas, como la pendiente (Homeier et al., 2002; Chave et al., 2005; Feldpausch et al., 2011; Álvarez-Clare, Mack & Brooks, 2013).

La relación altura-diámetro define la proporción de esbeltez y, por tanto, los límites mecánicos a las alturas máximas, definidos por el soporte del diámetro del tallo. En este estudio las plantas adultas de *Euterpe* y *Prestoea* exhiben una proporción de esbeltez mayor que *Iriartea* y *Socratea*. Esto puede deberse a que estas dos últimas especies alcanzan diámetros superiores; de hecho, en *Iriartea* se pueden observar abultamientos a lo largo del tallo (Rich, 1986; Henderson, 2002). El origen de estos abultamientos no es claro, pero es posible que respondan a daños mecánicos, pues usualmente se localizan cerca de la copa de plantas cercanas a la altura máxima de *Iriartea*. Independientemente del origen, es posible que estos abultamientos aumenten el peso del tallo y reduzcan, a su vez, la capacidad de sostén. De acuerdo con Henderson (2002), la proporción de esbeltez en palmas de bosques lluviosos es mayor que en ambientes secos, donde las especies alcanzan un mayor diámetro dada la necesidad de almacenar agua y nutrientes. En *Iriartea* y *Socratea* el aumento del diámetro puede estar más relacionado con la estabilidad mecánica, para alcanzar alturas que les permitan tener acceso al dosel (Rich, 1986; Tomlinson, 1990).

**Relaciones alométricas de las raíces:** Las raíces también cumplen un papel fundamental en mantener la estabilidad del tallo, especialmente en las especies con raíces fúlcreas (Schatz, Williamson, Cogswell & Stam, 1985; Ávalos et al., 2005; Dransfield et al., 2008). Se ha sugerido que estas estructuras se encuentran asociadas a hábitats pantanosos, donde permiten la oxigenación, o bien, facilitan la estabilización mecánica del tallo en ambientes rocosos o zonas con topografía abrupta (Dransfield et al., 2008). No obstante, en *Iriartea*, *Socratea* y *Euterpe* las dimensiones del cono de raíces fúlcreas están relacionadas con la altura de la palma, siendo una característica dependiente de la ontogenia, que no está relacionada con las condiciones de pendiente del terreno en que se encuentran (Ávalos et al., 2005; Goldsmith & Zahawi, 2007; Ávalos & Fernández, 2010).

En el presente estudio se observaron diferencias en la estructura del cono de raíces, con mayores dimensiones en *Socratea* que en las tres especies restantes, aunque se ha observado que esa estructura es similar, al menos en *Iriartea* y *Socratea* (Ávalos et al., 2005). Las diferencias observadas pueden estar relacionadas con el hecho de que en *Socratea* el cono de raíces es abierto, por lo que las raíces se encuentran más separadas que en las demás especies. Además, *Socratea* produce menor número de raíces fúlcreas (en comparación con *Iriartea*), pero éstas crecen más rápido (de 4 a 8 cm por día, hasta que alcanzan el suelo), lo que permite a la palma elevar el tallo más rápidamente (Vilhena, Lins & Luna, 1984; Schatz et al., 1985; Henderson, 2002). Otro aspecto que pudo influir en esta diferenciación morfológica es que la mayoría de plantas de *Socratea*, tienen raíces dañadas por pecaríes (*Pecari tajacu*, Tayassuidae) (Ávalos, Cambronero & Vargas, en prensa), lo que pudo influir en la producción de más raíces (dado que las raíces dañadas no llegaban a tener contacto con el suelo; Fig. 19) y, por tanto, en el aumento de altura del cono en esta especie.



**Figura 19** Raíces fúlcreas de *Socratea exorrhiza* dañadas por pecaríes (*Pecari tajacu*) en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. Las reglas de madera miden 2 m de largo.

Aunque existen diferencias estructurales en el cono de raíces en estas especies, en general la presencia de raíces fúlcreas, así como las características anatómicas y morfológicas del tallo, son las que hacen posible que estas palmas alcancen alturas considerables y, a la vez, sostengan una mayor biomasa y, por tanto, acumulen más carbono. Se ha sugerido que este tipo de raíces, más tallos anchos a nivel del suelo, pero flexibles a partir de la altura del pecho, podrían propiciar un crecimiento vertical más rápido cuando las condiciones lumínicas adecuadas estén disponibles (Alves et al., 2004). De este modo, un aumento en altura puede representar otros beneficios para estas palmas; por ejemplo, la reducción del riesgo de daño por caídas de ramas y



posicionamiento de las hojas fuera del alcance de herbívoros de sotobosque, entre otros (Rich, 1986).

**Área foliar y relaciones alométricas de las hojas:** Igual que en *E. oleracea* (Ávalos & Sylvester, 2010), se observó una relación positiva entre el área foliar y el DAP, la altura del tallo y el número de frondas en *Iriartea*, *Socratea* y *Euterpe*, mientras que *Prestoea* no mostró relaciones significativas. Esto concuerda con Henderson (2002), quien indica que en el género *Euterpe* las dimensiones de la hoja se relacionan con el DAP, mientras que en *Prestoea* estas variables están menos correlacionadas. Según Henderson (2002), esto puede deberse a que en esta especie las vainas peciolares son partidas, es decir, no forman pseudocaule (a diferencia de las otras especies estudiadas), por lo que, por razones de resistencia mecánica, la longitud de la vaina y del raquis no puede aumentar en la misma magnitud que en las especies con pseudocaule (Tomlinson, 1990).

Asimismo, las dimensiones y la estructura interna del tallo determinan el tamaño de la copa que puede soportar. Debido a eso, el aumento del AF con la altura resultó más rápido en *Iriartea*, seguido por *Socratea* y por último *Euterpe*, en la que este crecimiento fue más lento. Se ha determinado que *Iriartea* puede soportar una mayor biomasa en la copa, dado que su tallo es más robusto. En esta especie se prioriza el incremento del diámetro hasta que alcanza cerca de 20 cm; cuando que alcanza ese diámetro, el crecimiento se da principalmente de manera longitudinal (Homeier et al., 2002). Contrario a ello, *Socratea* y *Euterpe* dedican más energía al crecimiento longitudinal del tallo, en contraste con el crecimiento en diámetro, y el DAP es menor que en *Iriartea*, lo que limita el peso que aquellas palmas pueden soportar en la copa (Schatz et al., 1985; Homeier et al., 2002). Debido a esto, *Socratea* produce menos biomasa en hojas que *Iriartea* (Schatz et al., 1985). Por su parte, *Prestoea* produce una menor biomasa de hojas, lo que hace que no se encuentre tan limitada biomecánicamente como las otras especies para sostener la copa.

**Comparación de las relaciones alométricas y la acumulación de carbono entre especies:** Como se esperaba, la mayoría de variables morfológicas y de biomasa total se

correlacionan fuertemente entre sí. Además, no se observaron diferencias en el componente principal “tamaño” según la especie. Esto está directamente relacionado con la ausencia de ramificación aérea en estas especies, que limita su variación estructural y hace que especies diferentes converjan morfológicamente. El componente “tamaño” y el carbono total acumulado se relacionan fuertemente en las cuatro especies, lo que indica que existe una relación directa entre la morfología de la palma y el contenido de carbono; es decir, al aumentar las dimensiones de la palma, lógicamente se incrementa el carbono acumulado. Las diferencias observadas en esta relación pueden asociarse con el estrato de cada especie dentro del bosque, ya que las especies de dosel (*Iriartea* y *Socratea*) alcanzan una mayor biomasa (por tanto, carbono), mientras que la de sotobosque (*Prestoea*) tiene menores dimensiones.

Contrario a lo que se esperaba, el %C de la biomasa seca resultó menor al 50 %, factor que se utiliza tradicionalmente como índice de conversión en árboles dicotiledóneos leñosos (Chave et al. 2005, Houghton, 2007, Lorenz & Lal, 2010). El %C varió 5 % entre las especies, aunque no se relaciona con el estrato. El %C en *Prestoea* resultó menor que en *Euterpe* y *Socratea*, pero en *Iriartea* fue menor que en estas especies. Esto puede estar relacionado con las propiedades biomecánicas de cada especie, independientemente del estrato. La estabilidad mecánica de las palmas depende tanto del diámetro como de las propiedades internas, particularmente de la densidad, que aumenta hacia la periferia del tallo, a diferencia de los árboles (Rich, 1986; Tomlinson, 1990). Así, aunque *Iriartea* alcanza el dosel y requiere de un mayor soporte en el tallo a medida que aumenta en altura, a diferencia de *Euterpe* y *Socratea* puede incrementar su DAP hasta el doble del de estas especies. De esta manera, aunque la densidad en la base de *Iriartea* sea menor que en estas especies, un mayor diámetro le confiere una estabilidad superior, sin que sea necesario invertir en más carbono.

**Acumulación de carbono por órgano y cambios ontogenéticos:** El hecho de que en *Iriartea*, *Socratea* y *Prestoea* el mayor %C se observara en raíces, puede estar relacionado con el ambiente lumínico en el que se desarrollan estas especies. Es conocido que en los bosques lluviosos tropicales la radiación fotosintéticamente activa que llega al sotobosque es de 0.4-3 % de la que llega al dosel (Chazdon, 1988; Clark,

Clark, Rich, Weiss & Oberbauer, 1996). *Iriartea* y *Socratea*, a pesar de ser palmas arborescentes, durante el inicio de su ciclo vital se desarrollan en el sotobosque, igual que *Prestoea*, por lo que al inicio se comportan como tolerantes a la sombra (al menos durante las primeras etapas de regeneración de las dos primeras). De este modo, estas palmas necesitan acumular recursos que son almacenados en las raíces. Además, se benefician de aperturas en el dosel y, como muchas otras palmas, se desarrollan en pulsos, es decir, muestran tasas de crecimiento aceleradas en períodos cortos cuando la luz es abundante. Posteriormente el crecimiento se detiene, hasta que almacenen los recursos suficientes para repetir el proceso (Vandermeer et al., 1974; Lugo & Rivera, 1987; Henderson, 2002; Homeier et al., 2002). Cabe destacar que únicamente en *Prestoea* se observó un aumento del %C en raíces al incrementarse la altura, lo que puede deberse a que, a diferencia de *Iriartea* y *Socratea*, esta especie permanece todo su ciclo vital en el sotobosque, por lo que necesita acumular carbono en las raíces no sólo para su crecimiento, sino también para su reproducción.

En contraste, *Euterpe* desde etapas tempranas de su ciclo vital se beneficia de alteraciones moderadas en el bosque y de niveles intermedios de luz, que se acercan al 50% de la luz que alcanza el dosel, pero que al crecer puede pasar períodos prolongados en la sombra (Poorter, 1999). Esta es la única especie en que el mayor %C se observó en hojas, lo que puede estar asociado al hecho de que las plantas que se desarrollan en condiciones de luminosidad tienen hojas más gruesas, con una mayor biomasa seca por área y un parénquima de empalizada más grueso, en comparación con las hojas de plantas que se desarrollan en sombra (Azcón-Bieto, Fleck, Aranda & Gómez, 2008). Aun así en esta especie el %C en hojas aumentó al incrementarse la altura total, es decir, al cerrarse el dosel y desarrollarse en sombra. Dado esto, se puede decir que el hecho de distribuir más carbono en las hojas al aumentar la altura también podría facilitar la adaptación de esta especie a la sombra, así como aprovechar pulsos en energía lumínica (Kitajima & Poorter, 2008; Ávalos et al., 2013).

El %C en hojas también está relacionado con la longevidad foliar. De acuerdo con Henderson (2002), la tasa de producción anual de hojas de *Iriartea* es de 2.5-3 (con un promedio entre 4 y 7 hojas), en *Socratea* es de 4.7 (5 hojas), en *Euterpe* de 3.5 (8 hojas) y en *Prestoea* de 4.4 (7 hojas), es decir, en *Euterpe* e *Iriartea* hay una menor producción

anual de hojas, por lo que estas estructuras deben ser más resistentes y duraderas que en otras especies. Estas palmas pueden presentar fibras (vasculares o no vasculares) tanto en el tallo como en las hojas; por ejemplo, las hojas de la tribu Iriarteae, tienen pocas fibras, mientras que en Euterpeae son más densas (Tomlinson, 2011). Además, la tasa de producción de hojas (y de crecimiento) es muy variable y depende principalmente de las condiciones ambientales y de la disponibilidad de nutrientes (Lugo & Rivera, 1987; Gatti, Campanello & Goldstein, 2011).

Las relaciones alométricas, así como la acumulación de carbono total, pueden variar a lo largo de la vida de una planta. Por ejemplo, en *Euterpe* se ha observado un cambio ontogénico en la relación diámetro-altura, en que la tasa de cambio de estas variables resulta diferente al comparar plantas con menos de 1 m y con alturas mayores (Ávalos & Fernández, 2010). Del mismo modo, en un bosque premontano las tasas de crecimiento de juveniles de *Iriartea* y *Euterpe* fueron mayores que en la etapa adulta, a partir de la cual el incremento en la altura disminuyó y varió dependiendo de la situación ambiental en que se encontraba cada palma (Homeier et al. 2002). Una tendencia similar se ha registrado en *Prestoea*, donde las mayores tasas de crecimiento (más de 0.20 m por año) se observaron en edades tempranas, y disminuyeron al alcanzar el dosel (Lugo & Rivera, 1987).

Este comportamiento se debe a que, igual que la mayoría de plantas, las palmas dedican una mayor biomasa a los tejidos fotosintéticos en edades tempranas; a medida que crecen los recursos son destinados a otras estructuras vegetativas. Cuando alcanzas la etapa adulta, la energía se destina a la reproducción, además del mantenimiento de la biomasa viva, que tiene lugar desde la germinación hasta la muerte de la planta (Van Valen, 1975; Lugo & Rivera, 1987; Bazzaz & Grace, 1997; Homeier et al. 2002; Ávalos & Fernández, 2010). En la etapa reproductiva las palmas no aumentan de la superficie foliar por razones de estabilidad (Van Valen, 1975). Debido a esto, en las cuatro especies el %C (del total acumulado por la palma) correspondiente a hojas resulta mayor que el del tallo en plantas menores a 3 o 4 m; a partir de esa altura se observa un aumento del carbono acumulado en el tallo, correspondiente al aumento en altura total.

La acumulación de carbono en raíces fue mayor que en hojas únicamente en *Socratea*, sin importar la altura de la planta. Esto está relacionado con el tipo de

crecimiento de esta especie; *Socratea* produce un mayor número de raíces fúlcreas, que crecen rápidamente, lo que le permite a esta especie incrementar su altura rápidamente (Schatz et al., 1985, Henderson, 2002). Debido a esto, la relación del %C acumulado en tallo y la altura en *Socratea* es lineal, mientras que en *Iriartea* es logarítmica. Asimismo, aunque *Iriartea* produce un menor número de raíces fúlcreas, puede alcanzar diámetros a altura de pecho de hasta 45 cm (mientras que en *Socratea* llegan hasta 25 cm). Esto le da una mayor estabilidad a *Iriartea* y le permite alcanzar alturas mayores que *Socratea*, aunque tarde más tiempo en conseguirlo (Schatz et al., 1985).

En las cuatro especies se observó un aumento del carbono acumulado en el tallo respecto a la altura total. Las tasas de crecimiento pueden ser muy variables, dependiendo de la edad, la disponibilidad de luz, agua o nutrientes, factores climáticos y topográficos, entre otros, incluso en de un área pequeña (i.e., Lugo & Rivera, 1987; Homeier et al., 2002). Así, por ejemplo, según Henderson (2002) la tasa de crecimiento anual de *Iriartea* es de 0.20-0.80 m, la de *Socratea* de 0.73-1.12 m, la de *Euterpe* 0.56 m y la de *Prestoea* 0.31 m. No obstante, se ha comprobado que la presencia de nutrientes, particularmente fósforo, es determinante en el crecimiento de especies como *Socratea*, en la que la adición de fósforo puede duplicar la tasa de crecimiento del tallo en plantas de entre 5 y 10 cm de DAP (Álvarez-Clare et al., 2013). Igualmente, Homeier et al. (2002) en un bosque lluvioso premontano de Costa Rica, determinaron que en un periodo de cuatro años, las tasas de crecimiento anuales variaron entre 0.01 y 1.3 m en *Euterpe* y entre 0.01 y 1.5 m en *Iriartea*. Esto indica que una palma de *Euterpe* de 20 cm necesita cerca de 40 años para alcanzar una altura de 10 m, mientras que *Iriartea*, tardaría cerca de 30 años en alcanzar la misma altura (Homeier et al., 2002). Svenning & Balslev (1997), concluyeron que en un bosque de la Amazonia ecuatoriana una planta de *Iriartea* puede tardar 57 años en alcanzar la madurez, mientras que en *Euterpe* esto puede variar, dependiendo de las condiciones lumínicas. Peña-Claros & Zuidema (2000) mencionan que en condiciones sombreadas esta especie alcanza el estadio reproductivo entre 93 y 158 años, pero bajo condiciones de luz intermedia (claros y bordes de bosques) una planta de *Euterpe* puede alcanzar la etapa reproductiva en sólo 4 años (G. Ávalos, com. pers., ago., 2015).

### **Modelos alométricos y comparación con un modelo específico para árboles:**

Como se esperaba, el DAP y la altura resultaron predictores apropiados para estimar el carbono acumulado, tanto por especie como en los modelos generales. Asimismo, pese a que en árboles existe una fuerte relación entre densidad de la madera y contenido de carbono (Chave et al., 2005; Martín & Thomas, 2011), la densidad del tejido esclerotizado no resultó una variable significativa en *Iriartea*, *Euterpe* ni *Socratea*. Esto puede deberse a que, aunque en las palmas se observa un aumento de la densidad (al menos en la base del tallo) con la altura, a diferencia de los árboles la densidad no se distribuye de manera uniforme a lo largo del tallo, sino que aumenta en mayor magnitud en la base y en la periferia del tallo (Rich, 1986; Henderson, 2002). A pesar de esto, en los modelos generales, al incluir la densidad aumentó el porcentaje de variación explicado por el modelo.

La aplicación de estos modelos constituye un importante aporte a los inventarios de acumulación de carbono en bosques lluviosos tropicales, donde estas especies son abundantes, no sólo porque las ecuaciones disponibles son escasas o nulas, sino también porque a partir de los modelos es posible estimar el carbono total, sin necesidad de utilizar factores de conversión que podría aumentar el error, dado que en árboles se utiliza el 50 % de la biomasa seca mientras que en las palmas estudiadas el promedio fue de  $44.19 \pm 1.95$  %. Utilizar modelos alométricos específicos para árboles puede llevar a una subestimación de los valores reales de carbono que las palmas acumulan, ya que las relaciones alométricas entre altura y DAP son muy diferentes en árboles y palmas; las últimas pueden alcanzar mayores alturas con un menor DAP (Goodman et al. 2013). La implementación de los modelos generados en este estudio puede aumentar de manera considerable los valores de carbono acumulado en sitios tropicales donde únicamente se han incluido árboles en los inventarios, particularmente en zonas donde las palmas son muy abundantes, como La Selva, donde las palmas arborescentes pueden representar 25 % de los tallos con un DAP mayor a 10 cm (Lieberman et al., 1985), o las tierras bajas de la Amazonia, donde *Euterpe*, *Iriartea* y *Socratea* han sido calificadas como especies hiperdominantes (Goodman et al., 2013).

Además, la generación de estos modelos, a partir de las variables mencionadas, permite estimar el carbono acumulado en estas palmas de una manera no destructiva y relativamente sencilla, ya que las variables utilizadas son fáciles de medir en el campo. Aunque la altura total resultó la mejor variable predictora, tanto en los modelos por especie como en los generales, ocasionalmente esta variable resulta difícil de medir con suficiente exactitud en el campo, dada la abundancia de vegetación en el dosel y a diferencias en los protocolos de medición (por ejemplo, es común que la altura incluya toda la copa o bien, hasta la base de la misma). Por eso la utilización de la altura a la base de las hojas resulta una variable razonablemente efectiva.

La utilización de estos modelos es válida para las especies analizadas, particularmente plantas de entre 1 y 15 m, localizadas en bosques lluviosos de tierras bajas. El uso de estos modelos en otras especies y en otros tipos de bosques puede llevar a resultados menos precisos, pero en caso de que se utilizaran es recomendable que las especies pertenezcan a la subfamilia Arecoideae, que sean pleonánticas y con crecimiento primario sostenido, ya que la acumulación de carbono puede variar según estas variables.

Tomando esto en cuenta, el presente trabajo constituye un aporte para comprender las relaciones alométricas y las estrategias de acumulación de carbono en *Iriartea*, *Socratea*, *Euterpe* y *Prestoea*. Además, considerando la abundancia estructural de las palmas, así como sus amplias funciones ecológicas, la implementación de los modelos generados en este estudio representa uno de los primeros esfuerzos por incluir las palmas en los inventarios de acumulación de carbono en bosques tropicales, en los que normalmente esta familia ha sido excluida.

**Futuras líneas de investigación:** En investigaciones posteriores es importante aumentar el número de especies analizadas, ya que la familia Arecaceae es sumamente diversa, tanto especies, como en estrategias de historia natural. En este estudio se incluyeron únicamente cuatro especies de la subfamilia Arecoideae, por lo que es recomendable incluir especies pertenecientes a las cuatro subfamilias restantes (Calamoideae, Nypoideae, Coryphoideae, Ceroxyloideae), particularmente aquellas de

mayor abundancia y de diferentes estrategias de vida, como especies trepadoras, acaules o de sotobosque, que por lo general son excluidas de los inventarios de acumulación de carbono. Se deberían incluir palmas de otras elevaciones, de distintos tipos de bosques y de mayores alturas, de modo que se puedan observar patrones más generales, dadas las evidencias de que las relaciones alométricas varían según el lugar, la topografía, el tipo de suelo, etc. En el caso particular de La Selva, es importante incluir especies abundantes, como las de sotobosque con DAP menor a 10 cm, que generalmente no se toman en cuenta en inventarios de acumulación de carbono en bosques tropicales. Asimismo, es importante incluir otras especies arborescentes, como *W. regia*, una palma muy abundante en ese sitio, con una estrategia de vida muy diferente a la de las especies analizadas en este estudio.

Es recomendable determinar otros nutrientes distintos al carbono, como el fósforo, que puede tener efectos directos sobre la tasa de crecimiento de algunas especies, como *Socratea* (Álvarez-Clare et al., 2013), y que representa un factor limitante para el crecimiento en bosques tropicales. Del mismo modo, es importante incluir estructuras reproductivas, que han sido excluidas tanto en estudios de alometría como de acumulación de carbono o biomasa. Además, la heterogeneidad ambiental afecta la supervivencia de las plantas, su fase de germinación y establecimiento, crecimiento, reproducción y distribución (Svenning & Balslev, 1999; Svenning, 2001; Henderson, 2002; Dransfield et al., 2008). Por tanto, es necesario que las futuras investigaciones consideren cómo la distribución de biomasa, la alometría y la estrategia de secuestro de carbono varía con la elevación, la estacionalidad de lluvias, la competencia inter- e intraespecífica, la topografía, la herbivoría y la influencia de patógenos, entre otros factores (Clark et al., 1995; Svenning, 2001; Homeier, 2002). De esta manera, será posible comprender cómo la heterogeneidad ambiental afecta la distribución y diversidad de las palmas, que representan organismos modelo para el estudio de las especies de plantas tropicales.



**Conclusiones:**

1. Las variables morfológicas y de biomasa correlacionan fuertemente en las cuatro especies de palmas estudiadas.
2. Se observa un aumento del DAP al incrementarse la altura en las cuatro especies, lo que demuestra un crecimiento primario sostenido, principalmente en la base del tallo.
3. El %C promedio es de  $44.19 (\pm 1.95 \%)$  y resulta menor en *Iriartea* ( $42.96 \pm 0.39 \%$ ) y mayor en *Euterpe* ( $45.16 \pm 0.46 \%$ ) y *Socratea* ( $44.73 \pm 0.59 \%$ ) que en *Prestoea* ( $43.88 \pm 1.16 \%$ ), lo que se relaciona con las propiedades biomecánicas propias de cada especie.
4. El mayor porcentaje de carbono según el órgano se registra en raíces de *Iriartea* y *Prestoea*, debido a la importancia de acumular recursos en el sotobosque y crecer en pulsos, mientras que en *Euterpe* es mayor en hojas, dada su capacidad de crecer en ambientes con alta luminosidad y posteriormente adaptarse a la sombra.
5. Los modelos alométricos incluyen la altura total y el DAP como las mejores variables para predecir el carbono acumulado.
6. Para palmas, la utilización de modelos específicos para árboles resulta muy poco precisa y, en general, subestima el carbono acumulado en estas plantas, por lo que no se recomienda su uso para palmas.

## REFERENCIAS

- Achard, F., Eva, H. D., Mayaux, P., Stibig, H. J., & Belward, A. (2004). Improved estimates of net carbon emissions from land cover change in the tropics for the 1990's. *Global Biogeochemistry*, 18, 1-11.
- Ackerly, D. D., Dudley, S. A., Sultan, S. E., Schmitt, J., Coleman, J. S., Linder, C. R., ... & Lechowicz, M. J. (2000). The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions new research addresses natural selection, genetic constraints, and the adaptive evolution of plant ecophysiological traits. *Bioscience*, 50(11), 979-995.
- Álvarez-Clare, S., Mack, M. C., & Brooks, M. (2013). A direct test of nitrogen and phosphorus limitation to net primary productivity in a lowland tropical wet forest. *Ecology*, 94(7), 1540-1551.
- Álvarez, C. (2015). *Ecuaciones alométricas para estimar el contenido de carbono en palmas de sotobosque del Corredor San Juan-La Selva, Costa Rica*. (Tesis inédita de licenciatura). Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Alves, L. F., Martins, F. R., & Santos, F. A. M. (2004). Allometry of a neotropical palm, *Euterpe edulis* Mart. *Acta Botanica Brasílica*, 18(2), 369-374.
- Ares, A., Boniche, J., Quesada, J. P., Yost, R., Molina, E., & Smyth, T. J. (2002). Estimación de biomasa por métodos alométricos, nutrientes y carbón en plantaciones de palmito en Costa Rica. *Agronomía Costarricense*, 26, 19-30.
- Arnold, S. J. (1983). Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*, 23, 347-361.
- Asmussen, C. B., Dransfield, J., Deickmann, V., Barfod, A. S., Pintaud, J. C., & Baker, W. (2006). A new subfamily classification of the palm family (Arecaceae): evidence from plastid DNA phylogeny. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151, 15-38.
- Atchley, A. (1984) Nutritional value of palms. *Principes*, 28, 138-143.
- Ávalos, G., Salazar, D., & Araya, A. L. (2005). Stilt root structure in the Neotropical palms *Iriartea deltoidea* and *Socratea exorrhiza*. *Biotropica*, 37(1), 44-53.

- Ávalos, G. (2007). Changes in size preference of illegally extracted heart of palm from *Euterpe precatoria* (Arecaceae) in Braulio Carrillo National Park, Costa Rica. *Economic Botany*, 61(1), 96-98.
- Ávalos, G., & Fernández, M. (2010). Allometry and stilt root structure of the neotropical palm *Euterpe precatoria* (Arecaceae) across sites and successional stages. *American Journal of Botany*, 97, 388-394.
- Ávalos, G., & Sylvester, O. (2010). Allometric estimation of total leaf area in the neotropical palm *Euterpe oleracea* at La Selva, Costa Rica. *Trees*, 24, 969-974.
- Ávalos, G., & Schneider, R. (2011). Quantification of ramet production in the neotropical palm *Euterpe precatoria* (Arecaceae) in Costa Rica. *Ecotropica*, 17, 95-102.
- Ávalos, G., Fernández, M., & Engeln, J. T. (2013). Successional stage, fragmentation, and exposure to extraction influence the population structure of *Euterpe precatoria* (Arecaceae). *Revista de Biología Tropical*, 61(3), 1415-1424.
- Ávalos, G., Cambronero, M., & Vargas, O. (en prensa). Quantification of browsing damage to the stilt root cone of *Socratea exorrhiza* (Arecaceae) by collared peccaries at La Selva, Costa Rica. *Acta Oecologica*.
- Azcón-Bieto, J., Fleck, I., Aranda, X., & Gómez, N. (2008). Fotosíntesis, factores ambientales y cambio climático. En J. Azcón-Bieto, & M. Talón (Eds.), *Fisiología vegetal* (pp. 247-263). Madrid: McGraw-Hill.
- Barfod, A. S., Hagen, M., & Borchsenius, F. (2011). Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of Botany*, 108, 1503-1516.
- Bazzaz, F., & Grace, J. (1997). *Plant resource allocation*. California: Academic Press.
- Brown, S. (1997). *Estimating biomass and biomass change of tropical forests: a primer*. Illinois: FAO Forestry Paper -134.
- Brown, S. (2002). Measuring carbon in forests: current status and future challenges. *Environmental Pollution*, 116, 363-372.

- Campos, M. T., & Ehringhaus, C. (2003). Plant virtues are in the eyes of the beholders: a comparison of known palm uses among indigenous and folk communities of southwestern Amazonia. *Economic Botany*, *57*, 324-344.
- Canadell, J. G., & Raupach, M. R. (2008). Managing forests for climate change mitigation. *Science*, *320*, 1456-1457.
- Chave, J. (2005). *Measuring wood density for tropical forest trees field manual*. Francia: Pan-Amazonian Project, Project for the Advancement of Networked Science in Amazonia, Sixth Framework Programme (2002-2006).
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, ... Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, *145*, 87-99.
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M., Delitti, W., ... Vieilledent, G. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, *20*, 3177-3190.
- Chazdon, R. L. (1988). Sunflecks in the forest understory. *Advances in Ecological Research*, *18*, 1-63.
- Clark, D. A., Clark, D. B., Sandoval, R. M., & Castro, M. V. C. (1995). Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology*, *76*, 1581-1594.
- Clark, D. B., Clark, D. A., Rich, P. M., Weiss, S., & Oberbauer, S. F. (1996). Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rainforest. *Canadian Journal of Forest Research*, *26*, 747-757.
- Clark, D. A., Brown, S., Kicklighter, D. W., Chambers, J. Q., Thomlinson, J. R., & Ni, J. (2001). Measuring net primary production in forests: Concepts and field methods. *Ecological Applications*, *11*(2), 356-370.
- Clark, D. A. (2007). Detecting tropical forests' response to global climatic and atmospheric change: current challenges and a way forward. *Biotropica*, *39*, 4-19.
- Curtis, P. S. (2008). Estimating aboveground carbon in live and standing dead trees. En Hoover, C. M. (Ed.), *Field measurements for forest carbon monitoring, a*

- landscape-scale approach* (pp. 39-44). New York: Springer Science and Business Media.
- Deharo, E., Baelmans, R., Gimenez, A., Quenevo, C., & Bourdy, G. (2004). In vitro immunomodulatory activity of plants used by the Tacana ethnic group in Bolivia. *Phytomedicine, 11*, 516-522.
- DeWalt, S. J., & Chave, J. (2004). Structure and biomass of four lowland Neotropical forests. *Biotropica, 36*(1), 7-19.
- Dewar, R. C. (1991). Analytical model of carbon storage in the trees, soils and wood products of managed forests. *Tree Physiology, 8*, 239-258.
- Dewar, R. C., & Cannell, M. G. R. (1992). Carbon sequestration in the trees, products and soils of forest plantations using UK samples. *Tree Physiology, 11*, 49-71.
- Dransfield, J. N., Uhl, W., Amussen, C. B., Baker, W. H. J., Harley, M. M., & Lewis, C. E. (2008). *Genera Palmarum: the evolution and classification of palms*. London: Kew Publishing Royal Botanic Gardens.
- Eiserhardt, W. L., Svenning, J. C., Kissling, W. D., & Balslev, H. (2011). Geographical ecology of the palms (Arecaceae): determinants of diversity and distributions across spatial scales. *Annals of Botany, 108*, 1391-1416.
- Ekadinata, A. E., Khasanah, N., Rahayu, S., Budidarsono, S., & van Noordwijk, M. (2010). *Carbon footprint of Indonesian palm oil production: sample design and methodology*. Indonesia: World Agroforestry Centre, International Centre for Research in Agroforestry.
- Feldpausch, T. R., Banin, L., Phillips, O. L., Baker, T. R., Lewis, S. L., Quesada, C. A., ... Lloyd, J. (2011). Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences, 8*, 1081-1106.
- Freckleton, R. P., Silva-Matos, D. M., Bovi, M. L. A., & Watkinson, A. R. (2003). Predicting the impacts of harvesting using structured populations models: the importance of density-dependence and timing of harvest for a tropical palm. *Journal of Applied Ecology, 40*, 846-858.
- Gatti, M., Campanello, P., & Goldstein, G. (2011). Growth and leaf production in the tropical palm *Euterpe edulis*: Light conditions versus developmental constraints. *Flora, 206*, 742-748.

- Goers, L., Ashton, M. S., & Tyrrell, M. L. (2012). Introduction. En M. S. Ashton, M. L. Tyrrell, D. Spalding, & B. Gentry (Eds.), *Managing forest carbon in a changing climate* (pp. 1-4). Netherlands: Springer.
- Goldsmith, G. R., & Zahawi, R. A. (2007). The function of stilt roots in the growth strategy of *Socratea exorrhiza* (Arecaceae) at two neotropical sites. *Revista de Biología Tropical*, 55(3-4), 787-793.
- Goodman, R., Phillips, O. L., Torres, D., Freitas, L., Tapia-Cortese, S., Monteagudo, A., & Baker, T. (2013). Amazon palm biomass and allometry. *Forest Ecology and Management*, 310, 994-1004.
- Govaerts, R., & Dransfield, J. (2005). *World checklist of palms*. Richmond, Surrey, United Kingdom: Royal Botanic Gardens Kew.
- Grayum, M. H. (2003). Arecaceae. En B. E. Hammel, M. H. Grayum, C. Herrera, & N. Zamora, (Eds.), *Manual de Plantas de Costa Rica*. Vol. III (pp. 201-293). Missouri: Missouri Botanical Garden.
- Hairiah, K., Sitompul, S. M., van Noordwijk, M., & Palm, C. (2001). *Methods for sampling carbon stocks above and below ground*. Indonesia: International Centre for Research in Agroforestry, Southeast Asian Regional Research Programme.
- Henderson, A. (1985). Pollination of *Socratea exorrhiza* and *Iriarteia ventricosa* (Palmae). *Principes*, 29, 64-71.
- Henderson, A. (1990). Arecaceae. Part I. Introduction and the Iriarteinae [Monograph]. *Flora Neotropica*, 53, 1-100.
- Henderson, A. (1995). *The palms of the Amazon*. New York: Oxford University Press.
- Henderson, A., Galeano, G. & Bernal, R. (1995). *Field guide to the Palms of the Americas*. New York: Princeton University Press.
- Henderson, A. (2002). *Evolution and ecology of palms*. New York: The New York Botanical Garden.
- Homeier, J., Breckle, S. W., Dalitz, H., Levers, C., & Ortiz, R. (2002). Demography, spatial distribution, and growth of three arborescent palm species in a tropical premontane rain forest in Costa Rica. *Ecotropica*, 8, 239-247.
- Houghton, R. A. (2007). Balancing the global carbon budget. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 35, 313-347.

- Howard, F. W., Moore, D., Giblin-Davis, R. M., & Abad, R. G. (2001). *Insects on palms*. Wallingford, United Kingdom: CABI Publishing.
- Jones, D. L. (1995). *Palms throughout the world*. Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press.
- Khasanah, N., van Noordwijk, M., Ekadinata, A., Dewi, S., Rahayu, S., Ningsih, H., ... Octaviani, R. (2012). *The carbon footprint of Indonesian palm oil production*. (Technical Brief No 25: Palm oil series). Bogor, Indonesia: World Agroforestry Centre - ICRAF, SEA Regional Office.
- Kitajima, K., & Poorter, L. (2008). Functional basis for resource niche partitioning by tropical trees. En W. P. Carson, & S. A. Schnitzer (Eds.), *Tropical Forest Community Ecology* (pp. 160-181). New Jersey: Wiley-Blackwell.
- Kohlmann, B., Roderus, D., Elle, O., Solís, A., Soto, X., & Russo, R. (2010). Biodiversity conservation in Costa Rica: a correspondence analysis between identified biodiversity hotspots (Araceae, Arecaceae, Bromeliaceae, and Scarabaeinae) and conservation priority life zones. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, 511- 559.
- Küchmeister, H., Silberbauer-Gottsberger, I., & Gottsberger, G. (1997). Flowering, pollination, nectar standing crop, and nectaries of *Euterpe precatoria* (Arecaceae), an Amazonian rain forest palm. *Plant Systematics and Evolution*, 206, 71-97.
- Lähteenoja, O., Ruokolainen, K., Schulman, L., & Oinonen, M. (2009). Amazonian peatlands: an ignored C sink and potential source. *Global Change Biology*, 15, 2311-2320.
- Lal, R. (2008). Carbon sequestration. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 363, 815-830.
- Leblanc, H., Russo, R., Cueva, J. J., & Subía, E. (2006). Fijación de carbono en palma aceitera en la región tropical húmeda de Costa Rica. *Tierra Tropical*, 2, 197-202.
- LECO Corporation. (2006). *TruSpec CN Carbon/Nitrogen determinator, instruction manual. Software version 1.6x*. Miami, USA: LECO Corporation.
- Lieberman, M., Lieberman, D., Hartshorn, C. S., & Peralta, R. (1985). Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. *Journal of Ecology*, 73, 505-516.

- Lorenz, K., & Lal, R. (2010). *Carbon sequestration in forest ecosystems*. Berlin: Springer Verlag.
- Lugo, A. E., & Rivera, C. T. (1987). Leaf production, growth rate, and age of the palm *Prestoea montana* in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology*, 3(2), 151-161.
- Martin, A. R., & Thomas, S. C. (2011). A reassessment of carbon content in tropical trees. *PLoS ONE*, 6(8): e23533. doi:10.1371/journal.pone.0023533
- McDade, L. A. (1994). *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rainforest*. Chicago: The University of Chicago Press.
- McMahon, T. A., & Kronauer, R. E. (1976). Tree structures: Deducing the principle of mechanical design. *Journal of Theoretical Biology*, 59, 443-466.
- Montero, M., & Montagnini, F. (2005). Modelos alométricos para la estimación de biomasa de diez especies nativas en plantaciones en la región Atlántica de Costa Rica. *Recursos Naturales y Ambiente*, 45, 112-119.
- Niklas, K., & Kerchner, V. (1984). Mechanical and photosynthetic constraints on the evolution of plant shape. *Paleobiology*, 10, 79-101.
- Niklas, K. (1994). *Plant allometry: the scaling of form and process*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Organización para Estudios Tropicales. (2013). *Flórula Digital de la Estación Biológica La Selva*. Recuperado de <http://guarea.ots.ac.cr/florula4/index.php>
- Organización para Estudios Tropicales. (2015a). *LS daily rainfall, 1963-2014 (Feb 2015)* [base de datos]. Recuperado de <http://www.ots.ac.cr/meteoro/default.php?pestacion=2>
- Organización para Estudios Tropicales. (2015b). *LS temperatures, Apr82-Dec2014 By Year (Mar 2015)* [base de datos]. Recuperado de <http://www.ots.ac.cr/meteoro/default.php?pestacion=2>
- Pardos, J. A. (2010). *Los ecosistemas forestales y el secuestro de carbono ante el calentamiento global*. Madrid: Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria.



- Peña-Claros, M., & Zuidema, P. (2000). Demographic limitations for the sustainable extraction of palm heart from *Euterpe precatoria* in two forest types in Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 34, 7-25.
- Poorter, L. (1999). Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: The relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology*, 13, 396-410.
- Pulhin, F. B., Lasco, R. D., & Urquiola, J. P. (2014). Carbon sequestration potential of oil palm in Bohol, Philippines. *Ecosystems & Development Journal*, 4(2): 14-19.
- Quinn, G. P., & Keough, M. J. (2002). *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press.
- Reich, P. B., Wright, I. J., Cavender-Bares, J., Craine, J. M., Oleksyn, J., Westoby, M., & Walters, M. B. (2003). The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164(3), 143-164.
- Reich, P. B. (2014). The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102, 275-301.
- Rich, P. (1986). Mechanical architecture of arborescent rain forest palms. *Principes*, 30(3), 117-131.
- Rich, P., Helenurm, K., Kearns, D., Morse, S. R., Palmer, M. W., & Short, L. (1986). Height and stem diameter relationships for dicotyledonous trees and arborescent palms of Costa Rican tropical wet forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 113(3), 241-246.
- Roff, D. A. (1992). *Evolution of life histories: Theory and analysis*. New York: Chapman and Hall.
- Sampaio, M. B., Schmidt, I. B., & Figueiredo, I. B. (2008). Harvesting effects and population ecology of the buriti palm (*Mauritia flexuosa* L. f., Arecaceae) in the Jalapão Region, Central Brazil. *Economic Botany*, 62, 171-181.
- SAS Institute, (2012). JMP 10.0.0. North Carolina: SAS Institute.
- Schatz, G. E., Williamson, G. B., Cogswell, C. M., & Stam, A. C. (1985). Stilt roots and growth of arboreal palms. *Biotropica*, 17, 206-269.
- Stearns, S. C. (1992). *The evolution of life histories* (Vol. 249). Oxford: Oxford University Press.

- Sprugel, D. G. (1983). Correcting for bias Log-transformed allometric equations. *Ecology*, 64(1), 209-210.
- Svenning, J. C., & Baslev, H. (1997). Small-scale demographic disequilibrium of *Iriartea deltoidea* (Arecaceae) in Amazonian Ecuador. En R. Valencia, & H., Balslev (Eds), *Estudios sobre diversidad y ecología de plantas* (pp. 263-274). Quito: Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- Svenning, J. C., & Baslev, H. (1999). Microhabitat-dependent recruitment of *Iriartea deltoidea* (Arecaceae) in Amazonian Ecuador. *Biotropica*, 5, 69-74.
- Svenning, J. C. (2001). On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of Neotropical Rain-Forest palms (Arecaceae). *Botanical Review*, 67, 1-53.
- Syahrudin. (2005). *The potential of oil palm and forest plantations for carbon sequestration on degraded land in Indonesia*. Germany: Ecology and Development Series 28.
- Sylvester, O., & G. Ávalos. (2009). Illegal palm heart (*Geonoma edulis*) harvest in Costa Rican National Parks: Patterns of consumption and extraction. *Economic Botany*, 63(2), 179-189.
- Sylvester, O., Ávalos, G., & Chávez-Fernández, N. (2012). Notes on the ethnobotany of Costa Rica's palms. *Palms*, 56(4), 190-201.
- ter Steege, H., Pitman, N. C. A., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R. P., Guevara, J. E., ... Silman, M. R. (2013). Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science*, 342, 325-342.
- Thenkabail, P. S., Stucky, N., Griscom, B. W., Ashton, M. S., Diels, J., Van Der Meer, B., & Enclona, E. (2004). Biomass estimations and carbon stock calculations in the oil palm plantations of African derived savannas using IKONOS data. *International Journal of Remote Sensing*, 25, 1-27.
- Timm, R. M., & Clauson, B. L. (1990). A roof over their feet: Tent-making bats of the New World tropics turn leaves into living quarters. *Natural History*, 90(3), 54-59.
- Tomlinson, P. B. (1990). *The structural biology of palms*. New York: Oxford University Press.

- Tomlinson, P. B. (2006). The uniqueness of palms. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151, 5-14.
- Tomlinson, P. B. (2011). *The anatomy of palms*. New York, Oxford University Press.
- Vandermeer, J. H., Stout, J., & Miller, G. (1974). Growth rates of *Welfia georgii*, *Socratea durissima* and *Iriartea gigantea* under various conditions in a natural rain forest. *Principes*, 18(4), 148-154.
- Van Valen, L. (1975). Life, death and energy of a tree. *Biotropica*, 7, 260-269.
- Vilhena, R., Lins, A., & Luna, M. (1984). Estudo anatômico, morfológico e o crescimento das raízes adventícias de *Iriartea exorrhiza* Mart. (Palmae), "paxiúba". Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Botânica, 1, 87-109.
- Vormisto, J., Svenning, J. C., Hall, P., & Balslev, H. (2004). Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in *terra firme* forest in the western Amazon basin. *Journal of Ecology*, 92, 577-588.
- Waterhouse, J. T., & Quinn, C. J. (1978). Growth patterns in the stem of the palm *Archontophoenix cunninghamiana*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 77, 73-93.
- West-Eberhard, M. J. (2003). *Developmental plasticity and evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Yaap, B., Watson, H., & Laurance, W. F. (2015). Mammal use of *Raphia taedigera* palm stands in Costa Rica's Osa Peninsula. *Mammalia*, 79(3), 357-362.
- Zhang, X., Zhao, Y., Ashton, M. S., & Lee, X. (2012). Measuring carbon in forests. En M. S. Ashton, M. L. Tyrrell, D. Spalding, & B. Gentry (Eds.), *Managing forest carbon in a changing climate* (pp. 139-164). Netherlands: Springer.
- Zona, S., & Henderson, A. (1989). A review of animal-mediated seed dispersal of palms. *Selbyana*, 11, 6-21.
- Zona, S. (2006). *Additions to "A review of animal-mediated seed dispersal of palms"*. Florida: Fairchild Tropical Botanic Garden, Virtual Herbarium. Recuperado de <http://www.virtualherbarium.org/palms/psdispersal.html>