



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE CHIRIQUÍ
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA**

TESIS:

**ALMACENAMIENTO DE CARBONO EN RAÍCES FINAS DE BOSQUES
NUBOSOS DE LA RESERVA FORESTAL FORTUNA Y BOSQUE
PROTECTOR PALO SECO, PANAMÁ**

**ROSA VIVIANA VILLARREAL SAUCEDO
4-735-71**

**ASESOR: PROF. PEDRO CABALLERO
COASESORES: PROF. JAMES DALLING
PROF. RAFAEL RINCÓN**

**Opción de tesis: Sometida a consideración de
la comisión de tesis para optar al título de
Magister en Biología con especialidad en
Biología Vegetal.**

2011

DEDICATORIA

A Dios por el maravilloso Don de la vida.

A Azael de J. Castillo por su amor, comprensión y apoyo incondicional.

A mi hijo Azael Castillo Villarreal por ser mi fuente de inspiración.

A mi madre Lucila Saucedo por su amor abnegado, sacrificios, esfuerzos y dedicación por mi superación.

A Daisy Castillo, Anayansi Castillo y John Saldaña por su apoyo incondicional.

A mis hermanos por su apoyo y compañía en los momentos más difíciles.

AGRADECIMIENTOS

A la Secretaria Nacional de Ciencia y Tecnología e Innovación (SENACYT) por otorgarme una beca para lograr estudiar la maestría en la especialidad.

Al profesor James Dalling por permitirme realizar el trabajo de graduación dentro del proyecto "Dinámica de bosques de montaña del oeste de Panamá" en la Reserva Forestal Fortuna. Por su apoyo en hospedaje, transporte, equipo, materiales, literatura utilizada, por revisar y corregir este manuscrito.

Al profesor Pedro Caballero por el apoyo incondicional durante la realización de esta investigación, por revisar y corregir el trabajo escrito.

Al profesor Rafael Rincón por todo el apoyo brindado, por invertir parte de su tiempo en revisar y corregir este manuscrito.

Al Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI) por los trámites de permiso de colecta y hospedaje en la casa B, en la Reserva Forestal Fortuna.

Al Lic. Carlos Espinosa encargado de la Casa Verde del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI) en la Reserva Forestal Fortuna, por su apoyo en los muestreos realizados.

Al Lic. Arturo Morris encargado del proyecto "Dinámica de bosques de montaña del Oeste de Panamá" en la Reserva Forestal Fortuna, por todo el apoyo brindado durante la investigación.

A Evidelio García e Ignacio del Cid Miranda, colaboradores del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI), por su apoyo en los muestreos realizados durante la investigación.

Al Ing. Juan Carlos Romero Jefe de Medio Ambiente de Enel Fortuna, por su autorización y apoyo en el trabajo realizado en la Reserva Forestal Fortuna.

A la Dra. Kelly Andersen y Benjamin Turner por su colaboración con literatura y apoyo durante la investigación.

A los profesores Dr. Juan Bernal *M.Sc.*, Ivonne Oviedo *M.Sc.*, Angélica Rodríguez *M.Sc.*, Marcos Tem *M.Sc.*, Maritza Vega *M.Sc.* por su apoyo y colaboración para la realización de esta investigación.

A la Escuela de Química por prestar la balanza analítica para el pesaje de las muestras de raíces de esta investigación.

A los técnicos Delitza Samudio, Henry Torres y Heofilio González por su apoyo en los diferentes laboratorios a su cargo para la realización de la parte experimental de esta investigación.

A la Lic. Carmen Velázquez y Nelly Ramos por todo el apoyo brindado durante la investigación.

A Jonathan González por su apoyo en algunos muestreos realizados del estudio.

Al Lic. Francisco Víquez por todo su apoyo en la confección de video.

A la Lic. Rosemary Ríos y al Lic. Moisés Santos por su apoyo incondicional durante la realización de esta investigación.

A mis compañeros Ana K. Gómez, Diana Gómez, Alcides González, Idalmi Martínez, Enrique Caballero, Loraine Pérez, Eyvar Rodríguez y Ruby Rodríguez por todos los momentos compartidos durante la realización de esta maestría.

INDICE GENERAL

	Página
HOJA DE APROBACIÓN.....	ii
DEDICATORIA.....	iii
AGRADECIMIENTOS	iv
INDICE GENERAL	vi
INDICE DE CUADROS	viii
INDICE DE FIGURAS	ix
1.- RESUMEN.....	1
2.- INTRODUCCIÓN.....	3
3.- OBJETIVOS	6
4.- REVISIÓN DE LITERATURA	7
4.1 Bosques tropicales nubosos.....	7
4.1.1 Distribución.....	8
4.1.2 Bosques nubosos en Panamá.....	8
4.1.3 Servicios ambientales que prestan los bosques nubosos.....	10
4.1.4 Amenazas de los bosques nubosos	11
4.2 Cambio climático.....	12
4.2.1 Definición.....	12
4.2.2 Antecedentes.....	13
4.2.3 Efecto invernadero.....	16
4.2.4 Dióxido de carbono.....	16
4.2.5 Depósitos de CO ₂	18
4.2.6 Mitigación de emisiones de CO ₂	18
4.3 Almacenamiento de carbono.....	19
4.3.1 Definición de carbono almacenado.....	19
4.3.2 Estimación de almacenamiento de carbono.....	20
4.3.3 Valor económico de los servicios ambientales.....	20
4.4 Biomasa de raíces.....	21

4.4.1 Definición.....	21
4.4.2 Funciones de las raíces.....	21
4.4.3 Variables que afectan la biomasa radical fina.....	22
4.4.4 Relación de las raíces finas y los nutrientes del suelo.....	23
4.4.5 Métodos para cuantificar la biomasa radical fina.....	27
4.4.6 Estudios de biomasa de raíces finas.....	31
4.4.7 Importancia de estudios de biomasa.....	32
5.- MATERIALES Y MÉTODOS.....	34
5.1.- Áreas de estudio.....	34
5.2.- Establecimiento de las parcelas.....	36
5.3.- Estimación de la producción de raíces finas.....	38
5.4.- Determinación de densidad aparente.....	40
5.5.- Análisis estadísticos.....	41
6.- RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	42
6.1 Biomasa de raíces previa a la instalación del método "Ingrowth Core".....	42
6.2 Producción promedio de raíces finas cada cuatro meses, utilizando el método "Ingrowth core".....	47
6.3 Producción promedio anual de raíces finas utilizando el método "Ingrowth core".....	52
6.4 Relación de la densidad aparente del suelo con la biomasa radical fina.....	57
6.5 Relación de la disponibilidad de nutrientes con la biomasa radical fina.....	59
6.6 Carbono almacenado en raíces finas al inicio del estudio.....	65
6.7 Carbono almacenado en raíces finas con el método "Ingrowth core".....	67
7.- CONCLUSIONES.....	69
8.- RECOMENDACIONES.....	72
9.- BIBLIOGRAFÍA.....	73

Lista de Cuadros

	Página
Cuadro 1.- Estudios realizados en raíces finas en bosques tropicales. Tomado de Hertel <i>et al.</i> 2003 (*), el diámetro de las raíces es < de 2 mm y 3 mm en Adamek <i>et al.</i> (2010)	32
Cuadro 2.- Características físicas del suelo y la vegetación de las parcelas Hornito, Honda B (Provincia de Chiriquí) y Palo Seco (Bocas del toro), Panamá (Información tomada de Andersen <i>et al.</i> 2010 & Dalling <i>et al.</i> 2010).....	36
Cuadro 3.- Estudios de producción de raíces finas realizados en bosques tropicales montanos. Información tomada de Girardin <i>et al.</i> (2010)(*), Adamek <i>et al.</i> (2011)**) y el presente estudio (***)	55
Cuadro 4.- Propiedades del suelo de las parcelas Hornito, Honda B (Provincia de Chiriquí) y Palo Seco (Bocas del Toro), Panamá. A una profundidad de 0 - 10 cm del suelo (Información tomada de Andersen <i>et al.</i> 2010)	64
Cuadro 5.- Promedio del carbono almacenado previo a la instalación del método "Ingrowth core", en dos parcelas de la Reserva Forestal Fortuna y una parcela del Bosque Protector Palo Seco, Panamá	66
Cuadro 6.- Carbono almacenado cada cuatro meses en dos parcelas de la Reserva Forestal Fortuna y una parcela del Bosque Protector Palo Seco, Panamá	68

Lista de Figuras

	Página
<p>Figura 1.- Localización de las parcelas Hornito y Honda B, Provincia de Chiriquí y Palo Seco, Provincia de Bocas del Toro, Panamá (Mapa tomado de Andersen <i>et al.</i> 2010)</p>	37
<p>Figura 2.- Esquema de ubicación de los puntos de muestreo en las parcelas Hornito, Honda B (Chiriquí) y Palo Seco (Bocas del Toro), Panamá (Puntos de muestreo del estudio de Andersen <i>et al.</i> 2010)</p>	39
<p>Figura 3.- Biomasa de raíces finas previa a la instalación del método "Ingrowth core", en dos parcelas de la Reserva Forestal Fortuna y una parcela del Bosque Protector Palo Seco, Panamá. El promedio de cada parcela (1 ha) se basa en 15 muestras de un solo muestreo (0-10 cm de profundidad), con desviación estándar.....</p>	45
<p>Figura 4.- Biomasa de raíces gruesas previa a la instalación del método "Ingrowth core", en dos parcelas de la Reserva Forestal Fortuna y una parcela del Bosque Protector Palo Seco, Panamá. El promedio de cada parcela (1 ha) se basa en 15 muestras de un solo muestreo (0-10 cm de profundidad), con desviación estándar.....</p>	46
<p>Figura 5.- Producción de raíces finas por muestreo (cada cuatro meses) en dos parcelas de la Reserva Forestal Fortuna y una parcela del Bosque Protector Palo Seco, Panamá. El promedio de cada parcela (1 ha) se basa en 15 muestras de un solo muestreo (0-10 cm de profundidad), con desviación estándar</p>	50

- Figura 6.-** Promedios mensuales de la precipitación en dos parcelas de la Reserva Forestal Fortuna y una parcela del Bosque Protector Palo Seco, Panamá51
- Figura 7.-** Producción anual de raíces finas en dos parcelas de la Reserva Forestal Fortuna y una parcela del Bosque Protector Palo Seco, Panamá. El promedio de cada parcela (1 ha) se basa en 15 muestras por muestreo (0-10 cm de profundidad), con desviación estándar56
- Figura 8.-** Promedio de la densidad aparente del suelo cada cuatro meses en dos parcelas de la Reserva Forestal Fortuna y una parcela del Bosque Protector Palo Seco, Panamá. El promedio de cada parcela (1 ha) se basa en 15 muestras por muestreo (0-10 cm de profundidad), con desviación estándar58

1. RESUMEN

Se realizó un estudio en dos parcelas de la Reserva Forestal Fortuna y una parcela de Bosque Protector Palo Seco, para estimar la biomasa radical y la producción anual de raíces finas presente en las áreas de estudio, utilizando el método "Ingrowth core". Además, se estimó el carbono almacenado presente al inicio del estudio y durante un año. Se encontró un promedio de biomasa de 4.5 Mg ha⁻¹ de raíces finas < de 2 mm de diámetro a una profundidad de 10 cm y el carbono almacenado fue 2.5 Mg C ha⁻¹ al inicio del estudio. La biomasa de raíces finas al inicio del estudio mostró diferencias entre las parcelas. Mientras que, la producción promedio anual de raíces finas fue de 1.87 Mg ha⁻¹ año⁻¹ y el carbono almacenado fue 0.94 Mg C ha⁻¹ año⁻¹. La producción de raíces finas no mostró diferencias durante un año y no se ve influida ni por la precipitación ni por la altitud. La densidad aparente del suelo fue similar en los 3 sitios de estudio.

Abstract

A study was conducted in two plots at the Fortuna Forest Reserve and one plot at Palo Seco Protected Forest to estimate the fine root biomass and the annual production of fine roots using the "ingrowth core" method. Additionally, the stored carbon in fine roots was estimated present at the beginning of the study and during one year. At the beginning of the study the average biomass of fine roots less than 2 mm in diameter at a depth of 10 cm was 4.5 Mg ha⁻¹ with a

stored carbon of 2.5 Mg C ha^{-1} . The fine root biomass at the start of the study showed differences between the plots. The average annual production of fine roots was $1.87 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$ and the stored carbon was $0.94 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$. The fine root production in the three plots showed no difference during one year and was not affected either by precipitation or altitude. Soil bulk density was similar in the three plots of the study.

2. INTRODUCCIÓN

Los bosques son los ecosistemas terrestres que almacenan grandes porcentajes de carbono y cumplen un papel fundamental en la fijación de carbono mediante el proceso de fotosíntesis, almacenándose en la parte aérea y radical de la planta, en la hojarasca, en la materia en descomposición y en el suelo.

La estimación del almacenamiento de carbono en la biomasa subterránea es importante para conocer la fijación de carbono total del ecosistema, ya que se suma a la fracción de la biomasa aérea (Chocovar & Picchi 2006).

La biomasa de raíces finas y gruesas en los bosques tropicales presentan un promedio de 301.7 t/ha, con valores entre 100 y 630 t/ha, aportando un promedio del 18 % de la biomasa total con valores entre 11 y 54 %, representando un sumidero importante de carbono (Sierra 2001).

En los bosques tropicales la biomasa radical fina se incrementa con la elevación. Holscher *et al.* (2009), mencionan que dentro de los bosques montanos la capa orgánica del suelo es a menudo densa, con alta abundancia de raíces, por lo que tal vez la capa orgánica es un sustrato preferencial de las raíces. En los estudios de Cavalier (1992) y Holscher *et al.* (2009) en la Reserva Forestal Fortuna se encontró que la biomasa radical fina

se concentra en la capa orgánica, en los primeros centímetros del suelo y disminuye con la profundidad del suelo.

La abundancia de la biomasa radical está influida por algunas variables como las pendientes del suelo, la distancia entre los árboles y la concentración de nutrientes en el suelo (Holsher *et al.* 2009); la edad de los árboles, genotipo, textura del suelo y las prácticas del suelo (Donoso *et al.* 2001-2002); composición de las especies de árboles, elevación humedad y el impacto humano (Hertel *et al.* 2003); disponibilidad de agua y nutrientes, factores abióticos tales como temperatura, grado de compactación del suelo, aireación y presencia de sustancias tóxicas (Makkonen & Helmisaari 1998. En: Gaitán *et al.* 2005).

Cavalier (1992), determinó en su estudio que el crecimiento de las plantas en bosques montanos está limitado por la acidez y baja concentración de bases extraíbles. El fósforo se encuentra en concentraciones altas en los primeros cinco centímetros y es deficiente en los horizontes más profundos del suelo. En el estudio de Cavalier (1992), la biomasa radical fina es inversamente relacionada al calcio disponible en los bosques tropicales, mientras que, el fósforo no se comporta de igual manera, como lo han sugerido otros estudios. Las raíces finas crecen en la capa orgánica, promovida por la disponibilidad de nutrientes de la planta tal como nitrógeno (Cavelier 1992 & Hertel *et al.* 2003).

Los estudios de biomasa radical deben separar las raíces finas de las gruesas, porque las raíces finas son las responsables de la absorción, asimilación del agua y nutrientes capturados en los micrositos del suelo, conforman la mayor parte de la longitud y la superficie radical. Por este motivo son utilizadas para la determinación de carbono almacenado. Por otra parte, las raíces gruesas proveen la red de conducción de sustancias asimiladas por las raíces finas y se encargan del anclaje y soporte estructural de la planta. Además, la biomasa de raíces gruesas se estima como una proporción de la biomasa arriba del suelo mientras que, de la biomasa radical fina no se conoce el periodo de vida, producción o estacionalidad y es importante su estimación para conocer su aporte al ecosistema.

Los estudios de cuantificación de la biomasa radical fina no han sido muy comunes en comparación con los estudios de biomasa aérea. Además la relación de biomasa radical y disponibilidad de nutrientes han sido poco estudiados en bosques montanos, por este motivo sería interesante realizar un estudio donde se tome en cuenta la disponibilidad de nutrientes en el suelo. También es importante utilizar una metodología que permita estimar el almacenamiento de carbono, para conocer realmente cual es la captura de carbono por las raíces en nuestros bosques y demostrar de esta manera el papel fundamental que desempeñan los bosques en el almacenamiento de carbono.

3. OBJETIVOS

3.1 Objetivo general

3.1.1 Estimar la biomasa presente y la producción anual de biomasa de raíces finas en tres áreas de bosques de montañas con diferencias en la disponibilidad de nutrientes en el suelo.

3.2 Objetivos específicos

3.2.1 Estimar la biomasa radical fina al inicio del estudio en las parcelas Hornito, Quebrada Honda B y Palo Seco.

3.2.2 Comparar la producción de biomasa radical fina cada cuatro meses por un año.

3.2.3 Estimar y comparar la producción anual de raíces finas.

3.2.4 Relacionar la producción de raíces finas con la disponibilidad de nutrientes en el suelo.

3.2.5 Estimar el carbono almacenado presente al inicio del estudio y durante un año.

4. REVISIÓN DE LITERATURA

4.1 Bosques tropicales nubosos

Los bosques nubosos, conocidos también como bosques mesófilo de montaña, son aquellos que se encuentran cubiertos de nubes y de niebla, se caracterizan por una abundante vegetación siempreverde, con temperaturas bajas, clima templado húmedo, alta precipitación y captura de gotas de agua que se condensan en la vegetación. Presentan una gran diversidad y cantidad de helechos, musgos, orquídeas y otras plantas que habitan en troncos, ramas y rocas (Bubb *et al.* 2004).

Los bosques nublados se diferencian de otros bosques de montaña por la precipitación horizontal que es la captura de agua presente en las nubes por las hojas, ramas y troncos, que generan un gran goteo hacia estratos inferiores del bosque y al suelo (Bruijnzeel & Hamilton 2001 En: Armenteras *et al.*, 2007). En estos bosques la presencia de nubes se mantiene durante las épocas de baja precipitación. Estudios sugieren, que en los bosques nubosos se produce mayor cantidad de agua que en otros bosques de montaña (Bubb *et al.* 2004).

Los bosques mesófilos de montaña incluyen todos los bosques nubosos en los trópicos húmedos; se localizan generalmente en laderas cuyas pendientes les provocan un alto potencial de erosión del suelo. Las raíces permiten la estabilización en pendientes, la absorción de agua y de nutrientes disponibles en el suelo (Hertel *et al.* 2003).

Los bosques nubosos son ecosistemas muy vulnerables, están expuestos a los vientos y presentan una amplia gama de patrones de lluvia que oscilan entre 500 a 6,000 mm por año. Forman un cinturón de vegetación a una altitud de 500 m aproximadamente, también se pueden desarrollar entre 2,000 y 3,500 m. En general, se encuentran en altitudes variables que pueden descender a los 1,000 m en montañas costeras e insulares. Los árboles miden aproximadamente de 15 a 20 m de altura y su crecimiento es lento, lo que se acentúa con una mayor altitud (Bubb *et al.* 2004).

4.1.1 Distribución

Los bosques tropicales nubosos son un hábitat escaso en las regiones tropicales de montaña, ocupan el 8.4 % en América, 10.5 % en África y 14.6 % en Asia (Bubb *et al.* 2004). Ocupan el 0.3 % de la superficie terrestre y representan sólo el 2.5 % de la superficie total de bosques tropicales del mundo. Se ubican en casi 60 países continentales de Centro y Suramérica, Asia y África Central, además de islas oceánicas tropicales excepcionalmente húmedas (Aldrich *et al.* 2000 & Bubb *et al.* 2004. En: Armenteras *et al.* 2007).

4.1.2 Bosques nubosos en Panamá

Los bosques nubosos en Panamá según Myers (1969) son **El Cerro Sapo** ubicado al norte en la Serranía de Sapo en Darién 750 – 1,080 m.s.n.m. **División Jaqué-Imamadó** en el extremo sur - oriental de Panamá en la

cordillera de Juradó con 800 – 960 m.s.n.m. aproximadamente. **Serranía de Pirre** es una cresta montañosa que se extiende hacia el norte, cerca de 35 m de la frontera con Colombia a 1,500 m.s.n.m. **El Cerro Tacarcuná** es una cresta montaña al oeste del borde de Panamá y Colombia 1,829 m.s.n.m. aproximadamente. **El Cerro Malí** es una cresta montano bajo en el área sureste de Cerro Tacarcuná y la cabecera del Río Pucro. **Serranía de Darién** en la división continental entre territorio de San Blas y provincias de Panamá y Darién de 700 - 800 m.s.n.m. **Serranía de Cañazas** con más de 800 m.s.n.m. al noroeste de la localidad costera de Chimán. **Cerro Jefe** se localiza en la provincia de Panamá y la cumbre es a 950 m.s.n.m. **Cerro Bruja** es en la provincia de Colón a 976 m.s.n.m. **Cerro Campana** está situado cerca de 60 Km al suroeste de la ciudad de Panamá, por arriba de 800 m.s.n.m. se forma el bosque nuboso. **Cerro Hoya** en la Península de Azuero se ubica al sur de la península, cerca de la frontera entre las provincias de Los Santos y Veraguas. **Cerro Santiago** es un volcán ubicado en la división continental entre las provincias de Chiriquí y Bocas del Toro. **Cerro Pando** en la frontera común entre las provincias de Chiriquí y Bocas del Toro con Costa Rica desde 1,200 – 1,390 m.s.n.m.

Además, Panamá cuenta en la zona occidental con cuatro bosques tropicales nubosos en la provincia de Chiriquí y Bocas del Toro: Parque Internacional La Amistad (PILA) con 207,000 ha, Parque Nacional Volcán Barú con 14,322.50 ha, Reserva Forestal Fortuna con 19,500 ha y Bosque Protector Palo Seco con 125,000 ha.

4.1.3 Servicios ambientales que prestan los bosques nubosos

Los bosques nubosos realizan funciones esenciales como lo es el mantenimiento de las fuentes hídricas, regulación del ciclo del agua, sumideros de carbono, son el hábitat de una gran diversidad de especies, además, proveen de ingresos económicos a las poblaciones locales. Los bosques nubosos tienen un gran valor por ser un ecosistema único y de beneficio al hombre (Armenteras *et al.* 2007). Se distinguen de la mayoría de los bosques de tierras bajas por su capacidad para acumular grandes cantidades de carbono en el suelo del bosque y el suelo mineral (Whitmore & Burnham 1969, Tanner 1985 & Stadtmuller 1987. En: Hertel *et al.* 2003).

Los bosques contribuyen al control del calentamiento porque almacenan carbono en su biomasa (Ávila 2000). Por lo tanto, los servicios ambientales de fijación y almacenamiento de carbono por los bosques son beneficiosos para los países desarrollados e industrializados que generan grandes concentraciones de gases invernaderos y necesitan compensar el daño que ocasionan al planeta (Ávila 2000).

En cuanto a la biodiversidad, los bosques nublados son muy diversos en especies de fauna y flora, se encuentran plantas endémicas especialmente, plantas epífitas, vasculares y no vasculares, algunas aves, anfibios e invertebrados. A nivel mundial, estos bosques son ecosistemas prioritarios por el gran número de especies amenazadas o vulnerables que habitan en él (Armenteras *et al.* 2007). Es importante la conservación de la biodiversidad de

los bosques nubosos. Según el inventario del UNEP - WCMC, el 86 % de los sitios de conservación identificados de bosques nubosos, se encuentran mundialmente entre los 200 bosques prioritarios de las eco regiones identificadas por el Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF) (Bubb *et al.* 2004).

El turismo es otro servicio ambiental que prestan los bosques nubosos y es muy importante en muchos países del mundo. Este tipo de actividad permite generar ingresos económicos a las comunidades aledañas a los bosques, garantiza su protección y ofrece capacitaciones, para crear conciencia a las personas de la importancia de protegerlos. Sin embargo, esta actividad sin la planificación y controles adecuados pueden ocasionar disturbios en la fauna y flora del bosque (Armenteras *et al.* 2007).

4.1.4 Amenazas de los bosques nubosos

La principal amenaza de los bosques nubosos es el crecimiento de la población humana, debido al incremento en la demanda de servicios como el agua. La segunda amenaza son los usos agrícolas y la tercera es la cacería (Armenteras *et al.* 2007). Existen otras amenazas como la introducción de especies foráneas, la extracción de madera, el turismo insostenible, la recreación, la construcción de carreteras, la minería, las concesiones de agua de ríos y la instalación de infraestructura para las comunicaciones, en las cimas de las montañas.

La tala de árboles para su utilización como recurso maderero está disminuyendo la cobertura de bosques húmedos de Costa Rica en las últimas cuatro décadas. Como consecuencias de estas acciones, se han provocado serios problemas de erosión del suelo, pérdida de nutrientes, compactación del suelo, pérdida de una gran cantidad de especies animales y vegetales (Jiménez & Arias 2004).

Los bosques nubosos de montaña son ecosistemas muy vulnerables e interesantes porque albergan una gran cantidad de especies endémicas y amenazadas, juegan un rol importante en el suministro de agua dulce, por lo tanto, se deben tomar medidas urgentes para protegerlos, ya que estos bosques son sensibles indicadores del cambio climático (Bubb *et al.* 2004). Estudios indican que en muchas partes del mundo estos bosques son amenazados por el cambio climático que afecta las precipitaciones, temperatura y formación de nubes en las montañas.

4.2 El cambio climático

4.2.1 Definición

“El cambio climático denota un cambio en el estado del clima identificable (por ejemplo, mediante análisis estadísticos) a raíz de un cambio en el valor medio y/o en la variabilidad de sus propiedades, y que persiste durante un período prolongado, generalmente cifrado en decenios o en períodos más largos. Denota todo cambio del clima a lo largo del tiempo, tanto si es debido a la variabilidad natural como si es consecuencia de la actividad humana. Este significado difiere del utilizado en la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático (CMCC), que describe el cambio climático como un cambio del clima atribuido directa o indirectamente a la actividad humana, que altera la composición de la atmósfera mundial y que viene a sumarse a la variabilidad climática natural observada en períodos de tiempo comparables (IPCC 2007)”.

4.2.2 Antecedentes

En 1988 el Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente (PNUMA) y la Organización Meteorológica Mundial (OMM) establecieron el Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC) (ONU 1998), para analizar la información científica, evaluar las consecuencias ambientales y socioeconómicas y formular estrategias para dar respuestas reales al cambio climático (IPCC 2007).

En 1992 se aprobó la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre Cambio Climático (CMCC), realizado en Río de Janeiro (Brazil), en la Cumbre de la Tierra, donde se acordó que los países industrializados deben tomar medidas para estabilizar las concentraciones de gases de efecto invernadero (GEI) en la atmósfera (Brown & Adger 1994. En: Segura, 1999). En esta convención los países industrializados tienen la posibilidad de realizar actividades en conjunto con países en desarrollo para disminuir la emisión de GEI a la atmósfera (OCIC 1998. En: Segura, 1999).

En junio de 1992 durante la Conferencia de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente y Desarrollo (CNUMAD), 165 países firmaron el Convenio Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático, la que entró en vigor en marzo de 1994 con la ratificación de los 50 países (Beaumont 1999. En: Suarez 2002).

En 1997 se aprobó el Protocolo de Kyoto, que es el instrumento legal a través del cual se regulan y se reducen las emisiones de GEI, se establecen

bases para el mercado internacional de carbono. Los países industrializados se comprometen en disminuir las emisiones de GEI en un 5% con respecto a las emisiones en 1990. Este protocolo estableció Mecanismo de Desarrollo limpio (MDL), donde los países industrializados reciben certificados de reducción de emisiones a cambio de financiamiento a proyectos en países en vías de desarrollo que reduzcan o eviten emisiones de GEI (OCIC 1998. En: Segura, 1999).

La temperatura de la tierra se ha monitoreado en detalle desde 1850, y desde 1906 al 2005 se incrementó en 0.74 °C; duplicándose después de 1956. También el nivel de los océanos ha aumentado como consecuencia del calentamiento en un promedio de 1.8 mm/año desde 1961 y 3.1 mm desde 1993, debido al deshielo de los casquetes polares, glaciares, mantos de hielo polares y dilatación térmica, la disminución promedio de los glaciares de montaña y cubierta de nieve en los dos hemisferios, lo que concuerda con el calentamiento global (IPCC 2007).

Los datos climáticos indican que la temperatura del aire de la superficie terrestre es mayor que los valores máximos en 1930. Desde 1950, la temperatura promedio global ha aumentado 0.45 °C, como resultado del aumento de calor que se extendió en el hemisferio septentrional y meridional (Ciesla 1996. En: Andrade 1999).

Es probable, que los bosques nubosos se vean afectados por la disminución de nubosidad en altitudes más bajas a medida que aumenta la temperatura.

Este fenómeno se observó en estudios de Costa Rica y se prevé por los modelos climáticos (Pounds *et al.* 1999). La reducción del banco de nubes por encima se correlaciona con el aumento en el número de días secos y la disminución de los rangos de temperatura diurna. Además del cambio climático, el cambio de uso del suelo puede afectar significativamente, la formación de nubes. En un estudio en Costa Rica, se observó durante la estación seca bosques bajos del Caribe libres de nubes, debido a la deforestación. Sin embargo; la zona boscosa adyacente presentaba cúmulos de nubes. En los bosques nubosos de Monteverde se había documentado una disminución en la cobertura de nubes, ya que los bosques bajos eran rompe vientos, pero luego de la deforestación disminuyó la cobertura de nubes en Monteverde (Bubb *et al.* 2004).

Las proyecciones indican que para los próximos 20 años el calentamiento aumentará a 0.2 °C aproximadamente cada diez años y que del 2000 - 2030 se proyecta un aumento entre 25 – 90 % CO₂ - eq de emisiones de GEI a nivel mundial, según el Informe Especial sobre escenarios de emisiones del 2000 (IPCC 2007).

El IPCC prevé que para el 2100 la temperatura aumentará de 1.8 a 4 °C y el nivel del mar de 18 a 59 cm. Además, se estimó que la concentración de (CO₂) atmosférico para el 2100 puede alcanzar 700 ppm, aproximadamente, es decir, un aumento de 325 ppm de los 375 ppm que se presenta en la actualidad (Azcón - Bieto *et al.* 2008).

4.2.3 Efecto invernadero

La vida en la tierra es posible por el fenómeno natural llamado efecto invernadero, que se encarga de mantener la temperatura del planeta (Lagos & Vanegas 2003). Los gases del efecto invernadero (GEI) permiten el paso de radiaciones para calentar la superficie de la tierra y a la vez absorben parte del calor que proviene de esta, de tal forma que la temperatura de la superficie del planeta se mantenga a unos 15 °C (Centeno 1992. En: Cubero & Rojas 1999). Sin embargo, el aumento de los GEI en la atmósfera impide que las radiaciones escapen de la tierra al espacio; por esta razón, gran parte de la energía emitida por la tierra es reflejada por la atmósfera y regresa a la tierra (Lagos & Vanegas 2003), provocando un incremento de la temperatura. Una de las causas de este fenómeno es la producción de (CO₂) y otros gases como vapor de agua, metano, óxidos nitrosos, óxidos de nitrógeno, monóxido de carbono, clorofluorocarbonados y el ozono troposférico (O₃), debido a los combustibles fósiles, la deforestación, la actividad industrial y agrícola (Dewiler & Hall 1988. En: Andrade 1999).

4.2.4 Dióxido de carbono

El dióxido de carbono (CO₂) es un componente natural de la atmósfera, que se encuentra en niveles muy bajos, 380 ppm aproximadamente, muy importante en el ciclo de carbono. Es el sustrato principal de la fotosíntesis, ya que es la fuente para la síntesis de diferentes compuestos orgánicos de la plantas (Azcón - Bieto *et al.* 2008). Tiene la capacidad de absorber la radiación infrarroja (calor),

por lo tanto, a medida que aumenta el CO₂ en la atmósfera, mayor calor absorbe. El aumento de la concentración de CO₂ mundial es de 0.7 ppm año⁻¹ (Lagos & Vanegas 2003). Sin embargo el CO₂ y otros gases aumentan a razón de casi 2,0 ppm año⁻¹, debido a su permanencia prolongada en la atmósfera. El aumento de estos gases se origina por las diferentes actividades antropogénicas y su acumulación puede ocasionar, a largo plazo, cambios regionales e incluso globales del clima. Los cambios del clima afectarán la temperatura, precipitación, humedad del suelo y el nivel del mar (Azcón - Bieto *et al.* 2008).

Los bosques húmedos tropicales y los bosques abiertos contienen aproximadamente 100 y 30 Mg ha⁻¹ de carbono. Se estima que la deforestación en los trópicos es de 17 millones de hectárea anuales. La deforestación, el consumo de leña, las emisiones de metano y óxidos nitrosos, en los trópicos contribuyen aproximadamente con 2,000 millones de Megagramos equivalentes de carbono anuales, es decir, el 12 % de las emisiones totales (Centeno 1992. En: Cubero & Rojas 1999).

Pequeñas alteraciones en los bosques tropicales pueden provocar cambios significativos en el ciclo de carbono, ya que estos ecosistemas contienen hasta un 40 % de carbono almacenado en su biomasa y una productividad de 30 a 50 % (Phillips *et al.* 1998. En: Lagos & Vanegas 2003).

4.2.5 Depósitos de CO₂

Los árboles son almacenadores de CO₂ ya que retienen el carbono en su biomasa y liberan oxígeno (O₂). El 25 % de la superficie terrestre son bosques y contienen más del 80 % de carbono, donde aproximadamente, el 40 % (1. 146 Gt C) de carbono existe en el subsuelo, es decir, suelo, raíces y materia muerta (Ciesla 1996. En: Lagos & Vanegas 2003). De 1.146 Gt C en el subsuelo, el 49 % se encuentra en los bosques de alta latitud, el 39 % en bosques tropicales de baja latitud y el 14 % en bosques templados de media latitud (Dixon *et al.* 1994. En: Lagos & Vanegas 2003).

4.2.6 Mitigación de emisiones de CO₂

La disminución de emisiones de GEI a la atmósfera es una forma de mitigar las emisiones de CO₂. Otra medida sería la captura de carbono por el proceso de fotosíntesis. La fijación de carbono es un mecanismo de mitigación del efecto de invernadero. A nivel mundial se han desarrollado estudios que proporcionan información de la biomasa aérea fijada por los bosques primarios y secundarios. Además, se está trabajando actualmente con métodos para determinar la biomasa de raíces finas, que se considera que almacena una cantidad significativa de carbono.

4.3 Almacenamiento de carbono

4.3.1 Definición de carbono almacenado

“El Carbono almacenado se refiere al carbono que esta acumulado en determinado ecosistema forestal. Toma en cuenta criterios de tipo de bosque o vegetación, densidad de la madera, factores de fuste, que son datos de biomasa basados en volúmenes por hectárea de inventarios forestales (Segura 1997. En: Ávila 2000)”.

El carbono almacenado se expresa en megagramos de carbono por hectárea (Mg C ha^{-1}) y se refiere a las fuentes de carbono guardadas en el ecosistema, cuando se paga por servicios ambientales de almacenamiento es un solo pago, con el compromiso de conservar el bosque y evitar un cambio en el uso de la tierra (Ramírez *et al.* 1994. En: Ávila 2000).

El carbono se puede almacenar en diferentes componentes: biomasa aérea, hojarasca, necromasa, raíces y suelo; la cantidad de carbono almacenado en cada uno de estos componentes se le conoce como reserva de carbono. El carbono total es la suma de carbono de todos los componentes en un ecosistema.

Los bosques tropicales almacenan el 46 % del carbono terrestre mundial; ningún otro bioma almacena más carbono. Sin embargo, estos bosques almacenan sólo el 11 % del carbono mundial en el suelo, mientras que otros bosques almacenan grandes cantidades de carbono como los bosques boreales, las praderas de la tundra y turberas (Brown *et al.* 1982. En: Polzot 2004).

4.3.2 Estimación de almacenamiento de carbono

Según el Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC 2007 & Brown & Lugo 1982), aproximadamente el 50 % del peso seco de la materia orgánica en el horno, es carbono. Por lo tanto, la densidad de almacenamiento de carbono (Mg C ha^{-1}) se calcula sumando la biomasa de todos los componentes de madera por unidad de superficie y multiplicando por 0,5. Dos factores que influyen en la densidad de almacenamiento de carbono son el contenido de carbono por área (árboles/ha) y distribución de diámetro. Más concretamente, el almacenamiento de carbono por hectárea por lo general tienden a aumentar con la densidad de árboles y/o mayor proporción del diámetro de los árboles (Nowak *et al.* 2002. En: Polzot 2004). La combinación de los dos factores es el área basal (M^2 de madera por ha) y otro factor importante es la densidad de la madera.

4.3.3 Valor económico de los servicios ambientales de almacenamiento de carbono

Las grandes extensiones de ecosistemas forestales en Centroamérica, le permiten la fijación y almacenamiento de carbono, por lo tanto, es negociable con países desarrollados que contribuyen con grandes concentraciones de GEI (Lagos & Vanegas 2003).

4.4 Biomasa de raíces

4.4.1 Definición

“La biomasa radical es un parámetro que expresa la cantidad de biomasa (gramos de materia seca), en una unidad de área determinada en la profundidad de muestreo (g/m^2), por lo que se puede tomar como parámetro para estimar la fijación de carbono en el ecosistema (Jiménez & Arias 2004). La biomasa se expresa en toneladas de peso seco por unidad de área (Brown 1997)”.

La biomasa de raíces en los bosques tropicales aportan en promedio un 18 % de la biomasa total, con un rango de 11 - 54 %, es decir, un promedio de 301.7 t/ha, entre un rango de 100 y 630 t/ha (Sierra 2001).

4.4.2 Funciones de las raíces

Las raíces son el órgano de la planta que tiene contacto con el suelo, realizan funciones importantes en las plantas, como sostén, extracción de nutrientes del suelo y órganos de reserva. Además ayudan en la aireación del suelo y en el flujo de nutrientes de la raíz a los demás órganos de la planta (Jensen 1994, Morales 1997, Flores 1999 & Arnáez 2002. En: Jiménez & Arias 2004). Sin embargo, en los estudios de biomasa de raíces es importante separar las raíces finas o de absorción y las raíces gruesas o estructurales. Esta separación se hace a partir de un diámetro determinado; pero este límite no es muy claro y varía entre los diferentes autores (Sierra 2001).

Las raíces finas se encargan de absorber y asimilar el agua y nutrientes capturados en el suelo. Representan la mayor longitud de las raíces (90 - 95 % del total) y superficie radical. Mientras que las raíces gruesas conducen todos los

nutrientes y agua absorbidas por las raíces finas; se encargan del soporte y anclaje del árbol (Jiménez & Arias 2004).

En las raíces estructurales se encuentra la mayoría de biomasa bajo el suelo, sin embargo, la mayoría de los estudios de monitoreo de carbono consideran las raíces finas < de 2 mm de diámetro, porque son las más dinámicas (MacDiken 1997 & Snowdon *et al.* 2001 En: Andrade & Ibrahim 2003).

La biomasa de raíces gruesas puede estimarse más fácilmente con una relación de biomasa radical y biomasa aérea, ya que estas son más permanentes que las raíces finas, que tienen un periodo de vida corto y son reemplazadas rápidamente. Por lo tanto, es necesario realizar estudios de biomasa de raíces finas para entender la productividad de un bosque.

4.4.3 Variables que afectan la biomasa radical fina

Algunas variables que influyen en la biomasa de raíces son composición de las especies de árboles, elevación, humedad y el impacto humano (Hertel *et al.* 2003); la edad de los árboles, genotipo, textura del suelo y las prácticas del suelo (Donoso *et al.* 2001 - 2002); Otros factores que potencialmente afectan la biomasa de raíces finas y el espesor de la capa orgánica del suelo son la distancia de los árboles y las concentraciones de nutrientes (Holsher *et al.* 2009). Además, la disponibilidad de agua y nutrientes, factores abióticos tales como temperatura, grado de compactación del suelo, aireación y presencia de sustancias tóxicas (Makkonen & Helmisaari 1998. En: Gaitán *et al.* 2005).

Según Gaitán *et al.* (2005), la distribución de raíces puede ser afectada por la distribución de agua y nutrientes en el suelo. La disponibilidad de nutrientes, aireación, temperatura y resistencia mecánica en la superficie del suelo favorecen el crecimiento de las raíces.

La biomasa de raíces finas se concentra en los primeros centímetros del suelo y disminuye a medida que aumenta la profundidad. Esto se debe a que conforme se aumenta la profundidad también aumenta la compactación, porcentaje de arcilla y densidad. Estas condiciones afectan el crecimiento de raíces finas, ya que dificultan el intercambio gaseoso Jiménez & Arias (2004). Además, la biomasa de raíces finas es mayor en los primeros horizontes del suelo debido, a la actividad microbiana y los nutrientes acumulados en la superficie del suelo (Alfaro *et al.* 2001. En: Jiménez & Arias 2004).

Los estudios de raíces en sistemas donde se relacionan varias especies, son importantes porque ocurren interacciones de competencia por los nutrientes y el agua entre las diversas especies. La edad y las características de los suelos son factores dentro de los sitios de estudio que juegan un papel en la dinámica y producción de los bosques (Morales 1997. En: Jiménez & Arias 2004).

4.4.4 Relación de las raíces finas con los nutrientes en suelo

Las raíces son órganos que se encargan de la absorción de nutrientes, por lo tanto, permiten una estrecha relación entre la planta y el suelo. Con su estudio se pueden establecer relaciones entre las propiedades del suelo y el desarrollo de las raíces (Jiménez & Arias 2004). Los análisis del suelo permiten conocer su

pH, textura, conductividad eléctrica y materia orgánica; esta información nos da a conocer su potencial nutricional (Gárate & Bonilla 2008).

El desarrollo óptimo de la planta depende fundamentalmente de su capacidad para captar nutrientes del suelo, ya que las raíces se encargan de tomar el agua y los minerales que se encuentran en disolución y en equilibrio con los nutrientes de la fase coloidal del suelo. Sin embargo, el desarrollo de la planta es limitado por la disponibilidad de nutrientes en el medio y otros factores de estrés (Gárate & Bonilla 2008).

La productividad primaria neta que corresponde a las raíces depende de la disponibilidad de nutrientes en el suelo, en sitios con mayor fertilidad puede ser menos de un 10 % y en suelos pocos fértiles es alrededor de un 25 % (Vogt *et al.* 1997. En: Montagnini & Jordan 2002).

La biomasa vegetal representa la principal reserva de nutrientes de un sitio; por lo tanto, es necesario conocer la biomasa del ecosistema por unidad de área, para comprender el proceso de reciclaje de los nutrientes (Montagnini & Jordan 2002).

En las regiones tropicales, el almacenamiento de nutrientes es muy reducido en el compartimento de minerales de arcilla y los nutrientes se encuentran asociados a la materia orgánica (Montagnini & Jordan 2002). Por ello, las raíces pueden absorber más nutrientes directamente de la caída de hojarasca,

precipitación directa y escurrimiento fustal en los bosques de montaña (Cavalier 1992).

Relación de la raíces con algunos nutrientes en el suelo.

(a) Fósforo

En las zonas del perfil del suelo donde hay mayor disponibilidad de fósforo, tienden a proliferar las raíces más activas (Gaitán *et al.* 2005). A mayor profundidad del suelo el fósforo disminuye, de modo que en el horizonte superficial el fósforo es más elevado; una mayor densidad de raíces finas en este horizonte permite captar este nutriente de forma más eficiente (Lynch & Brown 2000 En: Gaitán *et al.*, 2005). Según Cavalier (1992), el fósforo se encuentra en mayor concentración en los primeros cinco centímetros y es deficiente en los horizontes más profundos del suelo. Sin embargo, el exceso de absorción de fósforo provoca un mayor desarrollo de las raíces en relación con la parte aérea, lo que determina una baja proporción de la parte aérea - raíz. Y las condiciones deficientes en fósforo en el suelo favorecen su absorción y muestran un mayor desarrollo radical. Además, la absorción de fósforo en condiciones naturales es facilitada por la presencia de micorrizas (Bonilla 2008).

Los suelos tropicales presentan baja disponibilidad de fósforo debido a la elevada acidez del suelo y para conseguir el escaso nutriente cuentan con la estrategia de exudación radicular de los ácidos orgánicos o la emisión de fosfatasas ácidas y la presencia de micorrizas que posibiliten una mayor

presencia de fósforo disponible para la planta (Bonilla 2008). Los hongos micorrícicos están asociados con la síntesis de enzimas fosfatasas, por lo tanto, están involucrados en la adquisición de fósforo orgánico por las plantas (Antibus *et al.* 1992 En: Turner 2008). Según Turner (2008), los hongos micorrícicos juegan un papel importante en la partición del fósforo orgánico por las plantas.

(b) Nitrógeno

El suelo es más deficiente en nitrógeno que en cualquier otro elemento, a pesar de que es el nutriente más importante para el desarrollo de las plantas, dada su abundancia en las principales biomoléculas de la materia viva, Las formas iónicas de nitrógeno que prefiere absorber la raíz son el nitrato (NO_3^-), el amonio (NH_4^+) y el N_2 atmosférico fijado por leguminosas y microorganismos del género *Rhizobium* y *Frankia* en algunas plantas (Bonilla 2008).

El exceso en la absorción de nitrógeno provoca un mayor desarrollo foliar en relación con las raíces, lo que determina una baja proporción de la parte aérea - raíz, contrario a lo que sucede cuando hay exceso en la absorción de fósforo Bonilla (2008). Sin embargo, en la nutrición mineral son clave el nitrógeno, fósforo y potasio.

(c) Carbono

El carbono orgánico interviene en la formación y estabilidad de la estructura del suelo, su mineralización determina la disponibilidad de nitrógeno, azufre y fósforo (Echeverría *et al.* 1996 & Giufre *et al.* 1998. En: Gaitán *et al.* 2005).

Además, se relaciona positivamente con la disponibilidad de calcio, potasio y magnesio debido, a su elevada capacidad de intercambio catiónico (Brejda *et al.* 2000. En: Gaitán *et al.* 2005).

Según Gaitán *et al.* (2005) el contenido de carbono orgánico fue la variable que mejor se relacionó con la densidad de raíces finas y su contenido en el suelo disminuye con la profundidad, debido, a que el aporte de material orgánico se concentra en los primeros centímetros del suelo. Además, (Cavalier 1992) encontró que el carbono y la capacidad de cationes extraíbles (CEC) se correlaciona significativamente con la distribución de la biomasa de raíces < 1 mm y < 2 mm de diámetro.

4.4.5 Métodos para cuantificar la biomasa radical fina

4.4.5.1 Métodos directos

Los métodos directos pueden ser destructivos y no destructivos. Los primeros consisten en excavaciones o huecos de donde se extraen las muestras de suelo con raíces para realizar las estimaciones de biomasa; estas técnicas pueden afectar las raíces y el suelo. Los no destructivos consisten en observaciones de las raíces en paredes de vidrio, sin ocasionar daños.

(a) Método de muestras secuenciales

Fue el método más utilizado y sigue siendo utilizado por los investigadores para determinar la biomasa radical fina y la productividad primaria neta; se ha

utilizado para estimar la biomasa y la producción de micorrizas. Para obtener la media de biomasa de raíces finas se suman todas las fechas de muestreo realizados en un año, de esta forma los valores no fluctúan mucho y hay menos error (Vogt *et al.* 1998). Se han utilizado tres enfoques para estimar la productividad primaria neta de raíces finas: el primer enfoque es cuando hay cambios significativos entre la biomasa máxima y mínima de las raíces finas medidas durante un año (no hay diferencias entre las fechas de muestreo) (Vogt *et al.* 1986 a. En: Vogt *et al.* 1998), el segundo es el método de matriz de decisión (cambios de biomasa viva y muerta, pérdida de biomasa por descomposición) (Santantonio & Grace 1987. En: Vogt *et al.* 1998) y en el tercer enfoque se suman la biomasa de raíces entre cada secuencia de fechas de muestreo con diferencias positivas (Persson 1978. En: Vogt *et al.* 1998).

Las desventajas de utilizar el método secuencial son el tiempo, la mano de obra y los costos del estudio. Además, pueden surgir errores cuando se separan las raíces vivas de las muertas. Es muy difícil reconocer visualmente las raíces senescentes, las raíces se pueden observar en el microscopio, pero solo una submuestra, porque sería difícil realizar el trabajo con todas las raíces de la muestra (Vogt *et al.* 1998). Al utilizar el método secuencial se puede sobrestimar la biomasa radical fina.

(b) Método de rizotrones

Este método permite el análisis de la dinámica de crecimiento de las raíces, determinar patrones de enraizamiento, la senescencia y el parasitismo. Los

rizotrones solo ofrecen datos de longitud de raíz por unidad de área, pero existen diferentes métodos para transformar estos datos a producción de raíz, biomasa y mortalidad (Taylor *et al.* 1970, Itoh 1985, Tingey *et al.* 2000, Bernier & Robitaille 2004 & Hendricks *et al.* 2006. En: Metcalfe 2006). Con este método se observa el crecimiento in situ de las raíces; consiste en cámaras con una lámina de metacrilato transparente que se insertan en el suelo. Las raíces crecen junto a la lámina y se registra la longitud, como indicador del crecimiento de la raíz Metcalfe (2002 - 2006).

También existe un método llamado minirizotrones es una técnica visual donde tubos transparentes se insertan en el suelo; también se pueden colocar cámaras fotográficas en miniatura para captar imágenes del crecimiento de las raíces. La técnica de minirizotrones permite la colocación de múltiples tubos en un determinado espacio a diferencia del método de rizotrones que se instala solo una cámara grande, donde el muestreo espacial es insuficiente (Vogt *et al.* 1998). Los minirizotrones permiten obtener datos cuantitativos como: densidad, dinámica, longitud, propagación lateral, profundidad de las raíces y datos cualitativos como color, ramificación, patrones de senescencia, porcentaje de suberización, parasitismo y simbiosis; además es útil para manipulaciones experimentales en la raíz y en el suelo (Upchurch & Richie 1983, Smucker *et al.* 1987, Lussenhof & Pregitzer 1991, Majdi *et al.* 1992 & Hendrick & Pregitzer 1993. En: Vogt *et al.* 1998). Se usan correlaciones para convertir los valores de diámetro y longitud a biomasa. Para obtener datos eficaces con esta técnica es

necesario una gran inversión económica en el estudio. A diferencia de muestreos secuenciales, los datos de muerte de las raíces no es necesario en minirizotrones (Vogt *et al.* 1998).

(c) Método de “Ingrowth core”

Fue presentado en 1980 por Flor - Ellis y Pearson, es eficaz en ecosistemas como los bosques húmedos, donde el crecimiento de las raíces es rápido (Vogt *et al.* 1998). Permite estimar la producción de raíces por unidad de superficie y por unidad de tiempo (Metcalf 2002 - 2006); además, es útil para comparar crecimiento de raíces entre sitios o realizar manipulaciones experimentales (disponibilidad de nutriente, descomposición de la materia); se ha utilizado en ecosistemas forestales y cultivos. El método “Ingrowth core” también se puede utilizar para determinar el efecto de los nutrientes, elementos trazas o microorganismos simbióticos e identificar el papel de agentes tóxicos (Vogt *et al.* 1998). Tiene la ventaja que permite hacer análisis de la respiración del suelo y las unidades de medición se pueden comparar con las reservas de carbono y otros flujos. Sin embargo, la desventaja es que con este método se altera el suelo y las raíces. Este método consiste en núcleos de suelo libre de raíces rodeados por una malla plástica que se insertan en el suelo a cierta profundidad (Metcalf 2002 - 2006). Cuando se han instalado todas las trampas o núcleos se establece el tiempo cero de muestreo, se debe establecer un periodo de muestreo de cada tres meses aproximadamente, en un año. Las mediciones por núcleo se estandarizan a producción anual de raíz (Vogt *et al.* 1998).

4.4.5.2 Métodos indirectos

Los métodos indirectos son aquellos que estudian el comportamiento de los sistemas radiculares midiendo otras variables. Debido a la problemática al aplicar los métodos directos para la estimación de producción y biomasa de raíces finas, una serie de investigadores han buscado otros enfoques para realizar estas estimaciones de forma indirecta como enfoque de presupuesto de N, el enfoque del balance de carbono en los ecosistemas, enfoque de almidón, enfoque de flujos de carbono y correlaciones con variables abióticas (Vogt *et al.* 1998), los cuales no han sido aún debidamente estandarizados en los bosques tropicales.

4.4.6 Estudios de biomasa de raíces finas

Los estudios de biomasa de raíces son muy pocos en comparación con el componente aéreo; esto se debe a la incertidumbre que existe todavía en el método a utilizar, a la inversión de tiempo, de mano de obra y sobre todo a los costos de los mismos. Sin embargo, se han realizado algunos estudios, utilizando diferentes métodos (Cuadro 1.)

Cuadro 1. Estudios realizados en raíces finas en bosques tropicales. Tomado de Hertel *et al.* 2003 (*), el diámetro de las raíces es < de 2 mm y 3 mm en Adamek *et al.* (2010).

Autor o autores	Método	Biomasa (Mg ha ⁻¹)	Producción (Mg ha ⁻¹ año ⁻¹)	Profundidad (cm)	Área de estudio
Klinge (1973) *		8.4			Tierras bajas de Brasil
Gower 1987 *		0.37- 0.73			Tierras bajas en Costa Rica
Maycock (Com. pers.) *	Ingrowth core		3.28		Bosques tropicales de Australia
Vance & Nadkarni (1992) *		8.8			Bosque montano de Costa Rica
Cavalier (1992)	Secuencial	4.0		25	Bosques de Fortuna Panamá
Sundarapandian & Swamy (1996) *		3.0			Bosques montaños de la India
Cavalier & Estevez (1996)	1 muestreo	2.47		10	Bosques nubosos de Colombia
Priess <i>et al.</i> (1999) *	Ingrowth core		0.001		Bosque tropical de Venezuela
Herbert & Fownes (1999) *		1.5			Bosque de montaña de Hawai
Maycock & Congdon (2000) *		2.1 - 9.1			Bosques de montaña
Maycock & Congdon (2000) *		2.8 y 7.1			Dos bosque montano bajo
Leuschner <i>et al.</i> (2007)	1 muestreo	2.68		30	Bosques tropical del Ecuador
Holscher <i>et al.</i> (2009)	1 muestreo	0.87		10	Bosques de Fortuna Panamá
Girardin <i>et al.</i> (2010)	Ingrowth core		4.84	30	Bosques Andinos del Perú
Aragão <i>et al.</i> (2010)	Ingrowth core		4.0 - 15.2.	30	Bosques amazónicos de tierras bajas
Adamek <i>et al.</i> (2011)	Secuencial	2.36	2.56	10	Bosques de Fortuna Panamá
Adamek <i>et al.</i> (2011)	Ingrowth core		2.25	20 y capa orgánica	Bosques de Fortuna Panamá

4.4.7 Importancia de estudios de biomasa

Los bosques son grandes sumideros de carbono y cumplen una función importante en su ciclo. Debido a esto, existe un gran interés por determinar la biomasa de los bosques tropicales y estimar el carbono almacenado. Además, es importante el estudio de otros ciclos biogeoquímicos, como el nitrógeno, ya que otros nutrientes en los bosques, también se relacionan con la cantidad de biomasa (Brown 1997).

Los estudios de biomasa radical son sumamente difíciles para los investigadores debido a la naturaleza del ecosistema radical, a las intrincadas relaciones entre

diferentes especies dentro del bosque. Explorar en detalle el ecosistema bajo la superficie del suelo es complicado; sin embargo, la biomasa de raíces es un componente en la fijación de carbono que permite tener un mejor balance de cuanto es el carbono fijado. Los valores de biomasa de raíces finas sumados a los valores de biomasa aérea nos dan un valor total de biomasa y del carbono total que puede almacenar el ecosistema, el cual es de mucha utilidad para conocer el valor ecológico y económico de nuestros bosques.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Áreas de estudio

La Reserva Forestal Fortuna fue creada por el decreto ejecutivo N° 68 del 21 de septiembre de 1978, por la ley N° 18 del nueve de junio de 1976, en la República de Panamá, se constituyó para preservar el recurso hídrico y representa la principal fuente para generar energía eléctrica. Esta reserva se encuentra ubicada en el distrito de Gualaca en la provincia de Chiriquí y Comarca Ngöbe - Buglé (Atlas Nacional 2007). Forma parte de las áreas núcleo de la Reserva de la Biosfera La Amistad en Panamá. La reserva comprende un área de 19,500 hectáreas, su máxima elevación es el Cerro Chorcha, con 2, 213 m sobre el nivel del mar, presenta una precipitación media de 4, 000 mm/año y una temperatura media de 20 °C. Fortuna presenta bosques pertenecientes a dos zonas de vida según Holdrige (1987): bosque pluvial premontano y bosque pluvial montano bajo. En esta reserva predominan los bosques nubosos secundarios y primarios, mantiene alrededor de 1,000 árboles por hectárea, con un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor de 10 cm, lo que indica el predominio de un bosque primario bastante intacto. En la Reserva Forestal Fortuna predominan los árboles y palmas y se encuentran una gran cantidad de plantas epífitas. El suelo es de origen volcánico, rico en materia en descomposición.

El Bosque Protector Palo Seco fue creado por el decreto ejecutivo N° 25 del 28 de septiembre de 1983, en reconocimiento de las necesidades de conservar y proteger esa riqueza natural en Panamá. El Bosque Protector Palo Seco está ubicado en la periferia del Parque Internacional La Amistad (PILA), al noroeste de la provincia de Bocas del Toro y el noreste de la comarca Ngöbe - Buglé, en el distrito de Chiriquí Grande y Changuinola en la provincia de Bocas del Toro a lo largo de la Cordillera Central de Panamá y forma parte de las áreas núcleo de la Reserva de la Biosfera La Amistad en Panamá. La carretera de Gualaca - Chiriquí Grande lo atraviesa desde la cordillera hasta los 200 m.s.n.m., más o menos a la altura del Río Guabo (Velásquez & Serrano 2010). Esta área tiene una superficie de 125,000 ha con altitudes mayores a 3,000 m.s.n.m., la temperatura promedio es de 25 y 27 °C, la precipitación promedio es de 2,513 mm/año y una humedad relativa de 84.5 % como promedio anual; junio es el mes más húmedo (Ancón - CEPESA 2004). El Bosque Protector Palo Seco presenta cuatro zonas de vidas según Holdrige (1987): bosque muy húmedo
dad Autónoma de Chiriquí. 61 p.

Sierra, C. A., J. I. Del Valle & S. A. Orrego. 2001. Ecuaciones de biomasa de raíces y sus tasas de acumulación en bosques sucesionales esentados en una amplia gama de ecosistemas que alberga. En este bosque se encuentran especies maderables de gran importancia comercial tales como: quira (*Platymiscium* sp.), cedro (*Cedrela odorata*), bateo (*Carapa guianensis*), almendro (*Dipteryx panamensis*) y criollo (*Minquartia guianensis*) (Mou 2001. En: Ancón - CEPESA 2004).

5.2 Establecimiento de las parcelas

La investigación se realizó en tres de las diez parcelas permanentes establecidas por el proyecto “Dinámica de bosques de montaña del Oeste de Panamá”, dirigido por el investigador James Dalling: Hornito, Honda B y Palo Seco (Fig. 1 y cuadro 2). Cada parcela mide una ha, consta de 100 m de largo por 100 m de ancho, está dividida en 25 cuadrantes de 20 m por 20 m y cada cuadrante cuenta con 16 subcuadrantes de 5 m por 5 m.

Cuadro 2. Características físicas, del suelo y la vegetación de las parcelas Hornito, Honda B (Provincia de Chiriquí) y Palo Seco (Bocas del Toro), Panamá (Información tomada de Andersen *et al.* 2010 & Dalling *et al.* 2010).

Parcelas	Coordenadas	Altitud (m.s.n.m.)	Temperatura (° C)	Precipitación anual (mm)	Suelo	Vegetación
Hornito	8°40'26" 82°12'51"	1,330	19.2	6,496	Sustrato dacítico y suelo superficial orgánico	Especies mixtas como <i>Quercus</i> sp.
Honda B	8°45'26" 82°14'37"	1,241	19.7	9,532	Sustrato toba riolítica y suelo superficial orgánico	<i>Oreomunnea mexicana</i>
Palo Seco	8°46'43" 82°11'53"	878	21.8	6,820	Sustrato de andesita y suelo superficial mineral	Especies mixtas

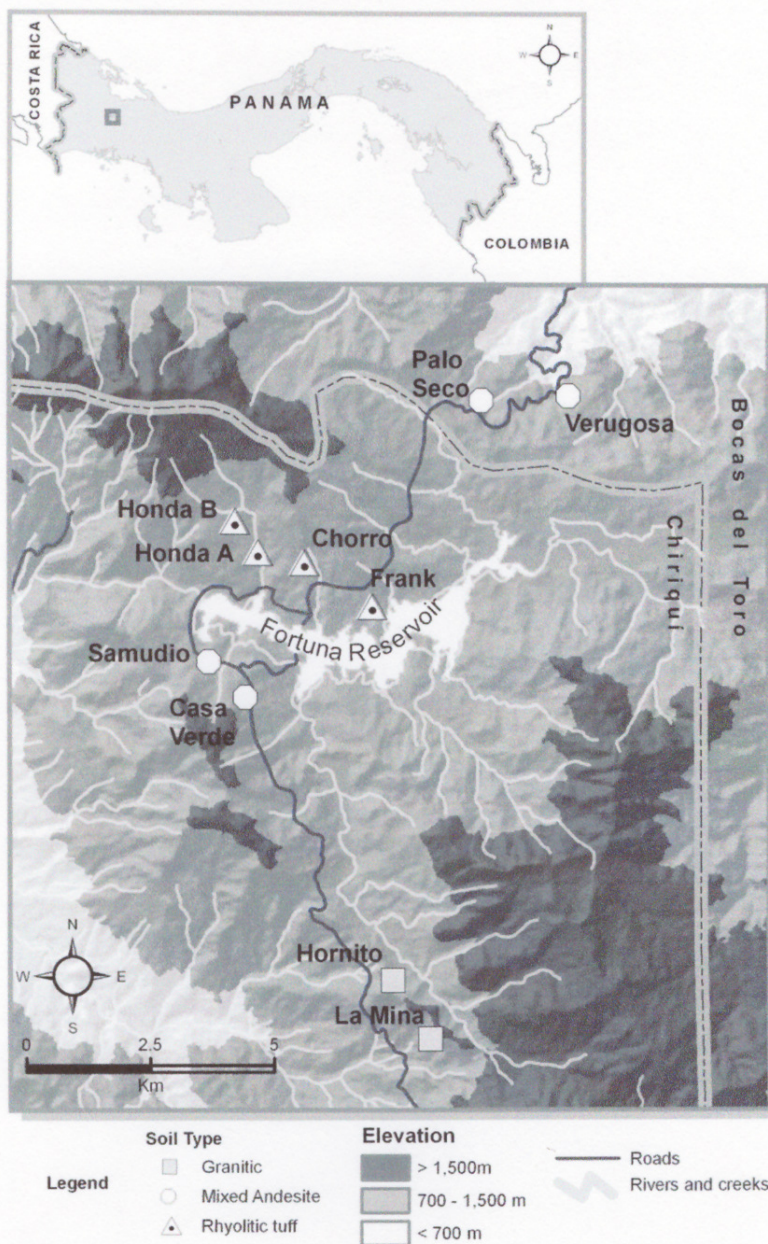


Figura. 1. Localización de las parcelas Hornito y Honda B, Provincia de Chiriquí y Palo Seco, Provincia de Bocas del Toro, Panamá (Mapa tomado de Andersen *et al.* 2010).

5.3. Estimación de la producción de raíces finas

La evaluación del sistema radical se realizó de la siguiente manera:

(a). Instalación de núcleos de suelo de Julio a septiembre 2009

En cada parcela se establecieron 15 sitios de muestreo con las coordenadas utilizadas en el estudio realizado por Andersen *et al.* (2010) (Fig. 2). Para estimar el crecimiento de las raíces se utilizó el método de "Ingrowth core" modificado, utilizado por Metcalfe (2008). Este método consistió en extraer muestras de suelo de cada sitio, con un nucleador de un diámetro de 10 cm, a una profundidad de 10 cm. El núcleo de suelo se colocó en una bolsa plástica para trasladarlo al laboratorio ubicado en las instalaciones de Enel Fortuna en la Reserva. Una vez en el laboratorio se extrajeron todas las raíces manualmente, con ayuda de pinzas. Se determinó el peso fresco de las raíces con una balanza digital (AND GX-2000), antes de colocar en sobres de papel debidamente etiquetados. Luego, las raíces se secaron en un horno (Precisión) a 65 °C por tres días y se determinó el peso seco. Los núcleos de suelo sin raíces se colocaron dentro de una malla de plástico (Orificios de la malla con diámetro = 1 cm) y se regresaron a los sitios de muestreo para reintroducirlos bajo la superficie del suelo. Posteriormente, se colocó una bandera a manera de señalización y se colocó hojarasca por encima del núcleo para crear las condiciones ambientales similares a las ya existentes. Se instalaron cinco núcleos por semana en cada parcela, hasta completar los 15 núcleos correspondientes a cada parcela. La biomasa radical fina obtenida en esta etapa de instalación

de núcleos de suelo se denominó biomasa previa a la instalación del método “Ingrowth core”:

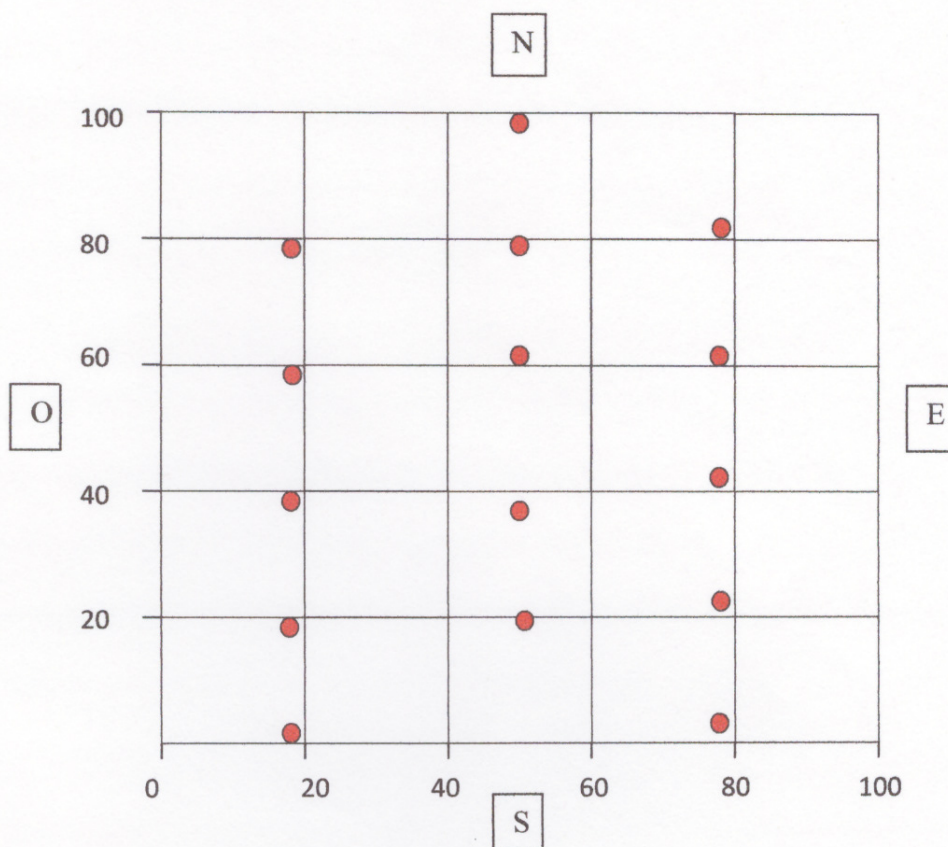


Figura 2. Esquema de ubicación de los puntos de muestreo en las parcelas Hornito, Honda B (Chiriquí) y Palo Seco (Bocas del Toro), Panamá (Puntos de muestreo del estudio de Andersen *et al.* 2010).

(b). Extracción de núcleos de suelo

Los núcleos de suelo en mallas de plástico circulares, se extrajeron cada cuatro meses por un periodo de un año, las raíces que estaban fuera de la malla se cortaron al ras de la misma con una tijera fina o con una espátula

(Estas no eran incluidas en el muestreo), luego se vertió el suelo en una bolsa de plástico para trasladarlas al laboratorio. El suelo extraído se vertió en una bandeja de plástico para extraer las raíces con la mano o con pinzas, de una forma cuidadosa. La extracción de las raíces de cada núcleo de suelo fue durante dos horas cronometradas con un reloj, las raíces extraídas se pesaron cada 30 minutos con la ayuda de una balanza analítica (AND GX-2000). Posteriormente, las raíces se colocaron en un sobre de papel para trasladarlas al laboratorio de la UNACHI y secarlas hasta un peso constante.

(c). Procesamiento de raíces

Las muestras de raíces se llevaron al laboratorio de la UNACHI, se colocaron en un horno (Precisión), a una temperatura de 65 °C por tres días. Se determinó su peso seco gravimétricamente con una balanza analítica (Sartorius CP224 S).

5.4 Determinación de densidad aparente

Para estimar la densidad aparente del suelo se tomaron datos del peso húmedo de cada núcleo de suelo, de 10 cm de profundidad por 10 cm de diámetro; luego se tomó una muestra de 10 g de cada núcleo de suelo. Estas muestras se secaron en un horno (Precisión) a una temperatura de 65 °C por tres días. Posteriormente, se calculó la densidad aparente del suelo con la fórmula: $D_a = W_s/V$ donde, D_a es la densidad aparente, W_s es el peso seco y V es el volumen original de la muestra.

5.5 Análisis estadísticos

Los datos obtenidos fueron analizados con el programa estadístico SPSS 16.0 for Windows (2007). Se realizaron pruebas de análisis de varianza de una vía para determinar si la biomasa radical fina (< 2 mm) y gruesa (> 2 mm) en el censo de raíces, es diferente entre las tres parcelas; además, para determinar si hay diferencias en la producción de raíces finas en el año y cada cuatro meses; se utilizó un análisis de varianza de medidas repetidas para comparar entre mediciones. También para determinar si hay diferencia en la precipitación en los tres muestreos realizados en cada parcela. Y para determinar si la densidad aparente del suelo es diferente cada cuatro meses en cada parcela. Para comparar la biomasa radical fina con la disponibilidad de nutrientes, se utilizaron los datos obtenidos por Andersen *et al.* (2010). Para estimar el carbono almacenado en cada parcela se utilizó la fórmula: $C = B * FC$ donde, C = carbono, B = biomasa y Fc = fracción de carbono (IPCC 2007).

6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

6.1 Biomasa de raíces previa a la instalación del método "Ingrowth core"

En el área de estudio se encontró un promedio de 4.5 Mg ha⁻¹ de biomasa de raíces finas < de 2 mm de diámetro a una profundidad de 10 cm, en un muestreo previo a la instalación del método "ingrowth core". El promedio en Hornito fue de 5.32 Mg ha⁻¹, en Honda B 5.08 Mg ha⁻¹ y en Palo Seco 3.10 Mg ha⁻¹ de biomasa de raíces finas (Fig. 3). Al realizar el análisis de varianza se encontró diferencias significativas entre la biomasa radical fina almacenada en las parcelas ($F = 4.72$ gl = 2 $P \leq 0.05$). Posteriormente, se comparó la biomasa de raíces de las parcelas Hornito y Honda B con un análisis t students ($t = 0.29$ gl = 24, $P \geq 0.05$), no se encontró diferencias significativas. Sin embargo, al comparar la biomasa de raíces finas de Hornito y Palo Seco ($t = 2.57$ gl = 27, $P \leq 0.05$) y Honda B y Palo Seco ($t = 2.84$ gl = 27, $P \leq 0.05$) se encontró diferencias significativas entre esas parcelas.

Es posible que el tipo de suelo influya en la biomasa de raíces finas, ya que, según Andersen *et al.* (2010) Hornito y Honda B presentan un suelo superficial orgánico mientras que, en Palo Seco el suelo es superficial mineral y se observa que la biomasa de Hornito y Honda B es mayor que la de Palo Seco (Fig. 3). Además, según los datos de Andersen *et al.* (2010) la densidad aparente del suelo para Hornito fue de 0.39 g/cm⁻³, Honda B 0.13 g/cm⁻³ y en Palo Seco fue de 0.45 g/cm⁻³, la densidad de Hornito y Palo Seco es diferente de Honda B, es

posible que esta variable puede influir en la biomasa de raíces finas. Sin embargo, para la estimación de la biomasa previa a la instalación del método "Ingrowth core" solo se tomó en cuenta un muestreo, pero, se realizó una buena replica de las muestras. Por lo tanto, estos datos son muy valiosos y se presentan como un aporte para la investigación, ya que estos nos dan una idea de la biomasa que había anteriormente en raíces finas y nos permite comparar con otros estudios.

En un estudio realizado por Cavalier (1992), en un bosque montano en la Reserva Forestal Fortuna, se reportó 4.0 Mg ha^{-1} de biomasa de raíces $< 2 \text{ mm}$ de diámetro a una profundidad de $0 - 25 \text{ cm}$. Además, se mostró que la biomasa de raíces $< 2 \text{ mm}$ de diámetro en los primeros 10 cm de profundidad es muy alta en comparación con bosque de tierras bajas (Cavalier 1992). Sin embargo, en nuestro estudio se encontró 4.5 Mg ha^{-1} de biomasa de raíces finas $< 2 \text{ mm}$ de diámetro a una profundidad de $0 - 10 \text{ cm}$, es decir, fue ligeramente mayor. En otro estudio de Cavalier *et al.* (1996), se encontró que la biomasa radical $< 2 \text{ mm}$ fue de 2.47 Mg ha^{-1} en bosques de 10 años, 2.28 Mg ha^{-1} en bosques de 20 años y 2.68 Mg ha^{-1} en bosques maduros, obteniéndose una media de 2.47 Mg ha^{-1} para los tres bosques; este valor es menor que el encontrado en nuestro estudio realizado en bosque primario donde se obtuvo 4.5 Mg ha^{-1} . La biomasa radical fina $< 2 \text{ mm}$ es ligeramente mayor en nuestro estudio que en los estudios de Cavalier (1992), posiblemente porque es un área de Fortuna con características similares. Sin embargo, el estudio de Cavalier *et al.* (1996)

presentó menor biomasa de raíces finas < de 2 mm, posiblemente, porque son bosques con una altitud de 1300 – 2100 m.s.n.m. y con características diferentes de vegetación, disponibilidad de nutrientes, edad de los bosques y otros.

Leuschner *et al.* (2007), en un estudio realizado en diferentes gradientes de altitud en bosques montanos del Ecuador, encontró 2.68 Mg ha⁻¹ de biomasa de raíces finas < 2 mm a 30 cm de profundidad, a una altitud de 1,050 m.s.n.m.; este valor es menor que en nuestro estudio de 4.5 Mg ha⁻¹ de biomasa de raíces finas < 2 mm a 878 – 1330 m.s.n.m.

Holscher *et al.* (2009) realizó un estudio en Quebrada Honda en Fortuna y encontró 0.87 Mg ha⁻¹ de biomasa de raíces < 2 mm en el suelo mineral de 0 - 10 cm de profundidad, este valor es menor que en este estudio donde se encontró un promedio de 4.5 Mg ha⁻¹ en una parcela ubicada en la misma área (Quebrada Honda B).

También como un aporte al estudio se presenta la biomasa de raíces gruesas > de 2 mm y < de 5 mm de diámetro en el área de estudio, con un promedio de 6.84 Mg ha⁻¹ a una profundidad de 10 cm; este valor corresponde a 3.42 Mg C ha⁻¹. En Hornito se encontró 7.85 Mg ha⁻¹, en Honda B 7.20 Mg ha⁻¹ y en Palo Seco 5.46 Mg ha⁻¹ (Fig. 4). Se realizó un análisis de varianza y no se encontró diferencias significativas ($F = 0.51$ gl = 2 $P \geq 0.05$) en la biomasa radical gruesa almacenada en las parcelas estudiadas.

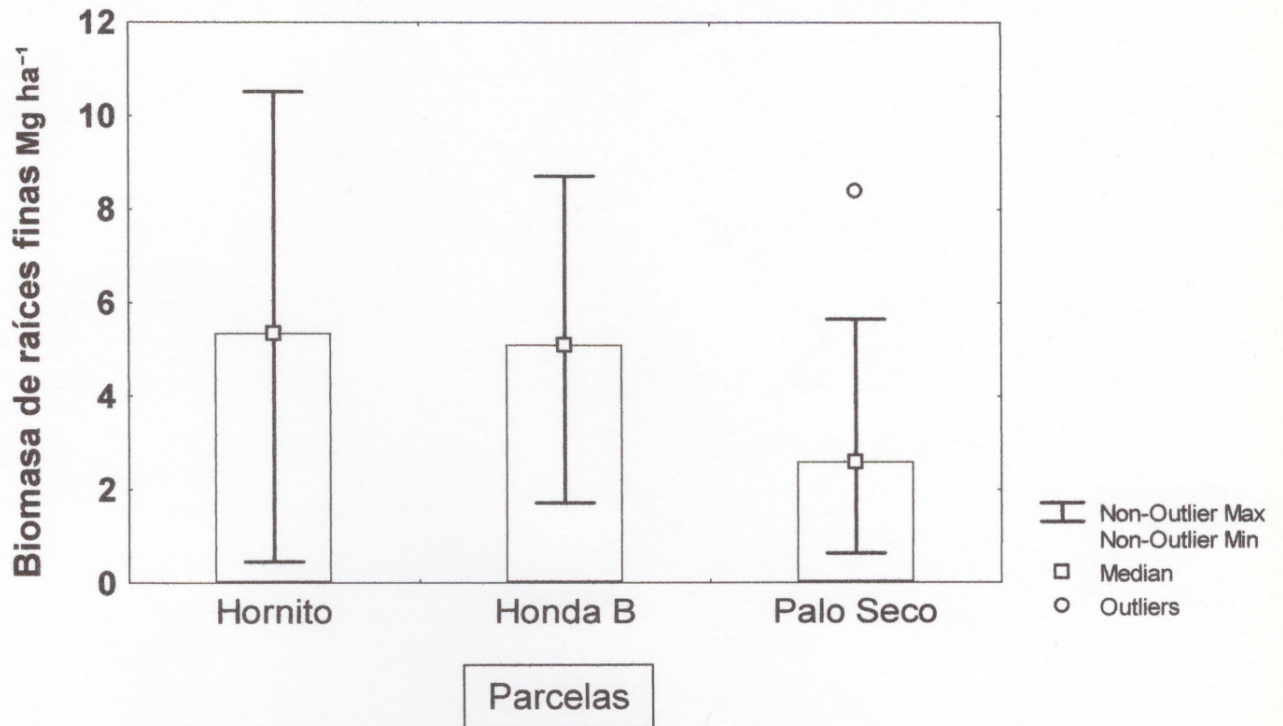


Figura 3. Biomasa de raíces finas previa a la instalación del método "ingrowth core", en dos parcelas de la Reserva Forestal Fortuna y una parcela del Bosque Protector Palo Seco, Panamá. El promedio de cada parcela (1 ha) se basa en 15 muestras de un solo muestreo (0-10 cm de profundidad), con desviación estándar.

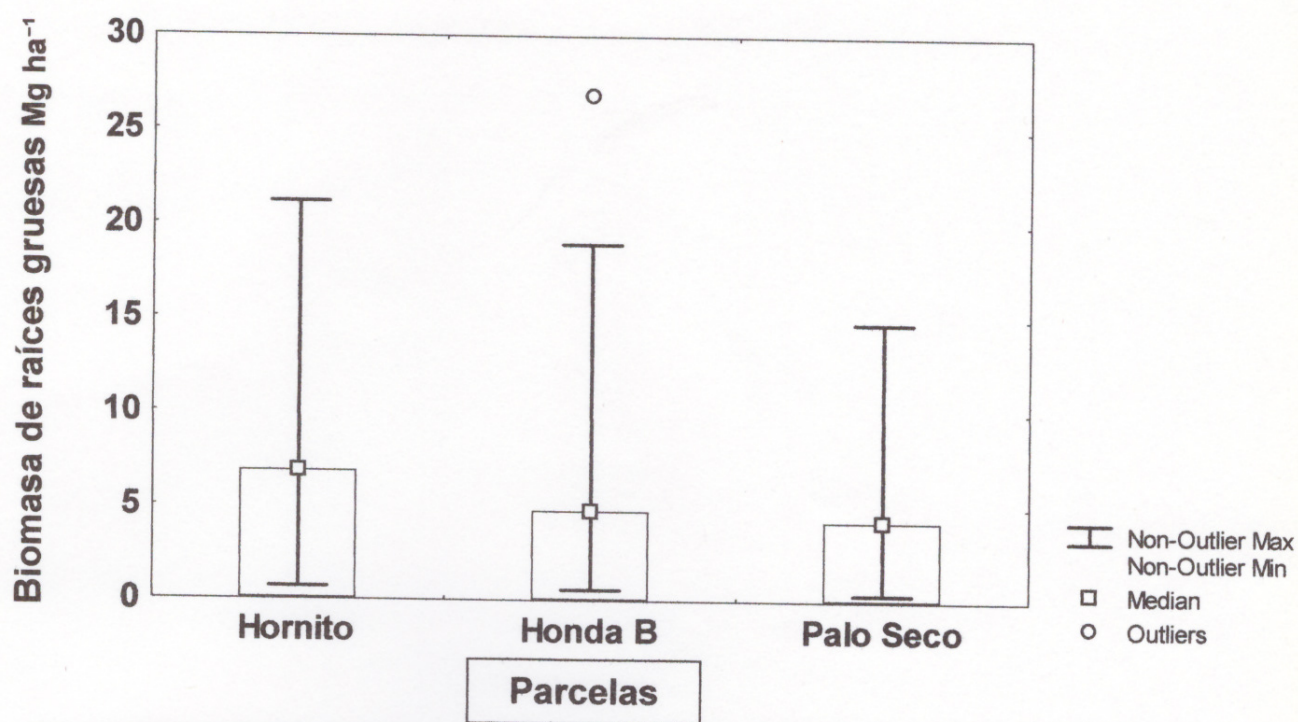


Figura 4. Biomasa de raíces gruesas previa a la instalación del método "Ingrowth core", en dos parcelas de la Reserva Forestal Fortuna y una parcela del Bosque Protector Palo Seco, Panamá. El promedio de cada parcela (1 ha) se basa en 15 muestras de un solo muestreo (0-10 cm de profundidad), con desviación estándar.

6.2 Producción promedio de raíces finas cada cuatro meses, utilizando el método "Ingrowth core"

Se realizaron muestreos cada cuatro meses y se encontró que el promedio de producción de raíces finas < de 2 mm en el área de estudio fue 0.63 Mg ha^{-1} a una profundidad de 10 cm. La producción radical fina en Hornito en el I muestreo (Julio - octubre) fue de 0.71 Mg ha^{-1} , en el II muestreo (Noviembre - febrero) fue de 0.60 Mg ha^{-1} y en el III muestreo (Marzo - junio) fue de 0.66 Mg ha^{-1} . Mientras que en Honda B fue de 0.70 Mg ha^{-1} en el I muestreo, 0.59 Mg ha^{-1} en el II muestreo y 0.57 Mg ha^{-1} en el III muestreo. En Palo Seco fue de 0.58 Mg ha^{-1} en el I muestreo, 0.59 Mg ha^{-1} en el II muestreo y 0.62 Mg ha^{-1} en el III muestreo (Fig. 5). Se realizó un análisis de varianza de medidas repetidas y se determinó que no existen diferencias significativas entre los distintos muestreos realizados por parcela en un año ($F = 0.77 \text{ gl} = 2, 84 \text{ P} = 0.54$), esto nos indica que la producción de biomasa radical fina cada cuatro meses en las parcelas estudiadas es similar. También se realizó un análisis de varianza de muestras repetidas para determinar la interacción entre el sitio y tiempo y no se encontró diferencias significativas ($F = 0.77 \text{ gl} = 4, 84 \text{ P} = 0.54$), esto nos indica que no hay evidencia de que el efecto del tiempo depende en cual sitio se toma la muestra.

La similitud de biomasa radical fina en los distintos muestreos puede deberse, a que en el área de estudio la época lluviosa y seca no es bien diferenciada y llueve durante todo el año. Según datos obtenidos del proyecto "Dinámica de bosques de montaña del oeste de Panamá" sin publicar, la

precipitación promedio anual de Hornito fue de 4,966 mm, en Honda B 7,742 mm y en Palo Seco 5,806 mm durante el año de estudio (Fig. 6). Además, se realizó una prueba no paramétrica de Friedman para determinar diferencias de los sitios con respecto a la lluvia y se encontró que hay diferencias significativas ($X^2 = 6.61$ gl = 2 P= 0.04); esto indica que la precipitación es diferente en las parcelas. Además, se realizó un análisis de Friedman para saber entre que sitios existen diferencias y se encontró que entre Hornito y Honda B hay diferencias significativas ($X^2 = 6.23$ gl = 1 P= 0.01), es decir, la precipitación en estas parcelas es diferente. Mientras que, Hornito y Palo Seco ($X^2 = 1.92$ gl = 1 P= 0.16) y Honda y Palo Seco ($X^2 = 0.69$ gl = 1 P= 0.40), no presentan diferencias significativas, es decir, los sitios son similares en cuanto a precipitación. Este análisis nos demuestra que entre Hornito y Honda B existen diferencias de precipitación, pero al parecer esto no influye en la biomasa de raíces finas cada cuatro meses ni en la biomasa en las diferentes parcelas. Los análisis nos corroboran que la precipitación no influye en la producción de biomasa radical fina.

Los resultados en este estudio son similares a los de Serrano & Velásquez (2010) y Ramos (2010) que encontraron que la producción de hojarasca en Fortuna es similar en todas las parcelas de estudio y no se relaciona con la precipitación registrada durante un año. Además, según los datos de Dalling *et al.* (2010), la parcela Hornito presenta una estación de sequía en el mes de enero a marzo, período donde disminuye ligeramente la producción de raíces

finas en Hornito, pero sin afectar significativamente la producción de biomasa radical fina en los diferentes muestreos y también se mantiene similar a las otras dos parcelas. Es posible, que los suelos se encuentren saturados en agua y el período de sequía en Hornito, no es tiempo suficiente para reducir el agua del suelo y llevar a la planta a un punto limitante, de tal forma, que la estación seca no influye en la producción de raíces finas.

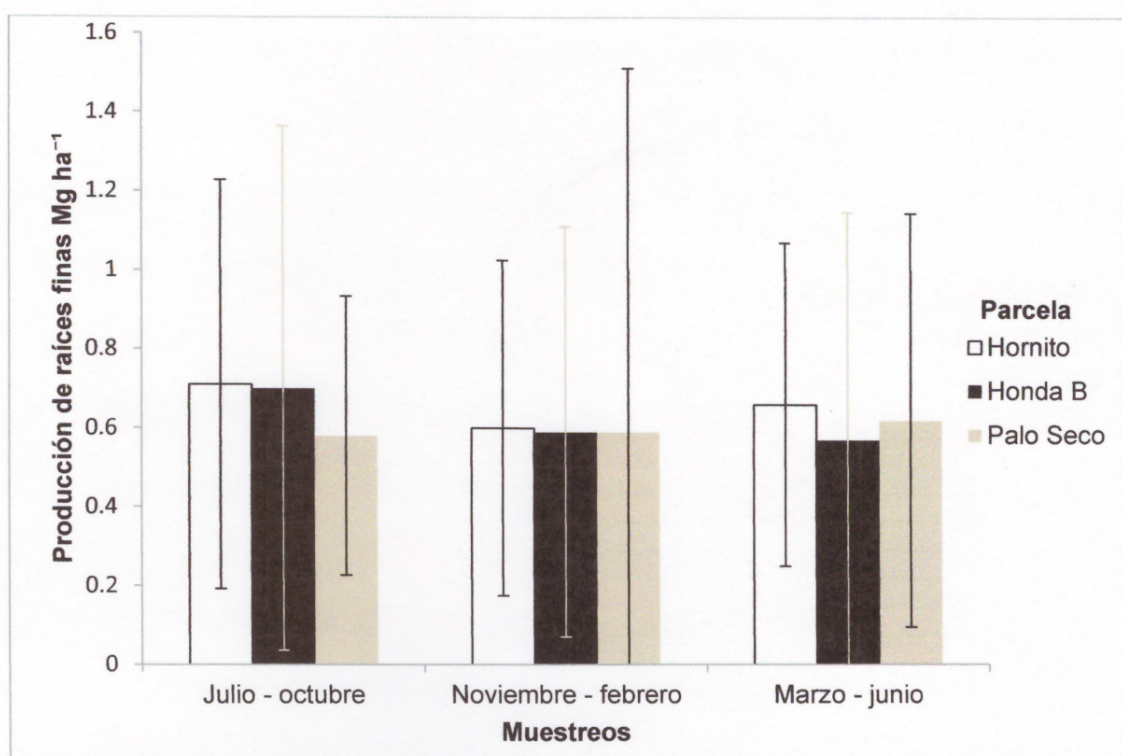


Figura 5. Producción de raíces finas por muestreo (cada cuatro meses) en dos parcelas de la Reserva Forestal Fortuna y una parcela de Bosque Protector Palo Seco, Panamá. El promedio de cada parcela (1 ha) en cada muestreo se basa en 15 muestras (0 - 10 cm de profundidad), con error estándar.

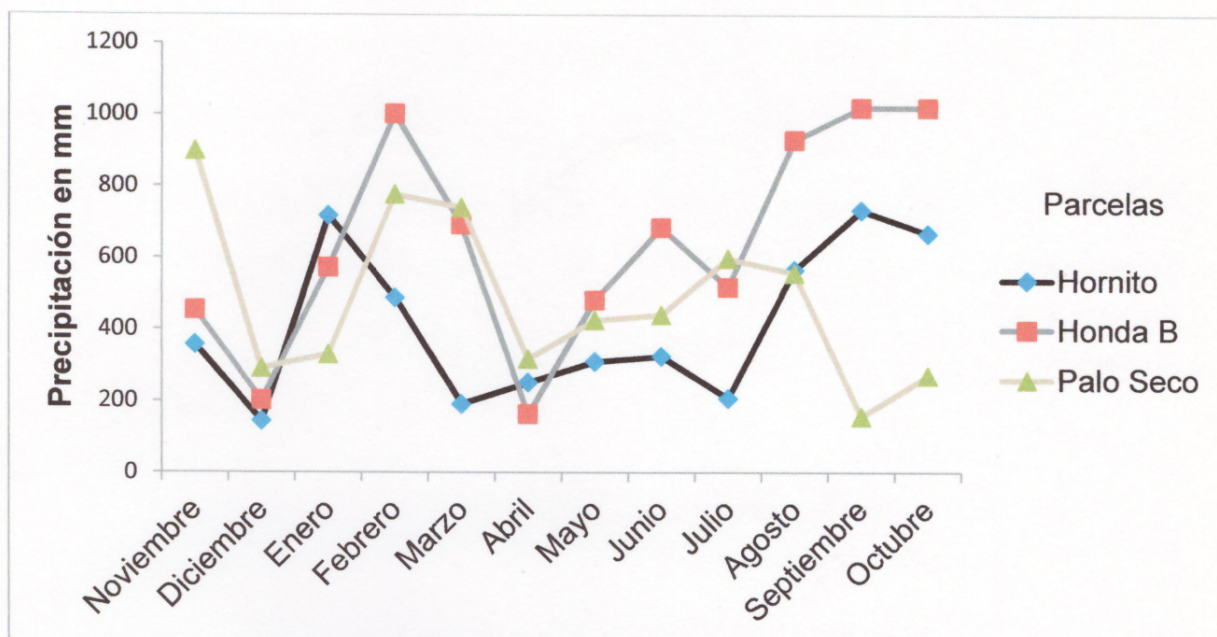


Figura 6. Promedios mensuales de la precipitación en dos parcelas de la Reserva Forestal Fortuna y una parcela de Bosque Protector Palo Seco, Panamá, 2010.

6.3 Producción promedio anual de raíces finas utilizando el método "Ingrowth core"

La producción promedio anual de raíces finas < de 2 mm de diámetro en el área de estudio fue de 1.87 Mg ha⁻¹ año⁻¹, a una profundidad de 0 - 10 cm. En Hornito se encontró un promedio de 1.97 Mg ha⁻¹ año⁻¹, en Honda B 1.86 Mg ha⁻¹ año⁻¹ y en Palo Seco 1.78 Mg ha⁻¹ año⁻¹, de raíces finas (Fig. 7). Al realizar un análisis de varianza de medidas repetidas se determinó que no existen diferencias significativas en la producción radical fina entre las parcelas ($F = 0.50$ $gl = 2$ $P = 0.61$), estos datos nos muestran una similitud en la producción. A pesar de que la altitud de las parcelas es diferente (Hornito a 1,330 m.s.n.m., Honda B a 1,241 m.s.n.m. y Palo Seco a 878 m.s.n.m.) la producción de raíces finas es similar. Por lo tanto, la altitud no es un factor determinante en la biomasa de raíces finas.

En el estudio realizado por Aragão *et al.* (2009) en tierras bajas amazónicas y Girardin *et al.* (2010) en los Andes del Perú de 800 hasta los 3,000 m.s.n.m.; la producción de raíces no se ve influida por la altitud, pero las diferencias en la altitud de nuestros sitios de estudio son pequeñas en comparación con los estudios mencionados. Sin embargo, según Girardin *et al.* (2010) la productividad de raíces finas a 1,000 m.s.n.m. fue de 4.84 Mg ha⁻¹ año⁻¹, mientras que; en nuestro estudio la productividad de raíces finas fue de 1.87 Mg ha⁻¹ año⁻¹, en sitios entre 878 – 1,330 m.s.n.m.; esto nos demuestra que la productividad de nuestro estudio es menor (Cuadro 3). Aragão *et al.* (2009) y

Girardin *et al.* (2010) demuestran que la proporción de productividad primaria neta en la parte aérea y raíces no cambia significativamente a lo largo de un gradiente altitudinal.

Sin embargo, en un estudio realizado a lo largo de un transecto de 1,050 a 3,060 m.s.n.m. en los Andes del Ecuador, se encontró que la productividad primaria neta del dosel disminuye, mientras que; la productividad primaria neta de las raíces finas se triplicó, mostrando un cambio en la asignación de carbono con el aumento de la elevación (Roderstein *et al.* 2005. En: Girardin *et al.* 2010). Además, Leuschner *et al.* (2007) menciona que en los bosques tropicales tiende a aumentar la biomasa de raíces con la altitud y afirma que hay un cambio en la asignación de carbono en la parte subterránea con el aumento de altitud.

Los estudios realizados en los bosques del Ecuador demuestran diferentes comportamientos que los bosques amazónicos y los bosques andinos del Perú; por lo tanto, no podemos generalizar en cuanto a la relación de la producción de raíces finas con la altitud, ya que se deben realizar más estudios en bosques tropicales.

Adamek *et al.* (2011), realizó un estudio en el área de Quebrada Honda en Fortuna, Panamá; donde comparó la producción de raíces finas < de 3 mm con el método "ingrowth core" y núcleos secuenciales en parcelas control y parcelas fertilizadas con 125 kg de Urea - N ha en un año. Encontrándose que la producción de raíces finas es menor utilizando el método "Ingrowth core", ya que, no aumenta de los 2.25 Mg ha⁻¹ después de un año, desde la capa

orgánica hasta los 20 cm de profundidad; tanto en las parcelas control como en las fertilizadas con N. Mientras que, utilizando el método de núcleos secuenciales, la producción de raíces finas fue de $3.24 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ desde la capa orgánica hasta los 20 cm de profundidad, siendo $2.56 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ de 0 – 10 cm de profundidad (Cuadro 3). Adamek *et al.* (2011), menciona que al utilizar el método “Ingrowth core” la biomasa y producción de raíces es menor que el método de núcleos secuenciales, sin embargo; es posible que con el método secuencial se haya sobrestimando la biomasa de raíces finas, además, este método no es adecuado porque depende del tiempo en que crecen o no las raíces y no conocemos la estacionalidad de las raíces; por lo tanto, es más confiable el método “Ingrowth core”. Adamek *et al.* (2011) también menciona que el método “Ingrowth core” es destructivo, mientras que, el método de núcleos secuenciales no es destructivo, sin embargo, nosotros estamos en desacuerdo; ya que los dos métodos cortan las raíces y tienen la misma probabilidad de provocar daños mecánicos a las raíces, por lo tanto, los dos métodos son destructivos. El método de núcleos secuenciales puede sobreestimar grandemente el rendimiento de las raíces, especialmente cuando son largas o espacialmente variable (Singh *et al.* 1984, Kurz & Kimmins 1987. En: Nadelhoffer & Raich 1992). Nadelhoffer & Raich (1992) mencionan que con este método se pueden tomar muestras con biomasa baja o alta a la producción real y que la frecuencia en los muestreos puede sobrestimar la biomasa de raíces en vez de ofrecer una mayor exactitud. También, se sobrestima la producción de raíces

cuando el crecimiento y la mortalidad se dan de forma simultánea (Kurz & Kimmins 1987. En: Nadelhoffer & Raich 1992).

En el estudio de Adamek *et al.* (2011) las raíces finas estimadas fueron < de 3 mm diámetro, mientras que en nuestro estudio las raíces fueron < de 2 mm de diámetro. Sin embargo, en nuestro estudio la producción fue de 1.87 Mg ha⁻¹ año⁻¹ a una profundidad de 0 - 10 cm muy similar a la obtenida por Adamek *et al.* (2011) de 2.25 Mg ha⁻¹ año⁻¹ de 0 - 20 cm del suelo mineral e incluyendo la capa orgánica (Cuadro 3).

Cuadro 3. Estudios de Producción de raíces finas realizados en bosques tropicales montanos. Información tomada de Girardin *et al.* (2010)(*), Adamek *et al.* (2011)(**) y el presente estudio (***).

Lugar	Método	Altitud (m.s.n.m.)	Profundidad (cm)	# de replicas	Biomasa (Mg ha ⁻¹)	Producción de biomasa (Mg ha ⁻¹ año ⁻¹)	Productividad de carbono (Mg C ha ⁻¹ año ⁻¹)
*Andes Perú	Ingrowth core	1000	30	9	5.24	4.84	2.42
**Fortuna	Secuencial	1,200 - 1,300	10	6	2.36	2.56	
**Fortuna	Ingrowth core	1,200 - 1,300	0-20 capa orgánica	6		2.25	1.12
***Fortuna Palo Seco	Ingrowth core	878 - 1,330	10	15	4.50	1.87	0.94

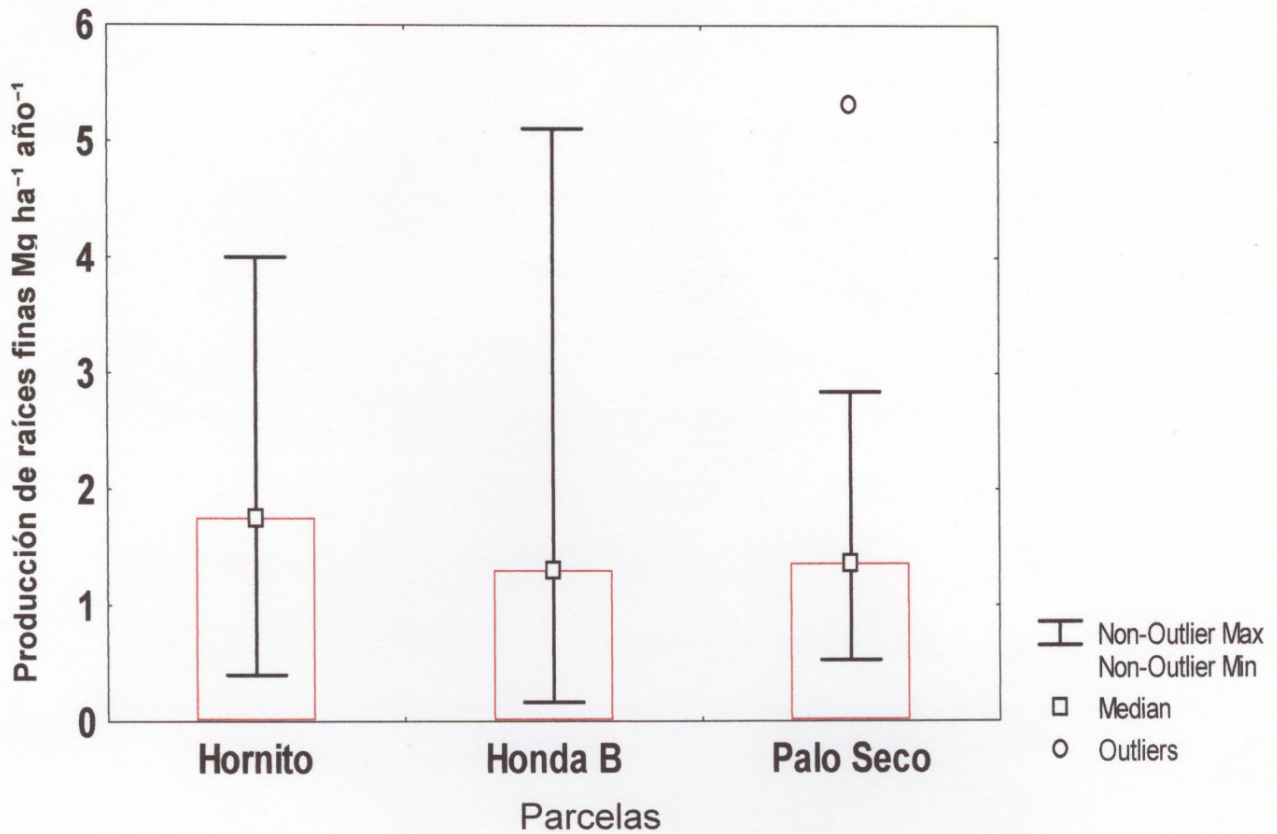


Figura 7. Producción anual de raíces finas en dos parcelas de la Reserva Forestal Fortuna y una parcela de Bosque Protector Palo Seco, Panamá. El promedio de cada parcela (1 ha) se basa en 15 muestras (0 - 10 cm de profundidad), con desviación estándar.

6.4 Relación de la densidad aparente del suelo con la biomasa radical fina

Se registraron datos de la densidad aparente del suelo en los distintos puntos de muestreo en cada parcela. La densidad aparente promedio para Hornito fue de 0.42 g cm^{-3} , Honda B 0.20 g cm^{-3} y Palo Seco con 0.49 g cm^{-3} (Fig. 8). En Honda B, el suelo no era tan compacto como el de las otras parcelas, mostraban espacios por debajo de la superficie del suelo. También se observó agua alrededor de las mallas de plástico de colector, quizás por la infiltración lenta del agua, además, esta parcela está ubicada muy cerca de dos corrientes de aguas o quebradas. Los valores de densidad aparente obtenidos en Honda B son muy similares a los obtenidos por Cavalier (1992), en el mismo bosque de Fortuna (0.26 g cm^{-3}) a una profundidad de 10 cm del suelo. La parcela Hornito y Palo Seco mostró suelos con valores de densidad muy similares; sin embargo, el suelo de Palo Seco se observó muy compacto y se encontraban rocas que pueden afectar la densidad del suelo y el crecimiento radical. Además, nuestros valores de densidad son similares a los de Andersen *et al.* (2010) que reportó para Hornito 0.39 g cm^{-3} , Honda B 0.13 g cm^{-3} y Palo Seco 0.45 g cm^{-3} de densidad aparente del suelo.

Al realizar un análisis de varianza se encontró que no hay diferencias significativas en la densidad aparente del suelo cada cuatro meses, en Hornito ($F = 0.58$, $gl = 2$, $P \geq 0.05$); Honda B ($F = 1.55$, $gl = 2$, $P \geq 0.05$) y Palo Seco ($F = 0.05$, $gl = 2$, $P \geq 0.05$), esto nos indica que la densidad aparente es similar en los

diferentes muestreos realizados en cada parcela y que es posible que la densidad aparente de suelo influya en la biomasa de raíces finas, debido a que, la biomasa también se mantiene similar en los diferentes muestreos.

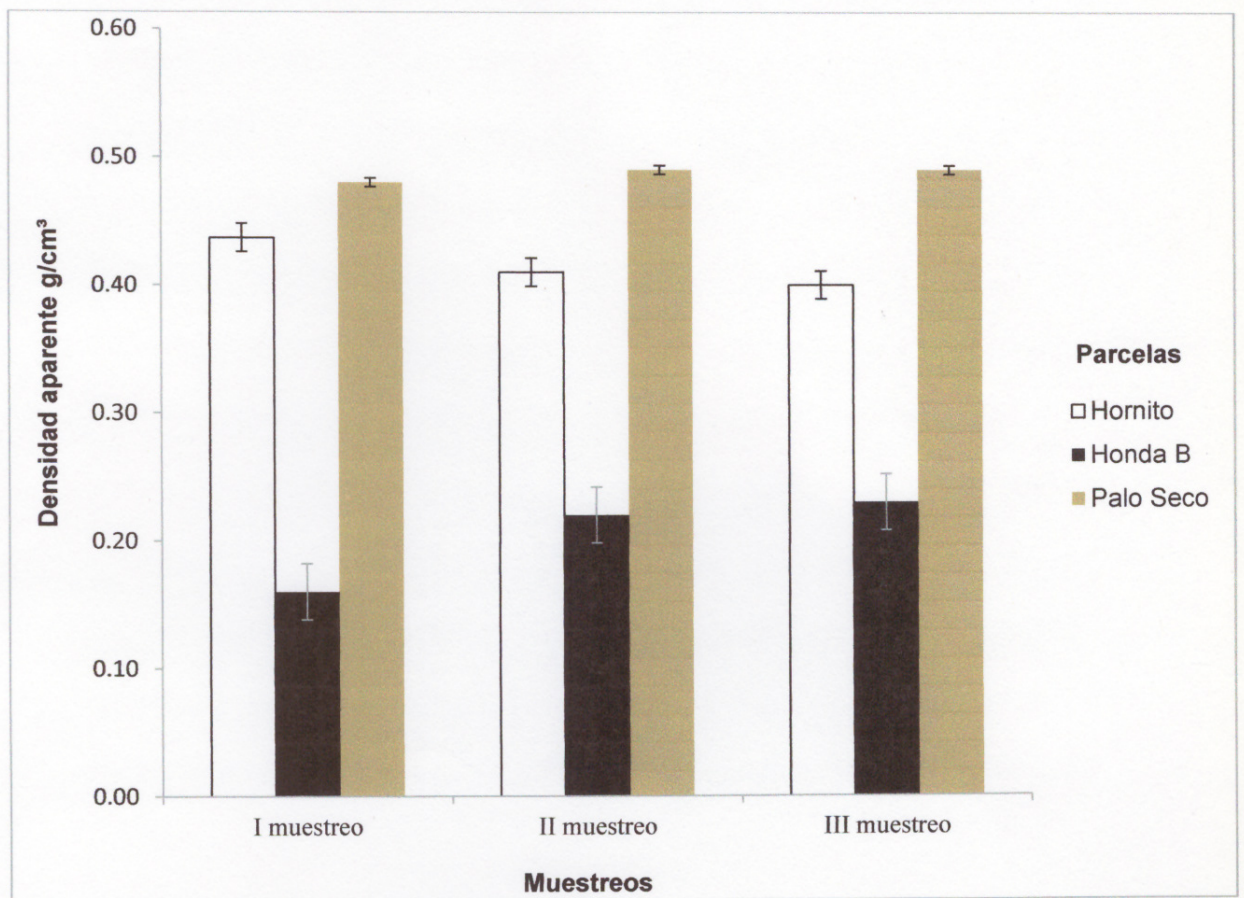


Figura 8. Promedio de la densidad aparente del suelo cada cuatro meses en dos parcelas de la Reserva Forestal Fortuna y una parcela del Bosque Protector Palo Seco, Panamá. El promedio se basa en 15 muestras por muestreo (0 - 10 cm de profundidad), con error estándar.

6.5 Relación de la disponibilidad de nutrientes con la biomasa radical fina

Las parcelas estudiadas presentan propiedades del suelo diferentes. Los datos obtenidos por Andersen *et al.* (2010) muestran que en general los suelos de las áreas de estudio son ácidos, Hornito es la parcela con suelo menos ácido (pH = 5.76) mientras que Honda B presenta mayor acidez (pH = 3.63) (Cuadro 4). El sustrato de Hornito es dacítico, Honda B es toba riolítica y Palo Seco es Andesita mixta. Según Andersen *et al.* (2010) los suelos en Fortuna varían notablemente a través de distancias relativamente cortas, además los sitios riolíticos son ácidos y pobres en nutrientes, mientras que los sitios dacíticos son relativamente ricos en nutrientes. Los bosques tropicales lluviosos usualmente están asociados con suelos de pH bajo y bajo cationes intercambiables, que son por lo general infértiles para las plantas de bosques templados (Sánchez 1976. En: Cavalier 1992). Sin embargo, Cavalier (1992) demostró en su estudio que los bosques montanos de Fortuna presentaban suelos ácidos, tienen baja capacidad de cambio de cationes y bajo porcentaje de saturación de bases. Estas condiciones afectaban la nutrición mineral en las plantas y bajaban la producción vegetal.

La capa superficial del suelo en Honda B y Hornito tiene mayor cantidad de materia orgánica mientras que en Palo Seco es rico en minerales. Además, en los estudios de Cavalier (1992) y Holscher *et al.* (2009) en la Reserva Forestal Fortuna se encontró que la biomasa radical fina se concentra en la capa

orgánica, en los primeros centímetros del suelo y disminuye con la profundidad del suelo. Es posible que en bosques montanos la mayor producción de biomasa de raíces finas esté relacionada con la materia orgánica.

En la parcela Hornito se encontró la mayor cantidad de nitrógeno total inorgánico 4.52 g cm^{-3} , en Palo Seco se encontró 2.90 g cm^{-3} , mientras que, Honda B fue la parcela con menor cantidad, 0.80 g cm^{-3} ; esto nos indica, que Honda B es una de las parcelas más limitada en N. Sin embargo, también depende del balance con otros nutrientes en el suelo. Según Bonilla (2008) el nitrógeno es el nutriente más importante para el desarrollo de la planta, dada su abundancia en las principales biomoléculas de la materia viva; sin embargo, los suelos suelen ser más deficientes en nitrógeno que en cualquier otro elemento. En Honda B hay menos especies de plantas en comparación con las otras dos parcelas, posiblemente por su deficiencia en N. (Dalling *et al.* 2010), menciona que Honda B presenta menor diversidad de árboles y suelos notablemente bajos en nitrógeno. Sin embargo, la especie dominante *Oreomunnea mexicana*, tiene relaciones simbióticas con ectomicorrizas, que facilitan la absorción de nutrientes, principalmente N, que posiblemente son las que le permiten desarrollarse en esta área. Palo Seco presentó mayor cantidad de N que Honda B quizás porque en esta parcela se encuentran mayor cantidad de especies de leguminosas fijadoras de N. Estos datos son similares con Serrano & Velásquez (2010), que realizaron un estudio en la hojarasca de tres parcelas en Fortuna y determinaron mayor concentración de N en Palo Seco adjudicando, a la fijación

de N por parte de las leguminosas. Sin embargo, también se puede asumir que Palo Seco por tener una menor altitud obtiene mayor producción de N orgánico de la descomposición, ya que las temperaturas son más altas y el proceso de descomposición es más rápido. Según Leuschner *et al.* (2007) el aumento en la altitud disminuye la descomposición y mineralización, por lo tanto, aumenta la materia orgánica, como es el caso de Hornito y Honda B, mientras que, en Palo Seco no se observa tanta materia orgánica, lo que indica una descomposición más rápida que las otras parcelas.

Según Cavalier (1992) en bosques montanos el nitrógeno es uno de los nutrientes que comúnmente limita el crecimiento de las plantas y mostró con su estudio que la mayor parte de la variación en la distribución vertical de la biomasa de raíces < 1 mm y < 2 mm se explica por la concentración de nitrógeno total en el suelo. En nuestro estudio a pesar que las concentraciones de nitrógeno varían en las tres parcelas, la biomasa radical fina de 0 - 10 cm de profundidad no muestra diferencias significativas, posiblemente a que existen otras condiciones favorables que les permite mantener la biomasa de raíces similar en las tres parcelas.

En un estudio realizado por Adamek *et al.* (2011) en Fortuna, se encontró que el aumento en la disponibilidad de N provocó un cambio en la distribución de las raíces, es decir, que la biomasa de raíces finas fue mayor en las primeras capas del suelo de 0 - 5 cm en parcelas control; mientras que, en las parcelas fertilizadas con N la biomasa de raíces fue mayor en la capa de 10 - 20 cm.

Posiblemente, en las parcelas fertilizadas las raíces al tener disponible N en las primeras capas, entonces buscan otros nutrientes que causan limitación en la producción de la planta, en la capa de 0 - 20 cm. Las raíces cambian su distribución en las capas del suelo según la limitación de nutrientes que se presente. Los resultados de Adamek *et al.* (2011) nos muestran que la biomasa de raíces finas no se ve afectada y lo que ocurre es una redistribución de la biomasa, necromasa y producción de raíces.

Hornito presentó $10.92 \mu\text{g cm}^{-3}$ de fósforo en el suelo, Honda B $4.10 \mu\text{g cm}^{-3}$ y Palo Seco $3.91 \mu\text{g cm}^{-3}$, siendo Hornito la parcela con mayor cantidad y Palo Seco la de menor cantidad de fósforo (Andersen *et al.* 2010). Estos datos se relacionan con la biomasa radical fina que también fue mayor en Hornito y menor en Palo Seco. Probablemente en las parcelas donde existe mayor cantidad de fósforo en el suelo hay menor producción de raíces finas o puede ser que la planta necesite menos biomasa para obtener suficiente nutriente. También es posible, que cuando el fósforo es poco disponible, las plantas tienen que invertir más en crecimiento de las raíces para encontrar el nutriente. En el estudio de Cavalier (1992) en un bosque de montaña, la distribución de raíces se correlacionó positivamente no sólo con nitrógeno, potasio y calcio, sino también con magnesio. Además, se encontró el fósforo en concentraciones altas en los primeros cinco centímetros y fue deficiente en los horizontes más profundos del suelo, por lo que se amerita realizar estudios más detallados de las proporciones de estos minerales y la producción de raíces finas. Además, un estudio

menciona que los bosques de montañas tropicales no solamente están limitados en nitrógeno sino que también están limitados en fósforo (Benner *et al.* sin publicar. En: Adamek *et al.* 2011). Otro estudio menciona que las raíces de los bosques tropicales lluviosos de la selva en Costa Rica prefieren explorar más el fósforo que otros nutrientes (Madera *et al.* 2006. En: Adamek *et al.* 2011), por esta razón, (Adamek *et al.* 2011) asume que la biomasa de raíces se redistribuye en las capas más profundas de las parcelas fertilizadas debido a que existe disponibilidad de nitrógeno en la capa orgánica y entonces buscan fósforo a otras profundidades. Sin embargo, en un estudio realizado en Península Gigante, Panamá; con diferentes aplicaciones de nitrógeno, fósforo, potasio y micronutrientes en el suelo, se encontró que el potasio es el elemento más limitante para la producción de raíces finas (Wright *et al.* en preparación).

El calcio y el magnesio en el suelo de Hornito presentaron altas concentraciones, mientras que en Honda B las concentraciones fueron bajas, en comparación con Hornito y Palo Seco (Cuadro 4). Las bajas concentraciones de calcio y magnesio posiblemente se deban a la alta acidez de esta parcela en comparación con las demás. Según Bonilla (2008), el calcio y el magnesio es abundante en la mayoría de los suelos y rara vez se comporta como un factor limitante, salvo en suelos ácidos con lluvias abundantes, donde resulta necesario el aporte de sales cálcicas, principalmente carbonatos, que eleven el pH. Además el calcio es un ión que se absorbe principalmente en las raíces debido a su movilidad a través de las membranas celulares.

Es importante tener en cuenta que en sitios de montaña, la mayoría de las raíces finas están asociadas con capas de suelo que tienen las mayores concentraciones de nutrientes y también la más alta acidez Cavalier (1992).

Cuadro 4. Propiedades del suelo de las parcelas Hornito, Honda B (Provincia de Chiriquí) y Palo Seco (Bocas del Toro), Panamá. A una profundidad de 0-10 cm del suelo (Información tomada de Andersen *et al.* 2010).

Propiedades del Suelo	Hornito	Honda B	Palo Seco
Densidad aparente ($\mu\text{g cm}^{-3}$)	0.39 \pm 0.09	0.13 \pm 0.03	0.45 \pm 0.01
N mineral ($\mu\text{g cm}^{-3} \text{ day}^{-1}$)	0.04 \pm 0.08	0.15 \pm 0.04	0.29 \pm 0.36
Nitrificación ($\mu\text{g cm}^{-3} \text{ day}^{-1}$)	0.12 \pm 0.06	0.01 \pm 0.01	0.29 \pm 0.07
NH ₄ ($\mu\text{g cm}^{-3}$)	2.88 \pm 0.35	0.70 \pm 0.11	2.63 \pm 1.07
NO ₃ ($\mu\text{g cm}^{-3}$)	1.64 \pm 0.95	0.11 \pm 0.03	0.27 \pm 0.06
N inorgánico total ($\mu\text{g cm}^{-3}$)	4.52 \pm 0.99	0.80 \pm 0.13	2.90 \pm 1.09
P ($\mu\text{g cm}^{-3}$)	10.92 \pm 1.94	4.10 \pm 0.63	3.91 \pm 0.41
N:P	0.50 \pm 0.1	0.36 \pm 0.12	0.87 \pm 0.36
pH	5.76 \pm 0.12	3.63 \pm 0.03	5.08 \pm 0.06
Al ($\mu\text{g cm}^{-3}$)	913 \pm 102	356 \pm 58	1858 \pm 53
Ca ($\mu\text{g cm}^{-3}$)	1358 \pm 229	40 \pm 12	135 \pm 38
Fe ($\mu\text{g cm}^{-3}$)	212 \pm 26	108 \pm 23	161 \pm 19
K ($\mu\text{g cm}^{-3}$)	96.1 \pm 7.9	30.0 \pm 5.2	31.4 \pm 2.8
Mg ($\mu\text{g cm}^{-3}$)	254.0 \pm 44.7	26.4 \pm 7.1	40.3 \pm 6.9
CEC (%)	52.0 \pm 3.1	37.5 \pm 5.1	50.2 \pm 1.5
Saturación de base (%)	43.2 \pm 5.9	18.4 \pm 5.6	4.7 \pm 1.0

6.6 Carbono almacenado en raíces finas al inicio del estudio

El carbono almacenado en las raíces finas se estimó con los datos obtenidos de biomasa previa a la instalación del método "Ingrowth core". En el área de estudio se estimó un promedio de 4.50 Mg ha⁻¹ de biomasa de raíces finas con un promedio de 2.25 Mg C ha⁻¹ en raíces finas a una profundidad de 10 cm (Cuadro 5). En Hornito la biomasa de raíces finas fue de 5.32 Mg ha⁻¹ con 2.66 Mg C ha⁻¹, en Honda B la biomasa fue de 5.08 Mg ha⁻¹ con 2.54 Mg C ha⁻¹ y en Palo Seco la biomasa fue de 3.10 Mg ha⁻¹ con 1.55 Mg C ha⁻¹. La parcela con mayor almacenamiento de carbono fue Hornito, mientras que, Honda B presentó un valor muy similar a Hornito y Palo Seco presentó menos carbono almacenado en sus raíces finas.

Según Girardin *et al.* (2010), el carbono almacenado al inicio del estudio, en los bosques andinos del Perú fue de 2.62 Mg C ha⁻¹ a una profundidad de 30 cm; mientras que, en nuestro estudio fue de 2.25 Mg C ha⁻¹ a una profundidad de 10 cm, estos datos nos indican que, la cantidad de carbono almacenado es muy similar.

Según Cifuentes (2008), el tamaño de los reservorios de carbono en las raíces incrementa con la edad de los bosques y se prevé que los reservorios de carbono en las raíces de bosques húmedos tienen de 8 - 9 Mg C ha⁻¹. Los depósitos de carbono en raíces en los bosques de 20 a 30 años en las zonas de vida húmedas oscila entre el 13 y 25 Mg ha⁻¹. En este estudio los valores de

carbono almacenado se encuentra entre 1.55 y 2.66 Mg C ha⁻¹. Sin embargo, no se pueden comparar con Cifuentes (2008), ya que, en nuestro estudio solo se estiman las raíces finas < de 2 mm de diámetro y Cifuentes (2008) se refiere a las raíces en general.

Además, como un aporte a la investigación, podemos estimar que el promedio de carbono almacenado en las raíces gruesas encontradas al inicio del estudio fue de 3.42 Mg C ha⁻¹ a una profundidad de 10 cm.

Cuadro 5. Promedio del carbono almacenado previo a la instalación del método "Ingrowth core", en dos parcelas de La Reserva Forestal Fortuna y una parcela del Bosque Protector Palo Seco, Panamá.

Parcela	Biomasa Mg ha⁻¹	Carbono almacenado Mg C ha⁻¹
Hornito	5.32	2.66
Honda B	5.08	2.54
Palo Seco	3.10	1.55
Promedio por ha	4.50	2.25

6.7 Carbono almacenado en raíces finas con el método "Ingrowth core"

El carbono almacenado en raíces finas se estimó con datos de producción radical fina cada cuatro meses en las diferentes parcelas de estudio. En el área de estudio se estimó un promedio de producción de raíces de $1.87 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ con $0.94 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ de raíces finas < de 2 mm de diámetro y a una profundidad de 10 cm. En Hornito se encontró $0.99 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, en Honda B $0.94 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y en Palo Seco $0.90 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en raíces finas a una profundidad de 10 cm (Cuadro 6).

Según Cifuentes (2008), el carbono en las raíces aparentemente puede variar considerablemente entre los diferentes sitios, zonas de vida y posiblemente la edad de los bosques. Por lo tanto, las tres parcelas estudiadas son bosques primarios y es posible que por esta razón, no presenten diferencias en el almacenamiento de carbono.

Según Leuschner *et al.* (2007), las limitaciones en el suministro de nutrientes pueden causar aumento en la asignación de carbono a raíces y la disminución en el crecimiento en la altura de los árboles tropicales.

Si el promedio de carbono almacenado en la biomasa presente en raíces finas, antes de medir la producción fue de $2.25 \text{ Mg C ha}^{-1}$ y el promedio del carbono almacenado en la producción de raíces finas fue de $0.94 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, entonces; podemos estimar que la producción de raíces finas en el bosque es de aproximadamente 2.5 años, es decir, que en este periodo el

bosque debe producir 2.25 Mg C ha⁻¹ en raíces finas. Sin embargo, en el estudio de Girardin *et al.* (2010), el carbono almacenado al inicio del estudio (2.62 Mg C ha⁻¹) y el carbono almacenado después de un año de producción (2.42 Mg C ha⁻¹) es muy similar; esto nos indica, que el tiempo de producción de los bosques andinos del Perú es de aproximadamente un año.

Cuadro 6. Carbono almacenado cada cuatro meses en dos parcelas de la Reserva Forestal Fortuna y una parcela del Bosque Protector Palo Seco, Panamá.

Parcelas	Mg C ha ⁻¹			Mg C ha ⁻¹ año ⁻¹
	I	II	III	
	muestreo	muestreo	muestreo	
Hornito	0.36	0.30	0.33	0.99
Honda B	0.35	0.30	0.29	0.94
Palo Seco	0.29	0.30	0.31	0.90
Promedio ha				0.94

7. CONCLUSIONES

1. El promedio de biomasa radical fina, previo a la instalación del método "Ingrowth core" en el área de estudio fue de 4.5 Mg ha^{-1} de raíces $<$ de 2 mm de diámetro a una profundidad de 10 cm.
2. El promedio de biomasa radical gruesa, previo a la instalación del método "Ingrowth core" fue de 6.84 Mg ha^{-1} de raíces $>$ de 2 mm de diámetro a una profundidad de 10 cm.
3. El promedio de producción de raíces finas cada cuatro meses, en el área de estudio fue 0.63 Mg ha^{-1} a una profundidad de 10 cm.
4. La producción radical fina en Hornito en el I muestreo fue de 0.71 Mg ha^{-1} , en el II muestreo fue de 0.60 Mg ha^{-1} y en el III muestreo fue de 0.66 Mg ha^{-1} .
5. La producción radical fina en Honda B fue de 0.70 Mg ha^{-1} en el I muestreo, 0.59 Mg ha^{-1} en el II muestreo y 0.57 Mg ha^{-1} en el III muestreo.
6. La producción radical fina en Palo Seco fue de 0.58 Mg ha^{-1} en el I muestreo, 0.59 Mg ha^{-1} en el II muestreo y 0.62 Mg ha^{-1} en el III muestreo.
7. No existen diferencias significativas entre los distintos muestreos realizados por parcela en un año ($F = 0.77$ $gl = 2, 84$ $P = 0.54$).

8. No hay evidencia de que la toma de la muestra en un sitio depende del efecto del tiempo ($F = 0.77$ gl = 4, 84 $P = 0.54$).
9. La altitud y la precipitación son factores que no influyen en la producción de raíces finas < de 2 mm de diámetro.
10. La producción promedio anual en el área de estudio fue de $1.87 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ de raíces finas < de 2 mm de diámetro, a una profundidad de 10 cm.
11. La producción promedio anual en Hornito fue de $1.97 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ de raíces finas < de 2 mm de diámetro, a una profundidad de 10 cm.
12. La producción promedio anual en Honda B fue de $1.86 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ < de 2 mm de diámetro, a una profundidad de 10 cm.
13. La producción promedio anual en Palo Seco fue de $1.78 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, de raíces finas < de 2 mm de diámetro, a una profundidad de 10 cm.
14. No existen diferencias significativas en la producción radical fina entre las parcelas ($F = 0.50$ gl = 2, 42 $P = 0.61$).
15. La densidad aparente promedio para Hornito fue de 0.42 g cm^{-3} , Honda B 0.20 g cm^{-3} y Palo Seco con 0.49 g cm^{-3} .
16. La densidad aparente es similar en los diferentes muestreos realizados en cada parcela. Hornito ($F = 0.58$, gl = 2, $P \geq 0.05$), Honda B ($F = 1.55$, gl = 2, $P \geq 0.05$) y Palo Seco ($F = 0.05$, gl = 2, $P \geq 0.05$).

17. La producción de raíces finas se relaciona con la disponibilidad de nutrientes como nitrógeno, fósforo, potasio, calcio y magnesio.
18. En el área de estudio se estimó un promedio de $2.25 \text{ Mg C ha}^{-1}$ en raíces finas a una profundidad de 10 cm, previo a la instalación del método "Ingrowth core".
19. El promedio de carbono almacenado en Hornito fue de $2.66 \text{ Mg C ha}^{-1}$, en Honda B $2.54 \text{ Mg C ha}^{-1}$ y en Palo Seco $1.55 \text{ Mg C ha}^{-1}$; previo a la instalación del método "Ingrowth core".
20. El promedio de carbono almacenado en el área de estudio fue de $0.94 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en raíces finas < de 2 mm y a una profundidad de 10 cm.
21. El promedio de carbono almacenado en Hornito fue de $0.99 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, en Honda B $0.94 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y en Palo Seco $0.90 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en raíces finas < de 2 mm y a una profundidad de 10 cm.
22. Se estimó que la producción de raíces finas en el bosque es de aproximadamente 2.5 años.

8. RECOMENDACIONES

1. Realizar estudios a diferentes elevaciones (Bosques de tierras bajas y altas) para determinar si la altitud es un factor determinante en la biomasa de raíces finas.
2. Realizar estudios de biomasa considerando diferentes tipos de suelo.
3. Realizar estudios considerando la densidad del suelo para determinar si este factor influye en la producción radical fina.
4. Realizar otros estudios donde se relacione la disponibilidad de nutrientes con la producción de raíces finas.
5. Realizar estudios fertilizando el suelo con diferentes nutrientes para determinar, si un determinado nutriente influye en la producción de raíces.
6. Realizar estudios más detallados de las proporciones de minerales necesarios para el desarrollo de las plantas.
7. Realizar más estudios en el país de biomasa radical fina, donde se estime el almacenamiento de carbono para conocer realmente el aporte del sistema radical.
8. Realizar un estudio por 2 ½ en las parcelas Hornito, Honda B y Palo Seco; cada cuatro meses para saber si la producción varía cada cuatro meses.

9. BIBLIOGRAFÍA

- Adamek, M., M. D. Corre & D. Hölscher. 2011. Responses of fine roots to experimental nitrogen addition in a tropical lower montane rain forest, Panamá. *Journal of Tropical Ecology*. 27: 73 - 81.
- ANCON - CEPESA. 2004. Plan de Manejo del Bosque Protector de Palo Seco. Autoridad Nacional del Ambiente, Panamá. <http://burica.wordpress.com/> revisado 20 de enero de 2011.
- Andersen, K., B. Turner & J. Dalling. 2010. Soil-based habitat partitioning in understory palms in lower montane tropical forests. *Journal of Biogeography*. 37: 278 - 292
- Andrade, H. 1999. Dinámica productiva de sistemas silvopastoriles con *Acacia mangium* y *Eucalyptus deglupta* en el trópico húmedo. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). Turrialba, Costa Rica. 70 p.
- Andrade, H. & M. Ibrahim. 2003. ¿Cómo monitorear el secuestro de carbono en los sistemas silvopastoriles? *Agroforestería en las Américas*. 10: 39 – 40.
- Aragão, L.E.O.C., Y. Malhi, D.B. Metcalfe, J. E. Silva-Espejo, E. Jiménez, D. Navarrete, S. Almeida, A. C. L. Costa, N. Salinas, O. L. Phillips, L. O. Anderson, E. Alvarez, T. R. Baker, P. H. Goncalvez, J. Huamán-Ovalle, M. Mamani-Solorzano, P. Meir, A. Monteagudo, S. Patiño, M. C. Peñuela, A. Prieto, C. A. Quesada, A. Rozas-Dávila, A. Rudas, J. A. Silva Jr. & R.

- Vásquez. 2009. Above and below - ground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils. *Biogeosciences*. 6: 2759 – 2778.
- Armenteras, D., C. Cadena & R. Moreno. 2007. Evaluación del estado de los bosques de niebla y de la meta 2010 en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C. Colombia. 72 p.
- Atlas Nacional de la república de Panamá. 2007. Instituto Geográfico Nacional "Tomy Guardia". Cuarta edición. Editora Novo Art S. A. en Panamá.
- Ávila, G. 2000. Fijación y almacenamiento de carbono en sistemas de café bajo sombra, café a pleno sol, sistemas silvopastoriles y pasturas a pleno sol. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). Turrialba, Costa Rica. 99 p.
- Azcón - Bieto, J., I. Fleck, X. Aranda & N. Gómez-Casanovas. 2008. Fotosíntesis, factores ambientales y cambio climático, p. 247 - 263. In Azcón - Bieto, J. & M. Talón (eds). *Fundamentos de fisiología vegetal*. Barcelona, España.
- Bonilla, I. 2008. Introducción a la nutrición mineral de las plantas. Los elementos minerales, p. 103-121. In Azcón-Bieto, J. & M. Talón (eds). *Fundamentos de fisiología vegetal*. Barcelona, España.
- Brown, S. 1997. Estimating biomass and biomass change of tropical forests. A primer FAO Forestry paper. Rome, FAO. Vol. 134.

- Brown, S. & A. Lugo. 1982. The storage and production of organic matter in tropical forest and their role in the global carbon cycle. *Biotropica* 14: 161 – 187.
- Bubb, P., I. May, L. Miles & J. Sayer. 2004. *Cloud Forest Agenda*. UNEP _ WCMC, Cambridge, UK. 32 p.
- Cavalier, J. 1992. Fine root biomass and soil properties in a semideciduous and a lower montane rain Forest in Panamá. *Plant and soil* 142: 187 - 201.
- Cavalier, J., J. Estevez & B. Arjona. 1996. Fine Root Biomass in the Three Successional Stages of an Andean Cloud Forest in Colombia. *Biotropica*. 28 (4 b): 728-736.
- Chocovar, A. & C. Picchi. 2006. Estimación del costo de extracción de raíces de pinos en la determinación de biomasa en cinco sitios de la prov. de Jujuy. Universidad Nacional de Jujuy. Argentina. 8 p.
- Cifuentes - Jara, M. 2008. Aboveground Biomass and Ecosystem Carbon Pools in Tropical Secondary Forests Growing in Six Life Zones of Costa Rica. Oregon State University. 178 p.
- Cubero, J & S. Rojas. 1999. Fijación de carbono en plantaciones de melina (*Gmelina arborea* Roxb.), teca (*Tectona grandis* L.f.) y pochote (*Bombacopsis quinata* Jacq.) en los cantones de Hojanca y Nicoya, Guanacaste, Costa Rica. Tesis Licenciatura en Ciencias Forestales con Énfasis en Desarrollo Forestal. Facultad de Ciencias de la Tierra y el Mar. Escuela de Ciencias Ambientales. Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica. 95 p.

- Dalling, J., A. Morris, P. Caballero, K. Andersen & B. Turner. 2010 La Dinámica del bosque de montaña en la Reserva Forestal Fortuna, Chiriquí. *Tecnociencias*. 12 (1): 119 - 135.
- Donoso, S., F. Ruiz y M. Herrera. 2001 - 2002. Distribución y cantidad de biomasa de raíces finas en plantaciones clonales de *Eucalyptus globulus*. *Ciencias forestales*. 16 (1 - 2) 3 - 10.
- Gaitán, J., E. Penón & M. Costa. 2005. Distribución de raíces finas de *Eucalyptus globulus* ssp. *maidenii* y su relación con algunas propiedades del suelo. *Ciencias Forestales*. 15 (1) 33 - 41.
- Gárate, A. & I. Bonilla. 2008. Nutrición mineral y producción vegetal, p. 143-164. In Azcón-Bieto, J. & M. Talón (eds). *Fundamentos de fisiología vegetal*. Barcelona, España.
- Girardin C. A. J., Y. Malhi, L. E. O. C. Aragão, M. Mamani, W. Huaraca Huazco, L. Durand, K. J. Feeleys, J. Rapps, J. E. Silva-Espejo, M. Silmans, N Salinas & R. J. Whittaker. 2010. Net primary productivity allocation and cycling of carbon along a tropical forest elevational transect in the Peruvian Andes. *Global Change Biology*. 16: 3176 – 3192.
- Hertel, D., C. Leuschner & D. Holsher. 2003. Size and Structure of Fine Root Systems in Old - growth and Secondary Tropical Montane Forests (Costa Rica). *Biotropica* 35 (2): 143 - 153.
- Holdridge, L.R. 1987. *Ecología basada en zonas de vida*. San José, Costa Rica. IICH. 216 p.

- Holscher, D., B. Dunker, M. Harbush & M. Corre. 2009. Fine Root Distribution in a Lower Montane Rain Forest of Panama. *Biotropica* 41: 312 - 318.
- IPCC. 2005. Orientación sobre las buenas prácticas para uso de la tierra, cambio de uso de la tierra y silvicultura. Grupo de expertos sobre el Cambio Climático. Programa del IPCC sobre inventarios nacionales de gases de efecto invernadero. <http://www.ipcc.ch>
- IPCC. 2007. Cambio climático 2007. Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. IPCC, Ginebra, Suiza. 104 p.
- Jiménez, C. & D. Arias. 2004. Distribución de la biomasa y densidad de raíces finas en un gradiente sucesional de bosques en la Zona Norte de Costa Rica. Instituto Tecnológico de Costa Rica. 23 p.
- Lagos, O. & S. Vanegas. 2003. Impacto del aprovechamiento forestal en la biomasa y carbono de bosques naturales de Nueva Quezada, Río San Juan. Universidad Centroamericana (UCA). Managua, Nicaragua. 108 p.
- Leushner, C., G. Moser, C. Bertsch, M. Röderstein & D. Hertel. 2007. Large altitudinal increase in tree root/shoot ratio in tropical mountain forests of Ecuador. *Basic and Applied Ecology*. 8: 219 - 230.
- Metcalfe, D. 2002 - 2006. Measuring root dynamics in tropical ecosystems. A field manual. Pan - Amazonia project. University of Edinburgh, Scotland, U. K. 19 p.

- Metcalfe, D., P. Meir, L. Aragao, A. da Costa, S. Almeida, A. Braga, P. Goncalves, J. Athaydes, Y. Malhi & M. Williams. 2008 a. Sample sizes for estimating key ecosystem characteristics in a tropical terra firme rainforest. *Forest Ecology and Management* 255: 558 – 566
- Metcalfe, D., P. Meir, L. Aragao, A. da Costa, A. Braga, P. Goncalves, J. Athaydes, S. Almeida, L. Dawson, Y. Malhi & M. Williams. 2008 b. The effects of water availability on root growth and morphology in an Amazon rainforest. *Plant soil* 311: 189 - 199.
- Montagnini, F. & C. Jordan. 2002. Reciclaje de nutrientes, *In*: Guariguata M. & G. Kattan (eds). *Ecología y conservación de bosque neotropicales*. Cartago, Costa Rica. P. 167 – 191.
- Myers, C. 1969. The Ecological Geography of Cloud Forest in Panama. *American Museum of Natural History*. 2396,1 - 52.
- Nadelhoffer, K. & J. Raich. 1992. Fine root production estimates and belowground carbon allocation in forest ecosystems. *Ecology*. 73 (4):1139 - 1147.
- Polzot, C. 2004. Carbon Storage in Coffee Agroecosystems of Southern Costa Rica: Potential Applications for the Clean Development Mechanism. Facultad de Estudios Ambientales. Universidad de York, Toronto, Ontario, Canadá. 149 p.
- Pounds J.A. *et al.* (1999) Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398: 611

- Ramos, N. 2010. Influencia de factores ambientales como: Humedad, temperatura y precipitación en la producción de biomasa aérea vegetal, en dos parcelas de bosques montañosos del occidente de Panamá, Reserva Forestal Fortuna (Bosque de Quebrada Honda A y Hornito). Universidad Autónoma de Chiriquí. 94 p.
- Segura, M. 1999. Valoración del servicio de fijación y almacenamiento de carbono en bosques privados en el área de conservación Cordillera Volcánica Central, Costa Rica. Turrialba, Costa Rica. 133 p.
- Serrano, K. & C. Velásquez. 2010. Producción de biomasa vegetal aérea y su relación con los factores ambientales (precipitación, temperatura y humedad relativa) en los Bosques Montañosos de la Reserva Forestal Fortuna y el Bosque Protector Palo Seco. Universidad Autónoma de Chiriquí. 61 p.
- Sierra, C. A., J. I. Del Valle & S. A. Orrego. 2001. Ecuaciones de biomasa de raíces y sus tasas de acumulación en bosques sucesionales y maduros tropicales de Colombia. Proyecto de eficiencia de las coberturas vegetales en la asimilación de CO₂. Empresas públicas de Medellín E. S. P., Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín.
- Suárez, D. 2002. Cuantificación y valoración económica del servicio ambiental almacenamiento de carbono en sistemas agroforestales del café en la Comarca Yassica Sur, Matagalpa Nicaragua. Turrialba, Costa Rica. 131 p.
- Turner, B. 2008. Resource partitioning for soil phosphorus: a hypothesis. *Journal of ecology* 96: 698 – 702.

Vogt, K., D. Vogt & J. Bloomfield. 1998. Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forests at an ecosystem level. *Plant and soil* 200: 71 - 89.