

ARTICULO CIENTÍFICO

Distribución de la biomasa y densidad de raíces finas en una gradiente sucesional de bosques en la Zona Norte de Costa Rica¹

César Jiménez Rodríguez²
Dagoberto Arias Aguilar²

Resumen

En este estudio se evaluó la distribución de la biomasa radical, el índice de área radical (RAI) y la densidad longitudinal (RLD) de raíces finas (< 5 mm) en una gradiente sucesional de bosques húmedos tropicales en la zona de Florencia de San Carlos, Costa Rica. La variación de estos parámetros se evaluó en función de la profundidad del suelo y del estado sucesional. La biomasa radical, al igual que el RAI y el RLD, disminuyen conforme aumenta la profundidad en el perfil y coincide con los cambios en las propiedades físicas del suelo evaluadas. La acumulación de biomasa varía en los diferentes estados sucesionales, siendo el bosque secundario de 24 años el que presenta mayor biomasa radical ($440,62 \text{ g/m}^2$) y los pastos los de menor acumulación ($74,62 \text{ g/m}^2$). Sin embargo, no se encontró una tendencia definida que explique los cambios en las características radicales evaluadas con respecto al estado sucesional. Lo anterior pone en evidencia que existe un fuerte efecto de la calidad del sitio. Variaciones de la biomasa radical en el perfil del suelo se deben principalmente a características topográficas, aumento del porcentaje de arena y disminución de la densidad real en algunos horizontes del suelo. La utilización de variables obtenidas a partir del estudio de raíces finas podría jugar un papel muy importante para caracterizar la productividad de estos bosques.

Palabras clave: Bosque secundario, Raíces finas, Biomasa radical, Índice de área radical, Densidad longitudinal, Suelos, Costa Rica, Bosque húmedo tropical.

Abstract

Fine roots biomass and density distribution in a successional gradient in the Costa Rican northern region. This study evaluated root biomass distribution, root area index (RAI) and longitudinal density (RLD) of fine roots (< 5 mm) in a successional gradient of tropical rain forest in Florencia de San Carlos, Costa Rica. The variation of these parameters was evaluated as a function of soil depth and successional stage. Root biomass as well as RAI and RLD, decreases as soil profile increases and correlates with changes in the evaluated physical properties of soil. Biomass

¹ Investigación realizada con apoyo de la Vicerrectoría de Investigación y Extensión del Instituto Tecnológico de Costa Rica (2004), dentro del programa de Proyectos Estudiantiles.

² Instituto Tecnológico de Costa Rica. cdjimenezcr@yahoo.com, darias@itcr.ac.cr

accumulation varies in the different successional stages, being the 24 years old forest the one with the largest root biomass ($440,62 \text{ g/m}^2$) and grasses the one with the lowest accumulation ($74,62 \text{ g/m}^2$). However, a definite tendency was not found that explained changes in the evaluated root characteristics related to successional stage. This indicates that there is a strong effect of site quality. Root biomass variations in the soil profile are mainly due to topographic features, to increase in sand percentage and to the actual density decrease in some soil layers. The utilization of variables obtained from the study of fine roots could play an important role to characterize productivity of this type of forests.

Keywords: Secondary forest, fine roots, root biomass, root area index, longitudinal density, soils, Costa Rica, Tropical rain forest.

INTRODUCCIÓN

Los bosques húmedos de Costa Rica se han caracterizado por una exuberante biodiversidad y han sido utilizados tradicionalmente para la obtención de productos forestales, así como medicinas y alimentos. Pero además han generado una serie de servicios ambientales que hasta recientemente han sido valorados por la sociedad costarricense. La utilización excesiva del recurso maderero, durante las últimas 4 décadas ha conllevado a la disminución en el área de cobertura boscosa. Este cambio en el uso del suelo ha provocado serios problemas y trastornos en el suelo, debido a la erosión, la pérdida de nutrientes, la compactación y en general la pérdida de la riqueza biológica.

La legislación forestal costarricense no permite la eliminación de los bosques y se incentiva la recuperación de aquellas áreas de vocación forestal. Adicionalmente, los trastornos ocasionados por actividades como la ganadería han propiciado un aumento del área de cobertura de sucesión natural denominada como bosques secundarios. El desarrollo de los bosques secundarios húmedos en Costa Rica, coincidió con la eliminación del bosque natural para el establecimiento de actividades agropecuarias y su posterior abandono. La mayoría de estos bosques secundarios iniciaron su etapa de sucesión sobre suelos con diferentes grados de degradación, tanto por factores físicos y químicos como biológicos. Algunos autores han caracterizado las etapas sucesionales en bosques secundarios según los siguientes aspectos:

Etapas sucesionales del bosque secundario

Primera etapa

Esta etapa abarca los tres primeros años después del abandono de las actividades que se realizaban en el sitio, se caracteriza principalmente por la presencia de plantas herbáceas, bejucos y arbustos; las plantas heliófitas de rápido crecimiento colonizan el sitio y aumentan poco a poco la altura del dosel (COSEFORMA, 1999; Müller, 2002; Smith, 1997).

Segunda etapa

Corresponde desde los primeros 2 ó 3 años hasta los 12 ó 18 años. Presenta un dominio de las especies forestales de rápido crecimiento que desplazan poco a poco a las plantas herbáceas por la competencia por la luz, la mayoría de las especies comerciales crecen lentamente bajo la sombra de las especies pioneras (COSEFORMA, 1999; Müller, 2002; Smith, 1997).

Tercera etapa

Es la etapa de mayor edad, abarca de los 18 años en adelante. Estos bosques presentan un dosel alto, dominado por las especies heliófitas durables de interés comercial, una menor cantidad de sotobosque y una diferenciación entre los diversos estratos, además se empiezan a presentar especies de esciófitas que crecen a la sombra de las heliófitas durables (COSEFORMA, 1999; Müller, 2002; Smith, 1997).

Funciones de los bosques secundarios

Tomando en cuenta la cantidad de bosques secundarios que existen en el país, es importante resaltar las diversas funciones que estos tienen para el desarrollo económico y social.

Los bosques secundarios proveen beneficios económicos derivados del pago por servicios ambientales, productos maderables y no maderables del bosque, beneficios ecológicos como la fijación de carbono (CO₂), protección del agua y del suelo, mantenimiento de la biodiversidad, entre otros. La importancia de estos bosques en el contexto nacional, ha despertado el interés de diversos investigadores en comprender la dinámica y función de dichas áreas (Quirós, 1999).

La fijación de carbono es uno de los temas más actuales, debido a su importancia en el mejoramiento de la calidad del ambiente como mecanismo de mitigación del efecto de invernadero. Mundialmente se han desarrollado estudios que incorporan información de la biomasa fijada por los bosques (primarios y secundarios), además del aporte de las plantaciones forestales; no obstante, todas estas investigaciones delimitan sus observaciones en la biomasa aérea de los ecosistemas, sin tomar en cuenta, parcial o totalmente, la biomasa que existe debajo del suelo fijada por medio de los sistemas radicales de los árboles, subestimando la totalidad de la biomasa acumulada en los ecosistemas, ya que algunos autores mencionan que la biomasa radical aporta entre un 10 a un 50% de la biomasa total de un ecosistema (Jackson, 1997; Sierra *et al*, 2001).

Estudios de raíces en bosques secundarios

El enfoque de diversos estudios sobre bosques secundarios en los trópicos, se ha centrado en la caracterización de la dinámica de la sucesión, estructura vertical y horizontal. No obstante, un factor importante en el desarrollo de los bosques secundarios y que ha sido poco estudiado es la función de las raíces de la vegetación y su importancia en el sostén, absorción de nutrimentos y reservas de energía, entre otros (Morales, 1997).

La estrecha relación entre el suelo y las plantas se da por la presencia de las raíces como órganos de anclaje y absorción de nutrientes. Por medio de su estudio se pueden establecer relaciones entre las necesidades fisiológicas de las plantas y el efecto que ocasionan sobre el suelo, así como la relación existente entre las propiedades del suelo y el desarrollo de las raíces.

Morales (1997), menciona que el estudio de las raíces finas dentro de sistemas simultáneos (sitios en los cuales se relacionan muchas especies durante un lapso de tiempo) es importante debido a que en ellos ocurren interacciones entre las diversas especies. Aquí se incluye la competencia en la adquisición de nutrientes y agua por individuos de la misma especie u otras diferentes. En este sentido los estudios de raíces en bosques secundarios que consideren diversas edades y características de los suelos, ayudaría a comprender el papel que juegan los factores de sitio en la dinámica y productividad de los bosques, logrando justificar posibles mejoras en los sistemas de manejo forestal existentes.

El sistema radical está conformado por las raíces que son una de las estructuras más importantes de la planta, ya que cumplen diferentes funciones, tanto en el sostén estructural para el árbol, como en la extracción de nutrientes del suelo, órgano de reserva de nutrientes y el encargado de la

regulación fisiológica de la planta y fijador de carbono (Arnáez, 2002; Jensen, 1994; Morales, 1997), mientras que ambientalmente ayudan en la aireación del suelo y en el flujo de nutrientes del medio en el que la planta se desenvuelve (Flores, 1999).

Las funciones de las raíces están relacionadas con los tejidos que las conforman, el tamaño y características morfológicas de las mismas. El sostén, la conducción de nutrientes y la mayor parte de la fijación de carbono debajo del suelo, está a cargo de las raíces que presentan principalmente tejido secundario, mientras que la absorción de nutrientes y del agua está relacionadas con las raíces que presentan tejido primario; estas últimas son comúnmente denominadas raíces finas y se han caracterizado por ser una de las estructuras más dinámicas y activas de la planta (Flores, 1999; Jensen, 1994).

La diferenciación de las raíces “finas” de las “grosas” es muy difícil y se han propuesto diversas maneras para hacerlo. Uno de los procedimientos más utilizados ha sido la discriminación por medio del diámetro de las raíces usando como parámetros los límites superiores de 2 mm o 5 mm, según sea el objetivo del estudio.

Esta diferenciación se debe principalmente a que las raíces que conforman estas categorías presentan en su superficie tricoblastos, que son las estructuras encargadas de la absorción de nutrientes y del agua del suelo por parte de la planta (Flores, 1999; Jensen, 1994).

Dado que las raíces se desarrollan en sistemas radiculares que varían en longitud, área y función, dependiendo de las especies involucradas y las características ambientales que se presenten en un determinado sitio; se ha visto la necesidad de analizar las raíces por medio de diversos parámetros que faciliten su comprensión, a saber: la densidad de la biomasa de raíces finas (g/m^2), el índice de área radical (m^2/m^2 , RAI por sus siglas en inglés), la densidad radical longitudinal (m/m^2 , RLD por sus siglas en inglés) y la densidad volumétrica (m^3/m^2), entre los más comunes.

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. La densidad lineal (m/m^2 , RLD) es una variable que emplea el valor en longitud de las raíces analizadas, expresándolas en una unidad de área específica, por lo que se relaciona en la aireación del suelo y la conducción de agua y nutrientes después de la muerte de estas pequeñas estructuras (Morales, 1997). El índice de área radical (RAI) que utiliza los valores de largo (mm) y diámetro (mm) de raíces para determinar el área superficial que tiene contacto con el suelo, y la relaciona estrechamente con la absorción de nutrientes, debido a que cuanto mayor sea el área radical mayor serán los tricoblastos que absorben nutrientes del suelo. Todas estas variables han sido directamente relacionadas con la obtención de agua y nutrientes del suelo, debido a que logran expresar de una manera muy sencilla la cantidad de raíces encargadas de la obtención de nutrientes en los sitios estudiados (Morales, 1997; Hertel *et al*, 2003; Jackson, 1997).

Hertel (2003), usó el valor de biomasa de raíces finas (g/m^2) y encontró que en bosques tropicales montañosos en Costa Rica, existe una variación entre el valor de biomasa radical de bosques secundarios y bosques maduros, con una tendencia a crecer conforme aumenta la edad del estrato, debido principalmente a las especies presentes en el bosque y a la edad del mismo; mientras que Vanninen y Mäkelä (1999) encontraron diferencias de la biomasa en bosques templados de *Pinus sylvestris* de diferentes edades en Finlandia, al aumentar la biomasa radical conforme aumenta la edad del bosque.

En la Estación Biológica La Selva en Costa Rica, Raich (1983) analizó el componente de biomasa radical en los bosques húmedos de esa región, y encontró una diferencia poco significativa entre

los valores de biomasa entre el bosque secundario y el bosque primario; no obstante, existe una diferencia muy marcada en la fijación de carbono, lo cual lleva a suponer que el tipo de especies presentes en el área influyen en la fijación de este gas.

Jackson *et al* (1997) y Raich (1983), describen el comportamiento de la biomasa radical conforme se disminuye la profundidad y demuestran un comportamiento exponencial conforme se avanza verticalmente, dando una idea sobre los coeficientes de extinción de raíces.

Deans *et al* (1996), llevaron a cabo en Camerún una investigación sobre el comportamiento de la biomasa radical en bosques secundarios y un bosque primario, se determina que los bosques secundarios con edades de 30 años mantienen una biomasa similar a la de los bosques primarios. Esta conclusión guarda mucha relación con los resultados obtenidos por Sierra *et al* (2001) en Colombia. Deans *et al* (1996) también evaluó el comportamiento de las raíces en relación con la profundidad del suelo, y se comprueba al igual que Jackson *et al* (1997), Raich (1983) y Morales (1997) el comportamiento exponencial de disminución de la biomasa con la profundidad.

Fujita y Yanagisawa (1999) elaboraron en Japón un estudio sobre el comportamiento vertical de las raíces de tres especies forestales (*Quercus serrata*, *Q. glauca* y *Styrax japonica*), donde se determina claramente el comportamiento de reducción de la biomasa radical en relación con la profundidad, atribuida principalmente a la baja capacidad de obtención de agua en profundidades mayores a los 40 cm por parte de las raíces de los árboles.

En el Cuadro 1 se presenta una revisión de los valores sobre biomasa de raíces en diferentes ecosistemas.

Cuadro 1. Variación de la biomasa de raíces finas en función de la profundidad, diámetro de raíces y edad de la vegetación en diferentes ecosistemas del mundo.

Ecosistema	Edad años	Diámetro (mm)	Biomasa (g/m ²)	Profundidad (cm)	Ubicación	Fuente bibliográfica
Ecosistemas Tropicales						
Bosque húmedo primario	n.d.	0 - 5	783	1 - 50	Sarapiquí, Costa Rica	(Raich, 1983)
Bosque húmedo secundario	11	0 - 5	385	1 - 50	Sarapiquí, Costa Rica	(Raich, 1983)
Bosque montano secundario	15	0 - 2	31	1 - 10	Talamanca, Costa Rica	(Hertel <i>et al</i> ; 2003)
Bosque montano secundario	40	0 - 2	337	1 - 10	Talamanca, Costa Rica	(Hertel <i>et al</i> ; 2003)
Bosque montano primario	n.d.	0 - 2	1128	1 - 10	Talamanca, Costa Rica	(Hertel <i>et al</i> ; 2003)
Bosque premontano-tropical primario	n.d.	0 - 5	5478.6	1 - 100	Cordillera de los Andes, Colombia	(Sierra <i>et al</i> , 2001)
Bosque premontano-tropical secundario	---	0 - 5	2036.9	1 - 100	Cordillera de los Andes, Colombia	(Sierra <i>et al</i> , 2001)
Plantación abandonada de <i>Alnus acuminata</i>	26	0 - 5	160	1 - 20	Cordillera de los Andes, Colombia	(Cavelier y Santos, 1999)
Plantación abandonada de <i>Cupressus lusitanica</i>	26	0 - 5	1530	1 - 20	Cordillera de los Andes, Colombia	(Cavelier y Santos, 1999)
Plantación abandonada de <i>Eucalyptus grandis</i>	26	0 - 5	170	1 - 20	Cordillera de los Andes, Colombia	(Cavelier y Santos, 1999)
Plantación abandonada de <i>Pinus radiata</i>	26	0 - 5	210	1 - 20	Cordillera de los Andes, Colombia	(Cavelier y Santos, 1999)
Bosque montano secundario	26	0 - 5	720	1 - 20	Cordillera de los Andes, Colombia	(Cavelier y Santos, 1999)
Pastizales	n.d.	0 - 5	890	1 - 20	Cordillera de los Andes, Colombia	(Cavelier y Santos, 1999)
Bosques siempreverdes secos	n.d.	0 - 2*	203	---	Costa Coromandel, India	(Visalakshi, 1994)
Bosques siempreverdes secos	n.d.	0 - 2*	359	---	Costa Coromandel, India (Puthupet)	(Visalakshi, 1994)

Ecosistema	Edad años	Diámetro (mm)	Biomasa (g/m ²)	Profundidad (cm)	Ubicación	Fuente bibliográfica
Bosque húmedo secundario natural	n.d.	0 - 1	800	1 - 85	Turrialba, Costa Rica	(Berish, 1988)
Bosque húmedo secundario enriquecido con semillas	n.d.	0 - 1	1370	1 - 85	Turrialba, Costa Rica	(Berish, 1988)
Imitación de bosque húmedo secundario	n.d.	0 - 1	1530	1 - 85	Turrialba, Costa Rica	(Berish, 1988)
Plantación de <i>Cordia alliodora</i>	3.5	0 - 1	1000	1 - 85	Turrialba, Costa Rica	(Berish, 1988)
Bosque premontano primario	n.d.	0 - 2	180	1 - 50	Sarapiquí, Costa Rica	(Raich, 1980)
Bosque premontano secundario	5	0 - 2	179	1 - 50	Sarapiquí, Costa Rica	(Raich, 1980)
Bosque húmedo secundario	1	0 - 5	219	1 - 85	Turrialba, Costa Rica	(Berish, 1982)
Bosque húmedo secundario	8	0 - 5	1291	1 - 85	Turrialba, Costa Rica	(Berish, 1982)
Bosque húmedo secundario	70	0 - 5	1555	1 - 85	Turrialba, Costa Rica	(Berish, 1982)
Bosque semideciduo	2	0 - 10	250	1 - 20	Mbalmayo, Camerún	(Deans <i>et al</i> , 1996)
Bosque semideciduo	7	0 - 10	325	1 - 20	Mbalmayo, Camerún	(Deans <i>et al</i> , 1996)
Bosque semideciduo	12	0 - 10	400	1 - 20	Mbalmayo, Camerún	(Deans <i>et al</i> , 1996)
Bosque semideciduo	30	0 - 10	900	1 - 20	Mbalmayo, Camerún	(Deans <i>et al</i> , 1996)
Bosque semideciduo	100	0 - 10	700*	1 - 20	Mbalmayo, Camerún	(Deans <i>et al</i> , 1996)
Bosque semideciduo	n.d.	0 - 2	370 - 1040	1 - 10	Ghana	(Baker, 2003)
Bosque semideciduo	n.d.	0 - 2	2.5	30 - 40	Ghana	(Baker, 2003)
Bosque húmedo	20	0 - 2	550	--	Las Tuxtlas, México	(Flint, 1999)
Bosque húmedo	30	0 - 2	2250	--	Las Tuxtlas, México	(Flint, 1999)
Plantación de <i>Eucalyptus camaldulensis</i>	3	--	12 kg*	1 - 100	Norte de Australia	(Sun & Dickinson; 1995)
Plantación de <i>Casuarina cunninghamiana</i>	3	--	5.5 kg*	1 - 100	Norte de Australia	(Sun & Dickinson; 1995)
Bosque húmedo	--	0 - 2*	404	0 - 20	Barro Colorado, Panamá	(Becker <i>et al</i> ; 1999)
Bosque húmedo	--	0 - 2*	247	0 - 20	Pasoh, Malasia	(Becker <i>et al</i> ; 1999)
Bosque húmedo	--	0 - 2*	264	0 - 20	Andulau, Brunei	(Becker <i>et al</i> ; 1999)

Ecosistema	Edad años	Diámetro (mm)	Biomasa (g/m ²)	Profundidad (cm)	Ubicación	Fuente bibliográfica
Ecosistemas subtropicales						
Bosque húmedo secundario	7	0 - 2	815.83*	0 - 10	Shillong, India	(Arunachalam <i>et al</i> , 1996)
Bosque húmedo secundario	13	0 - 2	852.54*	0 - 10	Shillong, India	(Arunachalam <i>et al</i> , 1996)
Bosque húmedo secundario	16	0 - 2	855.97*	0 - 10	Shillong, India	(Arunachalam <i>et al</i> , 1996)
Bosque de <i>Pinus kesiya</i> (understory)	22	0 - 2	291	0 - 10	Shillong, India	(Arunachalam <i>et al</i> , 1996)
Bosque de <i>Pinus kesiya</i> (gap)	22	0 - 2	237	0 - 10	Shillong, India	(Arunachalam <i>et al</i> , 1996)
Bosque de <i>Pinus kesiya</i> (cut-tree stand)	22	0 - 2	319	0 - 10	Shillong, India	(Arunachalam <i>et al</i> , 1996)
Bosque de <i>Pinus kesiya</i> (soil heap)	22	0 - 2	160	0 - 10	Shillong, India	(Arunachalam <i>et al</i> , 1996)
Ecosistemas templados						
Bosques de <i>Pinus silvestris</i>	23	0 - 5	1841	1 - 15	Finlandia	(Vanninen & Mäkelä; 1999)
Bosques de <i>Pinus silvestris</i>	38	0 - 5	3703	1 - 41	Finlandia	(Vanninen & Mäkelä; 1999)
Bosques de <i>Pinus silvestris</i>	78	0 - 5	4320	1 - 36	Finlandia	(Vanninen & Mäkelä; 1999)
Bosques de <i>Pinus silvestris</i>	178	0 - 5	3019	1 - 32	Finlandia	(Vanninen & Mäkelä; 1999)
Bosques de <i>Pinus silvestris</i>	15	0 - 5	2775	1 - 43	Finlandia	(Vanninen & Mäkelä; 1999)
Bosques de <i>Pinus silvestris</i>	43	0 - 5	2564	1 - 34	Finlandia	(Vanninen & Mäkelä; 1999)
Bosques de <i>Pinus silvestris</i>	83	0 - 5	2715	1 - 42	Finlandia	(Vanninen & Mäkelä; 1999)
Bosque de <i>Picea abies</i> , sin raleo	47 - 51	0 - 10	62.8	--	Tisted Noerskov, Dinamarca	(Vesterdal <i>et al</i> , 1995)
Bosque de <i>Picea abies</i> , 17% área basal raleada	47 - 51	0 - 10	38.6	--	Tisted Noerskov, Dinamarca	(Vesterdal <i>et al</i> , 1995)
Bosque de <i>Picea abies</i> , 33% área basal raleada	47 - 51	0 - 10	11.9	--	Tisted Noerskov, Dinamarca	(Vesterdal <i>et al</i> , 1995)
Bosque de <i>Picea abies</i> , 50% área basal raleada	47 - 51	0 - 10	7.4	--	Tisted Noerskov, Dinamarca	(Vesterdal <i>et al</i> , 1995)
Bosque de <i>Picea abies</i> , sin raleo	47 - 51	0 - 10	278.5	--	Store Dyrehave, Dinamarca	(Vesterdal <i>et al</i> , 1995)
Bosque de <i>Picea abies</i> , 17% área basal raleada	47 - 51	0 - 10	329.2	--	Store Dyrehave, Dinamarca	(Vesterdal <i>et al</i> , 1995)
Bosque de <i>Picea abies</i> , 33% área basal raleada	47 - 51	0 - 10	268.5	--	Store Dyrehave, Dinamarca	(Vesterdal <i>et al</i> , 1995)
Bosque de <i>Picea abies</i> , 50% área basal raleada	47 - 51	0 - 10	173.9	--	Store Dyrehave, Dinamarca	(Vesterdal <i>et al</i> , 1995)

Nota: n.d. = edad no determinada del bosque.

---- = dato no disponible en la fuente.

* = valor determinado por medio de información general del documento.

OBJETIVO DEL ESTUDIO

Este estudio buscó caracterizar la distribución de la biomasa y la densidad de raíces finas en función de las características físicas del suelo y el estado sucesional del bosque.

METODOLOGÍA

Sitio de estudio

La investigación se desarrolló en un gradiente sucesional de bosques ubicados en la Zona Norte de Costa Rica. Este gradiente está tipificado por cinco condiciones de sitio, cuya diferencia radica en las etapas sucesionales que abarcan desde áreas con pasto, bosque secundario y bosque primario.

El área de estudio se localiza en la sede regional del Instituto Tecnológico de Costa Rica (Santa Clara), en el distrito Florencia del cantón de San Carlos, Alajuela, dentro de la zona de vida Bosque muy Húmedo Premontano, con una precipitación media anual de 4000 mm y suelos del orden Inceptisoles (Ortiz, 2000; Mena, 2002; Quirós, 1999).

Los muestreos de raíces y suelos se realizaron en dos sectores relativamente cercanos bajo las mismas condiciones bioclimáticas (Figura 1). El primer sector representa las etapas sucesionales tempranas, conformado por un área de pastos (etapa inicial), bosque secundario de 12 años y un bosque secundario de 24 años denominado “La Esmeralda”. Estos sitios presentan una topografía plana sin mucha variación en las pendientes del terreno.

El área de pastos actualmente es dedicada al pastoreo de ganado de leche; la superficie está cubierta por una vegetación dominada principalmente por gramíneas y está sujeta a la compactación del suelo por la continua presencia de ganado.

El área del bosque de 12 años fue inicialmente dedicada al cultivo de banano, en la cual se estableció posteriormente una plantación de *Terminalia amazonia*, que fue abandonada tras la pérdida de los árboles posterior al establecimiento. Este sitio a pesar de la edad tiene características muy similares a un charral recién establecido por el grado de infestación de lianas. El área está dominada por especies heliófitas de rápido crecimiento de las familias Cecropiaceae, Malvaceae, Piperaceae, Musaceae, entre otras, las cuales originan un dosel cuya altura varía entre 3 y 5 m.

El bosque de 24 años, cubre un área de 19 ha aproximadamente; utilizada en el pasado para el cultivo del *Coffea arabica*. Este bosque contiene 89 especies representantes de 29 familias arbóreas de importancia forestal, como Anacardiaceae, Apocynaceae, Bignoniaceae, Bombacaceae, Vochysaceae, entre otras (Mena, 2002).

El segundo sector de estudio se localiza cerca de la localidad de Pénjamo, San Carlos; contiene al bosque secundario maduro (31 años) y el área de bosque primario como la etapa clímax. Esta zona presenta un relieve quebrado (30% de pendiente). El bosque secundario maduro fue dedicado al pastoreo y al cultivo de “yuca” (*Manihot esculenta* Cranz), tiene un área de aproximadamente 4 ha, presenta 33 especies agrupadas en familias de importancia forestal como Anacardiaceae, Bombacaceae, Boraginaceae, Burseraceae, Myricaceae, entre otras. La altura promedio de los árboles alcanza los 22 m (Quirós, 1999).

El bosque primario forma parte de un bloque de 1110 ha de bosque (Ortiz, 2000), cuya vegetación es muy similar a la del bosque secundario de 31 años. Cabe resaltar la existencia de otras especies como la “caobilla” (*Carapa guianensis*) y palmas con muy buen desarrollo.

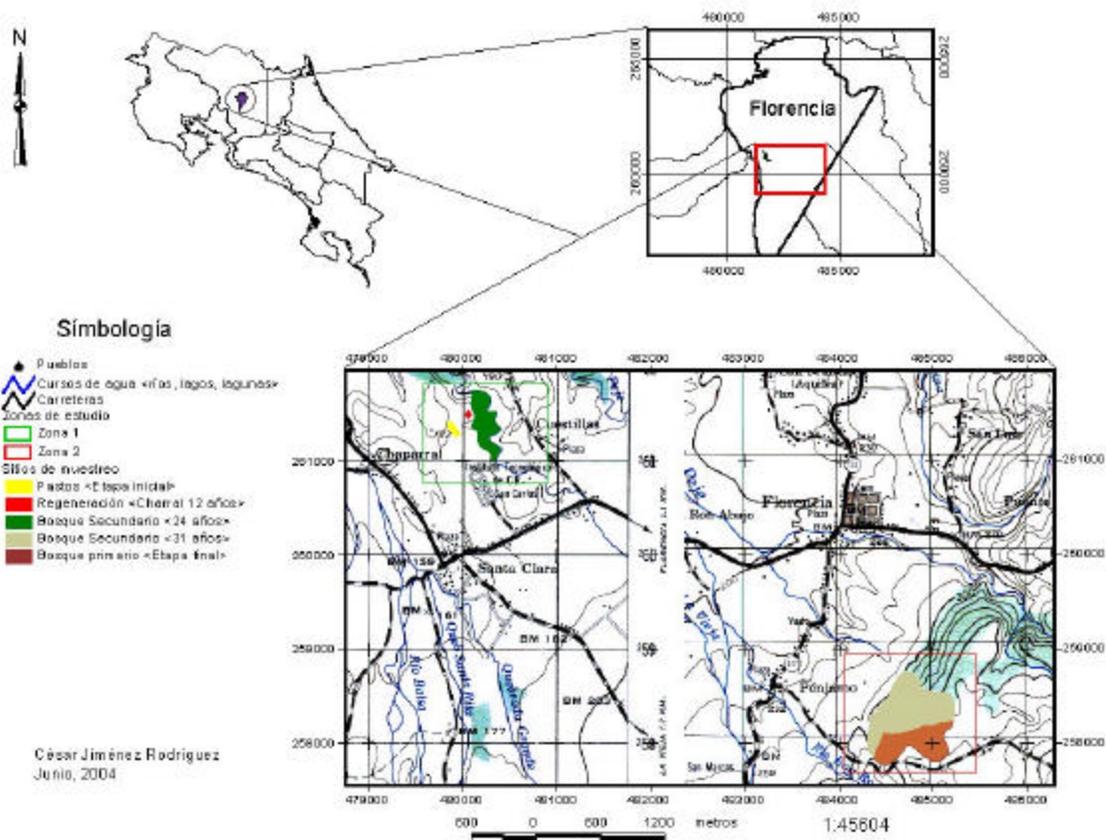


Figura 1. Mapa de ubicación de los sitios de muestreo. Florencia, Alajuela, Costa Rica.

Muestreo

La toma de muestras para los análisis de suelo y raíces se realizaron de forma aleatoria dentro de cada uno de los sitios de estudio. Se seleccionaron 3 sitios dentro de cada tipo de cobertura; en cada punto de muestreo se realizó una calicata de un metro de profundidad, en la cual se tomaron tres muestras de suelo y raíces cada 10 cm hasta abarcar un metro. Para la obtención de las muestras de raíces se procedió a la utilización de un anillo metálico de 10 cm de alto y 10,16 cm de diámetro; para la obtención de las muestras de suelo se utilizó un cilindro metálico de 5 cm de alto y 5,08 cm de diámetro; las muestras fueron empacadas en bolsas de polietileno para su transporte al laboratorio.

En el laboratorio, las muestras de raíces fueron lavadas y separadas por medio de un tamiz de 0,5 mm de apertura después de una inmersión en agua (Figura 2). Se separaron las raíces más gruesas y otros residuos procurando dejar en la muestra solamente las raíces inferiores a 5 mm de diámetro, se determinó su peso gravimétricamente tanto seco como húmedo (biomasa).



Figura 2. Lavado y separación de raíces (a). Residuos y raíces de cada muestra (b)

Con la ayuda del software WinRHIZO Pro 3.9g se determinó el área y largo de las raíces en estado húmedo, por medio de estos valores se pudo estimar la biomasa (g/m^2), densidad lineal (m/m^2) y el índice de área radical (m^2/m^2). Se realizaron análisis físicos (a cada una de las muestras de suelo) para determinar la densidad aparente y real (g/cm^3) por medio del picnómetro, los valores de porosidad total (%) y el contenido de humedad (%); la textura del suelo expresada en porcentaje de arcilla, fue estimada por medio del método de Bouyoucos y la compactación (kg/cm) de cada una de las profundidades por medio de un penetrómetro de 0.1781 cm^2 de área.

Análisis estadístico

Se analizaron las relaciones entre el tipo de cobertura, profundidad y edad; tomando como variables de comparación la biomasa radical, la densidad lineal, el RAI, y las propiedades físicas del suelo obtenidas tanto en el campo como en el laboratorio. Los análisis estadísticos se realizaron por medio del programa SPSS 8.0 Standard versión.

Se compararon los valores medios de biomasa con la profundidad de muestreo en las diferentes coberturas; se comparó la biomasa radical, la densidad lineal y el RAI en cada una de las coberturas muestreadas, para determinar variaciones con respecto a la edad y cobertura dominante. La interpretación se basó principalmente en el análisis de varianza y pruebas de comparación múltiple (prueba de Tukey), para determinar diferencias entre las distintas relaciones establecidas ($p < 0,05$).

Las comparaciones se graficaron por medio de “boxplot”, en los cuales se muestran los valores de la mediana, valores máximos y mínimos, y los cuartiles de cada uno de los valores extremos (Figura 3).

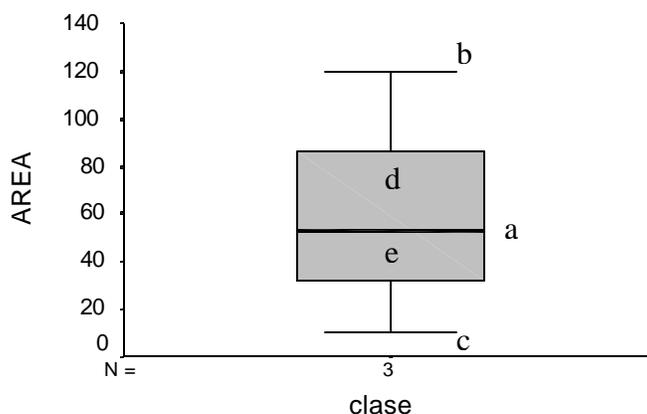
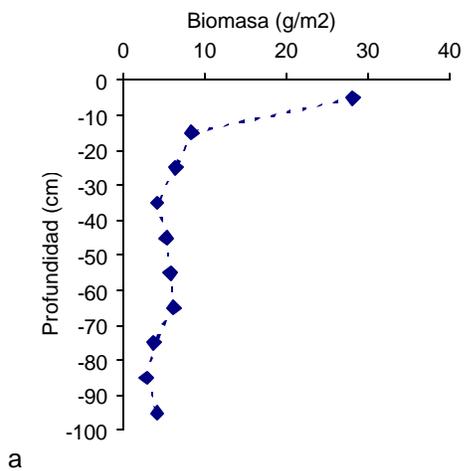


Figura 3. Descripción de los gráficos “boxplot” utilizados en el análisis de resultados. a) mediana; b) valor máximo, c) valor mínimo, d) primer cuartil del valor máximo y e) primer cuartil del valor mínimo.

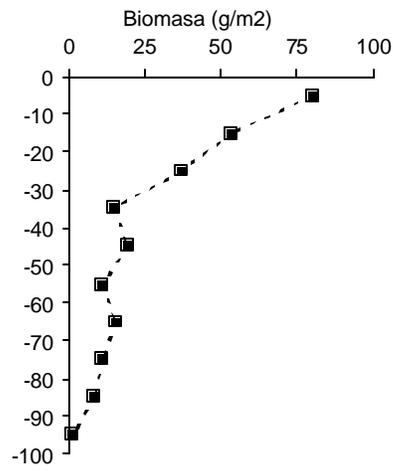
RESULTADOS

Variación de la biomasa radical en función de la profundidad

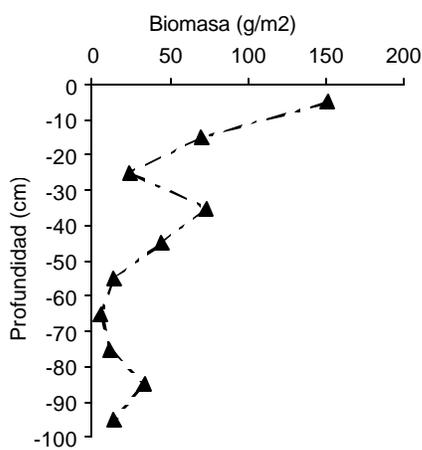
La mayor cantidad de biomasa radical correspondiente a las raíces finas se concentra en los primeros 10 cm de profundidad del suelo y tiende a la disminución a lo largo del perfil (Figura 4). La tasa de disminución de la biomasa radical puede oscilar entre el 55% y el 98% de la biomasa del primer horizonte, lo que demuestra claramente la disminución de manera exponencial dentro del perfil del suelo. Esto concuerda con estudios como los realizados por Fujita y Yanagisawa (1999) y Raich (1983) que demuestran que el comportamiento de las raíces finas con respecto a la profundidad se caracteriza principalmente por la alta concentración de biomasa en los primeros centímetros del suelo, disminuyendo gradualmente conforme aumenta la profundidad. Esta tendencia puede ser explicada por los cambios en la compactación del suelo, el contenido de arcilla y la porosidad que afectan directamente la capacidad de absorción de humedad a lo largo del perfil del suelo. Flores (1999) y Jensen (1994) explican con mayor detalle que la presencia de tejidos primarios de muy baja resistencia mecánica como es el caso de las raíces finas, no pueden crecer adecuadamente bajo condiciones de compactación y altas presiones en el suelo, además por la alta compactación existe una menor disponibilidad de aire, lo que dificulta enormemente el intercambio gaseoso de las raíces con el sustrato.



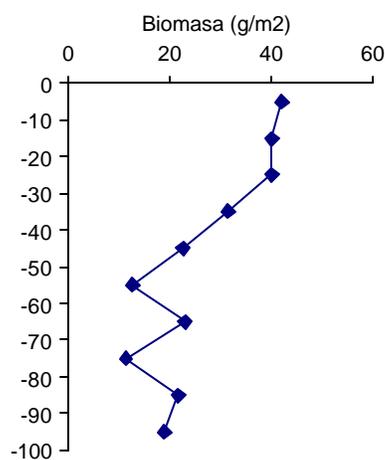
a



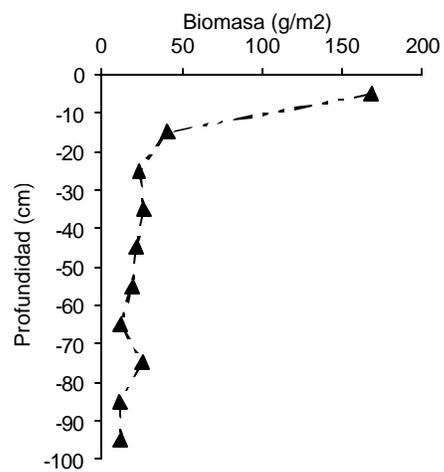
b



c



d



e

Figura 4. Variación de la biomasa de raíces finas (<5 mm) en función del tipo de cobertura y profundidad de muestreo, San Carlos, 2004. a) pastos; b) bosque de 12 años; c) bosque secundario de 24 años; d) bosque secundario de 31 años; e) bosque primario.

Alfaro *et al* (2001), mencionan que la concentración de la biomasa de raíces se localiza prioritariamente en los primeros horizontes del suelo, debido principalmente a la alta tasa de actividad microbial y a la acumulación de nutrimentos en estas capas superficiales. Estos aspectos no fueron considerados en este estudio.

Un análisis más detallado de cada uno de los sitios estudiados, indica que la presencia de biomasa de raíces finas a lo largo del perfil del suelo, puede presentar además fluctuaciones, que podrían explicarse en cambios en las propiedades del suelo. La disminución de la biomasa radical, mantiene un patrón similar con respecto a la variación de algunas propiedades físicas del suelo que varían conforme la profundidad aumenta; propiedades como el porcentaje de limo y arena, contenido de humedad y porosidad, disminuyen conforme se aumenta la profundidad de muestreo, mientras que otras características como la compactación (kg/cm^2), porcentaje de arcilla y densidad real (g/m^3) aumentan con respecto a la profundidad.

En los sitios muestreados bajo el bosque secundario de 24 y el de 31 años, respectivamente, se observan fluctuaciones que se alejan del comportamiento exponencial esperado (Figura 4, gráficos c y d). Esto indica que también existe variabilidad en la distribución vertical de las raíces finas dentro de un mismo sitio. El análisis de propiedades físicas del suelo revela cambios en los valores de compactación del suelo (Figura 5). Un aumento en la compactación del suelo a 35 cm de profundidad fue asociado a la presencia de pedregosidad y textura arenosa; sin embargo, esta anomalía mejora considerablemente la porosidad del sitio, por lo que las raíces tienen una serie de condiciones para la aireación, así como la presencia de humedad que les permite crecer libremente y sin restricciones en ese estrato analizado. Resultados similares fueron reportados por Carvajal (2003) en Monteverde, Costa Rica, donde la presencia de capas arenosas en el perfil del suelo, causó un aumento en la biomasa radical.

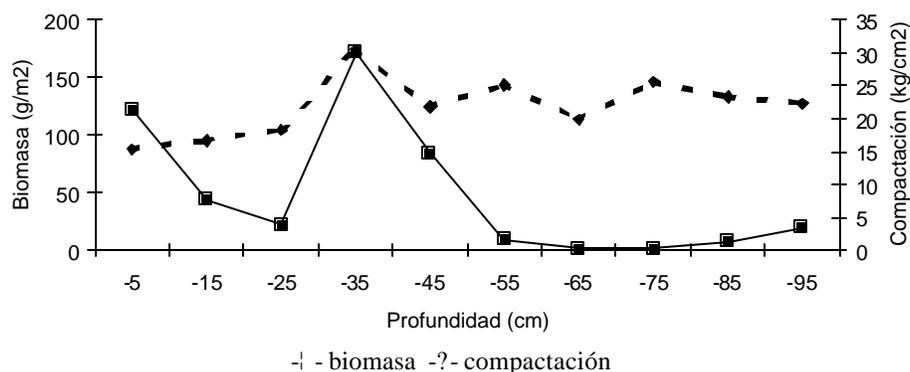


Figura 5. Variación de la biomasa radical y características físicas del suelo en función de la profundidad de muestreo en el bosque secundario de 24 años de edad, San Carlos, 2004.

Variación de la biomasa de raíces finas en función del estado sucesional

En este estudio se analizaron las variaciones de la biomasa radical según el estado sucesional del ecosistema bajo dos escenarios: biomasa hasta 20 cm de profundidad y biomasa hasta 1 m de profundidad (Figura 6). Las variaciones aquí encontradas oscilan entre 74,62 g/cm^2 en los sitios de menor concentración de biomasa hasta 440,64 g/cm^2 en el sitio de mayor concentración. Otros autores han reportado variaciones que pueden ser atribuidas principalmente a la edad del

ecosistema o al estrato que se evalúa (Hertel *et al*, 2003; Raich, 1983; Sierra *et al*, 2001; Vanninen y Mäkelä, 1999) y al tipo de vegetación presente en dichos ecosistemas (Alfaro *et al*, 2001; Cavelier y Santos, 1999; Hertel *et al*, 2003).

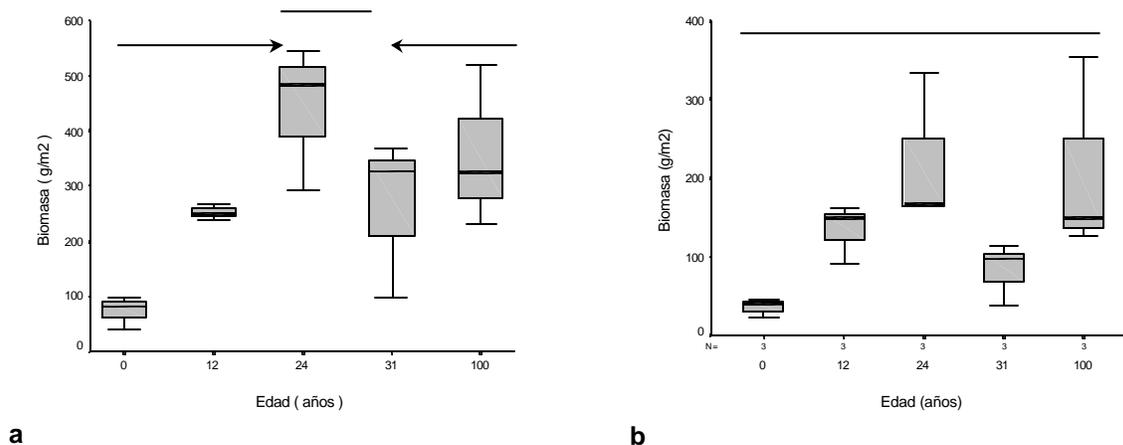


Figura 6. Variación de la biomasa radical en función del sitio. a) análisis de la biomasa hasta 1 m de profundidad y b) análisis de la biomasa hasta los 20 cm de profundidad.

Nota: las líneas sobre los gráficos representan los resultados de las pruebas de comparación múltiple con Tukey ($p < 0.05$). La edad hace referencia al sitio de muestreo: 0 = pastos, 12 = bosque 12 años, 24 = bosque secundario de 24 años, 31 = bosque secundario de 31 años, 100 = bosque primario

Existe una tendencia parcial hacia el aumento de la biomasa radical conforme se avanza en la edad del estado sucesional. En este estudio queda claro que áreas de bosques presentan mayor biomasa que sitios cubiertos por pasto. Las diferencias existentes entre el pasto y el resto de coberturas se deben principalmente al tipo de vegetación presente en el suelo; los sitios con bosques secundarios y bosque primario, presentan una mayor cantidad de biomasa radical debido a la existencia de especies arbóreas que necesitan una mayor cantidad de raíces finas para mantener su fisiología estable; mientras que los pastos, si bien es cierto producen una alta cantidad de raíces finas, no presentan el suficiente número como para igualar la cantidad presente en las coberturas arbóreas.

Conforme se avanza hacia estados sucesionales maduros, se incrementa la variación en los valores de la biomasa y se presentan fluctuaciones atribuibles al efecto del sitio. Esta tendencia irregular se podría explicar en este estudio por las diferencias en la topografía; donde los sitios de pastos, bosque (12 años) y el bosque secundario (24 años) presentan una topografía plana; mientras que el bosque secundario de 31 años y el bosque primario presentan una topografía más ondulada, creando diferencias en el desarrollo radical debido a las condiciones edáficas. Si bien es cierto, los sitios se encuentran en la misma zona de vida (Bosque muy Húmedo Premontano) y tipo de suelo (Inceptisoles), la variación existente en el desarrollo de raíces en condiciones topográficas diferentes (terreno quebrado y terreno plano), se caracteriza por una mayor concentración de raíces en el sector plano, mientras que en posiciones topográficas con mayores pendientes, se presenta una menor concentración de biomasa radical de raíces finas debido principalmente a la disponibilidad de humedad en el suelo (Fujita y Yanagisawa, 1999).

La biomasa hasta 1 m de profundidad en el bosque secundario maduro de 31 años, es comparable con la presencia de biomasa radicular con el bosque natural (etapa clímax). Esta variación contrasta fuertemente con la tendencia de aumento con la edad que describen Sierra *et al* (2001), donde mencionan el aumento de la biomasa radicular en el bosque premontano colombiano conforme aumenta la edad del sitio, llegando a un punto en el cual las diferencias entre el bosque primario y el secundario, son despreciables. La variación en los valores de la biomasa en los primeros 20 cm de profundidad, estadísticamente no permite establecer diferencias entre las etapas sucesionales. Otro estudio realizado en los bosques montanos de Costa Rica, no reporta diferencias significativas en la acumulación de biomasa radicular en los primeros 20 cm del sustrato (Hertel *et al*, 2003).

Parámetros radicales

Variación del índice de área radical (RAI) en función del estado sucesional

Tomando en consideración, que el área radical guarda relación con la obtención de nutrientes por parte de las plantas (Morales, 1997; Arnáez *et al*, 2002), se logra rescatar la importancia de este índice para el estudio de productividad de los ecosistemas.

En este estudio se encontró que el comportamiento del índice de área radical (RAI), presenta una tendencia muy irregular y una marcada variación en los valores de las muestras, en cada sitio. Estadísticamente, no se encontraron diferencias significativas entre las diferentes etapas sucesionales (Figura 7). Por otra parte, los sitios cubiertos por pasto presentan menor área radical considerando todos los valores hasta 1 m de profundidad y conforme se avanza hacia etapas maduras de sucesión el área radical tiende a disminuir. Cuando se consideran únicamente los valores hasta 20 cm de profundidad (Figura 7b), se puede observar una tendencia hacia el aumento del área radical conforme se avanza en las diferentes etapas sucesionales. A pesar que en este estudio no se tomó en cuenta parámetros del rodal, como el índice de área foliar o el rendimiento por hectárea, es muy probable que el índice de área radical hasta los 20 cm de profundidad refleje la productividad del ecosistema. Para efectos prácticos en la utilización de este índice, serán necesarias más investigaciones bajo sistemas más controlados, como es el caso de plantaciones forestales de una misma especie, en diferentes condiciones de sitio.

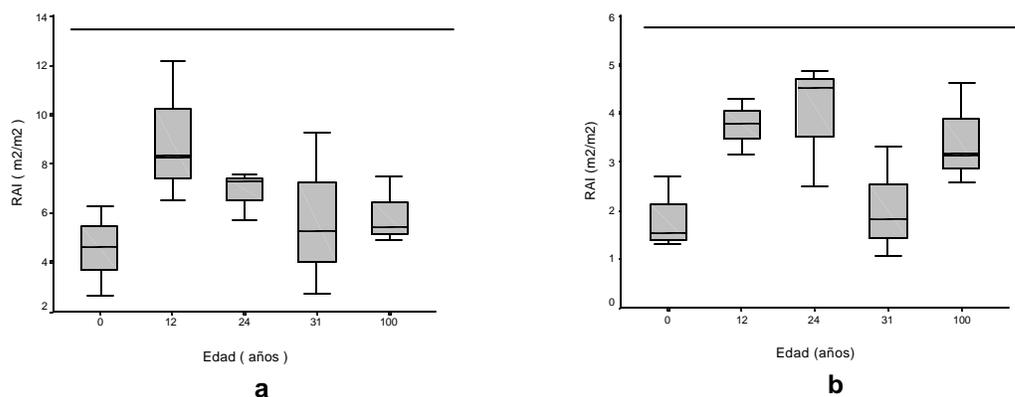


Figura 7. Variación del Índice de Área Radical (RAI) en función del sitio. a) análisis del RAI hasta 1 m de profundidad y b) análisis del RAI hasta los 20 cm de profundidad. Las líneas sobre los gráficos representan grupos sin diferencia significativa (Tukey, $p < 0.05$).

Nota: las líneas sobre los gráficos representan los resultados de las pruebas de comparación múltiple con Tukey ($p < 0.05$). La edad hace referencia al sitio de muestreo: 0 = pastos, 12 = bosque 12 años, 24 = bosque secundario de 24 años, 31 = bosque secundario de 31 años, 100 = bosque primario.

Variación de la densidad lineal (RLD) en función del estado sucesional

Si se tiene en cuenta que la densidad lineal es una de las variables que logra describir el número de raíces finas en un ecosistema determinado, la relación existente ha sido poco estudiada o bien documentada en términos numéricos. El comportamiento de esta variable es muy similar al RAI. Con base en las mediciones hasta 1 m de profundidad, en los sitios estudiados se obtuvieron valores que fluctúan entre 2000 y 9000 m lineales de raíces finas por m². Considerando únicamente los valores hasta 20 cm de profundidad, la densidad lineal fluctúa entre 1000 y 3500 m/m² (Figura 8).

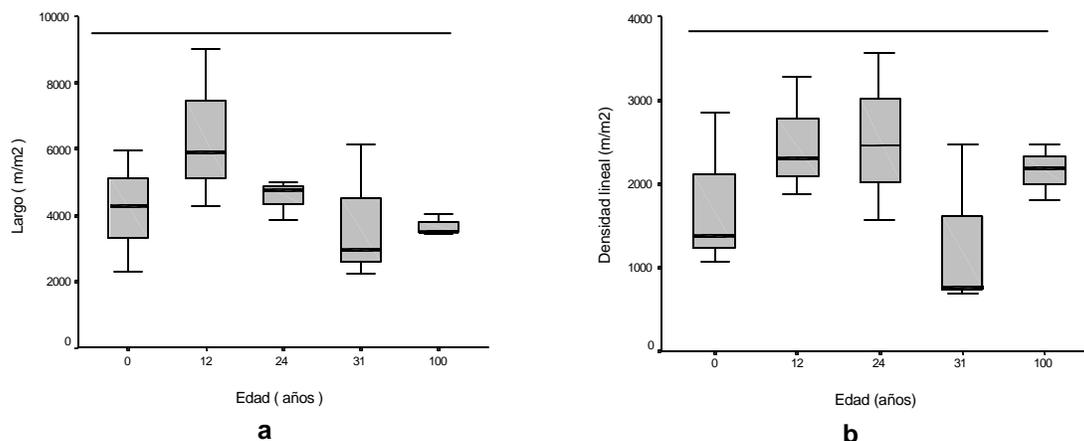


Figura 8 Variación de la Densidad Lineal (RLD) en función del sitio. a) análisis de la densidad lineal total y b) análisis de la densidad lineal hasta los 20 cm de profundidad.

Nota: las líneas sobre los gráficos representan los resultados de las pruebas de comparación múltiple con Tukey ($p < 0.05$). La edad hace referencia al sitio de muestreo: 0 = pastos, 12 = bosque 12 años, 24 = bosque secundario de 24 años, 31 = bosque secundario de 31 años, 100 = bosque primario.

CONCLUSIONES

Las propiedades físicas del suelo como la textura, la densidad real y la compactación a lo largo del perfil, influyen en la distribución vertical y la cantidad de las raíces finas en los sitios estudiados.

La presencia de texturas arenosas en el perfil del suelo, alteran el patrón de distribución de la biomasa radical y originan un aumento de la biomasa de raíces finas en los horizontes que presentan dicha variación.

El bosque secundario de 24 años es el que presenta la mayor acumulación de biomasa de raíces finas en los primeros 20 cm (220,86 g/m²), y a 1 m de profundidad (440,64 g/m²). El área de pastos presenta la menor acumulación de biomasa en los primeros 20 cm (36,46 g/m²), y a 1 m de profundidad (74,62 g/m²).

El bosque secundario de 24 años es el que presenta mayor RAI (3,97 m²/m²) en los primeros 20 cm, mientras que las áreas de bosque de 12 años presentan mayor RAI a 1 m de profundidad (8,99 m²/m²).

El bosque de 12 años es el que presenta mayor densidad longitudinal hasta 1 m de profundidad ($6393,86 \text{ m} / \text{m}^2$), mientras que el bosque secundario de 24 años es el que presenta mayor RLD ($1266,53 \text{ m} / \text{m}^2$) en los primeros 20 cm.

Los parámetros radicales como la densidad lineal y el RAI, siguen una tendencia similar al patrón de variación de la biomasa radical en función de la profundidad del suelo.

La variación topográfica entre sitios estimula la variación en los sistemas radicales de los ecosistemas.

RECOMENDACIONES

Dado que el análisis de la biomasa de raíces finas en los horizontes más superficiales presenta mayor variación, en estudios de distribución de raíces es recomendable incorporar la evaluación hasta 1 m de profundidad.

Para estudios similares se recomienda tomar información sobre rendimiento del bosque y establecer la relación con parámetros radicales. En este sentido se esperaría generar indicadores de productividad de los ecosistemas, en función de la presencia y distribución de las raíces finas.

Es necesario realizar más investigaciones bajo sistemas controlados, como es el caso de plantaciones forestales de una misma especie, en diferentes condiciones de sitio.

Los estudios de biomasa radical deben de tener como elemento primordial la estratificación de zonas en base a sus características topográficas, florísticas y de uso anterior de la tierra.

Dado que la mayor concentración de biomasa radical se localiza en los primeros 30 cm, las estimaciones de biomasa de raíces finas ($<5 \text{ mm}$) con fines de relacionar productividad para bosques secundarios pueden ser realizadas hasta esta profundidad.

Establecer parcelas de monitoreo de biomasa radical evaluando tanto el factor edáfico como la dinámica de la vegetación para estudiar su comportamiento con el tiempo.

Continuar los estudios que ayuden a la cuantificación de la biomasa radical, con la finalidad de generar modelos para predecir la fijación de carbono de los órganos radicales para ecosistemas tropicales.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a la Vicerrectoría de Investigación y Extensión del Instituto Tecnológico de Costa Rica, por el apoyo financiero para la realización de este estudio. Así mismo, a la investigadora de la Universidad de Costa Rica, M.Sc. Ana Tapia, por el apoyo logístico brindado; específicamente la oportunidad de utilizar el software para el análisis de raíces.

BIBLIOGRAFÍA

Alfaro, E.; Alvarado, A.; Chavarri, A. 2001. Cambios edáficos asociados a tres etapas sucesionales de bosque tropical seco en Guanacaste, Costa Rica. *Agronomía Costarricense*. 25(1):7-19.

- Arnáez, E.; Moreira, I. 2002. Metodologías para el estudio de raíces. Cartago, CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica. Escuela de Biología. 22p. (Serie de lecturas complementarias N° 9).
- Arunachalam, A. 1996. The impact of disturbance on detrital dynamics and soil microbial biomass of a *Pinus kesiya* forest in north-east India. *Forest Ecology and Management*. 88:273-282.
- Arunachalam, A.; Pandey, HN.; Tripathi, RS.; Maithani, K. 1996. Fine root decomposition and nutrient mineralization patterns in a subtropical humid forest following tree cutting. *Forest Ecology and Management*. 86:141-150.
- Baker, T. 2003. Associations between tree growth, soil fertility and water availability at local and regional scales in Ghanaian Tropical Rain Forest. *Journal of Tropical Ecology*. 19:109-125.
- Becker, P.; Sharbini, N.; Yahya, R. 1999. Root architecture and root: shoot allocation of shrubs and saplings in two lowland tropical forests: Implications for life-form composition. *Biotropica*. 31(1):93-101.
- Berish, C. 1982. Root biomass and surface area in three sucesional forests. *Canadian Journal of Forest Research*. 12(3):699-704.
- Berish, C. 1988. Root development in simple and complex tropical sucesional ecosystems. *Plant and Soil*. 106(1):73-84.
- Carvajal, A. 2003. Distribución de raíces finas en suelos del bosque nuboso y pastos en Monteverde, Costa Rica. Informe de práctica de especialidad. Cartago, CR. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Escuela de Ingeniería Forestal. 68p.
- Cavelier, J.; Santos, C. 1999. Efectos de plantaciones abandonadas de especies exóticas y nativas sobre la regeneración natural de un bosque montano en Colombia. *Revista de Biología Tropical*. 47(4):1-7.
- COSEFORMA (Cooperación en los sectores forestal y maderero, C.R.). 1999. Bosque secundario, una reforestación natural. San José, CR. MINAE-GTZ-ITCR-CCF. 8 p.
- Deans, J.; Moran, J.; Grace J. 1996. Biomass relationships for tree species in regenerating semi-deciduos tropical moist forest in Cameroon. *Forest Ecology and Management*. 88:215-225.
- Flores, E. 1999. La planta, estructura y función. Cartago, C. R. LUR. 884 p.
- Fujita, N.; Yanagisawa, N. 1999. Different distribution patterns of woody species on a slope in relation to vertical root distribution and dynamics of soil moisture profiles. *Ecological Research*. 14:165-177.
- Hertel, D.; Leuschner, C.; Hölscher. 2003. Size and structure of fine root systems in old-growth and secondary tropical montane forests (Costa Rica). *Biotropica*. 35(2):143-153.
- Jackson, R.; Mooney, H.; Schulze, D. 1997. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Ecology*. National Academy of Sciences. 94:7362-7366.
- Jensen, W. 1994. Botánica. 2ª. ed. Distrito, Federal, MX. McGraw-Hill. 762 p.
- Mena, O. 2002. Estudio poblacional de productos no maderables del bosque (PNMB) en un bosque en Santa Clara, Florencia, San Carlos. Informe de práctica de especialidad. Cartago, CR. Instituto Tecnológico de Costa Rica. 220 p.
- Morales, A. 1997. Apuntes metodológicos para el estudio de raíces en plantaciones forestales y bosques naturales. In: Simposio Internacional - Posibilidades del Manejo Forestal Sostenible en América Tropical. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. CATIE. 11 p.

- Müller, E. 2002. Los bosques secundarios salen a la luz. *Actualidad Forestal Tropical* 10/4. Yokohama, JP. OIMT. 3 p.
- Ortiz, E. 2000. Atlas Costa Rica 2000. Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica. Cartago, CR. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Escuela de Ingeniería Forestal.
- Quirós, S. 1999. Determinación y aplicación de tratamientos silviculturales en un bosque secundario, Pénjamo, Florencia, San Carlos, Alajuela, Costa Rica. Informe de práctica de especialidad. Cartago, CR. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Escuela de Ingeniería Forestal. 102 p.
- Raich, J. 1980. Fine roots regrow rapidly after forest felling. *Biotropica*. 12(3).
- Raich, J. 1983. Effects of Forest Conversion of the Carbon Budget of a Tropical Soil. *Biotropica* 15(3):177-184.
- Sierra, C.; Del Valle, J.; Orrego, S. 2001. Ecuaciones de biomasa y sus tasas de acumulación en bosques sucesionales maduros y tropicales de Colombia. En: Simposio internacional de la Captura de Carbono en Ecosistemas Forestales. Valdivia, Chile. 12 p.
- Smith, J.; Sabogal, C.; de Jong, W.; Kaimowitz, D. 1997. Bosques secundarios como recurso para el desarrollo rural y la conservación ambiental en los trópicos de América Latina. Jakarta, ID, CIFOR. 36p. (Ocasional Paper N° 13. CIFOR).
- Vanninen, P.; Mäkelä, A. 1999. Fine root biomass of scots pine stands differing in age and soil fertility in southern Finland. *Tree Physiology*. no19:823-830.
- Vesterdal, L.; Dalsgaard M.; Felby C.; Raulund-Rasmussen K.; Jorgensen, BB. 1995. Effects of thinning and soil properties on accumulation of carbon, nitrogen and phosphorus in the forest floor of Norway spruce stands. *Forest Ecology and Management*. 77(1-10):1-8.
- Visalakshi, N. 1994. Fine root dynamics in two dry evergreen forests in Southern India. *Biosciences*. 19(1):103-16.