

Estimación de modelos de biomasa a nivel de tallo y árbol para Prosopis juliflora/pallida aplicables a especies arbóreas de tallos múltiples

Emil Cienciala, Alex Centeio, Petr Blazek, Maria da Cruz Gomes Soares y Radek Russ

Árboles

Estructura y función

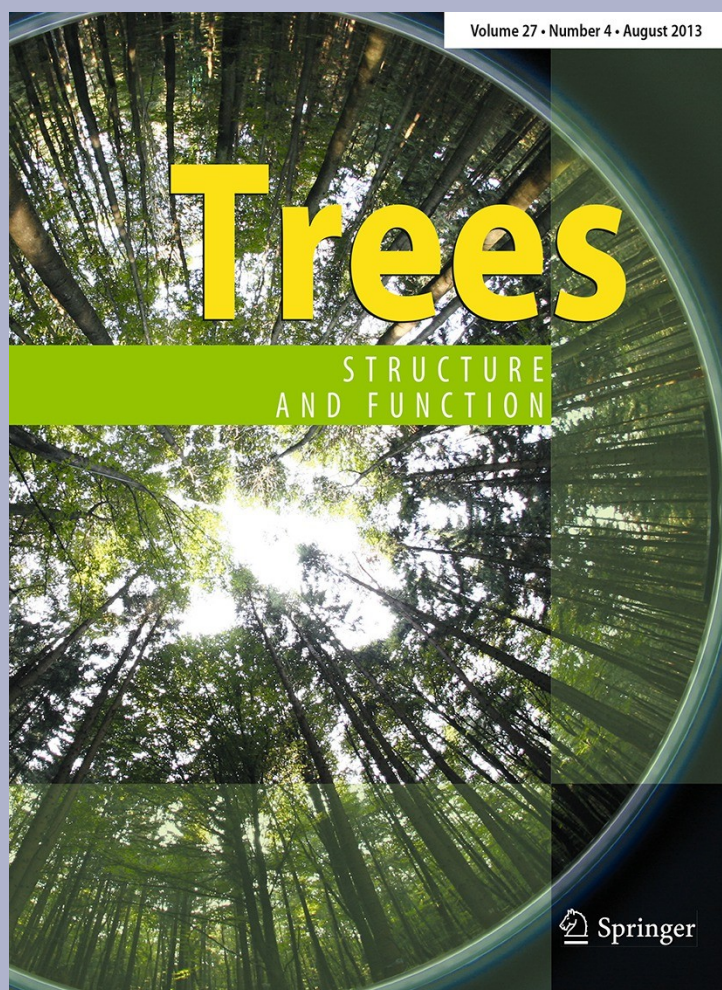
ISSN 0931-1890

Volumen 27

Número 4

Árboles (2013) 27:1061-1070

DOI 10.1007/s00468-013-0857-1



Su artículo está protegido por derechos de autor y todos los derechos son propiedad exclusiva de Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Esta reimpresión electrónica es solo para uso personal y no debe archivar en repositorios electrónicos.

en repositorios electrónicos. Si desea autoarchivar su artículo, utilice la versión del manuscrito aceptado para publicarlo en su propio sitio web. También puede depositar la versión del manuscrito aceptado en cualquier repositorio, siempre que se haga público 12 meses después de la publicación oficial o más tarde y se cite la fuente original de la publicación y se inserte un enlace al artículo publicado en el sitio web de Springer. El enlace debe ir acompañado del siguiente texto: «La publicación final está disponible en link.springer.com».

Estimación de modelos de biomasa a nivel de tallo y árbol para *Prosopis juliflora/pallida* aplicables a especies arbóreas de tallos múltiples

Emil Cienciala · Alex Centeio · Petr Blazek ·
Maria da Cruz Gomes Soares · Radek Russ

Recibido: 27 de agosto de 2012 / Revisado: 19 de diciembre de 2012 / Aceptado: 31 de enero de 2013 / Publicado en línea: 12 de febrero de 2013
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2013

Resumen El objetivo de este artículo es desarrollar modelos de biomasa para árboles de *Prosopis juliflora/pallida*, que suelen tener múltiples tallos. Los datos se recopilieron en tres de las islas de Cabo Verde (Maio, Santiago y Santo Antao). El conjunto de datos abarca 240 árboles que contienen 1882 tallos con un diámetro a la altura del pecho superior a 2 cm; de ellos, se tomaron muestras destructivas de 255 tallos de árboles individuales. Estos datos de calibración se utilizaron para construir modelos a nivel de tronco y de árbol para estimar la biomasa total sobre el suelo y sus fracciones finas y gruesas con un umbral de diámetro de 5 cm. Se creó un conjunto de modelos de biomasa parametrizados para árboles de *Prosopis* spp. de tallos múltiples, adecuados para la estimación de la biomasa a nivel de árbol y de tronco utilizando un conjunto apropiado de variables independientes, comúnmente disponibles en los programas de inventario forestal. No se detectó el efecto del sitio (isla) en la alometría de los árboles. La construcción en dos fases de modelos de biomasa arbórea basados en muestreos destructivos limitados a tallos individuales, combinada con una medición de campo rutinaria de especímenes arbóreos de tallos múltiples completos, representa un enfoque practicable que conduce a una evaluación de la biomasa y el carbono que puede ser generalmente adecuada para especies arbóreas con una forma de crecimiento compleja de tallos múltiples similar a la de *Prosopis* spp.

Palabras clave Biomasa aérea · Carbono · Ecuaciones alométricas · Inventario · Recursos leñosos

Introducción

Las islas de Cabo Verde son relativamente pequeñas en términos de superficie, pero presentan un espectro notablemente amplio de condiciones de crecimiento que determinan la existencia de diversos ecosistemas terrestres. Una gran parte de la superficie terrestre es bastante cálida y seca, lo que representa condiciones difíciles para la mayoría de las especies arbóreas de la zona tropical. En este sentido, el género leñoso más importante es *Prosopis*, que se ha utilizado con éxito en programas de forestación para combatir la desertificación, restaurar lugares degradados y promover el uso sostenible de la tierra en Cabo Verde. Esto también se aplica a otras regiones áridas de Asia, África subsahariana y América Latina, aunque en algunos de estos lugares se ha informado de que *Prosopis* spp. es muy invasivo y tiene efectos negativos en los ecosistemas locales (Muturi et al. 2010; Zachariades et al. 2011). Cabe señalar que la taxonomía de *Prosopis* es bastante difícil, ya que las hojas varían en tamaño y *Prosopis* también puede crear poblaciones híbridas (Paszcznik et al. 2003). Esto también se aplica a las islas de Cabo Verde, donde la especie más común de *Prosopis* es *P. juliflora*, aunque puede incluir también especies *P. pallida* o cualquier híbrido *P. juliflora* × *P. pallida*. La distinción entre las especies concretas de *Prosopis* aún no se ha abordado mediante técnicas genéticas más avanzadas, como se ha demostrado recientemente (Sherry et al. 2011; Palacios et al. 2012). En este material, no hacemos ninguna distinción adicional entre estas especies y utilizamos el nombre *Prosopis* spp. para el complejo *P. juliflora/pallida*. Desde 2008, la República de Cabo Verde lleva a cabo su primer estudio estadístico del Inventario Forestal Nacional (IFN). Datos sobre la abundancia de árboles y datos dendrométricos de los árboles.

Comunicado por E. Priesack.

E. Cienciala (✉) · P. Blazek · R. Russ Instituto de Investigación de Ecosistemas Forestales (IFER), Areal I. Jilovske a.s., 254 01 J'love' u Prahy, República Checa
Correo electrónico: emil.cienciala@ifer.cz

A. Centeio · M. d. Cruz Gomes Soares
Ministerio de Desarrollo Rural, Dirección General de Agricultura, Silvicultura e Industria Animal (DGASP), Achada Sa'õ Felipe—Praia, C.P.278, Isla de Santiago, Cabo Verde

se recopilan en todas las islas de Cabo Verde. Para poder estimar el volumen, la biomasa y las reservas de carbono de los árboles, es necesario desarrollar modelos locales adecuados de volumen y biomasa, que utilicen la información específica del estudio del INIF. A diferencia de los árboles de un solo tronco, las especies de *Prosopis* suelen crecer como individuos de múltiples troncos, aunque también pueden encontrarse árboles con uno o dos troncos bien definidos. Por lo tanto, su forma varía desde más erecta hasta arbustiva. La plasticidad de las formas arbóreas de *Prosopis* spp. se refleja en la metodología de medición correspondiente adoptada en el programa del INH.

La bibliografía publicada sobre la alometría de *Prosopis* spp. sigue siendo escasa y los procedimientos de estimación difieren en gran medida. Esto se debe a la forma extremadamente variable de los árboles, con múltiples tallos que a menudo se originan cerca del suelo o desde el suelo. Por lo tanto, la determinación del área basal de los árboles es probática y la bibliografía publicada muestra diferentes enfoques para abordar esta cuestión. Algunos autores utilizan la medición de e del área basal del árbol a una altura prescrita cerca del suelo o a la altura convencional del pecho (Padrón y Navarro 2004; Muturi et al. 2011), mientras que otros utilizan mediciones del tronco directamente en el suelo y estiman el área basal equivalente del árbol sumando el área basal de los troncos individuales (Álvarez et al. 2011a). Estos enfoques pueden no ser siempre óptimos, ya que los troncos de los árboles pueden originarse cerca del suelo y la precisión de las mediciones del diámetro del tronco o del árbol puede verse afectada por una gran heterogeneidad en la forma del tronco en una posición de referencia prescrita cerca del suelo, lo que también dificulta el trabajo de campo.

El objetivo de este estudio es construir modelos de biomasa eficaces y describir un enfoque practicable para desarrollar dichos modelos para el complejo *Prosopis juliflora/pallida*, representantes típicos de especies arbóreas con forma de crecimiento multitruncal, adecuados para la estimación de la biomasa aérea y las reservas de carbono a partir de datos medidos convencionalmente y recopilados en programas de inventario forestal estadístico.

Métodos

Sitios de muestreo

Los lugares de muestreo de *Prosopis* spp. utilizados para este estudio se encontraban dispersos por las tres islas principales de Cabo Verde, a saber, Maio, Santiago y Santo Antao (fig. 1). Las ubicaciones específicas de los árboles utilizados en este estudio se seleccionaron al azar, incluyendo entre 11 y 19 lugares en cada isla. Todos los sitios de muestreo se encontraban en la zona muy árida o árida según la clasificación agroecológica de sitios utilizada actualmente en Cabo Verde (Diniz y de Matos 1988, 1999). Los sitios de muestreo cubrían gradientes verticales entre 17 y 57 m sobre el nivel del mar (s.n.m.) en Maio,

17-406 m s. n. m. en Santiago y 282-1319 m s. n. m. en Santo Antão.

Procedimientos de medición y muestreo

La medición y el muestreo de los tallos y árboles de *Prosopis* spp. para este estudio se llevaron a cabo durante septiembre de 2011 en Maio, agosto de 2011 en Santiago y junio de 2011 en Santo Antão.

La metodología de medición de los árboles de *Prosopis* en pie se vinculó a los procedimientos de medición estándar del Inventario Forestal Nacional (IFN) de Cabo Verde. El IFN trata la biometría de *Prosopis* de la siguiente manera: (i) se mide el diámetro del tronco a la altura del pecho (DAP_s) de todos los troncos con DAP_s de 5 cm o más, (ii) se cuentan todos los troncos con un DAP entre 2 y 5 cm y se evalúa y registra su DAP_s como un valor medio aplicable a todos los troncos de un árbol, (iii) se mide la altura del árbol (máxima) y (iv) se mide la proyección de la copa del árbol utilizando al menos cinco puntos proyectados. El programa de muestreo de biomasa utilizado en este estudio empleó un procedimiento de medición idéntico. La única excepción fue el punto (ii), en el que el DBH_s de cada tallo de la muestra se midió específicamente también para las dimensiones entre

2 y 5 cm. Todas las mediciones y cartografías de campo se realizaron utilizando la tecnología Field-Map (<http://www.fieldmap.cz>), que consiste en un telémetro láser (Impulse, Laser Technology, Inc., EE. UU.), una brújula electrónica (Map-Star, Laser Technology, Inc., EE. UU.), un calibre electrónico (DigiTech, Haglof, Suecia), un GPS y un ordenador de campo equipado con la versión Field-Map ver. 12 (IFER-MMS, República Checa), lo que facilitó la medición y el mapeo de este proyecto concreto de muestreo de biomasa de *Prosopis* spp.

El procedimiento de medición en el campo abarcó un total de 240 árboles de *Prosopis* spp., con un total de 1882 tallos. De ese número, 1481 tallos tenían un DAP de al menos 5 cm, mientras que el DAP de 401 tallos oscilaba entre 2 y 5 cm. Se tomó al menos una muestra destructiva de cada árbol, tal y como se describe a continuación. La información resumida sobre el material muestreado en cada una de las tres islas se presenta en la Tabla 1.

Los tallos sometidos a muestreo destructivo se seleccionaron aleatoriamente de cada árbol. Los árboles adecuados para el muestreo también se seleccionaron aleatoriamente de la población en cada lugar de muestreo real. Por lo general, se tomó una muestra por árbol, aunque en ocasiones se tomaron dos muestras de diferentes dimensiones de árboles idénticos. Los tallos muestreados de forma destructiva se cortaron a la altura del pecho con una sierra de cadena o manual y se procesaron en el suelo para obtener un componente leñoso con un diámetro de al menos 5 cm, mientras que el resto de la biomasa del tallo representaba la fracción fina, incluyendo hojas, ramas pequeñas y partes leñosas de hasta 5 cm de diámetro. Estos dos componentes se distinguieron eficazmente.

Fig. 1 Ubicación del estudio: tres de las islas de Cabo Verde, a saber, Santo Antao, Santiago y Maio

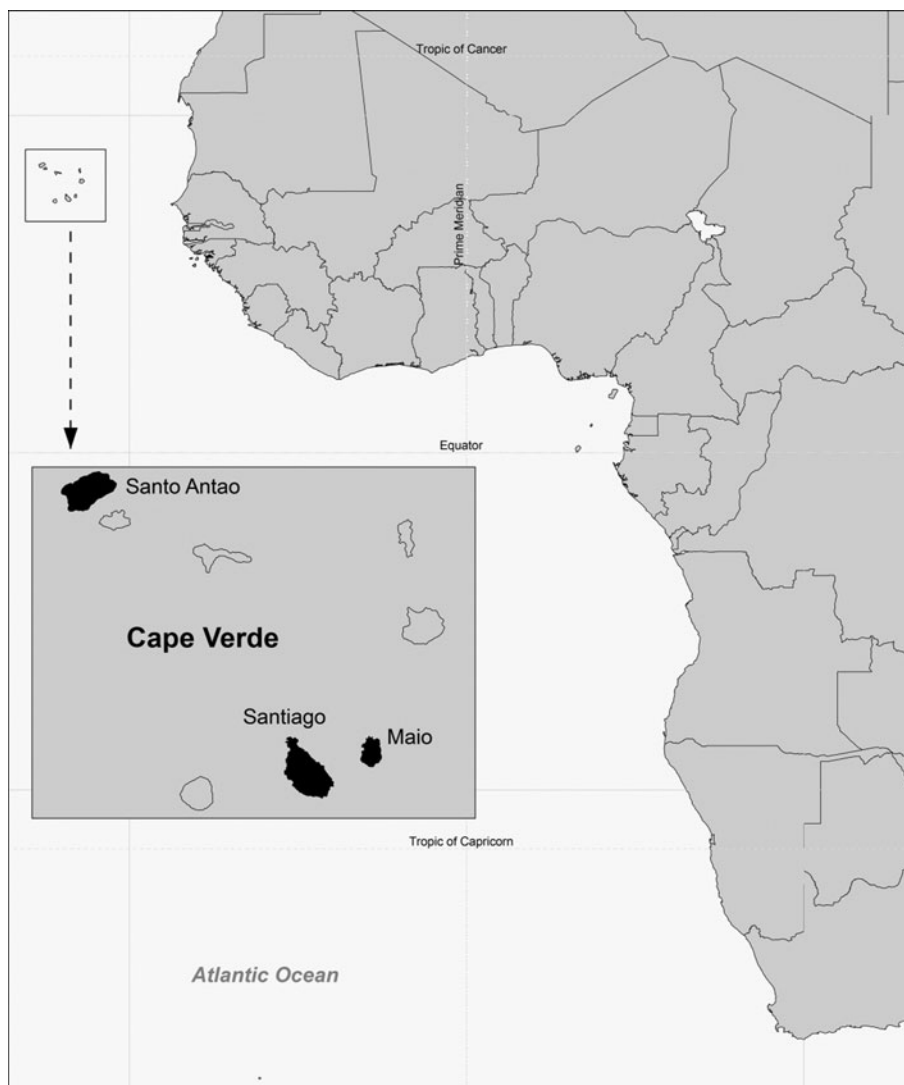


Tabla 1 Resumen del material empírico de árboles recogido y utilizado en el análisis de este estudio; las dimensiones del diámetro del tronco a la altura del pecho (DBH_p) se refieren únicamente a los troncos muestreados de forma destructiva e incluyen los valores mínimo (MÍN), medio (MED) y máximo (MÁX).

Isla	N.º de árboles medidos	N.º de troncos medidos	N.º de troncos muestreados de forma destructiva ^a	DBH de la muestra MÍN. PROM. MÁX. (cm)
Maio	75	657	78	4,5, 8,8, 16,0
Santiago	88	604	89	2,5, 7,9, 18,8
Santo Antao	77	621	88	2,9, 8,9, 18,6
Total	240	1882	255	2,5, 8,5, 18,8

^a Cada tallo de la muestra se subdividió en componentes finos y gruesos utilizando un umbral de diámetro de 5 cm.

Utilizando un tenedor metálico de 5 cm para marcar los puntos leñosos que se iban a cortar y separar. Ambos componentes de la biomasa se pesaron en el campo utilizando una balanza de campo para obtener el peso fresco total

de cada uno de los dos componentes de la biomasa del tallo. De cada componente, se tomó una pequeña muestra de entre 250 y 600 g de cada tallo talado para estimar la relación entre el peso seco específico del componente (DW; kg) y el peso fresco (FW; kg) (DW/FW; -). El peso de la muestra se midió en la estación de campo con una balanza con resolución de gramos el mismo día en que se tomó la muestra en el campo. El DW de la muestra se estimó más tarde, después de secarla en el horno a 105 °C en el laboratorio hasta alcanzar un peso constante. Se utilizó DW/FW para convertir los datos de FW recopilados a nivel de los dos componentes de biomasa del tallo en el peso seco (en horno) correspondiente.

Concepto de estimación del modelo de biomasa en dos fases

En general, los modelos de biomasa se construyeron utilizando la forma más común, es decir, la de funciones de potencia (Zianis y Mecuccini 2004). Sin embargo, como se suele preferir en los estudios alométricos, utilizamos el enfoque de linealización para evitar la parametrización no lineal, estabilizar

la varianza y facilitar una comparación más directa de los modelos entre las islas. De esta manera, la función de potencia general que relaciona la variable dependiente Y con las variables independientes $X_0 - X_n$

$$Y = p_0 \times X_{n1} \times X_{n2} \dots p_n \cdot X_n \quad (1)$$

con los parámetros $p_0, p_1 - p_n$ que se ajustarán, se transforma en

$$\ln Y = p_0 + p_1 \times \ln X_1 + p_2 \times \ln X_2 \dots + p_n \times \ln X_n + e \quad (2)$$

donde e representa el término de error aditivo. Sin embargo, cabe señalar que dicha transformación produce un sesgo que debe tratarse estadísticamente (Sprugel, 1983). En este caso, utilizamos la corrección aplicada por Marklund (1987), quien calculó un factor de corrección específico del modelo k a partir de los datos de la siguiente manera:

$$k = \frac{\prod_{i=1}^n (Y_i)^e}{\prod_{i=1}^n e^{\ln Y_i}} \quad (3)$$

donde n es el número de muestras y Y_i, Y_i representan los valores observados y ajustados. Este enfoque garantiza que el valor medio previsto es igual al valor medio observado. Por lo tanto, una estimación insesgada de Y se da como

$$\hat{Y} = k \times \exp(p_0 + p_1 \times \ln X_1 + p_2 \times \ln X_2 \dots + p_n \times \ln X_n) \quad (4)$$

El error relativo medio de predicción (MPE, %) se calculó de la siguiente manera (Nelson et al. 1999):

$$\text{MPE} = \frac{100}{n} \sum_{i=1}^n \frac{Y_i - \hat{Y}_i}{Y_i} \quad (5)$$

La creación de modelos de biomasa para árboles de *Prosopis* spp. siguió un concepto de estimación en dos fases. En este, primero se formulan y parametrizan los modelos de biomasa del tallo (AB_s ; kg) y, a partir de ahí, se utiliza la forma funcional adecuada en combinación con los datos de entrada a nivel del árbol completo para buscar los modelos efectivos adecuados para estimar la biomasa aérea del árbol (AB_t ; kg) y otras características deseadas que se deben cuantificar a nivel del árbol. Utilizando el enfoque estadístico de la regresión lineal sobre funciones de potencia linealizadas, tal y como se describe en las ecuaciones 1-4 anteriores, el modelo de biomasa a nivel del tallo utiliza fundamentalmente el diámetro del tallo a la altura del pecho (DBH_s ; cm) como variable independiente. Sin embargo, también se probó el efecto de incluir la altura del tallo (H_s ; m) y la elevación del lugar de muestreo (Z ; m s.n.m.). Cabe señalar que AB_s representa la masa seca de todo el tallo, excluida la parte situada por debajo de la altura a la pechera (1,3). Esa fracción solo se incluye a nivel de árbol, como se describe a continuación.

Los modelos de biomasa a nivel de árbol para estimar la biomasa total sobre el suelo evaluaron varias variables independientes recopiladas (directamente o derivadas) en el campo durante el

Programa Nacional de Inventario Forestal. El más fundamental es el diámetro equivalente del árbol a la altura del pecho ($EDBH_t$; cm), conceptualmente idéntico al diámetro del árbol utilizado, por ejemplo, por Álvarez et al. (2011a). Se calculó para cada muestra árbol utilizando la fórmula

$$\text{EDBH}_t = 2 \times \left(\frac{d_1}{s_1} \right)^2 \left(\frac{s_2}{s_1} \right)^2 \left(\frac{s_n}{s_1} \right)^2 \quad (6)$$

donde $DBH_{s1}, DBH_{s2}, \dots, DBH_{sn}$ es el diámetro a la altura del pecho de n troncos de un árbol determinado (en cm). Además de $EDBH_t$, otras variables independientes probadas para la construcción del modelo a nivel de árbol incluyeron el área de proyección de la copa (CPA ; m²), la anchura de la copa (CW ; m), la altura del árbol (H_t ; m), el número de troncos de árboles (SN) que alcanzaron un diámetro de al menos 5 cm a la altura del pecho (1,3 m) y la elevación del lugar de muestreo (Z). Con excepción de Z , los datos del nivel del árbol mencionados anteriormente se muestran en la Fig. 2.

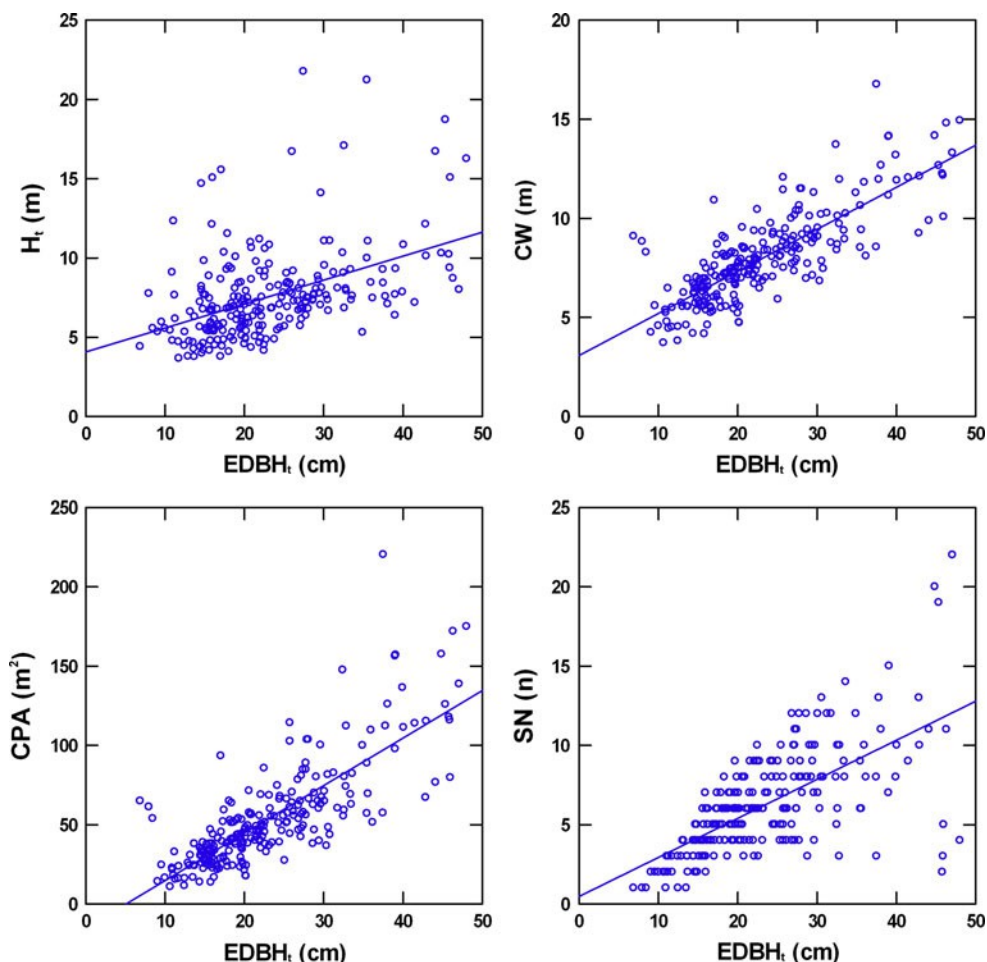
También se utilizó el $EDBH_t$ para calcular el volumen de la parte leñosa equivalente a un «tronco único» desde el suelo hasta la altura del pecho, utilizando la fórmula del volumen cilíndrico y una longitud de 1,3 m, correspondiente a la altura del pecho. Esta fracción del volumen del árbol se convirtió en biomasa utilizando una densidad convencional de 800 kg/m³, un valor conservador para la madera de *P. juliflora* (Little y Wadesworth 1964; Chave et al. 2009; Zanne et al. 2009). Esta fracción, combinada con la biomasa del tronco estimada y sumada para todos los troncos de un árbol, da como resultado la biomasa aérea del árbol (AB_t), que se utilizó para parametrizar los modelos a nivel de árbol. Por lo tanto, AB_t en este estudio representa la masa seca de todo el árbol y sus partes desde el suelo (en kg), pero excluyendo los tallos pequeños con un DAP inferior a 2 cm, cuya contribución se ha descartado.

Los modelos para estimar la biomasa a nivel del tallo (AB_s) y árbol (AB_t) se proporcionan exclusivamente para la masa seca. Por lo tanto, pueden utilizarse directamente para estimar el contenido de carbono cuando se adopta una proporción convencional de 0,5 para el contenido de carbono retenido en la masa leñosa, tal y como recomienda el IPCC (2003).

Para facilitar la estimación por separado de los componentes leñosos (partes con un diámetro de 5 cm o más) y de biomasa fina (hasta un umbral de diámetro de 5 cm) a nivel de árbol, se identificó un modelo adecuado para la estimación de la proporción de biomasa fina. Básicamente, se siguió la lógica de la ecuación 1, probando los datos independientes disponibles sobre $EDBH_t$, CPA , CW , H_t y SN . De manera similar, se analizaron formas funcionales adecuadas para estimar $EDBH_t$ basándose únicamente en variables independientes a nivel de árbol.

Todos los modelos se estimaron y evaluaron sobre la base de estadísticas de regresión lineal y no lineal, teniendo en cuenta criterios clásicos como el coeficiente de determinación (R^2 ajustado) y el error estándar de estimación (SEE). El criterio decisivo para juzgar un modelo

Fig. 2 Datos a nivel de árbol, incluyendo la altura del árbol (H_i), la anchura de la copa (CW), la proyección de la copa (CPA) y el número de tallos (SN) con un diámetro superior a 5 cm, representados gráficamente en función del diámetro equivalente a la altura del pecho (EDBH_i)



El criterio utilizado para comparar el rendimiento de los diferentes modelos fue el criterio de información bayesiano de Schwarz (BIC; Schwarz 1978), tal y como se implementa en el software estadístico SYSTAT (versión 13) (SYSTAT Software, Inc. 2009). El BIC es un criterio similar al criterio de información de Akaike (AIC) o al criterio de información de Akaike corregido, que también se consultaron. Sin embargo, solo el BIC se informa explícitamente junto con los resultados de la regresión aquí. Para comparar las líneas de regresión del modelo e identificar el efecto de la ubicación (isla), se utilizó el análisis de covarianza (ANCOVA) implementado en GLM en SYSTAT (versión 13). Incluye la prueba de diferencia significativa honesta de Tukey para identificar los posibles efectos entre cada par de islas.

Resultados

Modelos de biomasa a nivel de tallo

El modelo de biomasa del tallo (AB_s) parametrizado en su forma linealizada 2 para los datos de cada isla utilizando únicamente el DBH_s como variable independiente dio como resultado en el ajuste que explica

el 85-91 % de la variabilidad en los valores de biomasa observados cuando se analizan las islas individualmente y el 88 % para el conjunto completo de datos (fig. 3; tabla 2).

Las líneas de regresión de la figura 3 se superponen en su mayor parte y apenas se distinguen para las islas individuales. Esto sugiere que la ubicación (islas) tiene un efecto insignificante en el modelo de biomasa del tallo. Al comprobar la similitud de las líneas de regresión, el análisis ANCOVA no reveló diferencias estadísticamente significativas entre las islas individuales ($p = 0,080$). La comparación por pares de los modelos AB_s utilizando la prueba de diferencia significativa honesta de Tukey (SYSTAT 13) reveló la coincidencia más cercana entre los datos de Santiago y Santo Antao ($p = 0,913$). Por el contrario, la correspondencia relativamente más débil se atribuyó a los datos de Maio y Santo Antao ($p = 0,080$), lo que en realidad determina el resultado ANCOVA mencionado anteriormente para todo el conjunto de datos, incluidas las tres islas.

Añadir la altura del tallo (H_s) como segunda variable independiente no tuvo un efecto significativo en el ajuste de la biomasa del tallo observada. Utilizando un procedimiento de regresión por pasos, la única mejora marginal de las estadísticas de regresión para el modelo AB_s que combina tanto DBH_s como H_s se detectó en

el caso de la submuestra de la isla de Santiago. En este caso, R^2 aumentó de 0,850 a 0,860 y el BIC disminuyó de 57,9 a 53,7. Para las islas de Maio y Santo Antão, el

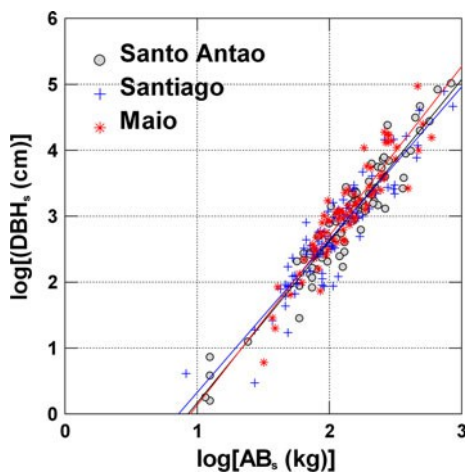


Fig. 3 Regresión lineal del modelo de biomasa del tallo transformada logáritmicamente (AB_s) con DBH_s como única variable independiente para las islas individuales

Tabla 2 Estadísticas de regresión para los modelos parametrizados de biomasa del tallo (AB_s ; kg) según 2-4 utilizando DBH_s como variable independiente: se muestran el factor de corrección k , los parámetros ajustados p_0 , p_1 , el coeficiente de determinación R^2 , el número de observaciones (n), el error de predicción medio (MPE; %) y el criterio de información bayesiano de Schwarz (BIC) para los datos de las islas individuales y el total

Isla	Estadísticas de regresión						
	k	p_0	p_1	R^2	n	MPE	BIC
Maio	1,031	-2,435	2,568	0,848	76 ^a	25,6	40,8
Santiago	1,047	-1,988	2,316	0,850	89	27,9	57,9
Santo Antão	1,048	-2,281	2,451	0,914	88	23,1	26,6
Total	1,042	-2,216	2,437	0,877	253 ^a	25,5	112,6

Forma del modelo: $AB_s = k \times \exp(p_0 + p_1 \times \ln(DBH_s))$

^a Se excluyeron dos valores atípicos identificados de la regresión.

Tabla 3 Modelos parametrizados para la biomasa a nivel de árbol (AB_t ; kg) y su rendimiento evaluado mediante regresión lineal en las relaciones transformadas logáritmicamente (Ec. 2) incluyendo los parámetros ajustados p_0 – p_3 , el coeficiente de determinación (R^2), el número de observaciones incluidas (n), el error estándar de la estimación (SEE) y el criterio de información bayesiano de Schwarz (BIC)

Variables	Estadísticas de regresión									
	k	p_0	p_1	p_2	p_3	p_4	R^2	n^a	VER	BIC
$EDBH_t$	1,011	-1,804	2,272	–	–	–	0,988	239	0,091	-452
$EDBH_t, H_t$	1,009	-1,863	2,231	0,095	–	–	0,989	239	0,087	-468
$EDBH_t, SN$	1,002	-1,995	2,419	–	-0,153	–	0,993	238	0,068	-586
$EDBH_t, H_t, SN$	1,002	-2,018	2,386	0,056	-0,145	–	0,993	238	0,066	-593
H_t, CW	1,098	-0,230	–	0,528	–	2,159	0,729	237	0,417	276
H_t, SN, CW	1,092	-0,099	–	0,541	0,353	1,787	0,764	237	0,388	248

Forma del modelo: $AB_t = k \times \exp(p_0 + p_1 \times \ln(EDBH_t) + p_2 \times \ln(H_t) + p_3 \times \ln(SN) + p_4 \times \ln(CW))$

Además, se incluye un factor de corrección k para facilitar el uso de los modelos parametrizados según (Ec. 4)

^a Se excluyeron los valores atípicos si $n \leq 240$

El modelo de biomasa para utilizar tanto el DBH_s como el H_s siempre arrojó estadísticas algo más débiles en comparación con el modelo con una sola variable independiente DBH_s . Esto también se aplica al conjunto de datos completo que combina todas las islas, para las que el modelo más eficaz fue el que utilizaba únicamente el DBH_s como variable independiente (Tabla 2). Por lo tanto, este modelo se utilizó en combinación con variables independientes a nivel de árbol para analizar los modelos de biomasa a nivel de árbol.

No se detectó ningún efecto de la elevación del sitio (Z) en los modelos AB_s y Z siempre se consideró superfluo en los modelos de regresión. Esto se aplica tanto al utilizar el conjunto de datos total como los datos de islas individuales.

Modelos de biomasa a nivel de árbol

Los modelos más eficaces para estimar la biomasa a nivel de árbol (AB_t) se muestran en la tabla 3. El análisis del modelo de biomasa arbórea identificó las mejores combinaciones de variables independientes $EDBH_t$, CPA , CW , H_t y SN analizadas mediante el análisis de regresión sobre datos transformados logáritmicamente.

El modelo más sólido para AB_t utilizando solo una variable independiente fue el que utilizó $EDBH_t$, que explicó el 98,8 % de la variabilidad en el AB_t observado. Cualquier otro modelo de variable única tuvo un rendimiento significativamente más débil. De estos, CPA y CW ocuparon el segundo lugar, explicando el 69,0 % de la variabilidad en AB_t .

El análisis de los modelos AB_t utilizando una combinación de varias variables independientes reveló que la variable adicional más eficaz era SN . El modelo AB_t que utilizaba una combinación de $EDBH_t$ y SN era, según todos los parámetros, significativamente mejor que la combinación de $EDBH_t$ y H_t (véase la tabla 3). Sin embargo, el mejor resultado global se obtuvo con el modelo AB_t que utilizaba una combinación de las tres variables independientes, a saber, $EDBH_t$, SN y H_t . Explicaba

El 99,3 % de la variabilidad en los datos observados, idénticamente al modelo de dos variables con $EDBH_t$ y SN , pero fue ligeramente mejor según la evaluación de otros indicadores (SEE, BIC, véase la tabla 3). Incluyendo el parámetro de la copa como cuarto

variable independiente, ya sea en forma de CW o CPA, no mejoró el ajuste y se consideró superflua ($p = 0,213$). Del mismo modo, no se observó ningún efecto de la elevación del sitio (Z) en ninguno de los modelos de regresión combinados.

Además de los modelos AB_t que utilizan $EDBH_t$, era importante identificar el rendimiento de los modelos AB_t basados en otras características de los árboles cuando no se dispone de mediciones explícitas del diámetro de los tallos. El mejor modelo de biomasa arbórea identificado combinó H_t , SN y CW, explicando el 76 % de la variabilidad en los datos observados. Cuando el modelo utilizó solo H_t y CW, que pueden evaluarse de forma remota, el modelo fue ligeramente más débil, explicando el 72,9 % de la variabilidad en los datos observados (Tabla 3).

Estimación de la proporción de componentes finos y leñosos

La evaluación de los componentes de la fracción leñosa fina y gruesa (diámetro umbral de 5 cm) siguió la lógica de la estimación del modelo de dos fases. En primer lugar, la biomasa de la fracción fina del tallo ($AB_{s,D\infty}$) se parametrizó como un modelo de una sola variable utilizando DBH_s , siguiendo el enfoque de 1-4. El resultado fue un modelo ajustado del tronco con $p_0 = -1,532$, $p_1 = 1,847$, $R^2 = 0,677$, $SEE = 0,411$, $n = 254$ y $k = 1,091$. En segundo lugar, se llevó a cabo una estimación a nivel de árbol del modelo de biomasa aplicable a la fracción fina ($AB_{t,D\infty}$) utilizando los datos observados para los tallos muestreados, complementados con la evaluación del modelo a nivel de tallo para todos los tallos restantes dentro de un árbol concreto, que se sumaron a nivel de árbol. El resultado de la parametrización del modelo de biomasa a nivel de árbol para $AB_{t,D\infty}$ se muestra en la Tabla 4.

El mejor modelo encontrado para estimar $AB_{s,D\infty}$ fue el que combinaba tres variables independientes, a saber, $EDBH_t$, H_t y SN (Tabla 4). Sin embargo, básicamente igual de bueno era el modelo que combinaba solo $EDBH_t$ y SN, mientras que añadir H_t apenas se justificaba por las estadísticas de regresión ($p = 0,003$). Añadir información sobre la copa utilizando CW o CPA no tuvo ningún efecto positivo en el modelo $AB_{s,D\infty}$ y, por lo tanto, se consideró superfluo ($p = 0,113$).

Opcionalmente, $AB_{t,D\infty}$ también se puede evaluar utilizando un modelo que calcule la proporción de biomasa fina en relación con la biomasa total del árbol, es decir, utilizando la cantidad conocida de AB_t y la fracción $AB_{t,D\infty} / AB_t$. Se comprobó que la mejor estimación de esta fracción se obtenía utilizando una combinación de $EDBH_t$, SN y H_t como variables independientes. Dicho modelo explicaba el 75,3 % de la variabilidad en $AB_{t,D\infty} / AB_t$. Sin embargo, este resultado es significativamente más débil que las estimaciones basadas en los modelos parametrizados que evalúan $AB_{t,D\infty}$ directamente, tal y como se indica en la tabla 4. Esta observación también se refleja gráficamente: la relación entre $AB_{t,D\infty} / AB_t$ muestra una dispersión considerablemente mayor en comparación con las estimaciones tanto de $AB_{t,D\infty}$ como de AB_t (utilizando los mejores modelos de biomasa correspondientes) cuando se representan conjuntamente (en diferentes ejes y) frente a $EDBH_t$, en la figura 4.

Discusión

La importancia fundamental para la construcción exitosa de un modelo es la solidez del ajuste del modelo a las variables independientes disponibles. Como se ha demostrado en muchos estudios alométricos, el diámetro del tallo es la variable más poderosa que siempre explica la mayor parte de la variabilidad en la biomasa arbórea observada (Marklund 1988; Zianis et al. 2005). Esto también se confirma aquí para *Prosopis* spp., donde el modelo AB_s basado en DBH_s explicó entre el 85 % y el 91 % de la variabilidad observada, mientras que la contribución adicional de H_s fue marginal (para una de las islas) o nula (en el resto). Esto es fácil de entender, ya que la dependencia entre DBH_s y H_s para *Prosopis* spp. con una forma de crecimiento excepcionalmente compleja es débil: una dependencia exponencial comúnmente utilizada 1 entre DBH_s y H_s explicaba solo el 21 % de los valores observados (datos no mostrados aquí). Esto es fundamentalmente diferente de lo observado en especies arbóreas de un solo tallo, en las que dicha relación suele ser bastante fuerte (por ejemplo, Cienciala et al. 2006, 2008).

A nivel de árbol, la contribución de la altura del árbol (H_t) resultó estadísticamente significativa, pero también débil: mejoró

Tabla 4. Modelos parametrizados para el componente de biomasa de fracciones finas a nivel de árbol ($AB_{t,D\infty}$) y su rendimiento evaluado mediante regresión lineal sobre las relaciones transformadas logarítmicamente (Ec. 2), incluyendo los parámetros ajustados p_0 – p_3 , el coeficiente de determinación (R^2), el número de observaciones incluidas (n), el error estándar de la estimación (SEE) y el criterio de información bayesiano de Schwarz (BIC)

Variables	Estadísticas de regresión								
	k	p_0	p_1	p_2	p_3	R^2	n^a	VER	BIC
$EDBH_t$	1,002	-1,401	1,876	–	–	0,984	237	0,086	-477
$EDBH_t, H_t$	1,003	-1,352	1,908	-0,075	–	0,985	237	0,083	-487
$EDBH_t, SN$	1,004	-1,286	1,795	–	0,080	0,986	237	0,080	-504
$EDBH_t, H_t, SN$	1,005	-1,262	1,827	-0,055	0,071	0,986	237	0,079	-507

Forma del modelo: $AB_{t,D\infty} = k \times \exp(p_0 + p_1 \times \ln(EDBH_t) + p_2 \times \ln(H_t) + p_3 \times \ln(SN))$

Además, se incluye un factor de corrección k para facilitar el uso de los modelos parametrizados según (Ec. 4)

^a Se excluyen los valores atípicos si $n \searrow 240$

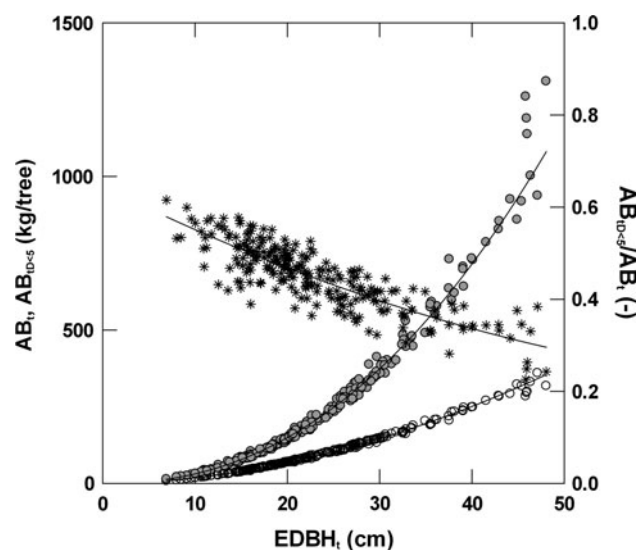


Fig. 4 Representación gráfica de los modelos de biomasa para el árbol completo (AB_t ; símbolos rellenos) y la fracción fina ($AB_{ID>5}$; símbolos vacíos) y la relación entre $AB_{ID>5}/AB_t$ (símbolo de ocho estrellas) representada gráficamente frente a $EDBH_i$; se superponen suavizaciones exponenciales y cuadráticas para mejorar la claridad de las tendencias de los datos

el ajuste es solo marginal. Por el contrario, se observó que el número de tallos (SN) era más eficaz para explicar la variabilidad en la biomasa arbórea (véase la tabla 3). Esto contradice la observación realizada por Álvarez et al. (2011b) sobre *Prosopis flexuosa*, una especie comúnmente multitallo en Argentina, quienes consideraron que el SN era superfluo en su modelo de biomasa arbórea. Sospechamos que esta contradicción puede reflejar simplemente el tamaño apenas adecuado de la muestra de árboles ($n = 39$) utilizada por Álvarez et al. para detectar la contribución del SN en sus modelos de biomasa para *Prosopis flexuosa*, una especie arbórea con una variabilidad intrínseca en su forma de crecimiento.

Teniendo en cuenta que el modelo AB_s se basa únicamente en el DBH_s , se considera adecuado el MPE estimado de alrededor del 25 % a nivel de un solo tronco. El MPE se estimó y comunicó únicamente para los modelos AB_s , mientras que dicha estimación estaría sesgada a nivel de árbol, ya que los modelos AB_t utilizaron los datos de calibración representados tanto por las observaciones directas de los troncos talados como por las estimaciones del modelo AB_s para todos los demás troncos de cada árbol. No obstante, debe entenderse que se espera que el MPE de los modelos AB_t sea significativamente inferior al comunicado para los modelos AB_s . Esto se debe a que cada árbol está formado por múltiples troncos. Una vez tenido esto en cuenta, el tamaño de la muestra aumenta efectivamente, lo que reduce la dispersión esperada de los residuos a nivel de árbol y, por lo tanto, también el error resultante de la estimación AB_t . Este efecto se probó de forma indicativa en nuestro conjunto de datos que se utilizó para estimar el modelo AB_s ($n = 253$) utilizando el método bootstrapping. En este ejercicio de remuestreo, se generaron muestras idénticamente grandes ($m = 1000$) de residuos medios y observaciones correspondientes a partir del conjunto de datos original utilizando diferentes tamaños de muestra (1, 2, 5, 10)

que representaban el número de tallos (SN) por árbol. El MPE calculado a partir de estas muestras bootstrapped confirmó una disminución sucesiva de los errores. El intervalo de confianza del 95 % de la media aritmética del MPE alcanzó 34,6, 9,9 y 6,4 % en relación con el de un árbol de un solo tallo para SN de 2, 5 y 10, respectivamente. En otras palabras, el MPE estimado como

El 25,4 % del modelo AB_t disminuiría de forma correspondiente en AB_t al 8,8, 2,5 y 1,7 % para los árboles de múltiples tallos con 2, 5 o 10 tallos cada uno, respectivamente. Dado que el número real de tallos (SN) con un DAP de al menos 5 cm en nuestros datos oscilaba entre 1 y 22, con un valor medio de seis tallos por árbol, el MPE relativo esperado para la estimación de AB_t debería ser de alrededor del 2,5 %. Sin embargo, hay que tener en cuenta que esta estimación solo representa un error del modelo y no incluye la contribución del error de medición y muestreo.

Es interesante observar que el efecto de la ubicación (islas) en los modelos de biomasa resultó insignificante. En general, se esperaba que el efecto de las islas en la alometría de los tallos y los árboles fuera insignificante, ya que todos los lugares de muestreo de las islas pertenecen a zonas ecológicas muy áridas o áridas según la clasificación ecológica local (Diniz y de Matos, 1988, 1999). Sin embargo, esa previsión también debería aplicarse a la relación DW/FW, pero se estimó una relación DW/FW algo diferente para las muestras de islas individuales (no se muestra aquí). Al intentar revelar las razones de las diferencias observadas en DW/FW, identificamos cierto efecto de la elevación (Z) en Santo Antao. En esta isla, la única con un gradiente de elevación pronunciado, DW/FW para la fracción de biomasa gruesa disminuía al aumentar Z . Este efecto era débil, pero estadísticamente significativo ($\text{adj. } R^2 = 0,20, p \searrow 0,001$) y puede explicar, al menos en parte, el DW/FW de 0,651 observado para Santo Antao, que era significativamente inferior al DW/FW de 0,714 y 0,742 observado para Maio y Santiago, respectivamente (ANOVA, $p \searrow 0,001$). Cabe esperar que, dentro del gradiente altitudinal de los lugares de muestreo en Santo Antao, haya un gradiente de temperatura pronunciado y, en menor medida, también un gradiente de precipitación (solo se tomaron muestras de las regiones áridas y semiáridas de la isla identificadas por Diniz y de Matos, 1999). Esto puede haber afectado a la tendencia de elevación observada para DW/FW. No se realizó ningún análisis adicional de DW/FW, ya que no era el objetivo principal de este estudio y no se disponía de datos adecuados sobre el gradiente climático local. Sin embargo, se puede concluir que una estimación específica de la relación DW/FW para las muestras de biomasa contribuye a aumentar la precisión y la fiabilidad de la parametrización del modelo de biomasa y, por lo tanto, se debe prestar la debida atención a esta cuestión.

Es difícil realizar una comparación cuantitativa con otros modelos de biomasa estimados para *Prosopis* spp. publicados en la literatura. Esto se debe principalmente a que la escasa bibliografía disponible no ofrece estudios de biomasa adecuadamente representativos para *Prosopis* spp. y/o utiliza diferentes índices arbóreos como

variables independientes. Nuestro modelo a nivel de árbol se compara favorablemente con el modelo de biomasa arbórea parametrizado que utiliza un DBH e e publicado recientemente por Muturi et al. (2011) para árboles de *Prosopis* establecidos de forma natural en Kenia, concretamente una vez que se suprime el tallado en la ecuación estableciendo $SN = 1$, lo que se corresponde mejor con el material analizado por estos autores. Sin embargo, el tamaño de su muestra es limitado para ser concluyente, lo que también se aplica a otro estudio publicado sobre la alometría de *Prosopis pallida* en Perú por Padrón y Navarro (2004). Este último estudio tampoco es claro en términos de nología y no se pudo identificar claramente en el texto una ecuación adecuada para la biomasa seca.

Una comparación diferente de los modelos de biomasa parametrizados ofrece el análisis realizado por Zianis y Mecuccini (2004). Entre otros, comprobaron la validez de la relación exponencial teórica genérica entre la biomasa de los árboles y el diámetro de los mismos, tal y como sugirieron West et al. (1999) basándose en el modelo fractal para la alometría de los árboles. Para ello, tras examinar un conjunto de datos «global» que contenía 279 ecuaciones alométricas, Zianis y Mecuccini (2004) encontraron un valor empírico medio del parámetro de escala (exponente) b (correspondiente a p_1 en nuestro 1 general) de 2,368. Este valor era significativamente inferior al valor teórico de 2,67 de la relación propuesta por West et al. (1999). Nuestra estimación del parámetro de escala b para *Prosopis* spp., derivada de nuestras muestras a nivel de tallo ($n = 255$) y árbol ($n = 240$), da 2,368 y 2,382, respectivamente, es decir, ambas coinciden básicamente con la estimación empírica de Zianis y Mecuccini (2004). Esta estrecha coherencia refuerza la confianza en los modelos de biomasa para *Prosopis* spp., especialmente si se tiene en cuenta su compleja forma de crecimiento y su presencia en lugares ecológicamente marginales.

Concluimos que las ecuaciones presentadas a nivel de tallo y árbol son lo suficientemente sólidas como para ser aplicables en todas las islas de Cabo Verde y, muy probablemente, también en otros lugares, lo que, sin embargo, aún debe verificarse. El enfoque presentado para derivar modelos de biomasa a nivel de árbol para especies arbóreas de tallos múltiples es eficaz en términos de muestreo de biomasa requerido y resultados obtenidos, lo que nos lleva a recomendarlo para *Prosopis* spp. y otras especies arbóreas con una forma de crecimiento igualmente compleja.

Agradecimientos Este estudio ha contado con el apoyo del Ministerio de Desarrollo Rural de Cabo Verde y del IFER (Instituto de Investigación de Ecosistemas Forestales).

Referencias

- Álvarez JA, Villagra PE, Villalba R (2011a) Factores que controlan la disponibilidad de madera muerta y la descomposición de las ramas en dos bosques de *Prosopis* en el Monte Central, Argentina. *Forest Ecol Manag* 262:637–645
- Álvarez JA, Villagra PE, Villalba R, Cony MA, Alberto M (2011b) Productividad de la madera de los bosques de *Prosopis flexuosa* DC en el

- Monte central: influencia de la estructura de la población y el hábito de crecimiento de los árboles. *J Arid Environ* 75:7–13
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE (2009) Hacia un espectro económico mundial de la madera. *Ecol Lett* 12:351–366
- Cienciala E, Cerny M, Tatarinov F, Apltauer A, Exnerova Z (2006) Funciones de la biomasa aplicables al pino silvestre. *Trees-Struct Funct* 20:483–495
- Cienciala E, Apltauer J, Exnerova Z, Tatarinov F (2008) Funciones de la biomasa aplicables a los robles cultivados en los bosques de Europa Central. *J Forest Sci (Praga)* 54:109–120
- Diniz AC, de Matos GC (1988) Mapa de las zonas agroecológicas y la vegetación de Cabo Verde: isla de Maio. *García de Orta, Se'r. Bot., Lisboa* 10(1–2):19–48
- Diniz AC, de Matos GC (1999) Mapa de las zonas agroecológicas y la vegetación de Cabo Verde — Isla de Santo Antao. *García de Orta, Se'r. Bot., Lisboa* 14(2):1–34
- IPCC (2003) Guía de buenas prácticas para el cambio de uso del suelo y la silvicultura.
- Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático (IPCC), Ginebra Little EL Jr, Wadsworth FH (1964) Árboles comunes de Puerto Rico y las Islas Vírgenes. Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, Manual Agrícola 249, superintendente de documentos. Oficina de Imprenta del Gobierno de los Estados Unidos, Washington
- Marklund LG (1987) Funciones de la biomasa del abeto rojo (*Picea abies* (L.) Karst.) en Suecia. Informe. Umea, Departamento de Estudios Forestales, Universidad Sueca de Ciencias Agrícolas: 43
- Marklund LG (1988) Funciones de la biomasa del pino, el abeto y el abedul en Suecia. Informe. Umea, Departamento de Estudios Forestales, Universidad Sueca de Ciencias Agrícolas: 45
- Muturi GM, Mohren GMJ, Kimani JN (2010) Predicción de la invasión de especies de *Prosopis* en Kenia utilizando técnicas de sistemas de información geográfica. *African J Ecol* 48:628–636
- Muturi GM, Kariuki JG, Poorter L, Mohren GMJ (2011) Ecuaciones alométricas para estimar la biomasa en rodales de *Prosopis* establecidos de forma natural en Kenia. *J Hortic For* 4:69–77
- Nelson BW, Mesquita R, Pereira JLG, de Souza SGA, Batista GT, Couto LB (1999) Regresiones alométricas para mejorar la estimación de la biomasa forestal secundaria en la Amazonia central. *Forest Ecol Manag* 117:149–167
- Padrón E, Navarro RM (2004) Estimación de la biomasa aérea en poblaciones naturales de *Prosopis pallida* (H. & B. ex. Willd.) H.B.K. en el norte de Perú. *J Arid Environ* 56:283–292
- Palacios RA, Burghardt AD, Frias-Hernandez JT, Olalde-Portugal V, Grados N, Alban L, Martínez-de la Vega O (2012) Estudio comparativo (AFLP y morfología) de tres especies de *Prosopis* de la sección Algarobia: *P. juliflora*, *P. pallida* y *P. limensis*. Evidencia para la resolución del «complejo *P. pallida*-*P. juliflora*». *Plant Syst Evol* 298:165–171
- Paszecnik NM, Harris PJC, Smith SJ (2003) Identificación de especies de *Prosopis*: guía de campo. HDRA, Coventry, Reino Unido. ISBN 0 905343 34 4
- Schwarz GE (1978) Estimación de la dimensión de un modelo. *Ann Stat* 6:461–464
- Sherry M, Smith S, Patel A, Harris P, Hand P, Trenchard L, Henderson J (2011) Estudios de transferibilidad de RAPD y microsatélites en especies seleccionadas de *Prosopis* (sección Algarobia) con énfasis en *P. juliflora* y *P. pallida*. *J Genet* 90:251–264
- Sprugel DG (1983) Corrección del sesgo en ecuaciones alométricas transformadas logarítmicamente. *Ecology* 64:209–210
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1999) Un modelo general para la estructura y alometría de los sistemas vasculares de las plantas. *Nature* 400(6745):664–667
- Zachariades C, Hoffmann JH, Roberts AR (2011) Control biológico del mezquite (especies *Prosopis*) (Fabaceae) en Sudáfrica. *Afr Entomol* 19:402–415
- Zanne AE, Lopez-Gonzalez G, Coomes DA, Ilic J, Jansen S, Lewis SL, Miller RB, Swenson NG, Wiemann MC, Chave J (2009)

Base de datos global sobre la densidad de la madera. Repositorio digital Dryad. Identificador: <http://hdl.handle.net/10255/dryad.235>
Zianis D, Mecuccini M (2004) Sobre la simplificación de los análisis alométricos de la biomasa forestal. *Forest Ecol Manag* 187:311–332

Zianis D, Muukkonen P, Makipaa R, Mencuccini M (2005) Ecuaciones de biomasa y volumen de tronco para especies arbóreas en Europa. *Silva Fenn Monogr* 4:63