

ECUACIONES ALOMÉTRICAS PARA ESTIMAR BIOMASA Y CARBONO DE CUATRO ESPECIES LEÑOSAS NEOTROPICALES CON POTENCIAL PARA LA RESTAURACIÓN

ALLOMETRIC EQUATIONS USED TO ESTIMATE BIOMASS AND CARBON IN FOUR NEOTROPICAL TREE SPECIES WITH RESTORATION POTENTIAL

David Douterlungne^{1*}, Angel M. Herrera-Gorocica², Bruce G. Ferguson¹, Ilyas Siddique³, Lorena Soto-Pinto¹

¹El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Agricultura, Sociedad, y Ambiente. México. (daviddouter@hotmai.com). ²Instituto Tecnológico de Conkal. México. ³Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal de Santa Catarina. Brasil.

RESUMEN

Un reto ambiental actual es reducir los gases de efecto invernadero (GEI) a través de la reforestación. Las plantaciones forestales con las especies y manejo adecuados secuestran carbono y recuperan áreas degradadas simultáneamente, pero es necesario refinar los métodos para estimar su biomasa. En la Selva Lacandona en México se cosecharon 103 árboles para determinar ecuaciones alométricas para cuatro especies abundantes en los Neotrópicos y con alto potencial para la restauración: *Guazuma ulmifolia*, *Trichospermum mexicanum*, *Inga vera* y *Ochroma pyramidale*. Los mejores predictores de la biomasa fueron el diámetro a la altura del pecho y en la base; con ellos se generaron relaciones alométricas con r^2 mayor a 0.90. Con base en estas relaciones la acumulación promedio de biomasa en plantaciones mono-específicas de dos años de *Inga*, *Ochroma*, *Trichospermum* y *Guazuma* se calculó en 6.60, 30.80, 47.62 y 48.12 Mg ha⁻¹. Plantaciones de restauración con las dos últimas especies son una estrategia potencialmente eficiente para reducir el carbono atmosférico. La variabilidad alta inter-sitio e inter-especie, en parte relacionada con las diferencias en supervivencia y crecimiento, indica que diseños experimentales multisitios son necesarios para generalizar los resultados de estimación de biomasa.

Palabras clave: *Guazuma ulmifolia*, *Inga vera*, modelos polinomiales, *Ochroma pyramidale*, selva húmeda perennifolia, *Trichospermum mexicanum*.

ABSTRACT

One of today's environmental challenges is reducing greenhouse gases (GHG) through reforestation. Forest plantations with adequate species composition and management sequester carbon and restore degraded areas simultaneously, but methods to estimate their biomass must be refined. In Mexico's Lacandon Jungle, 103 trees were harvested to determine allometric equations for four abundant Neotropical species with high potential for restoration: *Guazuma ulmifolia*, *Trichospermum mexicanum*, *Inga vera* and *Ochroma pyramidale*. The best biomass predictors were diameter at breast height and at the base, which generated allometric relations with r^2 0.90 or higher. Based on these relations, average biomass accumulation in two-year-old monocultures of *Inga*, *Ochroma*, *Trichospermum* and *Guazuma* were calculated at 6.60, 30.80, 47.62 and 48.12 Mg ha⁻¹. Restoration plantations with the last two species are a potentially efficient strategy to reduce atmospheric carbon. The high inter-site and inter-species variability, partly related to differences in survival and growth, indicate the need for multi-site experimental designs in order to generalize the results of biomass estimation.

Key words: *Guazuma ulmifolia*, *Inga vera*, polynomial models, *Ochroma pyramidale*, evergreen rain forest, *Trichospermum mexicanum*.

INTRODUCTION

In spite of the current importance of quantifying biomass in forest plantations, the precision of allometric equations for estimating the dry biomass of trees based on their dimensions is deficient (Alexander *et al.*, 2011; Nair, 2011; van Breugel *et*

*Autor responsable ❖ Author for correspondence.

Recibido: agosto, 2012. Aprobado: marzo, 2013.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 47: 385-397. 2013.

INTRODUCCIÓN

A pesar de la importancia actual de cuantificar la biomasa en plantaciones forestales, la precisión de las ecuaciones alométricas que estiman la biomasa seca de árboles basada en sus dimensiones es deficiente (Alexander *et al.*, 2011; Nair, 2011; van Breugel *et al.*, 2011b). La acumulación de biomasa en plantaciones es un indicador de la complejidad estructural, la productividad ecosistémica y el secuestro de carbono. Este último es extremadamente relevante en el contexto del cambio climático. Se estima que 6 % de la superficie global (1×10^{12} ha) son tierras degradadas que reforestadas se convertirían en sumideros importantes de carbono (GPFLR 2009). Plantaciones forestales con especies “marco” (*framework species*) pueden tener una función importante ya que simultáneamente secuestran carbono y catalizan la sucesión en áreas degradadas. Las especies marco son útiles para la restauración al tener: 1) tasas altas de supervivencia y crecimiento en condiciones degradadas, 2) desarrollo rápido de la copa que suprime arvenses heliófilas de competencia agresiva y 3) alimentos y perchas que atraen fauna dispersora de semillas (Goosem y Tucker, 1995). Las relaciones alométricas de especies no comerciales empleadas en la restauración ecológica en los trópicos son aún escasas. Tampoco existen muchas ecuaciones calibradas para árboles juveniles (Hughes *et al.*, 1999; Cole y Ewel, 2006) a pesar de que árboles con diámetro a la altura del pecho (DAP) menor a 10 cm contribuyen hasta 15 % de la biomasa aérea (BA) en plantaciones jóvenes (Preece *et al.*, 2012).

Este estudio incluyó árboles pioneros abundantes en la vegetación secundaria Neotropical y con potencial para fungir como especies marco. *Ochroma pyramidale* (Cav. ex Lam.) Urb. (Malvaceae–Bombacoideae) o madera balsa en su primer año alcanza alturas promedio hasta de 7 m en áreas perturbadas (Douterlungne *et al.*, 2010) y se usa localmente para recuperar la fertilidad en parcelas tradicionales de roza-tumba-quema. *Guazuma ulmifolia* Lam. (Malvaceae–Sterculioideae) prospera en pastizales degradados donde su follaje se usa como forraje (Pennington y Sarukhán, 2005; Douterlungne y Ferguson, 2012). *Inga vera* Willd. (Fabaceae–Mimosoideae), un fijador de nitrógeno, se usa para generar sombra en los cafetales cuyos frutos atraen fauna dispersora de semillas (Pennington y Sarukhán, 2005). *Trichospermum*

al., 2011b). Biomass accumulation in plantations is an indicator of structural complexity, ecosystem productivity and carbon sequestration. The latter is extremely relevant within the context of climate change. Six percent of global surface (1×10^{12} ha) is estimated to be degraded and could be converted into carbon sinks upon reforestation (GPFR, 2009). Forest plantations with “framework” species can play an important role, since they simultaneously sequester carbon and catalyze succession in degraded areas. Framework species are useful for restoration, since they have: 1) high rates of survival and growth in degraded conditions, 2) fast canopy development that suppresses light-demanding and aggressively competing weeds, and 3) fruits and perches that attract seed-dispersing fauna (Goosem and Tucker, 1995). However, allometric equations for non-commercial species used in ecological restoration in the tropics are still scarce. Nor have many equations been calibrated for juvenile trees (Hughes *et al.*, 1999; Cole and Ewel, 2006), despite their contribution to biomass stock in young ecosystems. Trees with a diameter at breast height (DBH) smaller than 10 cm contribute up to 15 % of the aboveground biomass (AB) in young plantations (Preece *et al.*, 2012).

This study included pioneer trees abundant in secondary Neotropical vegetation and with potential to serve as framework species. *Ochroma pyramidale* (Cav. ex Lam.) Urb. (Malvaceae–Bombacoideae) or balsa trees reach average heights of up to 7 m in perturbed areas during their first year (Douterlungne *et al.*, 2010), and are used locally for soil recovery in traditional slash-and-burn parcels. *Guazuma ulmifolia* Lam. (Malvaceae–Sterculioideae) thrives in degraded pastures where its foliage is used as fodder (Pennington and Sarukhán, 2005; Douterlungne and Ferguson, 2012). *Inga vera* Willd. (Fabaceae–Mimosoideae), a nitrogen fixer, is used to shade coffee fields, and attracts seed-dispersing fauna to its fruits (Pennington and Sarukhán, 2005). *Trichospermum mexicanum* (DC.) K. Schum (Malvaceae–Tilioideae) is a fast-growing pioneer that attracts pollinators from its second year of growth (Douterlungne and Ferguson, 2012).

The objective of this study was to propose allometric equations to estimate with precision the aboveground biomass of juveniles and adults in four species with high restoration potential. Additionally, the equations were used to calculate the early

mexicanum (DC.) K. Schum (Malvaceae–Tilioideae) es una pionera de crecimiento rápido que atrae polinizadores desde su segundo año de crecimiento (Douterlungne y Ferguson, 2012).

El objetivo de este estudio fue proponer ecuaciones alométricas para estimar con precisión la biomasa aérea de juveniles y adultos de cuatro especies útiles para la restauración. También las ecuaciones se usaron para calcular la acumulación temprana de biomasa y carbono en cuatro plantaciones jóvenes de restauración

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El muestreo se realizó en la Selva Lacandona, en el municipio de Maravilla Tenejapa (16° 13' 39.6" a 16° 16' 03.9" N y 91° 16' 16.2" a 91° 17' 40.0" O y altitud de 200 m), en el estado de Chiapas, México. Esta zona presenta una temporada seca de noviembre a mayo, precipitación anual de 2300 a 2500 mm y temperatura media anual de 25 °C (INEGI, 1988). Los suelos predominantes son acrisoles húmicos (Muench, 1982).

Muestreo de árboles

De enero a mayo del 2011 se muestrearon 103 árboles con el mayor gradiente posible de dimensiones y edades (Cuadro 1). Los árboles se seleccionaron en parcelas de diferentes etapas sucesionales y uso de suelo, desde pastizales con árboles remanentes hasta acahuales con más de 20 años de edad.

El diámetro a la altura del pecho (DAP, a 130 cm de altura) y en la base (DAB, a 10 cm de altura) se midió con un

accumulation of biomass and carbon in four two-year-old restoration plantations.

MATERIALS AND METHODS

Study area

The study took place in the Lacandon Jungle, in the municipality of Maravilla Tenejapa (between 16° 13' 39.6" and 16° 16' 03.9" N and between 91° 16' 16.2" and 91° 17' 40.0" W, at 200 masl), in the state of Chiapas, Mexico. Annual precipitation ranges from 2300 to 2500 mm with a dry season from November to May and mean annual temperature of 25 °C (INEGI, 1988). The predominant soils are humic acrisols (Muench, 1982).

Tree sampling

From January to May 2011, 103 trees were sampled with the greatest possible gradient of sizes and ages (Table 1). Trees were selected from sites of different successional stages and land use, including pastures with remnant trees and fallows more than 20 years old.

The diameter at breast height (DBH, at 130 cm height) and at the base (DAB, at 10 cm height) were measured with a Vernier (precision: 0.1 mm) or a tape measure (precision: 0.1 cm), following the trunks' curvatures in individuals with buttresses. Once felled, total height and trunk height up to the first ramification (further called "stem") were registered. Trees were divided into categories: thick branches (>1 cm of diameter), small branches (<1 cm of diameter), foliage (including both young and mature leaves) and stem. Biomass was determined by placing the large parts on a canvas hung from a 100 kg spring scale (precision: 1 kg) while the smallest pieces

Cuadro 1. Especies muestreadas en la Selva Lacandona, México, con su intervalo en altura total (alt), diámetro a la altura del pecho (DAP) y diámetro basal (DAB).

Table 1. Species sampled in the Lacandon Jungle, Mexico, with their range in total height (alt), diameter at breast height (DBH) and diameter at base (DAB).

Esp	alt (m)		DAP (cm)		DAB (cm)		N			
	Min	Máx	Min	Máx	Min	Máx	Total	<1.3 m	1.3-5 m	>5 m
<i>Gua</i>	0.41	12.60	0	26.9	0.4	40.0	25	7	6	12
<i>Ing</i>	0.35	19.40	0	37.6	0.7	75.4	22	7	1	14
<i>Och</i>	0.23	21.30	0	32.8	0.3	38.2	32	16	2	14
<i>Tri</i>	0.50	19.00	0	39.8	0.4	55.7	24	8	2	14

Esp: especie; *Gua*: *Guazuma ulmifolia*; *Ing*: *Inga vera*; *Och*: *Ochroma pyramidale*; *Tri*: *Trichospermum mexicanum*; Min: mínima; Máx: máxima. ❖ Esp: species; *Gua*: *Guazuma ulmifolia*; *Ing*: *Inga vera*; *Och*: *Ochroma pyramidale*; *Tri*: *Trichospermum mexicanum*; Min: minimum; Máx: maximum.

vernier (precisión: 0.1 mm) o una cinta métrica (precisión: 0.1 cm), siguiendo la curvatura del tronco en individuos con raíces tabulares. Una vez derribados, se midió la altura total y del tronco hasta la primera ramificación (posteriormente llamado “fuste”). El árbol se dividió en categorías: ramas gruesas (>1 cm de diámetro) y delgadas (<1 cm de diámetro), follaje (incluyó hojas maduras y jóvenes) y fuste. Las partes grandes se colocaron en una lona colgada a una báscula de resorte de 100 kg capacidad (precisión: 1 kg); los trozos más pequeños se pesaron en una balanza mecánica (precisión: 10 g). Para determinar la relación peso seco:peso fresco, se secaron tres sub-muestras de cada categoría de cada árbol en hornos con aire forzado, a 60-80 °C, hasta su deshidratación total. Para el fuste, se cortaron con motosierra tres a siete rodajas (aproximadamente 5 cm espesor) a 17, 50 y 73 % de la altura del fuste para cubrir el gradiente máximo de lignificación. Similarmente, se obtuvieron las rodajas de las ramas gruesas de partes equidistantes desde la base de la copa hasta los ápices de las ramas gruesas.

Modelos de regresión

Todas las variables se transformaron a escala logarítmica natural después de evaluar las gráficas de dispersión de sus cuantiles en función de la distribución normal estándar (gráficas Q-Q). Con el coeficiente de correlación de Pearson, se seleccionaron para cada especie las dos variables con mayor correlación con la BA y se usaron como predictores de la BA seca. Los modelos polinomiales y lineales anidados se compararon con el error estandarizado de los residuales, r^2 y Criterio de Información de Akaike el cual propone modelos con mayor ajuste y menos parámetros (Sakamoto *et al.*, 1986). En casos dudosos se aplicaron pruebas de las proporciones de verosimilitudes (Zuur *et al.*, 2009). El error relativo o el promedio de las diferencias relativas entre los valores calculados (BA_c) y observados (BA_o) de biomasa se calculó con la siguiente fórmula: $100 \times ((BA_c - BA_o) / BA_o)$. El cumplimiento de las condiciones de homocedasticidad en los modelos seleccionados se evaluó mediante gráficas de los residuales en función de los valores estimados y gráficas Q-Q de los residuales. Los modelos multivariados se excluyeron porque su mayor complejidad sólo dan aumentos mínimos en la precisión de las estimaciones de biomasa (Youkhana and Idol, 2011; Li y Zhao, 2013). Los árboles con altura menor a 130 cm se omitieron de los análisis con base en el DAP.

Los análisis se realizaron con el software R versión 2.14.1 (R Development Core Team, 2011) con los paquetes adicionales lmtest (Zeileis y Hothorn, 2002), reshape (Wickham, 2007), ggplot2 (Wickham, 2009a) y plyr (Wickham, 2009b).

were weighed on a mechanical balance (precision: 10 g). To determine the dry weight: fresh weight ratio, three subsamples from each category from each tree were dried in forced air ovens at 60-80 °C until achieving complete dehydration. For the stem, slices approximately 5 cm thick were cut with a chain saw at approximately 17, 50 and 73 % of the stems height to cover the maximum lignification gradient. Similarly, slices from the thick branches were obtained at regular intervals from the base of the canopy to the tips of the thick branches.

Regression models

All variables were transformed using natural logarithms based on evaluation of scatter plots of their quantiles in function of the normal standard distribution (Q-Q plots). The two variables most correlated with AB were selected using Pearson correlation coefficients and used as predictors for dry AB. Polynomial nested linear models were compared in function of their standardized residual errors, r^2 values and the Akaike Information Criterion, which suggests models with better fit and fewer parameters (Sakamoto *et al.*, 1986). Likelihood ratio tests were applied to resolve doubtful cases (Zuur *et al.*, 2009). Relative errors or averaged relative differences, between calculated (BA_c) and observed (BA_o) biomass, were calculated with the formula: $100 \times ((BA_c - BA_o) / BA_o)$. Fulfillment of homoscedasticity conditions was checked by plotting residuals against estimated values and Q-Q plots of the residuals. Multivariate models were discarded as their higher complexity yielded minimal increases in the precision of biomass estimates (Youkhana and Idol, 2011; Li and Zhao, 2013). Trees shorter than 130 cm were excluded from DBH analyses.

Analyses were carried out with R version 2.14.1 software (R Development Core Team, 2011), with the additional packages lmtest (Zeileis and Hothorn, 2001), reshape (Wickham, 2007), ggplot2 (Wickham, 2009a) and plyr (Wickham, 2009b).

Experimental restoration plantations

The resulting allometric equations were used to estimate early biomass and carbon accumulation in two year old experimental restoration plantations. In October, 2009, plantations of 4375 m² each were established in four degraded pastures (sites A-D), and the experimental design was randomized block (Figure 1). The sites were selected because of their low agricultural/livestock productivity and slow succession rates, according to their owners. All sites were covered by grasses, Asteraceae and Heliconiaceae before experimental setup. Sites A, B and D were grazed by livestock and had low densities of remaining trees (<20 trees ha⁻¹) dominated by *Cupania dentata* and *Spondias mombin*. Site

Plantaciones experimentales de restauración

Con las ecuaciones alométricas generadas se estimó la acumulación temprana de biomasa y carbono en plantaciones experimentales de restauración con dos años de edad. En octubre del 2009 se establecieron plantaciones de 4375 m² en cuatro pastizales degradados (sitios A-D), y el diseño experimental fue de bloques al azar (Figura 1). Los terrenos se seleccionaron por su baja productividad agropecuaria y sucesión lenta, según sus dueños. Todos los sitios se caracterizaron por una cobertura dominada por gramíneas, compuestas y heliconias antes de establecer las plantaciones. Los sitios A, B y D fueron pastoreados por ganado y tenían densidad baja de árboles remanentes (<20 árboles ha⁻¹) con predominio de *Cupania dentata* y *Spondias mombin*. El sitio C tenía 10 años de abandono y una cobertura de 100 árboles ha⁻¹ de estatura baja (<8 m), principalmente *Cecropia peltata*, *Cochlospermum vitifolia*, *Heliocarpus donnellsmithii* y *Guazuma ulmifolia*.

Plántulas de *G. ulmifolia*, *T. mexicanum* y *Ochroma pyramidale* se produjeron en envases de plástico negro de 10×10×30 cm con semillas recolectadas localmente. Los plantones se trasplantaron 3 meses después, con densidad de 1600 plantas ha⁻¹, en cuatro parcelas mono-específicas de 156.5 m², en cada uno de los cuatro sitios. Simultáneamente, se sembraron semillas de *Inga vera* en el área experimental, con el mismo espaciamiento. La alta densidad favorece un

C had been abandoned for 10 years and had approximately 100 small (<8 m) trees ha⁻¹, mainly *Cecropia peltata*, *Cochlospermum vitifolia*, *Heliocarpus donnellsmithii* and *Guazuma ulmifolia*.

Seedlings of *G. ulmifolia*, *T. mexicanum* and *O. pyramidale* were produced in black plastic 10×10×30 cm nursery bags, using locally collected seeds. The plants were transplanted 3 months later, at 1600 plants ha⁻¹, in four 156.5 m² monospecific plots at each one of four sites. Simultaneously, *Inga vera* seeds were directly sown in the experimental area at the same spacing. The high density favors quick canopy closure, a key process for breaking the dominance of aggressively competing, light demanding shrubs and weeds, thereby triggering succession (Holl *et al.*, 2000; Rodrigues *et al.*, 2009). Trees that did not establish were substituted one month later. The *Guazuma* and *Trichospermum* plots in site D, and two of the four *Ochroma* and *Inga* plots in site A were lost due to extreme flooding. Survival and growth of the nine central trees in each plot were recorded every six months to calculate plot-level AB, using the equations based on DAB. It was assumed that 50 % of the AB consists of carbon (Brown, 1997; Losi *et al.*, 2003; IPCC, 2007).

Because biomass allocation varies with local growing and competition conditions, equations applied to plantation data are generally created through destructive sampling of trees from similar plantations (Park *et al.*, 2010). In this study it was impossible to sacrifice individuals from the experimental

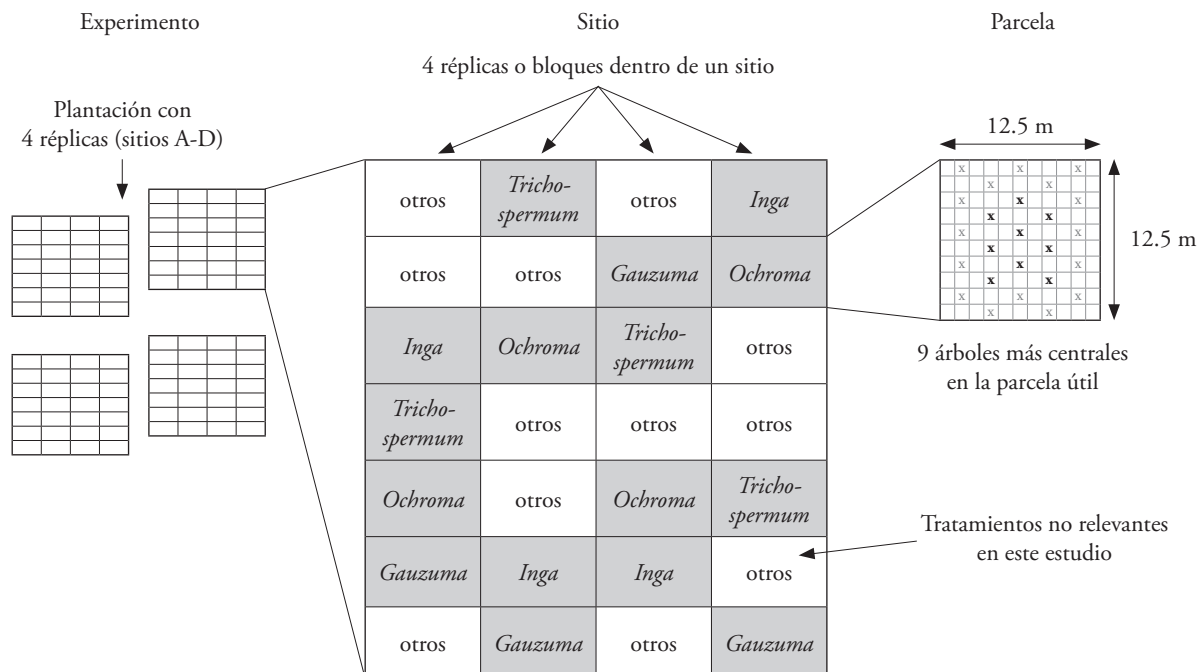


Figura 1. Diseño de las plantaciones experimentales con fines de restauración en la Selva Lacandona, Chiapas, México.
Figure 1. Design of experimental restoration plantations in the Lacandon Jungle, Chiapas, Mexico.

rápido cierre del dosel, proceso clave para romper la dominancia de arvenses heliófilas de competencia agresiva y así facilitar la sucesión (Holl *et al.*, 2000; Rodrigues *et al.*, 2009). Un mes después se sustituyeron los árboles no establecidos. Inundaciones extremas forzaron a omitir las parcelas de *Guazuma* y *Trichospermum* en el sitio D y dos de cuatro parcelas de *Ochroma* e *Inga* en el sitio A. Cada seis meses se registró la supervivencia y crecimiento de los nueve árboles centrales de cada parcela para calcular la BA en la parcela, usando las ecuaciones con base en el DAB. Se consideró que 50 % de la BA consiste en carbono (Brown, 1997; Losi *et al.*, 2003; IPCC, 2007).

Las ecuaciones aplicadas a datos de plantaciones son generalmente creadas por un muestreo destructivo de árboles de plantaciones similares, pues la distribución de biomasa en una especie varía con las condiciones de crecimiento y competencia (Park *et al.*, 2010). En este estudio fue imposible sacrificar individuos de la plantación experimental ya que interferiría con un monitoreo de indicadores de restauración y crecimiento de los árboles. Los sesgos de las ecuaciones se redujeron al muestrear individuos de las áreas adyacentes a las plantaciones. Además, por la edad temprana de las plantaciones es poco probable que la competencia afecte la distribución de biomasa.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Ajuste de las ecuaciones alométricas

Los modelos seleccionados no presentaron sub- o sobre-estimaciones sistemáticas con respecto a los valores observados (Figura 2), tuvieron valores de r^2 de 90 % o más, residuales estándares y errores relativos menores a 1.0 y 10 % (Cuadro 2). Las ecuaciones con términos cuadráticos o cúbicos son útiles (Chave *et al.*, 2005) y reflejan cambios en las tasas de acumulación de biomasa, probablemente debido a la proporción cambiante de tejidos lignificados y blandos durante los estados juveniles y maduros.

Los diámetros son los mejores predictores de BA (Cuadro 3), lo que coincide con otros estudios (Fonseca *et al.*, 2009; Djomo *et al.*, 2010; Youkhana e Idol, 2011). En contraste con la altura de los árboles, es fácil medir el diámetro cuando hay baja visibilidad de los ápices. Las BAs calculadas con base en el DAP se acercaron más a los valores observados para todas las especies (Cuadro 2). Una fuente común de sesgos en las estimaciones de BA

plantation since it would interfere with a long-term restoration and tree growth monitoring study. Possible equation biases were reduced by sampling individuals in the areas adjacent to the plantations. Also, it is unlikely that competition affects biomass allocation at this early stage of plantation development.

RESULTS AND DISCUSSION

Allometric equations adjustment

The selected models did not present systematic under-or over-estimations relative to observed values (Figure 2), and had r^2 values of 90 % or more while standard residuals and relative errors remained lower than 1.0 and 10 % (Table 2). Equations with quadratic or cubic terms are not unusual (Chave *et al.*, 2005) and reflect changes in the rates of biomass accumulation, probably due to the changing proportion of lignified and soft tissues while the tree matures.

Diameters are often the best predictors for AB (Table 3), which agrees with other studies (Fonseca *et al.*, 2009; Djomo *et al.*, 2010; Youkhana and Idol, 2011). In contrast with the height of the trees, it is easy to measure diameters in forests when treetops are hidden in dense canopies. The ABs calculated based on the DBH were closer to the observed values for all the species (Table 2). A common source of bias in AB estimations is an inadequate measurement of the DAB (Phillips *et al.*, 2002). Chave *et al.* (2004) recommend measuring DAB above buttresses, but they don't mention how to standardize diameters recorded at different heights. In this study, the DAB was measured at a standard height (10 cm above the ground), following the curve of the trunk when buttresses were present. This method overestimates DAB, but in this study AB was calculated with less than 6 % error.

Given the interaction between tree performance and (micro-) environment, the reliability of a single equation to estimate AB in different sites is questionable (Elias and Potvin, 2003; Laumonier *et al.*, 2010). Our equations could be applied at the regional level because they included trees in pastures, secondary forests and road edges. However, other equations are necessary for individuals in different ecosystems, elevations or climates (Chave *et al.*, 2004). Such is the case of *G. ulmifolia*, which grows in humid and dry forests and from 0 to 1200 masl (Pennington and Sarukhán, 2005).

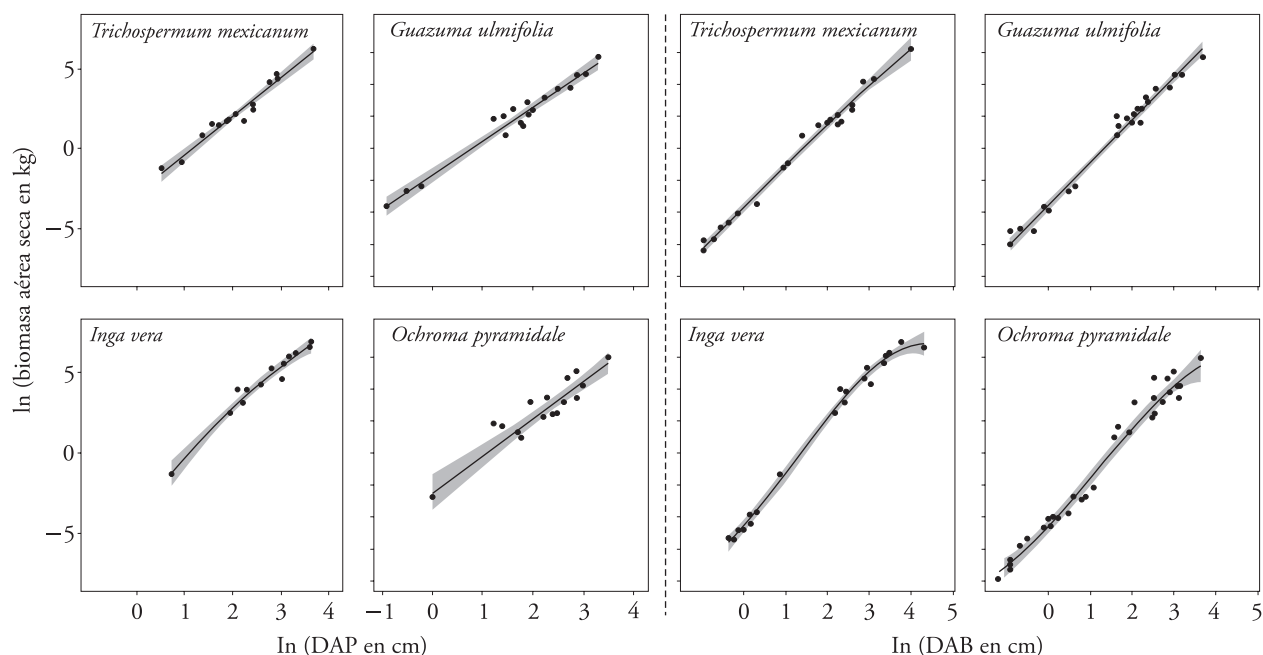


Figura 2. Relación entre la biomasa aérea seca y el diámetro a la altura del pecho (DAP, izquierda) y en la base (DAB, derecha) de cuatro especies. Las líneas y las zonas sombreadas representan los valores calculados y sus intervalos de confianza (95 %) según las ecuaciones del Cuadro 2.

Figure 2. Relation between aboveground dry biomass and diameter at breast height (DBH, left) and at the base (DAB, right) in four species. Lines and shaded areas represent calculated values and their confidence intervals (95 %) according to the equations in Table 2.

es la medición inadecuada del DAB (Phillips *et al.*, 2002). Chave *et al.* (2004) recomiendan medir el DAB arriba de las raíces tabulares pero no mencionan como estandarizar el registro de los diámetros a diferentes alturas. En este estudio, se midió el DAB siempre a la misma altura (10 cm arriba del suelo), siguiendo la curvatura del tronco basal en caso de que éste tuviese raíces tabulares. Este método sobreestima el DAB, pero en este estudio estimó la BA con menos de 6 % de error.

Dada la interacción entre el desempeño de árboles y el (micro-) ambiente, se cuestiona la confiabilidad de una ecuación única para estimar BA en diferentes sitios (Eliás y Potvin, 2003; Laumonier *et al.*, 2010). Las ecuaciones de este estudio podrían ser más generales para la región porque incluyeron árboles de pastizales, bosques secundarios y orillas de caminos. No obstante, otras ecuaciones son necesarias para individuos en diferentes ecosistemas, elevaciones o climas (Chave *et al.*, 2004). Es el caso de *G. ulmifolia*, que crece en selvas húmedas y secas, y desde 0 hasta 1200 msnm (Pennington y Sarukhán, 2005).

Biomass and carbon accumulation in restoration plantations

During the first two years of growth, mono-specific plantations of *Guazuma* and *Trichospermum* accumulated in their AB 12.0 and 11.9 Mg C ha⁻¹ year⁻¹ (Figure 3). In comparison, Montagnini and Porras (1998) recorded between 0.28 and 6.82 Mg C ha⁻¹ year⁻¹ in three-year-old monocultures of four tree species in Costa Rica, at 1100 trees ha⁻¹ density. Monoculture plantations of *Gmelina arborea* and *Albizia lebbek* of 5 and 3 years of age stored 13.9 and 9.8 Mg C ha⁻¹ year⁻¹ (Lugo *et al.*, 1988; Wang *et al.*, 1991). These rates cannot be extrapolated to predict long-term carbon uptake. Annual rate of biomass and carbon accumulation decline with plantation age when competition become more intense between trees (Lugo *et al.*, 2004). Such declines are more pronounced under close planting spacing; in addition, a fraction of the foliage and dead trees decompose and liberate carbon to the atmosphere (Nair, 2011). In the present study only between 30 and 65 % of the total carbon stored,

Cuadro 2. Ecuaciones con mejores ajustes entre el diámetro a la altura del pecho (DAP) o en la base (DAB) y la biomasa aérea (BA) y sus parámetros α , β_1 , β_2 , β_3 , grados de libertad (df), coeficiente de determinación (r^2), coeficiente de determinación corregido por la cantidad de predictores (r_{aj}^2), error estándar residual (EER), Criterio de Información de Akaike (AIC) y error relativo (%). Todos los modelos ($p \leq 0.001$) y los coeficientes ($p \leq 0.05$) son significativos.

Table 2. Best fit equations for predicting above-ground biomass (AB) using diameter at breast height (DBH) or at the base (DAB) with their parameters α , β_1 , β_2 , β_3 , degrees of freedom (df), coefficient of determination (r^2), coefficient of determination adjusted by the number of predictors (r_{aj}^2), residual standard error (EER), Akaike Information Criterion (AIC) and relative error (%). All the models ($p \leq 0.001$) and the coefficients ($p \leq 0.05$) are significant.

Especie	Modelo seleccionado Ln(BA)=	α	β_1	β_2	β_3	df	r^2	r_{aj}^2	EER	AIC	Error rel.
<i>Guazuma</i>	$\alpha + \beta_1 \ln (\text{DAP})$	-1.62 ± 0.20	2.12 ± 0.10	--	--	16	0.97	0.96	0.48	28.86	2.55
<i>ulmifolia</i>	$\alpha + \beta_1 \ln (\text{DAB})$	-3.51 ± 0.14	2.67 ± 0.07	--	--	23	0.98	0.98	0.51	40.71	5.65
<i>Inga vera</i>	$\alpha + \beta_1 \ln (\text{DAP}) + \beta_2 (\ln (\text{DAP}))^2$	-4.04 ± 0.74	4.00 ± 0.65	-0.29 ± 0.14	--	12	0.97	0.97	0.39	18.86	0.48
	$\alpha + \beta_1 \ln (\text{DAB}) + \beta_2 (\ln (\text{DAB}))^2 + \beta_3 (\ln (\text{DAB}))^3$	-4.60 ± 0.14	2.93 ± 0.43	0.45 ± 0.27	-0.12 ± 0.04	18	0.99	0.99	0.39	26.94	2.17
<i>Ochroma</i>	$\alpha + \beta_1 \ln (\text{DAP})$	-2.45 ± 0.52	2.30 ± 0.22	--	--	14	0.90	0.90	0.96	37.37	2.83
<i>pyramidale</i>	$\alpha + \beta_1 \ln (\text{DAB}) + \beta_2 (\ln (\text{DAB}))^2 + \beta_3 (\ln (\text{DAB}))^3$	-4.56 ± 0.20	2.82 ± 0.17	0.29 ± 0.19	-0.09 ± 0.05	28	0.98	0.98	0.65	69.02	5.73
<i>Trichospermum</i>	$\alpha + \beta_1 \ln (\text{DAP})$	-2.82 ± 0.29	2.42 ± 0.13	--	--	14	0.96	0.96	0.40	19.44	1.27
<i>mexicanum</i>	$\alpha + \beta_1 \ln (\text{DAB}) + \beta_3 (\ln (\text{DAB}))^3$	-3.75 ± 0.11	2.65 ± 0.09	--	0.01 ± 0.01	24	0.99	0.99	0.40	28.89	2.90

Cuadro 3. Correlaciones de Pearson de la biomasa aérea con otros atributos de cuatro especies neotropicales.**Table 3. Pearson correlations of aboveground biomass with other attributes in four Neotropical species.**

	DAP	DAB	Altura	Fuste
<i>Guazuma</i>	0.942	0.971	0.801	0.296
<i>Inga</i>	0.948	0.783	0.780	0.412
<i>Ochroma</i>	0.901	0.849	0.817	0.312
<i>Trichospermum</i>	0.968	0.971	0.807	0.753

DAP: diámetro a la altura del pecho; DAB: diámetro basal (10 cm); altura: altura total; fuste: altura del tronco hasta la primera ramificación ♦ DBH: diameter at breast height; DAB: diameter at base (10 cm); height: total height; stem: height of trunk up to the first branch.

Acumulación de biomasa y carbono en plantaciones de restauración

Durante los dos primeros años de crecimiento, plantaciones monoespecíficas de *Guazuma* y *Trichospermum* acumularon en su BA 12.0 y 11.9 Mg C ha⁻¹ año⁻¹ (Figura 3). En comparación, Montagnini y Porras (1998) registraron en Costa Rica entre 0.28 y 6.82 Mg C ha⁻¹ año⁻¹ en monocultivos de cuatro especies, con densidad de 1100 árboles ha⁻¹ después de tres años de crecimiento. Plantaciones en monocultivo de *Gmelina arborea* y *Albizia Lebbek* con 5 y 3 años de edad almacenaron 13.9 y 9.8 Mg C ha⁻¹ año⁻¹ (Lugo *et al.*, 1988; Wang *et al.*, 1991).

was accounted for, since the biomass contained in strata different than AB was not included (Soto-Pinto *et al.*, 2010; Usuga *et al.*, 2010; Fonseca *et al.*, 2011). However, the initial accumulation of carbon in *Trichospermum* and *Guazuma* plantations suggests a greater efficiency as a carbon sink than other land uses. In Chiapas, Soto-Pinto *et al.* (2010) estimated the carbon stored in the AB of seven-year-old secondary vegetation enriched with tree plantings at 47.6 Mg C ha⁻¹, of four-to-seven-year-old taungya systems (maize with tree species) years at 39.2 Mg C ha⁻¹; and of 15-year-old pastures with trees and fences at 70.4 Mg C ha⁻¹ and 66.5 Mg C ha⁻¹.

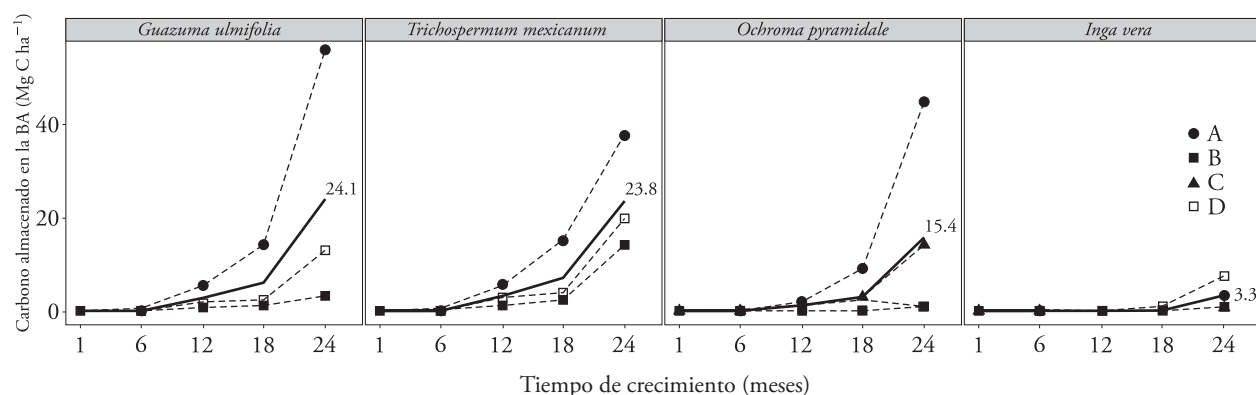


Figura 3. Acumulación de carbono en cuatro plantaciones monoespecíficas (1600 árboles ha⁻¹) con dos años de edad, establecidas en pastizales degradados. Las líneas sólidas y discontinuas representan los promedios totales y de los sitios. La cantidad de carbono acumulado fue calculada con las ecuaciones del Cuadro 2, suponiendo que 50 % del peso seco consiste en carbono.

Figure 3. Carbon accumulation in four two-year-old mono-specific plantations (1600 trees ha⁻¹), established in degraded pastures. The solid and dashed lines represent overall and site averages. The amount of carbon accumulated was calculated with equations from Table 2, assuming that 50 % of the dry weight is made up of carbon.

Estas tasas no son extrapolables para cuantificar el carbono secuestrado a largo plazo. La tasa anual de acumulación de biomasa y carbono declina con la edad de la plantación al aumentar la competencia entre los árboles (Lugo *et al.*, 2004), la cual se intensifica con densidades altas de siembra; además, una fracción del follaje y árboles muertos se descomponen y liberan carbono a la atmósfera (Nair, 2011). En el presente estudio sólo se contabilizó 30 a 65 % del carbono total almacenado, ya que no se incluye la biomasa contenida en estratos diferentes de la BA arbórea (Soto-Pinto *et al.*, 2010; Usuga *et al.*, 2010; Fonseca *et al.*, 2011). Pero la acumulación inicial de carbono en las plantaciones de *Trichospermum* y *Guazuma* sugiere una mayor eficiencia como sumidero de carbono que otros usos de suelo. En Chiapas, Soto-Pinto *et al.* (2010) estimaron el carbono almacenado en la BA de vegetación secundaria enriquecida con maderables en 47.6 Mg C ha⁻¹ a los 7 años, de sistemas taungya (maíz con maderables) de 4 a 7 años en 39.2 Mg C ha⁻¹, y de pastizales de 15 años con árboles y con cercas en 70.4 Mg C ha⁻¹ y 66.5 Mg C ha⁻¹.

La cantidad de biomasa acumulada varió considerablemente entre especies, debido a diferencias de crecimiento y supervivencia. Los rodales de *Guazuma* acumularon en promedio 7.3 veces más BA que los de *Inga*. Esta última fue la especie con menor BA (Figura 3) y crecimiento (Figura 4). *Ochroma* alcanzó una altura promedio parecida a la de *Guazuma*, pero acumuló 36 % menos BA, probablemente debido a una mayor mortalidad (Figura 4) y menor densidad de madera (*Ochroma*: 0.30 g cm⁻³; *Guazuma*: 0.50 g cm⁻³; Brown, 1997).

La acumulación de BA varió también entre sitios, como en otras plantaciones experimentales multisitio en ambientes degradados (Shono *et al.*, 2007; Holl *et al.*, 2011). A pesar de no encontrar amplias diferencias inter-sitio en nutrientes y características físicas del suelo (datos no publicados), los árboles crecieron más rápido y acumularon más biomasa en el sitio A. La BA en los rodales de *G. ulmifolia* en el sitio A fue más de 17 veces mayor que en el sitio B a pesar de la diferencia mínima en supervivencia. Similarmente, BA de *Ochroma* en el sitio A fue 3859, 3407 y 309 % mayor con respecto a los sitios B, D y C. *Ochroma* muestra un crecimiento variable (Douterlungne y Ferguson, 2012). En una plantación en Costa Rica hubo diferencias de 500 % en

The amount of accumulated biomass varied considerably among species, due to differences in growth and survival. The *Guazuma* stands accumulated on average 7.3 times more AB than those of *Inga*. The latter was the species with lowest AB (Figure 3) and growth (Figure 4). *Ochroma* reached an average height similar to that of *Guazuma*, but it accumulated 36 % less AB, probably due to a higher mortality (Figure 4) and lower wood density (*Ochroma*: 0.30 g cm⁻³; *Guazuma*: 0.50 g cm⁻³; Brown, 1997).

The accumulation of AB also varied among sites as in other experimental multi-site plantations in degraded environments (Shono *et al.*, 2007; Holl *et al.*, 2011). Although large inter-site differences were not found in nutrients and physical characteristics of the soil (unpublished data), trees grew faster and accumulated more biomass in site A. The AB in *G. ulmifolia* stands in site A was more than 17 times higher than in site B, in spite of minimal differences in survival. Similarly, AB of *Ochroma* in site A was 3859, 3407 and 309 % higher than in sites B, D, and C. *Ochroma* exhibits variable growth rates (Douterlungne and Ferguson, 2012). In a plantation in Costa Rica, differences of 500 % were recorded in its basal area (Park *et al.*, 2010), while in this study, some adjacent *Ochroma* individuals had more than 500 % differences in height. The cause of high local variation in the performance of trees under degraded conditions is a research topic. Although soil (micro-) variations influence tree growth and survival locally, their statistical contribution is not always pronounced (Healy *et al.*, 2008; Van Breugel *et al.*, 2011a).

In spite of the variation, closely planted tree plantations with species of relatively dense wood, high survival and growth rates represent an option to store carbon in the long term (Kanowski and Catterall, 2010). Besides, they simultaneously increase tree cover and enhance forest regeneration (Omeja *et al.*, 2011), providing forest products and generating income through payment for ecosystem services (Pattanayak *et al.*, 2010).

CONCLUSIONS

The allometric equations estimated with precision the aboveground biomass of the four species. The equations based on DBH were most exact. During

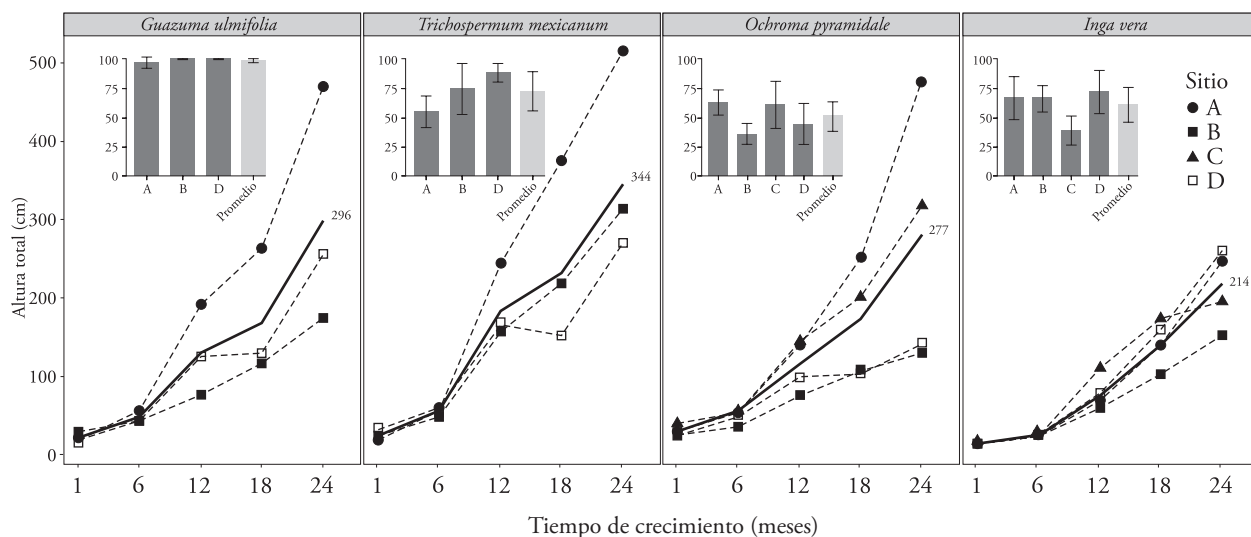


Figura 4. Alturas totales y supervivencias de plantaciones monoespecíficas de 2 años de edad, establecidas en cuatro pastizales degradados en el sur de México. Las líneas sólidas y discontinuas representan promedios totales y de sitios. La tasa negativa o neutral de crecimiento en el sitio D entre los meses 12 y 18 se debe a un hato de ganado que rompió la cerca.

Figure 4. Total heights and survival of two-year-old mono-specific plantations, established in four degraded pastures in the south of Mexico. Solid and dashed lines represent overall and site averages. A cattle herd that broke the fence caused the negative or neutral growth rates in site D between months 12 and 18.

su área basal (Park *et al.*, 2010) mientras que en este estudio individuos adyacentes de *Ochroma* tenían diferencias en altura mayor a 500 %. La causa de tanta variación local en el desempeño de los árboles en condiciones degradadas es un tema de investigación. Aunque las (micro-) variaciones en el suelo afectan localmente el crecimiento y supervivencia arbórea, su contribución estadística no siempre es pronunciada (Healy *et al.*, 2008; Van Breugel *et al.*, 2011a).

No obstante la variación, las plantaciones forestales de alta densidad con especies de madera relativamente densa, tasas altas de supervivencia y crecimiento representan una opción para almacenar carbono a largo plazo (Kanowski y Catterall, 2010). Además, aumentan la cobertura, favorecen la regeneración forestal (Omeja *et al.*, 2011), proveen productos forestales y generan ingresos a través de pago por servicios ecosistémicos (Pattanayak *et al.*, 2010).

CONCLUSIONES

Las ecuaciones alométricas generadas estimaron con precisión la biomasa aérea de las cuatro especies; las ecuaciones con base en el DAP fueron más exactas. Durante los primeros años de crecimiento en

the first years of growth in degraded pastures, stands of *T. mexicanum* and *G. ulmifolia* had good performance and accumulated relatively more AB. The high inter-site and inter-specific variation of accumulated biomass in young plantations, partly caused by differences in growth, illustrates the need for multi-site assays to obtain representative results of AB and carbon accumulation.

—End of the English version—



pastizales degradados, los rodales de *T. mexicanum* y *G. ulmifolia* tuvieron buen desempeño y acumularon relativamente más BA. La alta variación intersitio e interespecífica de la biomasa acumulada en plantaciones jóvenes, en parte determinada por las diferencias en crecimiento de las especies, ilustra la necesidad de ensayos multisitio para tener resultados representativos de acumulación de BA y carbono.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a las familias campesinas por compartir su casa y su conocimiento. Los comentarios de Karen Holl mejoraron el

manuscrito. Carlos Felipe Sánchez Astudillo y Mireya Carrillo García ayudaron con el trabajo de campo. Financiamiento proviene del sistema de becas doctorales de CONACYT y el fondo sectorial CONACYT-CONAFOR (proyecto N° 14058).

LITERATURA CITADA

- Alexander, S., C. R. Nelson, J. Aronson, D. Lamb, A. Cliquet, K. L. Erwin, C. M. Finlayson, R. S. de Groot, J. A. Harris, E. S. Higgs, R. J. Hobbs, R. R. Robin Lewis, D. Martinez, and C. Murcia. 2011. Opportunities and challenges for ecological restoration within REDD+. *Restor. Ecol.* 19: 683-689.
- Brown, S. 1997. Estimating Biomass and Biomass Change of Tropical Forests: a Primer. FAO Forestry Paper 134. FAO. Rome. 55 p.
- Cole, T. G., and J. J. Ewel. 2006. Allometric equations for four valuable tropical tree species. *For. Ecol. Manag.* 229: 351-360.
- Chave, J., C. Andalo, S. Brown, and M. A. Cairns. 2005. Tree allometric and improved estimation of carbono stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145: 87-99.
- Chave, J., R. Condit, S. Aguilar, A. Hernandez, S. Lao, and R. Perez. 2004. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 359: 409-420.
- Djomo, A. N., A. Ibrahima, J. Saborowski, and G. Gravenhorst. 2010. Allometric equations for biomass estimations in Cameroon and pan moist tropical equations including biomass data from Africa. *For. Ecol. Manage.* 260: 1873-1885.
- Douterlungne, D., y B. G. Ferguson. 2012. Manual para la Restauración Campesina en la Selva Lacandona. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas-México. 96 p.
- Douterlungne, D., S. I. Levy-Tacher, D. J. Golicher, and F. R. Dañobeytia. 2010. Applying indigenous knowledge to the restoration of degraded tropical rain forest clearings dominated by bracken fern. *Restor. Ecol.* 18: 322-329.
- Elias, M., and C. Potvin. 2003. Assessing inter- and intra-specific variation in trunk carbon concentration for 32 neotropical tree species. *Can. J. Forest Res.* 33: 1039-1045.
- Fonseca, W., J. M. Rey Benayas, and F. E. Alice. 2011. Carbon accumulation in the biomass and soil of different aged secondary forests in the humid tropics of Costa Rica. *For. Ecol. Manage.* 262: 1400-1408.
- Fonseca, W. G., F. Alice, y J. María Rey. 2009. Modelos para estimar la biomasa de especies nativas en plantaciones y bosques secundarios en la zona Caribe de Costa Rica. *Bosque* 30: 36-47.
- Global Partnership on Forest Landscape Restoration. GPFLR 2009. The London Challenge, Forest Landscape Restoration: Roundtable 26 November 2009, Co-chair's Summary (http://www.ideastransformlandscapes.org/media/uploads/London_challenge.pdf) (Consulta: noviembre 2011).
- Goosem, S. P., and N. I. J. Tucker. 1995. Repairing the Rainforest - Theory and Practice of Rainforest Re-establishment in North Queensland's Wet Tropics. Casswary Publications. Cairns, Australia. 71 p.
- Healy, C., N. J. Gotelli, and C. Potvin. 2008. Partitioning the effects of biodiversity and environmental heterogeneity for productivity and mortality in a tropical tree plantation. *J. Ecol.* 96: 903-913.
- Holl, K. D., M. E. Loik, E. H. V. Lin, and I. A. Samuels. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restor. Ecol.* 8: 339-349.
- Holl, K. D., R. Zahawi, A., J. R. Cole, R. Ostertag, and S. Cordell. 2011. Planting seedlings in tree islands versus plantations as a large-scale tropical forest restoration strategy. *Restor. Ecol.* 19: 470-479.
- Hughes, R. F., J. B. Kauffman, and V. J. Jaramillo. 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of México. *Ecology* 80: 1892-1907.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geográfica e Informática). 1988. Las Margaritas (E15-12, D15-3). Carta climática Esc. 1:250,000. INEGI. Ciudad de México, México.
- IPCC. 2007. Good Practice Guidance for Land Use, Land-Use Change and Forestry. Institute for Global Environmental Strategies (IGES), Japan. 632 p.
- Kanowski, J., and C. P. Catterall. 2010. Carbon stocks in above-ground biomass of monoculture plantations, mixed species plantations and environmental restoration plantings in north-east Australia. *Ecol. Manage. Restor.* 11: 119-126.
- Laumonier, Y., A. Edin, M. Kanninen, and A. W. Munandar. 2010. Landscape-scale variation in the structure and biomass of the hill dipterocarp forest of Sumatra: implications for carbon stock assessments. *For. Ecol. Manage.* 259: 505-513.
- Li, H., and P. Zhao. 2013. Improving the accuracy of tree-level aboveground biomass equations with height classification at a large regional scale. *For. Ecol. Manage.* 289: 153-163.
- Losi, C. J., T. G. Siccama, R. Condit, and J. E. Morales. 2003. Analysis of alternative methods for estimating carbon stock in young tropical plantations. *For. Ecol. Manage.* 184: 355-368.
- Lugo, A. E., S. Brown, and J. Chapman. 1988. An analytical review of production rates and stemwood biomass of tropical forest plantations. *For. Ecol. Manage.* 23: 179-200.
- Lugo, A. E., W. L. Silver, and S. Molina Colón. 2004. Biomass and nutrient dynamics of restored neotropical forests. *Water Air Soil Poll. Focus* 4: 731-746.
- Montagnini, F., and C. Porras. 1998. Evaluating the role of plantations as carbon sinks: an example of an integrative approach from the humid tropics. *Environ. Manage.* 22: 459-470.
- Muench, N. P. 1982. Las regiones agrícolas de Chiapas. *Geografía Agrícola* 2: 33-44.
- Nair, P. K. R. 2011. Carbon sequestration studies in agroforestry systems: a reality-check. *Agrofor. Syst.* 86: 243-253.
- Omeja, P. A., C. A. Chapman, J. Obua, J. S. Lwanga, A. L. Jacob, F. Wanyama, and R. Mugenyi. 2011. Intensive tree planting facilitates tropical forest biodiversity and biomass accumulation in Kibale National Park, Uganda. *For. Ecol. Manage.* 261: 703-709.
- Park, A., M. van Breugel, M. S. Ashton, M. Wishnie, E. Mariscal, J. Deago, D. Ibarra, N. Cedeño, and J. S. Hall. 2010. Local and regional environmental variation influences the growth

- of tropical trees in selection trials in the Republic of Panama. *For. Ecol. Manage.* 260: 12-21.
- Pattanayak, S. K., S. Wunder, and P. J. Ferraro. 2010. Show me the money: do payments supply environmental services in developing countries? *Rev. Environ. Econ. Policy* 4: 254-274.
- Pennington, T. D., y K. Sarukhán. 2005. *Manual para la Identificación de Campo de los Principales Árboles Tropicales de México*. Tercera ed. Inst. Nal. Invest. Forest. SAG. México. 523 p.
- Phillips, O. L., Y. Malhi, B. Vinceti, T. Baker, S. L. Lewis, N. Higuchi, W. F. Laurance, P. N. Vargas, R. V. Martinez, S. Laurance, L. V. Ferreira, M. Stern, S. Brown, and J. Grace. 2002. Changes in growth of tropical forests: evaluating potential biases. *Ecol. Applic.* 12: 576-587.
- Preece, N. D., G. M. Crowley, M. J. Lawes, and P. van Oosterzee. 2012. Comparing above-ground biomass among forest types in the wet tropics: small stems and plantation types matter in carbon accounting. *For. Ecol. Manage.* 264: 228-237.
- R Development Core Team. 2011. *R: A language and environment for statistical computing*. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria.
- Rodrigues, R. R., R. A. F. Lima, S. Gandolfi, and A. G. Nave. 2009. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. *Biol. Conserv.* 142: 1242-1251.
- Sakamoto, Y., M. Ishiguro, and G. Kitagawa. 1986. *Akaike Information Criterion Statistics*. Reidel Publishing Company. 290 p.
- Shono, K., S. J. Davies, and Y. K. Chua. 2007. Performance of 45 native tree species on degraded lands in Singapore. *J. Trop. For. Sci.* 19: 25-34.
- Soto-Pinto, L., M. Anzueto, J. Mendoza, G. Ferrer, and B. de Jong. 2010. Carbon sequestration through agroforestry in indigenous communities of Chiapas, Mexico. *Agrofor. Syst.* 78: 39-51.
- Usuga, J. C. L., J. A. R. Toro, M. V. R. Alzate, and Á. de Jesús Lema Tapias. 2010. Estimation of biomass and carbon stocks in plants, soil and forest floor in different tropical forests. *For. Ecol. Manage.* 260: 1906-1913.
- Van Breugel, M., J. S. Hall, D. J. Craven, T. G. Gregoire, A. Park, D. H. Dent, M. H. Wishnie, E. Mariscal, J. Deago, D. Ibarra, N. Cedeño, and M. S. Ashton. 2011a. Early growth and survival of 49 tropical tree species across sites differing in soil fertility and rainfall in Panama. *For. Ecol. Manage.* 261: 1580-1589.
- van Breugel, M., J. Ransijn, D. Craven, F. Bongers, and J. S. Hall. 2011b. Estimating carbon stock in secondary forests: decisions and uncertainties associated with allometric biomass models. *For. Ecol. Manage.* 262: 1648-1657.
- Wang, D., F. H. Bormann, A. E. Lugo, and R. D. Bowden. 1991. Comparison of nutrient-use efficiency and biomass production in five tropical tree taxa. *For. Ecol. Manage.* 46: 1-21.
- Wickham, H. 2007. Reshaping data with the reshape package. *J. Stat. Software* 21.
- Wickham, H. 2009a. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Use R! Springer New York. 212 p.
- Wickham, H. 2009b. *Plyr: tools for splitting, applying and combining data*. R package version 0.1.9.
- Youkhana, A., and T. Idol. 2011. Allometric models for predicting above- and belowground biomass of *Leucaena -KX2* in a shaded coffee agroecosystem in Hawaii. *Agrofor. Syst.* 83: 331-345.
- Zeileis, A., and T. Hothorn. 2002. Diagnostic checking in regression relationships. *R News* 2: 7-10.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Saveliev, and G. M. Smith. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Los Angeles. 574 p.