

Modelos alométricos para estimar biomasa aérea en bosques secundarios montanos del noroccidente de Ecuador

Allometric models to estimate aerial biomass in secondary montane forests of northwestern Ecuador

Jorge Ramírez *, Mario Córdova , José Imbaquingo , Eduardo Chagna 

- Recibido: 15/Jul/2020
- Aceptado: 15/Mar/2021
- Publicación en línea: 05/Abr/2021

Citación: Ramírez J, Córdova M, Imbaquingo J, Chagna E. 2022. Modelos alométricos para estimar biomasa aérea en bosques secundarios montanos del noroccidente de Ecuador. *Caldasia* 44(1):82-94. doi: <https://doi.org/10.15446/caldasia.v44n1.88198>

ABSTRACT

Tropical successions are environments that cover large areas and are of great importance due to their ecological functions and extension. In Ecuador, studies on the carbon storage of these ecosystems are scarce and most of the equations are developed for humid lowland areas. The aim of this research was to generate allometric models for estimation of aerial biomass of secondary montane forests in northwestern Ecuador. A forest inventory was carried out in three secondary forests of 18, 30, and 50 years old approximately. Allometric models were developed using diameter at breast height (DBH) and total height (Ht) as independent variables, and the organic matter and accumulated aerial carbon were estimated. The DAP²Ht combinatorial variable was the best predictor variable according to the adjustment and validation criteria. The model equations showed an R² greater than 95 %, consequently the variables studied are reliable. It was determined that forests store 36.56, 70.36, and 156.27 Mg.C.ha⁻¹ respectively, where the stem is the component with the highest storage with a range between 65.76 and 73.44%. Both branches and leaves represent between 20.98 - 25, 50% and 5.58 - 8.74% of the total aerial carbon respectively. These models could be applied effectively in ecosystems with similar environmental conditions.

Keywords. Species diversity, succession, carbon fixation.

¹ Carrera de Ingeniería Forestal, Universidad Técnica del Norte, Av. 17 de Julio 5-21, Ibarra, Ecuador. jramirez@utn.edu.ec*,
mecordovap@utn.edu.ec, jlimbaquingor@utn.edu.ec, ejchagna@utn.edu.ec

* Autor para correspondencia



RESUMEN

Las sucesiones tropicales son ambientes de gran importancia por sus funciones ecológicas y extensión. En el Ecuador, los estudios sobre el almacenamiento de carbono de estos ecosistemas son escasos y la mayoría de ecuaciones desarrolladas se concentran en zonas húmedas de tierras bajas. El objetivo de la presente investigación fue generar modelos alométricos para la estimación de biomasa aérea de bosques secundarios montanos del noroccidente de Ecuador. Se realizó un inventario forestal en tres áreas de sucesión de 18, 30 y 50 años aproximadamente. Se construyeron modelos alométricos utilizando el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura total (Ht) como variables independientes y se estimó la materia viva y el carbono aéreo acumulado. La variable combinatoria DAP²Ht fue la mejor predictora según los criterios de ajuste y validación. Las ecuaciones desarrolladas mostraron un R² mayor al 95 %, por lo que son confiables para la estimación de las variables estudiadas. Se determinó que los bosques almacenan 36,56, 70,36 y 156,27 Mg.C.ha⁻¹ respectivamente, siendo el fuste el componente de mayor almacenaje en un intervalo de 65,76 - 73,44 %, mientras que ramas y hojas representan un 20,98 - 25,50 % y 5,58 - 8,74 % del carbono aéreo total respectivamente. Estos modelos podrían aplicarse de manera efectiva en ecosistemas en condiciones ambientales similares.

Palabras clave. Diversidad de especies, sucesión, fijación de carbono.

INTRODUCCIÓN

A nivel mundial, la concentración de CO₂ en la atmósfera incrementó de 280 a 407 ppm entre la era preindustrial y 2018 (NOAA c2020a), registrándose el aumento más considerable desde el inicio de la década de los 80 (NOAA c2020b). La acumulación de este gas se acrecienta a una tasa anual de 1,9 ppm (Olivo y Soto 2010), por lo que se estima que para el 2100 la concentración de CO₂ atmosférico estará en 936 ppm (IPCC 2013).

El CO₂ es el gas de efecto invernadero (GEI) que más contribuye al incremento de la temperatura global, por lo que incide directamente en el cambio climático (Kerr 2009). En el Ecuador las emisiones del gas rondan los 85 289,64 Gg, mientras que las absorciones solo llegan a 19 769,68 Gg (MAE 2017). Los bosques son uno de los principales sumideros de carbono al almacenarlo en su biomasa por medio de la fotosíntesis (Le Quéré et al. 2012), siendo uno de sus principales servicios ecosistémicos (Zhou et al. 2014). En 2012, los bosques del Ecuador absorbieron 18 814,40 Gg de CO_{2eq}, lo que representa el 98,48 % del total de absorciones del país (MAE 2017).

En varias regiones del mundo, el área cubierta por bosques secundarios es cada vez mayor (FAO 2016). Estos ecosistemas se forman luego del abandono de cultivos y pastos o por la alteración natural de la vegetación original (Finegan 1992). En Latinoamérica, hasta 2008 se registraron 2,4 millones de km² cubiertos por bosques secundarios tropicales (Chazdon et al. 2016). En el Ecuador, de 1990 a 2014 se regeneraron 1674 km² de ecosistemas forestales (Sierra 2013, MAE 2016), lo que implica formación de bosques secundarios.

El proceso de sucesión conlleva un cambio de diversidad y estructura florística, lo que provoca que los árboles presenten estrategias adaptativas y de competencia ecológica (Lebrija-Trejos et al. 2008, Lohbeck et al. 2013). Por lo mencionado, la acumulación de carbono en la biomasa de los bosques secundarios difiere de lo observado en bosques primarios (Lohbeck et al. 2013), siendo necesario el estudio de los cambios estructurales y funcionales de estos ecosistemas (Lavorel et al. 2011).

Existe un gran potencial de almacenamiento de carbono en los bosques secundarios por su alta producción primaria y el rápido crecimiento de las especies que los conforman (Chazdon et al. 2016). Estudios realizados en los

trópicos latinoamericanos muestran gran variabilidad en la capacidad de almacenaje de estas formaciones; para el año 2017 en la Amazonía brasileña se registró en promedio 25,51 Mg.C.ha⁻¹ (Smith *et al.* 2020), mientras que en los Andes colombianos, el carbono almacenado pasó de 23,8 a 111,6 Mg.C.ha⁻¹ entre una etapa de sucesión temprana y una tardía (Clerici *et al.* 2016). Hay que tener en cuenta que las funciones ecológicas de estos ecosistemas, como el almacenamiento de carbono, están vinculadas a parámetros estructurales y de diversidad (Günter *et al.* 2007). Estos parámetros se recuperan cronológicamente en bosques secundarios y están influenciados significativamente por el clima, las fuentes semilleras, la fauna dispersora, la topografía, la edad de la sucesión y el tiempo y tipo de perturbación de la vegetación original (Hughes *et al.* 1999, Günter *et al.* 2007, Yepes *et al.* 2010); de ahí la gran variabilidad en cuanto a la captura y almacenaje de carbono.

Existen varios métodos establecidos por el Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) para evaluar los contenidos de carbono en los bosques, entre los que se incluyen los modelos alométricos (Yamashita *et al.* 2012). Si bien existen modelos para bosques secundarios, estos se centran en bosques de tierras bajas (Chave *et al.* 2014, Puc-Kauil *et al.* 2019, Huang *et al.* 2020) y tienden a ser específicos para las condiciones en las que se desarrollaron (Saatchi *et al.* 2007). En este sentido, el presente estudio tuvo como objetivo generar modelos alométricos para la estimación de la biomasa aérea en bosques secundarios montanos del noroccidente de Ecuador, que permitan conocer la cantidad de carbono almacenado.

MATERIALES Y MÉTODOS

Zona de estudio

El estudio se realizó en tres bosques secundarios contiguos de 18, 30 y 50 años aproximadamente (información del propietario), ubicados al noroccidente del Ecuador entre las coordenadas 0° 20' - 0° 20' Norte y 78° 33' - 78° 33' Oeste, a una altitud de 1850 m. Políticamente se encuentran en la provincia de Imbabura, cantón Cotacachi, parroquia Pañaherrera (Fig. 1). El uso previo a la sucesión vegetal en los tres casos fue la actividad agropecuaria, en una superficie de 4,95; 8,47 y 8,87 ha, respectivamente.

La precipitación anual varía entre 1500 y 2000 mm y la temperatura de 18 a 20 °C (INAMHI 2017). Los suelos de la zona están clasificados como andisoles, desarolla-

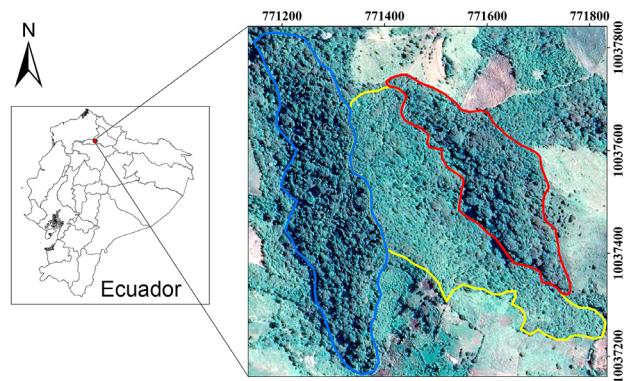


Figura 1. Ubicación de los bosques estudiados WGS 1984 zona 17s. Azul= sucesión de 50 años; rojo= sucesión de 30 años; amarillo= sucesión de 18 años.

dos a partir de ceniza volcánica y son de color negro, con alta presencia de alófana y complejos de humus, por lo que su densidad aparente es menor a 90 g.cm⁻³ (SIGTIERRAS 2017). Según la clasificación oficial de ecosistemas del Ecuador, las áreas estudiadas son parte de los Bosques siempreverdes montano bajo de Cordillera Occidental de los Andes (MAE 2013).

Inventario forestal

Para la distribución de las unidades de muestreo se usó una adaptación a la metodología aplicada para la Evaluación Nacional Forestal del Ecuador (ENF) (Aguirre *et al.* 2010), que propone el establecimiento de conglomerados conformados por tres parcelas principales y dos subparcelas. Dada la superficie de los bosques estudiados, se ubicó un solo conglomerado por cada ecosistema.

En la parcela A se midió el diámetro a 1,30 m del suelo (DAP, cm) y la altura total (Ht, m) de los individuos con un DAP ≥ 0,20 m. Cada árbol fue codificado e identificado taxonómicamente. El proceso se repitió en la parcela B con los individuos con un DAP entre 0,10 y 0,20 m y en la parcela C con los individuos que no alcanzaron los 0,10 m de DAP. Posteriormente, los DAP se transformaron a área basal mediante la ecuación: AB = π/4(DAP)² (BOLFOR *et al.* 2000).

Se calculó la densidad (Dr), frecuencia (Fr) y dominancia (Dr) relativas de cada bosque, con las siguientes ecuaciones: Dr = (# individuos de la especie/# total de individuos) x 100; Fr = (# parcelas en los que aparece la especie/Σfrecuencia de todas las especies) x 100; Dr = (ΣAB de los individuos de la especie/ΣAB del total individuos) x 100. La sumatoria de los parámetros representó el índice de valor de importancia (IVI) (BOLFOR *et al.* 2000).

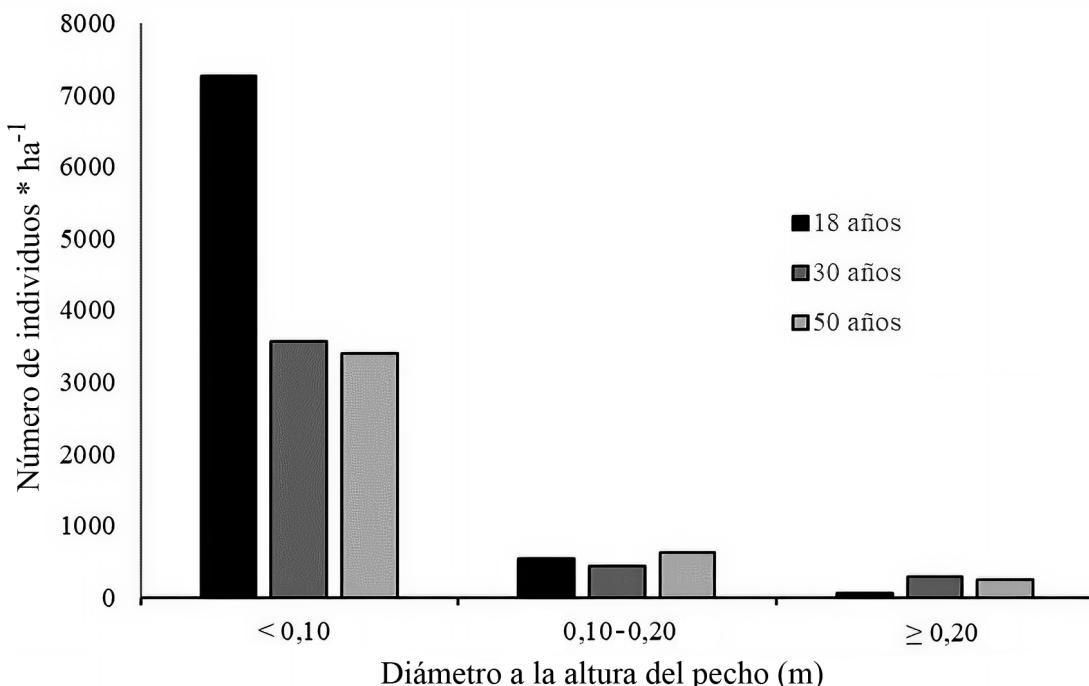


Figura 2. Distribución diamétrica (m) del número de individuos ($n.ha^{-1}$) de los bosques estudiados discriminados por edad

Para determinar la diversidad de los ecosistemas se usó el índice de Shannon-Wiener (H'), con la ecuación: $H' = \sum (P_i \log_2 P_i)$, donde: P_i es el valor de la abundancia relativa de la i -ésima (Krebs 1999). La similitud florística entre los sitios estudiados se obtuvo con el coeficiente de Jaccard (C_j), con la ecuación: $C_j = (j/a+b-j)/(a+b-j)$, donde: j son las presencias compartidas, a son las especies exclusivas del sitio 1 y b las especies exclusivas del sitio 2 (Magurran 1988).

Construcción de modelos alométricos

Se calculó el volumen del fuste de los árboles registrados en el inventario con la ecuación: $V_f = (DAP^2 * \pi/4) * H_t * ff$; donde: V_f es el volumen del fuste (m^3); y ff es un factor de forma igual a 0,7 (MAE 2015).

Se extrajeron muestras del fuste ($H = 1,30$ m) con un bárceno de Pressler ($\varnothing = 0,005$ m) de hasta tres individuos por especie y clase diamétrica analizada (Burkhart y Tomé 2012). Estas muestras fueron empacadas y enviadas al laboratorio para su medición, pesaje (precisión 0,0001 g) y deshidratación ($105^\circ C$ hasta tener un peso constante). La densidad de la madera (δ , $g.cm^{-3}$) de cada individuo se determinó dividiendo el peso de la muestra deshidratada por su volumen en verde (Kenzo et al. 2017). La biomasa del fuste (B_f) de los árboles muestreados se obtuvo con: $\delta * V_f$.

Se contabilizó el número total de ramas por individuo muestreado (#R.ind) y se extrajo una rama bifurcada di-

rectamente del fuste en el centro de la copa (valor promedio) (Ramírez y Chagna 2019); ésta fue seccionada, embalada y codificada, conjuntamente con sus hojas, para ser pesadas y deshidratadas en laboratorio. La materia orgánica de las muestras (kg) se obtuvo con la ecuación: $B = (P_f * M_s)/100$; donde: P_f es el peso fresco (kg) y M_s el porcentaje de material seco (Segura y Andrade 2008). Estos valores fueron multiplicados por #R.ind obteniéndose la biomasa de ramas (B_r) y hojas (B_h) (Ramírez y Chagna 2019). Finalmente, la masa orgánica total de los árboles (B_t) se obtuvo con la ecuación: $B_t = B_f + B_r + B_h$.

Para la construcción de los modelos se realizaron análisis de regresión simple y múltiple con el DAP y H_t como variables regresoras. Se comprobó que los datos cumplieran con los supuestos de normalidad, independencia y homogeneidad de varianzas; en aquellos casos que no se cumplieron se recurrió a transformaciones (Segura y Andrade 2008, Picard et al. 2012). La elección de las ecuaciones de mejor ajuste se realizó en función de: a) la variabilidad del modelo explicada por el coeficiente de determinación ajustado (R^2_{aj}) (Bueno-López et al. 2019), b) de la precisión de las estimaciones en función a la raíz del cuadrado medio del error (RCME) (Aquino-Ramírez et al. 2015); y, c) del comportamiento de la ecuación establecido por el error absoluto medio (EAM) (Forrester et al. 2017). Se realizó

Tabla 1. Resumen de información florística de los bosques estudiados.

Bosque	n. fam.	n. spp.	Especies dominantes	IVI (%)
18 años	20	28	<i>Delostoma integrifolium</i> D. Don	34,16
			<i>Calliandra pittieri</i> Standl.	12,41
			<i>Siparuna lepidota</i> (Kunth) A. DC.	4,69
30 años	15	26	<i>Delostoma integrifolium</i> D. Don	15,44
			<i>Calliandra pittieri</i> Standl.	12,19
			<i>Siparuna lepidota</i> (Kunth) A. DC.	10,33
50 años	20	34	<i>Elaeagia utilis</i> (Goudot) Wedd.	9,35
			<i>Ficus citrifolia</i> Mill.	12,19
			<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	10,33

n. fam= número de familias; n. spp.= número de especies; IVI= índice de valor de importancia.

una prueba de carencia de ajuste para verificar la idoneidad de los modelos desarrollados (Miller y Neill 2008).

La validación de los modelos se realizó con: a) el método de dispersión entre los observados vs predichos (Puc-kauil et al. 2019), b) el error medio relativo: $EMR=[\sum (S-O)/\Sigma O]$ (Djomo et al. 2010, Chave et al. 2014, Puc-kauil et al. 2019), c) el error absoluto promedio porcentual: $EAPP=100/n^*$

$\Sigma[(S-O)/O]$ (Cortés-Sánchez et al. 2019); y d) el coeficiente de Nash Sutcliffe $EF=1-[\sum(S-O)^2*(\sum(O-\bar{O})^2)^{-1}]$ (Smethurst et al. 2020); donde: S, la biomasa simulada; O, la biomasa observada; \bar{O} , el promedio de la biomasa observada; y n, el total de datos.

Finalmente se realizó una comparación entre el modelo general de este estudio y otros modelos realizados para bos-

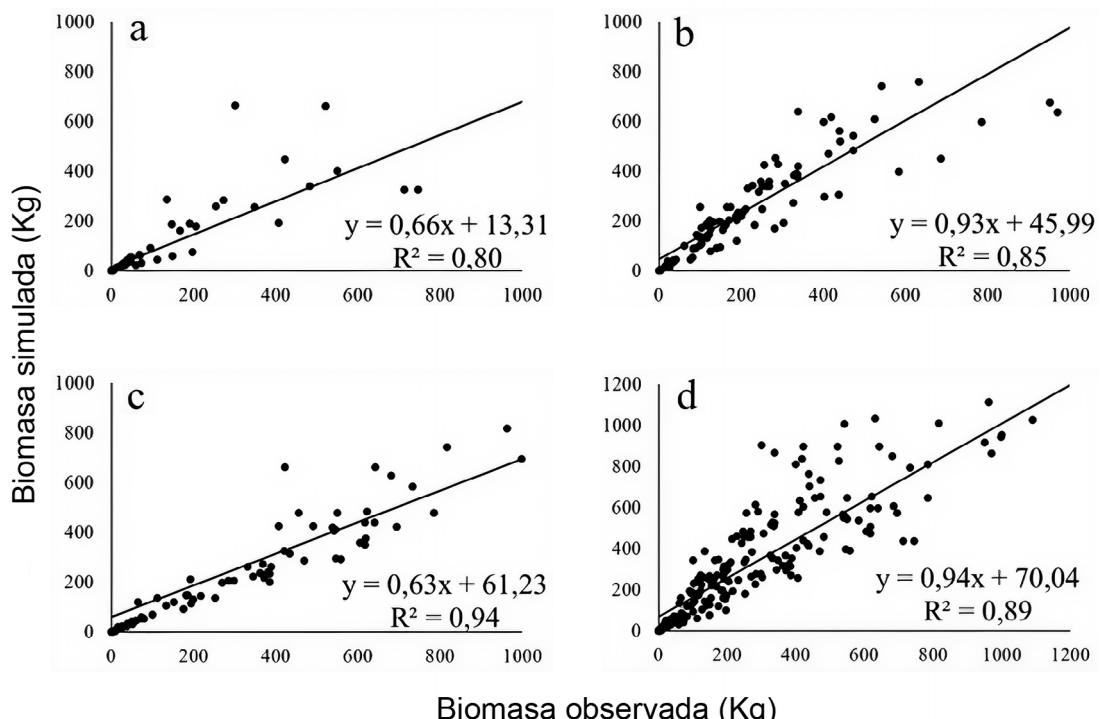


Figura 3. Relación entre biomasa observada y biomasa simulada de las ecuaciones de mejor comportamiento. a= bosque 18 años; b= bosque 30 años; c= 50 años; d= modelo general.

ques secundarios montanos de Colombia (Sierra et al. 2007) y bosques montanos del sur del Ecuador (Lozano-Sivisaca et al. 2018) y el norte de Colombia (Alvarez et al. 2012).

La biomasa obtenida se transformó a carbono utilizando el factor de conversión de 0,5 establecido por el IPCC (Penman et al. 2003).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Caracterización de la masa forestal

Los bosques de 18 y 30 años presentaron similitud en el número y dominancia de las especies, mientras el de 50 presentó mayor riqueza florística (Tabla 1). Según la escala de H' propuesta por Magurran (1988) la diversidad es alta en el ecosistema de mayor edad y media en los restantes (Tabla 2). Lo descrito es común en sucesiones secundarias, donde el tiempo de abandono influye significativamente en la recuperación de la composición florística (Finegan 1992, Chazdon et al. 2016, Zanini et al. 2014). La sucesión más joven presenta baja similitud (C_j , Tabla 2) con las otras formaciones estudiadas, mientras que, con 17 especies en común, la semejanza entre los bosques de 30 y 50 años es del 39,53 %. Valores bajos de C_j indican que existe una alta tasa de recambio de especies entre los sitios estudiados (Márquez-Salazar et al. 2019).

El número de individuos ($n.ha^{-1}$) en los bosques de 18, 30 y 50 años fue de 7875, 4294 y 4276 respectivamente (Fig. 2). Estos valores fueron menores a los descritos en bosques secundarios montanos de Colombia, en donde se registraron más de 10 000 $n.ha^{-1}$ en etapas de sucesión temprana (hasta once años) y cerca de 5000 $n.ha^{-1}$ en sucesiones de 20 a 25 años (Yepes et al. 2010).

En los tres bosques estudiados la mayor cantidad de individuos se concentró en la clase diamétrica < 0,10 m, lo que es consistente con lo observado en bosques montanos del sur del Ecuador, donde el $n.ha^{-1}$ en el mismo rango diamétrico fue de entre 6560 y 8280 (Günter et al. 2007).

Tabla 2. Índices de diversidad (H') y similitud (C_j) de los bosques estudiados.

Bosque	H'	C_j		
		18 años	30 años	50 años
18 años	2,80	-	-	-
30 años	2,35	0,17	-	-
50 años	3,37	0,24	0,40	-

El bosque de 18 años presentó más del doble de individuos < 0,10 m de DAP; consistente con el comportamiento de las etapas de sucesión temprana, caracterizadas por un alto número de individuos de diámetros pequeños (Saladarriaga 1991, DeWalt et al. 2003, Yepes et al. 2010). Lo mencionado es corroborado por el estudio de Yepes et al. (2010), quienes describen una disminución de individuos < 0,10 m de DAP con el incremento de la edad de la sucesión. En bosques secundarios de tierras bajas se observó la misma tendencia, contabilizándose el mayor número de individuos de diámetro bajo hasta los quince años (Kennard 2002, Ruiz et al. 2005, Higuchi et al. 2008).

El área basal y el volumen de los bosques estudiados (Tabla 3) se encuentran dentro de lo reportado para bosques secundarios tropicales (Kennard 2002, Ruiz et al. 2005, Powers et al. 2009, Lebrija-Trejos et al. 2010, Yepes et al. 2010, Avella-M et al. 2019). El área basal es similar a lo observado en bosques secundarios montanos de Colombia, donde fluctuó entre 5 y 29,7 $m^2.ha^{-1}$ en sucesiones de hasta once años y de 25,2 a 35,5 $m^2.ha^{-1}$ entre los 25 y 40 años (Yepes et al. 2010).

El área basal y el número de individuos de los bosques de 30 y 50 años es similar; sin embargo, el volumen es superior en el de mayor edad. Esta diferencia obedece a un incremento en altura promedio, producto del propio desarrollo de los árboles y la competencia por luz de los individuos (Finegan 1992). En ecosistemas secundarios de tierras bajas se observó crecimientos en altura hasta los 65 años, momento en el que la Ht promedio no varió considerablemente (Oliva et al. 2018).

Modelos alométricos

El DAP fue la variable de mayor significancia en los modelos desarrollados (Tabla 4), similar a lo descrito por Forrester et al. (2017). Los modelos desarrollados con el DAP^2 como única variable regresora presentaron buen ajuste, lo que es recurrente en estudios de bosques tropicales (Sierra et al. 2007, Basuki et al. 2009, Alvarez et al. 2012, Dout-

Tabla 3. Resumen del inventario forestal de los bosques estudiados.

Bosque	n. spp.	DAP (m)	CV (%)	Ht (m)	CV (%)	AB ($m^2 ha^{-1}$)	Vol ($m^3 ha^{-1}$)
18 años	28	0,09	92,49	7,11	65,45	19,40	110,88
30 años	28	0,23	57,48	9,75	40,52	34,70	243,20
50 años	36	0,22	61,09	12,81	51,46	35,54	347,62

n. spp.= número de especies; DAP = diámetro a la altura del pecho; CV = coeficiente de variación; Ht = Altura total; AB= área basal; Vol= volumen.

Tabla 4. Modelos alométricos para la estimación de biomasa aérea.

Edad	Comp	Ecuación	C.C.	R2 aj	RCME	P	EF	Validación		
								EMR	EAPP	
18 años	Fuste	Bf = $e^{(5,645 + 1,07 * \ln(Dap^2Ht))}$ Bf = $e^{(9,156 + 1,354 * \ln(Dap^2))}$ Br = $e^{(4,675 + 1,030 * \ln(Dap^2Ht))}$ Br = $e^{(8,122 + 1,340 * \ln(Dap^2))}$ Bh = $e^{(3,632 + 1,042 * \ln(Dap^2Ht))}$ Bh = $e^{(7,110 + 1,345 * \ln(Dap^2))}$	0,99 0,98 0,98 0,98 0,99 0,98	97,37 95,80 96,90 95,29 97,19 95,77	0,44 0,56 0,48 0,59 0,45 0,56	0,32 0,46 0,36 0,47 0,33 0,45	0,77 0,68 0,72 0,81 0,79 0,70	0,80 0,72 0,78 0,70 0,81 0,70	-0,32 -11,64 -1,74 -15,28 0,71 -11,54	32,15 48,38 42,07 50,29 36,17 48,49
	Ramas	Bt = $e^{(6,060 + 1,055 * \ln(Dap^2Ht))}$ Bt = $e^{(9,546 + 1,348 * \ln(Dap^2))}$	0,99 0,98	97,31 95,74	0,45 0,56	0,32 0,46	0,73 0,69	0,80 0,72	-0,45 -12,49	34,12 48,36
	Total									
	Hojas	Bf = $e^{(5,428+1,016 * \ln(Dap^2Ht))}$ Bf = $e^{(8,516 + 1,303 * \ln(Dap^2))}$ Br = $e^{(4,385+ 1,011 * \ln(Dap^2Ht))}$ Br = $e^{(7,457 + 1,300 * \ln(Dap^2))}$ Bh = $e^{(2,999 + 1,100 * \ln(Dap^2Ht))}$ Bh = $e^{(6,161 + 1,307 * \ln(Dap^2))}$	0,99 0,98 0,99 0,98 0,99 0,98	97,62 96,51 97,28 96,17 97,28 96,31	0,33 0,40 0,35 0,41 0,35 0,41	0,25 0,31 0,27 0,33 0,28 0,32	0,66 0,69 0,83 0,81 0,82 0,81	0,86 0,97 0,83 0,81 0,74 0,76	3,02 -2,76 1,48 -4,29 -2,36 -4,98	32,39 32,30 34,08 34,61 29,04 32,98
	Fuste	Bt = $e^{(8,882 + 1,301 * \ln(Dap^2Ht))}$ Bt = $e^{(5,797 + 1,024 * \ln(Dap^2Ht))}$ Bt = $e^{(8,882 + 1,301 * \ln(Dap^2))}$ Bt = $e^{(5,820 + 1,020 * \ln(Dap^2Ht))}$ Bf = $e^{(9,420 + 1,349 * \ln(Dap^2))}$ Br = $e^{(4,565 + 1,022 * \ln(Dap^2Ht))}$	0,98 0,99 0,98 1,00 0,99 1,00	96,47 97,57 96,47 99,14 97,76 99,12	0,40 0,33 0,40 0,24 0,39 0,24	0,32 0,25 0,32 0,17 0,31 0,24	0,73 0,79 0,73 0,19 0,55 0,18	0,85 0,86 0,85 0,91 0,84 0,49	-3,19 2,82 -3,19 -4,36 -4,73 0,91	32,63 31,56 32,63 17,61 32,91 18,68
	Ramas	Bt = $e^{(8,173 + 1,352 * \ln(Dap^2))}$ Bf = $e^{(6,236 + 1,027 * \ln(Dap^2Ht))}$ Bh = $e^{(6,857 + 1,357 * \ln(Dap^2))}$ Bt = $e^{(6,129 + 1,022 * \ln(Dap^2Ht))}$ Bt = $e^{(9,738 + 1,352 * \ln(Dap^2))}$ Bh = $e^{(6,857 + 1,357 * \ln(Dap^2))}$	0,99 0,99 0,99 1,00 0,99 0,99	97,79 98,71 97,19 99,15 97,78 96,16	0,38 0,30 0,44 0,24 0,39 0,24	0,30 0,23 0,33 0,17 0,31 0,23	0,65 0,65 0,48 0,25 0,59 0,49	0,86 0,84 0,83 0,92 0,85 0,91	-4,70 -4,46 -5,10 -4,04 -4,73 -4,29	32,50 22,66 35,70 17,71 32,74 32,50
30 años	Hojas	Bt = $e^{(9,292 + 1,316 * \ln(Dap^2))}$ Bt = $e^{(6,020 + 1,040 * \ln(Dap^2Ht))}$	0,98 0,99	96,27 98,05	0,53 0,39	0,31 0,67	0,67 0,88	0,93 0,93	-8,75 -11,02	49,27 34,78
	Total									
	Fuste	Bf = $e^{(5,565 + 1,028 * \ln(Dap^2Ht))}$ Bf = $e^{(8,966 + 1,326 * \ln(Dap^2))}$ Br = $e^{(4,441 + 1,009 * \ln(Dap^2Ht))}$ Br = $e^{(7,783 + 1,302 * \ln(Dap^2))}$ Bh = $e^{(3,158 + 0,990 * \ln(Dap^2Ht))}$ Bh = $e^{(6,432 + 1,276 * \ln(Dap^2))}$	0,99 0,98 0,99 0,98 0,99 0,98	97,96 96,16 98,04 96,35 97,54 95,66	0,40 0,55 0,38 0,52 0,42 0,56	0,33 0,46 0,29 0,43 0,33 0,46	0,58 0,23 0,86 0,33 0,83 0,44	0,83 0,63 0,85 0,70 0,85 0,68	-11,02 -1,24 -9,02 -8,20 -9,20 -8,75	49,59 46,01 30,65 32,50 34,66 49,27
	Ramas	Bt = $e^{(9,292 + 1,316 * \ln(Dap^2))}$	0,98	96,27	0,53	0,45	0,53	0,65	-9,49	48,33
	Hojas									
	Total									

Dap= diámetro a la altura del pecho (m); Ht= altura total (m); Bf= biomasa fuste (kg); Br= biomasa rama (kg); Bh= biomasa hojas (kg); Bt= biomasa total (kg). C.C.= Coeficiente de correlación; R²aj= coeficiente de determinación ajustado; RCME= raíz del cuadrado del error; EAM= error absoluto medio P= significancia de prueba de carencia de ajuste (>0,05); EMR= error medio relativo; EAPP= error absoluto promedio porcentual; EF= coeficiente Nash Sutcliffe; * = Muestra ecuación de mejor ajuste.

Tabla 5. Modelos alométricos para estimación de biomasa aérea en bosques montanos.

Ecuación	EF	RME	EAPP	Fuente
$Bt = e^{(6,020 + 1,040 * \ln(Dap^2 Ht))}$	0,88	0,93	32,50	Este estudio
$\ln(Bt) = 2,232 + 2,422 * \ln(Dap)$	0,63	-22,21	55,89	(Sierra et al. 2007)
$\ln(Bt) = 2,221 + 2,081 \ln(D) + 0,587 \ln(H) + 1,089 \ln(\delta)$	0,75	-42,86	33,79	(Alvarez et al. 2012)
$Bt = 0,00062 * DAP^2 - 0,07$	-0,27	-9422,57	103,98	(Lozano et al. 2018)

Dap= diámetro a la altura del pecho, otros estudios (cm), este estudio (m); Ht= altura total (m). δ = densidad de la madera (g/cm³).

erlungne et al. 2013, Chave et al. 2014); sin embargo, la inclusión de la Ht como parte de la variable combinatoria DAP²Ht mejoró el ajuste de los modelos. Pese a su difícil medición en campo (Segura y Kanninen 2005, Djomo et al. 2010, Ribeiro et al. 2011, Hunter et al. 2013), la inserción de la Ht reduce el error de predicción de biomasa aérea (Feldpausch et al. 2012, Chave et al. 2014, Manuri et al. 2016, Mugasha et al. 2016, Puc-kauil et al. 2019).

Según el coeficiente de Nash Sutcliffe (Moriasi et al. 2007), los modelos seleccionados mostraron un ajuste muy bueno, con una distorsión en la estimación (EMR) de entre -12 y 3 %. La relación lineal significativa entre la biomasa observada y la simulada, con valores de R² superiores al 75 % (Fig. 3), muestra alta efectividad de los modelos.

El modelo general (DAP²Ht) de este estudio mostró mejor ajuste que otros para ecosistemas similares (Tabla 5), lo que confirma la necesidad de desarrollar modelos con base en datos locales (Chambers et al. 2001, Baker et al. 2004, Sierra et al. 2007, Basuki et al. 2009). Adicional a un mejor desempeño, el modelo de esta investigación utiliza variables de fácil mensuración, a diferencia del modelo de Alvarez et

al. (2012) que requiere la δ . En cuanto al modelo de Sierra et al. (2007), que usa solo el DAP como regresora, este subestima cerca del 22 % de la biomasa total de los bosques, lejano al 1 % del obtenido en este estudio. Finalmente, el modelo desarrollado por Lozano-Sivisaca et al. (2018) en el sur del Ecuador, no presentó ajuste para los bosques estudiados.

Contenido de biomasa y carbono

La δ en los bosques estudiados (Tabla 6) fue similar al intervalo de entre 0,55 y 0,75 g.cm⁻³ determinado para bosques montanos en Colombia (Alvarez et al. 2012). Este parámetro tiene gran influencia sobre el carbono almacenado por los bosques (Kenzo et al. 2017), muestra de esto es la diferencia registrada entre los bosques de 30 y 50 años, en donde un mayor número de individuos con δ alta, contribuyó a un almacenamiento de carbono dos veces mayor en el bosque más longevo. Aunque en promedio el bosque de 50 años presentó mayor δ , no se evidenció relación de este parámetro con la edad de sucesión, similar a lo descrito por Jones et al. (2019). Lo antedicho difiere de lo observado con el carbono, que incrementó con la edad, lo que es consistente con otros estudios de bosques

Tabla 6. Cantidad y distribución de biomasa y carbono almacenado en los bosques estudiados.

Bosque	Intervalo Ø (m)	Densidad (g cm ⁻³)	Biomasa (Mg ha ⁻¹)	Carbono (Mg ha ⁻¹)	Componente	(%)
18 años	< 0,10	0,41	21,67	10,84	Fuste	65,76
	[0,10; 0,20]	0,41	24,60	12,30	Ramas	25,50
	≥ 0,20	0,43	26,85	13,43	Hojas	8,74
	Total		73,13	36,56	Total	100,00
30 años	< 0,10	0,36	12,27	6,13	Fuste	68,76
	[0,10; 0,20]	0,44	21,85	10,93	Ramas	24,61
	> 0,20	0,39	106,59	53,30	Hojas	6,63
	Total		140,71	70,36	Total	100,00
50 años	< 0,10	0,58	18,15	9,08	Fuste	73,44
	[0,10; 0,20]	0,59	63,80	31,90	Ramas	20,98
	> 0,20	0,63	218,13	109,06	Hojas	5,58
	Total		300,08	150,04	Total	100,00

montanos (Yepes *et al.* 2010, de Souza *et al.* 2011, Powers y Marín-Spiotta 2017).

La biomasa y carbono de los bosques de 18 y 30 años fueron similares a los de sucesiones secundarias en condiciones ambientales similares (Yepes *et al.* 2010, Moser *et al.* 2011, Peña y Duque 2013); sin embargo, el bosque de 50 años presentó valores cercanos a los de bosques primarios (Yepes *et al.* 2010, Peña y Duque 2013). Lo mencionado obedece a dos factores: a) los parámetros de estructura y diversidad están ligados directamente a la edad (DeWalt *et al.* 2003, Yepes *et al.* 2010, Zanini *et al.* 2014), por lo que a mayor edad las funciones ecológicas van asemejándose a las de bosques primarios (Hughes *et al.* 1999, Günter *et al.* 2007, Yepes *et al.* 2010); y b) la mayor parte de árboles tuvieron una δ promedio de 0,61 g.cm⁻³, propia de especies esciófitas parciales (Palacios 2004), comunes en sucesiones avanzadas y bosques primarios (Finegan 1992).

La distribución de biomasa y carbono aéreo en los componentes estructurales de los bosques (fuste, ramas hojas) (Tabla 6), fue similar a la de bosques montanos al sur del Ecuador, donde el 94 % del carbono aéreo fue almacenado en fuste y ramas, mientras el porcentaje restante se concentró en hojas (Moser *et al.* 2011).

El conocimiento del aporte ecosistémico de este tipo de formaciones es fundamental para su manejo en un contexto de cambio climático, más aún cuando los bosques montanos son el segundo ecosistema de mayor almacenaje de carbono en el Ecuador con 124,11 Mg.ha⁻¹ (MAE 2014).

PARTICIPACIÓN DE AUTORES:

JR, determinación taxonómica, análisis de datos, construcción de modelos alométricos y escritura del documento; MC determinación taxonómica, toma de datos en campo, procesamiento de muestras; JI y EC toma de datos de campo, procesamiento de muestras.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no existe conflicto de intereses.

LITERATURA CITADA

- Aguirre N, Añazco M, Cueva K, Ordoñez L, Pekkarinen A, Ramírez C, Velasco C. 2010. Metodología para el desarrollar el estudio piloto de la ENF en conformidad con el mecanismo REDD+. Quito: Ministerio del Ambiente del Ecuador [MAE], Organización las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación [FAO] y UNREDD Programa.
- Alvarez E, Duque A, Saldarriaga J, Cabrera K, de las Salas G, del Valle I, Lema A, Moreno F, Orrego S, Rodríguez L. 2012. Tree above-ground biomass allometries for carbon stocks estimation in the natural forests of Colombia. *For. Ecol. Manage.* 267:297–308. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.12.013>
- Aquino-Ramírez M, Velázquez-Martínez A, Castellanos-Bolaños JF, los Santos-Posadas D, Etchevers-Barra JD. 2015. Participación de la biomasa aérea en tres especies arbóreas tropicales. *Agrociencia.* 49(3):299–314.
- Avella-M A, García-G N, Fajardo-Gutiérrez F, González-Melo A. 2019. Secondary successional patterns in an inter-andean dry tropical forest of Colombia: Implications for ecological restoration. *Caldasia.* 41(1):12–27. doi: <https://doi.org/10.15446/caldasia.v41n1.65859>
- Baker TR, Phillips OL, Malhi Y, Almeida S, Arroyo L, Di Fiore A, Erwin T, Killeen TJ, Laurance SG, Laurance WF, Lewis SL, Lloyd J, Monteagudo A, Neill DA, Patiño S, Pitman NC, Silva JN, Vásquez-Martínez R. 2004. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Glob Chang. Biol.* 10(5):545–562. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00751.x>
- Basuki TM, van Laake PE, Skidmore AK, Hussin YA. 2009. Allometric equations for estimating the above-ground biomass in tropical lowland Dipterocarp forests. *For. Ecol. Manage.* 257(8):1684–1694. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.01.027>
- [BOLFOR] Proyecto de Manejo Forestal Sostenible, Mostacedo B, Fredericksen T. 2000. Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal. P. Santa Cruz de la Sierra: Editora El País.
- Bueno-López SW, García-Lucas E, Caraballo-Rojas LR. 2019. Allometric equations for total aboveground dry biomass and carbon content of *Pinus occidentalis* trees. *Madera Bosques.* 25(3). doi: <https://doi.org/10.21829/myb.2019.2531868>
- Burkhart HE, Tomé M. 2012. Modeling forest trees and stands. Dordrecht: Springer.
- Chambers JQ, dos Santos J, Ribeiro RJ, Higuchi N. 2001. Tree damage, allometric relationships, and above-ground net primary production in central Amazon forest. *For. Ecol. Manage.* 152(1–3):73–84. doi: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00591-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00591-0)

- Chave J, Réjou-Méchain M, Búrquez A, Chidumayo E, Colgan MS, Delitti WBC, Duque A, Eid T, Fearnside PM, Goodman RC, Henry M, Martínez-Yrízar A, Mugasha WA, Muller-Landau HC, Mencuccini M, Nelson BW, Ngomanda A, Nogueira EM, Ortiz-Malavassi E, Péllissier R, Ploton P, Ryan CM, Saldarriaga JG, Vieilledent G. 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Glob Chang. Biol.* 20(10):3177–3190. doi: <https://doi.org/10.1111/gcb.12629>
- Chazdon RL, Broadbent EN, Rozendaal DMA, Bongers F, Zambrano AMA, Aide TM, Balvanera P, Becknell JM, Boukili V, Brancaleon PHS, Craven D, Almeida-Cortez J, Cabral G, de Jong B, Denslow J, Dent D, DeWalt S, Dupuy J, Durán S, Espírito-Santo M, Fandino M, César R, Hall J, Hernández-Stefanoni J, Jakovac C, Junqueira A, Kennard D, Letcher S, Lohbeck M, Martínez-Ramos M, Massoca P, Meave J, Mesquita R, Mora F, Muñoz R, Muscarella R, Nunes Y, Ochoa-Gaona S, Orihuela-Belmonte E, Peña-Claros E, Pérez-García E, Piotto D, Powers J, Rodríguez-Velazquez J, Romero-Pérez I, Ruíz J, Saldarriaga J, Sanchez-Azofeifa A, Schwartz N, Steininger M, Swenson N, Uriarte M, van Breugel M, van der Wal H, Veloso M, Vester H, Vieira I, Bentos T, Williamson G, Poorter L. 2016. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Sci. Adv.* 2(5):e1501639. doi: <http://doi.org/10.1126/sciadv.1501639>
- Clerici N, Rubiano K, Abd-Elrahman A, Posada Hoestettler JM, Escobedo FJ. 2016. Estimating aboveground biomass and carbon stocks in periurban Andean secondary forests using very high resolution imagery. *Forests.* 7(7):138. doi: <https://doi.org/10.3390/f7070138>
- Cortés-Sánchez BG, Ángeles-Pérez G, Santos-Posadas HM, Ramírez-Maldonado H. 2019. Ecuaciones alométricas para estimar biomasa en especies de encino en Guanajuato, México. *Madera Bosques.* 25(2):e2521799. doi: <https://doi.org/10.21829/myb.2019.2521799>
- De Souza AL, Boina A, Boechat CP, Vital BR, Gaspar RO, Lana JM. 2011. Stocks and growths of volume, biomass, carbon and carbon dioxide in Seasonal Semideciduous Forest. *Rev. Árvore.* 35(6):1277–1285. doi: <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-67622011000700014>
- DeWalt SJ, Maliakal SK, Denslow JS. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *For. Ecol. Manage.* 182(1–3):139–151. doi: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00029-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00029-X)
- Djomo AN, Ibrahim A, Saborowski J, Gravenhorst G. 2010. Allometric equations for biomass estimations in Cameroon and pan moist tropical equations including biomass data from Africa. *For. Ecol. Manage.* 260(10):1873–1885. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.08.034>
- Douterlungne D, Herrera-Gorocica AM, Ferguson BG, Siddique I, Soto-Pinto L. 2013. Allometric equations used to estimate biomass and carbon in four neotropical tree species with restoration potential. *Agrociencia.* 47(4):385–397.
- [FAO] Organización las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. 2016. El Estado de los bosques del mundo 2016. Los bosques y la agricultura: desafíos y oportunidades en relación con el uso de la tierra. Roma: FAO.
- Feldpausch TR, Lloyd J, Lewis SL, Brienen RJW, Gloor M, Monteagudo Mendoza A, Lopez-Gonzalez G, Banin L, Abu Salim K, Affum-Baffoe K, Alexiades M, Almeida S, Amaral I, Andrade A, Aragão LEOC, Araujo Murakami A, Arends EJMM, Arroyo L, Aymard C, GA, Baker TR, Bánki OS, Berry NJ, Cardozo N, Chave J, Comiskey JA, Alvarez E, de Oliveira A, Di Fiore A, Djagbletey G, Domingues TF, Erwin TL, Fearnside PM, França MB, Freitas MA, Higuchi N, Honorio C. E, Iida Y, Jiménez E, Kassim AR, Killeen TJ, Laurance WF, Lovett JC, Malhi Y, Marimon BS, Marimon-Junior BH, Lenza E, Marshall AR, Mendoza C, Metcalfe DJ, Mitchard ETA, Neill DA, Nelson BW, Nilus R, Nogueira EM, Parada A, Peh KS-H, Pena Cruz A, Peñuela MC, Pitman NCA, Prieto A, Quesada CA, Ramírez F, Ramírez-Angulo H, Reitsma JM, Rudas A, Saiz G, Salomão RP, Schwarz M, Silva N, Silva-Espejo JE, Silveira M, Sonké B, Stropp J, Taedoumg HE, Tan S, ter Steege H, Terborgh J, Torello-Raventos M, van der Heijden GMF, Vásquez R, Vilanova E, Vos VA, White L, Willcock S, Woell H, Phillips OL. 2012. Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. *Biogeosciences.* 9(8):3381–3403. doi: <https://doi.org/10.5194/bg-9-3381-2012>
- Finegan B. 1992. El potencial de manejo de los bosques húmedos secundarios neotropicales de las tierras bajas. Turrialba: Centro agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza [CATIE].
- Forrester DI, Tachauer IHH, Annighofer P, Barbeito I, Pretzsch H, Ruiz-Peinado R, Stark H, Vacchiano G, Zlatanov T, Chakraborty T. 2017. Generalized biomass and leaf area allometric equations for European tree species incorporating stand structure, tree age and climate. *For. Ecol. Manage.* 396:160–175. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.04.011>
- Günter S, Weber M, Erreis R, Aguirre N. 2007. Influence of distance to forest edges on natural regeneration of abandoned pastures: a case study in the tropical mountain rain forest of Southern Ecuador. *Eur. J. For. Res.* 126(1):67–75. doi: <https://doi.org/10.1007/s10342-006-0156-0>
- Higuchi P, Oliveira-Filho AT, da Silva AC, Machado ELM, dos Santos RM, Pifano DS. 2008. Dinâmica da comunidade arbórea em um fragmento de floresta estacional semidecidual montana em Lavras, Minas Gerais, em diferentes classes de solos. *Rev. Árvore.* 32(3):417–426. doi: <https://doi.org/10.1590/S0100-67622008000300004>
- Huang L, Zhou M, Lv J, Chen K. 2020. Trends in global research in forest carbon sequestration: A bibliometric analysis. *J. Clean. Prod.* 252:119908. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2019.119908>
- Hughes RF, Kauffman JB, Jaramillo VJ. 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of Mexico. *Ecology.* 80(6):1892–1907. doi: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1892:BCANDO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1892:BCANDO]2.0.CO;2)

- Hunter MO, Keller M, Victoria D, Morton DC. 2013. Tree height and tropical forest biomass estimation. *Biogeosciences*. 10(12):8385–8399. doi: <https://doi.org/10.5194/bg-10-8385-2013>
- [INAMHI] Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología. c2017. Anuario meteorológico N° 53-2013. José Olmedo, editor. Quito: Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología. [last accessed: 24 Abr 2019]. https://www.inamhi.gob.ec/dокумент_institucion/anuarios/meteorologicos/Am_2013.pdf
- [IPCC] Intergovernmental Panel on Climate Change. 2013. Climate change 2013: the physical science basis. In: TF, Qin D, Plattner GK, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM, editores. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Stocker. New York (NY): Cambridge University Press.
- Jones IL, DeWalt SJ, Lopez OR, Bunnefeld L, Pattison Z, Dent DH. 2019. Above and belowground carbon stocks are decoupled in secondary tropical forests and are positively related to forest age and soil nutrients respectively. *Sci. Total. Environ.* 697:133987. doi: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.133987>
- Kennard DK. 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50 year chronosequence in lowland Bolivia. *J. Trop. Ecol.* 18(1):53–66. doi: <https://doi.org/10.1017/S0266467402002031>
- Kenzo T, Sano M, Yoneda R, Chann S. 2017. Comparison of wood density and water content between dry evergreen and dry deciduous forest trees in central Cambodia. *Japan Agric. Res. Q.* 51(4):363-374. doi: <https://doi.org/10.6090/jarq.51.363>
- Kerr RA. 2009. What happened to global warming? Scientists say just wait a bit. *Science*. 326(5949):28-29. doi: https://doi.org/10.1126/science.326_28a
- Krebs CJ. 1999. Ecological methodology. Second edition. Menlo Park (CA): Addison-Wesley Educational Publishers. Chapter 12, Species diversity measures; p. 410-454.
- Lavorel S, Grigulis K, Lamarque P, Colace M, Garden D, Girel J, Pellet G, Douzet R. 2011. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *J. Ecol.* 99(1):135–147. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01753.x>
- Lebrija-Trejos E, Bongers F, Pérez-García EA, Meave JA. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica*. 40(4):422–431. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00398.x>
- Lebrija-Trejos E, Meave JA, Poorter L, Pérez-García EA, Bongers F. 2010. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspect. Plant. Ecol. Evol. Syst.* 12(4):267–275. doi: <https://doi.org/10.1016/j.peps.2010.09.002>
- Le Quéré C, Andres RJ, Boden T, Conway T, Houghton RA, House JI, Marland G, Peters GP, Van der Werf G, Ahlström A, Andrew RM, Bopp L, Canadell JG, Ciais P, Doney SC, Enright C, Friedlingstein P, Huntingford C, Jain AK, Jourdain C, Kato E, Keeling RF, Klein-Goldewijk K, Levis S, Levy P, Lomas M, Poulter B, Raupach MR, Schwinger J, Sitch S, Stocker BD, Viovy N, Zaehle S, Zeng N. 2013. The global carbon budget 1959–2011. *Earth Syst. Sci. Data Discuss.* 5(2):1107–1157. doi: <https://doi.org/10.5194/essd-5-165-2013>
- Lohbeck M, Poorter L, Lebrija-Trejos E, Martínez-Ramos M, Meave JA, Paz H, Pérez-García EA, Romero-Pérez IE, Tauro A, Bongers F. 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*. 94(6):1211–1216. doi: <https://doi.org/10.1890/12-1850.1>
- Lozano-Sivisaca DC, Palacios-Herrera BG, Aguirre-Mendoza ZH. 2018. Modelos alométricos para estimar el almacenamiento de carbono de bosques montanos bajos en el sur del Ecuador. *Ciência Florest.* 28(3):1328–1339. doi: <http://dx.doi.org/10.5902/1980509833464>
- Magurran AE. 1988. Ecological diversity and its measurement. First edition. New Jersey: Princeton university press.
- Manuri S, Brack C, Noor'an F, Rusolono T, Anggraini SM, Dotzauer H, Kumara I. 2016. Improved allometric equations for tree aboveground biomass estimation in tropical dipterocarp forests of Kalimantan, Indonesia. *For. Ecosyst.* 3(28). doi: <https://doi.org/10.1186/s40663-016-0087-2>
- Márquez-Salazar G, Salomón-Montijo B, Reyes-Olivas Á, Amador-Medina M, Millán-Otero G. 2019. Composición y diversidad florística de bosques secos en la Meseta de Cacaxtla, Sinaloa, México. *Gayana Botánica*. 76(2):176–188. doi: <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-66432019000200176>
- Miller FR, Neill JW. 2008. General lack of fit tests based on families of groupings. *J Stat Plan Inference*. 138(8):2433–2449. doi: <http://doi.org/10.1016/j.jspi.2007.10.025>
- [MAE] Ministerio del Ambiente del Ecuador. 2013. Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental. Quito: MAE.
- [MAE] Ministerio del Ambiente del Ecuador. 2014. Evaluación Nacional Forestal-Resultados. Primera edición. Quito: MAE.
- [MAE] Ministerio del Ambiente del Ecuador. 2015. Acuerdo ministerial 125. Las normas para el manejo forestal sostenible. Edición 272. Quito: MAE.
- [MAE] Ministerio del Ambiente del Ecuador. 2016. Bosques para el Buen Vivir - Plan de Acción REDD+ Ecuador (2016-2025). Quito: MAE.
- [MAE] Ministerio del Ambiente del Ecuador. 2017. Tercera Comunicación Nacional del Ecuador a la convención marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático. Quito: MAE.
- Moriassi DN, Arnold JG, Van Liew MW, Bingner RL, Harmel RD, Veith TL. 2007. Model evaluation guidelines for systematic quantification of accuracy in watershed simulations. *Trans ASABE*. 50(3):885–900. doi: <http://dx.doi.org/10.13031/2013.23153>
- Moser G, Leuschner C, Hertel D, Graefe S, Soethe N, Iost S. 2011. Elevation effects on the carbon budget of tropical mountain forests (S Ecuador): The role of the belowground compartment. *Glob Chang. Biol.* 17(6):2211–2226. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02367.x>

- Mugasha WA, Mwakalukwa EE, Luoga E, Malimbwi RE, Zahabu E, Silayo DS, Sola G, Crete P, Henry M, Kashindye A. 2016. Allometric Models for Estimating Tree Volume and Aboveground Biomass in Lowland Forests of Tanzania. *Int. J. For. Res.* doi: <https://doi.org/10.1155/2016/8076271>
- [NOAA] National Oceanic and Atmospheric Administration. c2020a. Climate Change: Atmospheric Carbon Dioxide. [Last accessed: 24 Dic 2020] <https://www.climate.gov/news-features/understanding-climate/climate-change-atmospheric-carbon-dioxide>
- [NOAA] National Oceanic and Atmospheric Administration. c2020b. Climate Change: Global Temperature. [Last accessed: 24 Dic 2020]. <https://www.climate.gov/news-features/understanding-climate/climate-change-global-temperature>
- Olivo M, Soto A. 2010. Comportamiento de los gases de efecto invernadero y las temperaturas atmosféricas con sus escenarios de incremento potencial. *Uct.* 14(57): 221-230.
- Oliva EV, Reissmann CB, Marques R, Bianchin JE, Dalmaso CA, Winagraski E. 2018. Floristic and structure of two secondary arboreal community with different disturbance degree in recovery process. *Ciene Florest.* 28(3):1088–1103. doi: <https://doi.org/10.5902/1980509833465>
- Palacios WA. 2004. Forest species communities in tropical rain forests of Ecuador. *Lyonia.* 7(1):33–40.
- Peña MA, Duque A. 2013. Patterns of stocks of aboveground tree biomass, dynamics, and their determinants in secondary Andean forests. *For. Ecol. Manage.* 302:54–61. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.03.025>
- Penman J, Gytarsky M, Hiraishi T, Krug T, Kurger D, Pipatti R, Buendia L, Miwa K, Ngara T, Tanabe K, editores. 2003. Good practice guidance for land use, land-use change and forestry. Kanagawa, Japón: Institute for Global Environmental Strategies [IGES] for the IPCC.
- Picard N, Saint-André L, Henry M. 2012. Manual de construcción de ecuaciones alométricas para estimar el volumen y la biomasa de los árboles: del trabajo de campo a la predicción. Roma: Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement [CIRAD] y Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. Roma [FAO].
- Powers JS, Becknell JM, Irving J, Pérez-Aviles D. 2009. Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers. *For. Ecol. Manage.* 258(6):959–970. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.10.036>
- Powers JS, Marín-Spiotta E. 2017. Ecosystem Processes and Biogeochemical Cycles in Secondary Tropical Forest Succession. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 48:497–519. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022944>
- Puc-Kaul R, Ángeles-Pérez G, Valdez-Lazalde JR, Reyes-Hernández VJ, Dupuy-Rada JM, Schneider L, Pérez-Rodríguez P, García-Cuevas X. 2019. Species-specific biomass equations for small-size tree species in secondary tropical forests. *Trop. Subtrop. Agroecosystems.* 22(3):735–754.
- Ramírez JL, Chagna JE. 2019. Secuestro de carbono en la biomasa aérea de una plantación de *Eucalyptus grandis* W. Hill. *CFORES.* 7(1):86–97.
- Ribeiro SC, Fehrmann L, Soares CPB, Jacovine LAG, Kleinn C, de Oliveira Gaspar R. 2011. Above- and belowground biomass in a Brazilian Cerrado. *For. Ecol. Manage.* 262(3):491–499. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.04.017>
- Ruiz J, Fandiño MC, Chazdon RL. 2005. Vegetation structure, composition, and species richness across a 56-year chronosequence of dry tropical forest on Providencia Island, Colombia. *Biotropica.* 37(4):520–530. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00070.x>
- Saatchi SS, Houghton RA, Alvalá RCD, Soares JV, Yu Y. 2007. Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin. *Glob Chang. Biol.* 13(4):816–837. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01323.x>
- Saldarriaga JG. 1991. Estudios en la Amazonía colombiana V: Recuperación de la Selva de “Tierra Firme” en el alto río Negro Amazonía colombiana-venezolana. Bogotá: TROPENBOS Colomb.
- Segura M, Kanninen M. 2005. Allometric models for tree volume and total aboveground biomass in a tropical humid forest in Costa Rica. *Biotropica.* 37(1):2–8. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.02027.x>
- Segura M, Andrade HJ. 2008. ¿Cómo construir modelos alométricos de volumen, biomasa o carbono de especies leñosas perennes? *Agroforestería en las Américas.* 46(5):89–96.
- Sierra CA, del Valle JI, Orrego SA, Moreno FH, Harmon ME, Zapata M, Colorado GJ, Herrera MA, Lara W, Restrepo D mE, Berrouete L, Loaiza L, Benjumea J. 2007. Total carbon stocks in a tropical forest landscape of the Porce region, Colombia. *For. Ecol. Manage.* 243(2–3):299–309. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.026>
- Sierra R. 2013. Patrones y factores de deforestación en el Ecuador continental, 1990-2010. Y un acercamiento a los próximos 10 años. Quito: Conservación Internacional Ecuador y Forest Trends.
- Smith CC, Espírito-Santo FDB, Healey JR, Young PJ, Lennox GD, Ferreira J y Barlow J. 2020. Secondary forests offset less than 10% of deforestation-mediated carbon emissions in the Brazilian Amazon. *Glob. Change Biol.* 26(12):7006–7020. doi: <https://doi.org/10.1111/gcb.15352>
- [SIGTIERRAS] Sistema Nacional de Información y Gestión de Tierras Rurales e Infraestructura Tecnológica. 2017. Memoria explicativa del Mapa de Órdenes de Suelos del Ecuador. Primera edición. Quito: Ministerio de Agricultura y Ganadería del Ecuador [MAG].
- Smethurst PJ, Valadares RV, Huth NI, Almeida AC, Elli EF, Neves JCL. 2020. Generalized model for plantation production of *Eucalyptus*.

- calyptus grandis* and hybrids for genotype-site-management applications. For. Ecol. Manage. 469:118164. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118164>
- Yamashita T, Kuntoro AA, Lee HS. 2012. Carbon stock measurements of a degraded tropical logged-over secondary forest in Manokwari Regency, West Papua, Indonesia. For. Stud. China. 14(1):8–19. doi: <https://doi.org/10.1007/s11632-012-0105-6>
- Yepes AP, del Valle JI, Jaramillo SL, Orrego SA. 2010. Recuperación estructural en bosques sucesionales andinos de Porce (Antioquia, Colombia). Rev. Biol. Trop. 58(1):427–445. doi: <https://doi.org/10.15517/rbt.v58i1.5220>
- Zanini KJ, Bergamin RS, Machado RE, Pillar VD, Müller SC. 2014. Atlantic rain forest recovery: Successional drivers of floristic and structural patterns of secondary forest in Southern Brazil. J. Veg. Sci. 25(4):1056–1068. doi: <https://doi.org/10.1111/jvs.12162>
- Zhou W, Lewis BJ, Wu S, Yu D, Zhou L, Wei Y, Dai L. 2014. Biomass carbon storage and its sequestration potential of afforestation under natural forest protection program in China. Chinese Geogr. Sci. 24(4):406–413. doi: <https://doi.org/10.1007/s11769-014-0702-5>