

Estimaciones de biomasa con diferentes ecuaciones alométricas: Su relación con la estructura del bosque

CECILIA BLUNDO¹✉; AGUSTINA MAIZIA¹; LUCIO MALIZIA²; SERGIO CEBALLOS¹; JULIETA CARILLA¹; ROMINA FERNANDEZ¹; YOHANA JIMENEZ¹; ORIANA OSINAGA ACOSTA¹ & N. IGNACIO GASPARRI¹

¹Instituto de Ecología Regional (IER), Universidad Nacional de Tucumán-CONICET. ²Facultad de Ciencias Agrarias e Instituto de Ecorregiones Andinas (INECOA, CONICET), Universidad Nacional de Jujuy.

RESUMEN. La biomasa aérea de los bosques se estima habitualmente mediante ecuaciones alométricas aplicadas a datos de parcelas forestales. Sin embargo, cuando no existen mediciones locales directas de la biomasa (valor de referencia), resulta difícil cuantificar el sesgo (porcentaje de sobre o subestimación). Para estos casos, proponemos comparar estimaciones de biomasa obtenidas con diferentes ecuaciones alométricas y analizar sus relaciones con los patrones de estructura del bosque en el gradiente ambiental estudiado. En las selvas subtropicales de montaña (i.e., Yungas), las mayores diferencias en las estimaciones de biomasa se encontraron entre ecuaciones que incluyen o no la altura de los árboles (i.e., en promedio, entre 94 y 113% más biomasa estimada por hectárea con ecuaciones que no incluyen altura). Mientras que la forma de estimar variables de los árboles no medidas en el campo, genera diferencias relativamente bajas (4% si se usan diferentes bases de datos para la densidad de madera de las especies y <1% si se estima altura de los árboles con diferentes modelos). En las Yungas, la distribución de la biomasa en el gradiente altitudinal resulta de la combinación de menor área basal con especies de alta densidad de madera en la selva pedemontana (~500 m s. n. m.) y mayor área basal con especies de baja densidad de madera en el bosque montano (~2000 m s. n. m.). Incluir la altura de los árboles permite modelar la biomasa en sentido vertical, mostrando que disminuye ligeramente con la altitud, en concordancia con la disminución en la altura del dosel observada por encima de los 1500 m s. n. m. En estas selvas de montaña, las ecuaciones utilizadas en este estudio que incluyen altura de los árboles estiman valores de biomasa de ~160 Mg/ha en la selva pedemontana y ~130 Mg/ha en el bosque montano.

[Palabras clave: estructura del bosque, selva de montañas, parcelas permanentes, densidad de la madera, altura del árbol]

ABSTRACT. Biomass estimates from the application of different allometric equations and their relationship with forest structure. Aboveground forest biomass is generally estimated from allometric equations applied to forest plot data. However, quantifying the bias (i.e., the percentage of over- or underestimation) is challenging when no local, direct biomass measurements (i.e., reference values) are available. In such cases, we propose comparing biomass estimates derived from different allometric equations and analyzing their relationships with forest structure patterns along the studied environmental gradient. In subtropical montane forests (i.e., Yungas), the largest differences in biomass estimates were found between equations that either include or exclude tree height (i.e., on average, 94% to 113% more biomass estimated per hectare with equations that do not include height). In contrast, differences due to the method used to estimate tree variables not measured in the field are relatively small (4% when using different databases for wood density by species and <1% when estimating tree height with different models). In the Yungas, the biomass distribution along the altitudinal gradient results from a combination of lower basal area with high wood density species in the foothill forest (~500 m a. s. l.) and higher basal area with low wood density species in the montane forest (~2000 m a. s. l.). Including tree height allows for modeling biomass vertically, showing a slight decrease with altitude, consistent with the observed canopy height reduction above 1500 m a. s. l. In these mountain forests, equations that include tree height used in this study estimate biomass values of ~160 Mg/ha in the foothill forest and ~130 Mg/ha in the montane forest.

[Keywords: forest structure, mountain forests, permanent plots, wood density, tree height]

INTRODUCCIÓN

Estimar las reservas y el balance de carbono en los bosques es una necesidad en el contexto actual de cambio climático. Por lo general, las reservas de carbono en los bosques nativos se estiman combinando datos de parcelas forestales con ecuaciones alométricas. Para árboles, estas se pueden ajustar de forma local al combinar mediciones simples (e.g., diámetro y altura total) con datos de biomasa (peso seco) medidos con métodos destructivos que implican ‘cosechar’, secar y pesar un número determinado de árboles. En las últimas décadas, el uso de sensores remotos (e.g., LiDAR terrestre) permitió generar modelos tridimensionales de la estructura de árboles individuales, lo cual facilita construir ecuaciones alométricas sin necesidad de cosechar árboles. Estos modelos se complementan con datos de campo y ecuaciones alométricas previas para validar las estimaciones a escala regional o para el tipo de bosque en estudio (Hansen et al. 2015; Lau et al. 2019). Tanto el método destructivo como el empleo de LiDAR son costosos y demandantes de tiempo, por lo que la biomasa forestal aérea se suele estimar mediante ecuaciones alométricas desarrolladas en otros bosques sobre datos de parcelas forestales. Estas estimaciones de la biomasa pueden producir resultados sesgados (i.e., sobrestimaciones o subestimaciones) por diferentes motivos.

A menudo, las ecuaciones alométricas se aplican más allá de la región y de los rangos diamétricos para las que fueron ajustadas. Por ejemplo, las ecuaciones desarrolladas por Brown et al. (1989) y Chave et al. (2005) para bosques tropicales secos, húmedos o lluviosos permiten tener en cuenta las condiciones climáticas de precipitación y estacionalidad (Chave et al. 2005). Sin embargo, las estimaciones obtenidas con estas ecuaciones no siempre son comparables con la biomasa obtenida con datos empíricos locales (e.g., Álvarez et al. 2012; Vorster et al. 2020; Romero et al. 2020). En bosques andinos, particularmente, Álvarez et al. (2012) sugieren que las tres categorías de bosques utilizadas por Brown et al. (1989) y Chave et al. (2005) no capturan la heterogeneidad ambiental de los bosques de montaña y generan sesgos en las estimaciones de biomasa. En los gradientes altitudinales, las variaciones de temperatura, topografía y exposición generan cambios en la humedad que afectan localmente la distribución de la biomasa (Aiba and Kitayama 1999; Girardin et al. 2010).

Las variables medidas en los árboles representan una fuente adicional de variación en las estimaciones de biomasa. Cuando se establece una parcela forestal, se mide el diámetro de los árboles por encima de cierto tamaño (e.g., ≥ 10 cm de diámetro a la altura del pecho [DAP]), pero no siempre se mide la altura de todos los individuos de la parcela. Para solucionar la falta de datos de altura, existen modelos que relacionan altura y diámetro desarrollados a escala regional o continental (e.g., Feldpausch et al. 2012) y ecuaciones que modelan la altura de los árboles con variables climáticas (Chave et al. 2014). Además, midiendo la altura de algunos árboles dentro de la parcela se puede ajustar un modelo altura~diámetro a escala local (Hunter et al. 2013; Sullivan et al. 2018). Por otro lado, no siempre se dispone de mediciones de densidad de madera de cada especie; sobre todo, en bosques muy diversos. Por ello se utilizan bases de datos globales para obtener la densidad de la madera a nivel de especie, género o familia (e.g., Chave et al. 2006; Zanne et al. 2009). El error en la estimación de estas variables se propaga y puede aumentar el sesgo en las estimaciones de biomasa (Chave et al. 2004), por lo que la forma de estimarlas se debe seleccionar con cuidado (Molto et al. 2013). Elegir ecuaciones alométricas adecuadas para el sistema en estudio puede resultar tan relevante para estimar biomasa como la calidad de los datos de las parcelas forestales.

En los gradientes ambientales regionales, los patrones de estructura del bosque influyen en la distribución de la biomasa forestal. En los bosques de montaña, el gradiente altitudinal determina los patrones de estructura, ocurriendo un importante recambio florístico con la elevación (Lieberman et al. 1996; Ashton 2003; Fahey et al. 2016). Estos patrones difieren entre cadenas montañosas. Por ejemplo, los patrones de área basal y de densidad de árboles por hectárea difieren a lo largo de los bosques andinos (Malizia et al. 2020). La variación altitudinal en la estructura forestal puede generar un aumento de la biomasa (Alves et al. 2010; Cuni-Sánchez et al. 2017), una disminución (Girardin et al. 2010; Kitayama and Aiba 2002; Miyamoto et al. 2018; Raich et al. 2006) o patrones relativamente constantes en diferentes bosques de montaña (Culmsee et al. 2010; Imani et al. 2017; Peña et al. 2018; Homeier and Leuschner 2012).

En las selvas subtropicales de montaña, o Yungas, de la Argentina, estudios que

utilizaron diferentes ecuaciones alométricas genéricas (i.e., desarrolladas en otras regiones) reportaron estimaciones de biomasa promedio que varían entre 80 y 320 t/ha (e.g., Gasparri and Mangui 2004; Manríquez et al. 2009; Carilla et al. 2011; Ontiveros et al. 2015; Blundo et al. 2021; Jimenez et al. 2023). No obstante, en estas estimaciones no se puede cuantificar su sesgo (i.e., porcentaje de sobre o subestimación) porque no existen mediciones locales de la biomasa (i.e., determinación de biomasa por métodos directos). En este trabajo proponemos estimar la biomasa con datos de parcelas permanentes distribuidas en el gradiente altitudinal de las Yungas utilizando diferentes ecuaciones alométricas para 1) analizar el patrón altitudinal de la biomasa estimada con las diferentes ecuaciones y su relación con los patrones de estructura del bosque a escala de parcela (área basal, densidad de madera promedio y altura del dosel); 2) cuantificar las diferencias entre estimaciones obtenidas con ecuaciones que incluyen diferentes parámetros (con/sin densidad de madera, con/sin altura de los árboles) y desarrolladas para distinto tipo de bosques (bosques húmedos/bosques de montaña), y 3) cuantificar las diferencias dadas por el uso de formas alternativas de estimar variables de los árboles no medidas en el campo (bases de datos global/local para la densidad de madera, modelo climático/local para estimar altura de los árboles). Discutimos las ventajas y desventajas de los diferentes enfoques y proveemos consideraciones generales para seleccionar ecuaciones alométricas genéricas para estimar biomasa en bosques donde no se dispone de ecuaciones locales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Las selvas subtropicales de montaña se distribuyen sobre la ladera oriental de las Sierras Subandinas a lo largo de 550 km desde la frontera con Bolivia hasta el norte de la provincia de Catamarca (22-27° S), en un gradiente altitudinal comprendido entre 400 y 2300 m s. n. m. El clima es subtropical con estación seca, las precipitaciones anuales oscilan entre 800 y 2000 mm y la temperatura media anual decrece con la altitud, con valores entre 14 y 22 °C (Bianchi et al. 2008). A lo largo del gradiente altitudinal se reconocen tres pisos de vegetación con características fisionómicas y florísticas diferenciadas: la selva pedemontana (entre 400 y 900 m s. n.

m.), la selva montana (entre 900 y 1500 m s. n. m.) y el bosque montano (entre 1500 y 2300 m s. n. m.) (Cabrera and Willink 1980; Brown et al. 2001). En la selva pedemontana predominan especies de árboles caducifolios. Entre las especies más abundantes se destacan *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan, *Phylllostylon rhamnoides* (J. Poiss.) Taub. y *Calycophyllum multiflorum* Griseb. La selva montana recibe un aporte adicional de humedad por la neblina, que puede alcanzar hasta un 100% adicional a la precipitación vertical (Hunzinger 1997). Presenta una diversidad mayor de especies, y por su abundancia se destacan *Ocotea porphyria* (Griseb.) van der Werff, *Blepharocalyx salicifolius* (Kunth) O. Berg, *Allophylus edulis* (A. St.-Hil., A. Juss. and Cambess.) Hieron. ex Niederl. y *Parapiptadenia excelsa* (Griseb.) Burkart. Por último, el bosque montano registra las temperaturas más bajas, que se traducen en una menor diversidad de especies de árboles. Por su abundancia se destacan *Podocarpus parlatorei* Pilg., *Juglans australis* Griseb., *Alnus acuminata* Kunth y *Viburnum seemenii* Graebn. (Malizia et al. 2012; Blundo et al. 2012).

Recolección de datos: Red Subtropical de parcelas permanentes

La Red Subtropical de Parcelas Permanentes (RedSPP) es un sistema con 87 parcelas permanentes establecidas en las Yungas de la Argentina, en las provincias de Jujuy, Salta y Tucumán (<https://ier.conicet.gov.ar/red-subtropical-de-parcelas-permanentes-redspp/>). Es una iniciativa que estudia a mediano y largo plazo la dinámica de estos bosques de montaña en un contexto de cambio global. Para este trabajo, analizamos datos de 47 parcelas permanentes de la RedSPP establecidas en el sector norte de Yungas, en las provincias de Jujuy y Salta (22-24° S), y distribuidas a lo largo de todo el gradiente altitudinal (396-2304 m s. n. m.) (Material suplementario-Figura S1). De las 47 parcelas, 20 están establecidas en selva pedemontana, 13 parcelas en selva montana y 14 parcelas en bosque montano. Las parcelas permanentes están establecidas en áreas de bosques con buen estado de conservación (i.e., poco o nulo disturbio antrópico en los últimos 30 años, según información aportada por propietarios y habitantes locales). Todas las parcelas analizadas son de una hectárea (20x500 m) y fueron establecidas entre 2003 y 2005. En total, incluyen 24292 árboles ≥ 10 cm de DAP (i.e., diámetro a la altura del pecho medido a 1.30 m del suelo), marcados

y medidos, de los cuales 98% está identificado a nivel de especie. Sin embargo, la altura de los árboles medida con hipsómetro corresponde a menos del 4% de los árboles.

Ecuaciones para estimar biomasa y altura de los árboles

Para estimar biomasa forestal aérea (i.e., biomasa por encima del suelo) utilizamos cinco ecuaciones alométricas genéricas que fueron desarrolladas en bosques de otras regiones que presentan condiciones ambientales de precipitación y temperatura comparables a los bosques de Yungas. Asimismo, las ecuaciones alométricas utilizadas se diferencian en el número de variables incluidas y el tipo de bosque para el que fueron desarrolladas (Tabla 1). La complejidad va aumentando desde la ecuación de Brown et al. (1989) —que solo considera el DAP—, la ecuación de Chave et al. (2005) —que considera el DAP y la densidad de madera (DM)— y la ecuación de Chave et al. (2014) —que además de estas variables considera la altura de los árboles (A)—. Las dos primeras ecuaciones fueron generadas para bosques tropicales húmedos, y la última es una ecuación pantropical (i.e., aplicable en bosques tropicales y subtropicales). Además, usamos las ecuaciones con y sin altura de Álvarez et al. (2012), desarrolladas para bosques andinos de Colombia (1000-1500 m s. n. m.).

Las estimaciones de biomasa que incluyen DM se llevaron a cabo utilizando dos fuentes de datos: locales, obtenidos de Easdale et al. (2007) e INTI-CITEMA (2003), y globales, obtenidos de Chave et al. (2006). En ambos casos, si no estaba disponible el dato a nivel de especie, utilizamos la DM reportada para el

género o, eventualmente, para familia (13% y 28% de las especies en las bases de datos global y local, respectivamente). Para los árboles no identificados taxonómicamente (2%), usamos el valor promedio de DM a nivel de parcela.

La altura de los árboles requerida en las ecuaciones alométricas que incluyen esta variable (Chave-A y Álvarez-A en la Tabla 1) se estimó de dos formas. Por un lado, utilizamos el modelo climático propuesto por Chave et al. (2014), que incluye el DAP y un factor ambiental (E) que se calcula con variables climáticas a escala de parcela. Las variables climáticas necesarias para calcular E se obtuvieron del modelo climático CHELSA (Karger et al. 2017). Por otro lado, con los árboles de las parcelas que tienen altura medida con hipsómetro (820 individuos), ajustamos modelos locales evaluando diferentes funciones que responden al modelo A~DAP; los modelos se ajustaron para cada piso altitudinal de vegetación. El modelo local seleccionado se construyó con la función Michaelis-Menten que mostró mejor estimación de los parámetros de la función y menor error residual en los tres pisos altitudinales, en comparación con otras funciones (Material suplementario-Tabla S1).

Análisis de datos

Describimos los patrones de estructura del bosque en el gradiente altitudinal calculando para cada parcela el área basal (AB), la densidad de madera promedio (DM-parcela) y la altura media de los árboles (A-parcela). Para ello, calculamos el área transversal de los fustes con el DAP; el AB es la sumatoria del área transversal de todos los fustes en la hectárea que cubre cada parcela. La DM-

Tabla 1. Ecuaciones alométricas utilizadas para estimar biomasa a nivel de árbol individual. Biomasa=B (kg); diámetro=DAP (m); densidad de madera específica=DM (kg/m³); altura del árbol=A (m).

Table 1. Generic allometric equations used to estimate biomass. Biomass=B (kg); diameter=DAP (m); wood density=DM (kg/m³); tree height=A (m).

Autores	Denominación	Parámetros	Ecuación alométrica	Rango de diámetros	Tipo de bosque
Brown et al. (1989)	Brown	DAP	$B=38.491 - 11.788 \cdot DAP + 1.193 \cdot DAP^2$	5-130	Bosques húmedos
Chave et al. (2005)	Chave-DAP	DAP, DM	$B=DM \cdot \text{EXP}(-1.499 + 2.148 \cdot \ln(DAP) + 0.207 \cdot (\ln(DAP))^2 - 0.0281 \cdot (\ln(DAP))^3)$	5-156	Bosques húmedos
Álvarez et al. (2012)	Álvarez-DAP	DAP, DM	$B=1.960 - 1.098 \cdot \ln(DAP) + 1.169 \cdot (\ln(DAP))^2 - 0.122 \cdot (\ln(DAP))^3 + 1.061 \cdot \ln(DM)$	10-199	Bosques montañosos
Chave et al. (2014)	Chave-A	DAP, DM, A	$B=0.0673 \cdot (DM \cdot DAP^2 \cdot A)^{0.976}$	5-212	Pantropical
Álvarez et al. (2012)	Álvarez-A	DAP, DM, A	$B=-2.221 + 2.081 \cdot \ln(DAP) + 0.587 \cdot \ln(A) + 1.089 \cdot \ln(DM)$	10-199	Bosques montañosos

parcela es el promedio de la DM de las especies de la parcela ponderado por el área basal que representa cada especie. La A-parcela es el promedio de A de los árboles de una parcela ponderada por el área basal de cada árbol (i.e., altura de Lorey) (Lorey 1878). Los cálculos de DM-parcela y A-parcela se realizaron utilizando diferentes bases de datos para la DM de las especies (i.e., datos globales y datos locales) y diferentes modelos para estimar A de los árboles (i.e., modelo climático y modelo local). Estas variables de estructura del bosque se analizaron en el gradiente altitudinal mediante modelos de regresión.

Luego de obtener las 13 estimaciones de biomasa (i.e., Brown, Chave-DAP, Álvarez-DAP, Chave-A y Álvarez-A, con DM global y local y con A estimada con el modelo climático y local), calculamos las diferencias absolutas y relativas entre pares (e.g., [Brown-

Chave-DAP] y [Brown-Chave-DAP]/Chave-DAP*100, respectivamente). Analizamos la significancia de la diferencia entre dos estimaciones alternativas con la prueba de Wilcoxon (Gibbon 1971). Las diferencias absolutas entre pares de estimaciones se correlacionaron con la altitud. Los análisis se realizaron en R (R Core Team 2023) utilizando el paquete BIOMASS para obtener el factor ambiental E de las parcelas permanentes y los ajustes de los modelos locales para estimar A (Réjou-Méchain et al. 2017).

RESULTADOS

Patrones altitudinales de la estructura del bosque

La estructura del bosque en las Yungas varió a lo largo del gradiente altitudinal. El AB aumentó con la altitud ($R^2=0.50$, $P<0.001$), mostrando que las parcelas establecidas

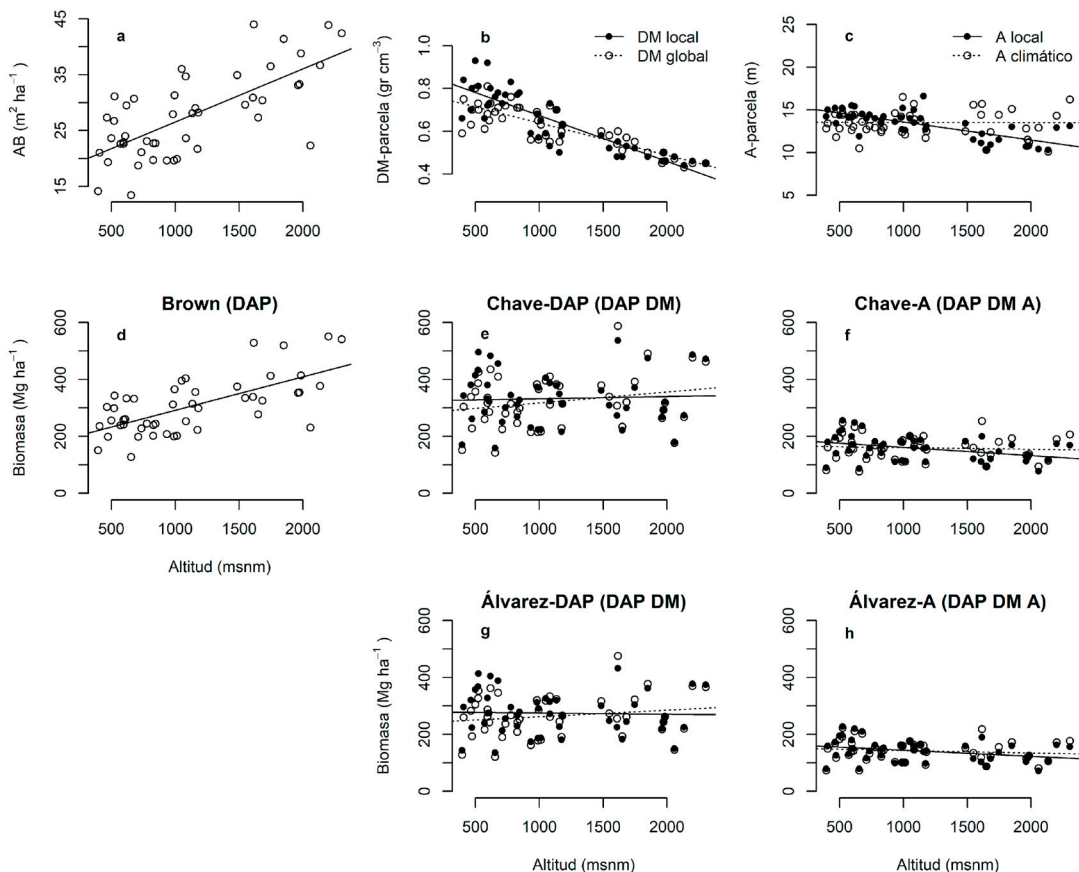


Figura 1. Estructura del bosque a nivel de parcela para (a) área basal (AB); (b) densidad de madera promedio (DM-parcela); (c) altura del dosel (A-parcela), y (d-h) estimaciones de biomasa con las diferentes ecuaciones alométricas, usando diferentes bases de datos de densidad de madera (e y g) y modelos alternativos para estimar altura ([f y h]; se muestran estimaciones con DM local).

Figure 1. Plot-level forest structure for (a) basal area (AB); (b) average wood density by plot (DM-parcela); (c) canopy height by plot (A-parcela), and (d-h) biomass estimates with the different allometric equations, using different wood density databases (e and g) and alternative models to estimate height ([f and h]; estimates with local DM are shown).

alrededor de 2000 m de altitud pueden tener alrededor de 35% más AB por hectárea que las parcelas establecidas cerca de 500 m (Figura 1a). Más allá de la base de datos utilizada, la DM promedio por parcela (i.e., DM-parcela) disminuyó con la altitud (DM local: $R^2=0.75$, $P<0.001$; DM global: $R^2=0.70$, $P<0.001$). La DM-parcela tiende a ser mayor en las parcelas establecidas alrededor de los 500 m cuando se calcula con datos locales (0.78 ± 0.07 g/cm³ y 0.70 ± 0.06 g/cm³ para DM-parcela con datos locales y globales, respectivamente) (Figura 1b). La A promedio por parcela (i.e., A-parcela) disminuyó ~1 m cada 500 m de altitud cuando se estimó con el modelo local ($R^2=0.54$, $P<0.001$), pero fue relativamente constante cuando se estimó con el modelo climático (Figura 1c). Por encima de 1500 m, la A-parcela tiende a ser inferior cuando se calcula con el modelo local (11.4 ± 1 m y 13.4 ± 2 m, A-parcela con el modelo local y climático, respectivamente) (Material suplementario-Tabla S2). A nivel de cada árbol, la altura máxima estimada con el modelo climático es mayor (32.5 ± 1.3 m) que las alturas máximas que estiman los modelos locales en cada piso altitudinal (24 ± 3.6 m en selva pedemontana; 21.1 ± 3.3 m en selva montana, y 15.2 ± 2.5 m en bosque montano) (Material suplementario-Tabla S2).

Las estimaciones de biomasa en las 47 parcelas oscilaron entre 65 y 588 Mg/ha dependiendo de la altitud, la ecuación alométrica, las bases de datos de DM (global vs. local) y el modelo empleado para estimar A (climático vs. local). La ecuación de Brown

(que incluye solo el DAP) estimó, en promedio, 306 ± 15 Mg/ha y mostró un patrón de aumento en la biomasa con la altitud (246 ± 13 Mg/ha en parcelas establecidas alrededor de los 500 m y 397 ± 27 Mg/ha en parcela establecidas alrededor de los 2000 m) (Figura 1d; Material suplementario-Tabla S3). Con las ecuaciones de Chave-DAP y Álvarez-DAP (DAP y DM), la biomasa promedio fue 333 ± 13 Mg/ha y 274 ± 11 Mg/ha, respectivamente (con datos de DM local), con un patrón relativamente uniforme en el gradiente altitudinal (Figura 1e,g). Por último, las ecuaciones con altura estimaron una biomasa promedio de 158 ± 6 Mg/ha con Chave-A y 142 ± 6 Mg/ha con Álvarez-A, con una ligera tendencia de disminución con la altitud cuando A se estimó con el modelo local (Figura 1f,h; Material suplementario-Tabla S3).

Diferencias en la biomasa dadas por el uso de ecuaciones alternativas

Las diferencias en la biomasa estimada entre ecuaciones que incluyen o no DM fueron negativas entre Brown y Chave-DAP (Brown estimó en promedio 7% menor biomasa que Chave-DAP) y positivas entre Brown y Álvarez-DAP (Brown estimó en promedio 13% mayor biomasa que Álvarez-DAP) (Tabla 2). Estas diferencias se correlacionaron positivamente con la altitud ($r\sim 0.90$), siendo negativas en parcelas establecidas alrededor de los 500 m (Brown estimó hasta 25% menos biomasa que Chave-DAP y 12% menos que Álvarez-DAP) y positivas en parcelas establecidas alrededor de los 2000 m (Brown

Tabla 2. Promedio de las diferencias entre estimaciones absolutas (columna-fila; Mg/ha) y relativas ([columna-fila]/fila*100; % entre paréntesis) para todas las ecuaciones de biomasa, usando diferentes estimaciones de altura (modelo local=AL, modelo climático=AE) y densidad de madera obtenida de diferentes bases de datos (local=DM local, global=DM global). Se muestra la significancia obtenida por las pruebas de Wilcoxon (H_0 : diferencia=0). Nivel de significancia: no significativo (NS); <0.05 (*); <0.01 (**); <0.001 (***)

Table 2. Mean of the differences between absolute (column-row; Mg/ha) and relative ([column-row]/row*100; % in parentheses) estimates for all biomass equations, using different height estimates (local model=AL, climate model=AE) and wood density obtained from different databases (local=local DM, global=global DM). The significance obtained by the Wilcoxon tests is shown (H_0 : difference=0). Significance level: not significant (NS); <0.05 (*); <0.01 (**); <0.001 (***)

		Brown	Chave-DAP	DM local Álvarez-DAP	Chave-AL	Álvarez-AL
DM local	Chave-DAP	-26.7 (-7)*				
	Álvarez-DAP	31.8 (13)*	58.5 (21)***			
	Chave-AL		175.1 (113)***			
	Álvarez-AL			132.7 (94)***	16.1 (11)***	
	Chave-AE				-1.5 (-0.4) NS	
	Álvarez-AE					-0.6 (-0.3) NS
DM global	Chave-DAP		10.6 (3.9)**			
	Álvarez-DAP			9.8 (4.2)**		
	Chave-AL				5.7 (3.7)**	
	Álvarez-AL					5.6 (4.2)**

estimó hasta 19% más biomasa que Chave-DAP y 46% más que Álvarez-DAP) (Figura 2a). Por otro lado, las ecuaciones con y sin A mostraron las mayores diferencias entre estimaciones porque las ecuaciones sin A estimaron, en promedio, entre 94% y 113% más biomasa que las ecuaciones con A (Tabla 2), mostrando correlaciones positivas y relativamente bajas con la altitud ($r=0.30$) (Figura 2b). Por último, las ecuaciones de Álvarez et al. (2012) desarrolladas para bosques de montaña (Álvarez-DAP y Álvarez-A) estimaron menor biomasa que la ecuación Chave-DAP para bosques húmedos y la ecuación pantropical Chave-A, en promedio, 21% menos biomasa por hectárea en la ecuación sin A (Chave-DAP - Álvarez-DAP) y 11% menos biomasa en la ecuación con A (Chave-A - Álvarez-A), independientemente del modelo para estimar A (Figura 2c, Tabla 2). Las diferencias entre las ecuaciones con A disminuyeron con la altitud ($r=-0.66$), con menos de 7% de diferencia en las parcelas por encima de 1500 m s. n. m.

Diferencias en biomasa dadas por la forma de estimar variables de los árboles no medidas en el campo

Las diferencias en biomasa estimada debidas al uso de datos globales o locales para DM fueron significativas, representando ~4% de la biomasa promedio por hectárea, más allá de la ecuación alométrica utilizada (Tabla 2, panel inferior). Estas diferencias se correlacionaron con la altitud ($r=-0.78$), siendo positivas en las parcelas establecidas alrededor de los 500 m (hasta 12% más biomasa con DM local) y negativas en las parcelas establecidas alrededor de los 2000 m (hasta 3% menos biomasa con DM local) (Figura 2d). Por otro lado, las diferencias en biomasa debidas al uso de diferentes modelos para estimar A no fueron significativas y representan <1% de la biomasa promedio por hectárea (Tabla 2). Estas diferencias también se correlacionaron con la altitud ($r=-0.77$), siendo mayores en términos absolutos con la ecuación de Chave-A, positivas en las parcelas

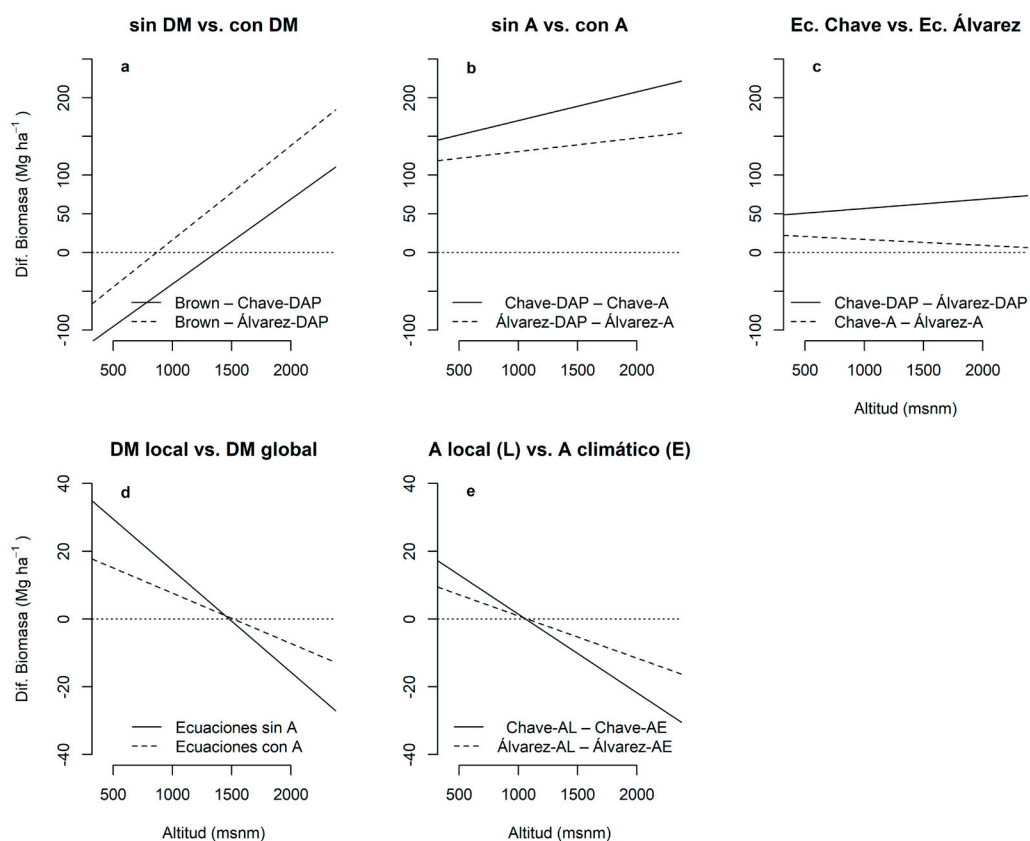


Figura 2. Diferencias absolutas (Mg/ha) entre la biomasa estimada a lo largo del gradiente altitudinal. (a-c) contrastando ecuaciones que incluyen distintos parámetros, y (d-e) contrastando diferentes aproximaciones para estimar los parámetros densidad de madera y altura de los árboles.

Figure 2. Absolute differences (Mg/ha) between estimated biomass along the altitudinal gradient. (a-c) contrasting equations that include different parameters, and (d-e) contrasting different approaches to estimate the parameters of wood density and tree height.

establecidas alrededor de los 500 m (hasta 9% y 5% más biomasa con Chave-AL y Álvarez-AL, respectivamente) y negativas en las parcelas establecidas alrededor de los 2000 m (hasta 13% y 8% menos biomasa con Chave-AL y Álvarez-AL, respectivamente) (Figura 2e).

DISCUSIÓN

Nuestros resultados muestran que las estimaciones de biomasa varían según las ecuaciones alométricas utilizadas. En las selvas de montaña, es importante que la ecuación alométrica que se utilice para estimar biomasa incluya la altura de los árboles (A), porque las mayores diferencias entre estimaciones de biomasa ocurren al comparar ecuaciones que incluyen o no la altura de los árboles. Por otro lado, la forma de estimar variables de los árboles no medidas en el campo (e.g., densidad de madera de las especies, altura de los árboles) genera diferencias en las estimaciones relativamente bajas (entre 1 y 4%), aunque estas diferencias están correlacionadas con la altitud. Comparar estimaciones de biomasa obtenidas a partir de diferentes ecuaciones alométricas y analizar sus relaciones con los patrones de estructura del bosque en el gradiente regional estudiado contribuye a predecir el patrón emergente de biomasa cuando no se dispone de mediciones directas y ecuaciones de biomasa desarrolladas localmente.

Relaciones entre la estructura del bosque y las diferentes estimaciones de biomasa

La biomasa de un árbol se relaciona con el tamaño del individuo (e.g., DAP y A) y con características funcionales de la especie (e.g., DM). Cuando se estima la biomasa a nivel de bosques, los patrones de estructura (e.g., densidad de árboles, volumen, área basal) y la variación en la composición de especies tienen influencia directa en las reservas de biomasa (Baker et al. 2004; Lewis et al. 2013; Jiménez et al. 2023). En el caso de los bosques de montaña, el gradiente altitudinal tiene una influencia marcada en la determinación de la estructura del bosque y la variación florística, sobre todo en respuesta a las variaciones climáticas y topográficas (Girardin et al. 2014; Clark et al. 2015). Por lo tanto, las reservas de biomasa en bosques de montaña se correlaciona, por ejemplo, con el área basal (Culmsee et al. 2010; Cuni-Sanchez et al. 2017) y con la altura del dosel (Girardin et al. 2014).

En las Yungas, la densidad de árboles por hectárea, la densidad de árboles grandes (i.e., >50 cm de DAP) y el área basal aumentan con la altitud (Carilla et al. 2011; Blundo et al. 2021). Si en la ecuación para estimar biomasa solo se considera el diámetro de los árboles, la biomasa estimada es mayor en el bosque montano (>1500 m), porque es donde hay mayor densidad de árboles (en promedio, 470 árboles por hectárea entre 400-900 m y 577 árboles por hectárea por encima de 1500 m) y con mayor densidad de árboles grandes (en promedio, 6 árboles por hectárea entre 400-900 m y 14 árboles por hectárea por encima de 1500 m). Las diferencias entre la ecuación de Brown y las ecuaciones que incluyen densidad de madera son mayores en los extremos del gradiente altitudinal, negativas en la selva pedemontana (400-900 m) y positivas en el bosque montano (1500-2300 m). Esto se debe a que mientras las reservas de biomasa estimada con Brown aumentan con la altitud del mismo modo que aumenta el AB, las reservas de biomasa estimadas con las ecuaciones con diámetro y densidad de madera (Chave-DAP y Álvarez-DAP) son relativamente uniformes en el gradiente altitudinal, porque resultan de la combinación del aumento en AB y la disminución en DM-parcela a lo largo del gradiente altitudinal. En términos de estructura forestal, las parcelas de la selva pedemontana tienen menor AB (respecto al bosque montano), pero la DM-parcela es mayor, porque predominan las especies con alta densidad de madera. Mientras que las parcelas del bosque montano tienen mayor AB representada por especies con baja densidad de madera (Figura 1).

La densidad de madera es una característica funcional de las especies leñosas que explica en gran medida la variación en las tasas de crecimiento de los árboles (Enquist et al. 1999) y las reservas de carbono a escala regional en bosques tropicales (Baker et al. 2004; Mitchard et al. 2014). En las Yungas existe un recambio florístico marcado a medida que se asciende por el gradiente altitudinal (Morales et al. 1995; Brown et al. 2001; Blundo et al. 2012), con abundancia de especies con alta densidad de madera en la selva pedemontana (e.g., *Anadenanthera colubrina*, *Phyllostylon rhamnoides*), y baja densidad de madera en el bosque montano (e.g., *Alnus acuminata*, *Podocarpus parlatorei*). Los patrones biogeográficos y taxonómicos de las especies explican el patrón altitudinal

de disminución en la densidad de madera (Brown et al. 2001; Werneck et al. 2011). Por un lado, en la selva pedemontana predominan especies de las familias Fabaceae y Sapindaceae (DM promedio: 0.74 y 0.72 g/cm³, respectivamente); por lo general, compartidas con otros bosques estacionales secos como Chaco y Caatinga. Mientras tanto, en el bosque montano predominan especies de las familias Viburnaceae y Podocarpaceae (DM promedio: 0.48 y 0.44 g/cm³, respectivamente), compartidas con los bosques templados australes. Incluir la densidad de madera de las especies contribuye a modelar la biomasa en bosques con alta diversidad de especies (Baker et al. 2004), de manera que no solo se considera la cantidad de carbono almacenado (número y tamaño de los árboles), sino también en qué forma está almacenado el carbono en la estructura de la madera (e.g., alta densidad de madera implica una mayor cantidad de carbono en la estructura leñosa).

En las ecuaciones sin altura, la estimación de biomasa refleja de manera implícita la estructura vertical del bosque, basada en el diámetro de los árboles. Aunque no se incluye la altura como variable, la biomasa estimada es acorde a la altura característica de los árboles en el tipo de bosque donde se desarrolló la ecuación. De esta forma, el uso de ecuaciones desarrolladas para otros sitios puede llevar a una sobrestimación de la biomasa (Chave et al. 2005; Rutishauser et al. 2013), particularmente si se aplican en bosques de montaña (Girardin et al. 2010; Álvarez et al. 2012). Dado el patrón de disminución en la altura del dosel que ocurre con la altitud, es necesario incluir esta variable para modelar la biomasa y disminuir la incertidumbre en las estimaciones de biomasa en los bosques de montaña. Las reservas de biomasa estimadas con las ecuaciones de Chave-A y Álvarez-A (utilizando altura estimada con el modelo local) muestran que la biomasa es ligeramente menor en el bosque montano (Material suplementario-Tabla S3), en concordancia con la disminución de la altura del dosel por encima de 1500 m. En las parcelas ubicadas alrededor de 2000 m, donde el AB por hectárea es mayor y la altura del dosel es menor, las ecuaciones sin altura de Chave-DAP y Álvarez-DAP estiman hasta un 152% y 120% más biomasa, respectivamente, que las ecuaciones con altura. Por esto, es recomendable usar una ecuación alométrica que incluya altura, aunque esta no haya sido medida en el campo y deba ser estimada.

Por último, Chave et al. (2014), quienes reunieron la mayor base de datos disponible

con mediciones directas de biomasa, a partir de árboles cosechados en distintos tipos de bosques y en varios continentes, reportan que a escala de parcela (0.25-1 ha), las estimaciones con la ecuación pantropical tienen un sesgo del 10% respecto a las estimaciones con modelos locales en distintos bosques tropicales y subtropicales. Esta ecuación mostró estimaciones comparables a las obtenidas con mediciones directas de biomasa en distintos tipos de bosques (e.g., Manuri et al. 2014; Beirne et al. 2019); incluso, es la que muestra mejores correlaciones con variables derivadas de sensores LiDAR (Loh et al. 2020). Por otro lado, Álvarez et al. (2012) comparan la ecuación alométrica con altura que desarrollaron para los bosques andinos (Álvarez-A en este trabajo) con las determinaciones de biomasa que obtuvieron en los Andes de Colombia (157 árboles cosechados por encima de 1000 m), y encuentran que su ecuación sobrestima la biomasa en un 5%. Nuestros resultados muestran que la diferencia en biomasa estimada entre la ecuación pantropical (Chave-A) y la ecuación para bosques andinos (Álvarez-A) es de ~10%, con una ligera disminución en las diferencias hacia el bosque montano (<7% en parcelas establecidas alrededor de 1500 m s. n. m.).

Propagación del error en la estimación de densidad de madera y altura de los árboles sobre las estimaciones de biomasa

La inclusión en la ecuación alométrica de cada variable dendrométrica de los árboles puede aumentar la incertidumbre en las estimaciones de biomasa (e.g., error en la medición del diámetro, error en la estimación de altura) (Burt et al. 2020). Los modelos para estimar la altura de los árboles se pueden ajustar a diferentes escalas espaciales. Si bien son recomendables los modelos a escala local (Sullivan et al. 2018), a menudo se emplean modelos a escalas regionales o continentales. En nuestro estudio, las diferencias en biomasa estimada con el modelo climático (AE) y el modelo local (AL), en promedio, no superan el 1% en las diferencias de biomasa estimada por hectárea. No obstante, estas diferencias varían con la altitud, siendo negativas en la selva pedemontana y positivas en el bosque montano. Al analizar el patrón altitudinal de la altura del dosel (i.e., A-parcela), el modelo climático estima mayor altura de los árboles que el modelo local por encima de 1500 m (Figura 1c). Las diferencias en las estimaciones de altura son mayores en los árboles de mayor diámetro, del mismo modo que las diferencias

en las estimaciones de biomasa aumentan con el diámetro de los árboles (Picard et al. 2015). Por ejemplo, cuando analizamos árboles mayores de 80 cm de DAP, las diferencias en altura estimada con ambos modelos no son significativas en la selva pedemontana (hasta 27 m con AE y 24 m con AL), mientras que el modelo climático tiende a estimar mayor altura en los árboles grandes en el bosque montano (hasta 26 m con AE y 15 m con AL) (Material suplementario-Tabla S2). Como resultado, la biomasa estimada en una parcela de bosque montano es ligeramente mayor si se usa AE (Figura 1f,h).

Los modelos locales A~DAP que ajustamos para cada piso altitudinal reflejan el patrón de disminución de la altura del dosel típico de los bosques de montaña (e.g., Lieberman et al. 1996; Girardin et al. 2010; Alvarez et al. 2012). Sin embargo, el error de estimación de estos modelos es relativamente alto (Material suplementario-Tabla S1). Es probable que no sea necesario ajustar modelos a escala de parcela, como en el caso del modelo climático de Chave et al. (2014), siempre que las parcelas se encuentren en el mismo piso altitudinal y bajo condiciones similares de conservación (e.g., bosques maduros con décadas sin intervenciones antrópicas). Esto se debe a que en bosques con estados de conservación comparables dentro de un mismo piso altitudinal, los factores ambientales tienden a ser más homogéneos; esto reduce la variabilidad estructural y funcional entre parcelas y, en consecuencia, la necesidad de ajustar el modelo A~DAP a nivel de parcela. Sin embargo, es relevante decidir cómo hacer el muestreo de medición de altura (e.g., cuántos árboles por clase diamétrica). Sullivan et al. (2018), comparan estrategias de muestreo para determinar en cuántos árboles habría que medir altura para obtener modelos A~DAP con menor error de estimación, y encuentran que incluyendo la medición de los árboles más grandes se reduce de forma notable el error del modelo. En nuestro estudio, el error de estimación en los modelos locales fue menor en el bosque montano, posiblemente porque la altura se midió en un mayor número de árboles de gran tamaño. Entre los árboles con medición de altura utilizados para ajustar los modelos locales, 13% son mayores a 80 cm de DAP en el bosque montano, cuyo modelo A~DAP tiene un error de ± 2.5 m, mientras que solo 2% de los árboles son mayores a este tamaño en la selva pedemontana, donde el modelo tiene un

error de ± 3.6 m (Material suplementario-Tabla S1). En resumen, la altura se puede medir solo en algunos árboles de diferentes tamaños diamétricos, pero sobre todo debe incluirse la medición de altura de los árboles de gran tamaño presentes en la parcela.

Las diferencias en las estimaciones de biomasa dadas por el uso de datos locales o globales de densidad de madera representan ~4% de la biomasa por hectárea. Sin embargo, estas diferencias dependen del piso altitudinal considerado (positivas en la selva pedemontana y negativas en el bosque montano) (Figura 2d). De las 160 especies registradas en las 47 parcelas, 74% tienen valores de densidad de madera similares en ambas bases de datos (< 0.08 g/cm³ de diferencia entre DM local y DM global). Las diferencias están puntualizadas en especies distribuidas hacia los extremos del gradiente altitudinal. Por un lado, 19% de las especies de selva pedemontana tienen mayor densidad de madera en la base de datos local (~ 0.2 g/cm³ de diferencia), reflejándose en el patrón altitudinal de densidad de madera promedio por parcela (DM-parcela) calculado con datos locales (Figura 1b). Por otro lado, el 7% de las especies de selva y bosque montano (i.e., por encima de 1000 m s. n. m.) tienen mayor densidad de madera en la base de datos global (~ 0.2 g/cm³ de diferencia). Especies con mayor abundancia a nivel de parcela, como *Allophylus edulis* y *Blepharocalyx salicifolius*, tienen 0.54 y 0.60 g/cm³ según los datos locales de Easdale et al. (2007), pero aparecen con valores de 0.76 y 0.75 g/cm³ en Chave et al. (2006). La base de datos de Chave et al. (2006) incluye valores promedio por especie de mediciones realizadas desde México hasta la Argentina, en bosques tropicales húmedos, secos y de montaña (incluyendo los datos de Easdale et al. 2007). La variabilidad en las características funcionales medidas en gradiente geográfico amplios es importante (Albert et al. 2012; Violle et al. 2012), entonces es recomendable priorizar el uso de datos de densidad de madera medidos localmente.

Recomendaciones finales

De este trabajo surgen algunos aspectos relevantes que deben tenerse en cuenta cuando se estima biomasa en bosques que no disponen de ecuaciones alométricas desarrolladas localmente por falta de mediciones de biomasa por métodos directos (e.g., cosecha de árboles para determinación de peso seco). En primer lugar, es recomendable utilizar una ecuación

alométrica que incluya la altura de los árboles; sobre todo, en bosques de montaña, donde la altura del dosel disminuye a lo largo del gradiente altitudinal. El uso de ecuaciones alométricas que incluyen la altura de los árboles se debe priorizar incluso aunque esta variable deba ser estimada. Respecto a la estimación de altura, como recomienda Chave et al. (2014), es mejor desarrollar modelos locales para estimar altura a partir del diámetro. Nuestros resultados muestran que no hay diferencias en las estimaciones de biomasa con altura estimada con modelos locales vs. el modelo climático de Chave et al. (2014) (AL vs. AE). No obstante, estimar altura con modelos locales refleja el patrón altitudinal de disminución en altura del dosel que realmente ocurre en las Yungas. Por lo tanto, es recomendable dedicar mayor esfuerzo en el trabajo de campo para obtener mediciones de altura (e.g., con clinómetro o hipsómetro) en algunos árboles dentro de las parcelas que permitan ajustar modelos locales. En el caso de las Yungas, los modelos A~DAP pueden ajustarse a escala de piso altitudinal si se comparan bosques similares

en términos de estado de conservación. Respecto al origen del dato de densidad de madera, sugerimos priorizar el uso de datos obtenidos localmente, considerando datos a nivel de géneros o familias en ausencia de datos a nivel de especie.

La comparación entre las estimaciones de biomasa obtenidas con distintas ecuaciones alométricas y el análisis de sus relaciones con los patrones de estructura del bosque permite identificar el patrón de biomasa regional. Por ejemplo, en las Yungas de la Argentina, la combinación de los patrones de área basal y densidad de madera de las especies se relacionan con los niveles de ocupación del sitio y las diferencias florísticas y funcionales de la vegetación en el gradiente altitudinal. A su vez, incluir la altura de los árboles permite modelar la biomasa en sentido vertical. Las ecuaciones que incluyen altura de los árboles estiman valores de biomasa entre 130 y 160 Mg/ha (entre 62 y 81 Mg de C/ha, según la fracción de carbono recomendada por IPCC [2003]), mostrando un patrón de ligera disminución en las reservas de carbono a lo largo del gradiente altitudinal.

REFERENCIAS

- Aiba, S., and K. Kitayama. 1999. Structure, composition and species diversity in an altitude-substrate matrix of rain forest tree communities on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology* 140:139-157. <https://doi.org/10.1023/A:1009710618040>.
- Albert, C. H., F. de Bello, I. Boulangeat, G. Pellet, S. Lavorel, and W. Thuiller. 2012. On the importance of intraspecific variability for the quantification of functional diversity. *Oikos* 121(1):116-126. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19672.x>.
- Alvarez, E., A. Duque, J. Saldarriaga, K. Cabrera, G. de Las Salas, I. del Valle, et al. 2012. Tree above-ground biomass allometries for carbon stocks estimation in the natural forests of Colombia. *Forest Ecology and Management* 267: 297-308. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.12.013>.
- Alves, L. F., S. A. Vieira, M. A. Scaranello, P. B. Camargo, F. A. Santos, C. A. Joly, and L. A. Martinelli. 2010. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *Forest ecology and Management* 260(5):679-691. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.05.023>.
- Ashton, P. S. 2003. Floristic zonation of tree communities on wet tropical mountains revisited. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6(1-2):87-104. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00044>.
- Baker, T. R., O. L. Phillips, Y. Malhi, S. Almeida, L. Arroyo, A. Di Fiore, et al. 2004. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian Forest biomass. *Global Change Biology* 10(5):545-562. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00751.x>.
- Beirne, C., Z. Miao, C. L. Nuñez, V. P. Medjibe, S. Saatchi, L. J. White, and J. R. Poulsen. 2019. Landscape-level validation of allometric relationships for carbon stock estimation reveals bias driven by soil type. *Ecological Applications* 29(8): e01987. <https://doi.org/10.1002/eap.1987>.
- Bianchi, A. R., H. Elena, and S. Volante. 2008. SIG climático del NOA. INTA, Salta.
- Blundo, C., L. R. Malizia, J. G. Blake, and A. D. Brown. 2012. Tree species distribution in Andean forests: influence of regional and local factors. *Journal of Tropical Ecology* 28(1):83-95. <https://doi.org/10.1017/S0266467411000617>.
- Blundo, C., L. R. Malizia, J. G. Blake, and A. D. Brown. 2021. Forest biomass stocks and dynamics across the subtropical Andes. *Biotropica* 53(1):170-178. <https://doi.org/10.1111/btp.12858>.
- Brown, A. D., H. R. Grau, L. R. Malizia, and A. Grau. 2001. Argentina. Pp. 623-659 en M. Kappelle and A. D. Brown (eds.). *Bosques nublados del Neotrópico*. Instituto Nacional de Biodiversidad, San José.
- Brown, S., A. J. R. Gillespie, and A. E. Lugo 1989. Biomass Estimation Methods for Tropical Forests with Applications to Forest Inventory Data. *Forest Science* 35(4):881-902. <https://doi.org/10.1093/forestscience/35.4.881>.
- Burt, A., K. Calders, A. Cuni-Sanchez, J. Gómez-Dans, P. Lewis, S. L. Lewis, et al. 2020. Assessment of bias in pan-tropical biomass predictions. *Frontiers in Forests and Global Change* 3:12. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00012>.
- Cabrera, A., and A. Willink. 1980. *Biogeografía de América Latina*, 2nd ed. Washington, DC: OEA.

- Carilla, J., and R. Grau. 2011. Tendencias sucesionales de los bosques montanos subtropicales del noroeste argentino. *Bosque (Valdivia)* 32(2):97-111. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002011000200001>.
- Chave, J., R. Condit, S. Aguilar, A. Hernández, S. Lao, and R. Pérez. 2004. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 359(1443):409-420. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1425>.
- Chave, J., C. Andalo, S. Brown, M. A. Cairns, J. Q. Chambers, and D. Eamus, et al. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145(1):87-99. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0100-x>.
- Chave, J., H. C. Muller-Landau, T. R. Baker, T. A. Easdale, H. T. Steege, and C. O. Webb. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16(6):2356-2367. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[2356:RAPVOW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[2356:RAPVOW]2.0.CO;2).
- Chave, J., M. Réjou-Méchain, A. Búrquez, E. Chidumayo, M. S. Colgan, W. B. Delitti, et al. 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology* 20(10):3177-3190. <https://doi.org/10.1111/gcb.12629>.
- Clark, D. B., J. Hurtado, and S. S. Saatchi. 2015. Tropical rain forest structure, tree growth and dynamics along a 2700-m elevational transect in Costa Rica. *PLoS ONE* 10(4):e0122905.
- Culmsee, H., C. Leuschner, G. Moser, and R. Pitopang. 2010. Forest aboveground biomass along an elevational transect in Sulawesi, Indonesia, and the role of Fagaceae in tropical montane rain forests. *Journal of Biogeography* 37:960-974. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02269.x>.
- Cuni-Sánchez, A., M. Pfeifer, R. Marchant, K. Calders, C. L. Sørensen, and P. V. Pompeu, et al. 2017. New insights on above ground biomass and forest attributes in tropical montane forests. *Forest Ecology and Management* 399:235-246. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.05.030>.
- Easdale, T. A., J. R. Healey, H. R. Grau, and A. Malizia 2007. Tree life histories in a montane subtropical forest: species differ independently by shade-tolerance, turnover rate and substrate preference. *Journal of Ecology* 1234-1249. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01290.x>.
- Enquist, B. J., G. B. West, E. L. Charnov, and J. H. Brown. 1999. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature* 401(6756):907-911. <https://doi.org/10.1038/44819>.
- Fahey, T. J., R. E. Sherman, and E. V. Tanner. 2016. Tropical montane cloud forest: environmental drivers of vegetation structure and ecosystem function. *Journal of Tropical Ecology* 32(5):355-367. <https://doi.org/10.1017/S0266467415000176>.
- Feldpausch, T. R., J. Lloyd, S. L. Lewis, R. J. Brienen, M. Gloor, A. Monteagudo Mendoza, et al. 2012. Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. *Biogeosciences* 9(8):3381-3403. <https://doi.org/10.5194/bg-9-3381-2012>.
- Gasparri, I., and E. Manghi. 2004. Estimación de volumen, biomasa y contenido de carbono de las regiones forestales argentinas (Informe final). Dirección de Bosques, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación Argentina.
- Gibbons, J. D. 1971. *Nonparametric Statistical Inference*, New York: McGraw-Hill.
- Girardin, C. A. J., Y. Malhi, L. E. O. C. Aragao, M. Mamani, W. Huaraca Huasco, L. Durand, et al. 2010. Net primary productivity allocation and cycling of carbon along a tropical forest elevational transect in the Peruvian Andes. *Global Change Biology* 16(12):3176-3192. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02235.x>.
- Girardin, C. A., W. Farfan-Ríos, K. García, K. J. Feeley, P. M. Jørgensen, A. A. Murakami, et al. 2014. Spatial patterns of above-ground structure, biomass and composition in a network of six Andean elevation transects. *Plant Ecology and Diversity* 7(1-2):161-171. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.820806>.
- Hansen, E. H., T. Gobakken, O. M. Bollandsås, E. Zahabu, and E. Næsset. 2015. Modeling aboveground biomass in dense tropical submontane rainforest using airborne laser scanner data. *Remote Sensing* 7(1):788-807. <https://doi.org/10.3390/rs70100788>.
- Homeier, J., and C. Leuschner. 2020. Factors controlling the productivity of tropical Andean forests: Climate and soil are more important than tree diversity. *Biogeosciences Discussions* 1-21. <https://doi.org/10.5194/bg-2020-332>.
- Hunter, M. O., M. Keller, D. Victoria, and D. C. Morton. 2013. Tree height and tropical forest biomass estimation. *Biogeosciences* 10(12):8385-8399. <https://doi.org/10.5194/bg-10-8385-2013>.
- INTI-CITEMA. 2003. Search "Densidad de madera". URL: inti.gob.ar/publicaciones.
- Imani, G., F. Boyemba, S. Lewis, N. L. Nabahungu, K. Calders, L. Zapfack, et al. 2017. Height-diameter allometry and above ground biomass in tropical montane forests: Insights from the Albertine Rift in Africa. *PLoS ONE* 12(6):e0179653. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179653>.
- IPCC. 2003. Good Practice Guidance for Land Use, Land-use Change and Forestry IPCC/IGES. *En* J. Penman, M. Gytarsky, T. Hiraishi, T. Krug, D. Kruger, R. Pipatti, L. Buendia, K. Miwa, T. Ngara, K. Tanabe, F. Wagner (eds.). IPCC National Greenhouse Gas Inventories Programme. Hayama, Japan.
- Jimenez, Y. G., H. R. Grau, R. D. Fernández, S. J. Ceballos, C. Blundo, A. Malizia, et al. 2023. The role of species composition in montane reforested areas to offset carbon emissions. *Remote Sensing Applications: Society and Environment* 32:101024.
- Karger, D. N., O. Conrad, J. Böhner, T. Kawohl, H. Kreft, R. W. Soria-Auza, et al. 2017. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data* 4:170-122. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>.
- Lau, A., K. Calders, H. Bartholomeus, C. Martius, P. Raunonen, M. Herold, M. Vicari, H. Sukhdeo, J. Singh, R. C. Goodman. 2019. Tree Biomass Equations from Terrestrial LiDAR: A Case Study in Guyana. *Forests* 10(6):527. <https://doi.org/10.3390/f10060527>.

- Lewis, S. L., B. Sonké, T. Sunderland, S. K. Begne, G. López-González, G. M. Van Der Heijden, et al. 2013. Above-ground biomass and structure of 260 African tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 368(1625):20120295.
- Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peralta, and G. S. Hartshorn 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 137-152. <https://doi.org/10.2307/2261350>.
- Loh, H. Y., D. James, K. Ioki, W. V. C. Wong, S. Tsuyuki, and M. H. Phua. 2022. Estimating aboveground biomass changes in a human-modified tropical montane forest of Borneo using multi-temporal airborne LiDAR data. *Remote Sensing Applications: Society and Environment* 28:100821.
- Lorey, T. 1878. Die mittlere bestandeshöhe. *Allgemeine Forst-und Jagdzeitung* 54:149-155.
- Malizia, A., C. Blundo, J. Carilla, O. Osinaga Acosta, F. Cuesta, A. Duque, et al. 2020. Elevation and latitude drive structure and tree species composition in Andean forests: Results from a large-scale plot network. *PloS ONE* 15(4): e0231553. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231553>.
- Malizia, L., S. Pacheco, C. Blundo, and A. D. Brown. 2012. Caracterización altitudinal, uso y conservación de las Yungas Subtropicales de Argentina. *Ecosistemas* 21(1-2).
- Manrique S., J. Franco, V. Núñez, and L. Seghezze. 2009. Estimación de densidad de biomasa aérea en ecosistemas naturales de la provincia de Salta. *Avances en Energías Renovables y Medio Ambiente* 13 1-9.
- Manuri, S., C. Brack, N. P. Nugroho, K. Hergoualc'h, N. Novita, H. Dotzauer, et al. 2014. Tree biomass equations for tropical peat swamp forest ecosystems in Indonesia. *Forest Ecology and Management* 334:241-253. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.08.031>.
- Mitchard, E. T., T. R. Feldpausch, R. J. Brienen, G. López-González, A. Monteagudo, T. R. Baker, et al. 2014. Markedly divergent estimates of A mazon forest carbon density from ground plots and satellites. *Global Ecology and Biogeography* 23(8):935-946. <https://doi.org/10.1111/geb.12168>.
- Miyamoto, K., T. Sato, E. A. Arana Olivos, G. Clostre Orellana, and C. M. Rohner Stornaiuolo. 2018. Variation in tree community composition and carbon stock under natural and human disturbances in Andean forests, Peru. *Forests* 9(7):390. <https://doi.org/10.3390/f9070390>.
- Molto, Q., V. Rossi, and L. Blanc 2013. Error propagation in biomass estimation in tropical forests. *Methods in Ecology and Evolution* 4(2):175-183. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00266.x>.
- Morales, J. M., M. Siromba, and A. D. Brown. 1995. Riqueza de árboles en las Yungas argentinas. Pp. 163-174 *en* A. D. Brown and H. R. Grau (eds.). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. Proyecto de desarrollo forestal, LIEY, Tucumán.
- Ontiveros, S. N., S. M. Manrique, J. Franco, R. Díaz, and N. Barranco 2015. Biomasa y stock de carbono en la Reserva de Campo Alegre, la caldera, provincia de Salta. *Avances en Energías Renovables y Medio Ambiente* 19:1-12.
- Peña, M. A., K. J. Feeley, and A. Duque. 2018. Effects of endogenous and exogenous processes on aboveground biomass stocks and dynamics in Andean forests. *Plant Ecology* 219(12):1481-1492. <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0895-2>.
- Picard, N., F. Boyemba Bosela, and V. Rossi. 2015. Reducing the error in biomass estimates strongly depends on model selection. *Annals of forest Science* 72:811-823. <https://doi.org/10.1007/s13595-014-0434-9>.
- R Core Team. 2023. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: R-project.org.
- Raich, J. W., A. E. Russell, K. Kitayama, W. J. Parton, and P. M. Vitousek. 2006. Temperature influences carbon accumulation in moist tropical forests. *Ecology* 87(1):76-87. <https://doi.org/10.1890/05-0023>.
- Rejou-Mechain, M., A. Tanguy, C. Piponiot, J. Chave, and B. Herault. 2017. BIOMASS: an R package for estimating above-ground biomass and its uncertainty in tropical forests. *Methods in Ecology and Evolution* 8(9):1163-1167. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12753>.
- Romero, F. M. B., L. A. G. Jacovine, S. C. Ribeiro, C. M. M. E. Torres, L. F. D. Silva, R. D. O. Gaspar, et al. 2020. Allometric equations for volume, biomass, and carbon in commercial stems harvested in a managed forest in the southwestern Amazon: A Case Study. *Forests* 11(8):874. <https://doi.org/10.3390/f11080874>.
- Rutishauser, E., F. Noor'an, Y. Laumonier, J. Halperin, K. Hergoualc'h, and L. Verchot 2013. Generic allometric models including height best estimate forest biomass and carbon stocks in Indonesia. *Forest Ecology and Management* 307: 219-225. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.07.013>.
- Sullivan, M. J., S. L. Lewis, W. Hubau, L. Qie, T. R. Baker, L. F. Banin, et al. 2018. Field methods for sampling tree height for tropical forest biomass estimation. *Methods in Ecology and Evolution* 9(5):1179-1189. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12962>.
- Violle, C., B. J. Enquist, B. J. McGill, L. I. N. Jiang, C. H. Albert, C. Hulshof, et al. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 27(4):244-252. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.11.014>.
- Vorster, A. G., P. H. Evangelista, A. E. Stovall, and S. Ex. 2020. Variability and uncertainty in forest biomass estimates from the tree to landscape scale: The role of allometric equations. *Carbon Balance and Management* 15(1):1-20. <https://doi.org/10.1186/s13021-020-00143-6>.
- Werneck, F. P., G. C. Costa, G. R. Coll, D. E. Prado, and J. W. Sites Jr. 2011. Revisiting the historical distribution of seasonally dry tropical forest: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography* 20:272-288. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00596.x>.
- Zanne, A. E., G. López-González, D. A. Coomes, J. Ilic, S. Jansen, S. L. Lewis, et al. 2009. Global wood density database. *Dryad*.