

Contribución de los bosques tropicales de montaña en el almacenamiento de carbono en Colombia

Adriana Yepes¹, Johana Herrera¹, Juan Phillips¹, Ederisson Cabrera¹, Gustavo Galindo¹, Edwin Granados¹, Álvaro Duque², Adriana Barbosa³, Claudia Olarte³ & María Cardona³

1. Proyecto Sistema de Monitoreo de Bosques y Carbono. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia - IDEAM, Calle 25 D No. 96 B - 70 Bogotá, Colombia; apyepes@gmail.com, johanaherrera@gmail.com, jfphillips@ideam.gov.co, ecabreram@ideam.gov.co, ggalindo@ideam.gov.co, egranados@ideam.gov.co
2. Proyecto Expedición Antioquia, Grupo de Investigación en Conservación, Uso y Biodiversidad. Universidad Nacional de Colombia, Calle 59A No 63-20 - Núcleo El Volador, Medellín, Colombia; ajduque@unalmed.edu.co
3. Grupo de Bosques, Subdirección de Ecosistemas e Información Ambiental, Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia - IDEAM, Calle 25 D No. 96 B - 70 Bogotá, Colombia; abarbosa@ideam.gov.co, colarte@ideam.gov.co, mcardona@ideam.gov.co

Recibido 25-VI-2014. Corregido 20-IX-2014. Aceptado 22-X-2014.

Abstract: Contribution of tropical upland forests to carbon storage in Colombia. The tropical montane forests in the Colombian Andean region are located above 1 500m, and have been heavily deforested. Despite the general presumption that productivity and hence carbon stocks in these ecosystems are low, studies in this regard are scarce. This study aimed to i) to estimate Above Ground Biomass (AGB) in forests located in the South of the Colombian Andean region, ii) to identify the carbon storage potential of tropical montane forests dominated by the black oak *Colombobalanus excelsa* and to identify the relationship between AGB and altitude, and iii) to analyze the role of tropical mountain forests in conservation mechanisms such as Payment for Environmental Services (PES) and Reducing Emissions from Deforestation and Degradation (REDD+). Twenty six 0.25ha plots were randomly distributed in the forests and all trees with $D \geq 10\text{cm}$ were measured. The results provided important elements for understanding the role of tropical montane forests as carbon sinks. The information produced can be used in subnational initiatives, which seek to mitigate or reduce the effects of deforestation through management or conservation of these ecosystems, like REDD+ or PES. The AGB and carbon stocks results obtained were similar to those reported for lowland tropical forests. These could be explained by the dominance and abundance of *C. excelsa*, which accounted for over 81% of AGB/carbon. The error associated with the estimates of AGB/carbon was 10.58%. We found a negative and significant relationship between AGB and altitude, but the higher AGB values were in middle altitudes ($\approx 1\ 700\text{-}1\ 800\text{m}$), where the environmental conditions could be favorable to their growth. The carbon storage potential of these forests was higher. However, if the historical rate of the deforestation in the study area continues, the gross emissions of CO_2e to the atmosphere could turn these forests in to an important emissions source. Nowadays, it is clear that tropical montane forests are vulnerable to deforestation, especially black Oak forests due to their commercial value. Given their high carbon storage potential, the presence of endemic species and the strategic functions of these ecosystems, we recommend that they should be considered relevant during REDD+, PES or any other conservation assessment. *Rev. Biol. Trop.* 63 (1): 69-82. Epub 2015 March 01.

Key words: above ground biomass (AGB), carbon stocks, carbon sink, emissions, mitigation, tropical mountain forests.

El monitoreo del ciclo del carbono en los bosques tropicales continúa siendo un tema de interés para la comunidad científica. Por un lado, se busca entender el papel de éstos en

el ciclo global de este elemento y los posibles impactos causados por el cambio climático; y por otro lado, los países en desarrollo requieren implementar sistemas nacionales de monitoreo,



reporte y verificación (MRV) en el contexto de las negociaciones internacionales, que proporcionen información confiable sobre los cambios en las existencias de carbono forestal (Maniatis, & Mollicone, 2010; Köhl, Lister, Scott, Baldauf, & Plugge, 2011). Diferentes estudios han demostrado que los bosques tropicales contribuyen a regular la concentración de dióxido de carbono (CO₂) en la atmósfera (Phillips et al., 2004; Pan et al., 2011). Particularmente su biomasa aérea representa más del 60% del total de las reservas de carbono en la vegetación terrestre (Saatchi, Houghton, Dos Santos, Soares, & Yu, 2007; Pan et al., 2011). No obstante, dado que la distribución de las reservas de carbono no es homogénea en el espacio y en el tiempo, y en los bosques tropicales existe una marcada variación a nivel de tipos de bosques y paisajes (Asner et al., 2010), el conocimiento sobre la magnitud de las reservas de este elemento y su variación espacio-temporal aún es incipiente a diferentes escalas, o continúa presentando altos niveles de incertidumbre asociados (Pan et al., 2011).

Los bosques tropicales de montaña o bosques montanos son reconocidos por su importante papel como fuentes de agua, brindan refugio a varias especies durante épocas de cambio paleo-climático (Van Der, Shoo, & Williams, 2009), y por el endemismo de su diversidad biológica (Gentry, 1992). Sin embargo, su papel en el ciclo y almacenamiento de carbono es poco conocido (Girardin et al., 2013; Spracklen, & Righelato, 2013). La mayoría de los estudios existentes se han concentrado en bosques tropicales de tierras bajas, debido a que son zonas de relativo fácil acceso, y porque son considerados los bosques más productivos del planeta (Phillips et al., 2004). No obstante, las regiones tropicales de montaña, localizadas a altitudes mayores (≥ 1 500m) han sido fuertemente deforestadas, y aunque existe una presunción general de que la productividad, y por tanto, las reservas de carbono en éstos ecosistemas son bajas, los estudios al respecto son más escasos y divergentes en cuanto a resultados (Girardin et al., 2010; Homeier,

Breckle, Gunter, Rollenbeck, & Leuschner, 2010; Marshall et al., 2012).

En particular, en los bosques tropicales de montaña se presentan fuertes gradientes ambientales en distancias cortas, que pueden tener impacto en la biomasa aérea y el almacenamiento de carbono (Girardin et al., 2010; Girardin et al., 2013; Larjavaara, & Muller-Landau, 2013). Varios estudios desarrollados a lo largo de gradientes altitudinales, han concluido que a medida que incrementa la altitud disminuye la biomasa aérea (Girardin et al., 2010; Moser et al., 2011), en respuesta posiblemente a las limitaciones en el crecimiento que supone la disminución de la temperatura, las fuertes pendientes, cambios en la precipitación, velocidad del viento, o nubosidad, características de zonas altas. Otros estudios regionales también sugieren que la elevación puede no ser el factor más importante para explicar la variabilidad en la biomasa aérea (Slik et al., 2010; Spracklen, & Righelato, 2013). El tipo del suelo (Saatchi et al., 2007; Slik et al., 2010), el ángulo de la pendiente del terreno (Mascaro et al., 2011) e incluso la composición de especies (Malhi et al., 2006; Culmsee, Leuschner, Moser, & Pitopang, 2010), podrían también determinar el patrón de distribución de la biomasa aérea en los bosques tropicales.

En el caso de Colombia, los bosques tropicales de montaña presentan rodales dominados por especies como el roble negro (*Colombobalanus excelsa* Lozano, Hern. Cam, and Henao, J.E. Nixon and Crepet) (Agudelo, 2009; Parra, Diez, & Moreno, 2011) y el roble común (*Quercus humboldtii* Bonpland) (León, Vélez, & Yepes, 2009), ambas de la familia Fagaceae, que se caracterizan por tener individuos de gran tamaño tanto en diámetro como en altura, así como maderas valiosas, cuya explotación ha sido la principal causa de fragmentación y deforestación de los bosques de la región Andina en las últimas décadas (Armenteras, Gast, & Villareal, 2003). Teniendo en cuenta que la existencia de árboles de grandes dimensiones en los bosques tropicales es cada vez más escasa, por efecto de la intervención humana (Lindenmayer, Laurance, & Franklin,

2012), y que además, son estos individuos los responsables de almacenar grandes cantidades de carbono en los bosques tropicales de tierras bajas (Slik et al., 2010), este estudio parte del supuesto que algo similar puede estar ocurriendo en los bosques tropicales de montaña en Colombia, donde existe dominancia de ciertas especies de interés comercial (Phillips et al., 2011). El presente estudio tuvo por objetivos: *i*) generar información sobre la biomasa aérea y el carbono almacenado en bosques tropicales de montaña localizados al sur de los Andes colombianos y dominados por la especie *C. excelsa*; *ii*) identificar si el patrón de distribución de biomasa aérea/carbono encontrado, y otras variables estructurales (área basal y altura) se relacionan con la altitud; y *iii*) discutir sobre el papel potencial que los bosques tropicales de montaña podrían jugar en mecanismos de conservación como la Reducción de Emisiones por Deforestación y Degradación (REDD+) o el Pago por Servicios Ambientales (PSA), teniendo en cuenta la tendencia histórica de deforestación para el área de estudio de 455.80ha/año (1990-2010) reportada por Cabrera et al. (2011).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El estudio fue realizado en bosques naturales del Parque Natural Regional Corredor Biológico Parque Nacional Natural Puracé – Parque Nacional Natural Cueva de los Guácharos, entre las coordenadas 01°34'55".19" N - 76°00'24".35" W y 02°3'55".97" N - 76°33'33.45" W, al sur del departamento del Huila (Colombia). El Parque tiene una superficie en bosques tropicales de montaña de 51710.40ha, y comprende áreas de los municipios de San Agustín, Palestina, Pitalito y Acevedo. De acuerdo con las estaciones meteorológicas del IDEAM: Bajo Frutal (San Agustín), El Tabor (Palestina) y San Adolfo (Acevedo), a lo largo del corredor, se presenta un régimen de precipitación bimodal tetra-estacional, con valores promedio anuales de 1201.9mm en la estación de Suaza, hasta 1402.3mm en la estación de San Agustín

(Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial & Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, 2005). La mayor precipitación se presenta en el mes de mayo para las estaciones de Pitalito y Suaza, y en junio, para la estación de San Agustín. En las estaciones San Agustín y Acevedo, los valores medios de temperatura en el año oscilan entre 11.06°C y 22.42°C, respectivamente (González, Coca, & Cantillo, 2007). Los suelos del área de estudio poseen texturas desde francas hasta areno-francosas, pH promedios de 3.8-5.3, muy bajos contenidos de fósforo (0-3.79ppm), contenidos de materia orgánica entre 1.5-5.3% y capacidad de intercambio catiónico (CIC) entre 22.6-37.2meq/100g (González et al., 2007). La altitud se encuentra entre 1631 y 2247m, por lo cual estos ecosistemas son considerados bosques de montaña, siguiendo el concepto de *cloud forest immersion zone* propuesto por Girardin et al. (2010), bajo el cual estos ecosistemas, inician a partir de 1500m.

Establecimiento de parcelas: Teniendo en cuenta que el protocolo nacional para la estimación de biomasa/carbono propuesto por IDEAM (Yepes et al., 2011) sugiere establecer al menos nueve parcelas de 0.25ha en bosques de montaña, para obtener estimados de biomasa aérea con baja incertidumbre, durante el año 2010 se establecieron aleatoriamente un total de 26 parcelas de 50x50m (0.25ha) en los bosques naturales del área de estudio, y se inventariaron en total 6.5ha. Las parcelas fueron georreferenciadas empleando el sistema de coordenadas geográficas WGS84. En el establecimiento y delimitación de las parcelas se realizó la corrección de distancias por pendiente. Todos los individuos de porte arbóreo con diámetro (D; medido a 1.30m de altura) ≥ 10 cm fueron marcados, numerados, y medidos con cinta métrica con precisión al milímetro. Se midió la altura total (H) al 40% de los individuos registrados en cada parcela, excepto en tres de ellas donde las condiciones topográficas impedían la medición. En los individuos con alturas inferiores a 15m, se utilizó un mástil telescópico de fibra de vidrio (Hastings

Sticks 3JF-108823), y para alturas superiores se empleó un hipsómetro láser (Nikon 550).

Preparación de los datos: A cada individuo por especie se le asignó el valor de densidad de madera correspondiente a lo reportado por Chave et al. (2006) y Zanne et al. (2009). Para aquellos taxones que no aparecían en los listados consultados, se utilizó el valor promedio del género o familia correspondiente a la especie. Para obtener la altura total (H) de los árboles que no fue posible medir en campo, se generó un modelo exponencial ($H=cD^z$); donde H es la altura total en m, D es el diámetro en cm, y z es el parámetro del modelo), utilizando los valores de los árboles medidos en las otras parcelas. Debido a que los datos no mostraron una tendencia clara para llegar a una asíntota, a todos los árboles que presentaron una altura estimada con el modelo superior a 40m, se les asignó una altura total igual a 40m, con el fin de evitar sobreestimaciones.

Estimaciones de biomasa aérea y carbono: Para la estimación de la biomasa aérea

de los árboles (expresada en kg), se emplearon las ecuaciones desarrolladas por Álvarez et al. (2012) generadas para Colombia, y que se ajustan a las características ecológicas y biofísicas del área de estudio. El modelo Tipo I relaciona la biomasa aérea con el diámetro (D), la altura total de los árboles (H), y la densidad de la madera de las especies (ρ), y el modelo Tipo II incluye únicamente el diámetro (D) y la densidad de la madera de las especies (ρ) (Cuadro 1). Se probó si existían diferencias entre las estimaciones de ambos modelos a través de un análisis de varianza y una prueba de rangos múltiples de Bonferroni, con un nivel de significancia del 95%, y se seleccionó el que arrojó estimaciones más conservadoras, conforme a lo recomendado por el Intergovernmental Panel on Climate Change-IPCC (2006). Las ecuaciones se asignaron en función de la zona de vida siguiendo el sistema de clasificación de Holdridge, Grenke, Hatheway, Liang & Tosi (1971), y la biomasa aérea de cada parcela, se obtuvo como la sumatoria de la biomasa de los individuos arbóreos registrados en ella. Finalmente, el valor obtenido se llevó a unidades de

CUADRO 1
Ecuaciones alométricas generadas por Álvarez et al. (2012) para bosques maduros en Colombia

TABLE 1
Allometric equations generated by Alvarez et al. (2012) for mature forests in Colombia

Tipo I	
Tipo de bosque	Ecuación alométrica
Bosque húmedo/muy húmedo premontano (bh-PM/bmh-PM)	$BA=\exp(-2.289+0.932\ln D^2Hp)$
Bosque húmedo/muy húmedo montano bajo (bh-MB/bmh-MB)	$BA=\exp(-1.993+0.932\ln D^2Hp)$
Bosque húmedo/muy húmedo montano (bh-M/bmh-M)	$BA=\exp(-2.450+0.932\ln D^2H)$
Tipo II	
Tipo de bosque	Ecuación alométrica
Bosque húmedo/muy húmedo premontano (bh-PM/bmh-PM)	$BA=\exp(1.960-1.098\ln D+1.169(\ln D)^2-0.122(\ln D)^3+1.061\ln \rho+0.336^2/2)$
Bosque húmedo/muy húmedo montano bajo (bh-MB/bmh-MB)	$BA=\exp(1.836-1.255\ln D+1.169(\ln D)^2-0.122(\ln D)^3-0.222\ln \rho+0.336^2/2)$
Bosque húmedo/muy húmedo montano (bh-M/bmh-M)	$BA=\exp(3.130-1.536\ln D+1.169(\ln D)^2-0.122(\ln D)^3+1.767\ln \rho+0.336^2/2)$

BA=Biomasa aérea (kg); D=Diámetro (cm); ρ =Densidad de la madera (g/cm³); H=altura total de los árboles (m).



mega-gramos por hectárea (Mg/ha), y se estimó el valor promedio de biomasa aérea para los bosques tropicales de montaña evaluados.

A partir de la biomasa aérea, se realizó la estimación del carbono promedio almacenado, siguiendo las recomendaciones del IPCC (2006) y otros estudios (Malhi et al., 2004, Chave et al., 2006, Aragão et al., 2009), que sugieren calcular el carbono almacenado como 50% de la biomasa. El dióxido de carbono equivalente (CO₂e) corresponde a la medida métrica utilizada para comparar las emisiones de varios gases de efecto invernadero (GEI), basada en el potencial de calentamiento global de cada uno. Para convertir la cantidad de carbono almacenada a unidades de CO₂e, el IPCC (2006) recomienda multiplicar la cantidad de toneladas de carbono por 3.67. Este factor resulta de dividir el peso atómico de una molécula de dióxido de carbono (44), por el peso específico del carbono (12), y fue el que se empleó para las conversiones correspondientes.

Análisis de la información: Se calculó la biomasa aérea promedio por hectárea (Mg/ha) de los bosques del área de estudio, al igual que los estadísticos respectivos de desviación estándar (DE) y coeficiente de variación (CV%). Adicionalmente, se calculó el error asociado (E%) a la estimación de la biomasa aérea y carbono con la $E(\%) = ((t * S_y) / x) * 100$. Donde, S_y es la desviación estándar (Mg/ha), t es el estadístico t-student y x el promedio de biomasa aérea estimada (Mg/ha). Finalmente, se realizó un análisis de regresión lineal simple, para identificar si existían tendencias altitudinales significativas en relación con características estructurales del bosque como el número de árboles (N), el área basal (G) y la biomasa aérea por hectárea. Todos los análisis estadísticos se realizaron con la versión 2.9.0 R.

RESULTADOS

Características estructurales de los bosques: Se registraron en total 3 249 árboles, representados en 35 familias, 64 géneros y 68 especies en una superficie total de 6.5ha. Del

total de los individuos, 50.45% (1 639) fueron clasificados al nivel de especie, 20.25% (658) al nivel de género, 0.03% (1) al nivel de familia, y 29.27% (951) quedaron como indeterminadas. En general, las especies con mayor abundancia fueron *C. excelsa* (1 039 individuos), *Alfaroa colombiana* Lozano, Hern. Cam. & Espinal (355), *Quercus humboldtii* Bonpl. (76) y *Billia rosea* Planch. & Linden C. Ulloa & P. Jørg. (55), las cuales además, presentan altos valores de densidad de la madera (0.65-0.80g/cm³). El número de árboles promedio por hectárea fue de 499±296 (N/ha) y el área basal (G) varió entre 22.48 y 74.47m²/ha, con un promedio general de 42.65±12.95m²/ha (Cuadro 2). La distribución diamétrica total presentó forma de J-invertida característica de poblaciones disetáneas y maduras (Fig. 1a). La altura total de los árboles fue medida a 1 144 árboles (35.21%), y el modelo exponencial generado para la estimación de la altura ($\ln H = 0.723 + 0.636 \ln D$), presentó un buen ajuste ($n = 1\ 486$, $r^2 = 79.62\%$, $DW = 1.646$). Los valores de altura total oscilaron entre 6 y 40m.

En relación con la biomasa aérea, ésta estuvo entre 181.04 y 1 142.79Mg/ha, con un promedio de 528.40±258.68Mg/ha cuando se empleó el modelo Tipo I, mientras que cuando se empleó el modelo Tipo II, la biomasa aérea osciló entre 195.00 y 792.17Mg/ha, con un promedio de 448.09±183.57Mg/ha (Cuadro 2). Ambas estimaciones no presentaron diferencias estadísticamente significativas ($n = 1$, $F = 1.67$, $p = 0.2026$). No obstante, se concluye que son más conservadoras las estimaciones de biomasa aérea obtenidas con las ecuaciones que incluyen diámetro y densidad de la madera (modelos Tipo II), por cuanto arrojaron los menores valores de biomasa aérea, y no incluyeron la incertidumbre asociada al modelo alométrico para la estimación de altura (33%). Esto se ve reflejado en el error de muestro asociado a la estimación de biomasa aérea y carbono, que para el modelo Tipo I fue de 12.64%, mientras que para el modelo Tipo II fue de 10.58% (Cuadro 1). En las estimaciones con el modelo Tipo II, la mayor concentración de biomasa aérea se encontró a partir de la clase

CUADRO 2

Características de las parcelas establecidas en el departamento de Huila (Colombia), sur de los Andes colombianos

TABLE 2

Characteristics of the plots established in the department of Huila (Colombia), Southern Colombian Andes

Código parcela	Municipio	Coordenadas UTM Datum WGS84		A (m)	ZdV	N	AB	BA		C	
		Este (m)	Oeste (m)					Tipo I	Tipo II	Tipo I	Tipo II
P01AC	Acevedo	778 707.61	676 641.93	1 937	bh-MB	320	44.66	767.02	458.66	383.51	229.33
P02AC	Acevedo	778 675.04	677 452.97	1 949	bh-MB	308	51.20	978.76	527.86	489.38	263.93
P03AC	Acevedo	778 776.20	678 391.12	1 859	bh-MB	308	40.46	515.09	412.17	257.55	206.09
P04AC	Acevedo	778 854.65	677 800.21	2 018	bh-MB	172	52.79	930.74	520.99	465.37	260.49
P05AC	Acevedo	778 935.91	675 588.39	1 810	bh-MB	260	38.55	615.18	395.75	307.59	197.87
P06AC	Acevedo	779 050.04	677 243.48	2 035	bh-MB	508	30.18	301.12	270.49	150.56	135.25
P07AC	Acevedo	777 071.65	676 279.58	1 793	bh-PM	456	59.37	605.35	742.94	302.68	371.47
P08AC	Acevedo	779 150.24	676 136.96	1 980	bh-MB	196	37.16	609.17	389.11	304.58	194.55
P09AC	Acevedo	776 984.16	676 731.09	1 804	bh-MB	356	45.15	484.24	484.24	242.12	242.12
P10AC	Acevedo	778 745.21	675 328.34	1 721	bh-PM	460	61.73	606.64	759.67	303.32	379.84
P11AC	Acevedo	777 527.68	674 714.62	1 631	bh-PM	332	39.50	521.00	521.00	260.50	260.50
P12AC	Acevedo	777 572.08	675 683.81	1 682	bh-PM	436	40.17	482.43	466.24	241.22	233.12
P13AC	Pitalito	756 062.92	674 604.50	2 247	bmh-MB	712	22.48	195.00	195.00	97.50	97.50
P14AC	Acevedo	776 125.37	674 201.55	1 639	bh-PM	312	37.85	426.51	478.59	213.25	239.30
P15AC	Acevedo	775 338.59	673 510.82	1 676	bh-PM	620	24.62	181.04	198.06	90.52	99.03
P16AC	Acevedo	775 708.86	673 013.77	1 896	bh-MB	948	32.32	293.07	271.64	146.53	135.82
P17AC	Acevedo	776 178.94	673 223.40	1 941	bh-MB	288	74.47	1 142.79	641.36	571.39	320.68
P18AC	Acevedo	775 602.40	672 334.40	1 793	bmh-PM	1 220	30.59	222.58	206.78	111.29	103.39
P19AC	Acevedo	776 451.94	672 324.70	1 962	bmh-MB	272	39.49	486.53	410.46	243.26	205.23
P20AC	Acevedo	783 407.71	673 752.86	1 701	bmh-PM	428	48.91	487.49	600.26	243.74	300.13
P21AC	Acevedo	778 666.45	676 672.95	1 929	bh-MB	292	46.63	778.38	480.74	389.19	240.37
P22AC	Acevedo	783 040.77	674 236.71	1 658	bmh-PM	420	58.14	482.05	709.03	241.03	354.52
P23AC	Acevedo	783 046.96	673 732.19	1 788	bmh-PM	380	61.30	857.73	792.17	428.87	396.09
P24AC	Pitalito	754 447.13	672 572.40	2 204	bmh-MB	888	33.59	289.6	281.85	144.80	140.92
P25AC	Pitalito	754 820.79	672 116.08	2 077	bmh-MB	912	29.04	230.53	230.16	115.26	115.08
P26AC	Pitalito	755 422.76	672 703.01	2 072	bmh-MB	1 192	28.47	248.47	205.04	124.23	102.52
Promedio (Mg/ha)						499.85	42.65	528.40	448.09	264.20	224.04
Desviación estándar (Mg/ha)						296.61	12.95	258.68	183.56	129.34	91.78
CV (%)						59.34	30.37	48.96	40.97	48.96	40.97
E (%)						15.32	7.84	12.64	10.58	12.64	10.58

ZdV=zona de vida siguiendo la clasificación de Holdridge et al. (1971); A=altitud (m); N=número de árboles por hectárea (árboles con D \geq 10cm); AB=área basal (m²/ha); BA=biomasa aérea (Mg/ha); C=carbono aéreo (Mg/ha). Se presentan además el promedio más menos desviación estándar (\pm DE), coeficiente de variación (CV%) y el error asociado (E%).

diamétrica 60-80cm (69.54Mg/ha), presentando los valores más altos en las clases 90-100cm y \geq 100cm, con valores de biomasa aérea de 93.64Mg/ha y 159.06Mg/ha respectivamente (Fig. 1b); la mayoría de individuos en estas clases pertenecieron a la especie *C. excelsa*.

Relación de la altitud con la estructura del bosque: No se encontró una relación estadísticamente significativa entre el número de árboles y la altitud (pendiente=1.2295, $r^2=0.3046$, $p=0.40$) (Fig. 2a). En términos de área basal, se aprecia una tendencia de



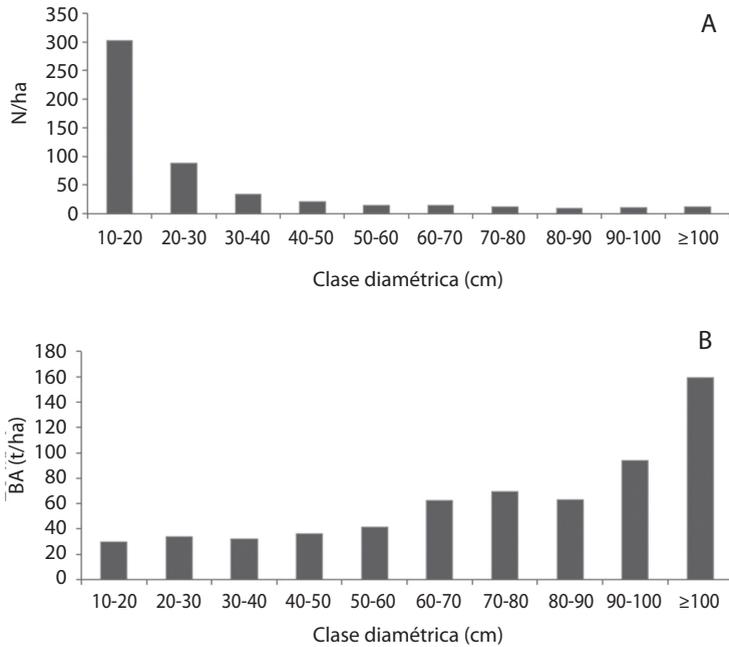


Fig. 1. (A). Número de árboles por hectárea (N/ha) y clase diamétrica y **(B)** biomasa aérea por clase diamétrica estimada con el modelo Tipo II.

Fig. 1. (A). Number of trees per hectare (N/ha) by diameter class and **(B)** above ground biomass (AGB) by diameter class estimates with Type II model.

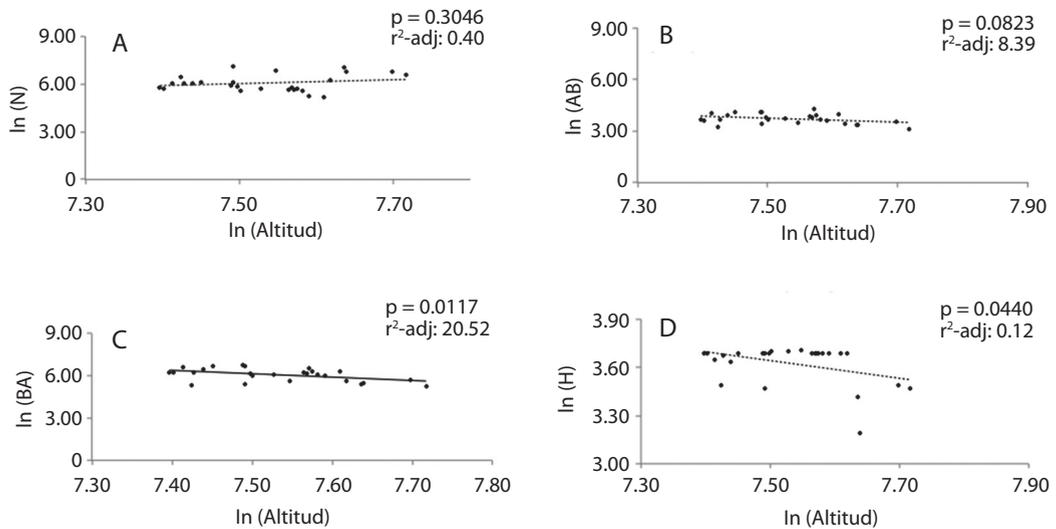


Fig. 2. Estructura del bosque y altitud. **(A)** Número de árboles por hectárea (N/ha), **(B)** Área basal por hectárea (AB; m²/ha), **(C)** biomasa aérea por hectárea (BA; Mg/ha) y **(D)** Altura total de los árboles (H; m).

Fig. 2. Forest structure and altitude. **(A)** N: Steam density (N/ha), **(B)** Basal area per hectare (AB; m²/ha), **(C)** above ground biomass per hectare (BA; Mg/ha) y **(D)** Tress total height (H; m).

disminución de este parámetro con la altitud (pendiente=-1.1643, $r^2=8.39$, $p=0.0823$) (Fig. 2b). Sin embargo, tampoco fue significativa. Se observó una disminución significativa en la altura de los árboles con el aumento de la altitud (pendiente=-0.5501, $r^2=0.12$, $p=0.0440$); la concentración de árboles con alturas grandes se presentó en altitudes intermedias (Fig. 2c). En el caso de la biomasa aérea, también se observó una tendencia significativa al decrecimiento a medida que aumentaba la altitud (pendiente=-2.4126, $r^2=20.52$, $p=0.0117$), aunque no tan marcada como se ha reportado en otros estudios en bosques tropicales (Fig. 2d).

Deforestación histórica y posibles emisiones de CO₂e: Teniendo en cuenta que estos bosques almacenan en promedio 821.49tCO₂e/ha y que la tasa promedio de deforestación fue de 455.80ha/año para el periodo 1990-2010, se estima que las emisiones fueron de 374 436.03tCO₂e/año, es decir, 1 872 180.16tCO₂e durante todo el periodo. De acuerdo con nuestros resultados, esta cifra representa solo 4.40% de la cantidad almacenada actualmente (42 479 677.54tCO₂e), pero de continuar esta tendencia, se estima que para el año 2070, se habrá perdido la mitad del carbono almacenado, y estos bosques serían fuentes importantes de CO₂e a la atmósfera.

DISCUSIÓN

La estructura de los bosques es el resultado de una combinación de atributos que varían dependiendo de las características de las especies existentes, las condiciones microclimáticas, e incluso el régimen de disturbio que se presente. En este estudio, la estructura diamétrica de los bosques presentó la forma de J-invertida, que da cuenta del avanzado estado de desarrollo y equilibrio dinámico que tienen estos ecosistemas en el aspecto poblacional. El número de árboles, el área basal y la biomasa aérea, presentaron valores similares a los registrados en otros bosques tropicales de montaña donde se reportan rangos de 476-879 árboles por hectárea; 35.4-46.5m²/ha de área basal y

94-409Mg/ha de biomasa aérea (Cumsee et al., 2010; Girardin et al., 2010; Moser et al., 2011; Álvarez, García, Krasilnikov, & García, 2013). No obstante, los resultados obtenidos en este estudio, son más próximos a los registrados en bosques tropicales de tierras bajas en Borneo (457.10Mg/ha; Slik et al., 2010), Uganda (603.90Mg/ha; Lewis et al., 2013), y Kenia (607Mg/ha; Omoro, Starr, & Pellikka, 2013); y casi dos veces superior al promedio reportado para la Amazonía (288.60Mg/ha; Malhi et al., 2006) y al promedio pantropical recientemente reportado por Spracklen & Righelato (2013) de 257.10Mg/ha.

Adicionalmente, al comparar el promedio de biomasa aérea obtenido (modelo Tipo II), con el promedio nacional reportado por el IDEAM para la escala nacional (Phillips et al., 2011), se observa que éste es mayor (448.09±183.57Mg/ha vs. 243.84±32.78Mg/ha). No obstante, los estimados locales presentaron menor incertidumbre asociada a la estimación de biomasa aérea respecto a los estimados nacionales (10.58% vs. 14.60%), aún cuando la variabilidad fue mayor (CV%=40.97 vs. CV%=7.31). Estas diferencias deberán ser analizadas más adelante, para efectos de la contabilidad nacional de emisiones de carbono, dado que se debe tener claro cómo se integrarán los reportes regionales y locales a la escala nacional, sin que ello implique la doble contabilidad, e inconsistencias en el balance de carbono nacional. También es un aspecto crucial para establecer el aporte de los proyectos de mitigación locales que se encuentren en marcha (e.g. REDD+) a la reducción de las emisiones nacionales, y bajo esquemas de pago por resultados a nivel regional/nacional. En este caso en particular, el promedio local estimado no está contenido en el promedio nacional, lo que indica que se estaría subestimando el verdadero potencial de almacenamiento de algunos tipos de bosque como los bosques de montaña tropicales. Esto en términos operativos, significaría que si el país decide acceder al pago por resultados a través de REDD+, y empleando únicamente el promedio nacional, sitios con un potencial de almacenamiento de carbono

mayor, se verían castigados en términos de los créditos de carbono que pudieran vender en el mercado internacional, lo cual incidiría directamente en los co-beneficios que las comunidades pudieran obtener.

Cuando se incluyó la variable altura total (H) en las estimaciones de biomasa aérea (modelo Tipo I), los valores obtenidos fueron mayores a los que se estimaron incluyendo únicamente el diámetro y la densidad de la madera en la ecuación, aunque no difirieron significativamente. No obstante, la inclusión de ésta condujo a un error mayor, razón por la cual se consideran más conservadoras las estimaciones realizadas con el modelo Tipo II. En contraposición a estos resultados, algunos estudios han demostrado que la exclusión de esta variable, puede sobreestimar la biomasa aérea hasta en 24%, especialmente en bosques tropicales de tierras bajas (Álvarez et al., 2012; Marshal et al., 2012). Si se tiene en cuenta que para la medición de esta variable se emplearon instrumentos de medición de alta precisión, y que el equipo de campo fue el mismo en todos los casos, se descartan errores inherentes a la medición en terreno. Sin embargo, la variabilidad natural de los datos medidos (Media=9.13±8.90m y CV=97.43%), dada la coexistencia de árboles muy altos de *C. excelsa*, con otras especies de porte pequeño, se vio reflejada en el ajuste del modelo. Por ello, se considera que para efectos del cálculo conservador de la biomasa, el aporte del diámetro y la densidad es suficiente.

En general, los coeficientes de variación (CV%) de los descriptores estructurales del bosque, se explican como una función del tamaño y número de parcelas empleado (Wagner, Rutishauser, Blanc, & Herault, 2010). En este estudio, se emplearon parcelas de 0.25ha, teniendo en cuenta que *i*) es un tamaño a partir del cual se obtienen estimaciones de biomasa aérea confiables (Wagner et al., 2010; Yepes et al., 2011) (Fig. 3), y *ii*) porque establecer un mayor número de parcelas relativamente pequeñas, en lugar de pocas de mayores dimensiones, permitía capturar mejor la variabilidad del paisaje en el área de estudio, evitando los

problemas de pseudoréplicas en los análisis estadísticos. Un mayor número de parcelas permite estimar la variabilidad espacial de la biomasa aérea y las reservas de carbono, lo que aumenta la confianza en las estimaciones al reducir el error estándar de la media (Sierra et al., 2007). De esta manera, los CV de todos los descriptores estructurales, estuvieron entre 30 y 40%, pero los errores asociados a la estimación fueron inferiores al 15%, luego de muestrear un área neta de 6.5ha. En el caso del área basal el error fue de 7.84%, y en el caso de la biomasa aérea y carbono, de 10.58% (95% de confianza). Resultados similares fueron reportados para bosques tropicales de tierras bajas donde se obtuvieron errores del 20% (95% de confianza) al emplear 21 parcelas de 0.25ha (5.25ha) o 6 parcelas de 4ha cada una (24ha) (Keller, Palace, & Hurtt, 2001). De igual manera ocurrió en bosques tropicales de la Guayana Francesa, donde se recomendó que cuatro parcelas de 0.25ha eran suficientes para obtener estimados de biomasa aérea con 20% de error y un nivel de confianza de 95% (Wagner et al., 2010).

En cuanto a la relación de la altitud con las variables estructurales analizadas, varios estudios en bosques tropicales han reportado una relación marcada e inversamente proporcional

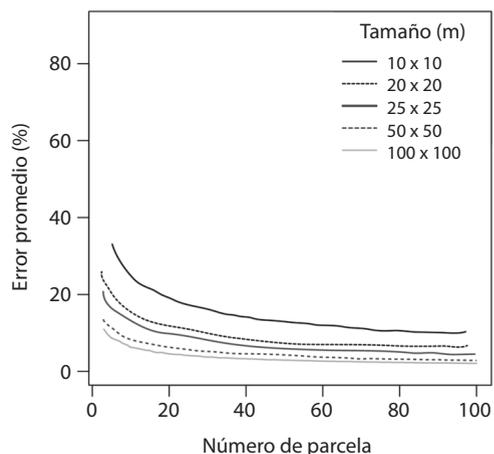


Fig. 3. Efecto del tamaño y número de parcelas en el error estándar promedio de la estimación de la biomasa aérea.
Fig. 3. Effect of size and number of plots in the mean standard error of the estimate of biomass.

con variables como el área basal y la biomasa aérea (Moser et al., 2011; Girardin et al., 2013), en especial cuando se analizan gradientes altitudinales amplios. Esta relación ha sido bastante documentada, aun cuando la altitud no es considerada un factor de control directo de las características funcionales de los bosques (Girardin et al., 2013), pero sí una característica biofísica asociada a la temperatura, la composición de especies, y a otras variables topográficas y físico-químicas de los suelos, que determinan las variaciones estructurales a escalas de paisaje. En este estudio, la relación significativa entre la biomasa aérea y la altitud, no presentó un patrón de decrecimiento marcado como en otros sitios en el trópico (Girardin et al., 2013; Larjavaara, & Muller-Landau, 2013), quizás porque el gradiente altitudinal cubierto fue relativamente pequeño (1 631-2 247m), y por el contrario, se obtuvieron altos valores de biomasa aérea en altitudes intermedias (c.a 1 700-1 800m). Este hecho puede estar relacionado con la existencia de gradientes ambientales fuertes que se presentan en distancias cortas, y que estimulan el crecimiento de algunas especies (Alves et al., 2010). Los resultados también muestran que los mayores valores de altura total se presentaron igualmente en altitudes intermedias, a pesar de que típicamente los bosques tropicales de montaña suelen tener menor altura del dosel que los bosques tropicales de tierras bajas (Girardin et al., 2010; Girardin et al., 2013), y por ende, menores valores de biomasa aérea. Algunos investigadores argumentan que en las elevaciones medias, los costos de la respiración son más bajos, y la fotosíntesis no es inhibida por las bajas temperaturas del aire, lo que resulta en un pico de biomasa aérea, como consecuencia de un crecimiento óptimo de las especies (Larjavaara, & Muller-Landau, 2013). La productividad primaria neta (PPN) aunque no cambia linealmente con la altitud, sí está asociada con la cubierta de nubes (*cloud immersion zone*) (Girardin et al., 2010).

De igual manera, un balance entre el régimen de disturbio propio del ecosistema, la pendiente del terreno y el clima existente,

podría explicar este comportamiento (Marshall et al., 2012). Otros factores como el estado de conservación de los bosques, relacionados con las intervenciones humanas, también podrían explicar los altos valores de biomasa aérea que se presentan en algunos bosques tropicales de montaña. En general, fuertes pendientes, distancia a fuentes de agua, y dificultades de acceso, pueden ser una barrera para la deforestación o la tala selectiva de árboles. Ésta podría ser una de las razones por las cuales en los bosques del área de estudio, se encuentran individuos de grandes dimensiones, que son los responsables de acumular la mayor parte de la biomasa aérea total del ecosistema. Características funcionales de las especies como la densidad de madera, también inciden en el patrón de biomasa aérea (Slik et al., 2010; Slik et al., 2013; Spracklen, & Righelato, 2013). El aumento constante de la densidad de la madera desde el bosque premontano, hasta elevaciones intermedias como el bosque montano, es causado principalmente por el aumento en la abundancia de ciertas especies. Por ejemplo, en bosques montañosos de Indonesia, la presencia o ausencia de especies de la familia Fagaceae, determinaron los altos o bajos contenidos de carbono en la biomasa aérea (Cumsee et al., 2010). En Colombia a escala nacional, se ha reportado que la dominancia de familias como las Fagáceas, Lauráceas, algunas Lecythidáceas del género *Eschweilera*, Podocarpaceas, Magnoliáceas y Juglandáceas, podrían explicar la alta biomasa aérea que se presenta en los bosques de montaña (Phillips et al., 2011). Esto es congruente con lo reportado en bosques tropicales de tierras bajas, donde la densidad de la madera de las especies, también es uno de los atributos que más influye en la distribución de la biomasa aérea en bosques de la Amazonía (Malhi et al., 2006).

En este estudio, la gran abundancia de árboles de gran tamaño ($D \geq 70$ cm) de la especie *C. excelsa* (42.85 ± 25.33 , N/ha) cuya densidad de madera es de 0.649g/cm^3 , contribuyó con 81% de la biomasa aérea total del bosque. Un patrón similar se observó en los bosques de los departamentos de Boyacá y

Santander (Colombia), donde la abundancia de individuos de la misma especie con diámetros mayores a 70cm, fue el determinante para la biomasa aérea total del ecosistema (353.39Mg/ha) (Agudelo, 2009). Ambos resultados indican que en efecto los árboles grandes desempeñan un papel importante en los ecosistemas de montaña, y determinan los patrones de distribución de la biomasa y carbono a escalas de paisaje (Slik et al., 2010; Marshall et al., 2012; Larjavaara & Muller-Landau, 2013). Por tal motivo, la persistencia o pérdida de estos individuos en el futuro, puede afectar sustancialmente el balance de carbono de un bosque, convirtiéndolo en un importante sumidero o fuente de carbono (Lindenmayer et al., 2012; Slik et al., 2013).

Finalmente, aunque no es posible verificar si los bosques del área de estudio son representativos de otros bosques tropicales de montaña en el neotrópico, se puede concluir que éstos en particular almacenan grandes cantidades de carbono. Se cree que este potencial de almacenamiento podría ser mayor, si se incluye el aporte de otras formas de vida como palmas, y otros individuos no arbóreos que abundan en este tipo de bosques (León-Yáñez et al., 2011). Sin embargo, de continuar la tendencia de deforestación reportada por Cabrera et al. (2011) en la zona, es posible que las emisiones CO₂e puedan aumentar significativamente, al igual que la pérdida de diversidad y de hábitat. Por estas razones, se recomienda considerar a estos ecosistemas en la formulación de acciones de manejo y conservación desde el nivel local y regional (e.g. PSA o REDD+), para contrarrestar los efectos de la deforestación y la extinción de especies en regiones con alto endemismo y diversidad como los Andes tropicales (Duque et al., 2014), y asegurar conjuntamente, los beneficios para la biodiversidad, las comunidades y el ambiente.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales-IDEAM y a la Fundación Gordon and

Betty Moore por todo el apoyo brindado para el desarrollo de este trabajo. De igual manera agradecen a la Fundación Natura, a la Oficina Nacional de Bosques de Francia-ONF Andina y a la Corporación Autónoma Regional para el Alto Magdalena (CAM), por toda la colaboración logística durante la fase de campo. A las comunidades de las veredas Villa Fátima, La Ilusión, Santo Domingo y el área aledaña al Parque Nacional Natural Cueva de Los Guácharos por su acogida y acompañamiento durante la fase de campo, así como a Lina María García, Sebastián Ramírez, Wilson Giraldo, Ronald Montañez y Luis Mario Moreno, que fueron indispensables para la generación de los datos de campo.

RESUMEN

Los bosques tropicales de montaña (BTM) en la región Andina de Colombia se encuentran por encima de 1 500m, y han sido fuertemente deforestados. A pesar de la presunción general de que la productividad y las reservas de carbono en estos ecosistemas son bajas, los estudios al respecto son escasos. Este estudio tuvo por objetivo i) estimar la biomasa aérea (BA) de los bosques localizados en el sur de la región Andina colombiana, ii) identificar el potencial de almacenamiento de carbono en bosques dominados por el roble negro *Colombobalanus excelsa* e identificar la relación entre la BA y la altitud, y iii) analizar su papel en mecanismos de conservación, como el Pago por Servicios Ambientales (PSA) y la Reducción de Emisiones por deforestación y Degradación (REDD+). Veintiséis parcelas de 0.25ha fueron distribuidas al azar, y se midieron todos los árboles con D_g≥10cm. Los resultados obtenidos de BA y carbono almacenado fueron similares a los reportados para bosques tropicales de tierras bajas. Esto se puede explicar por la abundancia y dominancia de *C. excelsa*, que contribuye con más del 81% de la BA/carbono; el error asociado a las estimaciones fue de 10.58%. Se encontró una relación negativa y significativa entre la BA y la altitud, pero los valores más altos de BA estuvieron en las altitudes medias (≈1 700-1 800m), donde las condiciones ambientales podrían ser favorables para su crecimiento. El potencial de almacenamiento de carbono de estos bosques fue alto. Los resultados permiten tener elementos importantes para entender el papel de los BTM como sumideros de carbono. Sin embargo, si la tasa histórica de deforestación en el área de estudio continúa, las emisiones brutas de CO₂e a la atmósfera podrían convertirlos en una fuente de emisiones importante. Actualmente, los BTM son vulnerables a la deforestación, especialmente los bosques de roble negro debido a su valor comercial. Teniendo en cuenta el alto potencial de almacenamiento de carbono, la presencia



de especies endémicas, y las funciones estratégicas que pueden desempeñar estos ecosistemas, se recomienda que sean considerados relevantes para REDD+, PSA u otra estrategia de conservación.

Palabras clave: biomasa aérea, bosques tropicales de montaña, emisiones, mitigación, sumideros de carbono.

REFERENCIAS

- Agudelo, M. I. (2009). *Biomasa aérea y contenido de carbono en bosques de Quercus Humboldtii y Colombobalanus Excelsa: corredor de conservación de robles Guantiva – La Rusia – Iguaque (Santander – Boyacá)* (Tesis de Pregrado). Universidad Autónoma de Occidente, Santiago de Cali, Colombia.
- Álvarez, E., Duque, A., Saldarriaga, J. G., Cabrera, K., De las Salas, G., Del Valle, J. I., & Rodríguez, L. (2012). Tree above-ground biomass allometries for carbon stocks estimation in the natural forests of Colombia. *Forest Ecology and Management*, 267, 297-308. doi:10.1016/j.foreco.2011.12.013
- Álvarez, G., García, N. E., Krasilnikov, P., & García, F. (2013). Carbon storage in montane cloud forests in Sierra Norte of Oaxaca, México. *Agrociencia*, 47, 171-180. Retrieve from http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1405-31952013000200006&lng=es&nrm=iso
- Alves, L. F., Vieira, S. A., Scaranello, M. A., Camargo, P. B., Santos, F. A. M., Joly, C. A., & Martinelli, L. A. (2010). Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *Forest Ecology and Management*, 260, 679-691. doi:10.1016/j.foreco.2010.05.023
- Aragão, L., Malhi, Y., Metcalfe, D. B., Silva-Espejo, J. E., Jiménez, E., Navarrete, D., & Vásquez, R. (2009). Above- and below-ground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils. *Biogeosciences*, 6, 2759-2778. doi:10.5194/bg-6-2759-2009
- Armenteras, D., Gast, F., & Villareal, H. (2003). Andean forest fragmentation and the representativeness of protected natural areas in the eastern Andes, Colombia. *Biological Conservation*, 113, 245-256. doi:10.1016/S0006-3207(02)00359-2
- Asner, G. P., Powell, G. V. N., Mascaró, J., Knapp, D. E., Clark, J. K., Jacobson, J., & Hughes, R. F. (2010). High-resolution forest carbon stocks and emissions in the Amazon. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 16738-16742. doi: 10.1073/pnas.1004875107
- Cabrera, E., Vargas, D. M., Galindo, G., García, M. C., Ordoñez, M. F., Vergara, L. K., & Giraldo, P. (2011). *Memoria técnica de la cuantificación de la deforestación histórica nacional - escalas gruesa y fina* [PDF version]. Retrieve from https://www.siac.gov.co/documentos/DOC_Portal/DOC_Bosques/131112_MT_Cuantif_Tasa_Deforestacion.pdf
- Chave, J., Muller-Landau, H. C., Baker, T. R., Easdale, T. A., Ter, H., & Webb, C. O. (2006). Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 Neotropical tree species. *Ecological Applications*, 16(6), 2356-2367. doi: 10.1890/1051-0761
- Culmsee, H., Leuschner, C., Moser, G., & Pitopang, R. (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. doi: 10.1111/j.1365-2699.2009.02269.x
- Duque, A., Feeley, K. J., Cabrera, E., Callejas, R., & Idarraga, A. (2014). The dangers of carbon-centric conservation for biodiversity: a case study in the Andes. *Tropical Conservation Science*, 7(2), 178-191. Retrieve from [http://tropicalconservationscience.mongabay.com/content/v7/TCS-2014-Vol7\(2\)_178-191-Duque_et_al.pdf](http://tropicalconservationscience.mongabay.com/content/v7/TCS-2014-Vol7(2)_178-191-Duque_et_al.pdf)
- Gentry, A. H. (1992). Tropical forest biodiversity: distribution patterns and their conservation significance. *Oikos*, 63, 19-28.
- Girardin, C. A. J., Farfan-Rios, W., Garcia, K., Feeley, K. J., Jørgensen, P. M., Araujo, A., & Malhi, Y. (2013). Spatial patterns of above-ground structure, biomass and composition in a network of six Andean elevations transects. *Plant Ecology & Diversity*, 1-13. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02235.x
- Girardin, C. A. J., Malhi, Y., Mamani, M., Huaraca, W., Durand, L., Feeley, K. J., & Whittaker, R. J. (2010). Net primary productivity and its allocation along a tropical forest elevation transect in the Peruvian Andes. *Global Change Biology*, 16(12), 3176-3192. doi: 10.1080/17550874.2013.820806.
- González, Y., Coca, A., & Cantillo, E. (2007). Estructura y composición florística de la vegetación del Corredor Biológico entre los Parques Nacionales Naturales Puracé y Cueva de los Guácharos. *Revista Colombia Forestal*, 10(20), 40-78.
- Holdridge, L. R., Grenke, W., Hatheway, W. H., Liang, T., & Tosi, J. A. (1971). *Forest Environments in Tropical Life Zones: A Pilot Study*. Oxford, New York: Pergamon Press.
- Homeier, J., Breckle, S. W., Gunter, S., Rollenbeck, R. T., & Leuschner, C. (2010). Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species-rich Ecuadorian montane rain forest. *Biotropica*, 42, 140-148. doi: 10.1111/j.1744-7429.2009.00547.x
- Intergovernmental Panel on Climate Change-IPCC. (2006). *IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas*



Inventories. Prepared by the National Greenhouse Gas Inventories Programme. Japón: IGES.

- Keller, M., Palace, M., & Hurr, G. (2001). Biomass estimation in the Tapajos National forest, Brazil: examination of sampling and allometric uncertainties. *Forest Ecology and Management*, 154, 371-382. doi: 10.1016/S0378-1127(01)00509-6
- Köhl, M., Lister, A., Scott, C., Baldauf, T., & Plugge, D. (2011). Implications of sampling design and sample size for national carbon accounting systems. *Carbon Balance and Management*, 6, 10. doi:10.1186/1750-0680-6-10.
- Larjavaara, M., & Muller-Landau H. C. (2013). Measuring tree height: a quantitative comparison of two common field methods in a moist tropical forest. *Methods in Ecology and Evolution*, 13, 320-328. doi: 10.1111/2041-210X.12071
- León, J. D., Vélez, G., & Yepes, A. P. (2009). Estructura y composición florística de tres robledales en la región norte de la cordillera central de Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 57(4), 1165-1182. Retrieve from <http://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/5454/5200>
- León-Yáñez, S., Valencia, R., Pitman, N., Endara, L., Ulloa, C., & Navarrete, H. (2011). *Libro rojo de las plantas endémicas del Ecuador* [PDF version]. Retrieve from http://gesneriads.ua.edu/pdf/Gesneriaceae_%20Libro%20Rojo%20Ecuador%202011.pdf
- Lewis, S. L., Sonke, B., Sunderland, T., Begne, S. K., Lopez-Gonzalez, G., van der, G. M. F., & Zemagho, L. (2013). Above-ground biomass and structure of 260 African tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368, 1-14. doi: 10.1098/rstb.2012.0295
- Lindenmayer, D. B., Laurance, W. F., & Franklin, J. F. (2012). Global decline in large old trees. *Science*, 338, 1305-1306. doi: 10.1126/science.1231070
- Malhi, Y., Baker, T. R., Phillips, O. L., Almeida, S., Álvarez, E., Arroyo, L., & Lloyd, J. (2004). The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Global Change Biology*, 10, 563-591. doi: 10.1111/j.1529-8817.2003.00778.x
- Malhi, Y., Wood, D., Baker, T. R., Wright, J., Phillips, O. L., Cochrane, T., & Vinceti, B. (2006). The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Global Change Biology*, 12, 1107-1138. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01120.x
- Maniatis, D., & Mollicone, D. (2010). Options for sampling and stratification for national forest inventories to implement REDD+ under the UNFCCC. *Carbon Balance and Management*, 5, 5-9. doi:10.1186/1750-0680-5-9
- Marshall, A. R., Willcock, S., Platts, P. J., Lovett, J. C., Balmford, A., Burgess, D. N., & Lewis, S. L. (2012). Measuring and modelling above-ground carbon and tree allometry along a tropical elevation gradient. *Biological Conservation*, 154, 20-33. doi: 10.1016/j.biocon.2012.03.017
- Mascaro, J., Asner, G. P., Muller-Landau, H. C., van Breugel, M., Hall, J., & Dahlin, K. (2011). Controls over aboveground forest carbon density on Barro Colorado Island, Panama. *Biogeosciences*, 8, 1615-1629. doi:10.5194/bg-8-1615-2011
- Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial and Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. (2005). *Atlas Climatológico de Colombia*. Bogotá, Colombia: Imprenta Nacional De Colombia.
- 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. *Global Change Biology*, 17, 2211-2226. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02367.x
- Omoro, L. M. A., Starr, M., & Pellikka, P. K. E. (2013). Tree biomass and soil carbon stocks in indigenous forests in comparison to plantations of exotic species in the Taita Hills of Kenya. *Silva Fennica*, 47(2), 1-18. Retrieve from <http://www.silvafennica.fi/article/935>
- Pan, Y., Birdsey, R., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P., Kurz, W., & Hayes, D. (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333(6045), 988-993. doi: 10.1126/science.1201609
- Parra, C. A., Díez, M. C., & Moreno, F. H. (2011). Regeneración Natural del Roble Negro (*Colombobalanus excelsa*, Fagaceae) en dos Poblaciones de la Cordillera Oriental de los Andes, Colombia. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 64(2), 6175-6189.
- Phillips, J. F., Duque, A. J., Yepes, A. P., Cabrera, K. R., García, M. C., Navarrete, & Cárdenas, D. (2011). *Estimación de las reservas actuales (2010) de carbono almacenadas en la biomasa aérea en bosques naturales de Colombia. Estratificación, alometría y métodos analíticos* [PDF version]. Retrieve from <http://documentacion.ideam.gov.co/openbiblio/Bvirtual/022100/022100.htm>.
- Phillips, O., Baker, T., Arroyo, L., Higuchi, N., Killeen, T., Laurance, & Vinceti, B. (2004). Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359, 381-407. doi: 10.1098/rstb.2003.1438
- Saatchi, S. S., Houghton, R. A., Dos Santos, R. C., Soares, J. V., & Yu, Y. (2007). Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin. *Global Change Biology*, 13, 816-837. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01323.x
- Sierra, C. A., Del Valle, J. I., Orrego, S. A., Moreno, F. H., Harmon, M. E., Zapata, M., & Benjumea, J. F. (2007). Total carbon stocks in a tropical forest



- landscape of the Porce region, Colombia. *Forest Ecology and Management*, 243, 299-309. doi: 10.1016/j.foreco.2007.03.026
- Slik, J. W. F., Aiba, S. I., Brearley, F. Q., Cannon, C. H., Forshed, O., Kitayama, K., & Valkenburg, J. L. C. H. (2010). Environmental correlates of tree biomass, basal area, wood specific gravity and stem density gradients in Borneo's tropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 50-60. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00489.x
- Slik, J. W. F., Paoli, G., Mcguire, K., Amaral, I., Barroso, J., Bastian, M., & Zweifel, N. (2013). Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 1261-1271. doi: 10.1111/geb.12092
- Spracklen, D. V., & Righelato, R. (2013). Tropical montane forests are a larger than expected global carbon store. *Biogeosciences Discuss*, 10, 18893-18924. doi:10.5194/bgd-10-18893-2013
- Van Der, J., Shoo, L. P., & Williams, S. E. (2009). New approaches to understanding late Quaternary climate fluctuations and refugial dynamics in Australian wet tropical rain forests. *Journal of Biogeography*, 36, 291-301. doi: 10.1126/science.1180289
- Wagner, F., Rutishauser, E., Blanc, L., & Hérault, B. (2010). Effects of Plot Size and Census Interval on Descriptors of Forest Structure and Dynamics. *Biotropica*, 42(6), 664-671. doi: 10.1111/j.1744-7429.2010.00644.x
- Yepes, A. P., Navarrete, D. A., Duque, A. J., Phillips, J. F., Cabrera, K. R., Álvarez, E., & Ordoñez, M. F. (2011). *Protocolo para la estimación nacional y subnacional de biomasa - carbono en Colombia* [PDF version]. Retrieve from: <http://documentacion.ideam.gov.co/openbiblio/Bvirtual/022101/022101.htm>.
- Zanne, A. E., López-González, G., Coomes, D. A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, & Chave, J. (2009). *Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum*. Dryad Digital Repository. doi:10.5061/dryad.234.