



Facultad de Ciencia y Tecnología
Escuela de Biología

Biomasa aérea y almacenamiento de carbono en bosque primario y secundario de las estribaciones orientales de la cuenca del río Paute, Azuay - Ecuador

Trabajo previo a la obtención del grado académico de:
BIÓLOGA

Autores de la tesis:

Damiana Jacqueline Plasencia Chuva
Mariuxi Estefania Corte Llaguarima

Director de tesis:

Danilo Alejandro Minga Ochoa

Cuenca - Ecuador

2026

DEDICATORIA

Dedico este trabajo principalmente a Dios creador y padre quien me ha dotado de aptitudes, inteligencia, perseverancia y la capacidad de cumplir mis sueños. Por siempre resguardar y guiar mis pasos; sin su presencia no lo habría logrado. Para Dios, toda la Gloria y la Honra.

A mi madre por ser un pilar importante en mi vida. A mi hermana por brindarme su amor y apoyo. A mi Padre por su amor y presencia. A mis tías y prima que me criaron en mi niñez quienes me inculcaron valores y cariño.

Sus sacrificios, de una u otra forma hicieron de mí una profesional y es satisfactorio que sus esfuerzos se vean reflejado en este logro. Al final soy una sumatoria de todas las personas que han sido parte de mi camino.

Damiana Jacqueline

Con un profundo sentido de agradecimiento y emoción, quiero dedicar este logro, en primer lugar, a Dios, quien ha sido mi guía, mi fortaleza y mi luz a lo largo de este recorrido, ayudándome a superar cada obstáculo y alcanzar esta meta. A mis padres, por su amor incondicional, su esfuerzo incansable y el apoyo continuo que me han proporcionado en cada etapa de mi vida; por ser mi ejemplo, mi fuente de motivación y el pilar esencial de lo que soy hoy. A mi hermana, por su sincera compañía, su comprensión y sus palabras de aliento en los momentos más críticos, convirtiéndose en un apoyo invaluable durante este proceso. Y, para finalizar, a toda mi familia, por su afecto, confianza y respaldo constante, que han sido clave para culminar esta etapa tan significativa.

Estefania Corte

AGRADECIMIENTOS

Expresamos nuestra profunda gratitud a nuestro director de tesis y profesor de carrera, al Blgo. Danilo Minga por su dedicación, paciencia su sabios consejos y conocimientos en esta etapa de vida universitaria su inestimable guía ha sido directrices fundamentales en nuestras vidas.

Reconocemos con agudo estima y reconocimiento a la Blga. Mayra Jiménez profesora y a su vez tribunal de tesis quien fue parte de gran relevancia, gracias a cuyas perspicaces observaciones y comentarios han sido de gran importancia para la consolidación de este trabajo.

Nuestra gratitud inmensa a los Blg. Nubia Guzmán y Juan Sebastián Dávila por su apoyo en el trabajo de campo, por compartir sus conocimientos, su tiempo y por permitirnos conocer el ámbito profesional desde sus extensos conocimientos.

A todos los profesores de la escuela de biología, que día tras día a través de enseñanzas, fueron pilares de gran valor en nuestra formación académica. No solo fueron docentes que inculcaron conocimientos, sino también demostraron ser amigos, brindando cariño y apoyo en todo momento. De la misma manera expresamos nuestro agradecimiento a CELEC - EP por el financiamiento dado para el desarrollo de esta investigación, tanto en la fase de campo como en el proyecto del cual forma parte la presente tesis.

Finalmente, a la Universidad del Azuay por ser un segundo hogar el cual nos acogió durante nuestra vida universitaria, fomentando la excelencia académica, el compañerismo, y el desarrollo de profesionales con pensamientos críticos. A todas áreas de la institución abarcando personal de laboratorios, guardias y limpieza nuestro fraterno agradecimiento por ser parte de este camino.

RESUMEN

La evaluación de la biomasa forestal y el secuestro de carbono constituye una herramienta fundamental para comprender la contribución de los ecosistemas boscosos frente al cambio climático. Bajo esta premisa, el presente trabajo cuantificó el almacenamiento de carbono y la biomasa aérea en formaciones forestales primarias y secundarias situadas en la vertiente oriental de la cuenca del río Paute (Azuay, Ecuador), permitiendo comparar su estructura vegetal y determinando la densidad de la madera en especies representativas. Para ello, se evaluaron seis parcelas de 0.1 ha, distribuidas equitativamente entre ambos tipos de bosque. La biomasa se calculó mediante ecuaciones alométricas y el carbono se estimó siguiendo las directrices del IPCC. Los resultados muestran que los bosques primarios registraron un promedio de 168.91 t/ha de biomasa (79.39 t C/ha), mientras que los secundarios alcanzaron 120.55 t/ha (56.66 t C/ha). Aunque el bosque primario presentó valores más altos, la prueba t de Student determinó que estas diferencias no son estadísticamente significativas ($p = 0,309$). Estructuralmente, el bosque primario concentró la mayor biomasa en clases diamétricas intermedias y altas, a diferencia del secundario, donde predominó en individuos pequeños. Sin embargo, la fuerte correlación entre el DAP y la biomasa en ambos ecosistemas ($R^2 > 0,93$) confirma que el crecimiento diamétrico es el principal determinante del almacenamiento de carbono, ratificando el valor estratégico de estos bosques como reservorios de carbono.

Palabras clave: Sucesión Ecológica, DAP, Composición Florística, Dinámica Del Bosque, Estructura Horizontal, Ecuaciones Alométricas.

ABSTRACT

The assessment of forest biomass and carbon sequestration constitutes a fundamental tool for understanding the contribution of forest ecosystems in the face of climate change. Under this premise, the present study quantified carbon storage and aboveground biomass in primary and secondary forest formations located on the eastern slope of the Paute River basin (Azuay, Ecuador), allowing for a comparison of their vegetation structure and determining the wood density of representative species. To this end, six 0.1-ha plots were evaluated, distributed equally between both forest types. Biomass was calculated using allometric equations, and carbon was estimated following the IPCC guidelines. The results show that primary forests recorded an average biomass of 168.91 t/ha (79.39 t C/ha), while secondary forests reached 120.55 t/ha (56.66 t C/ha). Although the primary forest exhibited higher values, Student's t-test determined that these differences are not statistically significant ($p = 0,309$). Structurally, the primary forest concentrated the highest biomass in intermediate and upper diameter classes, unlike the secondary forest, where it predominated in small individuals. However, the strong correlation between DBH and biomass in both ecosystems ($R^2 > 0,93$) confirms that diameter growth is the primary determinant of carbon storage, ratifying the strategic value of these forests as carbon reservoirs.

Keywords: Ecological Succession, DAP, Floristic Composition, Forest Dynamics, Horizontal Structure, Allometric Equations.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

DEDICATORIA	i
AGRADECIMIENTOS	ii
RESUMEN	iii
ABSTRACT.....	iv
ÍNDICE DE CONTENIDOS	v
ÍNDICE DE TABLAS	vi
INDICE DE FIGURAS.....	vii
ÍNDICE DE ANEXOS	viii
1. Introducción.....	1
2. Materiales y Métodos	4
2.1 Área de Estudio.....	4
2.2 Selección de Parcelas Dentro del Sistema de Monitoreo CELEC–UDA	5
2.3 Determinación de la densidad básica de la madera	6
2.3.1 Muestreo de Campo	6
2.3.2 Procesamiento en Laboratorio	7
2.3.3 Estimación de Biomasa Aérea	8
2.3.4 Estimación del Carbono Almacenado.....	8
2.4 Análisis Estructural de los Bosques	9
2.4.1 Estructura Horizontal	9
2.4.2 Análisis Estadístico.....	10
3. Resultados.....	11
3.1 Biomasa Aérea y Carbono	11
3.2 Densidad maderable (ρ) de las especies forestales identificadas.....	14
4. Discusiones.....	15
6. Conclusiones.....	19
7. Referencias Bibliográficas.....	21
9. Anexos	27

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Evaluación de la biomasa aérea y el carbono acumulado en relación con los atributos estructurales y la densidad maderable en bosques primarios y secundarios.....	11
Tabla 2. Determinación de la densidad de la madera para las especies evaluadas.	14

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Delimitación del espacio de investigación y ubicación de las unidades de muestreo estudiadas en el entorno de influencia en la central Molino.	5
Figura 2. Ubicación geográfica del sitio de investigación y distribución de las parcelas de muestreo dentro del área de influencia de la central Molino.	6
Figura 3. Distribución de la biomasa aérea por distribución diamétrica en bosque primario y secundario.	12
Figura 4. Interacción entre el DAP y el contenido de biomasa aérea en bosque primario y secundario.	13
Figura 5. Biomasa aérea y carbono almacenado por especie en bosque primario y secundario.	14

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo A. Fotografías del área de estudio.....	27
Anexo B. Fotografías del proceso metodológico de campo.....	28
Anexo C. Fotografías del procesamiento de muestras de madera en laboratorio.	30
Anexo D. Lista de especies.....	32

1. Introducción

Las masas forestales representan ecosistemas de gran relevancia global; por sus servicios ecológicos, sustentan el bienestar de cerca de mil millones de pobladores que dependen directa e indirectamente de sus recursos. Asimismo, estos entornos destacan por su rol estratégico frente a la crisis climática al actuar como sumideros de carbono (CO₂), al respecto las estimaciones realizadas entre los años 2001 y 2019, mencionan que los bosques a nivel global capturan anualmente 7.600 millones de toneladas métricas que representa el doble del CO₂ que liberaron (Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo, 2023). En este contexto, los bosques montaños tropicales también cumplen un papel relevante como reservorios de carbono, ya que su contribución se expresa en términos de almacenamiento de biomasa. En este sentido, se han reportado valores de biomasa aérea que oscilan aproximadamente entre 104 y 271 Mg ha⁻¹, lo que equivale a cerca de 52 a 135 Mg C ha⁻¹, considerando que el carbono representa alrededor del 50% de la biomasa. Estos valores varían en función de factores como la altitud, la edad del bosque y su estado de conservación (Spracklen & Righelato, 2016).

No obstante, la tala de árboles y el cambio de uso del suelo han disminuido de manera considerable esta capacidad de regulación. En diferentes zonas tropicales, la reducción de biomasa ha cambiado los bosques en emisores netos de carbono, modificando el equilibrio entre la absorción y la liberación (Baccini et al., 2017). América Latina, especialmente en la región de los Andes tropicales, está atravesando cambios significativos en el paisaje, impulsados por la agricultura, el avance de infraestructuras y el crecimiento de la población. Estos factores ponen en riesgo la estabilidad climática de la región y la oferta de servicios ecosistémicos fundamentales (Aide et al., 2019).

En Ecuador, los bosques nublados en áreas montañosas son ecosistemas clave debido a su rica biodiversidad, su papel en la regulación hídrica y su habilidad para capturar carbono (Homeier et al., 2021). Sin embargo, estos bosques han experimentado procesos de fragmentación y alteraciones en la cobertura vegetal asociados al cambio de uso del suelo y la expansión de actividades antrópicas (Urgiléz-Vinueza et al., 2020; Carrión-Mero et al., 2021). Este escenario territorial expone interrogantes acerca de la capacidad actual de los bosques que quedan para conservar su papel como almacenadores de biomasa y carbono.

Desde el punto de vista ecológico, El almacenamiento de carbono forestal está anclado en el ciclo global del carbono: los árboles absorben CO₂ atmosférico mediante fotosíntesis y lo fijan en tejidos

leñosos y no leñosos (Chapin et al., 2011). En bosques tropicales, una parte del carbono terrestre se encuentra en la biomasa que está viva (Malhi et al., 2015), siendo la biomasa aérea el compartimento más significativo del carbono que se almacena (IPCC, 2006); por lo que la medición de biomasa aérea es un indicador directo de la habilidad que tiene un bosque para absorber carbono.

La teoría de la sucesión ecológica está relacionada con la acumulación de biomasa; de acuerdo con Odum (1969), los ecosistemas forestales pasan desde fases iniciales hasta llegar a estados maduros, que se caracterizan por una complejidad estructural más elevada, estabilidad y acumulación de materia orgánica. En este contexto, los bosques primarios representan etapas sucesionales más avanzadas que cuentan con un dosel más desarrollado, un área basal más extensa y una mayor reserva de carbono. Por su parte, los bosques secundarios aparecen tras perturbaciones naturales o antrópicas y se desarrollan en procesos de recuperación influenciados por factores como la pendiente, la disponibilidad hídrica, su composición florística e historia de uso del suelo (Chazdon, 2014). Estudios recientes en los Andes tropicales indican que los bosques secundarios pueden recuperar entre el 60 % y el 80 % de la biomasa aérea de bosques primarios en pocas décadas (Heinrich et al., 2023); sin embargo, esta recuperación varía y está sujeta a las condiciones ambientales de cada lugar.

La biomasa aérea en los bosques se estima mediante ecuaciones alométricas que relacionan variables dasométricas con la biomasa de los árboles, permitiendo calcular indirectamente el carbono almacenado. Estos modelos representan una alternativa frente a los métodos destructivos, ya que se basan en relaciones alométricas obtenidas a partir de mediciones reales y datos empíricos, lo que les otorga precisión y confiabilidad estadística. (Lozano et al., 2018).

Aunque existen modelos validados para el sur del Ecuador, aún es limitada la información comparativa sobre biomasa y carbono en bosques primarios y secundarios del sector de Guarumales, lo que dificulta comprender la dinámica sucesional y el potencial de mitigación climática de estos ecosistemas. Por ello, generar datos en esta zona es importante tanto para caracterizar las diferencias ecológicas entre bosques como para aportar información útil a la Estrategia Nacional de Cambio Climático 2022–2030 (MAATE, 2022) y en el ámbito socioeconómico, fundamenta la incorporación de estos ecosistemas en mecanismos de compensación por servicios ambientales que fomenten una gestión sostenible del territorio (Rodríguez de Francisco et al., 2013).

La importancia de la biomasa radica en su capacidad de fijación de carbono en los árboles. En este contexto, el presente estudio estimó la biomasa aérea y el carbono almacenado en los bosques de estribación y compararlos entre los bosques primarios y secundarios, así como comparar la estructura de estos bosques y relacionar con la cantidad de carbono almacenado. Adicionalmente, se pretende generar información sobre la densidad de la madera de las especies forestales propias de la zona.

2. Materiales y Métodos

2.1 Área de Estudio

El presente estudio se llevó a cabo en la región austral de Ecuador, abarcando territorio de las provincias de Morona Santiago y Azuay. Específicamente, el trabajo de campo se concentró en el sector de Guarumales, zona de emplazamiento del campamento Molino (CELEC EP); este sitio se localiza sobre las estribaciones orientales andinas, dentro de un rango altitudinal que oscila entre los 1500 y 1800 m s.n.m. Se caracteriza por un clima influenciado por la vertiente oriental de los Andes, donde el aire cálido y húmedo proveniente de la cuenca amazónica y genera condiciones tropicales montañosas con precipitaciones anuales en torno a los 3000 mm. Las temperaturas oscilan entre 29 °C y 9 °C, y disminuyen 0,5 °C por cada centena de metros de ascendencia (Minga et al., 2019).

La zona tiene pendientes abruptas y procesos de hidrogeomorfología en desarrollo, con un macrodeslizamiento que impacta la estabilidad del suelo y el desplazamiento de sedimentos (Urgiléz-Vinueza et al., 2020). Las características geomorfológicas mencionadas se evidencian en la formación de suelos típicos de zonas montañosas húmedas, que se caracterizan por tener una gran capacidad para retener agua, ser propensos a procesos erosivos debido a la inclinación del terreno y acumular materia orgánica en la superficie.

La cobertura vegetal del área está dominada por bosques montanos húmedos primarios y secundarios, caracterizados por una estructura densa, alta diversidad y una marcada estratificación vertical, donde coexisten individuos en distintos estados de desarrollo, desde regeneración en el sotobosque hasta árboles que conforman el dosel (Homeier et al., 2021). En el área hasta el momento, se han registrado 346 especies, distribuidas en 148 géneros y 57 familias. De este total, las familias Lauraceae, Melastomataceae, Rubiaceae, Fabaceae, Moraceae y Euphorbiaceae concentran la mayor riqueza específica, esto refleja la heterogeneidad florística asociada a estos sistemas (Minga et al., 2019). Tanto la organización estructural como la composición de estos ecosistemas posibilitan el desarrollo de funciones ecológicas significativas, vinculadas a la regulación hídrica, la protección del recurso edáfico y el almacenamiento de carbono, elementos que demuestran la relevancia ecológica de estas áreas en el contexto regional (Bruijnzeel, 2004; FAO, 2020).

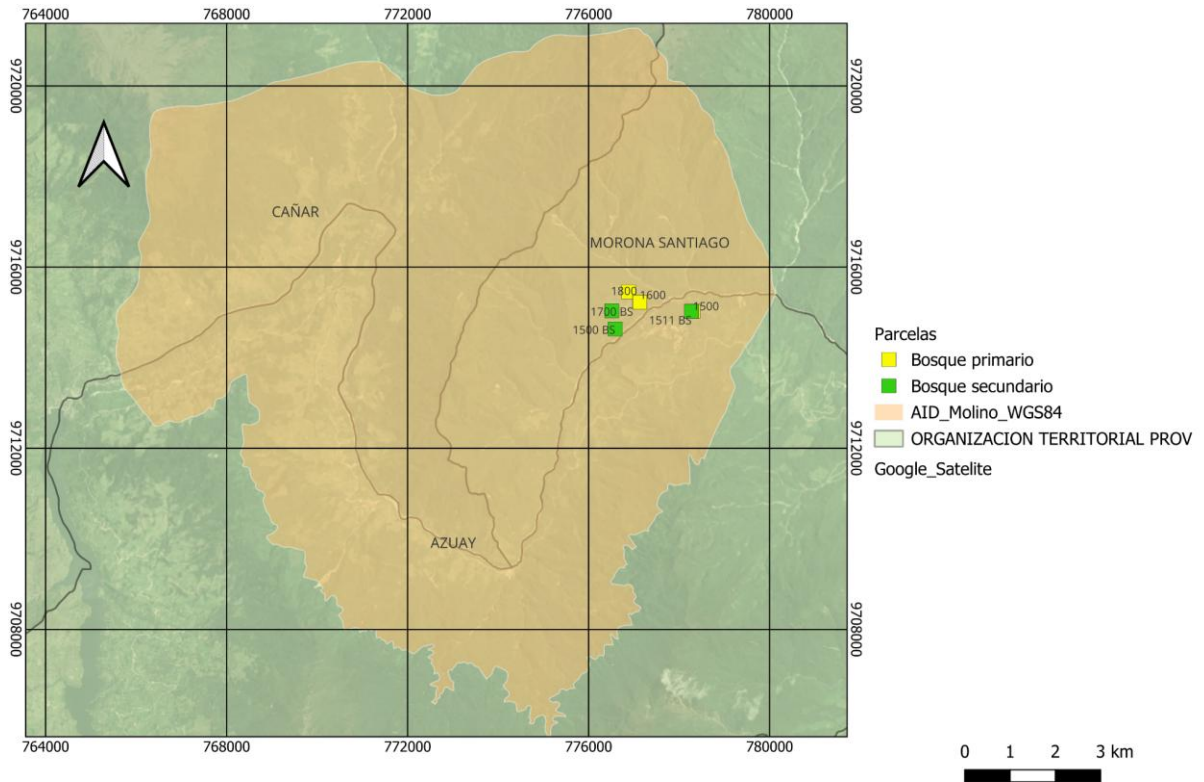


Figura 1. Delimitación del espacio de investigación y ubicación de las unidades de muestreo estudiadas en el entorno de influencia en la central Molino.

Fuente: Elaboración propia a partir de cartografía del proyecto AID Molino (sistema de referencia WGS84). Procesado en QGIS 3.40.4.

2.2 Selección de Parcelas Dentro del Sistema de Monitoreo CELEC–UDA

Este estudio se realizó en parcelas permanentes que se establecieron como parte de un proyecto de monitoreo biótico, implementado a través de un convenio de cooperación suscrito en 2018 entre la Universidad del Azuay y la Empresa CELEC EP.

Del conjunto de parcelas disponibles, se seleccionaron inicialmente cinco unidades de muestreo provenientes del proyecto; tres corresponden a bosque primario y dos a bosque secundario. Con el fin de equilibrar el número de parcelas entre los dos tipos de bosque, se añadió una sexta parcela correspondiente a bosque secundario, la cual fue establecida y levantada en campo como parte del presente estudio, ubicada a una altitud de 1511 m s. n. m.

Cada una de las parcelas se organizó en forma rectangular, con medidas de 50 x 20 metros, y cada parcela fue subdividida en diez subparcelas de 10 x 10 metros. Esta organización posibilitó que la información se registrara de manera sistemática y que, en evaluaciones futuras, el muestreo pudiera

replicarse (*Figura 2*). La configuración adoptada se alinea con las pautas de seguimiento ecológico en bosques tropicales montanos, lo que asegura que se obtengan datos comparables y coherentes acerca de la composición y estructura de la vegetación. Así mismo, los datos dasométricos proporcionados por el convenio fueron depurados y organizados para su análisis (Corporación Eléctrica del Ecuador [CELEC], 2018)

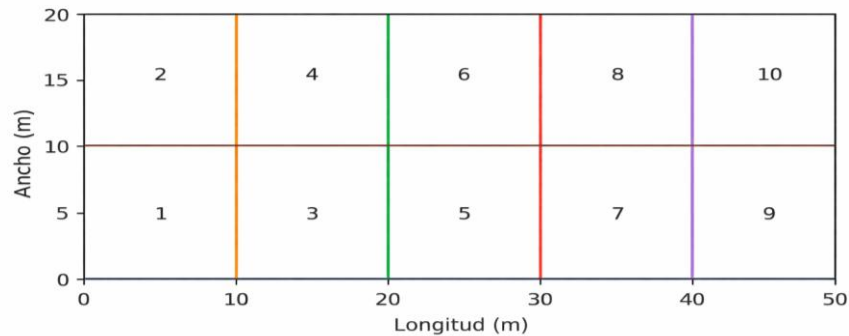


Figura 2. *Ubicación geográfica del sitio de investigación y distribución de las parcelas de muestreo dentro del área de influencia de la central Molino.*

Fuente: Elaboración propia (2026).

2.3 Determinación de la densidad básica de la madera

2.3.1 Muestreo de Campo

Para aquellas especies que carecían de registros en la base de datos (Global Wood Density Database), la densidad básica de la madera se estableció mediante muestras tomadas de ejemplares arbóreos representativos. Este procedimiento se realizó siguiendo la metodología propuesta por Williamson & Wiemann (2010) y adaptada para estudios tropicales por Zanne et al. (2009) y Chave et al. (2014)

Por cada especie se seleccionaron cinco muestras. Cada muestra consistió en la extracción de un cilindro de madera mediante barreno de Pressler a la altura del pecho. Para conservar el material y evitar su deshidratación, los núcleos fueron colocados en sorbetes sellados y etiquetados. Posterior a ello, los orificios generados en el fuste fueron sellados con una mezcla preparada a base de cera de abeja, cebo y canela en polvo, con el fin de proteger el tejido expuesto y reducir el riesgo de ingreso de humedad, hongos o insectos. Una vez aseguradas y etiquetadas las muestras, se procedió al registro del DAP (diámetro a la altura del pecho) y la altura total correspondiente a cada ejemplar; estos datos se anotaron en una libreta de campo para ser analizados posteriormente.

Se excluyeron del análisis de biomasa a algunas especies no leñosas, como *Bactris setulosa* (Arecaceae) y ciertos helechos arborescentes del género *Cyathea*, pues su anatomía no es compatible con los modelos aplicados en esta investigación. Adicionalmente, ambas especies presentaron un número reducido de individuos en las parcelas evaluadas y existe limitada información alométrica específica para estos grupos en la región.

En lo que respecta a *Bactris*, como es una monocotiledónea, no tiene madera ni crecimiento secundario verdadero; su tallo está compuesto por haces vasculares que se encuentran dispersos en un tejido parenquimático (Goodman et al., 2013; Da Silva, 2015). De manera similar, los helechos arborescentes pertenecientes al género *Cyathea* no generan madera secundaria. El tallo está formado en su mayoría por parénquima y tejido vascular. Por esta razón, el parámetro "*wood density*" no es adecuado y su incorporación en modelos de árboles leñosos podría producir estimaciones inexactas (Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Merino et al., 2023).

2.3.2 Procesamiento en Laboratorio

A partir de las muestras obtenidas en el campo, se registraron mediciones de longitud y de su respectivo peso. Estos datos fueron utilizados para el cálculo del volumen mediante la siguiente fórmula (1):

$$V = \pi \cdot r^2 \cdot h \quad (1)$$

Donde:

V = volumen de la muestra (cm³)

π = constante matemática (3,1416)

r = radio de la muestra (cm)

h = longitud de la muestra (cm)

Consecutivamente, las muestras fueron secadas en una estufa a 60°C hasta que su peso se volvió constante. Una vez logrado este criterio, se registró el peso seco correspondiente (P_s).

A partir de estos datos se calculó la densidad básica de la madera mediante la siguiente fórmula (2):

$$\rho = \frac{P_s}{V_v} \quad (2)$$

Donde:

ρ = densidad básica de la madera (g/cm³)

P_s = peso seco (g)

V_v = volumen verde (cm³)

En el caso de las especies con registros disponibles en la *Global Wood Density Database* (Zanne et al., 2009), se empleó el valor promedio de densidad básica correspondiente al género y se incorporó a la base de datos de estudio.

2.3.3 Estimación de Biomasa Aérea

La ecuación pan-tropical sugerida por Chave et al. (2014), corroborada con información de 4 004 árboles recolectados en 58 lugares tropicales con una gran diversidad de tipos de vegetación y condiciones climáticas, fue utilizada para calcular la biomasa aérea. La ecuación (3) empleada es la siguiente:

$$AGB = 0.0673 \cdot (\rho \cdot D^2 \cdot H)^{0.976} \quad (3)$$

Donde AGB representa la biomasa aérea cuantificada en kilogramos (kg); ρ constituye la densidad básica de la madera (g/cm³), D equivale al diámetro a la altura del pecho (cm) y H hace referencia a la altura total del árbol (m). Esta formulación incorpora al mismo tiempo las características físicas de la madera, las dimensiones estructurales del sujeto y la arquitectura del bosque, lo que posibilita disminuir el sesgo vinculado con el empleo de ecuaciones simplificadas o locales. Posteriormente, la biomasa aérea total por parcela fue obtenida al sumar la biomasa individual de cada uno de los árboles y se estandarizó a una hectárea (t/ha).

2.3.4 Estimación del Carbono Almacenado

Se estimó el contenido de carbono al tomar en cuenta que, por término medio, el 47-50% de la biomasa seca se compone de carbono, de acuerdo con las directrices del IPCC (2006). Por tanto, el carbono almacenado se calculó mediante la expresión (4):

$$C = 0.47 \cdot AGB \quad (4)$$

Este enfoque facilitó una estimación robusta y comparativa del carbono aéreo almacenado en bosques húmedos montañosos con elevada nubosidad y precipitaciones frecuentes, como los del área de estudio.

2.4 Análisis Estructural de los Bosques

Se realizó un análisis estructural de los bosques para describir cómo están organizados y distribuidos los individuos dentro de las parcelas de estudio, teniendo en cuenta que la estructura del bosque tiene un impacto en la acumulación de biomasa y, por ende, en el almacenamiento de carbono.

Para este propósito, el análisis se enfocó en calcular variables dasométricas asociadas con la distribución, tamaño y abundancia de la masa arbórea, tales como el DAP (diámetro a la altura del pecho) y la densidad de individuos; estas variables posibilitan caracterizar el estado sucesional y la estructura física del bosque. Las mediciones se llevaron a cabo en las parcelas mencionadas anteriormente, siguiendo el diseño estándar utilizado en monitoreos bióticos previos (Mostacedo & Fredericksen, 2000).

2.4.1 Estructura Horizontal

La estructura horizontal se evaluó mediante variables que describen la disposición espacial de los ejemplares y su contribución al área ocupada dentro del bosque:

- **Densidad**

Se determinó como el número total de árboles por unidad de área (ind/ha), lo que permitió evaluar la abundancia de individuos en cada tipo de bosque. La fórmula (5) utilizada es la siguiente:

$$D = N/A \quad (5)$$

En donde D es la densidad de individuos (ind/ha), N es el total de individuos arbóreos en el área y A es la superficie total del área (en hectáreas).

- **Área Basal (AB)**

Se estableció el área basal como la superficie transversal del fuste a una altura de 1.30 m (altura del pecho). Para su cálculo se utilizó el DAP (diámetro a la altura del pecho) registrado para cada ejemplar arbóreo dentro de las parcelas de estudio, siendo esta variable un indicador directo de la ocupación del espacio y de la contribución estructural de los individuos al bosque. Mediante la siguiente expresión (6):

$$AB = \pi \cdot \frac{D^2}{4} \quad (6)$$

Donde:

AB = área basal del árbol (m²)

D = diámetro a la altura del pecho (m)

π = constante (3.1416)

- **Distribución diamétrica**

Se realizaron clases diamétricas (cm) de los individuos con base en el DAP (diámetro a la altura del pecho) para examinar cómo está distribuido el tamaño de los árboles y valorar las condiciones estructurales del bosque. Este análisis permitió el reconocimiento de patrones relacionados con el crecimiento, la regeneración y la madurez del ecosistema. Los individuos se clasificaron en las siguientes clases diamétricas: De este modo, los ejemplares quedaron categorizados en seis intervalos específicos: 5–15 cm, 15,1–25 cm, 25,1–35 cm, 35,1–45 cm, 45,1–55 cm y 55,1–65 cm.

2.4.2 Análisis Estadístico

Los datos recolectados en campo se analizaron mediante estadística descriptiva para resumir el comportamiento de las variables evaluadas tanto en el bosque primario como en el secundario. Para el carbono acumulado y la biomasa aérea se determinó el promedio y la desviación típica, lo que permitió caracterizar la variabilidad de estos registros entre las diferentes parcelas. Además, para evaluar las diferencias entre ambos tipos de bosque, se ejecutó un análisis t de Student para muestras independientes con un nivel de significancia $\alpha = 0.05$, asumiendo varianzas heterogéneas. Por otra parte, se analizaron variables estructurales como la densidad de individuos y la distribución de frecuencias de altura y diamétricas, lo que facilitó describir la organización estructural del bosque y su relación con la acumulación de biomasa.

3. Resultados

3.1 Biomasa Aérea y Carbono

El carbono acumulado junto con la estimación de la biomasa aérea mostró variaciones entre ambas coberturas forestales (Tabla 1). La biomasa aérea en el ecosistema primario fue superior, con cifras que varían entre 134,88 y 204,56 *t/ha*. La media fue de 168,91 *t/ha* de biomasa equivalente a 79,39 t C/ha, lo cual guarda relación con una densidad de madera más elevada. En cuanto al bosque secundario, sus valores de biomasa fueron más bajos, con una variación que va de 67.30 a 184.17 *t/ha* y un promedio de 120.55 *t/ha*, lo que equivale a 56.66 t C/ha almacenado.

Por otro lado, el bosque secundario mostró una mayor variabilidad en los dos parámetros, lo que se evidenció en desviaciones estándar de 59,12 *t/ha* para la biomasa y de 27,79 t C/ha para el carbono. En cambio, el bosque primario mostró una variación de biomasa más baja, 34,87 *t/ha*, que equivale a 16,39 t C/ha. Sin embargo, al aplicar la prueba t de Student, no se detectaron discrepancias que fueran estadísticamente determinantes entre los grupos analizados ($p = 0,309$).

Tabla 1.

Evaluación de la biomasa aérea y el carbono acumulado en relación con los atributos estructurales y la densidad maderable en bosques primarios y secundarios.

Tipo de bosque	Parcela	N° individuos	N° especies	Densidad básica promedio de la madera (g/cm ³)	Biomasa aérea (t/ha)	Carbono almacenado (t C/ha)
Primario	P1	160	51	0.507	204.56	96.14
Primario	P4	228	63	0.502	134.88	63.39
Primario	P6	159	42	0.467	167.29	78.63
	Promedio	182.33	52	0.492	168.91	79.39
	Desv. estándar				34.87	16.39
Secundario	P2	176	40	0.449	110.2	51.79
Secundario	P3	139	27	0.491	67.3	31.63
Secundario	P5	174	38	0.445	184.17	86.56
	Promedio	163	35	0.462	120.55	56.66
	Desv. estándar				59.12	27.79

Fuente: Elaboración propia (2026).

En el bosque primario (*Figura 3*), la biomasa aumenta progresivamente desde las clases diamétricas menores hasta alcanzar su valor máximo en la clase de 25,1–35 *cm*, con aproximadamente 14 109 *kg*, para luego disminuir gradualmente en las clases superiores. Este patrón indica la presencia de individuos de tamaño intermedio que concentran gran parte de la biomasa del sistema. Asimismo, el área basal mantiene valores elevados entre las clases de 5–15

cm y 35,1–45 cm, evidenciando que existe una importante representación de árboles en crecimiento y árboles maduros.

Por otra parte, en el bosque secundario, la biomasa llega a su valor más alto en la clase diamétrica de 15,1-25 cm, con alrededor de 11 539 kg, y se reduce significativamente en las clases superiores. Este comportamiento muestra que la mayoría de las personas todavía están en fases intermedias de desarrollo, lo cual es característico de los bosques que se están recuperando sucesionalmente. A pesar de que la clase de 35,1–45 cm muestra un aumento leve, no se presenta una acumulación significativa de biomasa en las categorías más altas; esto demuestra que hay una falta de árboles grandes y que la estructura horizontal está menos desarrollada si se compara con el bosque primario. De manera similar, el área basal tiene valores más altos en las clases intermedias y bajas, lo que demuestra que predominan los individuos jóvenes y en desarrollo.

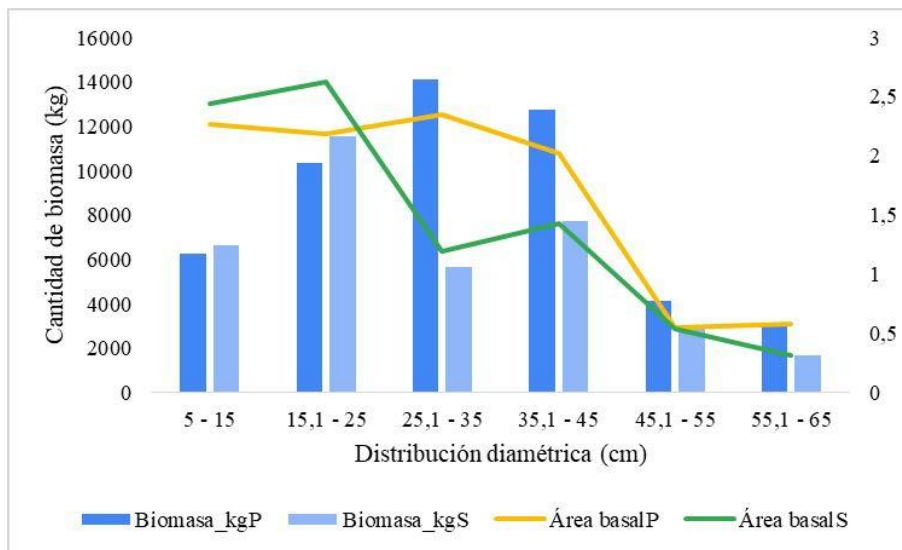


Figura 3. Distribución de la biomasa aérea por distribución diamétrica en bosque primario y secundario.

Fuente: Elaboración propia (2026).

La biomasa aérea y el DAP tienen una correlación positiva en el bosque primario (*Figura 4*), la biomasa se eleva de manera no lineal conforme el DAP aumenta. La regresión potencial tiene un coeficiente de determinación de $R^2 = 0,9375$, lo que sugiere que el DAP explica cerca del 93,75% de la variabilidad de la biomasa; también se nota algo de dispersión en los valores más elevados. Una correlación positiva entre el DAP y la biomasa aérea también se observa dentro del bosque secundario. Un coeficiente de determinación de $R^2 = 0,941$ indica que el modelo de regresión

potencial tiene un alto grado de ajuste. La distribución de los datos indica un patrón de crecimiento estable, pero con una dispersión menor que la del bosque primario.

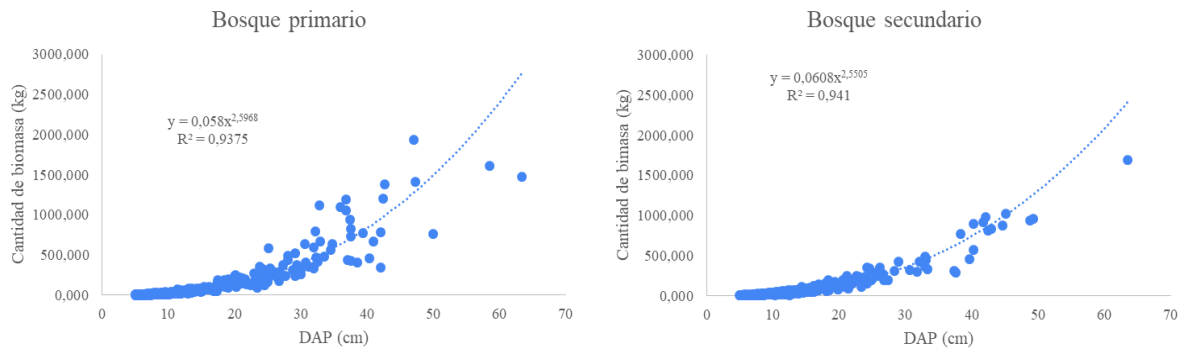


Figura 4. Interacción entre el DAP y el contenido de biomasa aérea en bosque primario y secundario.

Fuente: Elaboración propia (2026).

La biomasa aérea y el carbono almacenado muestran una distribución variable entre las especies que conforman los 10 máximos registros observados en el ecosistema primario (Figura 5); con 6724,43 kg de biomasa y 3160,48 kg de carbono, *Nectandra membranacea* es la especie más destacada; después *Elaeagia utilis* (3723,28 kg y 1749,94 kg) y *Vismia baccifera* (3593,17 kg y 1688,79 kg); especies que más aportan al almacenamiento de biomasa en este tipo de bosque.

En el bosque secundario, la distribución del carbono y la biomasa entre especies fue más concentrada *Piptocoma discolor*, con 7696,92 kg de carbono y 16376,42 kg de biomasa, se destaca por encima de *Alchornea glandulosa* (1545,56 kg y 3288,42 kg). Aunque se mantiene la relación directa entre biomasa y carbono, la contribución se centra en unas cuantas especies.

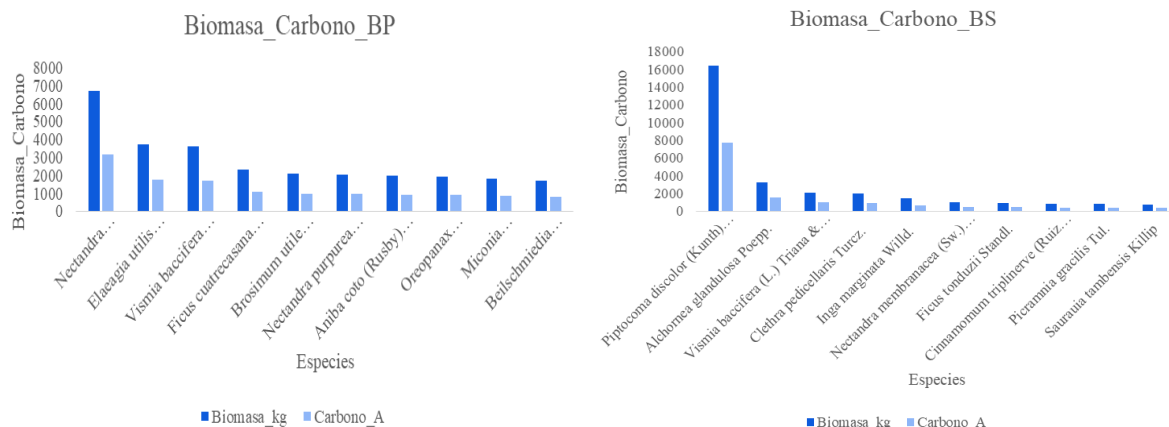


Figura 5. Biomasa aérea y carbono almacenado por especie en bosque primario y secundario.

Fuente: (Corporación Eléctrica del Ecuador [CELEC], 2018).

3.2 Densidad maderable (ρ) de las especies forestales identificadas

Dentro del *Anexo D* se recopilan los valores de densidad de la madera (ρ) establecidos para las 157 especies forestales inventariadas en la zona de estudio, lo cual abarcó un universo de 1037 ejemplares evaluados. A partir de estos registros, se estimaron los promedios correspondientes a cada tipo de cobertura, identificando variaciones entre ellas; en este sentido, el bosque primario exhibió una densidad media de $0,492 \text{ g/cm}^3$, valor que superó al registro del bosque secundario ($0,462 \text{ g/cm}^3$). Por otro lado, la *Tabla 2* resume los valores de densidad obtenidos mediante análisis de laboratorio para las especies forestales analizadas.

Tabla 2.

Determinación de la densidad de la madera para las especies evaluadas.

Especies	Densidad (g/cm^3)
<i>Clethra pedicellaris</i>	0,301
<i>Clethra revoluta</i>	0,272
<i>Elaeagia utilis</i>	0,321
<i>Hieronyma oblonga</i>	0,451
<i>Rudgea aff. cryptanta</i>	0,319
<i>Picramia gracilis</i>	0,390
<i>Spirotheca rimbachii</i>	0,168
<i>Weinmannia spruceana</i>	0,400
<i>Hierony alchorneoides</i>	0,352
<i>Psychotria tinctoria</i>	0,233
<i>Sapium glandulosum</i>	0,315
<i>Schizocalyx peruvianus</i>	0,309
<i>Condaminea corymbosa</i>	0,357
<i>Myriocarpa stipitata</i>	0,278

Fuente: Elaboración propia (2026).

4. Discusiones

A través de este estudio, se presenta una valoración cuantitativa de la biomasa aérea y los depósitos de carbono en formaciones boscosas primarias y secundarias ubicadas en la vertiente oriental de la cuenca del río Paute. Dicha región cuenta con escasos antecedentes de referencia, a pesar de su crítico rol ecológico e hidrológico en el austro ecuatoriano. Los niveles de biomasa y carbono del bosque primario (168,91 Mg/ha y 79,39 t C/ha) fueron mayores que los del bosque secundario (120,55 Mg/ha y 56,66 t C/ha). Estos datos son coherentes con lo que se ha informado para bosques montanos en la zona sur de Ecuador: la biomasa aérea está entre 104 y 158 Mg/ha e influye la historia de uso del suelo y la altitud (Spracklen & Righelato, 2016). En relación con el bosque primario, el bosque secundario acumuló cerca del 71 % de la biomasa que se registró en él, lo cual es coherente con lo observado en los bosques secundarios tropicales, donde la biomasa se incrementa progresivamente conforme se desarrolla la dinámica sucesional (Paredes Rodríguez et al., 2002).

Según el IPCC (2006), que establece que entre el 47 % y el 50 % de la biomasa aérea es carbono, en ambos tipos de bosque, la biomasa tuvo una relación directamente proporcional con el carbono almacenado. Sin embargo, los valores registrados fueron más bajos que los reportados para bosques siempreverdes de tierras bajas amazónicas en Ecuador, con estimaciones de hasta 271,5 Mg/ha (Cabrera Quezada et al., 2019). Esto se debe a las condiciones más favorables de estas áreas, donde el crecimiento de los árboles y la acumulación de biomasa son favorecidos por temperaturas más altas y una mayor disponibilidad de agua.

En base a los resultados obtenidos, la prueba t de Student mostró que las diferencias no fueron estadísticamente significativas ($p = 0.309$), aunque el bosque primario tuvo promedios más altos de carbono y biomasa en comparación con el bosque secundario. Este comportamiento podría estar vinculado con la dinámica natural del bosque primario, que se define por procesos de mortalidad, sustitución y caída de árboles grandes y constantes, sobre todo en áreas con suelos jóvenes que pueden provocar una inestabilidad estructural. Asimismo, la aparición de especies propias de estados sucesionales avanzados, como *Nectandra membranacea*, indica una composición de plantas más compleja; donde la biomasa se reparte entre organismos con diferentes dimensiones y tácticas ecológicas.

En cuanto a los bosques secundarios, la falta de diferencias significativas podría vincularse con la presencia predominante de especies pioneras y de rápido crecimiento, como *Clethra pedicellaris*

y *Piptocoma discolor*, que contribuyen a una pronta recuperación de biomasa en las fases iniciales e intermedias de la sucesión. La existencia de especies generalistas, como *Alchornea glandulosa* y *Vismia baccifera*, también demuestra una gran habilidad para adaptarse a condiciones ambientales cambiantes; esto favorece la acumulación de biomasa en esta clase de bosque.

En este sentido, la teoría de la hiperdiversidad sostiene que los ecosistemas tropicales tienen una gran variedad de especies y diversas estrategias ecológicas, lo que impacta directamente en los procesos de crecimiento, regeneración y acumulación de carbono (Barlow et al., 2018). Así, tanto el comportamiento ecológico del bosque primario como los procesos sucesionales y la composición floral del bosque secundario pueden dar cuenta de por qué no se han identificado estadísticamente las diferencias en biomasa y carbono entre ambos sistemas a través de la prueba t de Student.

La prueba t de Student mostró que las variaciones en materia orgánica y carbono entre los dos tipos de bosques no fueron estadísticamente significativas ($p = 0,309$). No obstante, se evidenció que ambos sistemas presentan diferencias en cuanto a sus sucesiones y su ecología al comparar las áreas basales y la biomasa por clases diamétricas. La mayor acumulación de biomasa en el bosque primario tuvo lugar entre las clases diamétricas intermedias y altas, sobre todo entre los 25,1-35 cm y los 35,1-45 cm.; indica que existen árboles adultos con la habilidad de almacenar mucho carbono.

Este comportamiento podría estar vinculado con la dinámica natural del bosque, que se caracteriza por procesos constantes de crecimiento, muerte, sustitución y caída de árboles grandes, sobre todo en zonas con suelos jóvenes que podrían crear cierta inestabilidad estructural, alterando la acumulación de carbono y biomasa. Asimismo, la aparición de especies como *Nectandra membranacea* muestra rasgos ecológicos propios de estados sucesionales más desarrollados.

Por el contrario, la biomasa del bosque secundario se concentró sobre todo en las clases diamétricas más pequeñas, entre 15,1 y 25 cm, lo que señala que predominan los individuos jóvenes y en crecimiento, propios de ecosistemas que están recuperándose por sucesión. Este patrón podría estar vinculado con la presencia de especies pioneras y de crecimiento rápido, como *Clethra pedicellaris* y *Piptocoma discolor*, que promueven una rápida recuperación de biomasa en las fases iniciales e intermedias de la sucesión. Además, la existencia de especies generalistas como *Alchornea glandulosa* y *Vismia baccifera* demuestra una notable habilidad para adaptarse a diversas circunstancias medioambientales y estados sucesionales. La teoría de la hiperdiversidad sostiene

que los ecosistemas tropicales tienen una gran variedad de especies y diversas estrategias ecológicas, lo cual impacta directamente en los procesos de crecimiento, regeneración y almacenamiento de carbono (Barlow et al., 2018).. La variabilidad ligada a la dinámica ecológica, la composición florística y los procesos sucesionales de cada bosque pudieron haber dificultado la identificación de divergencias estadísticas significativas entre las parcelas evaluadas.

Por otra parte, la interacción entre la materia orgánica y el DAP (diámetro a la altura del pecho) constituye un factor clave para comprender los procesos de acumulación de biomasa y carbono. En ambos ecosistemas se evidenció una correlación exponencial de carácter positivo entre estas variables, con coeficientes de determinación (R^2) superiores al 93%. Lo anterior confirma que el incremento diamétrico es un pilar determinante en el secuestro de carbono y biomasa dentro de los sistemas forestales. Estos resultados guardan correspondencia con las investigaciones de Fonseca-González et al. (2019) y Perea-Ardila et al. (2021), quienes señalan que el desarrollo del DAP se vincula de forma directa con un aumento en el potencial de reserva de carbono. Debido a esta fuerte relación, las ecuaciones alométricas que incorporan el diámetro permiten obtener estimaciones más precisas de biomasa aérea (Chave et al., 2014). La biomasa se eleva a un ritmo acelerado a medida que el DAP se incrementa, sobre todo en los árboles de gran tamaño, según la tendencia exponencial observada. Esto sucede porque el diámetro es la variable que tiene más impacto en la ecuación (3) alométrica usada (Chave et al., 2014). Cuando el DAP está elevado al cuadrado, cualquier aumento en el diámetro provoca un incremento desmedido de la biomasa calculada. Por lo tanto, aunque sean menos que los árboles con diámetros menores, aquellos de mayor diámetro almacenan una buena parte de la biomasa y el carbono forestal. La divergencia que se nota en los sujetos de diámetros altos, además, indica que los árboles con valores parecidos de DAP podrían mostrar diferencias en términos de biomasa a causa de fluctuaciones en la altura, la densidad maderera y las condiciones del crecimiento. Estos factores también juegan un papel en la ecuación alométrica y en el comportamiento estructural del bosque.

En el bosque primario predominan las especies con maderas más densas, lo que aumenta su participación en el carbono total al ser incluidas en la ecuación planteada por Chave et al. (2014); este rasgo también suele estar vinculado con un crecimiento más lento, una mayor longevidad y una acumulación de biomasa sostenida a largo plazo. La densidad de la madera tiene el potencial para explicar hasta un 30 % de la variación interespecífica en el contenido de carbono (Zanne et al., 2009). Por el contrario, en el bosque secundario las especies pioneras de madera menos densa

y con un índice de crecimiento más elevado fueron predominantes. Aunque esta táctica favorece la colonización de zonas perturbadas, produce una reducción en el almacenamiento de carbono por cada unidad de biomasa.

La composición de especies refleja esta diferencia funcional: *Vismia baccifera*, *Nectandra membranacea* y *Elaeagia utilis* proporcionaron valores de carbono parecidos, lo cual demuestra una distribución más balanceada entre diferentes taxones; este patrón se alinea con lo que se ha documentado en bosques andinos maduros, donde el carbono está concentrado en especies de gran tamaño y características funcionales disímiles (Segura-Madrigal et al., 2020; Velásquez Restrepo et al., 2012). En el nivel secundario, la recolección de datos se centró sobre todo en las especies *Alchornea glandulosa* y *Piptocoma discolor*, que son típicas de etapas intermedias de sucesión (Chazdon, 2014). La prevalencia de estas especies puede aumentar la susceptibilidad del ecosistema a alteraciones concretas, ya que la desaparición de estos taxones disminuiría significativamente su potencial como sumidero (Regil-García et al., 2020).

6. Conclusiones

Los bosques montanos evaluados en el sector de Guarumales exhibieron una notable capacidad de almacenamiento de biomasa aérea y carbono, consolidando su valor ecológico como depósitos naturales en los ecosistemas del austro ecuatoriano. Si bien las formaciones primarias registraron los promedios más elevados, los resultados evidencian la alta aptitud de las masas secundarias para la fijación y recuperación de carbono, especialmente en las etapas intermedias de la dinámica sucesional. Esto último resalta su papel estratégico en las estrategias de restauración ecológica y mitigación del cambio climático.

La composición florística, el avance sucesional y la existencia de individuos con diámetros prominentes se encuentran estrechamente ligados a la captura de carbono, en concordancia con las evaluaciones de biomasa y área basal. En este sentido, el bosque primario reflejó atributos propios de comunidades vegetales complejas y maduras, mientras que el bosque secundario presentó una dinámica activa de regeneración dominada por especies pioneras y ejemplares en crecimiento. Asimismo, se constató que el DAP (diámetro a la altura del pecho) constituye una de las variables predictivas de mayor relevancia para la estimación de la biomasa aérea, confirmando que los árboles de grandes dimensiones concentran una porción significativa del carbono ecosistémico.

Los datos obtenidos a través de esta investigación enriquecen el conocimiento técnico sobre los ecosistemas montanos de la región austral de Ecuador, sobre todo en una zona caracterizada por la escasez de información base respecto a carbono y biomasa. Estos hallazgos validan la trascendencia de dichas coberturas como almacenes naturales de carbono y enfatizan la función crucial que desempeñan los bosques secundarios en la conservación, restauración ecológica y mitigación del cambio climático dentro de entornos modificados.

Aunque la investigación permitió describir la habilidad de los bosques de Guarumales para almacenar carbono y biomasa, aumentar el tamaño de las muestras posibilitaría obtener estimaciones más representativas acerca de la variabilidad funcional y estructural de estos ecosistemas. Asimismo, supervisar las parcelas permanentes ayudaría a entender con mayor exactitud la dinámica de sucesión, las tasas de recobro de biomasa y las variaciones en la captura de carbono con el paso del tiempo, ante las características geomorfológicas y climáticas específicas del área.

A fin de lograr una perspectiva más completa del potencial de almacenamiento de estos bosques montanos, las investigaciones futuras podrían incluir otros elementos del carbono forestal, como

la hojarasca, el carbono orgánico del suelo y la biomasa subterránea. Estos hallazgos constituyen un respaldo técnico fundamental para iniciativas de conservación, restauración ecológica y esquemas de compensación de emisiones, lo que permitirá reafirmar el valor ecológico que poseen las coberturas boscosas primarias y secundarias como entornos estratégicos para el secuestro de carbono en el austro ecuatoriano.

7. Referencias Bibliográficas

- Aide, T. M., Grau, H. R., & Múnera, C. (2019). Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2018). *Biological Conservation*, 239, 108236.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108236>
- Baccini, A., Goetz, S. J., Walker, W. S., Laporte, N. T., Sun, M., Sulla-Menashe, D., & Houghton, R. A. (2017). Tropical forests are a net carbon source based on aboveground measurements of gain and loss. *Science*, 358(6360), 230–234.
<https://doi.org/10.1126/science.aam5962>
- Barlow, J., França, F., Gardner, T. A., Hicks, C. C., Lennox, G. D., Berenguer, E., & Graham, N. A. (2018). The future of hyperdiverse tropical ecosystems. *Nature*, 559(7715), 517–526.
<https://doi.org/10.1038/s41586-018-0301-1>
- Bruijnzeel, L. A. (2004). Hydrological functions of tropical forests: Not seeing the soil for the trees? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 104(1), 185–228.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.01.015>
- Cabrera Quezada, M., Segura Chávez, E., Sinche Chele, F., Maldonado Ortiz, L., & Tierres Mayorga, J. (2019). Estructura y estimación del carbono acumulado en el estrato arbóreo de un bosque siempreverde de tierras bajas: Caso Parque Ecológico Recreacional Lago Agrio, Sucumbíos, Ecuador. *Ciencia y Tecnología*, 12(2), 85–92.
<https://doi.org/10.18779/cyt.v12i2.329>
- Carrión-Mero, P., Urgiléz-Vinueza, A., Berrezueta, E., Rodríguez, G., & Ricaurte, C. (2021). Geohazards and environmental management in the Paute River basin, Ecuador. *Geosciences*, 11(6), 255. <https://doi.org/10.3390/geosciences11060255>

- Chapin, F. S., Matson, P. A., & Vitousek, P. M. (2011). *Principles of terrestrial ecosystem ecology* (2nd ed.). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-9504-9>
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B., & Vieilledent, G. (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>
- Chazdon, R. L. (2014). *Second growth: The promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. University of Chicago Press. https://www.google.com.ec/books/edition/Second_Growth/EYhFAwAAQBAJ?hl=en&gbpv=1
- Corporación Eléctrica del Ecuador [CELEC]. (2018). Convenio de cooperación para el monitoreo biótico del Complejo Hidroeléctrico Paute. <https://www.celec.gob.ec/transelectric/>
- Da Silva, R. P. (2015). Allometric equations for estimating biomass of *Euterpe precatoria* in the Amazon. *Forests*, *6*(2), 450–465. <https://doi.org/10.3390/f6020450>
- FAO. (2020). Global Forest Resources Assessment 2020 – Main report. *Food and Agriculture Organization of the United Nations*. <https://www.fao.org/3/ca9825en/ca9825en.pdf>
- Fonseca-González, W., Villalobos-Chacón, R., & Rojas-Vargas, M. (2019). Potencial de mitigación del cambio climático de los ecosistemas forestales caducifolios en Costa Rica: Modelos predictivos de biomasa y carbono. *Revista de Ciencias Ambientales (Tropical Journal of Environmental Sciences)*, *53*(2), 111-131. <https://doi.org/10.15359/rca.53-2.5>

- Goodman, R. C., Phillips, O. L., & del Castillo Torres, D. (2013). Amazon palm biomass and allometry. *Forest Ecology and Management*, 310, 994–1004.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.09.045>
- Heinrich, V. H., Vancutsem, C., Dalagnol, R., Rosan, T. M., Fawcett, D., Silva-Junior, C. H., & Aragão, L. E. (2023). The carbon sink of secondary and degraded humid tropical forests. *Nature*, 615(7952), 436–442. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05679-w>
- Homeier, J., Báez, S., & Bräuning, A. (2021). Tropical montane forests under climate change. *Biotropica*, 53(4), 933–947. <https://doi.org/10.1111/btp.12991>
- IPCC. (2006). 2006 IPCC guidelines for national greenhouse gas inventories: Volume 4. *Agriculture, Forestry and Other Land Use*. <https://www.ipcc-nggip.iges.or.jp/public/2006gl/vol4.html>
- Lozano, P., Aguirre, N., & Espinoza, E. (2018). Modelos alométricos para estimar el almacenamiento de carbono de bosques montanos bajos en el sur del Ecuador. *Bosque*, 39(3), 495–506. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002018000300495>
- MAATE. (2022). *Estrategia Nacional de Cambio Climático 2022–2030*. Ministerio del Ambiente, Agua y Transición Ecológica. <https://www.ambiente.gob.ec>
- Malhi, Y., Doughty, C. E., & Galbraith, D. (2015). The allocation of ecosystem net primary productivity in tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 370(1666), 20140058. <https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0058>
- Merino, G., Ramírez-Barahona, S., Olson, M. E., Núñez-Farfán, J., García-Oliva, F., & Eguiarte, L. E. (2023). Distribution and morphological variation of tree ferns (Cyatheaceae). *PLOS ONE*, 18(10), e0291945. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0291945>

- Minga, D., Guzmán, N., & Jiménez, M. (2019). *Árboles de los bosques de las estribaciones orientales de la cuenca del río Paute*. Universidad del Azuay.
<https://publicaciones.uazuay.edu.ec>
- Mostacedo, B., & Fredericksen, T. S. (2000). *Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal*. Proyecto BOLFOR. <http://www.bionica.info/biblioteca/mostacedo2000ecologiavegetal.pdf>
- Odum, E. P. (1969). The strategy of ecosystem development. *Science*, *164*(3877), 262–270.
<https://doi.org/10.1126/science.164.3877.262>
- Paredes Rodríguez, H., Lopez, M., Koning, F., & Benitez, P. (2002). Estimación de carbono en biomasa de bosques secundarios y plantaciones forestales en el noroccidente del Ecuador. *Proyecto GTZ – Universidad de Göttingen*.
https://www.researchgate.net/publication/373598049_Estimacion_de_Carbono_en_biomasa_de_bosques_secundarios_y_plantaciones_forestales_en_el_Noroccidente_del_Ecuador
- Perea-Ardila, M. A., Andrade-Castañeda, H. J., & Segura-Madrigal, M. A. (2021). Estimación de biomasa aérea y carbono con teledetección en bosques altoandinos de Boyacá, Colombia: Estudio de caso Santuario de Fauna y Flora Iguaque. *Revista Cartográfica*, *102*, 99–123.
<https://doi.org/10.35424/rcarto.i102.821>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., & Gurvich, D. E. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, *61*, 167–234.
<https://doi.org/10.1071/BT12225>

Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo. (2023). *Forests can help us limit climate change – here is how.* . <https://climatepromise.undp.org/news-and-stories/forests-can-help-us-limit-climate-change-here-how>

Regil-García, H. H., Franco-Maass, S., Endara-Agramont, A. R., Flamenco-Sandoval, A. F., Espinoza-Maya, A. C.-C., & Pérez-Vega, B. A. (2020). Procesos de pérdida y recuperación del contenido de carbono en biomasa aérea en las zonas forestales del área de protección de flora y fauna Nevado de Toluca en el periodo 2000–2013. *Revista Geográfica de América Central*, 64(1), 181-211. <https://doi.org/10.15359/rgac.64-1.8>

Rodríguez de Francisco, J. C., Budds, J., & Boelens, R. (2013). Payment for environmental services and unequal resource control in Pimampiro, Ecuador. *Society & Natural Resources*, 26(10), 1217–1233. <https://doi.org/10.1080/08941920.2012.719932>

Segura-Madrigal, M. A., Andrade, H. J., & Sierra Ramírez, E. (2020). Diversidad florística y captura de carbono en robledales y pasturas con árboles en Santa Isabel, Tolima, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 68(2), 383–393. <https://doi.org/10.15517/rbt.v68i2.37704>

Spracklen, D. V., & Righelato, R. (2016). Carbon storage and sequestration of re-growing montane forests in southern Ecuador. *Forest Ecology and Management*, 364, 139–144. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.01.001>

Urgiléz-Vinueza, A., Robles, J., Bakker, M., Guzman, P., & Bogaard, T. (2020). Characterization and hydrological analysis of the Guarumales deep-seated landslide in the tropical Ecuadorian Andes. *Geosciences*, 10(7), 267. <https://doi.org/10.3390/geosciences10070267>

Velásquez Restrepo, J. O., Maniguaje, N. L., & Duque, Á. J. (2012). Diversidad y dinámica de un bosque subandino de altitud en la región norte de los Andes colombianos. *Revista de Biología Tropical*, 60(2), ., 60(2), 943–952.

http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442012000200034&lng=en&tlng=es.

Williamson, G. B., & Wiemann, M. C. (2010). Measuring wood specific gravity... correctly. *American Journal of Botany*, 97(3), 519–524. <https://doi.org/10.3732/ajb.0900243>

Zanne, A. E., López-González, G., Coomes, D. A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S. L., Miller, R. B., Swenson, N. G., Wiemann, M. C., & Chave, J. (2009). Global wood density database [Data set]. *Dryad*. <https://doi.org/10.5061/dryad.234>

9. Anexos

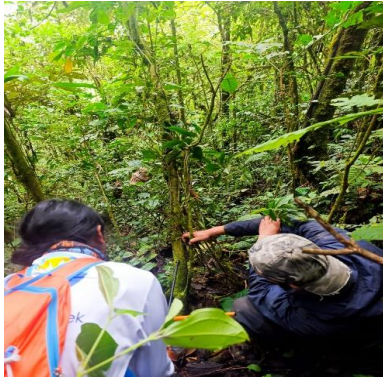
Anexo A. Fotografías del área de estudio.

Figura A1. Área de estudio donde se identificó la parcela de muestreo P3 y se registraron las coordenadas geográficas del bosque. De izquierda a derecha se observa: Foto 1, verificación de coordenadas mediante brújula; Foto 2, medición de la parcela; Fotos 3 y 4, colocación de la piola para delimitar la parcela; Foto 5, establecimiento de puntos de medición dentro de la parcela; y Foto 6, registro fotográfico del trabajo de campo realizado.



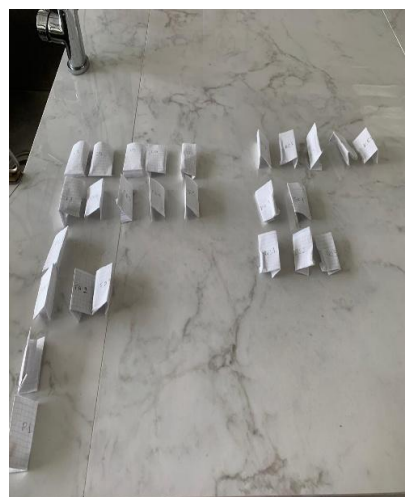
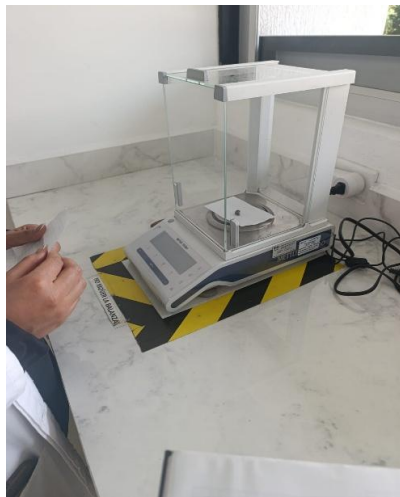
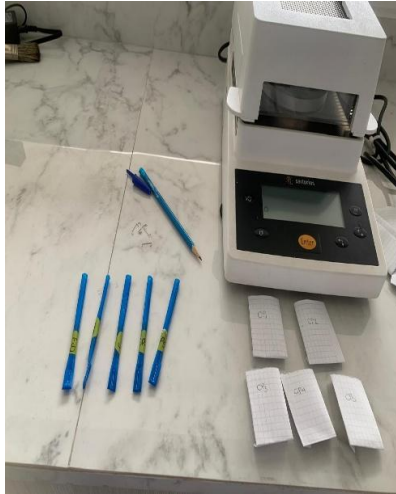
Anexo B. *Fotografías del proceso metodológico de campo.*

Figura B1. Registro fotográfico del proceso de trabajo de campo para la obtención de muestras de madera en parcelas de bosque primario y secundario. De izquierda a derecha y de arriba hacia abajo se observa: *Foto 1*, selección de individuos arbóreos con diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 5 cm; *Fotos 2 y 3*, perforación del tronco mediante barreno de Pressler a la altura del pecho para la obtención de la muestra; *Fotos 4 y 5*, extracción cuidadosa de la muestra de madera; *Foto 6*, registro del trabajo de campo realizado por las autoras; *Foto 7*, etiquetado de las muestras recolectadas; *Foto 8*, sellado de la muestra en un sorbete para su posterior conservación; *Foto 9*, almacenamiento de las muestras en un contenedor térmico (cooler) para su transporte; *Foto 10*, sellado del orificio en el tronco para evitar daños al árbol; y *Foto 11*, vista panorámica del bosque donde se realizó el estudio.



Anexo C. Fotografías del procesamiento de muestras de madera en laboratorio.

Figura C1. Registro fotográfico, de izquierda a derecha y de arriba hacia abajo se observa: *Foto 1*, identificación y separación de las muestras por especie para su posterior análisis; *Foto 2*, elaboración de etiquetas en papel correspondientes a cada muestra; *Foto 3*, medición de las muestras; *Fotos 4 y 5*, pesaje de las muestras en balanza digital, incluyendo el tarado de la balanza para evitar errores y el registro de valores del peso verde; *Foto 6*, organización de las muestras con sus respectivas etiquetas; *Fotos 7 y 8*, colocación de las muestras en la estufa para el proceso de secado y obtención de valores del peso seco; y *Foto 9*, almacenamiento final de las muestras para su posterior análisis.



Anexo D. Lista de especies.

Especies	ρ (g/cm ³)	Fuente	n
Alchornea glandulosa Poepp.	0,412	Global Wood Density Database	-
Allophylus scrobiculatus (Poepp.) Radlk.	0,513	Global Wood Density Database	-
Allophylus sp.	0,513	Global Wood Density Database	-
Alsophila erinacea (H. Karst.) D.S. Conant	Helecho		
Aniba sp. 3	0,665	Global Wood Density Database	-
Aniba coto (Rusby) Kosterm.	0,665	Global Wood Density Database	-
Bactris setulosa H. Karst.	Palma		
Banara guianensis Aubl.	0,64	Global Wood Density Database	-
Banara guianensis Aubl.	0,64	Global Wood Density Database	-
Banara nitida Spruce ex Benth.	0,64	Global Wood Density Database	-
Beilschmiedia sp. 1	0,573	Global Wood Density Database	-
Beilschmiedia tovarensis (Klotzsch & H. Karst. ex Meisn.) Sach. Nishida	0,573	Global Wood Density Database	-
Boehmeria caudata Sw.	0,364	Global Wood Density Database	-
Brosimum utile (Kunth) Oken	0,67	Global Wood Density Database	-
Brunellia stenoptera Diels	0,315	Global Wood Density Database	-
Cecropia aff. telenitida Cuatrec.	0,34	Global Wood Density Database	-
Cecropia sp.	0,34	Global Wood Density Database	-
Cecropia sp. 1	0,34	Global Wood Density Database	-
Cecropia velutinella Diels	0,34	Global Wood Density Database	-
Cecropia aff. angustifolia Trécul	0,34	Global Wood Density Database	-
Cecropia marginalis Cuatrec.	0,34	Global Wood Density Database	-
Cedrela odorata L.	0,438	Global Wood Density Database	-
Cinnamomum sp. 1	0,471	Global Wood Density Database	-
Cinnamomum triplinerve (Ruiz & Pav.) Kosterm.	0,471	Global Wood Density Database	-
Clethra pedicellaris Turcz.	0,301	Campo	5
Clethra revoluta (Ruiz & Pav.) Spreng.	0,272	Campo	5
Coccoloba mollis Casar.	0,687	Global Wood Density Database	
Condaminea corymbosa (Ruiz & Pav.) DC.	0,357	Campo	5
Coussapoa villosa Poepp. & Endl.	0,479	Global Wood Density Database	-
Cupania aff. latifolia Kunth	0,611	Global Wood Density Database	-
Cupania cinerea Poepp.	0,611	Global Wood Density Database	-
Cyathea conjugata (Spruce ex Hook.) Domin	Helecho		
Cyathea sp.	Helecho		
Cyathea sp. 1	Helecho		
Cyathea caracasana (Klotzsch) Domin	Helecho		
Dacryodes peruviana (Loes.) H.J. Lam	0,563	Global Wood Density Database	-
Dacryodes sp. 1	0,563	Global Wood Density Database	-
Diplotropis sp. 1	0,737	Global Wood Density Database	-
Elaeagia utilis (Goudot) Wedd.	0,321	Campo	5
Elaeagia laxiflora Standl. & Steyerl.	Muerto		
Endlicheria canescens Chanderb.	0,503	Global Wood Density Database	-
Endlicheria sp.	0,503	Global Wood Density Database	-
Ericaceae indet.	-		-
Esenbeckia amazonica Kaastra	1,048	Global Wood Density Database	-
Eugenia egensis DC.	0,727	Global Wood Density Database	-

FABACEAE indet.	-		-
Faramea multiflora A. Rich.	0,584	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Faramea multiflora A. Rich. ex DC.	0,584	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Ficus cuatrecasana Dugand	0,411	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Ficus apollinaris Dugand	0,411	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Ficus maxima Mill.	0,411	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Ficus tonduzii Standl.	0,411	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Ficus trigona L. f.	0,411	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Gordonia fruticosa (Schrad.) H. Keng	0,59	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Guarea macrophylla Vahl	0,56	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Guatteria tomentosa Rusby	0,562	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Guettarda crispiflora Vahl	0,743	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Hasseltia floribunda Kunth	0,53	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Hedyosmum goudotianum Solms	0,45	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Helicostylis towarensis (Klotzsch & H. Karst.) C.C. Berg	0,643	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Hieronyma alchorneoides Allemão	0,352	Campo	3
Hieronyma oblonga (Tul.) Müll. Arg.	0,451	Campo	5
Hirtella recurva (Spruce ex Prance) Sothers & Prance	0,782	<i>Global Wood Density Database</i>	-
ICACINACEAE indet.	-		-
Ilex nervosa Triana	0,558	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Indeterminada	-		-
INDETERMINADA 1	-		-
Inga sp. 1	0,579	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Inga sp. 3	0,579	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Inga sp. 4	0,579	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Inga sp. 6	0,579	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Inga marginata Willd.	0,579	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Inga oerstedia Benth. ex Seem.	0,579	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Inga punctata Willd.	0,579	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Inga villosissima Benth.	0,579	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Isertia laevis (Triana) B.M. Boom	0,553	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Lacistema aggregatum (P.J. Bergius) Rusby	0,509	<i>Global Wood Density Database</i>	-
LAURACEA	-		-
Licaria sp. 1	0,808	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Licaria sp1.	0,808	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Maquira guianensis Aubl.	0,563	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Miconia argyrophylla DC.	0,633	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Miconia pausana Wurdack	0,633	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Miconia pilgeriana Ule	0,633	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Miconia sp.	0,633	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Miconia sp. 4	0,633	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Miconia sp.11	0,633	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Miconia sp10.	0,633	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Miconia argyrophylla DC.	0,633	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Miconia brevitheca Gleason	0,633	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Miconia dolichorrhyncha Naudin	0,633	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Miconia elata (Sw.) DC.	0,633	<i>Global Wood Density Database</i>	-

Miconia glaucescens Triana	0,633	Global Wood Density Database	-
Miconia insularis Gleason	0,633	Global Wood Density Database	-
Miconia pausana Wurdack	0,633	Global Wood Density Database	-
Myrcia sp. 1	0,81	Global Wood Density Database	-
Myrcia sp. 2	0,81	Global Wood Density Database	-
Myriocarpa stipitata Benth.	0,278	Campo	5
Nectandra aff. pearcei Mez	0,575	Global Wood Density Database	-
Nectandra reticulata	0,575	Global Wood Density Database	-
Nectandra aff. pearcei Mez	0,575	Global Wood Density Database	-
Nectandra membranacea (Sw.) Griseb.	0,575	Global Wood Density Database	-
Nectandra pearcei Mez	0,575	Global Wood Density Database	-
Nectandra purpurea (Ruiz & Pav.) Mez	0,575	Global Wood Density Database	-
Neea divaricata Poepp. & Endl.	0,629	Global Wood Density Database	-
Ocotea aff. bofo Kunth	0,522	Global Wood Density Database	-
Ocotea bofo Kunth	0,522	Global Wood Density Database	-
Oreopanax grandifolius Borchs.	0,52	Global Wood Density Database	-
Oreopanax microflorous Borchs.	0,52	Global Wood Density Database	-
Palicourea guianensis Aubl.	0,546	Global Wood Density Database	-
Persea pseudofasciculata L.E. Kopp	0,514	Global Wood Density Database	-
Picramnia gracilis Tul.	0,39	Campo	5
Piper crassinervium Kunth	0,393	Global Wood Density Database	-
Piper lineatum Ruiz & Pav.	0,393	Global Wood Density Database	-
Piper sp1.	0,393	Global Wood Density Database	-
Piper fuliginosum Sodiro	0,393	Global Wood Density Database	-
Piper imperiale (Miq.) C. DC.	0,393	Global Wood Density Database	-
Piptocoma discolor (Kunth) Pruski	0,47	Global Wood Density Database	-
Piptocoma discolor (Kunth) Pruski	0,47	Global Wood Density Database	-
Pleurothyrium sp. 1	0,47	Global Wood Density Database	-
Pourouma cecropiifolia Mart.	0,386	Global Wood Density Database	-
Pourouma guianensis Aubl.	0,386	Global Wood Density Database	-
Prunus sp. 1	0,581	Global Wood Density Database	-
Psychotria sp.	0,233	Global Wood Density Database	-
Psychotria tinctoria Ruiz & Pav.	0,233	Campo	2
Rollinia dolichopetala R.E. Fr.	0,36	Global Wood Density Database	-
Rollinia cf. andicola Maas & Westra	0,36	Global Wood Density Database	-
Rollinia dolichopetala R.E. Fr.	0,36	Global Wood Density Database	-
RUBIACEAE	-		-
Rudgea aff. cryptantha Standl.	0,319	Campo	5
Sapium glandulosum (L.) Morong	0,315	Campo	5
Saurauia tambensis Killip	0,398	Global Wood Density Database	-
Saurauia adenodonta Sleumer	0,398	Global Wood Density Database	-
Saurauia tambensis Killip	0,398	Global Wood Density Database	-
Schizocalyx peruvianus (K. Krause) Kainul. & B. Bremer	0,309	Campo	5
Siparuna harlingii S.S. Renner & Hausner	0,656	Global Wood Density Database	-
Solanum sp.	0,411	Global Wood Density Database	-
Solanum sp.1	0,411	Global Wood Density Database	-
Solanum nutans Ruiz & Pav.	0,411	Global Wood Density Database	-
Spirotheca rimbachii Cuatrec.	0,168	Campo	5

Stylogyne longifolia (Mart. ex Miq.) Mez	0,482	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Stylogyne serpentina Mez	0,482	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Tabernaemontana columbiensis (L. Allorge) Leeuwenb.	0,524	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Tetrorchidium macrophyllum Müll. Arg.	0,454	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Tetrorchidium macrophyllum Müll. Arg.	0,454	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Trema micranthum (L.) Blume	0,335	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Turpinia occidentalis (Sw.) G. Don	0,394	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Urera baccifera (L.) Gaudich. ex Wedd.	0,32	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Urera baccifera (L.) Gaudich. ex Wedd.	0,32	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Urera caracasana (Jacq.) Gaudich. ex Griseb.	0,32	<i>Global Wood Density Database</i>	-
URTICACEAE	-		-
Viburnum aff. toronis Killip & A.C. Sm.	0,631	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Vismia aff. macrophylla Kunth	0,49	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Vismia baccifera (L.) Triana & Planch.	0,49	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Vismia baccifera (L.) Triana & Planch.	0,49	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Vismia tomentosa Ruiz & Pav.	0,49	<i>Global Wood Density Database</i>	-
Weinmannia spruceana Engl.	0,4	Campo	5