

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA  
LA MOLINA**

**FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES**



**“MODELAMIENTO ESTRUCTURAL DE LA COMPLEJIDAD,  
CONECTIVIDAD Y CARBONO EN BOSQUES INTERVENIDOS  
DE LA AMAZONÍA PERUANA”**

**TESIS PARA OPTAR EL TÍTULO DE  
INGENIERO FORESTAL**

**PRESENTADO POR:  
JESÚS MIGUEL MARÍN DÍAZ**

**LIMA – PERÚ**

**2021**

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA  
LA MOLINA**

**FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES**

**“MODELAMIENTO ESTRUCTURAL DE LA COMPLEJIDAD,  
CONECTIVIDAD Y CARBONO EN BOSQUES INTERVENIDOS  
DE LA AMAZONÍA PERUANA”**

Presentada por:

**JESÚS MIGUEL MARÍN DÍAZ**

Tesis para optar el Título Profesional de:

**INGENIERO FORESTAL**

Sustentada y aprobada por el siguiente jurado:

---

Ing. Carlos Rafael Vargas Salas

PRESIDENTE

---

Mg.Sc. Jorge Mario Chávez Salas

MIEMBRO

---

Ph.D. Carlos Augusto Reynel Rodríguez

MIEMBRO

---

Mg.Sc. Víctor Manuel Barrena Arroyo

ASESOR

# ***DEDICATORIA***

*A mi madre y mi hermana*

*y*

*A todos aquellos con una incesante curiosidad.*

*But the thorn had not yet reached her heart,  
so the rose's heart remained white,  
for only a Nightingale's heart's-blood  
can crimson the heart of a rose...  
(Oscar Wilde, "The Nightingale and the Rose").*

## ***AGRADECIMIENTOS***

A nivel institucional, deseo agradecer tanto al Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), al Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP), y a mi alma mater, la Universidad Nacional Agraria La Molina (UNALM), por permitirme laborar en el proyecto SAL, brindándome las facilidades necesarias para obtener la información que requería. A su vez, agradecer a la Universidad Nacional del Alto Amazonas (UNAAA) por permitirnos utilizar sus instalaciones en la etapa de campo.

A nivel personal, deseo mostrar mi más grande agradecimiento hacia el Mg. Sc. Reynaldo Solis, coordinador del proyecto SAL en Perú, al darme mi primera oportunidad de liderar a un grupo de personas y otorgarme libertad creativa para desarrollar una investigación con la información que colectaba. Este acto me permitió dar rienda suelta a mi imaginación y ambición, desarrollando una tesis con cuatro temáticas distintas.

De la misma forma, agradecer a mi asesor, el Mg. Sc. Víctor Barrena, quien aceptó de buena manera la tarea de apoyarme en este trabajo, guiándome en varios aspectos formales de la estructura del documento y, especialmente, por hacerme “pisar tierra”, al ayudarme a cortar lazos emocionales con los primeros (y muy extensos) borradores escritos, dando una mejor fluidez a la estructura de la tesis.

Este documento se ha escrito a lo largo de tres años, desarrollándose en distintas partes del Perú. De esta manera, agradezco a todas aquellas personas que, cruzándose en mi camino, de alguna manera me apoyaron, brindándome su hogar, equipos, un lugar tranquilo, un escritorio o una silla; lo que ayudó en gran medida a que pueda terminar de escribir esta investigación. Soy consciente que he tenido muchas oportunidades para desarrollar este trabajo, y que en muchas situaciones estas se originaron por eventos de simple casualidad. Sin embargo, no es solo “suerte” la que acompaña a tales casualidades, es el poder de las convicciones y las decisiones que uno toma, lo que logra que esa oportunidad se dirija y logre tornarse a favor tuyo.

Por último, es preciso mencionar a quienes, si bien no he llegado a conocer en persona, sus ideas y trabajos me permitieron desarrollar y explotar temas enteramente desconocidos por mí en ese entonces: Grace, Asner, McElhinny, Rosseel, Saura, Vogt y Ali. Sus investigaciones afianzaron en mí la fascinación por seguir conociendo más.

## ***RESUMEN***

A pesar de las múltiples investigaciones orientadas a los bosques amazónicos, aún existen muy pocos estudios que evalúen la conectividad estructural, como mecanismo que influye en la diversidad o en el almacenamiento de carbono. A fin de evaluar si tal interrelación existe, se levantaron parcelas temporales en bosques sujetos a intervención antrópica, distribuidas en el distrito de Yurimaguas (Loreto, Perú), zona que representa un gran mosaico de actividades agropecuarias (cultivos transitorios y permanentes, plantaciones forestales, pastizales, ganadería, palma aceitera) incrustadas en pleno bosque amazónico. De este modo, tanto el stock de carbono como la complejidad estructural fueron calculados por medio de atributos estructurales, utilizando información típica (diámetros, alturas, coordenadas e identificación botánica, principalmente) que suele colectarse en inventarios forestales. En el caso de la conectividad, utilizando imágenes RapidEye® y realizando un análisis en conjunto de la teoría de grafos con patrones morfoespaciales, fue posible evaluar el paisaje de forma automática, identificando la importancia relativa de cada parche de bosque. La interrelación de parámetros fue posible gracias a la especificación de un modelo de ecuaciones estructurales (SEM). El modelo permitió corroborar un fuerte efecto directo de la complejidad sobre el carbono aéreo (AGC) ( $\beta=0,760$ ) y el carbono subterráneo (BGC) ( $\beta=0,565$ ); a su vez cuantificó un considerable efecto total de la conectividad sobre AGC ( $\beta=0,495$ ); en contraste a BGC ( $\beta=0,234$ ), presentándose además un desacoplamiento total ( $\beta=0,04$ ) en la interacción entre AGC y BGC. Este estudio presenta una metodología detallada del desarrollo de un índice de complejidad estructural, que permitió calificar y discriminar bosques bajo un patrón común de comparación. A la par se desarrolló un amplio estudio de conectividad estructural, con la capacidad de identificar elementos de gran importancia sobre el paisaje forestal. El uso de ambas métricas permitiría el desarrollo de instrumentos de gestión alineados a un manejo forestal más adecuado.

**Palabras clave:** Modelamiento de ecuaciones estructurales (SEM), stock de carbono, complejidad estructural, conectividad estructural, bosques amazónicos.

## ***ABSTRACT***

Despite continued research focused on Amazonian forests, there are still very few studies evaluating the structural connectivity as a mechanism that influence complexity or carbon storage. To assess whether such interrelation exists, temporal plots were installed in disturbed anthropogenic forests, distributed in the Yurimaguas district (Loreto, Peru), an area that represents a large mosaic of agricultural activities (transitory and permanent crops, forest plantations, grasslands, livestock, oil palm) embedded in the Amazon Forest. In this way, both the carbon stock and the stand structural complexity were calculated by means of structural attributes, using typical information (diameters, height, coordinates, and species identification, mainly) that is usually collected in forest inventories. In the case of structural connectivity, using RapidEye® images and performing a joint analysis involving graph theory with morphological spatial patterns (MSPA), it was possible to automatically assess the landscape, identifying the relative importance of each forest patch. The interrelation of parameters was possible through the specification of a structural equation model (SEM). The model confirmed a strong direct effect of complexity on aboveground carbon (AGC) ( $\beta=0,760$ ) and belowground carbon (BGC) ( $\beta=0,565$ ); in turn, it quantified a considerable total effect of connectivity on AGC ( $\beta=0,495$ ); in contrast to BGC ( $\beta=0,234$ ), also presenting a total decoupling ( $\beta=0,040$ ) in the interaction between AGC and BGC. This study introduces a detailed methodology that developed an index of structural complexity, which allowed different forests to be classified and discriminated, under a common comparison pattern. At the same time, a comprehensive study of structural connectivity was developed, with the ability to identify elements of great importance on the forest landscape. The use of both metrics would allow the development of instruments aligned to a more adequate forest management.

**Keywords:** Structural equation modeling (SEM), carbon stock, stand structural complexity, structural connectivity, Amazon forests.

# ÍNDICE GENERAL

<b>I. INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>1</b>
<b>II. REVISIÓN DE LITERATURA</b> .....	<b>4</b>
<b>2.1. STOCK DE CARBONO</b> .....	<b>4</b>
2.1.1. Carbono .....	4
2.1.2. Efecto antrópico.....	4
2.1.3. Fragmentación – Efecto borde.....	6
<b>2.2. COMPLEJIDAD ESTRUCTURAL</b> .....	<b>7</b>
2.2.1. Índices.....	8
2.2.2. Atributos estructurales .....	9
a. Distribución horizontal .....	11
b. Diversidad de especies.....	12
c. Diversidad de tamaños.....	14
d. Diversidad vertical.....	15
e. Individuos en pie y emergentes .....	16
f. Necromasa .....	17
<b>2.3. PATRONES ESPACIALES</b> .....	<b>18</b>
2.3.1. Conectividad.....	18
a. Conectividad estructural .....	19
2.3.2. Análisis de patrones morfoespaciales (MSPA) .....	19
a. Procesamiento.....	20
b. Grafos .....	22
a. Comparación entre índices .....	23
b. Importancia y priorización.....	24
<b>2.4. MODELAMIENTO DE ECUACIONES ESTRUCTURALES (SEM)</b> .....	<b>26</b>
2.4.1. Definiciones.....	27
a. Matriz varianza – covarianza.....	27
b. Variable latente.....	27
c. Variable observada .....	27
d. Variables exógenas y endógenas .....	28
e. Coeficientes de ruta (“Path coefficients”) .....	28
f. Constructo.....	28

2.4.2.	Requerimientos de SEM.....	29
a.	Especificación del modelo.....	29
b.	Identificación del modelo.....	29
c.	Estimación del modelo.....	29
2.4.3.	Análisis Factorial Confirmatorio.....	31
2.4.4.	Metodología de SEM.....	32
<b>2.5.</b>	<b>ANTECEDENTES – PROYECTO SAL.....</b>	<b>34</b>
2.5.1.	Diseño de muestreo.....	34
a.	Tamaño.....	34
b.	Número.....	34
c.	Configuración de la parcela.....	35
<b>III.</b>	<b>MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>36</b>
<b>3.1.</b>	<b>ÁREA DE ESTUDIO.....</b>	<b>36</b>
3.1.1.	Clima.....	36
3.1.2.	Hidrografía.....	37
3.1.3.	Fisiografía.....	38
<b>3.2.</b>	<b>MATERIALES Y EQUIPOS.....</b>	<b>39</b>
3.2.1.	Materiales.....	39
3.2.2.	Equipos.....	39
3.2.3.	Software.....	39
<b>3.3.</b>	<b>DATOS.....</b>	<b>39</b>
3.3.1.	Compartimentos y variables.....	39
3.3.2.	Evaluación de variables.....	41
3.3.3.	Parcelas.....	41
a.	Bosque denso.....	41
b.	Bosque secundario.....	42
c.	Bosque inundable.....	42
d.	Vegetación secundaria.....	42
3.3.4.	Identificación de especies.....	44
<b>3.4.</b>	<b>METODOLOGÍA.....</b>	<b>45</b>
3.4.1.	Estimación del stock de carbono.....	45
a.	Cálculo de biomasa y necromasa aérea.....	45
b.	Biomasa de raíces.....	46

c.	Carbono orgánico del suelo (COS).....	46
d.	Cálculo del stock de carbono.....	47
3.4.2.	Índice de complejidad estructural (ICE).....	48
a.	Desarrollo del índice.....	48
b.	Atributos estructurales.....	48
c.	Transformaciones.....	52
d.	Filtrado.....	52
e.	Escalamiento.....	52
f.	Construcción del índice.....	53
3.4.3.	Evaluación de patrones espaciales.....	54
a.	Preprocesamiento de imágenes.....	54
b.	Procesamiento de imágenes.....	55
c.	Post-procesamiento.....	55
d.	Análisis de patrones morfoespaciales.....	56
e.	Conectividad estructural.....	57
3.4.4.	Modelamiento de ecuaciones estructurales.....	59
a.	Establecimiento de constructos.....	59
b.	Análisis Factorial Confirmatorio (CFA).....	59
c.	Modelamiento estructural.....	62
<b>IV.</b>	<b>RESULTADOS Y DISCUSIONES.....</b>	<b>64</b>
<b>4.1.</b>	<b>EVALUACIÓN DE DATOS.....</b>	<b>64</b>
<b>4.2.</b>	<b>STOCK DE CARBONO.....</b>	<b>65</b>
4.2.1.	Biomasa y necromasa aérea.....	65
4.2.2.	Carbono aéreo en pie.....	69
4.2.3.	Carbono orgánico del suelo (COS).....	70
4.2.4.	Stock de carbono total.....	71
a.	Generalidades.....	73
<b>4.3.</b>	<b>COMPLEJIDAD ESTRUCTURAL.....</b>	<b>75</b>
4.3.1.	Atributos estructurales.....	75
a.	Distribución horizontal.....	75
b.	Diversidad de especies.....	76
c.	Diversidad de tamaños.....	77
d.	Diversidad vertical.....	78

e.	Individuos en pie y emergentes .....	79
f.	Necromasa .....	81
4.3.2.	Transformación de variables .....	83
4.3.3.	Filtrado y selección.....	84
4.3.4.	Escalamiento.....	87
4.3.5.	Construcción del índice .....	90
<b>4.4.</b>	<b>PATRONES MORFOESPACIALES.....</b>	<b>92</b>
4.4.1.	Preprocesamiento.....	92
4.4.2.	Procesamiento y post-procesamiento .....	93
4.4.3.	Segmentación por MSPA .....	94
a.	Escala de las imágenes .....	96
b.	Bordes.....	96
4.4.4.	Conectividad estructural.....	98
<b>4.5.</b>	<b>MODELAMIENTO DE ECUACIONES ESTRUCTURALES (SEM).....</b>	<b>105</b>
4.5.1.	Establecimiento de constructos .....	105
4.5.2.	Análisis factorial confirmatorio (CFA) .....	105
a.	Especificación del modelo.....	105
4.5.3.	Modelamiento estructural.....	108
a.	Definición de modelos.....	108
b.	Restricciones.....	109
c.	Evaluación de modelos .....	110
d.	Selección del modelo.....	115
e.	Estimaciones del modelo .....	116
f.	Interpretación del modelo.....	121
<b>V.</b>	<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>128</b>
<b>VI.</b>	<b>RECOMENDACIONES .....</b>	<b>129</b>
<b>VII.</b>	<b>BIBLIOGRAFÍA .....</b>	<b>130</b>
<b>VIII.</b>	<b>ANEXOS .....</b>	<b>154</b>

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Fuentes de heterogeneidad estructural .....	10
Tabla 2: Clases de patrones morfoespaciales .....	20
Tabla 3: Términos utilizados en la teoría de grafos con sus descripciones a nivel de paisaje .....	22
Tabla 4: Pasos para el establecimiento de SEM .....	32
Tabla 5: Descripción de variables en la evaluación de stocks de carbono y biodiversidad .....	40
Tabla 6: Características de las parcelas evaluadas .....	43
Tabla 7: Ecuaciones alométricas utilizadas .....	45
Tabla 8: Resumen por parcela en individuos arbóreos ( $dap \geq 10$ cm) .....	64
Tabla 9: Resumen por parcela en individuos arbóreos ( $2 \text{ cm} < dap < 10$ cm) .....	65
Tabla 10: Biomasa aérea total y biomasa de raíces, por parcela .....	66
Tabla 11: Biomasa aérea por compartimento, según el tipo de cobertura arbórea.....	68
Tabla 12: Carbono aéreo total por tipo de parcela.....	71
Tabla 13: Stock de carbono total por tipo de parcela .....	71
Tabla 14: Resumen de estadísticos para cada variable estructural, aplicación de la prueba de normalidad de Shapiro – Wilks.....	83
Tabla 15: Análisis de correlación ( $\rho$ de Spearman).....	85
Tabla 16: Valores de cada índice estructural, según los percentiles especificados.....	87
Tabla 17: Ecuaciones de regresión y coeficientes de determinación para cada índice estructural .....	88
Tabla 18: Índice de complejidad estructural (total y simplificado), con las respectivas puntuaciones escaladas para cada atributo estructural .....	89
Tabla 19: Porcentaje de las clases segmentadas según MSPA, en función al ancho de borde seleccionado .....	95
Tabla 20: Parcelas clasificadas en función a MSPA (núcleos y puentes) .....	97
Tabla 21: Clasificación MSPA en la zona del proyecto, ancho de borde de 50 m.....	101
Tabla 22: Clasificación de la importancia normalizada en la zona del proyecto .....	102
Tabla 23: Correlación entre fuentes de heterogeneidad de la complejidad estructural	105
Tabla 24: Correlación entre dimensiones de la conectividad estructural .....	106
Tabla 25: Índices de ajuste para la selección del modelo complejo .....	115
Tabla 26: Índices de ajuste para la selección del modelo simple .....	115

Tabla 27: Índices de ajuste para la selección del modelo semicomplejo .....	116
Tabla 28: Efectos de predictores sobre la variable respuesta – Modelo 5.....	117
Tabla 29: Efectos de predictores sobre la variable respuesta – Modelo 10.....	118
Tabla 30: Efectos de predictores sobre la variable respuesta – Modelo 12.....	119
Tabla 31: Efectos de predictores sobre la variable respuesta – Modelo 13.....	120

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Clasificación del píxel A) 8 vecinos y B) 4 vecinos .....	20
Figura 2: Clases utilizadas en MSPA .....	21
Figura 3: Configuración de la parcela de evaluación .....	35
Figura 4: Mapa de distribución de parcelas en el ámbito de estudio.....	36
Figura 5: Climatograma del distrito de Yurimaguas .....	37
Figura 6: Percentiles seleccionados de una distribución de valores .....	53
Figura 7: Diagrama de causalidad .....	59
Figura 8: Especificaciones de la variable complejidad estructural.....	60
Figura 9: Especificaciones de la variable conectividad.....	61
Figura 10: Biomasa y necromasa por compartimento evaluado, según el tipo de cobertura .....	67
Figura 11: Distribución por clases diamétricas del carbono aéreo (árboles en pie). .....	69
Figura 12: Densidad de puntos del carbono orgánico en el suelo, por tipo de cobertura	70
Figura 13: Carbono aéreo y subterráneo en proporciones acumuladas por cada parcela	72
Figura 14: <i>Box-plot</i> de la distribución del carbono (aéreo y subterráneo), por tipo de cobertura .....	72
Figura 15: Índice de agregación de Clark-Evans por parcela.....	75
Figura 16: <i>Box-plot</i> de los índices de Shannon modificados como índices de diversidad de especies, según el tipo de cobertura.....	76
Figura 17: Gráfico de barras de los índices de diversidad de tamaños, por tipo de cobertura .....	77
Figura 18: <i>Box-plot</i> de índices de diversidad vertical, según coberturas .....	78
Figura 19: Gráfico de barras, evaluación del número de individuos y área basal por hectárea, según la cobertura.....	79
Figura 20: Gráfico de barras del número de individuos emergentes (mayores a 30, 40 y 50 cm de dap) por hectárea, según la cobertura. ....	80
Figura 21: <i>Box-plot</i> de los índices de necromasa sobre el suelo (total y mayor) en función al volumen, según coberturas. ....	81
Figura 22: <i>Box-plot</i> del índice de necromasa en pie (Npie), en función al área basal y la hojarasca (Hoj), en función a su peso seco, según coberturas.....	82
Figura 23: <i>Biplot</i> de variables estandarizadas, con ejes que representan los componentes que detentan la mayor variabilidad total.....	84

Figura 24: Comparación de índices de complejidad estructural, según parcela.....	90
Figura 25: <i>Box-plot</i> de índices de complejidad estructural, según cobertura.....	91
Figura 26: Mosaico generado, en combinación 321.....	92
Figura 27: Contraste de imagen en mosaico (A) e imagen segmentada resultante (B), en combinación 60-85-3.....	93
Figura 28: A: Áreas de entrenamiento de la clase “Bosque” (en polígonos de color rojo, en formato <i>shapefile</i> ). B: Imagen clasificada (En rojo, la clase “Bosque”; en negro, “No Bosque”).....	93
Figura 29: Segmentaciones de MSPA, según los anchos de borde definidos (5; 20; 30; 40 y 50 m para cada imagen mostrada, según el orden de las letras).....	94
Figura 30: Barras apiladas de cada clase segmentada por MSPA, según el ancho de borde.....	95
Figura 31: Valores de las fracciones conector (dPCconn y dIICconn), según los anchos de borde.....	99
Figura 32: <i>Biplot</i> de fracciones conector (dIICconn y dPCconn) de distintos anchos de borde, en función a los tipos de cobertura.....	101
Figura 33: Clasificación de la importancia normalizada de los parches, según dPCconn y un ancho de borde de 50 m.....	103
Figura 34: Clasificación de importancia normalizada superpuesta a la clasificación MSPA (dPCconn y 50 m de borde).....	104
Figura 35: Esquema gráfico del CFA general propuesto.....	106
Figura 36: Esquema del CFA modificado (correlación entre DV y DT).....	107
Figura 37: Modelo estructural complejo generalizado.....	108
Figura 38: Modelo estructural simple generalizado.....	109
Figura 39: Resultados de <i>lavaan</i> – regresiones y correlaciones: Modelo 1.....	111
Figura 40: Resultados de <i>lavaan</i> – estimados: Modelo 4.....	112
Figura 41: Resultados de <i>lavaan</i> – regresiones: Modelo 6.....	112
Figura 42: Modelo estructural complejo seleccionado.....	117
Figura 43: Modelo estructural simple seleccionado.....	118
Figura 44: Modelo estructural semicomplejo I seleccionado.....	119
Figura 45: Modelo estructural semicomplejo II seleccionado.....	120

## ***ÍNDICE DE ANEXOS***

Anexo 1: Distribución de individuos identificados a nivel de especie por parcela.....	154
Anexo 2: Curvas área-especie de cada parcela.....	180
Anexo 3: Ecuaciones de altura .....	182
Anexo 4: Carbono orgánico en el suelo por parcela.....	183
Anexo 5: Valores puntuales de los atributos estructurales evaluados .....	184
Anexo 6: Definición de constructos teóricos.....	185

## I. INTRODUCCIÓN

Loreto, departamento nororiental del Perú, contiene aproximadamente el 53% del stock de carbono aéreo del país, debido principalmente a la gran extensión de esta región y a las altas densidades de biomasa presentes en sus grandes superficies de bosques (Asner *et al.*, 2014), considerados como ecosistemas prioritarios de conservación en la mayoría de inventarios globales de biodiversidad (Oliveira *et al.*, 2007; Piu & Menton, 2014). A pesar del reconocimiento internacional, los impactos de las actividades humanas a través de toda esta región todavía permanecen poco entendidos (Oliveira *et al.*, 2007). El área de estudio, el distrito de Yurimaguas (Loreto), es uno de los principales focos de deforestación del Perú (Burga Rios, 2016) y a su vez un ejemplo claro del continuo cambio de uso del suelo hacia actividades más intensivas, que genera un mosaico de perturbaciones claramente identificables (Aragão *et al.*, 2014).

A lo largo del tiempo, diversas estrategias de desarrollo implementadas por modelos asistencialistas no han logrado modificar la visión y perspectiva sobre el valor del bosque para el poblador local, lo que ocasiona más y mayores perturbaciones sobre este, acusadas por efectos de borde (Broadbent *et al.*, 2008), propiciados en gran medida por los cambios de uso del suelo, que a futuro pueden llegar a afectar la capacidad de resiliencia de los bosques amazónicos (Aragão *et al.*, 2014).

De esta forma, el poder entender el efecto de las actividades humanas se vuelve una tarea crucial para mejorar las prácticas de manejo forestal, con el fin de establecer adecuadas medidas de conservación (Berenguer *et al.*, 2014). Con este fin, es preciso conocer las interrelaciones que determinan el impacto de las perturbaciones antrópicas en la conservación de la biodiversidad y el contenido de carbono almacenado, los cuales son unos de los principales indicadores del funcionamiento de los ecosistemas forestales (Aragão *et al.*, 2014; Dantas de Paula *et al.*, 2011).

La medición de la biomasa es un componente crítico dentro de la cuantificación de los stocks de carbono, y a la vez, el conocimiento de tales stocks y los flujos de carbono es esencial para comprender los estados actuales y modelar los cursos futuros del ciclo del

carbono, en respuesta al cambio de los usos del suelo y las condiciones climáticas (Temesgen *et al.*, 2015). Debido a que las reservas de carbono aéreo están determinadas principalmente por la distribución de los árboles, una de las vías para mejorar las estimaciones de las reservas de carbono es mejorar nuestra comprensión de los factores que causan la variación de la estructura forestal dentro de un paisaje (D.B Clark & Clark, 2000).

La complejidad estructural, como un indicador de la biodiversidad presente (Staudhammer & LeMay, 2001), es una medida del número de diferentes atributos presentes y la abundancia relativa de cada uno de estos (McElhinny *et al.*, 2005), definiéndose claramente en tres dimensiones que la componen: composición, estructura y función; las cuales son interdependientes, por lo que se describen simultáneamente en atributos estructurales (Gao *et al.*, 2014; McElhinny *et al.*, 2005). La estructura de los bosques es clave para determinar muchas funciones de los ecosistemas, dado que regula la estructura del hábitat, la distribución de la fauna silvestre y la prestación de servicios ecosistémicos (Valbuena, 2015).

La conectividad del paisaje, como uno de los principales patrones espaciales, es entendida como aquella característica que facilita los flujos ecológicos a través del territorio y, hoy en día, es considerada como parte central de las estrategias de conservación de la biodiversidad, siendo una de las mejores herramientas para contribuir a mitigar los efectos negativos de la fragmentación de los hábitats y del cambio climático (Saura, 2012). La combinación del cambio climático y la fragmentación de hábitats naturales puede ser especialmente peligrosa para la flora y fauna nativa debido a que la pérdida de la continuidad del hábitat (conectividad estructural) puede impedir el escape de organismos de áreas que se han tornado inhabitables, dadas las nuevas condiciones ambientales y el reducido tamaño remanente (Baranyi *et al.*, 2011).

El modelamiento de ecuaciones estructurales (SEM, por sus siglas en inglés) permite comprender las complejas redes de relaciones que se dan en estudios ecológicos (Grace *et al.*, 2010). A diferencia de los modelos de regresión estándar, SEM acomoda las relaciones de regresión no solo entre variables observadas, sino que también acopla el uso de variables latentes. Así, SEM puede estimar en un solo procedimiento de análisis, modelos en los que una o más variables son causa y efecto, simultáneamente (Bowen & Guo, 2011).

El objetivo principal de esta investigación es desarrollar un modelo estructural que integre el stock de carbono, la complejidad estructural y los patrones espaciales presentes en bosques con diversos grados de intervención antrópica. Para conseguir esto fue necesario establecer un escenario inicial que trate a detalle cada una de las tres variables escogidas, de esta forma los objetivos específicos de este trabajo se enfocan en:

- Cuantificar el stock de carbono presente en cada unidad boscosa.
- Describir la complejidad estructural presente, en función a los atributos estructurales que la definen, agrupándolos en un índice generalizado que permita comparaciones.
- Evaluar los patrones espaciales que representen la conectividad de los bosques evaluados, mediante el uso de imágenes satelitales de resolución espacial media.
- Elaborar modelos de ecuaciones estructurales que describan las relaciones presentes entre los parámetros descritos, interrelacionando variables e índices bajo un enfoque de causalidad.

Este trabajo formó parte de las actividades del proyecto “Paisajes Sostenibles para la Amazonía” (SAL, por sus siglas en inglés), liderado por el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) y financiado por el Ministerio Federal de Medio Ambiente, Conservación de la Naturaleza y Seguridad Nuclear (BMU) en marco de la Iniciativa Internacional del Clima (IKI).

## II. REVISIÓN DE LITERATURA

### 2.1. STOCK DE CARBONO

#### 2.1.1. CARBONO

Los bosques tropicales juegan un rol importante en el ciclo del carbono global debido a su contribución en la regulación de la concentración de dióxido de carbono en la atmósfera y, por lo tanto, mitigan los efectos negativos del cambio climático. Se estima que las emisiones de carbono debido a la deforestación tropical representan aproximadamente el 20% de las emisiones totales generadas por las acciones humanas (Armenteras *et al.*, 2015; Honorio & Baker, 2010).

El ciclo de carbono está determinado por el almacenamiento y la transferencia entre la atmósfera, biósfera, litósfera y océanos de moléculas constituidas por el elemento carbono. Si se desea estudiar este ciclo, lo más importante que debemos entender, es la diferencia entre un stock y un flujo de carbono. En un bosque tropical, el stock de carbono es todo aquello que se encuentra almacenado en los diferentes componentes y los flujos son todos aquellos procesos que afectan el stock. Cuando cuantificamos el stock de un bosque muestreamos: a) la biomasa viva, almacenada en las hojas, las ramas, el fuste y las raíces; b) la necromasa, almacenada en la hojarasca y la madera muerta; y c) el carbono en la materia orgánica del suelo (Honorio & Baker, 2010; Parrotta *et al.*, 2012).

#### 2.1.2. EFECTO ANTRÓPICO

En Latinoamérica son varias las causas de deforestación debido a factores antrópicos: cambio de uso de suelos, tala intensiva, entre otros. Por dar un ejemplo, la expansión de área de pasturas ha causado aproximadamente el 35% de la pérdida de bosques en esta región, excepto en Perú (19,9%), donde el cambio por tierras de cultivo en predios de pequeños propietarios (41,9%) constituye la causa dominante (De Sy *et al.*, 2015).

Aragão *et al.* (2014) mencionan que las actividades humanas generan un mosaico de diferentes usos de la tierra y originan una gradiente de degradación, que puede clasificarse así: (a) deforestación, (b) fragmentación, (c) secundarización (sucesión secundaria), (d)

tala selectiva e (f) incendios forestales. Los impactos de estos procesos no son mutuamente excluyentes y, en muchos casos, acrecientan el impacto de los otros.

Dantas de Paula *et al.* (2011) adicionan que al conjunto de estas perturbaciones se adhiere la disminución progresiva de la biomasa, al mismo tiempo que la biodiversidad, debido a los efectos borde, causando un “empobrecimiento progresivo en términos de especies de semillas grandes, sotobosque y especies tolerantes a la sombra, especies polinizadas o dispersadas por vertebrados, especies de maderas duras, semilleros o individuos de gran envergadura”.

En los bosques tropicales, el grado de degradación de las reservas de carbono depende del tipo de perturbación (tala, quema, efecto borde), la intensidad y la frecuencia de los eventos de perturbación y el tiempo transcurrido desde su aparición (Aragão *et al.*, 2014). Berenguer *et al.* (2014) encontraron que el stock de carbono aéreo fue particularmente afectado por las perturbaciones humanas, exhibiendo la mayor disminución en sus niveles cuando se encontraba rastros de intervenciones previas. Llegaron a calcular que la cantidad de carbono remanente en los bosques explotados y quemados fue de 35 y 57% menor que en los bosques no perturbados. Asimismo, la distancia al borde fue la variable explicativa más importante que influyó en las reservas de carbono en los bosques primarios, asociándose positivamente (es decir, los mayores stocks aéreos se registraron a mayor distancia de los bordes del bosque).

Las especies de árboles grandes (la mayoría de ellas especies emergentes) usualmente representan solo alrededor del 10% de la riqueza total de especies, pero pueden tener una influencia desproporcionada sobre la estructura del bosque y el funcionamiento del ecosistema. Los árboles emergentes almacenan gran parte de la biomasa aérea, contribuyendo de manera significativa a otros servicios ecológicos como el ciclo de los nutrientes, la captación de agua, el control de la erosión del suelo, el mantenimiento de la biodiversidad y la provisión de productos forestales (Dantas de Paula *et al.*, 2011)

La pérdida de árboles grandes de los bosques primarios perturbados afecta la estructura del bosque y crea nuevas aperturas en el dosel, permitiendo que más luz solar penetre en el interior del bosque (Dantas de Paula *et al.*, 2011). A raíz de la alteración antrópica y el posterior colapso de la estructura vertical, existe una proliferación de lianas pequeñas y especies de árboles pioneros de rápido crecimiento, por lo que los bosques amazónicos degradados pueden pasar de entornos con alto contenido de carbono a bosques con un

denso sotobosque y de bajo contenido en carbono (Saatchi *et al.*, 2013). Es probable que tales cambios severos en la estructura del bosque tengan impactos perjudiciales en la biodiversidad, lo que podría conducir a efectos en cascada sobre las funciones y servicios del ecosistema más allá del almacenamiento de carbono (Parrotta *et al.*, 2012).

La conversión de los bosques tropicales en paisajes modificados por humanos puede así reducir la abundancia de árboles grandes, afectando profundamente el stock de carbono que almacenan. Esto es particularmente cierto si las especies restantes no pueden beneficiarse de la pérdida de poblaciones de árboles grandes, y no logran compensar la pérdida de carbono (Dantas de Paula *et al.*, 2011).

### **2.1.3. FRAGMENTACIÓN – EFECTO BORDE**

La fragmentación de los bosques y el efecto borde ocasionados a partir de la deforestación han sido identificados como uno de los procesos más omnipresentes y perjudiciales que ocurren en los trópicos hoy en día (Gascon *et al.*, 2000). La fragmentación es el resultado de la reducción simultánea del área forestal, el aumento del borde del bosque y la subdivisión de grandes áreas forestales en fragmentos no contiguos cada vez más pequeños (Broadbent *et al.*, 2008).

El efecto borde juega un papel importante en la influencia de los stocks aéreos en los bosques primarios. A pesar de las significativas reducciones en el carbono almacenado en bosques perturbados, Berenguer *et al.* (2014) encontraron que los bosques primarios más degradados (es decir, explotados y quemados) logran conservar más carbono que los bosques secundarios

Las aperturas del dosel a causa de la tala comercial son mucho más pequeñas que las rozas originadas para abrir chacras o granjas, las que generalmente conducen a un aumento en la velocidad del viento, desecación y otras alteraciones microclimáticas que, a su vez, son los principales impulsores del efecto borde. Además, los bordes de los bosques contiguos a las granjas a menudo se ven afectados repetidamente por la quema de pastizales, lo que puede dañar gravemente a los bosques adyacentes (Broadbent *et al.*, 2008). Los bordes de los bosques afectan al microclima (aumentando la velocidad del viento a 400 m del borde, aumentan la desecación de la planta (hasta 2,7 km del borde) y alteran la estructura y composición de la comunidad forestal, aumentando las especies

pioneras (a 2 km) y afectando la fenología y el reclutamiento (hasta 5-10 km) (Chaplin-Kramer *et al.*, 2015).

El almacenamiento de carbono en paisajes hiper fragmentados puede ser muy variable en hábitats forestales; sin embargo, la fragmentación del hábitat y el consecuente establecimiento de bordes permanentes reducen la capacidad del bosque para retener carbono, ya que los bordes de los bosques y los fragmentos (hábitats afectados por los bordes) solo retienen un tercio del carbono de lo que se encuentra al interior del bosque (Dantas de Paula *et al.*, 2011).

Estudios experimentales en Brasil han demostrado que la biomasa se reduce entre un 9 y un 50% a menos de 100 m del borde del bosque comparado con el interior del bosque. Se cree que esto es responsable de una pérdida estimada de 600 Mg de carbono en solo la Amazonía y, si se extrapola a todo el trópico, la fragmentación forestal podría representar hasta un 24% de las pérdidas mundiales de carbono debido a la deforestación (Chaplin-Kramer *et al.*, 2015).

## **2.2. COMPLEJIDAD ESTRUCTURAL**

McElhinny *et al.* (2005) definen la complejidad estructural esencialmente como una medida de la variedad y de la abundancia relativa de los diferentes atributos estructurales en un rodal dado. Sabatini *et al.* (2015) agregan que la complejidad estructural puede definirse a diferentes escalas (por ejemplo: parcela, rodal, bosque o paisaje), y cada escala puede ser asumida como importante para categorías específicas de organismos, dependiendo de su tamaño, capacidad de dispersión y, sobre todo, de la "percepción" del entorno físico.

La complejidad estructural de los bosques posee múltiples dimensiones (McElhinny *et al.*, 2005): (a) Estructura: la disposición espacial de los diversos componentes del ecosistema. (b) Composición: identidad y variedad de los componentes del ecosistema; por ejemplo, riqueza y abundancia de especies. (c) Función: los procesos ecológicos involucrados en una población forestal, tales como tasas de diferentes procesos involucrados en el ciclo de nutrientes, interacción de especies, etc. Estas dimensiones son interdependientes, por esta razón no son exclusivas y los atributos forestales no logran describir claramente una única categoría (Gao *et al.*, 2014; McElhinny *et al.*, 2005). En su lugar, todos estos componentes se describen simultáneamente, de forma que la

complejidad estructural de los bosques solo se explica plenamente cuando se describen todas estas dimensiones (Spies, 1998).

Una masa forestal diversa es la base de la diversidad de todo el ecosistema forestal, esta diversidad implica la riqueza de las especies de árboles y una amplia variación en el tamaño, la edad y el genotipo de los árboles dentro de cada especie (Buongiorno *et al.*, 1994; Lähde *et al.*, 1999).

Bajo este escenario, es necesario tener en cuenta que algunas prácticas que disminuyen la heterogeneidad del bosque pueden tener una fuerte influencia en la diversidad de las especies forestales, tanto directamente, a través de la selección de una o unas pocas especies de árboles productivos, e indirectamente, a través de la simplificación de otros componentes del ecosistema (Burrascano *et al.*, 2011).

A partir de esto, las masas forestales se gestionan cada vez más hacia la búsqueda de una mayor diversidad estructural, en función a la premisa de que crear o mantener altos niveles de esta promueven la complejidad estructural (Peck *et al.*, 2014) y, en base a esto, la biodiversidad puede mantenerse a través de la gestión racional de la diversidad estructural (Buongiorno *et al.*, 1994; Franklin *et al.*, 2002). De esta forma, la complejidad estructural se ha establecido como una restricción u objetivo en las prácticas de toma de decisiones del manejo forestal (Buongiorno *et al.*, 1994; Lei *et al.*, 2009).

### **2.2.1. ÍNDICES**

Bajo el precepto de gestión de bosques, es necesario buscar herramientas que permitan sistematizar y resumir la información brindada por el bosque, para establecer correctos mecanismos de acción, donde la misma complejidad estructural puede utilizarse para un proceso de clasificación de bosques (McCleary & Mowat, 2002), de esta forma, se han ideado una variedad de índices con el objetivo de expresar la complejidad estructural como un número único, siendo un medio directo para evaluar la heterogeneidad del hábitat, lo que facilita las comparaciones entre los stands (McElhinny *et al.*, 2005; Torontow & King, 2012).

Staudhammer & LeMay (2001) propusieron una serie de características deseables para la construcción de un índice de atributos estructurales: (a) Debe enfatizar igualmente la diversidad horizontal y vertical. (b) Las medidas de dap y alturas (variables continuas) no deberían transformarse a clases discretas (c) No debería tomar en cuenta el tamaño de

los árboles. (d) Dada una distribución uniforme, el valor del índice debe ser mayor si el número de especies es mayor o si el rango entre dap/altura es más grande.

A su vez, McElhinny *et al.* (2006) agregaron una serie de condiciones que un índice debe cumplir: (a) Establecer un adecuado grupo de atributos estructurales como un punto de inicio para desarrollar el índice. (b) Cuantificar los diferentes atributos que se incluyen en el grupo previamente elaborado, por medio de la recolección de información proveniente de un conjunto de *stands* que representan el rango de condiciones de la vegetación y sus estadios de desarrollo que ocurren dentro de esas comunidades, en las cuales el índice debe operar. (c) Identificar el grupo principal de atributos estructurales proveniente del análisis de la información. (d) Combinar esos atributos principales en un índice aditivo simple.

### **2.2.2. ATRIBUTOS ESTRUCTURALES**

Caviedes & Ibarra (2017) utilizaron cinco atributos para caracterizar la complejidad estructural de bosques templados en Chile. (a) El sotobosque, cuya densidad permite la presencia de aves y mamíferos, como parte de su estrategia de caza, apareamiento o protección, además de la formación de microclimas que permite el desarrollo de otras especies de invertebrados, anfibios o reptiles. (b) Detritos gruesos, que proveen un ambiente favorable para el apareamiento de algunas aves o el cobijo de algunos mamíferos; especies saprofitas dependen de estos para su alimentación. (c) Árboles muertos en pie, proveen un hábitat de alta calidad para diversas especies; alimentación para saprófitos. (d) Área basal de árboles en pie, una gran cantidad de este atributo proveería alta disponibilidad de alimento para frugívoros y herbívoros; además de proveer distintos microhábitats para varias especies. (e) Hojarasca, provee refugio para invertebrados, que son alimento de aves y mamíferos. Provee condiciones húmedas que son esenciales para algunos mamíferos pequeños, reptiles y anfibios.

Por otro lado Sabatini *et al.* (2015) realizaron una recopilación de ocho “Fuentes de heterogeneidad estructural” (Tabla 1) siguiendo un esquema de importancia ecológica para la biodiversidad del bosque.

**Tabla 1: Fuentes de heterogeneidad estructural**

<b>Fuentes</b>	<b>Descripción</b>
<b>Heterogeneidad Vertical (HV)</b>	Rodales con una variedad de alturas de árboles probablemente contengan una variedad de edades y, en consecuencia, una gran heterogeneidad vertical y horizontal. Los patrones horizontales y verticales de los árboles afectan significativamente los procesos demográficos, la distribución de recursos (luz) y el desarrollo del sotobosque.
<b>Diversidad Composicional (DC)</b>	La mezcla de especies tolerantes e intolerantes a la sombra puede producir un dosel con muchos estratos, que pueden favorecer el desarrollo de distintas especies herbáceas.
<b>Cobertura Disetánea (CD)</b>	Indicador de perturbaciones ocurridas en el bosque, pudiendo ejemplificar un desarrollo natural del rodal o la aplicación de técnicas silviculturales.
<b>Densidad de árboles emergentes (DE)</b>	Almacenan una gran cantidad de carbono y suelen representar el hábitat de especies en peligro o ecológicamente resaltantes.
<b>Stock de carbono (SC)</b>	Altos niveles de biomasa pueden atenuar la temperatura de la superficie, más eficientemente que rodales manejados, permitiendo la proliferación de especies herbáceas muy especialistas
<b>Volumen de necromasa (N-V)</b>	Provee hábitats para individuos muy especializados y saprófitos. Entre estos, algunos con muy poca capacidad de locomoción que necesitan un sustrato de gran disponibilidad
<b>Clases de descomposición de necromasa (N-C)</b>	La ausencia de necromasa en una u otra clase indica un quiebre en el suministro continuo de madera muerta, característico de un aprovechamiento reciente o limpieza de madera muerta; afectando la diversidad de los individuos que habitan y dependen de estos
<b>Madera muerta en pie (N-P)</b>	Pueden proporcionar hábitats de desarrollo de fauna, líquenes o briofitas.

FUENTE: Adaptado de Sabatini *et al.* 2015

### **a. Distribución horizontal**

La distribución horizontal representa un atributo estructural recurrente en distintas evaluaciones de diversidad (McElhinny *et al.*, 2005). La irregularidad, o el grado en que los individuos se agregan o dispersan, es crucial para entender la forma en la que una especie usa los recursos disponibles y se interrelaciona con ellos (Condit, 2000).

El índice de agregación de Clark-Evans (CE) compara datos de densidad de población (estimada o conocida) con la muestra de los datos de distancias de un árbol a su vecino más próximo (Ledo *et al.*, 2012), midiéndose para todos los individuos ubicados en la parcela (Szmyt, 2014) y estando los valores restringidos en el rango de 0 y 2,15 (0 evoca la máxima agrupación, mientras que 2,15 una distribución muy uniforme) (Neumann & Starlinger, 2001).

Respecto a los diversos métodos de corrección en este tipo de índices, Pommenering & Stoyan (2006) concluyeron que los métodos que rechazan algunos árboles de la muestra original generalmente conducen a valores de sesgo grandes cuando el número de árboles es pequeño y, por lo tanto, este tipo de correcciones solo deben aplicarse a muestras que contengan un número suficientemente grande de árboles ( $\geq 100$ ). De esta forma, Donnelly (1978) modificó el índice CE en función a la corrección del efecto borde. Este efecto surge en los puntos ubicados cerca al borde de la parcela, donde el verdadero vecino más cercano puede estar realmente fuera de la misma, por lo tanto, las distancias observadas tienden a ser mayores que las reales (Baddeley *et al.*, 2016).

Ledo *et al.* (2012) evaluaron índices de diversidad espacial en bosques montanos de la región Piura, Perú. En su evaluación estimaron que la precisión de las evaluaciones depende del tamaño muestral, de esta manera, para obtener un error menor del 10% se necesitan un mínimo de 25 árboles en la zona de estudio para el índice de Clark y Evans. A su vez, concluyen que el método de Clark-Evans, a pesar de su antigüedad, resulta muy apropiado para la caracterización de ese tipo de bosques.

Por su parte, Peck *et al.* (2014) no lograron encontrar asociaciones del índice de Clark-Evans con algún índice de diversidad, bajo la premisa que evaluaron parcelas relativamente homogéneas entre ellas (bajo intervención humana), por lo que la sensibilidad del índice no permitió discernir entre diferentes tipos de bosques. Bajo esa situación, concluyeron que la distribución espacial en rodales altamente intervenidos

puede verse más influenciada por la selección de árboles que han sido cosechados/retenidos en lugar de los procesos ecológicos naturales.

### **b. Diversidad de especies**

La diversidad de especies arbóreas contribuye de manera importante a la estructura y funcionamiento del ecosistema, especialmente cuando se incluyen especies con autoecología o formas de vida diferentes (caducifolias o perennifolias, tolerantes o intolerantes a la sombra) (Franklin *et al.*, 2002). Una gran variedad de estudios de biodiversidad en ecosistemas forestales ha demostrado que la diversidad de especies de plantas es el mejor predictor de la biodiversidad general (Gao *et al.*, 2014).

Beckschäfer *et al.* (2013) mencionan la hipótesis de la heterogeneidad del hábitat, la cual relaciona la asociación positiva entre la diversidad de especies y la complejidad estructural, al sugerir que los entornos más complejos proporcionan una mayor amplitud de nicho y, por lo tanto, facilitan la especialización y evitan la competencia a través de la segregación espacial; sin embargo, las descripciones tradicionales de la diversidad de especies, por su propia cuenta, no son suficientes para una comprensión completa de la complejidad estructural de los hábitats forestales (Lähde *et al.*, 1999; Valbuena, 2015), dado que, si la diversidad de especies es baja, las medidas físicas de diversidad estructural (tamaños, alturas) se tornan particularmente mucho más importantes que la riqueza de especies (Neumann & Starlinger, 2001).

A menudo, se suele otorgar a la riqueza de especies un lugar equiparable al concepto de biodiversidad; sin embargo, la riqueza de especies en sí misma a menudo no se considera una medida útil de la biodiversidad, aunque puede proporcionar información sobre los cambios en el tiempo y el espacio (Williams, 2004). También es poco probable que la riqueza capture adecuadamente la diferencia y la variedad a nivel nacional o regional, porque prioriza a las comunidades con gran riqueza, como las selvas tropicales, por encima de aquellas con una riqueza inherentemente baja, como los bosques de coníferas o bosques secos; subestimando la contribución que hacen estas comunidades, con una riqueza inherentemente baja, a la diversidad beta, cuando aumentan la variedad de hábitats en el paisaje (McElhinny *et al.*, 2005).

De esta manera, la alta diversidad de especies de árboles puede no significar una alta diversidad de otros grupos de especies, o de especies particularmente raras o amenazadas;

diferentes taxones también responden de manera diferente a la perturbación y degradación de los bosques (Day *et al.*, 2014; Tchouto *et al.*, 2006).

En algunos casos, no existe una correlación directa entre la diversidad de especies y otros atributos estructurales, e incluso con la productividad misma; esta premisa puede ser ejemplificada por los resultados de Day *et al.* (2014), los cuales evaluaron la biomasa aérea (ABG), donde la parcela forestal con la estimación más alta contenía más de seis veces la biomasa de la parcela con la estimación más baja, afirmando así que en algunos casos los bosques ricos en diversidad de especies no necesariamente son ricos en carbono, y viceversa. No obstante, se remarcó que solo se examinó la diversidad de especies de árboles, lo que puede no mostrar necesariamente una gran congruencia con la diversidad de otros taxones.

Muchos estudios botánicos en bosques tropicales enfatizan el aspecto estructural del bosque, asumiendo que la diversidad de árboles grandes y medianos (dap mayor a 10 cm) refleja la diversidad general del bosque. Tchouto *et al.* (2006) encontraron en el bosque tropical de Campo-Ma'an en Camerún, que solo el 22 % de la diversidad de arbustos y lianas podría explicarse por la diversidad de árboles grandes y medianos, y menos del 1% de la diversidad de hierbas se explicó por la diversidad de árboles, donde un mayor porcentaje de especies de árboles, arbustos y trepadores se produjo en la capa de arbustos que en las capas de árboles y herbáceas.

Neumann & Starlinger (2001) evaluaron la correlación entre la diversidad de plantas vasculares y briofitas en Austria, en bosques distribuidos en toda su gradiente vertical, sus resultados denotaron una correlación débil que fue interpretada como la consecuencia de contrastar grupos con demandas ecológicas distintas; mientras que los briófitos dependen en gran medida de la humedad; para el crecimiento de las plantas vasculares, la luz es más importante. Estos estudios resaltan que, si bien no encontraron correlaciones con ese grupo, no significa que no haya correlaciones con otros grupos taxonómicos.

Por otro lado, Schulze *et al.* (2004) concluyeron que la previsibilidad de la diversidad de un grupo taxonómico por medio de otro grupo parece tener poca confiabilidad. Ellos encontraron que si bien la diversidad de los grupos que estudiaron (aves e insectos), en un bosque tropical de Indonesia, tendió a disminuir con la intensidad del uso de la tierra, solo un pequeño número de especies de algunos grupos (por ejemplo, con un uso similar

de recursos como las aves y mariposas que se alimentan de frutas) estaban estrechamente correlacionadas con la riqueza de especies arbóreas.

### **c. Diversidad de tamaños**

La distribución vertical y horizontal de los tamaños de los árboles determinan la distribución de las condiciones microclimáticas, la disponibilidad de recursos y la formación de nichos de hábitat y, por lo tanto, directa o indirectamente, la diversidad biológica dentro de una comunidad forestal (Pommerening & Stoyan, 2008; Spies, 1998; von Gadow *et al.*, 2012); de esta forma resaltan como constituyentes clave para facilitar un incremento en el número de especies, una mayor estabilidad ecológica (Pommerening, 2002) y como resultado, una mayor la diversidad estructural (Lei *et al.*, 2009).

La desigualdad de tamaños condiciona la jerarquía de tamaño entre árboles individuales y tiene una gran influencia en los procesos de competencia en un rodal forestal (Bourdier *et al.*, 2016) estas desigualdades pueden permitir distintas formaciones arquitectónicas entre los grupos de árboles, promoviendo la captura de luz sobre el suelo y, por lo tanto, la eficiencia del uso de recursos de luz dentro de un sitio (Zhang & Chen, 2015). A la vez afecta la diversidad de especies, por ejemplo, los árboles grandes y viejos con múltiples características decadentes proveen una funcionalidad única en el ecosistema, asegurando un suministro continuo de detritos y proporcionando hábitats de calidad de para fauna dependiente de estas características (Franklin *et al.*, 2002; Valbuena, 2015).

Por otra parte, Zhang & Chen (2015) evaluaron las relaciones diversidad-productividad en bosques boreales de Canadá, donde concluyeron que la diversidad en la biomasa sobre el suelo está mediada por el aumento de la desigualdad en el tamaño de los árboles, de esta forma, la desigualdad en el tamaño de los árboles parece ser el mecanismo de regulación central para los efectos positivos de la diversidad en la productividad.

Sin embargo, la diversidad del tamaño de los árboles no solo afecta a los valores ecológicos, sino también a los económicos, tal como reportan Lexerød & Eid (2006), por ejemplo, en bosques sujetos a manejo, las cortas selectivas son generalmente más rentables en los rodales donde la variación en el tamaño de los árboles es grande, y donde la frecuencia de los árboles disminuye cuando aumenta el tamaño del árbol. Bajo tales condiciones, habrá suficientes árboles financieramente maduros aptos para la cosecha, y,

al mismo tiempo, se dejarán muchos árboles de mediano tamaño, para futuras cortas, siguiendo un esquema policíclico.

#### **d. Diversidad vertical**

La diversidad vertical refiere a los elementos de la vegetación en una vista lateral; en función a la estratificación vertical de las plantas (Gao *et al.*, 2012), La variación en la altura de los árboles se considera un atributo importante de la estructura porque es probable que los bosques que contienen una variedad de alturas de árboles también contengan una variedad de edades y especies de árboles, lo que proporciona una diversidad de microhábitats para la vida silvestre (Zenner, 2000) y por lo tanto, directa o indirectamente, promueve la diversidad biológica dentro de una comunidad forestal. (von Gadow *et al.*, 2012).

Spies (1998) rescata la continua asociación de la altura con otros atributos estructurales como las dimensiones de la copa, la producción de madera muerta de diferentes tamaños y la distribución del follaje; a esto último, Franklin *et al.* (2002) resaltan la importancia del cambio en la distribución del follaje, ya que, a medida que el bosque se desarrolla, este contribuye significativamente a la diversidad de vertebrados de muchos bosques. Aunado a esto, el hecho que los datos de altura son relativamente sencillos de recopilar e históricamente han formado la base de muchas mediciones en inventarios hace más importante su adecuación como índice estructural (McElhinny *et al.*, 2005).

Zhang & Chen (2015) sugirieron que los efectos positivos en la diversidad resultan de la alta ocupación vertical del espacio disponible dentro de un dosel, lo que a su vez promueve la captura de luz sobre el suelo y, por lo tanto, la eficiencia del uso de la luz dentro de un sitio. Gao *et al.* (2014) examinaron la relación entre la diversidad de especies de plantas y la estructura vertical, en los bosques templados de Suecia, indicando que la estructura vertical proporciona una diversa variedad de hábitats ya que, en todas las clases de suelo evaluados, la diversidad de especies de plantas fue mayor en bosques de múltiples capas que en bosques de una sola capa.

Gouveia *et al.* (2014) evaluaron la relación entre la riqueza de especies de primates con la diversidad vertical de bosques a nivel mundial, bajo la premisa de la estrecha asociación de primates con bosques tropicales. De esta manera, encontraron que la diversidad vertical fue uno de los indicadores más importantes asociados con la riqueza de primates,

en desmedro de la precipitación o la productividad. Interpretaron esos resultados como un efecto de la creciente disponibilidad de microhábitats arbóreos en bosques tropicales más altos y estratificados, que albergan más especies que habitan en los árboles, como los primates.

Neumann & Starlinger (2001) desarrollaron un índice de uniformidad vertical, en base a combinaciones del índice de Shannon, para lo cual estratificaron los árboles en cuatro capas (límites de 80, 50 y 20% de la altura máxima en la parcela), y calcularon el área de proyección de la copa, aplicando la fórmula de Shannon a las proporciones resultantes.

Lei *et al.* (2009) utilizaron el índice de Shannon-Wiener para evaluar la diversidad vertical, para lo cual agruparon la altura en clases discretas de distintas medidas de ancho de clase, pero según una evaluación de correlación, concluyeron que el ancho de clase de 2 m pudo sustituir adecuadamente a los otros valores. Posterior a esto encontraron una serie de efectos positivos de la diversidad de alturas sobre el crecimiento, bajo la conjetura que pueden ser el resultado de la mejora de la complementariedad del uso de los recursos dentro del bosque, con una alta diversidad estructural a causa de las diferentes capas verticales que se forman.

#### **e. Individuos en pie y emergentes**

El área basal es un atributo directamente relacionado con el diámetro medio, relacionado también con el volumen y la biomasa presente en una cobertura forestal (comúnmente llamado “*growing stock*”), siendo un índice muy común que se ha utilizado para discriminar entre distintos tipos de bosques (McElhinny *et al.*, 2005); a su vez, es el principal indicador de la dominancia de ciertas especies y la base de la diversidad de todo el ecosistema (Lähde *et al.*, 1999). Si por otro lado, se requiere referirse a la abundancia relativa de cada especie, esta puede detallarse sencillamente en base al número de árboles (Lexerød & Eid, 2006; Neumann & Starlinger, 2001).

Vieira *et al.* (2004) recopilaron experiencias en función a la evaluación de individuos emergentes en bosques tropicales amazónicos, donde los árboles más grandes mostraban las tasas de crecimiento absolutas más altas, justificando sus resultados en función a la tendencia de los individuos más grandes a tener una mayor ocupación sobre el bosque, relacionado con una mayor actividad fotosintética, debido a su dominancia en el dosel.

McElhinny *et al.* (2006) utilizaron un umbral de 40 cm de dap para seleccionar a los árboles emergentes, en bosques y comunidades esclerófilas de Australia.

La escasez relativa y las bajas tasas demográficas (mortalidad y reclutamiento en clases de gran diámetro) de los árboles de gran diámetro frecuentemente hacen que su investigación sea intratable, por lo tanto, a pesar de su excepcional importancia ecológica y social, las subpoblaciones de árboles grandes permanecen relativamente sin estudiar (Lutz *et al.*, 2013). Los árboles con diámetros grandes a menudo representan la mayor contribución a la biomasa aérea siendo a la vez los más afectados por la degradación de los bosques y la deforestación (Day *et al.*, 2014).

La diversidad de árboles de gran tamaño puede, a su vez, garantizar una amplia gama de hábitats y un suministro continuo de grandes árboles muertos, proporcionando un alto nivel de biodiversidad en un ecosistema forestal (Lexerød & Eid, 2006), de esta forma, es probable que los bosques maduros y con mayor biodiversidad proporcionen una mayor capacidad de recuperación de los ecosistemas, lo que proporciona una mejor garantía de la persistencia a largo plazo de estos bosques (Day *et al.*, 2014).

#### **f. Necromasa**

La muerte de los individuos arbóreos, principalmente durante la diversificación vertical, genera detritos con amplias tasas y patrones de descomposición, lo que da como resultado una mayor diversidad estructural (Franklin *et al.*, 2002), la cual se refleja en su posterior uso intensivo por parte de la fauna, en forma de nidos o refugios, hasta la descomposición de la misma, proporcionando un sustrato de desarrollo para hongos e invertebrados (McElhinny *et al.*, 2006). En particular, los árboles muertos en pie pueden ser una fuente importante de huecos de árboles (asociados a cierta fauna) (McElhinny *et al.*, 2005).

McElhinny *et al.* (2006) evaluaron la hojarasca y detritos pequeños (<10 cm de diámetro), hallando diferencias en los valores de los sitios que evaluaron, encontrando significativamente más cobertura de hojarasca en los sitios esclerófilos secos (78%), que en los bosques (59%), prefiriendo a su vez, la caracterización de la necromasa en función a su peso seco, a pesar de ser una medición más lenta.

Para Caviedes & Ibarra (2017), los detritos gruesos (*coarse woody debris* – CWD) aumentan la complejidad estructural, lo que tiene un efecto positivo en la biodiversidad forestal. Los resultados de su evaluación coincidieron con estudios previos que

informaron que el volumen de necromasa tiende a acumularse en hábitats menos perturbados, donde la retención de CWD después de las perturbaciones es crítica para la conservación de diferentes especies de bosques. McElhinny *et al.* (2006) construyeron un índice de diversidad de detritos gruesos (CWD) (> 10 cm de diámetro) con el fin de clasificar a bosques ubicados al sur de Australia, en función al volumen presente en tres clases de descomposición. En todos los casos es necesario especificar un umbral adecuado, el cual varía según la comunidad de vegetación involucrada, sobre la base de que los ecosistemas más productivos producen árboles más grandes y, por lo tanto, troncos más grandes, que los ecosistemas menos productivos. (McElhinny *et al.*, 2005).

## **2.3. PATRONES ESPACIALES**

### **2.3.1. CONECTIVIDAD**

Taylor *et al.* (1993) definen a la conectividad como el “grado al cual un paisaje facilita o impide el movimiento de organismos entre parches”. De esta manera, se encuentran dos tipos de conectividad: estructural y funcional. La conectividad estructural se equipara con la contigüidad del hábitat y se mide mediante el análisis de la estructura del paisaje, independientemente de cualquier atributo del organismo; mientras que la conectividad funcional considera explícitamente las respuestas conductuales de un organismo a los diversos elementos del paisaje (parches y límites) (Tischendorf & Fahrig, 2000).

La conectividad es considerada como un factor crítico que determina una gran cantidad de fenómenos ecológicos, incluyendo el flujo de genes, dinámicas meta-poblacionales, dispersión de semillas o enfermedades, invasiones de especies exóticas y el mantenimiento de la biodiversidad (McRae *et al.*, 2008).

La pérdida de conectividad es una amenaza importante para la conservación de la biodiversidad y el mantenimiento de las funciones ecológicas del paisaje (Pascual-Hortal & Saura, 2006). Aunque la conectividad de los bosques puede quedar garantizada por la continuidad física de las masas arboladas (conectividad estructural), la gran mayoría de las especies forestales cuentan con la capacidad de desplazarse una determinada distancia a través de zonas no boscosas, de manera que un conjunto de parches de bosque físicamente separados y relativamente alejados entre sí puede ser percibido como plenamente conexo para aquellas especies forestales con suficientes capacidades de dispersión (Saura, Gonzales, *et al.*, 2011).

### **a. Conectividad estructural**

Se suele referir a la conectividad estructural entre dos parches como el “costo” de moverse entre estos, comúnmente asociado a funciones de distancia (euclidiana, de menor coste) (Adriaensen *et al.*, 2003), donde la distancia entre parches se compara con las distancias de dispersión para las especies de animales o plantas bajo análisis, con el fin de asignar o no un enlace entre tales parches (Pascual-Hortal & Saura, 2006).

La conectividad estructural, al ser muy fácil de evaluar y medir (con herramientas SIG o topología de redes), comúnmente suele ser utilizada como *proxy* de la conectividad funcional (Aavik *et al.*, 2014); a pesar que la respuesta de las especies no necesariamente se relaciona con la configuración espacial del paisaje (Tischendorf & Fahrig, 2000). Esta situación suele observarse en los esfuerzos de restauración, donde la creación o el fomento de más puentes o “*stepping stones*” se sustenta en la esperanza de mejorar la conectividad funcional del paisaje (Aavik *et al.*, 2014). Los “*stepping stones*” son una serie de pequeños parches que conectan a parches aislados, adecuados por la promoción de conectividad en zonas con hábitat discontinuo (Baum *et al.*, 2004).

### **2.3.2. ANÁLISIS DE PATRONES MORFOESPACIALES (MSPA)**

El MSPA (*Morphological Spatial Pattern Analysis*) permite la clasificación del paisaje forestal al nivel de píxel y el mapeo automático de corredores estructurales (elementos de conexión) y otras categorías de patrones espaciales (Saura, Vogt, *et al.*, 2011).

Ostapowicz *et al.* (2008) ahondaron en la conceptualización de MSPA como cuantificador de la conectividad, en comparación a otras técnicas (índices estructurales o grafos), reconociéndole una mayor importancia, al ser una herramienta de detección automática de corredores como enlaces estructurales; lo que la teoría de grafos solo puede hacer bajo el establecimiento de umbrales de distancia acordes al objeto de estudio, requiriendo además interpretación humana adicional para poder establecer los enlaces.

“GUIDOS Toolbox” (Vogt & Riitters, 2017) es un software que sintetiza las tareas del MSPA de forma automática y, a su vez, vincula las nociones de la teoría de grafos, con el fin de generar un producto más completo. Esta conjunción funciona al utilizar las clases núcleo y puente de MSPA como los nodos y enlaces en la teoría de grafos (Hernando *et al.*, 2017), dado que son las únicas clases que pueden proveer alguna contribución a la conectividad general del paisaje (Saura, Vogt, *et al.*, 2011). Esta intersección entre ambas

resulta mutuamente beneficiosa, ya que le brinda a los grafos la capacidad de automatizarse; mientras que a MSPA le brinda la capacidad de evaluar la importancia de cada núcleo o puente (Vogt & Riitters, 2017).

#### a. Procesamiento

La descripción del proceso a seguir se basa en una clasificación individual de cada píxel en una de las siete clases que se detallan en la Tabla 2. Toda la clasificación se basa en la definición *a priori* del parámetro ancho-borde (Soille & Vogt, 2009). Para la definición de la clase del píxel en MSPA, es necesario adoptar una regla de clasificación, siendo esta mayormente de dos tipos: aquellas que rodean totalmente al píxel en cuestión (8 vecinos), o aquella que solo conlleva a los píxeles adyacentes a los lados (4 vecinos) (Figura 1) (Vogt, Riitters, Estreguil, *et al.*, 2007).

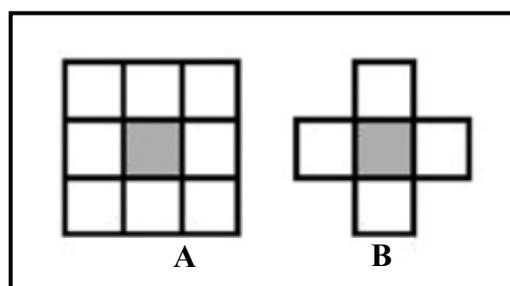


Figura 1: Clasificación del píxel A) 8 vecinos y B) 4 vecinos

FUENTE: Tomado de Vogt, Riitters, Estreguil *et al.*, 2007

Tabla 2: Clases de patrones morfoespaciales

Clase	Descripción
<b>Núcleo (Core)</b>	Definidos como aquellos píxeles de bosque cuyas distancias a las áreas de No-Bosque son mayores que el ancho-borde escogido. Los píxeles no asociados a las áreas núcleo son asignados a una de las seis características siguientes.
<b>Islas (Islets)</b>	Parches de bosque aislados que son muy pequeños para contener píxeles núcleo.
<b>Puentes (Bridges)</b>	Conjunto de píxeles no-núcleo contiguos que se conectan con dos áreas núcleo (como mínimo) en sus extremos, correspondiendo o corredores que conectan diferentes áreas-núcleo. Permite la dispersión de individuos que se puedan adecuar a las condiciones de las dos áreas.

Clase	Descripción
<b>Lazos (<i>Loops</i>)</b>	Similar a los <i>Bridges</i> , pero se conecta en diferente lugar con la misma área núcleo, por lo que no permite la comunicación entre distintas áreas.
<b>Bordes (<i>Edges</i>)</b>	Conjunto de píxeles de bosque, cuya distancia al borde del parche es menor o igual al ancho-borde previamente definido. Corresponde al límite exterior de un área-núcleo.
<b>Perforación (<i>Perforation</i>)</b>	Similar al <i>Edge</i> , salvo que corresponde al límite interior dentro de un área núcleo.
<b>Ramas (<i>Branch</i>)</b>	Píxeles que no corresponden a ninguna de las seis categorías previamente definidas. Corresponden a conjuntos elongados de píxeles de bosque continuos que emanan de un área boscosa, pero que no llegan a conectarse con la misma o con otras.

FUENTE: Adaptado de Soille & Vogt 2009.

La Figura 2 representa un resultado del proceso de segmentación morfológica seguido por MSPA, a la izquierda (en gris) se observa una imagen binaria (que sirve como *input*), mientras que a la derecha se encuentra la misma imagen bajo clasificación.

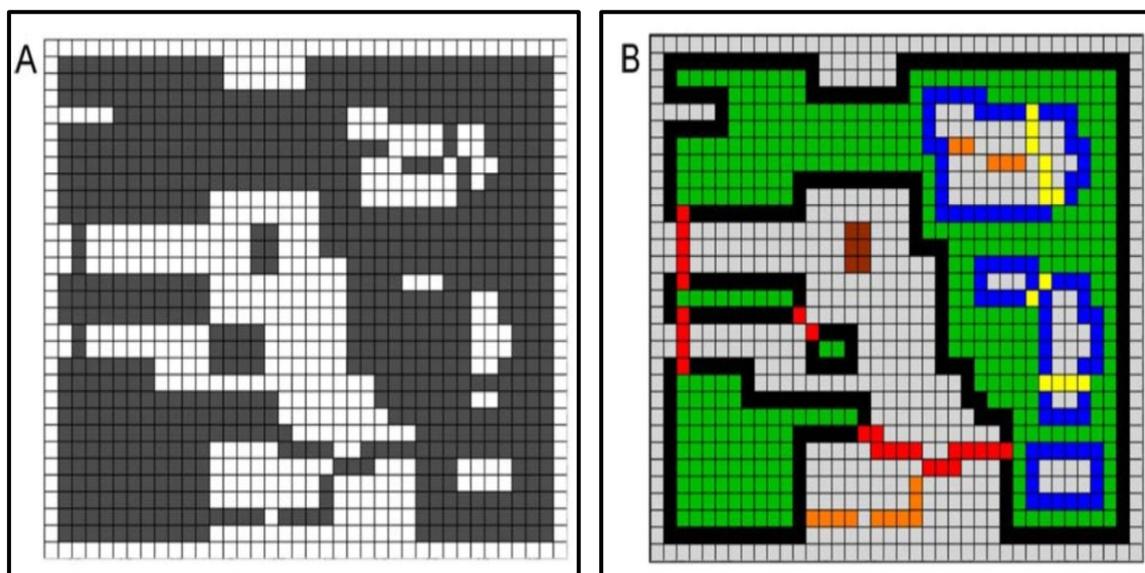


Figura 2: Clases utilizadas en MSPA.

a) Bosque (gris oscuro) /No Bosque (gris claro) y b) Núcleo (Verde), Isla (Marrón), Puente (Rojo), Borde (Negro), Perforación (Azul), Lazo (Amarillo) y Rama (Naranja).

FUENTE: Tomado de Saura, Vogt, *et al.*, 2011

## b. Grafos

Un grafo es un conjunto de nodos conectados por enlaces, los cuales indican una conexión funcional entre los dos nodos (Awade *et al.*, 2012; Urban *et al.*, 2009), representando el potencial o la frecuencia de movimiento entre ambos (Rayfield *et al.*, 2011). Los grafos se definen en referencia a la capacidad de dispersión de una especie o un grupo de ellas (Pascual-Hortal & Saura, 2006; Rayfield *et al.*, 2011) y se pueden analizar en función al proceso que representan, como el flujo de genes, el flujo de individuos dispersos, presencia de especies o la evaluación de invasiones (Laita *et al.*, 2011). Dada su flexibilidad, permite una abstracción más coherente del paisaje (Awade *et al.*, 2012).

La existencia de un enlace entre cada par de parches implica la habilidad potencial de un organismo a dispersarse directamente entre estos, los cuales están considerados conectados (Pascual-Hortal & Saura, 2008a). Los enlaces pueden tener una correspondencia física en el paisaje en la forma de un corredor; o en otros casos, podrían solo representar la conexión funcional entre un par de nodos, siendo típicamente obtenidos como una función de distancia (Pascual-Hortal & Saura, 2006; Stevens *et al.*, 2004). Representar la conectividad estructural requiere, por ejemplo, que los enlaces solo representen la información sobre la adyacencia física de un grupo de parches o la distancia entre ellas (Rayfield *et al.*, 2011).

**Tabla 3: Términos utilizados en la teoría de grafos con sus descripciones a nivel de paisaje**

<b>Términos</b>	<b>Parámetros del paisaje</b>
<b>Nodos</b>	Parches o Teselas.
<b>Enlaces</b>	Corredores.
<b>Componentes</b>	Un conjunto de parches para los que existe una ruta entre cada par de parches (un parche aislado forma un componente por sí mismo).
<b>IIC (Índice Integral de Conectividad)</b>	Una medida de disponibilidad de hábitat que combina a un parche con el número de enlaces en el camino más corto entre cada par de parches.
<b>dI (Valor de importancia del nodo)</b>	La importancia de un parche existente para mantener la conectividad del paisaje de acuerdo con un cierto índice.

FUENTE: Adaptado de Shanthala Devi *et al.* 2013

Pascual-Hortal & Saura (2006) desarrollaron el Índice Integral de Conectividad (IIC) en función a un modelo de conexiones binarias, en el que cada parche de hábitat se evalúa en función a umbrales de distancia de dispersión, donde un parche puede estar conectado o no a otro si se encuentra dentro de los límites del umbral. Por su parte Saura & Pascual-Hortal (2007) desarrollaron el Índice de Probabilidad de Conectividad (PC), donde PC caracteriza las conexiones a través de un modelo probabilístico, tomando en cuenta la probabilidad de dispersión directa entre parches y los atributos de estos (D'Acampora *et al.*, 2018). Estos índices proporcionan un indicador eficiente de la conectividad de acuerdo con la permeabilidad de la matriz y la idoneidad del hábitat (Decout *et al.*, 2012)

Tanto PC como IIC se consideran índices de disponibilidad de hábitat, ya que integran propiedades topológicas (conectividad de red) con los atributos del hábitat que representan; en donde una mayor conectividad involucra mayores proporciones de ese mismo hábitat (Pascual-Hortal & Saura, 2008b). Estos índices miden y conciben la conectividad como una propiedad del paisaje que determina la cantidad de recursos de hábitat que las especies pueden alcanzar (Rubio *et al.*, 2015). El concepto de disponibilidad de hábitat se basa en considerar un parche en sí mismo (incluso si está aislado del resto del hábitat) como un espacio donde se produce la conectividad (cuanto más grande es el parche) (Pascual-Hortal & Saura, 2006). La disponibilidad de hábitat para una especie puede ser baja si los parches de hábitat están mal conectados, pero también si el hábitat está muy conectado, pero es muy escaso (Pascual-Hortal & Saura, 2008b).

Algunas desventajas del uso de estos índices es que (a) dependen de la definición de los límites del área de estudio, en algunos casos establecida arbitrariamente alrededor de parches focales y (b) se pueden obtener valores muy bajos cuando los parches de hábitat son muy pequeños en comparación con el área total del paisaje (Saura, Estreguil, *et al.*, 2011).

#### **a. Comparación entre índices**

Se suele pensar que el modelo probabilístico tiene un resultado más efectivo en la evaluación del paisaje, dado que en el modelo binario no existe una medida de dispersión potencial entre nodos, considerando solo si están conectados o no (D'Acampora *et al.*, 2018). A su vez, un pequeño cambio en la distancia de dispersión del umbral para la métrica de la IIC puede modificar drásticamente los enlaces existentes entre los parches

de hábitat, suprimiendo o conectando aquellos que estén separados por distancias por encima o por debajo de ese umbral, ya que los parches se conectan o desconectan súbitamente según ese valor (Saura & Pascual-Hortal, 2007), mientras que en PC solo causaría una pequeña variación en las probabilidades de dispersión (Rubio & Saura, 2012).

Bodin & Saura (2010) conjeturaron, en función a la transmisión genética y mezcla de poblaciones a largo plazo, que era más importante saber si un individuo puede llegar a desplazarse hacia otro punto, que el conocer el flujo real de individuos hacia tal punto, ya que es necesario que solo un individuo pueda dispersarse para que se genere un nuevo punto de apoyo, donde posteriormente pueda darse mayor transmisión genética; en este caso IIC se desempeñaría mejor que PC, ya que se necesita prestar más atención a la topología y accesibilidad de la red y menos a evaluar el flujo real de individuos que discurren por el paisaje. Laita *et al.* (2011) secundaron la especulación anterior, aludiendo que IIC puede ser adecuado para un proceso como el intercambio de genes, donde solo se necesiten pocos eventos de transmisión (con la mera existencia de enlaces) que una tasa de transmisión real.

Tanto Decout *et al.* (2012) como Dondina *et al.* (2018) eligieron a IIC en desmedro de PC, debido a la naturaleza no ponderada de los enlaces y nodos, en el último caso bajo un escenario que implicaba la simulación en la creación de nuevos caminos en áreas distintas a los corredores existentes, identificando qué nodos actualmente no conectados aumentarían más la conectividad del paisaje si estuviesen conectados, independientemente de la ruta y la distancia efectiva de los corredores existentes que se conectan ellos, de esta forma, era necesario un índice que no tomase en cuenta los pesos de los enlaces, situación en la que IIC resalta, ya que es esencialmente la versión de PC sin ponderaciones.

#### **b. Importancia y priorización**

La importancia para la conectividad de un parche se evalúa mediante la eliminación hipotética de este (un parche a la vez), cuantificando porcentualmente el cambio que esta acción repercutiría en el valor final del índice utilizado (Rubio *et al.*, 2015). De esta forma, los parches con altos valores de importancia, se tornan en elementos insignia en los que se efectúan las acciones de conservación, a fin de mantener la configuración del paisaje (Shanthala Devi *et al.*, 2013) Sin embargo, es necesario tener en cuenta el

concepto temporal en el manejo de parches; por ejemplo, un parche en particular puede no ser importante cuando todos los demás están presentes en la red, pero después de una eventual pérdida de algunos otros parches, dicho parche puede ser el último que pueda actuar como elemento de conexión entre otros; convirtiéndose así en un proveedor insustituible de conectividad (Rubio *et al.*, 2015).

Dado que cada métrica de conectividad se basa en criterios diferentes, la priorización de parches toma distintos resultados para cada métrica analizada (Shanthala Devi *et al.*, 2013). Laita *et al.* (2011) se enfrentó a esta situación al encontrar una notable inconsistencia de resultados utilizando diferentes métricas de priorización, debiéndose a que estas ponen diferentes énfasis en distintas características topológicas. Visto esto, Saura & Rubio (Saura & Rubio, 2010) dividieron los valores de importancia de los índices de PC e IIC en tres fracciones que cuantifican diferentes formas en que los parches contribuyen a la conectividad del paisaje a) conexiones intranodo, (b) cantidad de flujo de dispersión que se origina o termina en el nodo y (c) papel como “*stepping stones*” (Saura, 2018). Esta división permite que se puede calcular la importancia no solo de los nodos sino también de los enlaces, permitiendo ampliar el análisis del enfoque exclusivo a los nodos, al evaluar directamente el papel de los enlaces como proveedores de conectividad (Gurrutxaga *et al.*, 2011).

La fracción intranodo (dIICintra, dPCintra) depende solo de los atributos del nodo, y por lo tanto posee el mismo valor sin importar si el nodo se encuentra conectado o no (Avon & Bergès, 2016). Corresponde a la cantidad de recursos del hábitat (área de hábitat, calidad) proporcionados por el parche (es decir, la cantidad disponible o accesible desde ese parche) (Saura & de la Fuente, 2017). La fracción de flujo (dIICflux) cuantifica la cantidad de flujo de dispersión que ocurre entre el nodo y el resto de la red, y depende del atributo del nodo y las rutas más cortas que unen el nodo a la red (posición topológica) (Avon & Bergès, 2016), es decir, mide qué tan bien conectado está el parche focal con el resto del hábitat en el paisaje. Sin embargo, no cuantifica la importancia del parche para mantener la conectividad entre los otros parches (Saura & de la Fuente, 2017). Por último, se cuenta con la fracción conector, la cual cuantifica la contribución del parche analizado como elemento de conexión o “*stepping stone*” entre otros parches, dependiendo solo de la posición topológica del parche en la red (Avon & Bergès, 2016) y las características del resto de las áreas de hábitat que se conectan a través de ese nodo, de acuerdo con el enfoque de disponibilidad de hábitat (Saura & Rubio, 2010).

La fracción conector (dPCconn y dIICconn), a diferencia de las otras fracciones, no evalúa qué tan bien conectado se encuentra un parche, sino cuán importante es ese parche para mantener la conectividad o los intercambios biológicos entre el resto de áreas del hábitat (Baranyi *et al.*, 2011). En particular, el dPCconn o dIICconn debe evaluarse por separado para analizar de manera efectiva el papel de los elementos individuales del paisaje como proveedores irremplazables de conectividad entre otras áreas de hábitat (Gurrutxaga *et al.*, 2011).

Se debe tener en cuenta que la conectividad puede garantizarse no solo cuando las unidades de hábitat forestal existentes son físicamente contiguas, sino cuando existen elementos de conexión que permiten el movimiento de un organismo particular entre áreas de hábitat que podrían estar físicamente distantes (Adriaensen *et al.*, 2003), estando así conectados funcionalmente (Tischendorf & Fahrig, 2000). De esta forma, los corredores estructurales representan áreas cruciales para el movimiento de especies, siendo a la vez muy frágiles y susceptibles a los cambios en el paisaje y las decisiones de gestión (Saura, Vogt, *et al.*, 2011). Si bien las prácticas de conectividad estructural son más fáciles de vincular con el manejo directo del paisaje (Saura, Vogt, *et al.*, 2011), siempre teniendo en cuenta que la conectividad real del paisaje está dirigida por la conectividad funcional, por lo que los estudios de conectividad deben apostar en utilizar métricas que permitan que la conectividad estructural pueda utilizarse como un verdadero proxy de la funcional (Rayfield *et al.*, 2011)

#### **2.4. MODELAMIENTO DE ECUACIONES ESTRUCTURALES (SEM)**

Los modelos de ecuaciones estructurales son modelos probabilísticos que unen múltiples variables de predicción y respuesta en una sola red causal. A menudo se representan usando diagramas de rutas, donde las flechas indican relaciones entre las variables observadas. Estas relaciones se pueden capturar en una serie de ecuaciones estructuradas (Lefcheck, 2016).

El uso de SEM es motivado mayormente por su utilidad para investigar complejas redes de relaciones, pero también por su prometedor uso como un medio para representar conceptos teóricos usando variables latentes (Grace *et al.*, 2010). De esta forma, SEM es una metodología científica que aspira a realizar fuertes y explícitas conexiones entre la data empírica y las ideas teóricas (Grace, 2006). A diferencia de los modelos de regresión estándar, SEM acomoda las relaciones de regresión entre variables latentes, como

también entre las variables observadas y latentes. A diferencia de los modelos convencionales, SEM puede estimar en un solo análisis modelos en los cuales una o más variables pueden ser simultáneamente variables respuesta y variables predictoras (Bowen & Guo, 2011).

Entre las razones para el uso de SEM en estudios biológicos se tienen: (a) Es orientada a la teoría, en oposición a la orientación a la hipótesis nula. (b) Su capacidad de representar hipótesis sobre redes causales. (c) Sus procedimientos para comparar modelos competidores. (d) Su valor como un marco de trabajo para la posterior interpretación, cuando existen múltiples variables predictoras y respuestas con complejas conexiones causales (Grace *et al.*, 2010).

#### **2.4.1. DEFINICIONES**

##### **a. Matriz varianza – covarianza**

SEM se ha implementado típicamente a través del modelado de covarianza, donde la matriz de varianza-covarianza es la estadística básica para tal modelado. El ajuste del modelo se basa en una función de ajuste que minimiza la diferencia entre la matriz de varianza-covarianza implícita en el modelo “ $\Sigma$ ” (el modelo propuesto) y la matriz de varianza-covarianza observada “ $S$ ” (en función a los datos) (Fan *et al.*, 2016; Lam & Maguire, 2012).

##### **b. Variable latente**

Las variables latentes son representaciones de fenómenos ocultos o no observados, mediante la formación de construcciones teóricas (Bowen & Guo, 2011), de esta forma, se definen como variables hipotéticas para las cuales no se tienen mediciones directas, pero cuya existencia puede ser revelada por asociaciones entre variables medidas (Grace *et al.*, 2012). Usualmente se infieren mediante un procedimiento estadístico o matemático (Grace *et al.*, 2015), utilizando variables observadas asociadas a estas, que sirven como *proxy* de tales constructos teóricos (Eisenhauer *et al.*, 2015). En el marco gráfico de SEM, las variables latentes se representan mediante círculos o elipses (Grace, 2006).

##### **c. Variable observada**

De forma concreta, se clasifica a una variable como “variable observada”, a aquellas que fueron cuantificadas directamente bajo un tipo de métrica; que pueden llegar a ser vistos

y analizados, y se encuentran detallados en una base de datos (Bowen & Guo, 2011). Bajo la representación clásica de un SEM, estas variables se presentan en forma de rectángulos. Pueden ser representados por tratamientos experimentales, locaciones espaciales o interacciones entre otras variables (Grace, 2006).

#### **d. Variables exógenas y endógenas**

En la terminología de SEM, las variables independientes (“x”) son referidas como variables exógenas; mientras que las dependientes (“y”), son llamadas endógenas (Grace, 2006). De esta forma, una variable endógena representa una variable respuesta, mientras que una variable exógena representa una probable causa (Grace *et al.*, 2012).

Las variables endógenas siempre poseen un factor de error asociadas a ellas, el cual representa la discrepancia entre los valores observados y los valores predichos por el modelo. Debido a que los errores, por definición, representan algo no explicado por el modelo, son clasificados como variables exógenas (Beaujean, 2014). A su vez, las variables endógenas, pueden llegar a tener influencias sobre otras variables endógenas (Grace, 2006).

#### **e. Coeficientes de ruta (“*Path coefficients*”)**

Son los coeficientes de las regresiones parciales. Una regresión parcial representa la relación entre una variable endógena y las variables exógenas asociadas a esta. Los valores pueden estar estandarizados, o encontrarse en unidades de las métricas originales. En el caso que se encuentren estandarizados, se podrán realizar mejores comparaciones dentro del mismo modelo (o entre modelos de la misma muestra); mientras que los valores no estandarizados son mejores al comparar coeficientes para las mismas variables en diferentes muestras, o cuando las unidades de las métricas sean significativas (por ejemplo, dólares, altura, edad) (Beaujean, 2014).

#### **f. Constructo**

Grace *et al.* (2010) definen a un “constructo” como una idea producto de la mente humana, de forma que puede definirse conceptualmente porque posee significado en términos teóricos. Debido a que no es directamente observable, su presencia generalmente se infiere mediante otras variables, bajo la asunción que la relación entre los comportamientos observados se debe a tal constructo (Boivard & Koziol, 2012).

## **2.4.2. REQUERIMIENTOS DE SEM**

### **a. Especificación del modelo**

El uso de SEM siempre empieza con la especificación de un modelo. Un modelo es una declaración formal de los mecanismos que se supone que dieron origen a los datos observados. Esos mecanismos reflejan las hipótesis sustantivas que motivaron el análisis, así como las características de la muestra y el diseño de la investigación (Hoyle, 2012).

La especificación implica la designación de las variables, las relaciones entre las variables y el estado de los parámetros en un modelo. Con respecto a la designación de variables, la decisión radica en discernir entre cuáles variables observadas incluir o qué variables latentes, si las hay, modelar. Después de decidir qué variables observadas y latentes incluir en el modelo, el investigador debe decidir qué variables están relacionadas y, para aquellas relacionadas, si la relación es no direccional o direccional (Hoyle, 2012).

### **b. Identificación del modelo**

La identificación del modelo se refiere a la necesidad que exista una única solución para la estimación de un parámetro (Lam & Maguire, 2012). En algunos modelos, hay más de una forma de obtener la estimación de un parámetro libre a partir de las ecuaciones. Mientras todos estos cálculos produzcan la misma estimación, el parámetro estará sobreidentificado. Si no se puede obtener un valor único para un parámetro dado a través de la estimación, el parámetro no se identifica y, como resultado, el modelo no se identifica (Hoyle, 2012).

Los modelos pueden tomar tres clases: (a) subidentificados, (b) identificados o (c) sobreidentificados. Si un modelo está subidentificado, los parámetros del modelo no pueden estimarse de forma exclusiva y no se podrá calcular resultados. Solo los modelos sobreidentificados pueden proporcionar estimaciones de parámetros únicos, y a su vez, medidas de ajuste del modelo, al poseer grados de libertad (Beaujean, 2014).

### **c. Estimación del modelo**

Una vez que se ha especificado un modelo, se han identificado sus parámetros y se han preparado los datos para el análisis, se da lugar a la estimación. El objetivo de la estimación es encontrar valores para los parámetros libres que minimicen la discrepancia entre la matriz de covarianza observada y la matriz de covarianza estimada o implícita,

dado el modelo y los datos. El medio por el cual se derivan las estimaciones de los parámetros depende de cuál de los posibles métodos de estimación se utilicen (Hoyle, 2012).

El método de estimación más utilizado corresponde al método de máxima verosimilitud (ML). En este enfoque las covarianzas observadas se comparan con las covarianzas implícitas en el modelo y, en un proceso de minimización basado en la máxima probabilidad, conduce a la selección de estimaciones de parámetros. También se deriva una medida de la discrepancia total en el modelo, que proporciona una medida general de la bondad de ajuste (el estimador de chi-cuadrado). Esta comparación de la matriz de covarianza observada contra la matriz implícita en el modelo tiene la consecuencia de que la estimación y la evaluación del modelo se realiza de forma simultánea a todo el modelo. Este enfoque sigue siendo la metodología dominante en uso hoy en día, es aplicable en una gran variedad de circunstancias y se implementa en todos los principales paquetes de software SEM (Grace *et al.*, 2012).

#### **i. Bondad de ajuste**

Uno de los principales pasos, cuando se realiza un SEM, es la prueba de Chi-cuadrado ( $\chi^2$ ), la cual evalúa si existe discrepancias entre la matriz de covarianzas que el modelo propuesto detalla con la matriz de covarianzas original de los datos (Fan *et al.*, 2016). Es importante resalta que, al contrario de la típica prueba de hipótesis, se busca que el modelo **no sea rechazado por la prueba**, este enfoque es coherente en el contexto que maneja SEM, al direccionar las hipótesis en base a un fuerte fundamento teórico ya conocido, donde la hipótesis nula representa la creencia del investigador (Lam & Maguire, 2012).

La prueba  $\chi^2$  es válida solo si las observaciones son independientes, se usa la matriz de covarianza de muestras no estandarizadas, el tamaño de la muestra es suficientemente grande y las variables endógenas siguen una distribución normal multivariada (Beaujean, 2014). Dadas las limitaciones de  $\chi^2$ , se han elaborado muchos más índices de bondad de ajuste que adoptan un enfoque más pragmático del proceso de evaluación (Byrne, 2017).

#### **ii. Índices generales**

El error cuadrático medio de aproximación (*Root mean square error of approximation*, RMSEA) es un índice de ajuste, donde el valor de 0 indica un ajuste perfecto; mientras que valores mayores indican una falta de ajuste. Es útil para detectar malas especificaciones del modelo y a la vez es menos sensible al tamaño de la muestra que  $\chi^2$ .

El valor aceptable de RMSEA debe ser menor a 0,06 (Fan *et al.*, 2016). RMSEA mide el grado de especificación errónea por grado de libertad del modelo, ajustado por el tamaño de la muestra. RMSEA también refleja la opinión de que el modelo ajustado es una aproximación de la realidad, por lo que RMSEA mide el error de aproximación (Lam & Maguire, 2012).

Los índices incrementales (llamados también, índices relativos o de comparación), son aquellos que calculan el ajuste del modelo mediante la comparación, en función a un modelo base que se caracteriza en que los únicos parámetros que estimará corresponden a las varianzas de las variables manifiestas. El índice de ajuste comparativo (*Comparative fit index*, CFI) deriva de las comparaciones entre un modelo hipotético con un modelo independiente (Byrne, 2017). Un valor alto de CFI indica un buen ajuste, buscándose continuamente un valor cercano o mayor a 0,95. CFI es menos afectado por el tamaño de muestra que  $\chi^2$  (Fan *et al.*, 2016).

El tercer índice es el residuo estandarizado cuadrático medio (*standardized root mean square residual*, SRMR), que es relativamente fácil de calcular. Tanto la matriz observada como la matriz estimada se transforman en matrices de correlación, y la matriz residual es la diferencia entre las dos. Por lo tanto, el cuadrado medio de los elementos en la matriz residual es el SRMR. En general, SRMR <0,10 se considera un buen ajuste (Lam & Maguire, 2012).

Respecto a los índices de parsimonia, este tipo de métodos enfatizan la minimización de la cantidad de parámetros necesarios en un modelo para explicar los datos, al intentar seleccionar modelos que sean las representaciones más parsimoniosas de los datos observados (Beaujean, 2014); de forma que el modelo seleccionado sea el “más cercano” posible a la realidad desconocida que los datos pueden proveer (Anderson, 2008).

### **2.4.3. ANÁLISIS FACTORIAL CONFIRMATORIO**

El desarrollo de un modelo de ecuaciones estructurales engloba el desarrollo de dos procedimientos secuenciales: el modelo de medición (*measurement model*) y el modelo estructural (*structural model*) (Kline, 2015). El primero evalúa la forma en que las variables latentes llegan a ser medidas (asignación de variables observadas), mientras que el segundo analiza la relaciones entre las variables latentes de forma direccionada (Bowen

& Guo, 2011). De esta forma, con el fin de establecer el modelamiento de medidas, se lleva a cabo un Análisis Factorial Confirmatorio (CFA, por sus siglas en inglés).

CFA es el proceso de especificación de una variable latente, entendida como un constructo hipotético, de forma que se le asignan variables observadas y se analiza cuan bien estas métricas miden tal constructo teórico (Lam & Maguire, 2012), su grado de correlación y su interacción con otras variables latentes (asociación, relación causal), pudiendo reducir las dimensiones de los datos y estandarizar la escala de múltiples indicadores (Byrne, 2017; Fan *et al.*, 2016).

#### 2.4.4. METODOLOGÍA DE SEM

Grace *et al.* (2012) diseñaron un lineamiento práctico para establecer este tipo de análisis. A continuación, se presentan los pasos y un resumen de su aplicación

**Tabla 4: Pasos para el establecimiento de SEM**

Pasos	Descripción
<b>1. Definir los objetivos</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Foco de la investigación.</li> <li>- Selección de variables de estudio y covariables de influencia.</li> <li>- Priorizaciones al momento de decidir qué es necesario incluir en un modelo y qué se puede excluir para gestionar la complejidad del modelo.</li> <li>- Definición del sistema de interés y sus límites.</li> </ul>
<b>2. Desarrollo de Metamodelos (SEMM)</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Generalización del problema de modelado.</li> <li>- Su propósito es hacer explícita la relación entre las entidades o constructos teóricos y las medidas que se utilizarán para representarlos.</li> <li>- Descripción explícita de la lógica detrás de las decisiones de especificación.</li> <li>- Gráficas que resumen las conexiones causales hipotéticas entre las variables.</li> </ul>
<b>3. Desarrollar diagramas de causalidades</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Difieren de los SEMM porque especifican las variables que pueden incluirse en los modelos.</li> <li>- Permite la selección de las variables (de un conjunto de ellas) que deben incluirse necesariamente en un modelo SE, con el fin de permitir la estimación de los efectos causales de interés (es decir, qué simplificaciones son permisibles en el desarrollo del modelo SE) (Pearl, 2012).</li> </ul>

<b>Pasos</b>	<b>Descripción</b>
<b>4. Exposición de supuestos causales e implicaciones lógicas del diagrama de causalidad</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Dado que el objetivo es obtener estimaciones de los parámetros del modelo que transmiten los efectos causales, se debe considerar si tales estimaciones son identificables.</li> <li>- Un parámetro es identificable si se puede obtener una estimación verdadera y única a partir de los datos observados.</li> </ul>
<b>5. Evaluar opciones de especificaciones para modelos SEM</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- SEM se basa en ecuaciones que tienen formas funcionales explícitas y parámetros estimables.</li> <li>- El desarrollo de candidatos a modelos SEM requiere (como mínimo) la consideración de               <ul style="list-style-type: none"> <li>(a) el enfoque del análisis.</li> <li>(b) características de los datos disponibles, incluido el tamaño de la muestra.</li> <li>(c) conocimiento sobre los requerimientos de los datos.</li> </ul> </li> </ul>
<b>6. Elegir el enfoque de la investigación</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Métodos de máxima verosimilitud al análisis de relaciones de covarianza son los más usados en SEM.</li> <li>- Discrepancia total del modelo, como medida general de bondad de ajuste.</li> </ul>
<b>7. Especificar completamente los candidatos a modelos SE</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Debe tenerse en cuenta que la fuerza de la inferencia obtenida del modelado está influenciada por la cantidad de modelos que se examinan.</li> </ul>
<b>8. Estimaciones, Evaluación del modelo y re-especificación</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- No se hará una interpretación final de las estimaciones cuantitativas hasta que se tenga la certeza de que el gráfico es coherente con los datos.</li> <li>- El proceso de evaluación implica (a) estimación de parámetros, (b) verificación de las independencias condicionales para ver si se han omitido vínculos importantes, (c) evaluar si el modelo está sobreidentificado y se puede simplificar sin pérdida de información, y (d) realizar este proceso repetidamente hasta que se declare contundentemente la consistencia de los datos del modelo.</li> <li>- Una vez que un modelo ha sido aceptado provisionalmente como el mejor modelo, es útil llevar a cabo pruebas de sensibilidad en el modelo, asegurándose que no haya incongruencias restantes en el modelo.</li> </ul>

Pasos	Descripción
<b>9. Obtención de resultados</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Cada camino en un gráfico representa un mecanismo distinguible por separado.</li> <li>- No se debe tratar de interpretar los valores cuantitativos de los efectos hasta que uno haya asegurado que el gráfico es compatible.</li> <li>- Las estimaciones de los efectos causales dependen de la exactitud del gráfico, no necesariamente del gráfico completo, pero al menos de la parte del gráfico relacionada con los efectos causales de interés focal.</li> </ul>
<b>10. Reporte de métodos, hallazgos e interpretaciones</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- La descripción de los métodos debe esforzarse por ser lo suficientemente completa como para que un análisis sea repetible, o al menos reproducible.</li> <li>- Las relaciones bivariadas también son informativas, incluso si su relación con las interpretaciones causales no es directa en muchos casos.</li> <li>- Siempre se debe recordar en el modelo causal que nuestras inferencias dependen fundamentalmente de las suposiciones incorporadas en el gráfico. El lenguaje que se usa para transmitir los hallazgos e interpretaciones también debe reflejar esta condicionalidad.</li> </ul>

FUENTE: Adaptado de Grace *et al.* 2012

## 2.5. ANTECEDENTES – PROYECTO SAL

### 2.5.1. DISEÑO DE MUESTREO

El siguiente diseño de muestreo fue elaborado por Argote *et al.* (2017), quienes plantearon una metodología para la evaluación de stock de carbono y biodiversidad en parcelas arbóreas (Figura 3).

#### a. Tamaño

Se utilizó un tamaño estándar de 0,25 ha (50 m x 50 m).

#### b. Número

Se establecieron 40 parcelas, bajo un diseño de muestreo sistemático utilizando grillas cuadradas de 3 km. Estas parcelas contemplaron bosques primarios, bosques secundarios, bosques inundables, vegetaciones secundarias, pastos y cultivos permanentes.

### c. Configuración de la parcela

La parcela de 50 m x 50 m (0,25 ha) fue dividida en 25 subcuadrantes de 10 m x 10 m.

- **En toda la parcela de 50 m x 50 m** fueron evaluados los individuos leñosos arbóreos vivos y muertos en pie con un diámetro a altura de pecho (dap) mayor o igual a 10 cm.
- **En la sub-parcela de 20 m x 20 m**, ubicada en los subcuadrantes 8, 9, 13 y 12, fueron evaluados los individuos leñosos arbustivos vivos y muertos en pie con un dap entre 2 cm y 10 cm.
- **En los transectos de 1 m x 50 m** fueron evaluados los troncos y ramas caídos sobre el suelo, separándolos en tres grados de descomposición (“1” representa el menos descompuesto; “2”, el estado intermedio y “3”, el más descompuesto) y en dos categorías diamétricas ( $\text{dap} \geq 10\text{cm}$  y  $\text{dap}$  entre 2cm y 10 cm).
- **En las sub-parcelas de 1 m x 1 m** fue evaluada la biomasa aérea de individuos con menos de 2 cm de diámetro incluyendo herbáceas, gramíneas y otras especies. Además, se colectó toda la hojarasca contenida en esta área incluyendo todo lo que esté en proceso de descomposición como frutos, hojas, cáscaras y detritos.

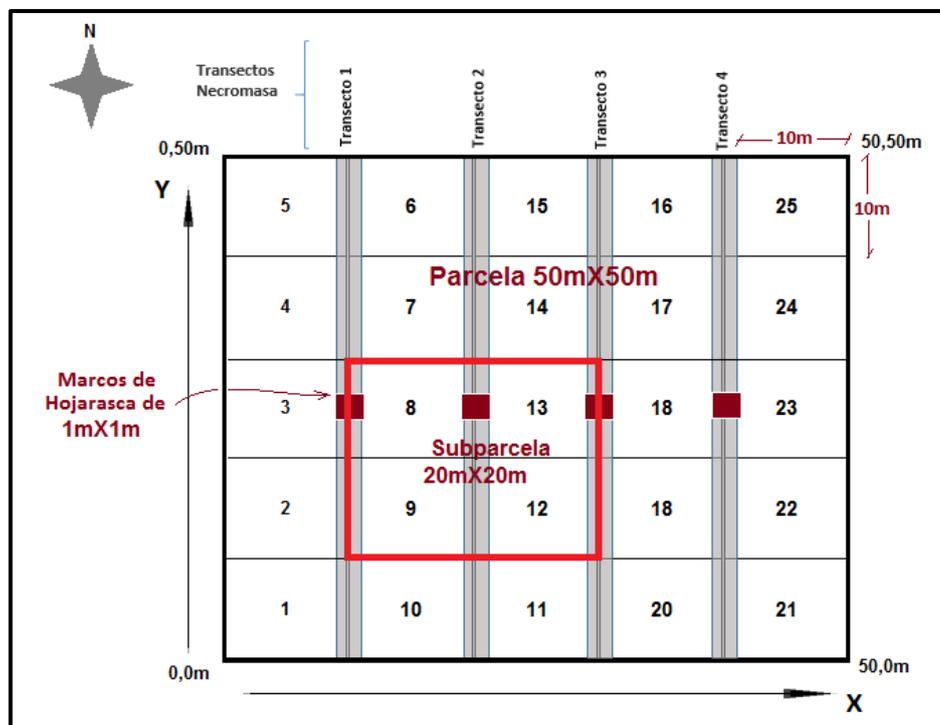


Figura 3: Configuración de la parcela de evaluación

FUENTE: Tomado de Argote *et al.* 2017

### III. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1. ÁREA DE ESTUDIO

El área de influencia corresponde a una superficie total de 360 km<sup>2</sup>, localizados entre los 350 000 – 380 000 m Este y 9 325 000 – 9 355 000 m Norte (UTM – Zona 18S/Datum WGS 84). Se ubica en el extremo Noroeste de la Amazonía Peruana, en la confluencia de los ríos Shanusi y Paranapura con el río Huallaga, en el departamento de Loreto, provincia de Alto Amazonas, distrito de Yurimaguas.

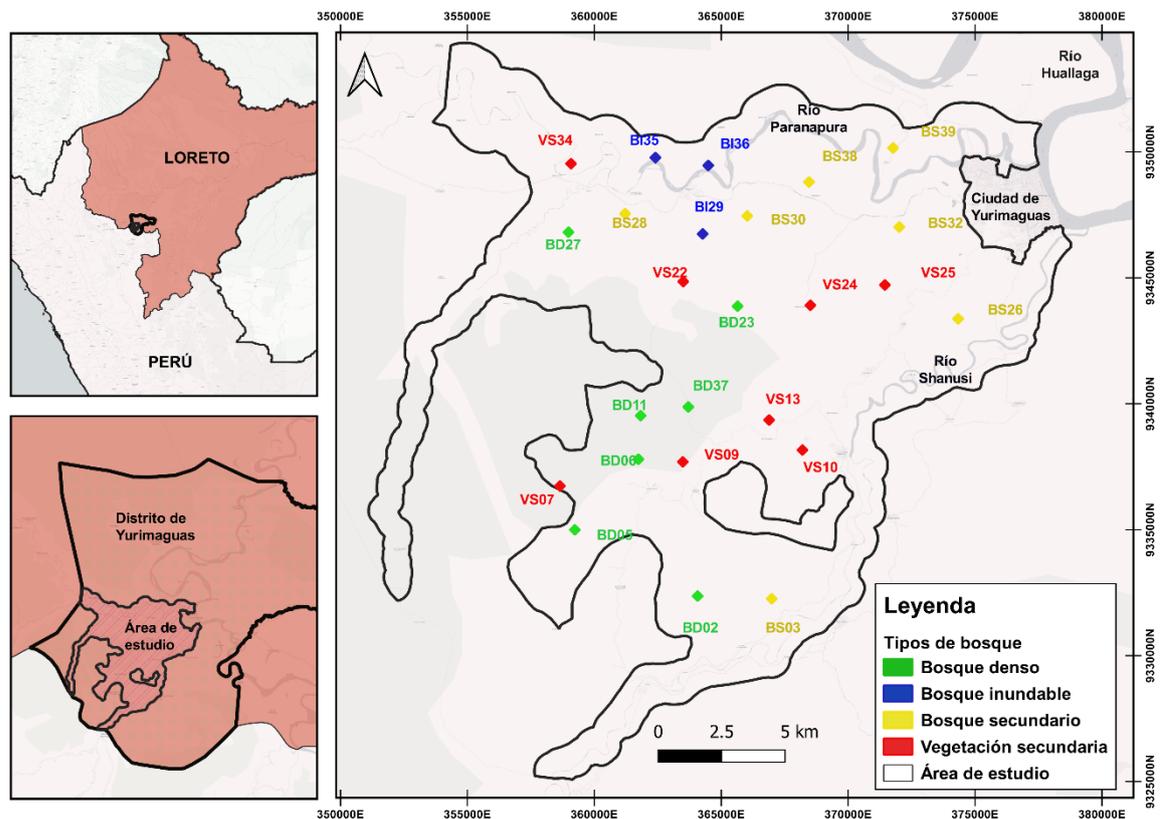


Figura 4: Mapa de distribución de parcelas en el ámbito de estudio

#### 3.1.1. CLIMA

El distrito de Yurimaguas es una localidad que presenta un clima tropical, cálido y lluvioso, con temperaturas constantemente altas a lo largo del año, estando la media anual entre los 25,5 a 26,0 °C, con poca variabilidad térmica diaria, por lo que el calor persiste

a lo largo del día y la noche. La precipitación total anual se encuentra en el rango de 2000 a 2500 mm anuales (Martínez López, 2016).

Según Paredes Riveros (2014), los mayores valores de humedad relativa media se presentan entre los meses de marzo-abril, con 88% en promedio, y los mínimos valores entre agosto-octubre, con 79%. El climatograma (Figura 5) ilustra la precipitación durante todos los meses del año, con una clara disminución durante los meses de junio a setiembre (época de estiaje), y el mayor valor durante el mes de marzo. La temperatura se muestra con poca variación.

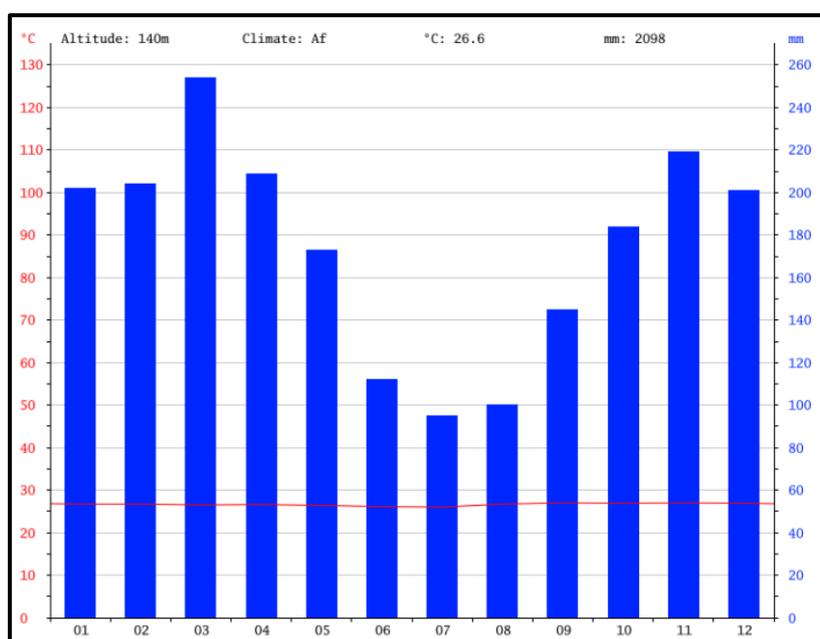


Figura 5: Climatograma del distrito de Yurimaguas

FUENTE: <https://es.climate-data.org/>

### 3.1.2. HIDROGRAFÍA

La presente descripción de hidrografía corresponde a la memoria descriptiva de la Zonificación Ecológica-Económica de la Provincia de Alto Amazonas (Paredes del Águila, 2014). La cuenca baja del río Huallaga, entre Yurimaguas y Lagunas, tiene una longitud aproximada de 250 km, el ancho del río fluctúa entre 300 a 900 m, con niveles de profundidad que varían entre 10,8 a 15 m, presentando un curso meándrico con islas fluviales en su parte baja; en época de estiaje se observa extensas playas rocosas y arenosas en sus orillas. La época de máxima creciente en el Huallaga es en marzo, mientras que la máxima vaciante se da en agosto.

Los principales tributarios de este río por su margen izquierdo son los ríos Parapapura y Shanusi; ambos de importancia en la zona de estudio.

- Río Parapapura: Ubicado en la jurisdicción de los distritos de Yurimaguas y Balsapuerto. Con una longitud aproximada de 152 km, su cauce es estrecho, zigzagueante y meándrico; desemboca en la margen izquierda del río Huallaga, a orillas de la ciudad de Yurimaguas. Es un importante medio de transporte fluvial enlazando importantes pueblos como Balsapuerto, Santa Lucía, Munichis, entre otros. Es navegable en embarcaciones pequeñas y motores fuera de borda.
- Río Shanusi: Ubicado en la jurisdicción del distrito Yurimaguas. Tiene una longitud aproximada de 50 km, con ancho de cauce que varía entre 70 y 120 m. Desemboca en la margen izquierda del río Huallaga. Es navegable en canoas pequeñas y motores fuera de borda.

### **3.1.3. FISIOGRAFÍA**

Según la Zonificación Ecológica Económica de Alto Amazonas – Temático de Fisiografía (Paredes Riveros *et al.*, 2014), se describen tres unidades fisiográficas sobre esta área de estudio, con el detalle a continuación:

- Terrazas bajas inundables: Localizados en ambos márgenes de los principales ríos que recorren las zonas de estudio. Debido a su poca diferencia de nivel con respecto al río, sufren inundaciones durante la época de creciente. Su relieve es plano, con pendientes de 0 a 2%, Están constituidas por sedimentos fluviales recientes.
- Terrazas altas: Se caracteriza por su topografía plano-ondulada, con pendientes de 4 a 8%, litológicamente están constituidos por sedimentos aluviales antiguos (arcillitas). Pertenecen a la planicie erosiva Pleistocénicas de la formación Pastaza y planicie erosiva depresionada de depósitos palustre-lacustres.
- Colinas bajas. Este escenario fisiográfico cubre todo el gran paisaje colinoso. Está conformado por elevaciones de origen erosional o estructural cuya altura no sobrepasa de 80 m con respecto al nivel de base local, presentan cimas cónicas o aristadas y pendientes de 15 a 50%, con grado de disectación variable.

## **3.2. MATERIALES Y EQUIPOS**

### **3.2.1. MATERIALES**

- 6 imágenes satelitales RapidEye® (3A) del 14 agosto del 2016 (18/362/08, 18/362/09, 18/363/08, 18/363/09, 18/364/08 y 18/364/09).

### **3.2.2. EQUIPOS**

- Laptop LENOVO™ Ideapad 330 – Intel Core i7™ (8550U)/RAM 8GB

### **3.2.3. SOFTWARE**

- ArcMap® v. 10.5
- CONEFOR Sensinode v. 2.6
- ENVI® v. 5.3
- Google Earth Pro® 7.3.2
- GUIDOS Toolbox v. 2.8.0
- InfoStat v. 2018
- Microsoft Excel 2016
- R x64 v. 3.6.2 y RStudio v. 1.1.456

## **3.3. DATOS**

Se contó con la información de 25 parcelas de cobertura arbórea (de un total de 40), recolectada por el proyecto “Paisajes Sostenibles para la Amazonía (SAL)”. El trabajo de campo se llevó a cabo durante el periodo mayo – agosto del año 2017.

### **3.3.1. COMPARTIMENTOS Y VARIABLES**

La evaluación de carbono se dividió en cinco compartimentos principales (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2003; Yepes *et al.*, 2011).

- Biomasa aérea (Biomasa aérea mayor y menor).
- Necromasa aérea (Madera muerta sobre el suelo y árboles muertos en pie).
- Hojarasca.
- Carbono orgánico del suelo.
- Biomasa de raíces.

La Tabla 5 detalla todas las variables involucradas en el cálculo de los compartimentos.

**Tabla 5: Descripción de variables en la evaluación de stocks de carbono y biodiversidad**

<b>Compartimento</b>	<b>Tamaño de parcela</b>	<b>Parámetro</b>	<b>Variables evaluadas</b>
<b>Biomasa aérea mayor (Árboles y Palmeras)</b>	50 m x 50 m	Individuos con $dap \geq 10$ cm	Diámetro a la altura del pecho (dap, 1.30 m sobre el suelo)
	20 m x 20 m	Individuos con $2 \text{ cm} \leq dap < 10$ cm	Altura total Densidad de madera Determinación taxonómica
<b>Biomasa aérea menor (gramíneas y no gramíneas)</b>	4 cuadrantes de 1 m x 1 m	Individuos con $dap < 2$ cm y cualquier otro ser vegetal presente	Peso húmedo Peso seco
<b>Madera muerta sobre el suelo</b>	4 transectos lineales de 1 m x 50 m	Todos los troncos y ramas muertas caídas con diámetro $\geq 2$ cm	Diámetro Grado de descomposición Densidad de madera
<b>Árboles muertos en pie (mayores y menores)</b>	50 m x 50 m y 20 m x 20 m	Árboles muertos en pie con $dap \geq 10$ cm y $2 \text{ cm} \leq dap < 10$ cm	Diámetro Altura Grado de descomposición
<b>Hojarasca</b>	4 cuadrantes de 1 m x 1 m	Elementos en proceso de descomposición: frutos, hojas, ramas, cáscaras y detritos menores a 2 cm de diámetro.	Peso húmedo Peso seco
<b>Suelos</b>	30 m x 30 m	Densidad Aparente, carbono orgánico, propiedades físicas y químicas.	Carbono orgánico del suelo, conductividad eléctrica, N, P, K, pH, CIC, % de saturación bases, % materia orgánica
<b>Biomasa de raíces</b>	50 m x 50 m	-	Estimado en función a la biomasa aérea.

FUENTE: Adaptado de Argote *et al.* 2017

### 3.3.2. EVALUACIÓN DE VARIABLES

- Se identificaron y aislaron a los individuos que mostraban valores muy atípicos (*outliers*), a fin de contrastar la información con los formatos de campo originales (errores en el tipeado).
- En campo no se llegaron a evaluar todas las alturas de los individuos arbóreos, de forma que se establecieron ecuaciones de altura (en función al dap) para estimar los valores faltantes. Para el caso de palmeras, el total de individuos cuentan con el valor de altura de estípite.
- Se utilizaron los valores de densidad de la “*Global Wood Density Database*” (Chave *et al.*, 2009; Zanne *et al.*, 2009) con valores para Sudamérica. En el caso que el valor de la densidad de la especie no se encontrase en la base de datos, se utilizaron los valores promedio para el género. Si el género no se encontrase, se utilizaron los valores promedios para la familia.

### 3.3.3. PARCELAS

Se utilizaron cuatro clases para catalogar las coberturas, en función a las características propias del distrito de Yurimaguas y bajo la adaptación del esquema CLC (*Corine Land Cover*) (Instituto de Hidrología Meteorología y Estudios Ambientales, 2010).

#### a. Bosque denso

Esta clase englobó a dos categorías dentro de CLC: Bosque denso alto de tierra firme y bosque denso bajo de tierra firme. Se establecieron 7 parcelas.

- Vegetación de tipo arbórea caracterizada por un estrato más o menos continuo.
- Área mayor a 25 ha.
- Altura del dosel superior a 5 m y menor a 15 m (Bosque denso bajo) o mayor a 15 m (Bosque denso alto).
- Localizado en zonas que no presentan procesos de inundación periódicos.

Principalmente los bosques calificados como densos correspondían a bosques primarios que sufrieron procesos de tala selectiva u otras actividades antrópicas, pero que no significaron el cambio de la cobertura inicial.

### **b. Bosque secundario**

Clasificación CLC de Bosque denso alto de tierra firme y Bosque denso bajo de tierra firme, pero con características adicionales. Se establecieron 7 parcelas.

- Formaciones arbóreas secundarias regeneradas de manera natural, que han alcanzado la densidad y altura de bosque natural.

Fueron catalogados así en función al conocimiento de una actividad antrópica previa sobre el área, teniendo en cuenta el tiempo en años desde que el proceso de sucesión y regeneración natural empezó a darse sobre el área.

### **c. Bosque inundable**

Responde a la clasificación CLC de Bosque denso bajo inundable y Bosque abierto bajo inundable. Se establecieron 3 parcelas.

- Corresponde a las áreas con vegetación de tipo arbóreo caracterizada por un estrato más o menos continuo (bosque denso) o de dosel discontinuo (bosque abierto).
- Dosel de altura superior a 5 m e inferior a 15 m.
- Se encuentran localizadas en las franjas adyacentes a los cuerpos de agua (lóticos), bajo procesos de inundación periódicos con una duración superior a dos meses.

En las tres parcelas evaluadas se observaron rastros de inundación sobre el suelo y sobre los árboles, con marcas de legado que registraban el nivel del agua.

### **d. Vegetación secundaria**

Esta categoría engloba a dos subcategorías: Vegetación secundaria alta y Vegetación secundaria baja. Responde a CLC bajo la misma nomenclatura. Se establecieron 8 parcelas.

- Cobertura vegetal originada por el proceso de sucesión de la vegetación natural que se presenta luego de la intervención o por la destrucción de la vegetación primaria.
- Se desarrolla en zonas desmontadas para diferentes usos, en áreas agrícolas abandonadas y en zonas donde por la ocurrencia de eventos naturales la vegetación natural fue destruida.
- No se presentan elementos intencionalmente introducidos por el hombre.

**Tabla 6: Características de las parcelas evaluadas**

Parcela	Tipo de bosque	Fisiografía	Coordenadas UTM (punto central)		Altitud media (m.s.n.m.)	Pendiente media (%)	Altura media del dosel (m)	Centro poblado	Antecedentes de intervención
			Este (m)	Norte (m)					
<b>BD02</b>	Denso	Colinas bajas	364 099	9 332 341	155,7	7,4	18,3	San Juan de La Libertad	Más de 35 años
<b>BD05</b>	Denso	Colinas bajas	359 261	9 334 972	170,4	15,9	21,3	San Juan de La Libertad	Más de 40 años
<b>BD06</b>	Denso	Colinas bajas	361 766	9 337 774	183,7	23,3	20,4	Santo Tomás	Bosque primario
<b>BD11</b>	Denso	Terrazas altas	361 852	9 339 504	187,9	18,8	21,8	Santo Tomás	Más de 40 años
<b>BD23</b>	Denso	Colinas bajas	365 674	9 343 848	171,6	7,4	21,0	Centro Chambira	Bosque primario
<b>BD27</b>	Denso	Colinas bajas	359 012	9 346 788	145,7	4,9	20,2	San Rafael	Bosque primario
<b>BD37</b>	Denso	Terrazas altas	363 730	9 339 850	182,5	17,6	24,2	Micaela Bastidas	Bosque primario
<b>BI29</b>	Inundable	Colinas bajas	364 296	9 346 719	144,2	1,0	15,4	Munichis	35 años
<b>BI35</b>	Inundable	Terrazas bajas	362 436	9 349 748	140,4	0,7	14,8	Munichis	15 a 20 años
<b>BI36</b>	Inundable	Terrazas bajas	364 517	9 349 437	139,6	1,0	14,5	Munichis	20 años
<b>BS03</b>	Secundario	Colinas bajas	367 018	9 332 234	164,1	15,0	19,1	Las Palmeras	Más de 15 años
<b>BS26</b>	Secundario	Colinas bajas	374 310	9 343 347	134,8	1,2	15,8	San Ramón	18 años
<b>BS28</b>	Secundario	Terrazas bajas	361 243	9 347 523	148,6	14,5	17,5	San Francisco de Paranapura	30 años
<b>BS30</b>	Secundario	Colinas bajas	366 052	9 347 433	153,7	6,3	16,3	Munichis	-
<b>BS32</b>	Secundario	Colinas bajas	372 042	9 346 991	134,5	3,9	17,4	Yurimaguas	30 años
<b>BS38</b>	Secundario	Terrazas bajas	368 488	9 348 779	145,4	9,6	15,8	Trancayacu	Más de 20 años
<b>BS39</b>	Secundario	Terrazas bajas	371 798	9 350 130	156,6	8,3	16,8	Callao	30 años
<b>VS10</b>	V. Secundaria	Terrazas altas	368 228	9 338 140	169,0	2,0	17,4	30 de agosto	-
<b>VS22</b>	V. Secundaria	Colinas bajas	363 534	9 344 827	163,0	8,3	14,0	Micaela Bastidas	3 años
<b>VS24</b>	V. Secundaria	Colinas bajas	368 541	9 343 885	140,9	3,7	16,4	Centro Chambira	10 años
<b>VS25</b>	V. Secundaria	Colinas bajas	371 477	9 344 694	151,9	6,7	15,0	Belén	-
<b>VS07</b>	V. Secundaria	Colinas bajas	358 673	9 336 761	157,8	7,1	12,2	San Juan de La Libertad	3 años
<b>VS09</b>	V. Secundaria	Colinas bajas	363 513	9 337 668	173,9	12,5	11,8	Mariano Melgar	8 años
<b>VS13</b>	V. Secundaria	Terrazas altas	366 916	9 339 331	169,9	6,9	11,4	San Francisco	4 años
<b>VS34</b>	V. Secundaria	Terrazas bajas	359 110	9 349 508	143,8	0,4	11,6	Santa Lucía	4 años

### 3.3.4. IDENTIFICACIÓN DE ESPECIES

La colecta de las especies forestales fue realizada en todas las parcelas de estudio, bajo las siguientes características:

- A fin de evitar colectas innecesarias se obtuvieron muestras a nivel de morfoespecie, individuos de la misma especie distribuidos dentro de la parcela. Esta identificación preliminar se realizó con ayuda de un matero local, aplicando criterios dendrológicos de identificación (tipo de hojas, corteza, fuste, disposición de copa, exudados). En caso de dudas se colectaron todas las muestras necesarias.
- Se colectaron muestras dendrológicas de todas las morfoespecies presentes en cada parcela, que incluía 2 a 3 copias por morfoespecie.
- Se utilizaron tijeras telescópicas, como también personal que trepaba a las copas (en individuos de altura considerable).
- Se generó un registro fotográfico por cada individuo evaluado, en el que se detallaba el número del individuo y algunas características resaltantes.
- Las muestras (ramas terminales) fueron etiquetadas, siguiendo la nomenclatura: “Nombre de la parcela”\_”Número del árbol” (por ejemplo, “BD06\_12”).
- La selección de las hojas y muestras florales (o frutos) disponibles a prensar se realizó en gabinete, utilizando tijeras de podar y papel periódico. El prensado de las muestras se realizaba el mismo día de colecta. Toda la información de las libretas de campo se trasladaba a la base de datos, simultáneamente.
- Dada la falta de un secador eléctrico, se acondicionó un espacio que permitía una continua circulación de aire, con el fin que las muestras puedan secarse por acción del aire y la alta temperatura local. Se realizaban cambios rutinarios al papel periódico a fin de evitar la proliferación de hongos.
- Cada cierto número de parcelas, se enviaban las muestras en paquetería hacia la ciudad de Iquitos, a fin de ser depositadas en el Herbario Herrerenense – HH del Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana – IIAP (Jenaro Herrera, Loreto). La previa identificación de las muestras se llevaba a cabo en el Herbario Amazonense – HA de la Universidad Nacional de la Amazonía Peruana (Iquitos, Loreto), a cargo de Luis Torres Montenegro.

El Anexo 1 muestra la lista de especies por parcela, de la cual se derivaron las curvas de especie-área, descritas en el Anexo 2.

### 3.4. METODOLOGÍA

#### 3.4.1. ESTIMACIÓN DEL STOCK DE CARBONO

Se aplicaron ecuaciones alométricas para estimar los valores de la biomasa de los cuatro compartimentos evaluados directamente (biomasa aérea, necromasa aérea, hojarasca y COS). Con el fin de estimar el quinto compartimento (biomasa de raíces), se utilizó la ecuación de Cairns *et al.* (1997).

Todos los cálculos referentes al stock de carbono fueron realizados en una hoja de cálculo de Microsoft Excel 2016.

La Tabla 7 especifica las ecuaciones alométricas que se utilizaron para el cálculo de la biomasa en cada parcela, con la restricción diamétrica de cada una.

**Tabla 7: Ecuaciones alométricas utilizadas**

Compartimento	Ecuación alométrica	Variables	Rango de dap	Referencia
<b>Árboles en bosque húmedo tropical</b>	$BA = \exp(-1,7689 + 2,377 \times \ln(dap))$	dap (1,3 m)	$2 < dap < 5$ cm	(Nascimento & Laurance, 2002)
<b>Árboles en bosque húmedo tropical</b>	$BA = 0,0673 \times (\rho \times dap^2 \times H)^{0,976}$	dap (1,3 m); Altura total y Densidad	$dap \geq 5$ cm	(Chave <i>et al.</i> , 2014)
<b>Palmeras Amazónicas</b>	$BA^{0,25} = 0,55512 \times 0,37 \times (dap^2 \times H_{estipite})^{0,25}$	dap (1,3 m); Altura Estípite	$dap \geq 10$ cm	(Goodman <i>et al.</i> , 2013)
<b>Biomasa en raíces</b>	$BR = \exp(-1,0587 + 0,8836 \times \ln BAT)$	Biomasa Aérea	-	(Cairns <i>et al.</i> , 1997)

##### a. Cálculo de biomasa y necromasa aérea

Los valores de biomasa y necromasa calculados para cada compartimento fueron escalados a valores de Megagramo por hectárea ( $Mg \cdot ha^{-1}$ ) (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2006). La biomasa aérea de la vegetación (BAV) incluyó la suma de cuatro subcompartimentos: árboles con  $dap \geq 10$  cm, árboles con  $dap < 10$  cm, biomasa menor (gramíneas) y biomasa menor (no gramíneas) (Argote *et al.*, 2017).

### ***Biomasa aérea de vegetación (BAV)***

$$\begin{aligned} &= \text{Biomasa aérea } (< 10 \text{ cm y } > 10 \text{ cm}) \\ &+ \text{Biomasa menor (Gramíneas y No gramíneas)} \end{aligned}$$

La necromasa aérea total (NAT) incluyó a los tres compartimentos que evaluaron la necromasa sobre el suelo.

### ***Necromasa aérea total (NAT)***

$$\begin{aligned} &= \text{Árboles muertos en pie } (< 10 \text{ cm y } > 10 \text{ cm}) \\ &+ \text{Madera muerta sobre el suelo} \end{aligned}$$

De esta forma, se calculó la Biomasa Área Total (BAT) mediante la suma de BAV y NAT, junto con el compartimento de hojarasca.

$$\text{Biomasa aérea total (BAT)} = \text{BAV} + \text{NAT} + \text{Hojarasca}$$

#### **b. Biomasa de raíces**

Obtenida la BAT, se pudo estimar la biomasa de raíces, por medio de la ecuación de Cairns *et al.* (1997).

$$\text{Biomasa de raíces (BR)} = \exp(-1,0587 + 0,8836 * \ln(\text{BAT}))$$

#### **c. Carbono orgánico del suelo (COS)**

La estimación del COS se realizó mediante la relación entre cada horizonte evaluado y su respectiva densidad aparente y profundidad, bajo la siguiente relación (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2006):

$$\text{COS} = \sum_i^n [\text{COS}_i] * \text{Da}_i * \text{Prof}_i * 10$$

Donde:

**COS:** Carbono orgánico del suelo total en la parcela muestreada (MgC \* ha<sup>-1</sup>).

**[COS<sub>i</sub>]:** Concentración de COS para un determinado horizonte (gC \* kg de suelo<sup>-1</sup>).

**Da<sub>i</sub>:** Densidad aparente por horizonte (Mg de suelo \* m<sup>-3</sup>).

**Prof<sub>i</sub>:** Profundidad del horizonte (m).

**i:** Horizonte evaluado.

**n:** Número de horizontes evaluados.

#### **d. Cálculo del stock de carbono**

Para hallar el contenido de carbono total, se utilizó el factor de conversión de 0,5 (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2003). Se multiplicó a la biomasa total por este factor para obtener el carbono total.

$$\textit{Carbono de biomasa aérea (CBA)} = \textit{BAV} * 0,5$$

$$\textit{Carbono de hojarasca (CH)} = \textit{Hojarasca} * 0,5$$

$$\textit{Carbono de necromasa aérea (CNA)} = \textit{NAT} * 0,5$$

De esta manera,

$$\textit{Carbono aéreo total (AGC)} = \textit{CBA} + \textit{CH} + \textit{CNA}$$

Respecto al carbono subterráneo, se obtuvo mediante la suma de los compartimentos de carbono orgánico del suelo (COS) y la biomasa de raíces.

$$\textit{Carbono de raíces (CR)} = \textit{BR} * 0,5$$

$$\textit{Carbono subterráneo total (BGC)} = \textit{COS} + \textit{CR}$$

Por último, el stock de carbono total se calculó mediante la siguiente relación:

$$\textit{Stock de carbono (Mg C * ha}^{-1}\text{)} = \textit{AGC} + \textit{BGC}$$

El stock de carbono fue expresado en unidades de Megagramos de carbono por hectárea (Mg C\*ha<sup>-1</sup>). La precisión de la medición y los valores de incertidumbre se establecieron en base a estadísticas básicas de dispersión, en función al intervalo de confianza calculado para cada variable, bajo un nivel de significancia de 0,05 (Honorio & Baker, 2010).

### 3.4.2. ÍNDICE DE COMPLEJIDAD ESTRUCTURAL (ICE)

#### a. Desarrollo del índice

Para la construcción del índice se siguió la metodología establecida por McElhinny *et al.* (2005), bajo un modelo aditivo sin ponderaciones, mediante la selección de los principales atributos estructurales que describen la complejidad estructural de un bosque (Sabatini *et al.*, 2015), con el siguiente modelo:

$$ICE_{TOTAL} = \frac{DHZ + SP + DV + DT + GS + N + HOJ}{\text{Número de índices}}$$

Donde:

<b>DHz:</b> Distribución horizontal	<b>GS:</b> Individuos en pie
<b>SP:</b> Diversidad de especies	<b>N:</b> Necromasa
<b>DV:</b> Diversidad vertical	<b>HOJ:</b> Hojarasca
<b>DT:</b> Diversidad de tamaños	

Cada atributo estructural estuvo representado por uno o más índices, de forma que se siguió un proceso de selección posterior para decidir cuáles utilizar. Este número final representará el valor del denominador en la ecuación presentada.

De la misma forma, se desarrolló una versión simplificada del ICE, siguiendo el modelo de Staudhammer & LeMay (2001), el cual solo involucra la diversidad de especies (SP), vertical (DV) y de tamaños (DT).

$$ICE_{SIMP} = \frac{SP + DV + DT}{3}$$

#### b. Atributos estructurales

##### i. Distribución horizontal (DHZ)

Con el fin de evaluar la distribución horizontal se usó el índice de agregación R (P. J. Clark & Evans, 1954).

$$CE = R = \frac{\bar{r}}{E(r)} \quad E(r) = \frac{1}{2 * \sqrt{\frac{N}{A}}}$$

Donde:

$\bar{r}$ : Promedio de las distancias de los árboles a sus vecinos más cercanos.

$E(\mathbf{r})$ : Distancia media al vecino más cercano en un *stand* con ubicaciones individuales totalmente al azar (bosque tipo *Poisson*), de intensidad  $N/A$  ( $A$ : área del *stand* y  $N$ : número de árboles) (Pommerening, 2002).

Debido a que el método trabaja con medidas de “vecino más cercano”, se realizó la corrección de “Donnelly” para evitar errores en los individuos ubicados al borde de la parcela (Pommerening & Stoyan, 2006). Todos los cálculos, incluida la corrección, se realizaron con el paquete “spatstat 1.56-1” (Baddeley *et al.*, 2016) en el entorno R (R Core Team, 2019). La evaluación solo se realizó en los individuos de  $dap \geq 10$  cm.

## ii. Diversidad de especies (SP)

La diversidad de especies se calculó en base a una modificación del índice de Shannon-Wiener (Jost, 2006).

$$Shsp = \exp(H') = \exp\left(-\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i\right)$$

Donde:

$H'$ : Entropía de Shannon.

$S$ : Número total de especies.

$p_i$ : Valor porcentual del área basal por especie en la  $i$ -ésima clase.

Este atributo fue calculado de forma separada para los individuos de  $dap \geq 10$  cm y los de menor diámetro ( $2 \text{ cm} \leq dap < 10 \text{ cm}$ ). Los individuos que no contaron con una identificación botánica a nivel de especie fueron excluidos del cálculo, tratándose como indeterminados. Se utilizó el paquete “vegan 2.5-2” (Oksanen *et al.*, 2009) en R.

## iii. Diversidad de tamaños

Se calcularon 3 índices. En primer lugar, se obtuvo el coeficiente de inequidad de Gini (Lexerød & Eid, 2006).

$$Gini = \frac{\sum_{j=1}^n (2j - n - 1) ba_j}{\sum_{j=1}^n ba_j (n - 1)}$$

Donde:

$n$ : Número de árboles.

$ba_j$ : Área basal del árbol con rango “ $j$ ”

$j$ : es el rango de un árbol en orden ascendente, desde 1 hasta “ $n$ ”, por  $dap$ .

Se utilizó el paquete “ineq” (Zeileis & Kleiber, 2014) para calcular este atributo (Ehbrecht *et al.*, 2017). La evaluación solo se realizó en los individuos de  $dap \geq 10$  cm.

La desviación estándar de diámetros y el diámetro cuadrático se obtuvieron en una hoja de cálculo de Microsoft Excel. La primera mediante la función DESVEST.M, mientras que la segunda bajo la siguiente expresión:

$$Dq = \sqrt{\frac{\sum dap^2}{n}}$$

Donde:

**Dq:** Diámetro cuadrático.

**dap:** Diámetro a la altura del pecho de cada individuo.

**n:** Número total de árboles evaluados.

#### iv. Diversidad vertical

Se utilizaron dos índices. En primer lugar se utilizó el índice de Shannon-Wiener para calcular la diversidad de alturas, siguiendo a Staudhammer & LeMay (2001).

$$H_h' = - \sum_{i=1}^h p_i \ln p_i$$

Donde,

**h:** Número de clases de altura.

**pi:** Valor porcentual del área basal en su i-ésima clase.

El ancho del intervalo de clase de alturas fue de 2 m, siguiendo a Lei *et al.* (2009). La evaluación solo se realizó en los individuos de  $dap \geq 10$  cm. Se utilizó el paquete “vegan 2.5-2” en R.

El segundo índice, la desviación estándar de las alturas, se obtuvo directamente en una hoja de cálculo de Microsoft Excel, mediante la función DESVEST.M.

#### v. Individuos en pie

Se utilizaron los valores de número de árboles por hectárea y sus correspondientes valores de área basal por hectárea, tanto para los árboles con  $dap \geq 10$  cm y los de  $dap < 10$  cm.

A su vez también se calculó el número de individuos “emergentes” por hectárea, con  $dap$  mayores a 30, 40 y 50 cm.

$$Ind_{dap} = Emg_{dap} = \frac{\text{Número de individuos}}{\text{Área}} * FC$$

$$AB_{dap} = \frac{\pi * (dap/2)^2}{\text{Área}} * FC$$

**Ind<sub>dap</sub>**: Número de individuos por hectárea (n/ha) según límite diamétrico (dap>10 cm o dap<10 cm).

**Emg<sub>dap</sub>**: Número de individuos “emergentes” por hectárea (n/ha) a determinado límite diamétrico (30, 40 o 50 cm de dap).

**Área**: Área de la parcela (50 m x 50 m = 2 500 m<sup>2</sup>)

**dap**: Diámetro a la altura del pecho (en metros)

**FC**: Factor de conversión a hectárea (10 000 m<sup>2</sup> \* ha<sup>-1</sup>).

#### vi. Necromasa y Hojarasca

Se calcularon 3 índices para la necromasa. Tanto la necromasa en pie y la necromasa total sobre el suelo se obtuvieron directamente de los valores de carbono (árboles muertos en pie > 10 cm y madera muerta sobre el suelo, respectivamente). El tercer índice, necromasa gruesa sobre el suelo, fue obtenido por medio de un filtrado de los valores de necromasa total sobre el suelo, bajo la selección de muestras con un diámetro promedio mayor a 10 cm.

Para todos los casos, se utilizó una relación entre el volumen y la densidad de la madera, obtenida por métodos gravimétricos.

$$N_{pie} = N_{total} = N_{may} = \sum_{i=1}^n V_i * \rho_i$$

Donde:

**N<sub>pie</sub>**: Necromasa en pie (Mg\*ha<sup>-1</sup>)

**N<sub>total</sub>**: Necromasa total sobre el suelo, mayor a 2 cm de diámetro (Mg\*ha<sup>-1</sup>)

**N<sub>may</sub>**: Necromasa gruesa sobre el suelo, mayor a 10 cm de diámetro (Mg\*ha<sup>-1</sup>)

**V**: Volumen necromasa (m<sup>3</sup>)

**ρ**: Densidad de la madera (Mg \* m<sup>-3</sup>)

De igual forma, los valores de hojarasca fueron tomados de los resultados de carbono, sin cálculos adicionales.

### **c. Transformaciones**

Se evaluó la normalidad de las variables por medio de la prueba de Shapiro – Wilks, Posteriormente se aplicaron transformaciones sobre los índices, con el fin de lograr la normalidad de los datos y alcanzar una baja curtosis (McElhinny *et al.*, 2005), utilizando logaritmos y raíces cuadradas

### **d. Filtrado**

En función a un análisis de componentes principales (ACP) y un análisis de correlación ( $\rho$  de Spearman) se procedió a la selección de los índices representantes de cada atributo estructural. De esta forma, se evaluó la correlación dentro de cada atributo (para aquellos con dos o más índices), junto con una comparación visual de todos los atributos simultáneamente. Esto con el fin de capturar la mayor variabilidad posible y evitar redundancias.

Para este fin, fue necesario establecer un *biplot*, y observar la posición y dirección de las flechas resultantes, con el fin de observar su tendencia en común o disimilitud con las otras variables; al mismo tiempo, el análisis de correlación permitió una comparación más directa en función al coeficiente de correlación calculado con las otras variables.

Tanto el *biplot*, los gráficos de barras y *box-plots* derivados del análisis de los atributos estructurales fueron realizados por el software InfoStat 2018 (Di Rienzo *et al.*, 2018).

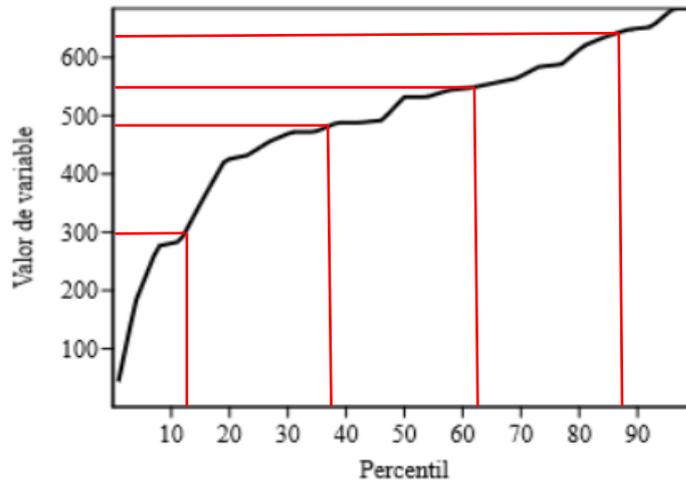
### **e. Escalamiento**

Posterior a la selección de los índices representantes de cada atributo estructural, fue necesario estandarizar los datos, a fin de construir el índice general. De este modo, siguiendo a Sabatini *et al.* (2015) y Caviedes & Ibarra (2017), los atributos fueron escalados por medio de puntuaciones, que fluctuaron entre 0 y 100.

Solo para el caso del índice de Clark-Evans, debido a la forma como se desarrolla, dónde el valor que representa una mayor diversidad (distribución aleatoria, igual a 1) se encuentra al centro de su distribución, fue necesaria una corrección para los valores superiores a 1. De esta forma, se restó el exceso al valor referencial de 1, es decir:

$$\text{Si, } CE = 1,03; \text{ entonces: } CE^* = 1 - 0,03 = 0,97$$

Corregidos los valores de CE, se procedió a calcular cuatro valores dentro de la distribución de cada uno de los índices, correspondientes a los percentiles 12,5; 37,5; 62,5 y 87,5 (Figura 6).



**Figura 6: Percentiles seleccionados de una distribución de valores**

Posteriormente, se aplicó un análisis de regresión que ajustó una relación lineal entre los valores que representan los percentiles y los puntajes que les fueron asignados (25; 50; 75 y 100, respectivamente). Se estableció el siguiente modelo:

$$\hat{Y} = b_0 + b_1 * X_1$$

Donde:

**Y:** Puntaje estimado (en una escala de 0 a 100).

**b<sub>0</sub>:** Intercepto de la regresión.

**b<sub>1</sub>:** Pendiente de la regresión.

**X<sub>1</sub>:** Valor del atributo estructural en función al percentil utilizado.

Se asignó al percentil 87,5 el valor máximo de la puntuación (100), con el fin de evitar la afectación del índice por valores extremos. Posterior a la estimación de la ecuación de regresión, los valores que se encontraron fuera del rango de 0 a 100 fueron ajustados a los valores límites.

#### **f. Construcción del índice**

Una vez estimados los valores de los atributos por cada parcela, se construyeron los índices de complejidad, ICE e ICES, en función a un promedio simple entre los atributos que se seleccionaron.

### 3.4.3. EVALUACIÓN DE PATRONES ESPACIALES

Se evaluó la conectividad estructural por medio de un método conjunto de segmentación morfológica basada en el método OBIA (análisis en función a objetos), utilizando el software ENVI<sup>®</sup> y el uso de la teoría de grafos, utilizando los softwares GUIDOS y CONEFOR.

#### a. Preprocesamiento de imágenes

##### i. Calibración radiométrica

Se utilizó la herramienta “*Radiometric Calibration*” de ENVI<sup>®</sup> con el fin de cambiar los DN (niveles digitales) hacia valores de radiancia, utilizando los valores de “*gains*” y “*offsets*” provistos en la metadata de cada una de las imágenes. A su vez se ajustaron algunos parámetros en función a la posterior corrección atmosférica:

- Tipo de interlineado: BIL
- Tipo de data: “*floatpoint*”
- Escala: 0,10

##### ii. Corrección atmosférica

Se utilizó la herramienta FLAASH<sup>®</sup> (“*Fast Line-of-sight Atmospheric Analysis of Hypercube*”) (Harris Geospatial Solutions, 2018). Este módulo automáticamente reconoció la metadata de las imágenes (coordenadas del centro de la escena, altitud del sensor, tipo de sensor, tamaño del píxel, fecha y hora del vuelo), por lo que solo se agregaron la altitud promedio de la zona (Google Earth Pro<sup>®</sup>), el modelo atmosférico de tipo tropical (ubicación geográfica), un modelo de aerosoles de tipo rural y una visibilidad inicial de la escena de 40 km (dada la poca presencia de nubes).

Posteriormente, se realizó una corrección radiométrica, debido a que algunos datos anómalos resultaron negativos o sobrepasaron el límite establecido de 10 000 (factor de escala por defecto de FLAASH<sup>®</sup>).

De esta manera, se realizó una operación de álgebra de mapas, utilizando la herramienta “*Band Math*”; convirtiendo estos datos en valores dentro del rango evaluado y a su vez dividiendo los mismos sobre el factor de escala, para obtener valores entre 0 y 1 (si fuesen negativos, pasan a ser ceros; si fueron mayores a diez mil, se convierten a uno).

### **iii. Generación del mosaico**

Se utilizó la herramienta “*Seamless Mosaic*” de ENVI® para generar un mosaico de las seis imágenes. Dado que la imagen 18/363/09 ocupaba más del 60% de todo el mosaico, se tomó a esta como referencia, con el fin de realizar un “*Histogram matching*” para adecuar los histogramas de las otras imágenes en función a la referencia, evitándose así contrastes fuertes de colores en el mosaico resultante.

## **b. Procesamiento de imágenes**

### **i. Segmentación**

Se realizó bajo el enfoque OBIA, utilizando la herramienta “*Feature Extraction*”, donde se definieron tres parámetros: “Escala del Borde” (*Edge Scale level*), “Unión” (*Merge level*) y “Textura” (*Texture kernel size*).

### **ii. Áreas de entrenamiento**

Las áreas de entrenamiento se digitalizaron en forma de vectores sobre el mosaico inicial (sin segmentación) por medio de una evaluación visual, en función a características de color, textura y tono de la imagen; utilizándose una combinación de bandas de 3-2-1.

Se generaron dos clases de polígonos. La clase “Bosque” representó toda la vegetación presente, incluyendo bosques o vegetaciones secundarias en formación que pueden ser distinguibles en la imagen satelital. La clase “No bosque” agrupó todas las otras clases; incluyendo ríos, cuerpos de agua, suelo desnudo, carreteras, ciudades, cultivos en limpio, cultivos permanentes, pastizales y toda aquella cobertura que no sea vegetación en formación natural.

### **iii. Clasificación supervisada**

Obtenidas las áreas de entrenamiento, en conjunto con la imagen segmentada, se procedió a la clasificación supervisada, utilizando la herramienta “*Classification*” de ENVI®. Se utilizó el algoritmo de clasificación de Máxima verosimilitud (“*Maximun likelihood*”).

## **c. Post-procesamiento**

Se utilizaron dos mecanismos de refinamiento, dentro del mismo flujo de clasificación: “*Smoothing*” (suavizado) y “*Aggregation*” (agregación). Se utilizaron los valores establecidos por defecto en el software; en primer lugar, se asignó un valor de 3 al “*Smooth kernel size*”, que equivale a una ventana móvil de 3 x 3 píxeles, la cual define la

clase resultante de ese píxel, según la clase predominante que rodea al mismo. Por su parte, el mecanismo de agregación (“*Aggregate minimum size*”), con un valor por defecto de 9, el cual selecciona aquellas regiones con un tamaño menor al número de píxeles seleccionados (9) y las anexa a regiones de mayor tamaño; es decir, se elimina toda área menor a 225 m<sup>2</sup> (en función a la resolución espacial de las imágenes RapidEye<sup>®</sup>, de 5 m).

#### **d. Análisis de patrones morfoespaciales**

##### **i. GUIDOS Toolbox**

Siguiendo la metodología de Saura *et al.*, (2011), con la generación del ráster Bosque/No Bosque, se procedió a establecer el MSPA (Soille & Vogt, 2009), con ayuda del software GUIDOS (Vogt & Riitters, 2017). Dicho software requiere que cada imagen utilizada como *input* se encuentre en un formato binario; en función a dos tipos de valores: “*Foreground (FG)*” y “*Background (BG)*”. Un valor FG, corresponde a aquello que se desea evaluar, en este caso, correspondió a la cobertura vegetal (clase “bosque”); por otro lado, un valor BG corresponde a la clase “No bosque”, no siendo tomado en cuenta en el análisis de la imagen.

##### **ii. Segmentación por MSPA**

Con el fin de iniciar el proceso de MSPA se necesita establecer cuatro parámetros, en función a como se realizará la lectura de la imagen.

Se definió el parámetro “*edge-width*”, el cual establece el ancho de borde de cada segmento resultante. Dado que el tamaño del borde es determinante en la generación de un segmento, pudiendo clasificarse en una clase u otra según ese valor (un número alto involucra la pérdida de área interior, que puede generar la no-conformación de un núcleo, o viceversa), fue necesario la implementación de diversos escenarios, por lo que se asignaron cinco distintos valores de anchos de borde: 1, 4, 6, 8 y 10 píxeles (5, 20, 30, 40 y 50 m, respectivamente). Cada escenario fue evaluado posteriormente, a fin de encontrar el de mejor representación sobre el paisaje.

En el parámetro “FGConn” (*Foreground connectivity*) se aplicó la regla de clasificación de “8 vecinos próximos” (Vogt, Riitters, Iwanowski, *et al.*, 2007). Respecto a los parámetros “*Transition*” e “*Intext*”, estos fueron aplicados con sus valores por defecto, debido a su baja influencia sobre el resultado final (parámetros de decisión en las intersecciones de clases).

Una vez elegidos los parámetros, se generaron automáticamente las siete clases de patrones morfoespaciales para cada uno de los escenarios seleccionados.

#### e. Conectividad estructural

##### iii. Grafos

La generación de grafos se desarrolló en base a las clases *Core* (Núcleo) y *Bridges* (Puentes) generados por el MSPA, estos elementos representan a los nodos y enlaces respectivamente. A través de la herramienta NETWORK de GUIDOS *Toolbox*, se obtuvieron los valores de importancia relativa de cada núcleo y puente, en función al índice PC (probabilidad de conectividad), definido de la siguiente forma (Saura & Pascual-Hortal, 2007):

$$PC = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_i * a_j * p'_{ij}}{(A_L)^2}$$

Donde:

**n:** Número total de nodos en el paisaje.

**a<sub>i</sub> y a<sub>j</sub>:** Atributos de los nodos i y j.

**p'<sub>ij</sub>:** Probabilidad máxima del producto de todas las rutas posibles entre los parches i y j (incluidas las rutas de un solo camino).

**A<sub>L</sub>:** Área total de la zona de estudio.

El cálculo de la importancia relativa de cada nodo fue realizado bajo la aplicación de la siguiente fórmula:

$$dI (\%) = 100 * (I - I_{removido})/I$$

Donde:

**I:** Índice de conectividad (en este caso PC), cuando todos los nodos existentes se encuentran presentes en el paisaje.

**I<sub>removido</sub>:** Valor del índice después de la remoción del nodo evaluado (pérdida del parche).

A su vez, GUIDOS dividió automáticamente el valor de dPC en sus tres fracciones (intranodo, flujo y conector), bajo el siguiente modelo (Saura & Rubio, 2010):

$$dPC = dPCintra + dPCflux + dPCconn$$

#### iv. CONEFOR

GUIDOS Toolbox permite exportar en un archivo de texto (.txt) las relaciones presentes entre cada núcleo y enlace, con el fin de adecuarse al formato que CONEFOR solicita, este software permite calcular índices adicionales al PC. En este caso, se calculó un índice binario: el Índice Integral de Conectividad, calculándose bajo la siguiente expresión (Pascual-Hortal & Saura, 2006):

$$IIC = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{a_i * a_j}{1 + nl_{ij}}}{(A_L)^2}$$

Donde:

**n:** Número total de nodos en el paisaje.

**ai y aj:** Atributos de los nodos i y j.

**nl<sub>ij</sub>:** Número de enlaces en el camino más corto (distancia topológica) entre los parches i y j.

**AL:** área total de la zona de estudio.

Al igual que en el caso de PC, se obtuvieron los valores de contribución relativa de cada parche en función al IIC y sus tres fracciones (intranodo, flujo y conector).

$$dIIC = dIICintra + dIICflux + dIICconn$$

#### v. Transformaciones

Debido a que los valores porcentuales de las fracciones conector resultaban en valores muy pequeños, fue necesario realizar una transformación de datos (D'Acampora *et al.*, 2018; Velázquez *et al.*, 2019) bajo un modelo logarítmico, teniendo como base el número de decimales que correspondía al menor número:

$$dIICconn' = \log(10^7 * dIICconn + 1)$$

$$dPCconn' = \log(10^7 * dPCconn + 1)$$

A la par de esta transformación directa, tanto GUIDOS como CONEFOR brindaron una normalización de datos (en un rango que fluctuó entre 0 y 100), cuyos valores fueron utilizados para realizar la representación gráfica.

### 3.4.4. MODELAMIENTO DE ECUACIONES ESTRUCTURALES

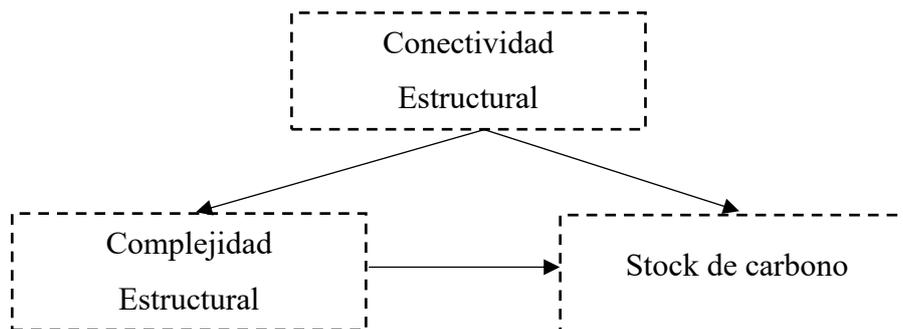
Para el procesamiento de estos modelos se utilizaron los paquetes “lavaan” (Rosseel, 2012) y “lavaanPlot” (Lishinski, 2018), habilitados para el software R 3.6.2 (R Core Team, 2019), siguiendo el marco de análisis propuesto por Grace *et al.* (2012) (Tabla 4).

#### a. Establecimiento de constructos

Se detallaron las implicaciones teóricas que engloban a los dos constructos teóricos (variables latentes) definidos en los capítulos previos: “complejidad estructural” y “conectividad estructural”.

##### i. Diagrama de causalidad

Con el fin de esclarecer las principales relaciones entre las variables evaluadas y elaborar las hipótesis de causalidad, se estableció un diagrama de causalidad (Figura 7).



**Figura 7: Diagrama de causalidad**

De esta forma, se propusieron las siguientes relaciones causales:

- 1) La conectividad estructural influencia la complejidad estructural.
- 2) La conectividad estructural influencia el stock de carbono
- 3) La complejidad estructural influencia el stock de carbono.

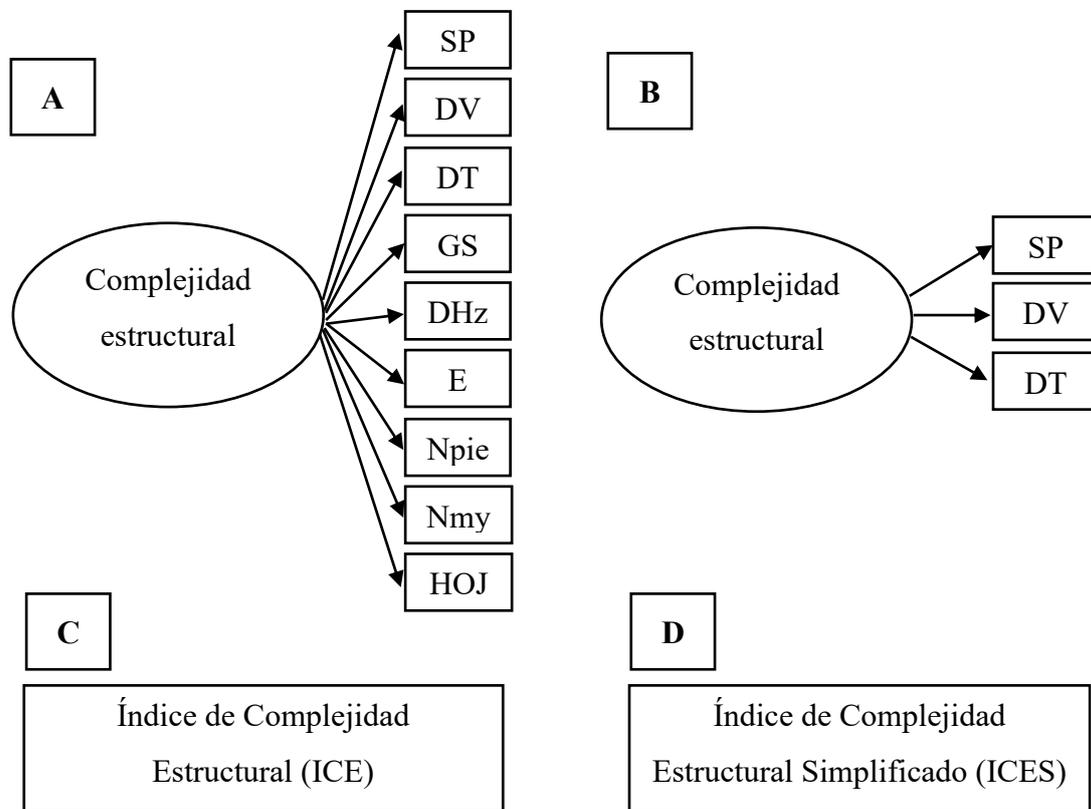
#### b. Análisis Factorial Confirmatorio (CFA)

##### i. Especificación del modelo

Se asignaron variables observadas a los dos constructos previamente definidos, con un mínimo de tres por variable latente, con el fin de lograr la convergencia del modelo (Kline, 2015).

Respecto a la complejidad estructural, se utilizaron los atributos estructurales que contemplan los índices de complejidad estructural desarrollados (**SP**: Diversidad de especies, **DV**: Diversidad vertical, **DT**: Diversidad de tamaños, **GS**: Individuos en pie, **DHz**: Diversidad horizontal, **E**: Individuos emergentes, **Npie**: Necromasa en pie, **Nmy**: Necromasa gruesa sobre el suelo y **HOJ**: Hojarasca).

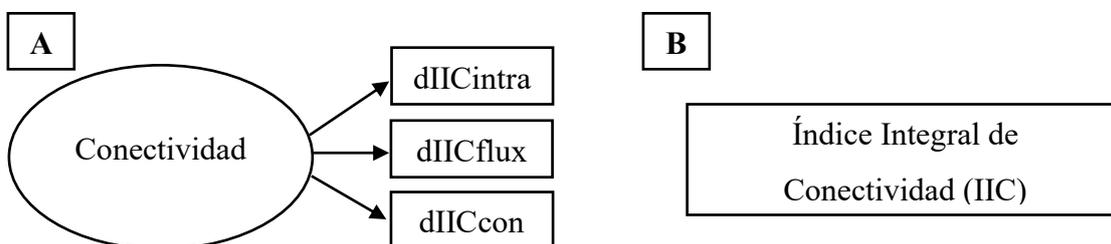
De esta forma, la Figura 8 muestra los cuatro escenarios posibles del constructo “Complejidad estructural”. Los escenarios A y B denotan a la complejidad estructural como una variable latente en función a sus atributos estructurales. Por otro lado, los escenarios C y D, son representados por variables observadas que utilizan los valores de ICE e ICES.



**Figura 8: Especificaciones de la variable complejidad estructural**

En función a la conectividad, se utilizaron los valores de importancia de los nodos, en función al Índice Integral de Conectividad (IIC), divididos en sus tres dimensiones: fracción intranodo (**dIICintra**), fracción flujo (**dIICflux**) y fracción conector (**dIICconn**).

Donde el escenario A representa a la conectividad como una variable latente representada por las tres fracciones de importancia de dIIC, mientras que el escenario B utiliza a IIC como variable observada (Figura 9).



**Figura 9: Especificaciones de la variable conectividad**

El stock de carbono fue tratado como una variable observada dividida en dos partes: carbono aéreo total (AGC) y carbono subterráneo total (BGC).

## ii. Correlaciones

Una vez especificados los constructos, se realizó un análisis de correlación con el fin de reducir el número de variables observadas por variable latente.

## iii. Modelo General CFA

Se procedió a establecer un modelo general a fin de evaluar si la especificación fue correcta, y realizar modificaciones o re-especificaciones, en función a los resultados obtenidos. En esta etapa, solo se evaluaron si las rutas (“*path coefficients*”) entre las variables latentes y sus respectivas variables observadas eran significativas.

## iv. Modificaciones

Posterior al modelo general, se evaluaron posibles modificaciones del modelo original, a fin de encontrar relaciones no anticipadas que podrían mejorar la relación entre el modelo y los datos (Grace, 2006). De esta forma, se utilizaron índices de modificación (MI, por sus siglas en inglés), los cuales sirven como un estimador que indica cuánto aumentaría el ajuste del modelo al agregar una relación causal en particular (Grace *et al.*, 2015).

Para utilizar un índice de modificación (MI) es necesario tener un umbral de comparación; a partir de esto, se utilizó el valor típico de 3,84 (valor del estadístico de  $\chi^2$ , a un nivel de significancia de 0,05 y 1 grado de libertad), el cual representa un teórico cambio significativo en el valor resultante del estadístico de  $\chi^2$ , de forma que se mejora el ajuste del modelo (Grace, 2006).

### **c. Modelamiento estructural**

El proceso del modelamiento estructural siguió pasos similares a los realizados en el CFA, pero en este caso, se establecieron relaciones causales entre las variables latentes y otras variables adicionadas. De esta forma, también fue necesario establecer un modelo general (en función a los resultados del CFA).

#### **i. Definición de modelos**

Con el fin de definir los modelos, e involucrar gran cantidad de escenarios, se agruparon a los modelos en tres clases.

- La primera clase utilizó a los modelos en su forma extensa, de los que, en adelante, se tratarán como “modelos complejos”, ya que involucraron el uso de ambas variables latentes; en base a esto, se utilizó el resultado del CFA previo, con la posterior inclusión de relaciones causales por medio de flechas direccionadas.
- La segunda clase de modelos se basó en el uso totalitario de variables observadas, de forma que las variables latentes fueron reemplazadas por los índices resumen que habían sido trabajados en sus capítulos previos: para el caso de la complejidad estructural, con ICE; mientras que, para la conectividad estructural, se utilizó el IIC; estos procedieron a llamarse “modelos simples”.
- La tercera clase desarrolló modelos incompletos o reducidos, los que se denominarán “modelos semicomplejos”, que involucraron el uso de una sola variable latente, mientras se reemplazaba a la otra variable latente con su índice resumen correspondiente.

#### **ii. Evaluación de modelos**

La estimación de los modelos se realizó en función a un enfoque global, utilizando el estimador de máxima verosimilitud (ML), con el estadístico global de chi-cuadrado ( $\chi^2$ ). Se aplicó la corrección Satorra – Bentler, a fin de obtener estimados “robustos”, dado el no cumplimiento del supuesto de normalidad (Beaujean, 2014).

Se evaluaron índices de modificación (MI), siguiendo el mismo procedimiento utilizando en el desarrollo del CFA. Por otro lado, se reconocieron rutas no significativas ( $p$ -valor > 0,05). Estas rutas fueron eliminadas o modificadas en siguientes modelos, a fin de observar mejoras en el ajuste del modelo.

### iii. Selección de modelos

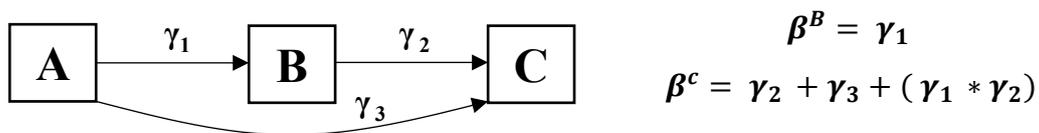
Además del índice de  $\chi^2$ , se utilizaron otros indicadores diferenciados en tres clases: índices incrementales, de parsimonia y absolutos.

- El índice incremental que se utilizó fue el CFI.
- Respecto a los índices de parsimonia, se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC), en su forma corregida, AICc, el cual es una modificación adaptada a muestras pequeñas (Anderson, 2008).
- Como índices absolutos se utilizaron SRMR y RMSEA.

No hubo una ponderación entre los índices, dado que todos aportaron información diferenciada. Sin embargo, se dio prioridad a aquellos modelos que contaban con un AICc más bajo. Se seleccionó un solo modelo representante en función a su clase (complejo, simple o semicomplejo).

### iv. Estimación del modelo

Se calcularon todos los efectos, tanto directos como indirectos, bajo una previa estandarización (Grace & Bollen, 2005). Los efectos directos representaron los coeficientes de regresión puntuales entre un predictor y una variable de respuesta, mientras que los efectos indirectos se calcularon por medio del producto de todos los coeficientes de regresión en todas las rutas que conectan al predictor con la respectiva variable respuesta (Roque *et al.*, 2017). El efecto total se obtuvo mediante la suma de todos los efectos directos e indirectos sobre una variable endógena (Grace, 2006).



Donde:

**A:** Variable exógena del modelo (predictor).

**B y C:** Variables endógenas del modelo (respuestas).

$\gamma_1, \gamma_2, \gamma_3$ : Coeficientes de rutas de las regresiones parciales (efectos directos).

$\gamma_1 * \gamma_2$ : Efecto indirecto de A sobre C.

$\beta^B$  y  $\beta^C$ : Efecto total sobre las variables B y C.

## IV. RESULTADOS Y DISCUSIONES

### 4.1. EVALUACIÓN DE DATOS

La base de datos constó de 3127 individuos arborescentes mayores a 10 cm de dap, y 2407 individuos entre los 2 y 10 cm de dap. De este total, se logró identificar a nivel de especie a 2893 (92,52 %) y 2176 (90,56 %) individuos, respectivamente.

La Tabla 8 presenta las características de los individuos evaluados (dap  $\geq$  10 cm) dentro de cada parcela.

**Tabla 8: Resumen por parcela en individuos arbóreos (dap  $\geq$  10 cm)**

Parcela	N° individuos	dap promedio	dap máximo	Altura promedio	Altura máxima	N° familias	N° géneros	N° especies
<b>BD02</b>	162	19,0	73,5	15,8	49,5	35	52	57
<b>BD05</b>	171	21,5	74,2	19,2	44,0	28	57	81
<b>BD06</b>	133	20,5	60,0	16,9	30,1	21	41	63
<b>BD11</b>	159	21,5	73,3	18,3	35,0	34	57	89
<b>BD23</b>	122	22,1	85,5	17,3	37,2	31	54	76
<b>BD27</b>	146	20,7	50,7	17,1	37,4	30	58	71
<b>BD37</b>	122	24,6	89,4	20,6	41,0	29	49	73
<b>BI29</b>	118	17,2	65,8	13,8	31,0	17	27	27
<b>BI35</b>	114	18,9	61,5	13,4	29,0	12	15	17
<b>BI36</b>	69	22,2	71,6	14,6	33,0	17	22	28
<b>BS03</b>	163	19,2	55,5	17,5	30,9	19	27	28
<b>BS26</b>	123	18,1	58,8	15,0	34,0	23	40	47
<b>BS28</b>	137	18,2	48,9	15,1	36,1	29	46	49
<b>BS30</b>	106	21,3	42,0	15,9	27,0	25	39	41
<b>BS32</b>	147	19,4	53,3	15,8	27,7	23	40	46
<b>BS38</b>	155	18,2	53,0	14,5	27,0	23	50	61
<b>BS39</b>	141	19,4	51,8	14,8	31,9	24	40	42
<b>VS07</b>	89	13,8	40,9	12,3	20,7	7	7	8
<b>VS09</b>	45	15,4	26,2	11,5	18,1	9	10	11
<b>VS10</b>	118	17,3	35,9	16,1	26,0	9	11	13
<b>VS13</b>	71	14,6	24,3	11,4	15,6	2	2	2
<b>VS22</b>	136	13,7	36,1	13,7	25,8	10	9	11
<b>VS24</b>	133	17,3	34,7	15,4	24,3	27	41	46
<b>VS25</b>	108	19,1	40,5	14,8	24,0	18	28	32
<b>VS34</b>	139	14,0	27,4	11,3	17,0	7	8	9

La Tabla 9 presenta la información de los individuos arbóreos (2 cm < dap < 10 cm)

**Tabla 9: Resumen por parcela en individuos arbóreos (2 cm < dap < 10 cm)**

<b>Parcela</b>	<b>N° individuos</b>	<b>dap promedio</b>	<b>Altura promedio</b>	<b>Altura máxima</b>	<b>N° familias</b>	<b>N° géneros</b>	<b>N° especies</b>
<b>BD02</b>	125	4,1	5,8	13,5	28	48	56
<b>BD05</b>	62	4,3	8,5	10,1	16	28	38
<b>BD06</b>	137	3,7	5,7	15,0	30	56	68
<b>BD11</b>	110	3,5	4,7	9,0	23	39	51
<b>BD23</b>	100	3,7	4,8	14,0	23	49	53
<b>BD27</b>	89	4,2	5,7	12,5	27	41	48
<b>BD37</b>	113	3,5	4,6	10,0	28	38	40
<b>BI29</b>	74	3,7	4,3	12,0	20	22	29
<b>BI35</b>	10	5,2	5,3	8,5	5	5	5
<b>BI36</b>	73	3,4	4,2	9,0	18	24	28
<b>BS03</b>	132	4,3	5,9	13,0	17	26	31
<b>BS26</b>	87	4,4	5,0	13,0	19	28	25
<b>BS28</b>	138	4,0	5,5	12,0	23	36	44
<b>BS30</b>	83	4,4	5,6	11,5	16	30	28
<b>BS32</b>	81	4,2	5,4	15,0	20	35	37
<b>BS38</b>	61	4,9	6,3	12,2	17	28	26
<b>BS39</b>	34	3,5	5,4	12,0	13	14	14
<b>VS07</b>	141	4,2	5,5	11,0	12	13	15
<b>VS09</b>	200	3,9	4,5	7,0	18	9	20
<b>VS10</b>	109	4,3	5,4	10,0	15	20	25
<b>VS13</b>	44	4,7	4,6	8,5	5	5	3
<b>VS22</b>	151	4,1	5,9	12,5	18	24	26
<b>VS24</b>	90	5,0	6,3	14,0	20	23	29
<b>VS25</b>	92	4,0	4,7	16,8	19	31	39
<b>VS34</b>	71	5,1	5,9	9,0	6	5	5

En algunas situaciones se visualizan más géneros que especies presentes, esto se debió a que algunas especies no llegaron a ser identificadas a tal nivel taxonómico, por lo que fueron omitidas en el recuento general.

Las ecuaciones de altura utilizadas para estimar las alturas faltantes de los árboles se encuentran detalladas en el Anexo 3.

## **4.2. STOCK DE CARBONO**

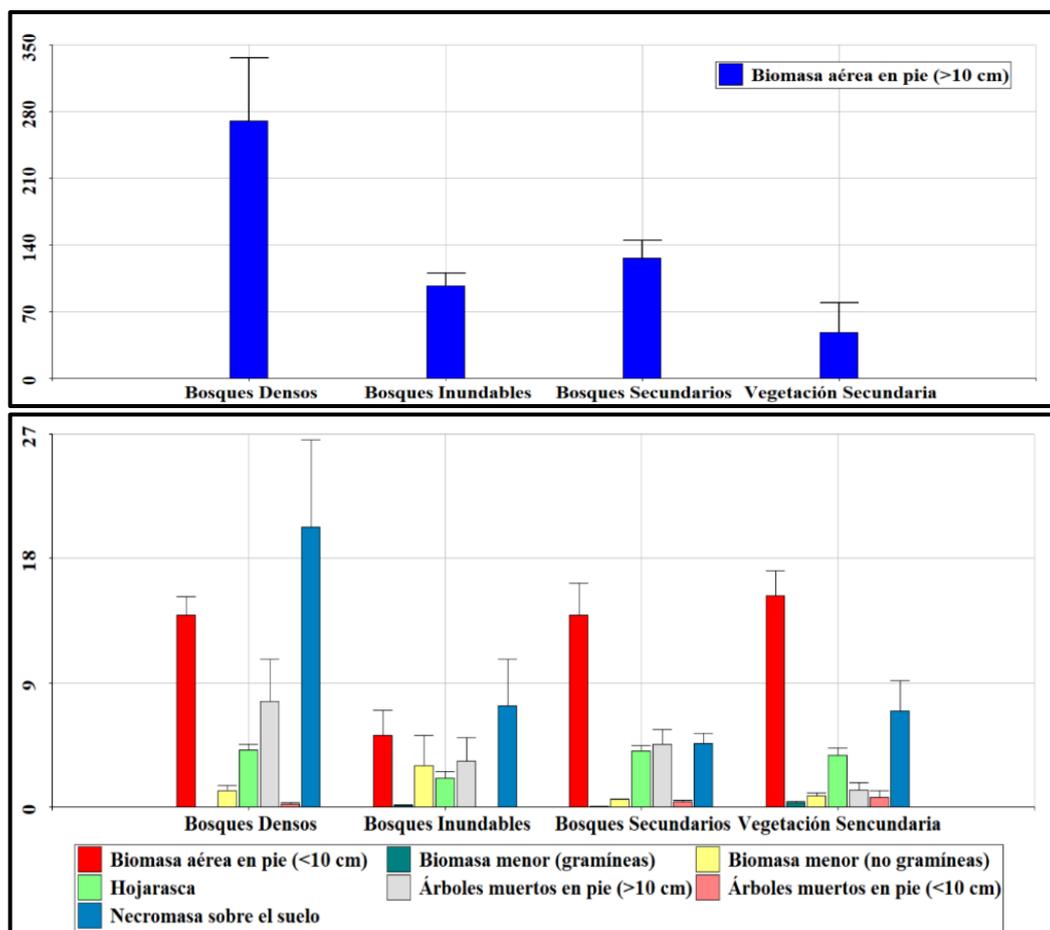
### **4.2.1. BIOMASA Y NECROMASA AÉREA**

La Tabla 10 presenta los datos de biomasa y necromasa aérea a nivel de hectárea para todas las parcelas, junto con el valor estimado de la biomasa de raíces.

**Tabla 10: Biomasa aérea total y biomasa de raíces, por parcela**

Nº	Parcela	Biomasa aérea > 10 cm	Biomasa aérea < 10 cm	Biomasa aérea menor (Gramíneas)	Biomasa aérea menor (No gramíneas)	Hojarasca	Árboles muertos en pie > 10 cm	Árboles muertos en pie < 10 cm	Madera muerta sobre el suelo	Biomasa aérea total (Mg*ha <sup>-1</sup> )	Biomasa de raíces (Mg*ha <sup>-1</sup> )
1	BD02	221,62	19,42	0,00	1,01	4,40	4,95	0,43	7,24	259,07	47,07
2	BD05	350,12	16,39	0,00	0,48	3,78	2,19	0,17	9,45	382,58	66,42
3	BD06	195,25	16,32	0,00	2,60	4,39	1,79	0,62	44,52	265,49	48,09
4	BD11	324,51	9,86	0,00	0,61	5,01	15,37	0,00	14,56	369,92	64,47
5	BD23	271,81	11,09	0,00	0,22	5,28	21,63	0,02	5,36	315,41	56,00
6	BD27	197,36	13,66	0,03	1,34	2,13	7,35	0,05	16,95	238,87	43,81
7	BD37	329,74	10,55	0,00	2,16	3,94	0,41	0,27	43,63	390,70	67,67
8	BI29	92,50	7,62	0,21	0,92	1,47	6,08	0,00	5,40	114,19	22,82
9	BI35	87,47	1,63	0,00	7,42	1,88	0,28	0,00	2,60	101,28	20,53
10	BI36	111,64	6,25	0,15	0,59	2,96	3,66	0,00	13,91	139,16	27,18
11	BS03	157,42	22,58	0,00	0,52	3,40	2,84	0,81	4,23	191,82	36,09
12	BS26	102,39	13,67	0,01	0,82	3,27	5,85	0,36	8,25	134,63	26,40
13	BS28	111,55	19,34	0,00	0,79	5,54	2,04	0,49	4,79	144,54	28,10
14	BS30	122,81	13,20	0,22	0,29	3,57	5,51	0,00	3,94	149,55	28,96
15	BS32	123,62	13,09	0,00	0,52	3,73	1,30	0,75	2,00	145,01	28,19
16	BS38	120,65	11,93	0,00	0,49	3,63	9,58	0,00	5,85	152,12	29,40
17	BS39	143,04	3,66	0,00	0,22	5,34	4,61	0,04	3,00	159,91	30,73
18	VS10	68,67	14,09	0,00	0,29	3,53	0,49	0,61	11,62	99,30	20,17
19	VS22	38,51	19,05	0,79	1,09	5,41	1,33	4,01	16,96	87,14	17,97
20	VS24	91,46	20,62	0,02	0,61	3,69	0,54	0,00	5,15	122,09	24,21
21	VS25	91,27	12,54	0,00	0,65	5,99	1,15	0,11	7,07	118,79	23,63
22	VS07	27,51	17,12	0,12	0,62	2,61	0,00	0,06	0,81	48,85	10,78
23	VS09	19,63	20,25	1,02	0,23	4,64	4,26	0,64	12,14	62,82	13,46
24	VS13	20,95	5,40	0,32	2,38	2,22	0,13	0,10	0,56	32,04	7,42
25	VS34	26,78	13,19	0,19	0,39	1,75	2,07	0,02	1,35	45,74	10,17
<b>Media</b>		137,93	13,30	0,12	1,09	3,74	4,22	0,38	10,05	170,84	31,99
<b>Desv. Estándar</b>		97,47	5,51	0,25	1,47	1,28	5,06	0,80	11,33	105,44	17,55

La Figura 10 presenta dos gráficos de barras, debido a la diferencia de aportaciones entre la biomasa de los árboles en pie ( $dap > 10$  cm) con los demás compartimentos.



**Figura 10: Biomasa y necromasa por compartimento evaluado, según el tipo de cobertura**  
\*Incertidumbre expresada por el intervalo de confianza al 95%.

Los mayores valores de la biomasa ( $dap > 10$  cm) se concentraron en las parcelas de bosques densos ( $270,06 \text{ Mg} \cdot \text{ha}^{-1}$ ), siendo este valor mayor al doble de lo obtenido por los bosques secundarios ( $125,93 \text{ Mg} \cdot \text{ha}$ ); esta notable diferencia se debe a la diferencia diamétrica que contrasta a los bosques densos con otras coberturas, debido a los individuos de gran envergadura, que almacenan, individualmente, gran biomasa.

La biomasa aérea ( $dap < 10$  cm) evidenció una menor variación decreciendo notablemente en las parcelas de bosques inundables. A nivel porcentual (Tabla 11), son las vegetaciones secundarias las que alcanzan el mayor valor (19,8%), seguido de los bosques secundarios (9,9 %); esto debido a los propios procesos de sucesión, que priorizan el mayor desarrollo de pequeños árboles (brinzales, latizales), asegurando así un buen contingente de individuos que compiten entre sí para ocupar el espacio que comparten entre ellos.

Tabla 11: Biomasa aérea por compartimento, según el tipo de cobertura arbórea

	Bosque denso	Bosque inundable	Bosque secundario	Vegetación secundaria
<b>Biomasa aérea (&gt;10 cm)</b>	270,06 ± 24,96 (85,1)	97,2 ± 7,36 (82,2)	125,93 ± 7,05 (81,8)	48,10 ± 10,93 (62,4)
<b>Biomasa aérea (&lt;10 cm)</b>	13,90 ± 1,36 (4,4)	5,17 ± 1,81 (4,4)	13,92 ± 2,26 (9,0)	15,28 ± 1,8 (19,8)
<b>Biomasa menor (gramíneas)</b>	0 (0,0)	0,12 ± 0,06 (0,1)	0,03 ± 0,03 (0,0)	0,31 ± 0,14 (0,4)
<b>Biomasa menor (no gramíneas)</b>	1,20 ± 0,34 (0,4)	2,98 ± 2,22 (2,5)	0,52 ± 0,09 (0,3)	0,78 ± 0,25 (1,0)
<b>Hojarasca</b>	4,13 ± 0,39 (1,3)	2,10 ± 0,44 (1,8)	4,07 ± 0,36 (2,6)	3,73 ± 0,54 (4,8)
<b>Árboles muertos en pie (&gt;10 cm)</b>	7,67 ± 3,00 (2,4)	3,34 ± 1,68 (2,8)	4,53 ± 1,07 (2,9)	1,25 ± 0,49 (1,6)
<b>Árboles muertos en pie (&lt;10 cm)</b>	0,22 ± 0,09 (0,1)	0 (0,0)	0,35 ± 0,13 (0,2)	0,69 ± 0,48 (0,9)
<b>Madera muerta sobre el suelo</b>	20,24 ± 6,34 (6,4)	7,30 ± 3,40 (6,2)	4,58 ± 0,77 (3,0)	6,96 ± 2,16 (9,0)
<b>Biomasa aérea total</b>	<b>317,43 ± 24,22 (100,0)</b>	<b>118,21 ± 11,12 (100,0)</b>	<b>153,94 ± 6,96 (100,0)</b>	<b>77,10 ± 12,23 (100,0)</b>

\* Valores descritos bajo el siguiente modelo: Media (Mg\*ha<sup>-1</sup>) ± Error estándar.

\*\*El porcentaje de aporte de cada compartimento a la biomasa aérea total se indica en paréntesis

La biomasa menor aportó un valor mínimo dentro de cada cobertura. En el caso de gramíneas, se alcanzaron porcentajes que rondaron el 0 y 0,4% (Tabla 11), esto pudo deberse a que la cubierta del suelo en un área forestal se encuentra sujeta a pocas entradas de luz y predominantemente llena de hojarasca o detritos que impiden el desarrollo de este tipo de vegetación (Brenes-Arguedas *et al.*, 2011). En el caso de no-gramíneas, los valores oscilaron entre 0,3 y 2,5%, este último valor correspondió a los bosques inundables, donde se encontró gran cantidad de vegetación menor adaptada a las condiciones de inundación.

Respecto a la hojarasca, no hubo una diferencia significativa entre las coberturas, encontrándose los valores más bajos en las parcelas de bosques inundables; esto se debió a que la ocupación del agua sobre el terreno no permitió una acumulación constante de la misma. Por otro lado, a nivel cuantitativo, las parcelas de bosques densos ocuparon el mayor valor de hojarasca por hectárea; sin embargo, este patrón se invirtió a nivel porcentual, donde presenta el menor porcentaje (1,3%), en contraste al aporte de la hojarasca en las otras coberturas.

Los árboles muertos en pie, en ambos límites diamétricos, siguieron la tendencia presentada por sus contrapartes de árboles vivos en pie, dado que son el resultado de la acción de los procesos naturales sobre tales compartimentos; de esta manera, se obtuvieron los valores esperados en ambas categorías; a pesar de eso, la contribución de los dos compartimentos no resultó muy significativa.

En función a la madera muerta sobre el suelo, se encontró a la mayor cantidad de esta en las parcelas de bosques densos, con un valor de 20,24 Mg\*ha<sup>-1</sup>, mayor al cuádruple de lo encontrado en los bosques secundarios (4,58 Mg\*ha<sup>-1</sup>). A nivel porcentual se observa que este compartimento compite con la biomasa aérea (<10 cm) en el nivel de participación dentro de la biomasa aérea total. De esta manera, se observa su mayor participación en la vegetación secundaria (9%), donde alcanza el tercer lugar de importancia y en los bosques densos (6,4%), donde logra el segundo lugar en importancia de contribución.

#### 4.2.2. CARBONO AÉREO EN PIE

La Figura 11, presenta la distribución del carbono aéreo en pie (proveniente de la biomasa aérea) por clases diamétricas, con un ancho de clase de 10 cm.

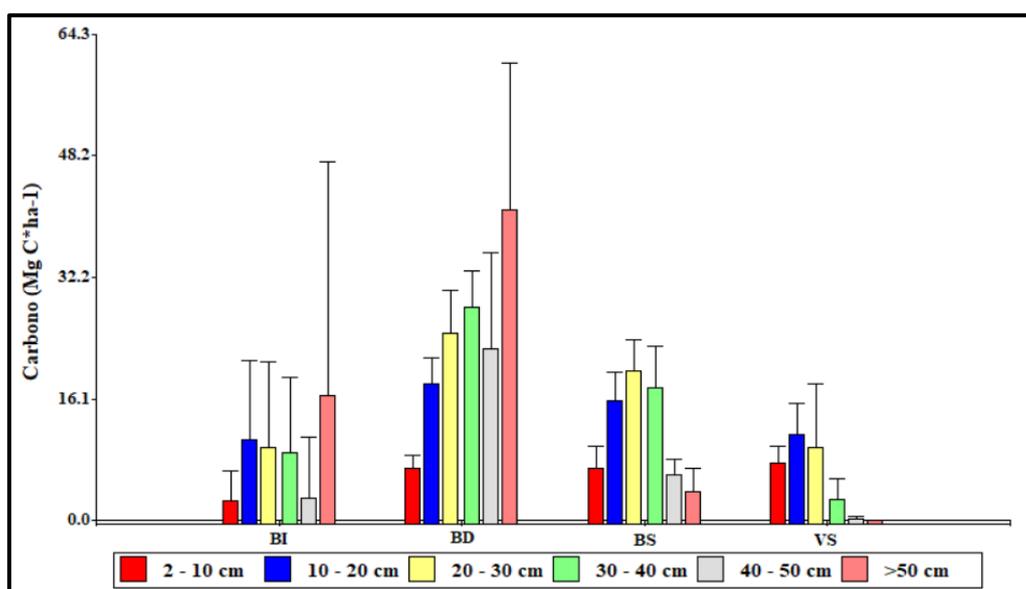


Figura 11: Distribución por clases diamétricas del carbono aéreo (árboles en pie).  
\*Incertidumbre expresada por el intervalo de confianza al 95%.

Se apreciaron distintas tendencias al comparar cada cobertura. En primer lugar, en las parcelas de bosques densos, se observó que la clase diamétrica (>50 cm) fue la que abarcó la mayor parte del carbono presente, con una escalada progresiva desde las clases diamétricas menores. Este escenario se invirtió en los bosques y vegetaciones

secundarias, donde se observaron distribuciones que apuntan a un mayor reservorio de carbono por los árboles jóvenes, entre los 10 y 30 cm de dap; dado que todavía no cuentan con individuos de gran porte, debido a sus previos procesos de intervención antrópica.

En el caso de las parcelas de bosques inundables, se observó una elevada variación en sus valores, en contraste a los bosques y vegetaciones secundarias, donde si bien concentran el carbono en las clases menores, también poseen individuos grandes (>50 cm) que han podido adaptarse a las condiciones de inundación periódica, mientras que, en clases menores, la adaptación a tales condiciones pudo no haber resultado tan efectiva.

#### 4.2.3. CARBONO ORGÁNICO DEL SUELO (COS)

Los valores puntuales de COS se encuentran representados en la Figura 12. Cada punto corresponde a cada parcela, agrupadas por tipo de cobertura, separadas bajo la profundidad del muestreo. Los datos totales se presentan en el Anexo 4.

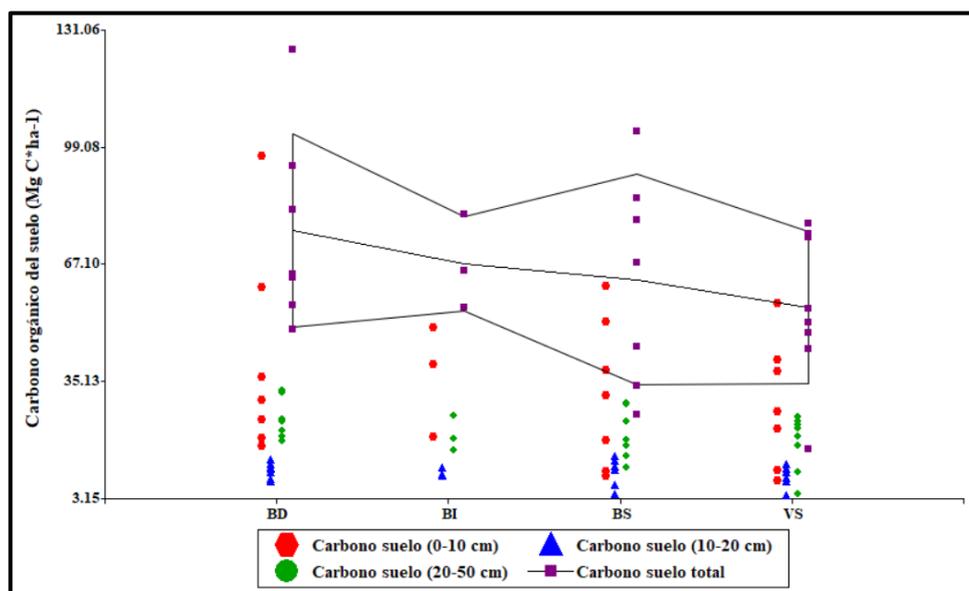


Figura 12: Densidad de puntos del carbono orgánico en el suelo, por tipo de cobertura

Se observaron los mayores valores de COS en la capa superficial (0 – 10 cm), sin distinción entre el tipo de cobertura; no obstante, los valores disminuyeron drásticamente en los siguientes 10 cm de profundidad, para volver a acrecentarse en los 30 cm posteriores. A nivel general, se observó una ligera tendencia de disminución del contenido de COS a medida que las coberturas aumentan en grado de intervención, encontrándose el menor valor promedio en las vegetaciones secundarias. Aunado a esto, se observó una mayor variabilidad en los datos de los bosques, tanto densos como secundarios.

#### 4.2.4. STOCK DE CARBONO TOTAL

La Tabla 12 recopila los valores de carbono aéreo total por tipo de parcela, disgregado por los tres compartimentos que lo conforman.

Tabla 12: Carbono aéreo total por tipo de parcela

Parcela	n	Carbono de biomasa aérea (Mg C*ha <sup>-1</sup> )	Hojarasca (Mg C*ha <sup>-1</sup> )	Carbono de necromasa aérea (Mg C*ha <sup>-1</sup> )	Carbono aéreo total (Mg C*ha <sup>-1</sup> )
<b>Bosque Denso (BD)</b>	7	142,9 ± 29,60	2,07± 0,50	14,07 ± 6,40	<b>158,72 ± 29,60</b>
<b>Bosque Secundario (BS)</b>	7	70,20 ± 9,20	2,03 ± 0,40	4,73 ± 1,90	<b>76,97 ± 8,50</b>
<b>Bosque Inundable (BI)</b>	3	52,73 ± 14,50	1,05 ± 1,00	5,32 ± 9,20	<b>59,11 ± 23,90</b>
<b>Vegetación Secundaria (VS)</b>	8	32,23 ± 13,50	1,86 ± 0,60	4,45 ± 3,30	<b>38,55 ± 13,10</b>
<b>Media</b>	<b>25</b>	<b>76,22 ± 20,10</b>	<b>1,87 ± 0,30</b>	<b>7,33 ± 2,50</b>	<b>85,42 ± 21,70</b>

\*Incertidumbre expresada por el intervalo de confianza al 95% de confianza

La Tabla 13 recopila el resultado obtenido en la Tabla 12 (carbono aéreo total) y lo adiciona al carbono subterráneo generando los datos promedios del stock total de carbono.

Tabla 13: Stock de carbono total por tipo de parcela

Parcela	n	Carbono aéreo total (Mg C*ha <sup>-1</sup> )	Carbono subterráneo (Mg C*ha <sup>-1</sup> )	Stock de carbono (Mg C*ha <sup>-1</sup> )
<b>Bosque Denso (BD)</b>	7	158,72 ± 29,60	104,50 ± 20,50	<b>263,22 ± 16,90</b>
<b>Bosque Secundario (BS)</b>	7	76,97 ± 8,50	77,76 ± 27,20	<b>154,73 ± 31,70</b>
<b>Bosque Inundable (BI)</b>	3	59,11 ± 23,90	78,96 ± 36,10	<b>138,06 ± 60,00</b>
<b>Vegetación Secundaria (VS)</b>	8	38,55 ± 13,10	63,36 ± 18,10	<b>101,91 ± 24,30</b>
<b>Media</b>	<b>25</b>	<b>85,42 ± 21,70</b>	<b>80,78 ± 11,4</b>	<b>166,20 ± 29,00</b>

\*Incertidumbre expresada por el intervalo de confianza al 95%

A nivel puntual, la Figura 13 presenta las diferencias a nivel proporcional del carbono aéreo versus el carbono subterráneo. Se observa que, a mayor nivel de intervención sobre la cobertura, el porcentaje de carbono subterráneo tiene mayor porcentaje que el carbono aéreo; esto se observa en las vegetaciones secundarias, donde todos los valores de carbono aéreo son menores o iguales al 50%; mientras que, en los bosques densos, se observa en

6 de los 7 casos que el porcentaje supera el 50%. Si bien en la Figura 12 se observó que el contenido de COS disminuía ligeramente en función a la actividad antrópica, la Figura 13 muestra que, a un nivel porcentual, el comportamiento es opuesto.

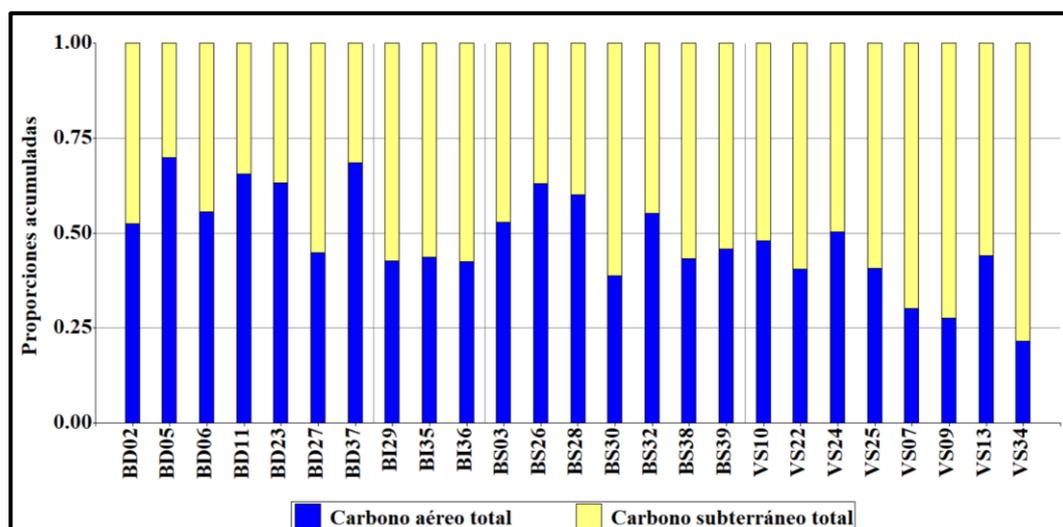


Figura 13: Carbono aéreo y subterráneo en proporciones acumuladas por cada parcela

La Figura 14 presenta las diferencias agrupadas por coberturas, en función a la relación carbono aéreo versus subterráneo, de esta manera se puede apreciar que, solo en el caso de los bosques densos, el nivel de participación del carbono aéreo excede en creces (aproximadamente más del 50%) al valor del carbono subterráneo, en función a la gran participación que tiene la presencia de árboles grandes en el cálculo del carbono total.

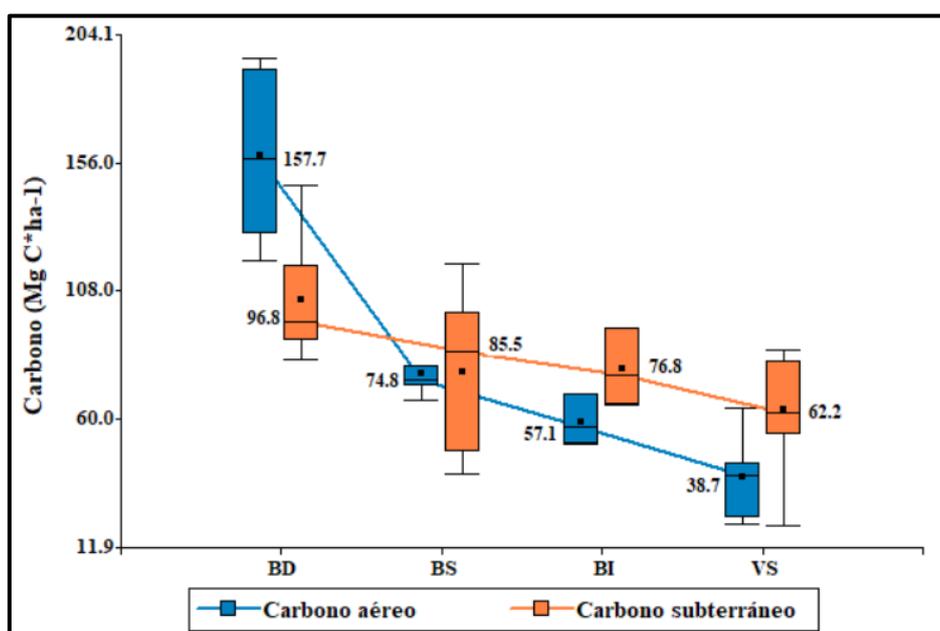


Figura 14: Box-plot de la distribución del carbono (aéreo y subterráneo), por tipo de cobertura

Tal tendencia se invierte en las siguientes coberturas, donde el carbono subterráneo supera al carbono aéreo, debido a que la presencia de árboles grandes va disminuyendo al ritmo que el grado de intervención aumenta, con preponderancia de individuos menores, con un nivel de acumulación de carbono muy bajo. Por otro lado, el mayor valor de carbono subterráneo promedio sigue encontrándose en los bosques densos, con una disminución progresiva, y no tan drástica, como la observada en la tendencia del carbono aéreo.

#### **a. Generalidades**

A pesar que la dinámica del carbono en bosques es muy conocida, la incertidumbre de las mediciones sigue siendo elevada; en este caso, se alcanzó una incertidumbre del 18% en el cálculo del stock total de carbono; mientras que solo en la biomasa aérea (AGB) se alcanzó un valor del 18,7% (ambos estimadores cuantificados en función al intervalo de confianza al 95%), sin tomar en cuenta el error propio de las ecuaciones alométricas utilizadas, los cuales en conjunto suelen alcanzar alrededor del 20 – 50 % de error en las estimaciones de AGB (Bustamante *et al.*, 2016).

Hasta el momento el uso de ecuaciones alométricas es inevitable, por lo que las consideraciones en sus variaciones deben ser tomadas en cuenta (Temesgen *et al.*, 2015), especialmente se espera una variabilidad alta en los resultados si las ecuaciones fueron desarrolladas en estructuras arbóreas distintas a las evaluadas (Vieira *et al.*, 2004), representando una incertidumbre considerable (Lutz *et al.*, 2013).

A falta de modelos locales adecuados, se seleccionó un modelo pantropical revisado y corregido, que incluye la densidad de la madera, y adiciona la altura (Chave *et al.*, 2014). A pesar de ello, a futuro se recomienda utilizar modelos alométricos locales (Chave *et al.*, 2014; Vieira *et al.*, 2004), que tomen en cuenta variaciones biogeográficas, y la calidad del sitio, asegurando así estimaciones más exactas (Clark & Kellner, 2012), como también se utilicen protocolos de evaluación correctamente establecidos con instrumentos calibrados y personal calificado, que permita la identificación de individuos y su correcta descripción morfométrica.

Los árboles pequeños ( $d_{ap} < 5$  cm) suelen jugar un rol importante en la estructura del AGB; sin embargo, se han generalizado ecuaciones alométricas con un rango diamétrico que no los llega a incluir, generando estimaciones erróneas (Ali *et al.*, 2015), o su exclusión en la cuantificación, resultando en una subestimación de la biomasa forestal

total (Ali & Yan, 2017b). En el presente caso, fue necesario utilizar otra ecuación alométrica especializada en individuos pequeños, debido a que se iban a muestrear coberturas que en las que ya se sabía que iban a predominar individuos de diámetros menores (vegetaciones secundarias); dando prioridad a su cuantificación. De esta manera, en las vegetaciones secundarias, el 19,8 % de la biomasa aérea correspondió a este compartimento que, de otra manera, hubiese sido obviado.

Un tema recurrente en estudios en bosques tropicales amazónicos, recae en la logística que implica el transporte (Malhi *et al.*, 2009), especialmente bajo zonas con una heterogeneidad, tanto abiótica como biótica, demasiado elevada (Navarrete-Segueda *et al.*, 2018). Este es el típico escenario en el que se encuentra la reserva de COS, la cual se suele dejar de lado (Fonseca *et al.*, 2011; Temesgen *et al.*, 2015); en favor del AGB (Ali & Yan, 2017b) – ya que este último representa aproximadamente el 45% del total del carbono presente, aún en áreas degradadas (Berenguer *et al.*, 2014) – debido a que la evaluación del COS es altamente costosa (Berenguer *et al.*, 2015); a pesar del hecho que la falta de estimaciones de este compartimento puede subestimar seriamente las existencias totales de carbono. Los estudios de suelo a una profundidad de 100 cm en bosques lluviosos neotropicales indican que el COS puede abarcar del 50% al 75% del stock total de carbono en bosques (Fonseca *et al.*, 2011; Navarrete-Segueda *et al.*, 2018).

Navarrete-Segueda *et al.* (2018) concluyeron que solamente evaluar los primeros 30 cm del suelo puede devenir en subestimaciones que rondan los 28-45%. Berenguer *et al.* (2014) evaluaron los efectos de las perturbaciones sobre el stock de carbono, encontrando que los efectos son más acusados sobre la biomasa aérea en pie, que en la necromasa sobre el suelo o el COS (en los primeros 30 cm); donde no se encontraron diferencias significativas entre áreas perturbadas y no perturbadas.

Tales resultados van acordes a los encontrados en este estudio, en función al COS, donde solo se observó una ligera tendencia a disminución según el nivel de actividad, dando a entender cierta resiliencia de este compartimento, a las perturbaciones; mientras que el carbono aéreo fue bastante sensible al nivel de actividad por cobertura. A pesar de eso, tanto Navarrete-Segueda *et al.* (2018) como Berenguer *et al.* (2015) concuerdan que, si los recursos son escasos, se recomienda evaluar solo los individuos arbóreos en pie, con un límite diamétrico superior a los 10 o 20 cm.

### 4.3. COMPLEJIDAD ESTRUCTURAL

#### 4.3.1. ATRIBUTOS ESTRUCTURALES

Los resultados de cada atributo por parcela se encuentran detallados en el Anexo 5.

##### a. Distribución horizontal

La Figura 15 ejemplifica la distribución en un diagrama de puntos, el gráfico presenta dos líneas de corte horizontales, que representan a los valores de 1,0 (mayor aleatoriedad posible) y 0,7 (como referencia), mientras que las verticales separan por tipo de cobertura.

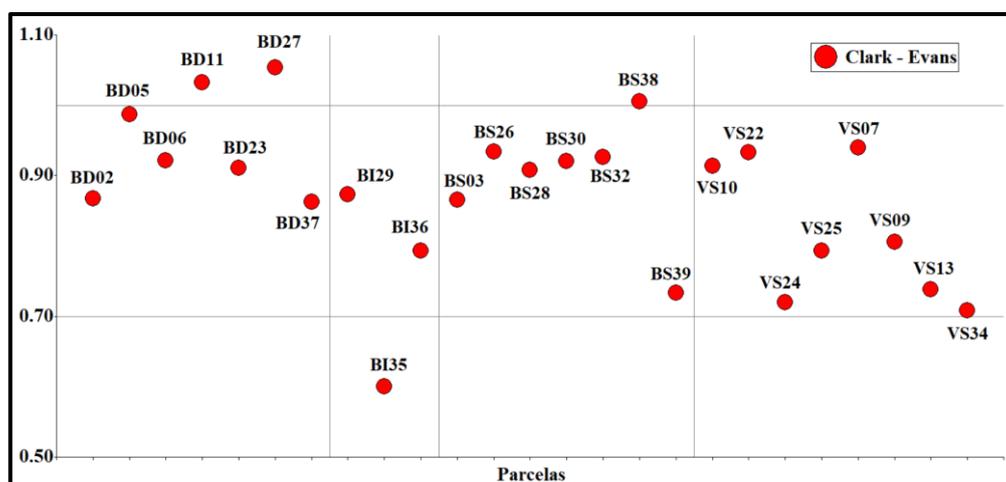


Figura 15: Índice de agregación de Clark-Evans por parcela

Como se aprecia, el índice no representa un buen elemento discriminador en función al tipo de cobertura de la parcela. A pesar de eso, se observa que gran parte de los valores menores se obtuvieron en parcelas más intervenidas (vegetaciones secundarias y bosques inundables). Por otro lado, es notable que todos los valores sean cercanos o menores a 1; esto quiere decir que gran parte de las coberturas evaluadas tienden a la aleatoriedad, en desmedro de una distribución homogénea; siendo este comportamiento propio de un bosque natural (Ehbrecht *et al.*, 2017; von Gadow *et al.*, 2012).

Un problema importante al aplicar este índice es que requiere que se determinen las coordenadas de cada árbol en la parcela (McElhinny *et al.*, 2005). No obstante, tal como sugieren Ledo *et al.* (2012), este muestreo no resulta ser tan intensivo, como aquellos que requieren la posición y ángulos de todos los árboles; si bien supone aumentar los gastos de inventario, los resultados se ajustan mucho mejor a la realidad del bosque y es de fácil implementación. Por lo tanto, en el abrumador número de casos, las estadísticas de vecinos más cercanos son una opción realista (von Gadow *et al.*, 2012).

## b. Diversidad de especies

La Figura 16 representa en *box-plot* al índice de Shannon modificado (Jost, 2006).

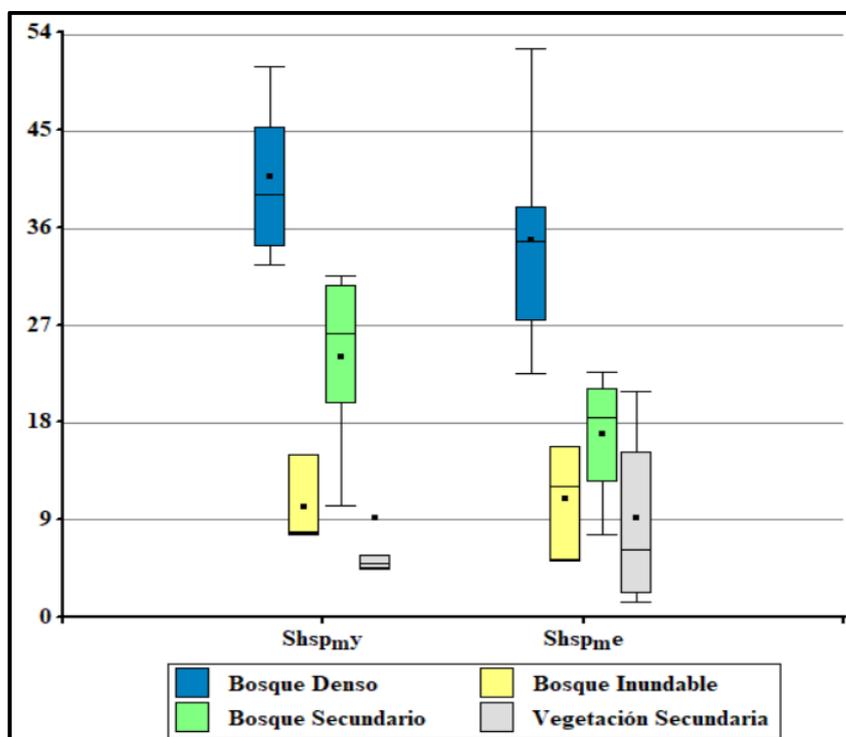


Figura 16: *Box-plot* de los índices de Shannon modificados como índices de diversidad de especies, según el tipo de cobertura

\*Shspmy: Índice de Shannon de individuos mayores; Shspme: Índice de Shannon de individuos menores; intervalo de confianza al 95% como medida de dispersión.

Se observa que la mayor diversidad de especies se encuentra en las parcelas de bosques densos, diferenciándose notoriamente en ambos casos de los valores obtenidos para las otras coberturas. Para individuos mayores a 10 cm de dap, los bosques densos alcanzaron en promedio de 40,81; en contraste al 24,06 de los bosques secundarios; valores que duplican los encontrados en las otras coberturas.

El escenario de los individuos menores a 10 cm de dap se torna un poco diferente. Si bien el mayor valor en parcelas de bosques densos (35,00) sigue predominando, las parcelas de bosques inundables (11,03) y vegetaciones secundarias (9,24) obtienen valores no tan disímiles comparados con las de bosque secundario (16,94). En función a esto, fue necesario incluir a la diversidad de especies menores a 10 cm de dap dentro del desarrollo del índice, la cual no necesariamente se encuentra representada por los árboles superiores, estando esta decisión acorde a las experiencias de Tchuoto *et al.* (2006), Neumann & Starlinger (2001) y Schulze *et al.* (2004).

### c. Diversidad de tamaños

La Figura 17 presenta un gráfico de barras de doble eje vertical, con el fin de visualizar los cambios en el coeficiente de Gini (dada su variación de 0 a 1); en contraste a los otros índices, que obtienen sus valores numéricos por medio de un cálculo directo.

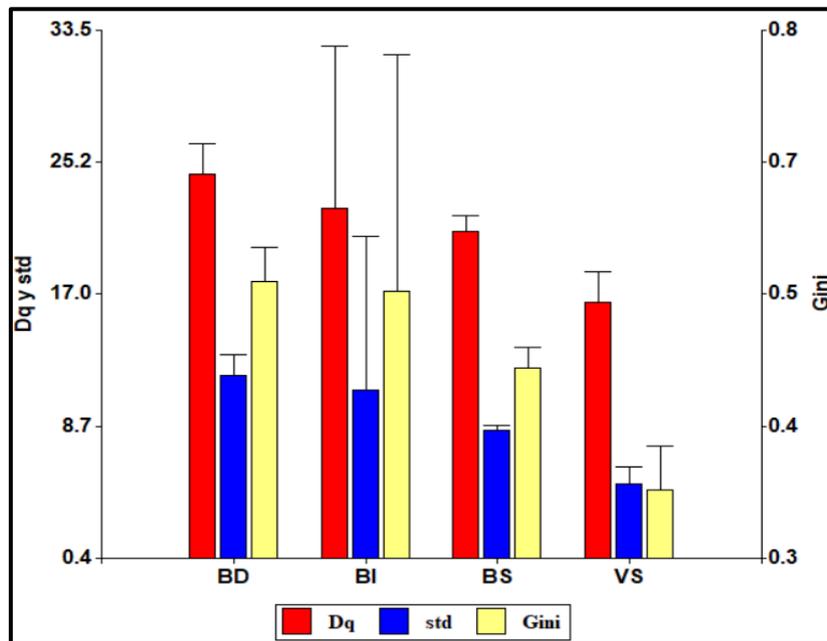


Figura 17: Gráfico de barras de los índices de diversidad de tamaños, por tipo de cobertura  
\*Dq: diámetro cuadrático; std: desviación estándar de diámetros; Gini: cociente de Gini.  
\*Incertidumbre representada por el intervalo de confianza al 95%.

Se observa que los tres índices siguen la misma tendencia, disminuyendo según el nivel de intervención en cada cobertura boscosa. No obstante, se visualiza que, para el diámetro cuadrático y la desviación estándar, las diferencias no fueron muy marcadas. Esto no sucedió con el índice de Gini, observándose que las parcelas de vegetaciones secundarias (Gini promedio = 0,34) alcanzan solo un 60% del valor obtenido por los bosques densos (Gini promedio = 0,54)

La gran variación presente en los bosques inundables corresponde a la parcela BI36 (Gini = 0,64) el cual alcanza el mayor valor comparada a todas las demás. Esta parcela contó con el menor número de individuos evaluados en una parcela de bosque (Tabla 8); sin embargo, alcanzó los mayores valores de diámetros, lo que da a entender que solo ciertos árboles pueden adaptarse a tales condiciones de inundación periódicas y seguir prosperando en tal ambiente; a pesar de que otra gran parte de los individuos no logren establecerse.

#### d. Diversidad vertical

La Figura 18 presenta en *box-plots* los dos índices estructurales que se utilizaron para representar la diversidad estructural, por tipo de cobertura forestal.

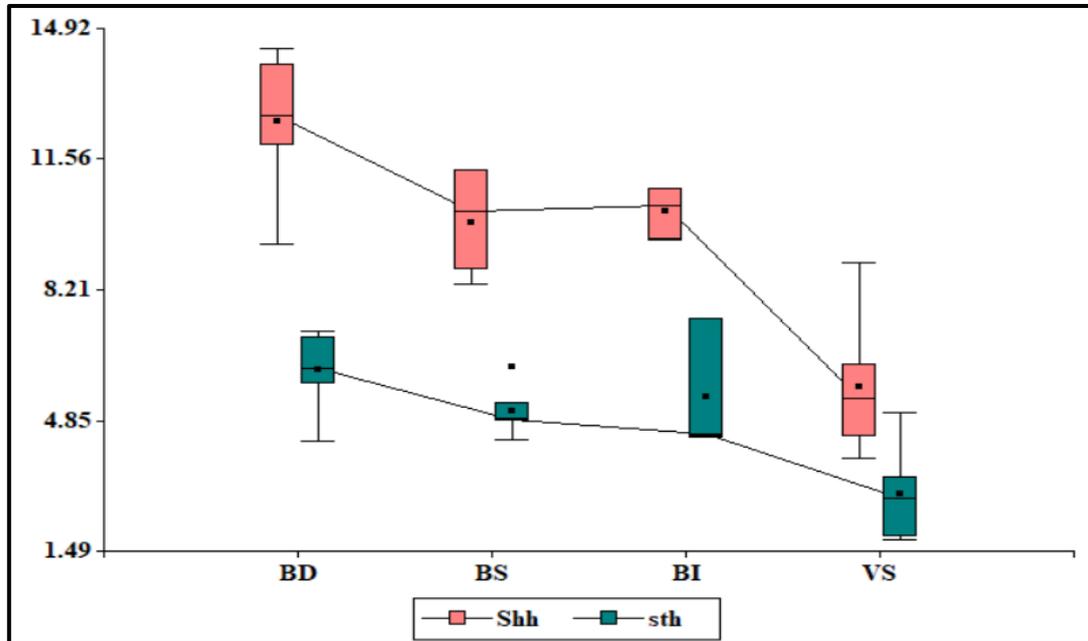


Figura 18: *Box-plot* de índices de diversidad vertical, según coberturas  
\*Shh: Índice de diversidad de alturas; sth: Desviación estándar de la altura.

Como se esperaba, la media de la diversidad vertical disminuyó en función al grado de intervención en cada cobertura. Es de notar que la desviación estándar fue bastante afectada por valores extremos, en los casos de bosques secundarios e inundables; encontrándose en el primero un *outlier*, y en el segundo, la variación concentrada por encima de la mediana de los datos.

Un punto a resaltar en los cálculos de la diversidad vertical en esta investigación, es que no todos los individuos fueron sometidos a mediciones de altura directa; aproximadamente el 50% fueron calculados por medio de relaciones altura – diámetro (Anexo 3) (Forrester *et al.*, 2017; von Gadow *et al.*, 2012). De cierta forma podría presumirse que la diversidad vertical es reemplazable en función a la diversidad de tamaños, dada su alta correlación con el diámetro, sin embargo, debido a que la relación entre la altura y el diámetro no es lineal, a menudo es más significativo usar atributos directamente asociados con la altura al caracterizar elementos verticales de la estructura (McElhinny *et al.*, 2005; Zenner, 2000); de esta forma se consideró necesario incluir estas métricas.

### e. Individuos en pie y emergentes

La Figura 19 presenta en un gráfico de barras de dos ejes los índices de la densidad de individuos en pie, en función a un conteo (n/ha) y al área basal (m<sup>2</sup>/ha), por cobertura arbórea.

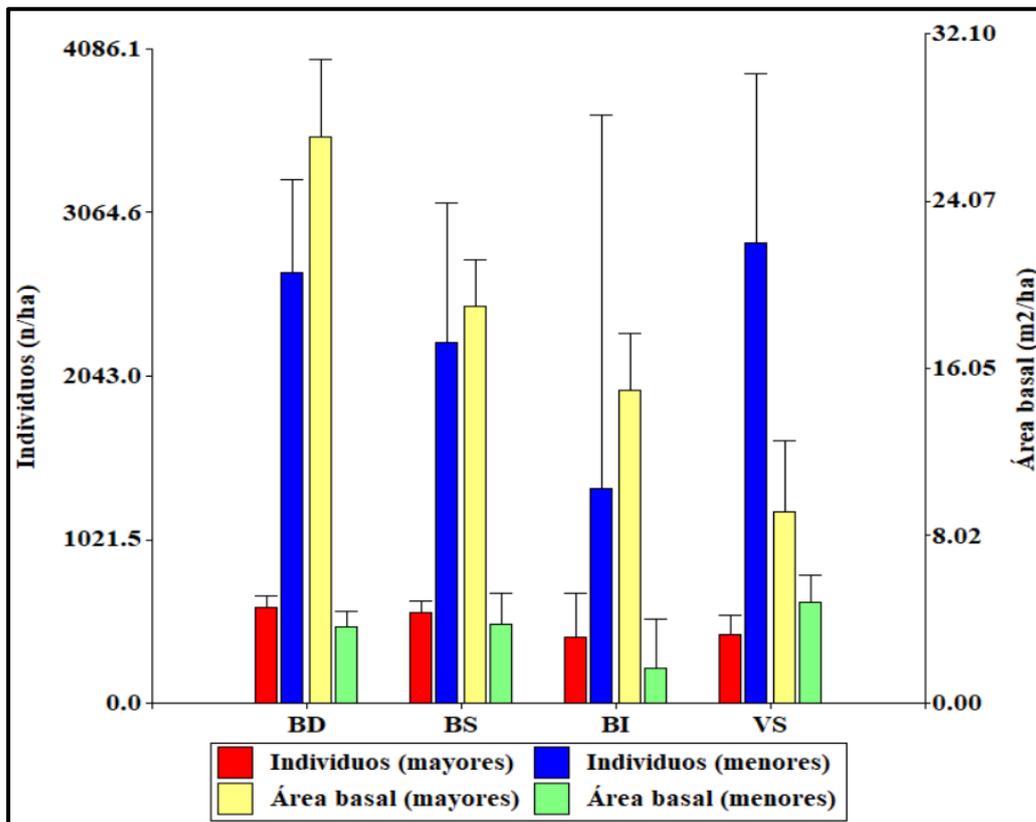


Figura 19: Gráfico de barras, evaluación del número de individuos y área basal por hectárea, según la cobertura

\* Incertidumbre representada por el intervalo de confianza al 95%.

Se observa que el área basal de los individuos mayores a 10 cm de dap disminuye considerablemente según el nivel de intervención en la cobertura, encontrando su menor valor en las vegetaciones secundarias; sin embargo, este comportamiento no sigue la misma tendencia respecto al número de individuos, donde no se observan diferencias notorias entre las coberturas. Respecto a los individuos menores a 10 cm de dap, se observa una correspondencia entre el número de individuos y el área basal, donde las vegetaciones secundarias ocupan el mayor valor en la densidad de individuos, como en el área basal.

Es importante notar que la evaluación involucró también a los individuos menores, Beckschäfer *et al.* (2013) y Franklin *et al.* (2002) respaldan esta decisión al indicar que

la inclusión de árboles de pequeños diámetros mejora la detección de tipos de estructura, y principalmente porque la comunidad del sotobosque, tanto arborescente como no arborescente, puede proporcionar complejidad estructural y diversidad en las funciones del ecosistema.

Por otro lado, la Figura 20, incluye el gráfico de barras en función al número de individuos emergentes por hectárea, utilizándose tres umbrales de dap: 30, 40 y 50 cm. Estos valores fueron elegidos en función a los diámetros encontrados dentro de cada parcela. Si bien la base ecológica del establecimiento de estos umbrales no está totalmente clara, la variación inherente entre las especies y su respectivo dap requiere el uso de diferentes umbrales para diferentes tipos de sitios y bosques (McElhinny *et al.*, 2005); lo que conlleva un excesivo uso de tiempo, por lo que este estudio se limitó a establecer tres valores arbitrarios, según lo detallado anteriormente.

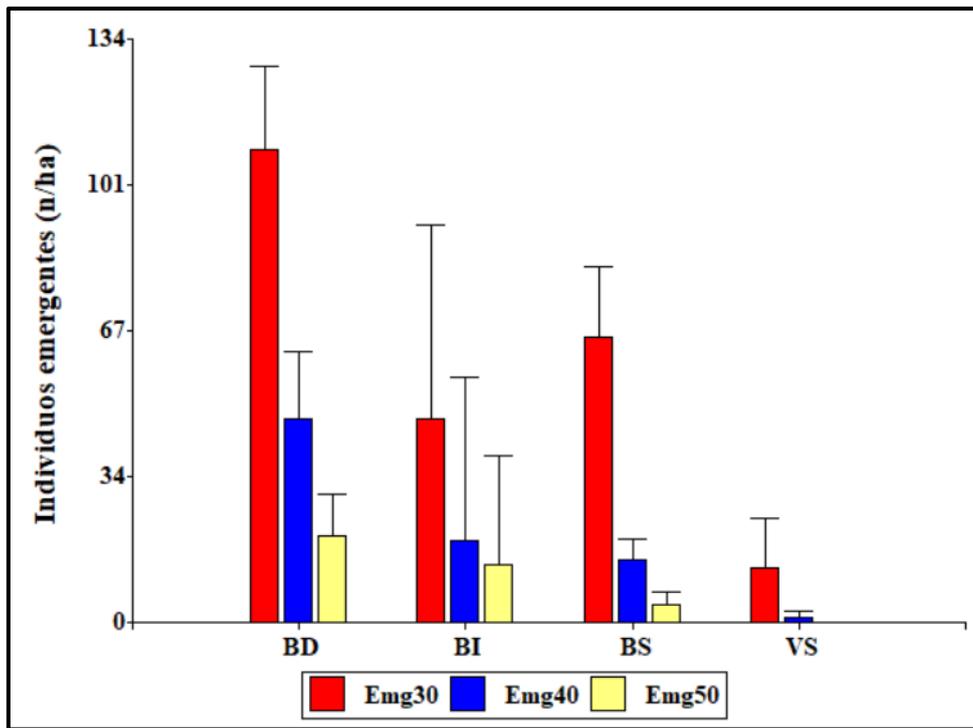


Figura 20: Gráfico de barras del número de individuos emergentes (mayores a 30, 40 y 50 cm de dap) por hectárea, según la cobertura.

\* Incertidumbre representada por el intervalo de confianza al 95%.

## f. Necromasa

La Figura 21 agrupa a los índices volumétricos de necromasa en función a las coberturas arbóreas de las parcelas.

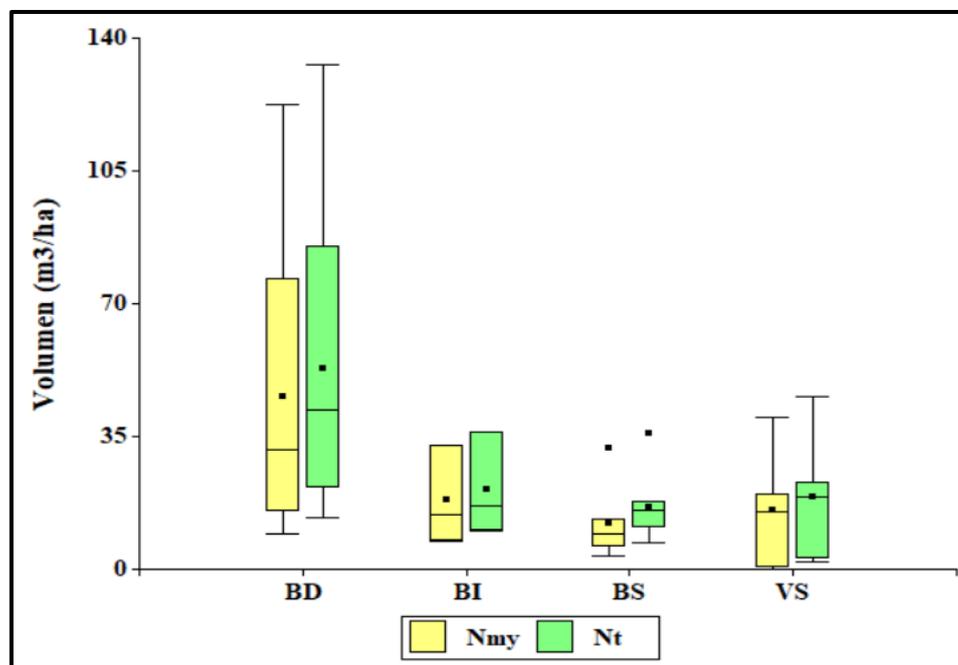


Figura 21: *Box-plot* de los índices de necromasa sobre el suelo (total y mayor) en función al volumen, según coberturas.

\*Nmy: Necromasa de detritos gruesos sobre el suelo; Nt: Necromasa total sobre el suelo

Es notable que ambos índices compartan la misma tendencia y variabilidad, debiéndose esto a que ambos son índices aditivos, y a su vez, los valores de necromasa mayor están incluidos dentro de la necromasa total; esto da a entender que no existe mucha relevancia de la necromasa menor, ya que su variabilidad e inclusión no afecta el comportamiento de la variable necromasa total, solo eleva el valor de la media.

Los mayores valores fueron encontrados en las parcelas de bosques densos, donde los procesos de diversificación vertical han venido ocurriendo naturalmente y se esperaba encontrar tales valores. A su vez, es notable la diferenciación entre las parcelas de bosques secundarios y densos, donde estos últimos abarcan más del doble del valor almacenado que los primeros. Tal como se mencionó anteriormente esto puede deberse a que el volumen total de la necromasa es ocupado por los detritos gruesos, en desmedro de los detritos menores que, si bien pueden encontrarse con mayor abundancia en coberturas más jóvenes (vegetaciones secundarias, y bosques secundarios), no influyen de gran

manera en el valor final. En bosques densos es mucho más factible encontrar tales detritos gruesos, debido a los propios procesos de mortandad natural.

La Figura 22, por su parte, muestra los *box-plots* del área basal de los árboles muertos en pie y la hojarasca expresada en valores de peso seco. De esta forma se observa un aumento de árboles muertos en pie en los bosques más densos; con una disminución progresiva en función a coberturas más jóvenes.

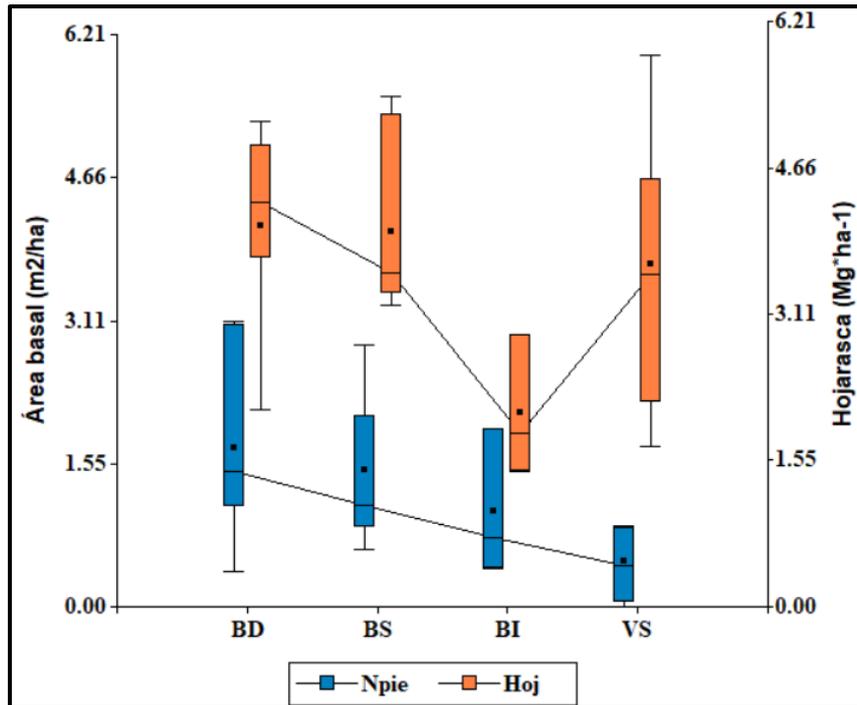


Figura 22: *Box-plot* del índice de necromasa en pie (Npie), en función al área basal y la hojarasca (Hoj), en función a su peso seco, según coberturas

Respecto a la hojarasca, es de notar su disminuida participación en los bosques inundables, ya que en estas parcelas se tuvo dificultades en la colecta, debido a que algunas zonas se encontraban inundadas, o había sucedido poco tiempo desde el evento de inundación; por otro lado, la ocurrencia de estos eventos, asociados a su periodicidad, pueden no permitir una interacción de la hojarasca de forma constante con todo el ecosistema, tal como sucede con las otras coberturas, debido a su continua eliminación/renovación.

Del mismo modo, se observa que los valores medios no difieren significativamente, encontrándose valores similares entre los bosques densos y secundarios (con mayor variabilidad en los segundos); y una cercanía en la media de las vegetaciones secundarias, por lo que se podría decir que este indicador no es un buen atributo discriminante.

### 4.3.2. TRANSFORMACIÓN DE VARIABLES

La Tabla 14 detalla los principales estadísticos para cada índice estructural, para lo cual se evaluó principalmente la curtosis (evitando que esta sea mayor a  $\pm 2$ ) y que se encuentre distribuido normalmente (Sabatini *et al.*, 2015). Se encontró que los atributos relacionados a la necromasa (necromasa mayor, en pie y total) no se encontraban distribuidos normalmente (siguiendo la prueba de Shapiro-Wilks, a un nivel de significancia de 0,05) por lo que se realizó una transformación logarítmica (en base 10, con el valor aumentado en una unidad, evitando los valores de 0). Por otro lado, los índices que evaluaban a los individuos emergentes tampoco cumplieron ese requisito, siendo transformados por medio de raíces cuadradas.

Tabla 14: Resumen de estadísticos para cada variable estructural, aplicación de la prueba de normalidad de Shapiro – Wilks

Atributo estructural	Índice	Media	Desviación estándar	Curtosis	$\rho$ (Shapiro-Wilks)
<b>Diversidad horizontal (DHZ)</b>	CE	0,87	0,11	-0,17	0,451
<b>Diversidad de especies (SP)</b>	Shsp_me	18,82	12,8	0,20	0,220
	Shsp_my	22,33	15,07	-1,18	0,052
<b>Diversidad de tamaños (DT)</b>	Gini	0,45	0,1	-0,51	0,814
	Dq	20,66	3,84	-0,64	0,371
	std	8,64	3,21	-0,58	0,370
<b>Diversidad vertical (DV)</b>	Shh	9,35	3,07	-0,91	0,194
	sth	4,75	1,64	-0,76	0,260
<b>Individuos en pie (GS)</b>	Ind_my	500,32	124,88	0,31	0,190
	AB_my	17,66	7,89	-0,67	0,470
	Ind_me	2407	1028,94	0,31	0,989
	AB_me	3,85	1,58	-0,39	0,872
<b>Individuos emergentes (E)</b>	Emg30	56	43,24	-1,13	<b><u>0,122</u></b>
	R(E30)	6,51	3,77	-0,86	<b><u>0,010</u></b>
	Emg40	19,68	20,88	0,22	<b><u>0,001</u></b>
	R(E40)	3,59	2,66	-0,99	<b><u>0,032</u></b>
	Emg50	8,32	10,45	0,38	<b><u>&lt;0,0001</u></b>
	R(E50)	2,09	2,03	-1,18	<b><u>0,001</u></b>
<b>Hojarasca (HOJ)</b>	Hoj	3,74	1,28	-0,07	0,322
	Nmy	23,22	27,03	<b><u>5,67</u></b>	<b><u>&lt;0,0001</u></b>
	Log (Nmy)	1,15	0,50	0,17	0,573
<b>Necromasa (N)</b>	Npie	1,18	0,89	-0,14	<b><u>0,014</u></b>
	Log (Npie)	0,31	0,17	-0,65	0,370
	Nt	27,98	28,75	<b><u>5,53</u></b>	<b><u>&lt;0,0001</u></b>
	Log (Nt)	1,30	0,40	0,03	0,843

### 4.3.3. FILTRADO Y SELECCIÓN

Utilizando las variables transformadas en conjunto con los otros índices que cumplieran los requerimientos propuestos, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) (Figura 23) y un análisis de correlación ( $\rho$  de Spearman) (Tabla 15).

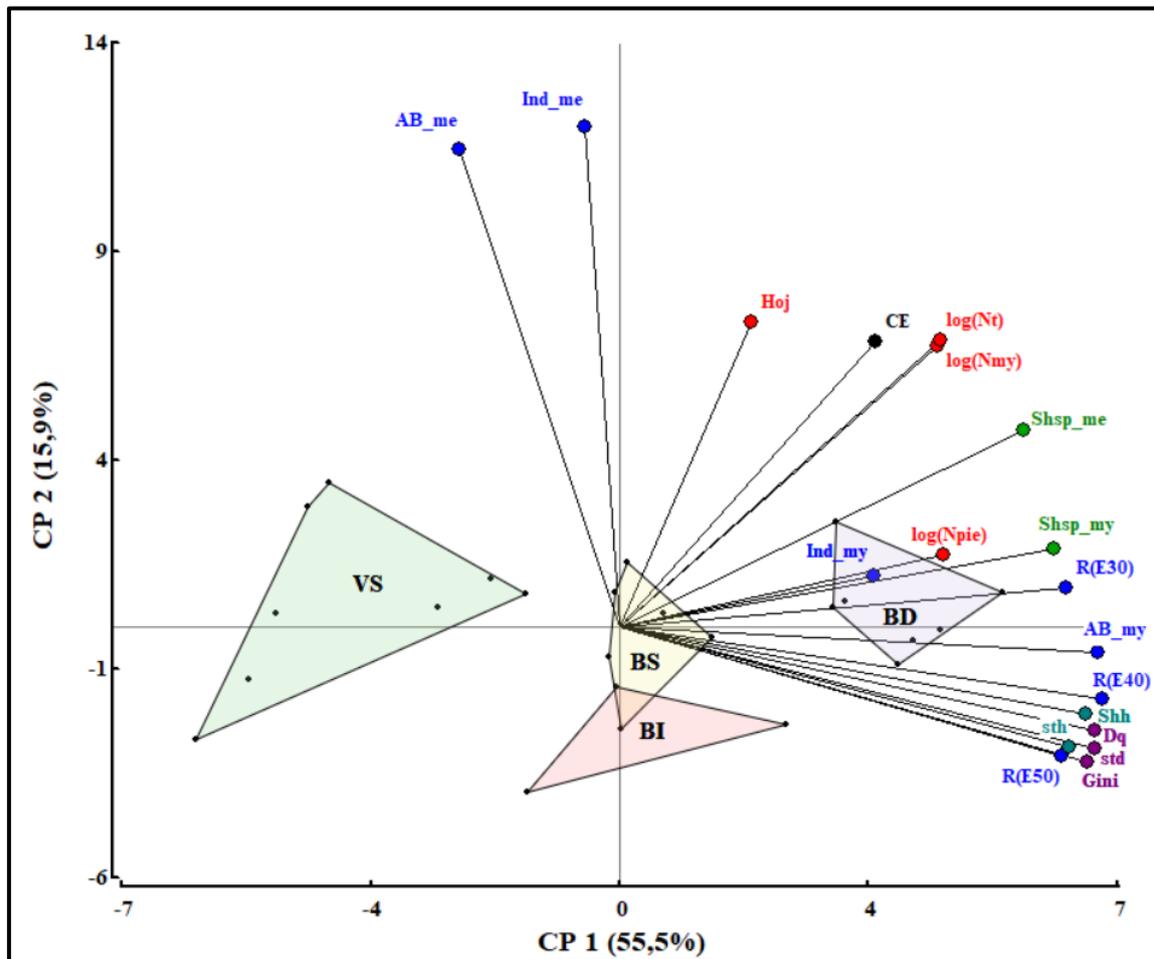


Figura 23: *Biplot* de variables estandarizadas, con ejes que representan los componentes que detentan la mayor variabilidad total

El *biplot* mostrado identifica y relaciona los valores puntuales de cada parcela en función a los vectores que representan a los índices evaluados, de esta manera es notable apreciar que la gran cantidad de flechas se encuentran direccionadas entre el primer y cuarto cuadrante, posición donde se encuentran ubicados los puntos correspondientes a las parcelas de bosques densos, dado que estos fueron los lugares donde los índices alcanzaron sus mayores valores, en la mayoría de los casos. De esta forma, el *biplot* permitió observar una correcta discriminación de las nubes de puntos que representan cada cobertura.

Tabla 15: Análisis de correlación ( $\rho$  de Spearman)

	CE	Shsp_me	Shsp_my	Gini	Dq	std	Shh	sth	Ind_my	AB_my	Ind_me	AB_me	R (E30)	R (E40)	R (E50)	HOJ	Log Nmy	Log Npie	Log Nt	
CE	1,00																			
Shsp_me	0,44	1,00																		
Shsp_my	0,42	0,85	1,00																	
Gini	0,29	0,64	0,72	1,00																
Dq	0,19	0,72	0,75	0,84	1,00															
std	0,27	0,67	0,75	0,96	0,93	1,00														
Shh	0,27	0,68	0,78	0,87	0,75	0,83	1,00													
sth	0,15	0,52	0,60	0,81	0,80	0,81	0,89	1,00												
Ind_my	0,38	0,43	0,56	0,29	0,23	0,23	0,41	0,32	1,00											
AB_my	0,38	0,81	0,89	0,79	0,86	0,82	0,81	0,75	0,65	1,00										
Ind_me	0,26	0,26	-0,01	-0,09	-0,12	-0,15	-0,10	-0,14	-0,03	-0,04	1,00									
AB_me	0,18	-0,01	-0,24	-0,46	-0,49	-0,50	-0,42	-0,44	0,07	-0,29	0,78	1,00								
R(E30)	0,47	0,80	0,81	0,78	0,84	0,83	0,70	0,64	0,43	0,90	0,09	-0,18	1,00							
R(E40)	0,39	0,70	0,80	0,91	0,93	0,95	0,81	0,78	0,37	0,89	-0,10	-0,45	0,85	1,00						
R(E50)	0,22	0,57	0,63	0,91	0,79	0,89	0,83	0,79	0,35	0,76	-0,14	-0,52	0,66	0,88	1,00					
HOJ	0,10	0,40	0,39	0,09	0,21	0,06	0,20	0,18	0,21	0,28	0,46	0,20	0,13	0,16	0,05	1,00				
Log(Nmy)	0,35	0,46	0,32	0,42	0,35	0,41	0,32	0,31	0,04	0,27	0,43	0,12	0,39	0,38	0,41	0,33	1,00			
Log(Npie)	0,45	0,53	0,66	0,55	0,43	0,53	0,54	0,35	0,37	0,52	-0,05	-0,12	0,46	0,55	0,46	0,18	0,23	1,00		
Log(Nt)	0,38	0,48	0,35	0,42	0,37	0,41	0,33	0,31	0,12	0,32	0,43	0,13	0,43	0,40	0,41	0,33	0,99	0,24	1,00	
Media*	<b>0,31</b>	<b>0,55</b>	<b>0,59</b>	<b>0,60</b>	<b>0,59</b>	<b>0,61</b>	<b>0,59</b>	<b>0,53</b>	<b>0,31</b>	<b>0,61</b>	<b>0,20</b>	<b>0,31</b>	<b>0,58</b>	<b>0,63</b>	<b>0,57</b>	<b>0,22</b>	<b>0,36</b>	<b>0,40</b>	<b>0,38</b>	

\*El cálculo de la media fue realizado con los valores absolutos de las correlaciones y no incluyó la correlación entre sí (1,00) con la misma variable

Respecto a la diversidad de tamaños, los tres índices utilizados (Dq, std y Gini) poseen una similitud marcada en dirección y longitud; siendo el índice de Gini aquel que se aleja más (angularmente) de los otros índices; respecto a los coeficientes de correlación se observan diferencias mínimas entre ellos. En funciones de cálculo, la eficiencia de cada uno de los tres índices fue relativamente alta, dado que resultaron de procesamientos automáticos. Por otro lado, tanto Peck *et al.* (2014) como Bourdier *et al.* (2016) consideraron al coeficiente de **Gini** como la métrica más efectiva; dado su poder discriminatorio y su naturaleza continua. En función a esto, se observa la idoneidad de su uso como un adecuado representante de desigualdad, por lo que se decidió seleccionarlo.

Respecto a la diversidad vertical, entre ambos índices (sth y Shh) se observaron semejanzas en la dirección y longitud de los vectores, salvo que la sth – tal como el índice de Gini – se alejó más en función a los otros índices. Por su parte, se debe acotar que el uso de Shh implica la utilización de distintos anchos de clases (en este caso se utilizó un ancho de clase de 2 m), por lo que su valor está sujeto a constante cambio al depender del criterio del ancho de clase; en cambio la desviación estándar es un valor único, de fácil cálculo y obtención. Debido a lo anterior, se seleccionó a **sth** como el atributo estructural en función a la diversidad vertical.

Respecto a los individuos en pie, en función a los individuos mayores ( $dap \geq 10$  cm) se observa una diferencia notable en función a ambos índices (Ind\_my y AB\_my) principalmente en la longitud del vector, dándole una mayor importancia al área basal; sin embargo, en el análisis de correlación se observó una mayor correlación del área basal con los otros índices (relacionado al tamaño, altura, especies); por lo que, a fin de lograr mayor heterogeneidad, se decidió utilizar a **Ind\_my** como atributo estructural de los individuos en pie mayores a 10 cm de dap.

Por otro lado, la situación resultó distinta en función a los individuos menores de 10 cm de dap. Como se observa en el *biplot*, ambos índices (Ind\_me y AB\_me) se encuentran totalmente opuestos a los otros índices, encontrándose en el segundo cuadrante, donde notoriamente es el área basal la que se opone con mayor notoriedad a los demás índices, en el análisis de correlación no se observa una diferencia muy marcada entre ambos índices, por lo que en este caso, fue seleccionado **AB\_me** como atributo estructural en función a los individuos en pie menores a 10 cm de dap.

Respecto a los individuos emergentes, los tres umbrales utilizados denotaron comportamientos no muy disimiles (en la longitud de los vectores), encontrándose R(E50) más alejado de los otros índices. Como puede observarse en la descripción de estos índices (Figura 20), el valor de R(E50) deja de ser un buen índice discriminante, al no poseer valores dentro de la cobertura de vegetación secundaria, y presentado una baja diferenciación en las otras coberturas. Por otro lado, el índice R(E30), se encuentra más cercano (angularmente) y con un coeficiente de correlación mayor que R(E40), al índice Ind\_my, seleccionado previamente; por lo que se decide seleccionar al índice **R(E40)**, como atributo estructural del número de individuos emergentes.

Respecto a la necromasa, se vio necesario la separación entre la necromasa acumulada directamente sobre el suelo (Nmy y Nt) y la que se encuentra en pie (**Npie**). De esta manera, se observó una alta correlación de Nmy y Nt en el *biplot*, estando superpuestas entre ellas. Por otro lado, se observó que la influencia de los detritos pequeños (añadidos a la necromasa mayor, para formar la necromasa total), resultó insignificante en el desarrollo del índice; aunado a esto, se encuentra la facilidad de encontrar en la bibliografía referencias a los detritos gruesos (CWD) en desmedro de la cuantificación total; por lo que se seleccionó el índice **Nmy**, transformado logarítmicamente, como atributo estructural de la necromasa acumulada sobre el suelo.

#### 4.3.4. ESCALAMIENTO

La Tabla 16 presenta los valores de cada uno de los índices estructurales seleccionados, en función a los cuatro percentiles definidos.

**Tabla 16: Valores de cada índice estructural, según los percentiles especificados**

Índice	Percentiles			
	0,125	0,375	0,625	0,875
<b>Ind_my</b>	356,00	488,00	548,00	636,00
<b>Shsp_my</b>	4,93	15,09	29,73	39,20
<b>AB_me</b>	2,25	3,33	4,30	5,78
<b>Shsp_me</b>	5,23	15,28	20,97	34,86
<b>sth</b>	2,34	4,43	5,13	6,64
<b>Gini</b>	0,32	0,44	0,49	0,57
<b>CE</b>	0,73	0,87	0,92	0,95
<b>R(E40)</b>	0,00	2,83	4,00	6,00
<b>Log(Npie)</b>	0,14	0,27	0,32	0,49
<b>Log(Nmy)</b>	0,65	1,08	1,30	1,61
<b>Hoj</b>	2,13	3,53	3,94	5,34

Por su parte, la Tabla 17 representa las ecuaciones de ajuste lineal para cada uno de los índices. La letra “x” representa el valor calculado de cada índice (posterior a su respectiva transformación); mientras que “y” representa el puntaje estandarizado a ser otorgado (valor entre 0 y 100). Como se puede apreciar, se obtuvo valores de coeficientes de determinación notablemente elevados.

**Tabla 17: Ecuaciones de regresión y coeficientes de determinación para cada índice estructural**

<b>Índice</b>	<b>Ecuación de regresión</b>	<b>R<sup>2</sup></b>
<b>Ind_my</b>	$Y = 0,2712x - 74,993$	0,976
<b>Shsp_my</b>	$Y = 2,1137x + 15,489$	0,993
<b>AB_me</b>	$Y = 21,442x - 21,412$	0,991
<b>Shsp_me</b>	$Y = 2,5761x + 13,336$	0,975
<b>sth</b>	$Y = 17,780x - 19,926$	0,967
<b>Gini</b>	$Y = 309,02x - 77,664$	0,988
<b>CE</b>	$Y = 320,73x - 215,41$	0,890
<b>R(E40)</b>	$Y = 12,708x + 21,744$	0,975
<b>Log(Npie)</b>	$Y = 217,64x - 3,6509$	0,968
<b>Log(Nmy)</b>	$Y = 79,078x - 29,452$	0,984
<b>Hoj</b>	$Y = 23,976x - 27,087$	0,963

La Tabla 18 agrupó a los índices según sus atributos estructurales, mostrando los valores escalados (de 0 a 100) de cada índice. A su vez, en los casos de los índices que se dividieron en mayores y menores (Ind\_my, AB\_me, Shsp\_my y Shsp\_me), los valores fueron promediados para dar un solo atributo estructural (GS y SP, respectivamente). De esta forma, el ICE final solo tomó el resultado de nueve atributos estructurales definidos (GS, SP, DV, DT, DHZ, E40, Npie, Nmy y HOJ).

Tabla 18: Índice de complejidad estructural (total y simplificado), con las respectivas puntuaciones escaladas para cada atributo estructural

Parcela	Ind_my	AB_me	GS	Shsp_my	Shsp_me	SP	DV	DT	DHz	E40	Npie	Nmy	HOJ	ICE <sub>TOT</sub>	ICE <sub>SIM</sub>
<b>BD02</b>	100,0	86,7	93,4	84,5	100,0	92,3	90,0	97,7	62,7	93,6	70,0	67,3	78,4	<b>82,8</b>	<b>93,3</b>
<b>BD05</b>	100,0	40,0	70,0	100,0	71,5	85,7	98,1	87,0	100,0	100,0	66,1	66,5	63,5	<b>81,9</b>	<b>90,3</b>
<b>BD06</b>	69,3	73,3	71,3	97,5	100,0	98,8	56,8	80,8	80,1	98,0	81,7	100,0	78,2	<b>82,9</b>	<b>78,8</b>
<b>BD11</b>	97,5	44,3	70,9	100,0	100,0	100,0	87,2	100,0	94,9	100,0	100,0	100,0	93,0	<b>94,0</b>	<b>95,7</b>
<b>BD23</b>	57,4	49,0	53,2	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	76,6	98,0	100,0	51,4	99,4	<b>86,5</b>	<b>100,0</b>
<b>BD27</b>	83,4	59,9	71,6	98,4	100,0	99,2	83,1	73,1	88,2	93,6	94,1	90,1	24,1	<b>79,7</b>	<b>85,1</b>
<b>BD37</b>	57,4	46,7	52,0	88,1	83,9	86,0	100,0	88,7	61,2	100,0	27,4	100,0	67,4	<b>75,9</b>	<b>91,6</b>
<b>BI29</b>	53,0	30,2	41,6	47,4	54,0	50,7	58,8	73,5	64,6	65,8	98,2	64,6	8,0	<b>58,4</b>	<b>61,0</b>
<b>BI35</b>	48,7	0,0	24,3	32,3	26,8	29,5	60,1	68,0	0,0	57,7	29,3	43,0	17,9	<b>36,7</b>	<b>52,5</b>
<b>BI36</b>	0,0	21,2	10,6	31,6	44,4	38,0	100,0	100,0	39,0	98,0	48,9	91,2	43,9	<b>63,3</b>	<b>79,3</b>
<b>BS03</b>	100,0	100,0	100,0	37,3	54,9	46,1	66,7	63,0	62,4	65,8	55,4	49,0	54,5	<b>62,5</b>	<b>58,6</b>
<b>BS26</b>	58,4	64,0	61,2	57,3	61,2	59,2	71,3	69,7	84,1	65,8	94,4	90,7	51,4	<b>72,0</b>	<b>66,8</b>
<b>BS28</b>	73,6	88,3	81,0	80,5	64,5	72,5	74,2	63,7	75,7	57,7	66,7	57,1	100,0	<b>72,1</b>	<b>70,1</b>
<b>BS30</b>	40,0	60,5	50,2	78,3	67,8	73,1	57,2	55,7	79,7	72,6	100,0	50,4	58,6	<b>66,4</b>	<b>62,0</b>
<b>BS32</b>	84,5	50,0	67,2	57,8	71,7	64,8	66,6	57,6	81,9	65,8	42,3	22,1	62,4	<b>58,9</b>	<b>63,0</b>
<b>BS38</b>	93,2	52,9	73,0	82,3	45,5	63,9	66,5	75,3	100,0	84,0	100,0	61,8	59,9	<b>76,0</b>	<b>68,6</b>
<b>BS39</b>	78,0	0,0	39,0	71,2	33,2	52,2	90,7	62,4	19,8	72,6	63,8	35,9	100,0	<b>59,6</b>	<b>68,4</b>
<b>VS10</b>	53,0	79,7	66,3	26,0	52,7	39,4	69,8	44,2	77,7	21,7	25,1	91,9	57,5	<b>54,9</b>	<b>51,1</b>
<b>VS22</b>	72,5	100,0	86,3	25,9	29,9	27,9	11,7	0,4	83,9	21,7	36,7	98,2	100,0	<b>51,9</b>	<b>13,3</b>
<b>VS24</b>	69,3	91,3	80,3	67,5	58,3	62,9	40,4	36,5	15,6	21,7	25,8	56,0	61,3	<b>44,5</b>	<b>46,6</b>
<b>VS25</b>	42,2	52,5	47,3	63,2	67,4	65,3	40,2	44,6	39,1	47,2	54,9	73,7	100,0	<b>56,9</b>	<b>50,0</b>
<b>VS07</b>	21,6	100,0	60,8	25,9	24,2	25,0	19,3	38,5	86,1	47,2	0,0	0,0	35,6	<b>34,7</b>	<b>27,6</b>
<b>VS09</b>	0,0	100,0	50,0	24,9	29,1	27,0	43,4	21,6	42,9	21,7	55,9	74,8	84,2	<b>46,8</b>	<b>30,7</b>
<b>VS13</b>	2,0	26,8	14,4	18,3	16,8	17,5	21,8	16,5	21,4	21,7	0,3	0,0	26,1	<b>15,5</b>	<b>18,6</b>
<b>VS34</b>	75,8	70,8	73,3	27,7	18,8	23,3	13,2	15,9	11,8	21,7	55,7	0,0	14,8	<b>25,5</b>	<b>17,5</b>

#### 4.3.5. CONSTRUCCIÓN DEL ÍNDICE

La Figura 24 ejemplifica los resultados de la Tabla 18 a nivel puntual, resaltando las diferencias entre los valores de ambos índices.

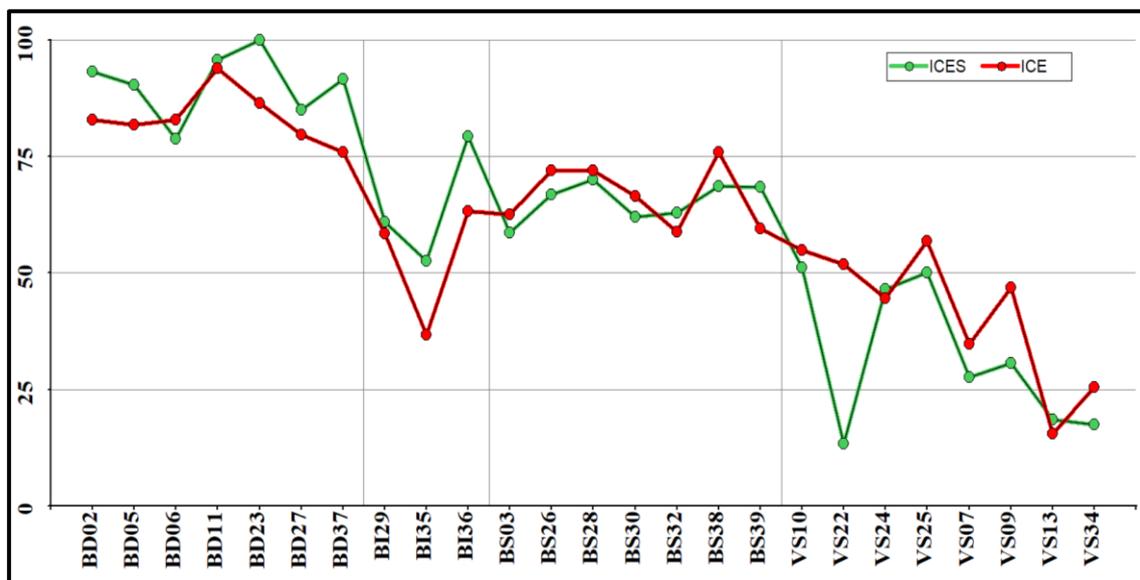


Figura 24: Comparación de índices de complejidad estructural, según parcela

En las parcelas de bosques secundarios no se encontraron cambios bruscos en la puntuación de ambas escalas, debido a que la distribución de sus puntuaciones (en todos sus atributos estructurales) se encontraba equitativamente distribuida, sin influencias mayores de unas sobre las otras, que permitan una gran afectación en el valor final.

Respecto a las parcelas de bosques densos, se observa que el índice simplificado acumula los mayores valores, dada la mayor importancia que se le dan a los tres elementos (especies, diámetros y alturas) en parcelas que preponderantemente ya contaban con valores elevados en esos atributos. Situación contraria se observa en las vegetaciones secundarias, donde el valor simplificado suele ser menor que el total, dada que la complejidad en estas parcelas se encontraba explicada por variables ajenas a los tres atributos estructurales que el índice simplificado englobaba.

Se debe tener en cuenta que valores similares del índice pueden enmascarar diferentes fuentes subyacentes de heterogeneidad. Para evitar esto, es necesario evaluar el índice en función a la contribución relativa de cada atributo a la heterogeneidad general (Sabatini *et al.*, 2015). Sin embargo, las diferencias en los valores también pueden deberse a una variedad de factores latentes, que incluyen las condiciones ambientales, la composición de las especies, las etapas de desarrollo, el historial de perturbaciones y las actividades de

manejo (Lei *et al.*, 2009), que no siempre son tomados en cuenta al momento de evaluar los bosques.

La Figura 25 agrupa los valores en *box-plots*, en función a las coberturas arbóreas. La información más resaltante se basa en los promedios, donde el índice simplificado obtiene valores más alejados que los calculados por el índice total, es decir, provee un mayor potencial discriminador al momento de clasificar parcelas.

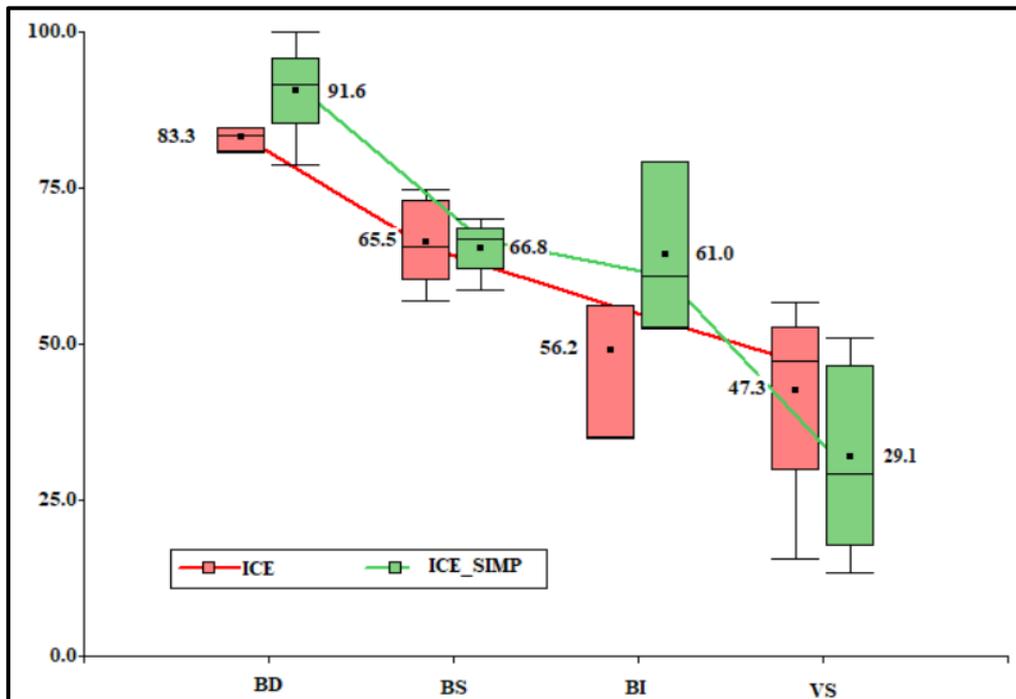


Figura 25: *Box-plot* de índices de complejidad estructural, según cobertura

Tal observación ya era esperada, desde el momento en el que se trabajó la descripción de cada uno de los atributos estructurales en capítulos anteriores, dónde se encontraba que la dominancia de ciertas características de carácter “superior” – véase la diversidad de especies o tamaños – fácilmente observables y cuantificables en el campo, no concordaban o poseían una correlación con otras variables igual de importantes, como la necromasa.

Si bien es importante reconocer que el índice simplificado ofrece una capacidad de discriminación mayor, este no contempla atributos que ya han sido establecidos, y que son de vital importancia para el aseguramiento de la biodiversidad en bosques tan complejos como los evaluados. De esta forma, esta investigación pretendió visibilizar que la complejidad de un bosque no necesariamente está representada por sus atributos o

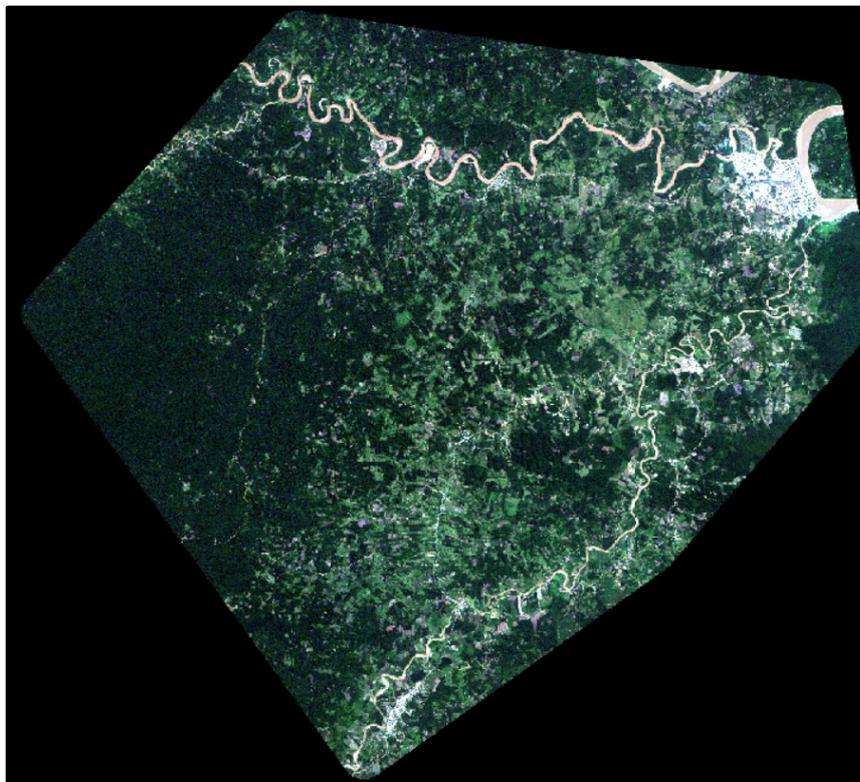
características más resaltantes ni se encuentra limitada exclusivamente al desarrollo de los árboles, teniendo en cuenta que esta afirmación no pretende negar su gran importancia dentro del funcionamiento del bosque.

Como consideración final, se torna imperativo mencionar la necesidad de armonizar la información, debido a la alta sensibilidad que los métodos utilizados en la colecta (tamaños de parcela, umbrales de diámetro, etc.) proyectan en los resultados finales de los índices (Sabatini *et al.*, 2015). Esto debe ser resuelto bajo una correcta sistematización de la información, y una evaluación exhaustiva de la data colectada, con el fin de aprovechar la gran ventaja que implica el usar información de alta disponibilidad, al ser típicamente colectada en inventarios forestales (Gossner *et al.*, 2014) y procesadas en función a fórmulas establecidas y ampliamente conocidas.

#### **4.4. PATRONES MORFOESPACIALES**

##### **4.4.1. PREPROCESAMIENTO**

El resultado de la calibración radiométrica y posterior corrección atmosférica puede verse en la Figura 26, la cual representa el mosaico de las 6 imágenes trabajadas.



**Figura 26: Mosaico generado, en combinación 321**

#### 4.4.2. PROCESAMIENTO Y POST-PROCESAMIENTO

Se realizó la segmentación bajo el enfoque OBIA, utilizando la combinación de parámetros 60 – 85 – 3 (Escala – Unión – Textura, respectivamente), en función a 7 iteraciones distintas, donde se seleccionó finalmente tal combinación. La Figura 27 presenta un contraste entre la imagen original, con la imagen segmentada resultante.

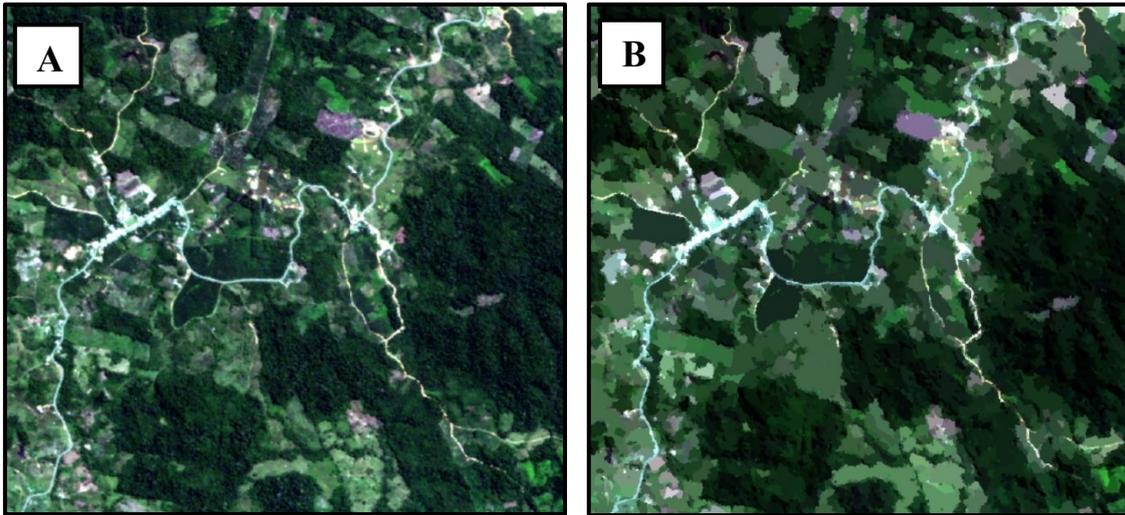


Figura 27: Contraste de imagen en mosaico (A) e imagen segmentada resultante (B), en combinación 60-85-3

Posterior a la segmentación, se realizó una clasificación supervisada, utilizando áreas de entrenamiento (Figura 28A), que tuvo como resultado una imagen binaria, de clasificación bosque/no bosque. La Figura 28B presenta el resultado final, después del post-procesamiento de la imagen resultante de la clasificación. Esta imagen binaria sirvió como *input* para establecer el MSPA en GUIDOS Toolbox.

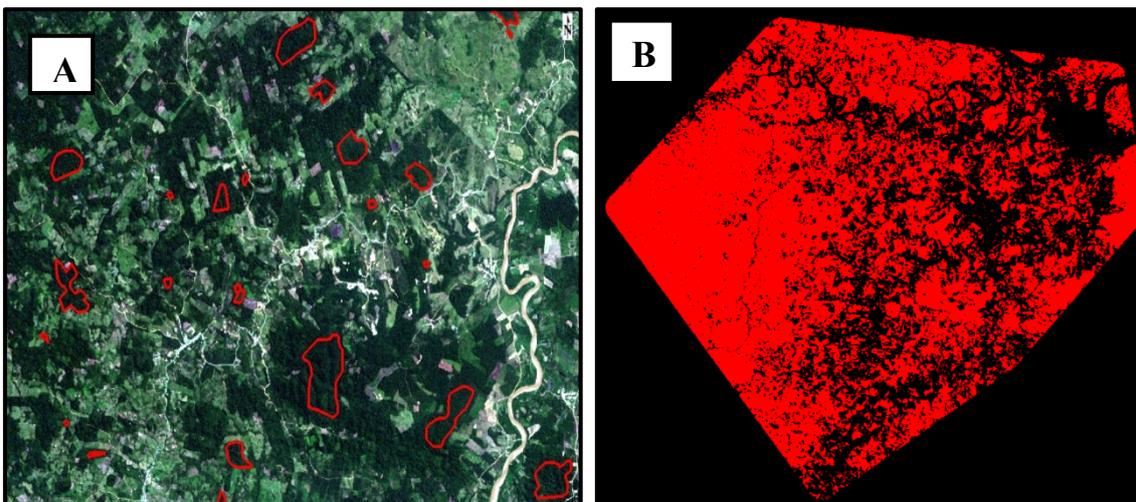


Figura 28: A: Áreas de entrenamiento de la clase “Bosque” (en polígonos de color rojo, en formato *shapefile*). B: Imagen clasificada (En rojo, la clase “Bosque”; en negro, “No Bosque”)

#### 4.4.3. SEGMENTACIÓN POR MSPA

Se generaron 5 ráster de MSPA, en función a los anchos de borde establecidos (Figura 29). En cada uno de ellos se evaluó el porcentaje de las clases segmentadas resultantes.

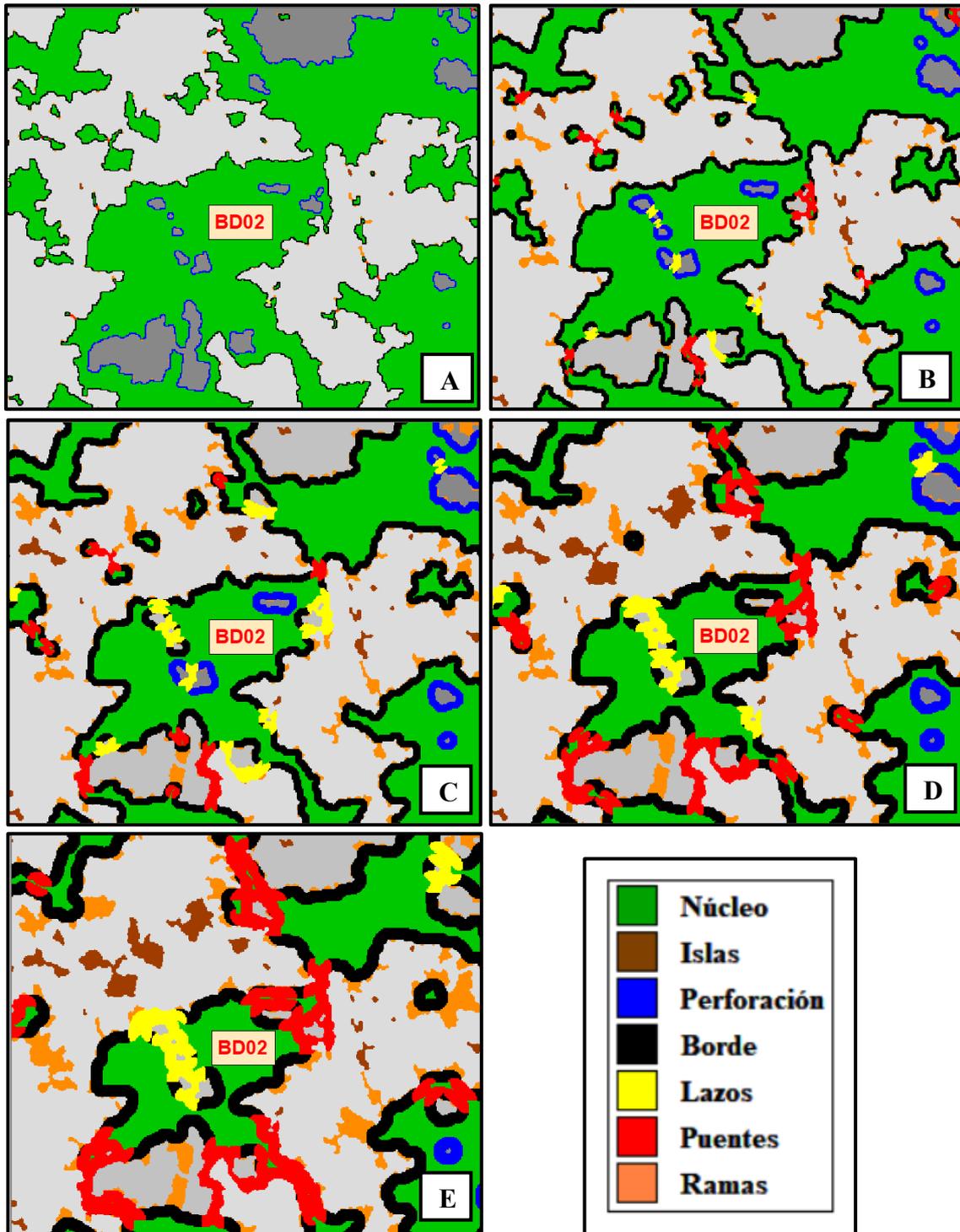
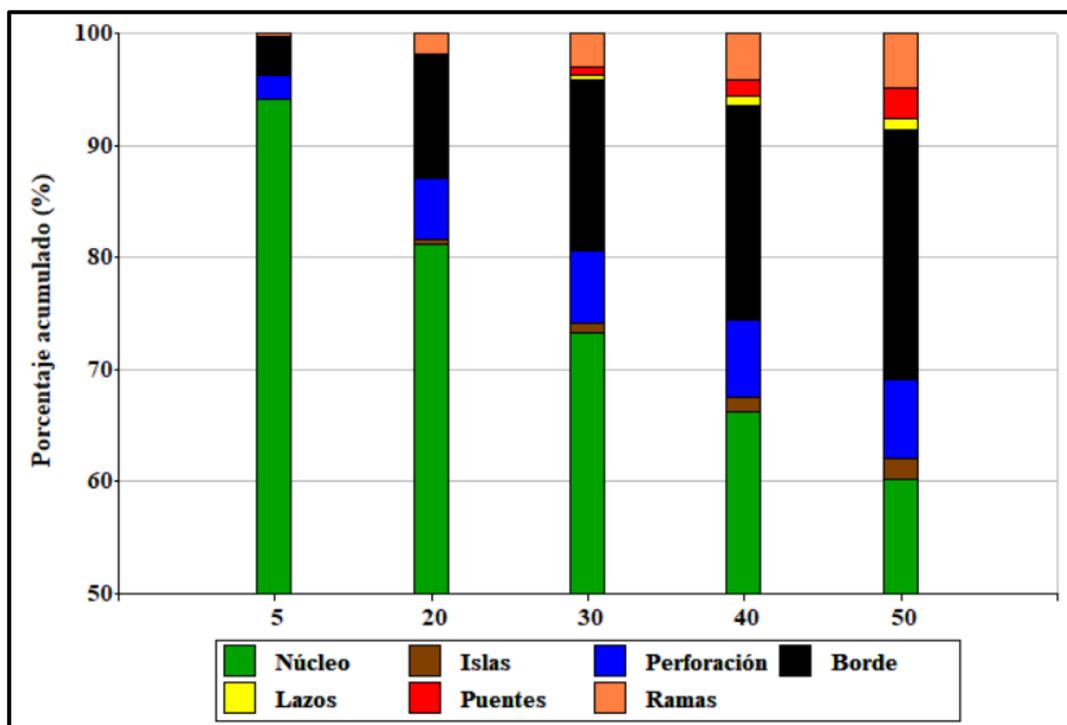


Figura 29: Segmentaciones de MSPA, según los anchos de borde definidos (5; 20; 30; 40 y 50 m para cada imagen mostrada, según el orden de las letras)

La Tabla 19 detalla los porcentajes correspondientes a cada clase segmentada por MSPA, en la cual se observa un declive general de la clase núcleo en favor de las otras clases.

**Tabla 19: Porcentaje de las clases segmentadas según MSPA, en función al ancho de borde seleccionado**

Clase	5	20	30	40	50
Núcleo	94,07	81,13	73,24	66,18	60,20
Islas	0,02	0,50	0,89	1,34	1,84
Perforación	2,18	5,50	6,49	6,85	7,09
Borde	3,46	10,65	15,15	19,18	22,20
Lazos	0,00	0,18	0,44	0,80	1,06
Puentes	0,01	0,24	0,72	1,51	2,68
Ramas	0,27	1,80	3,07	4,13	4,93



**Figura 30: Barras apiladas de cada clase segmentada por MSPA, según el ancho de borde**

Se observa que el aumento de la clase borde (debido al cambio en el parámetro “ancho-borde”) da paso al aumento porcentual de las otras clases, en especial de las perforaciones, puentes y ramas. Este comportamiento, observable en la Figura 29 y descrito porcentualmente en la Figura 30, fue previsto por Vogt *et al.* (2007), al evaluar los cambios del parámetro “ancho-borde” en la detección de corredores, utilizando MSPA, siendo este parámetro clave para el cálculo de la conectividad estructural derivada (Vogt *et al.*, 2009).

### **a. Escala de las imágenes**

Los resultados obtenidos en la segmentación por OBIA demostraron que las imágenes RapidEye fueron una alternativa correcta, ya que se logró clasificar píxeles como “bosque” en todas las zonas de interés (parcelas), incluyendo las vegetaciones secundarias, que englobaban una pequeña extensión y aun así pudieron ser clasificadas.

Este resultado se encuentra acorde a lo encontrado por Hernando *et al.* (2012), quienes recomendaron el uso de OBIA cuando se generen mapas de escala “local” con clasificaciones de bosques y se utilicen imágenes de resolución espacial alta (en su caso utilizaron imágenes Quickbird de 2,44 m de resolución espacial). Como consideración adicional se menciona que el proceso de filtrado posterior a la clasificación no tuvo influencia sobre la clasificación final, dado que se eliminaron unidades de áreas menores a 225 m<sup>2</sup>, teniendo en cuenta que la extensión de una parcela representa una superficie de 2 500 m<sup>2</sup> (50 x 50 m), de esta forma no se afectó a ninguna de las parcelas evaluadas.

Tanto Perotto-Baldivieso *et al.* (2009) y Hernando *et al.* (2017) coinciden en evitar realizar estudios de conectividad con imágenes de baja resolución espacial. De esta forma, se espera que la segmentación resultante (proveniente de imágenes de resolución espacial de 5 m) sirva como un buen insumo previo a la evaluación de la conectividad, la cual depende necesariamente de una buena clasificación de la cobertura boscosa.

### **b. Bordes**

Dada la importancia que los efectos del borde pueden ocasionar sobre la distribución y la calidad de los parches (Haddad *et al.*, 2015; Ries *et al.*, 2004; Riitters *et al.*, 2016), fue necesario establecer varios anchos de borde con el fin de evaluar este parámetro.

En primer lugar, se debe tener en claro que este valor es comúnmente definido según el tipo de fenómeno que se estudie (Soille & Vogt, 2009); de este modo, y dado que este trabajo no se avoca al estudio específico de una sola especie o grupo de especies, sino que se utilizó una clase general de “Bosque”, es que se dio la necesidad de evaluar al mismo en toda su extensión, como un todo. Una estrategia que permite esto es la designación del ancho de borde en función a la altura del dosel (Estreguil & Mouton, 2009), bajo la utilización de medidas genéricas, que definen al borde entre 2 a 3 veces el tamaño promedio del dosel (Hernando *et al.*, 2017).

Siguiendo experiencias pasadas, Berenguer *et al.* (2014) exhibieron cambios notables de estructura forestal en los primeros 100 m del borde, valor reafirmado por Dantas de Paula *et al.* (2016), quienes evaluaron el valor de distancia en el que los cambios en la estructura del cambio comienzan a decrecer, siendo 100 m el punto de inflexión más notable; ambos estudios fueron realizados con datos de la Amazonía Brasileña. El mismo valor fue refrendado por Broadbent *et al.* (2008) donde, en una extensa revisión de 146 artículos, encontraron que el tamaño promedio de intervención del efecto borde rondaba los 100 m. Por su parte, Dodonov, Harper & Silva-Mato (2013) recomendaron utilizar un ancho de borde de 20 m si se desea evaluar la estructura forestal, y un ancho de 60 m si se evalúa factores microclimáticos en el *Cerrado* de Brasil.

La Tabla 20 ilustra el efecto puntual del cambio de bordes sobre las parcelas evaluadas.

**Tabla 20: Parcelas clasificadas en función a MSPA (núcleos y puentes)**

<b>Parcela</b>	<b>5</b>	<b>20</b>	<b>30</b>	<b>40</b>	<b>50</b>
<b>BD05</b>	N_1	N_1	N_1_4	N_1_4	N_1_4_1
<b>BD06</b>	N_1	N_1	N_1	N_1	N_1_6
<b>BD11</b>	N_1	N_1	N_1	N_1	N_1
<b>BD23</b>	N_1	N_1_3	N_1_3_1	N_1_3_1	N_1_3_1
<b>BD27</b>	N_1	N_1	N_1_4	N_1_4	N_1_4_1
<b>BD37</b>	N_1	N_1	N_1	N_1	N_1
<b>BI29</b>	N_1	N_1_3	N_1_3_3	N_1_3_3	N_1_3_3
<b>BS28</b>	N_1	N_1_1	P_1_1	P_1_1	P_1_1
<b>VS09</b>	N_1	N_1	N_1_5	N_1_5	N_1_5
<b>VS13</b>	N_1	N_1_2	N_1_2	N_1_2	N_1_2
<b>VS22</b>	N_1	N_1_3	N_1_3_2	N_1_3_2	N_1_3_2
<b>BD02</b>	N_2	N_2	N_2_1	N_2_1	N_2_1
<b>BS03</b>	N_2	N_2	N_2_2	N_2_2	N_2_2
<b>VS10</b>	N_2	N_2	N_2_3	N_2_3	N_2_3
<b>BI35</b>	N_3	N_3	N_3	N_3	P_3_2
<b>BI36</b>	N_3	N_3	N_3	N_3	N_3_3
<b>VS34</b>	N_3	N_3	P_3_1	P_3_1	P_3_1
<b>BS32</b>	N_4	N_4_1	N_4_1_1	N_4_1_1	P_4_1_1
<b>VS25</b>	N_4	N_4_1	N_4_1_2	N_4_1_2	P_4_1_2
<b>BS39</b>	N_5	N_5	N_5	N_5	N_5
<b>BS38</b>	N_6	N_6	N_6	N_6	P_6
<b>BS30</b>	N_7	N_7	0	0	0
<b>VS24</b>	N_8	N_8	N_8	N_8	N_8
<b>BS26</b>	N_9	N_9	N_9	N_9	N_9
<b>VS07</b>	N_10	N_10	0	0	0

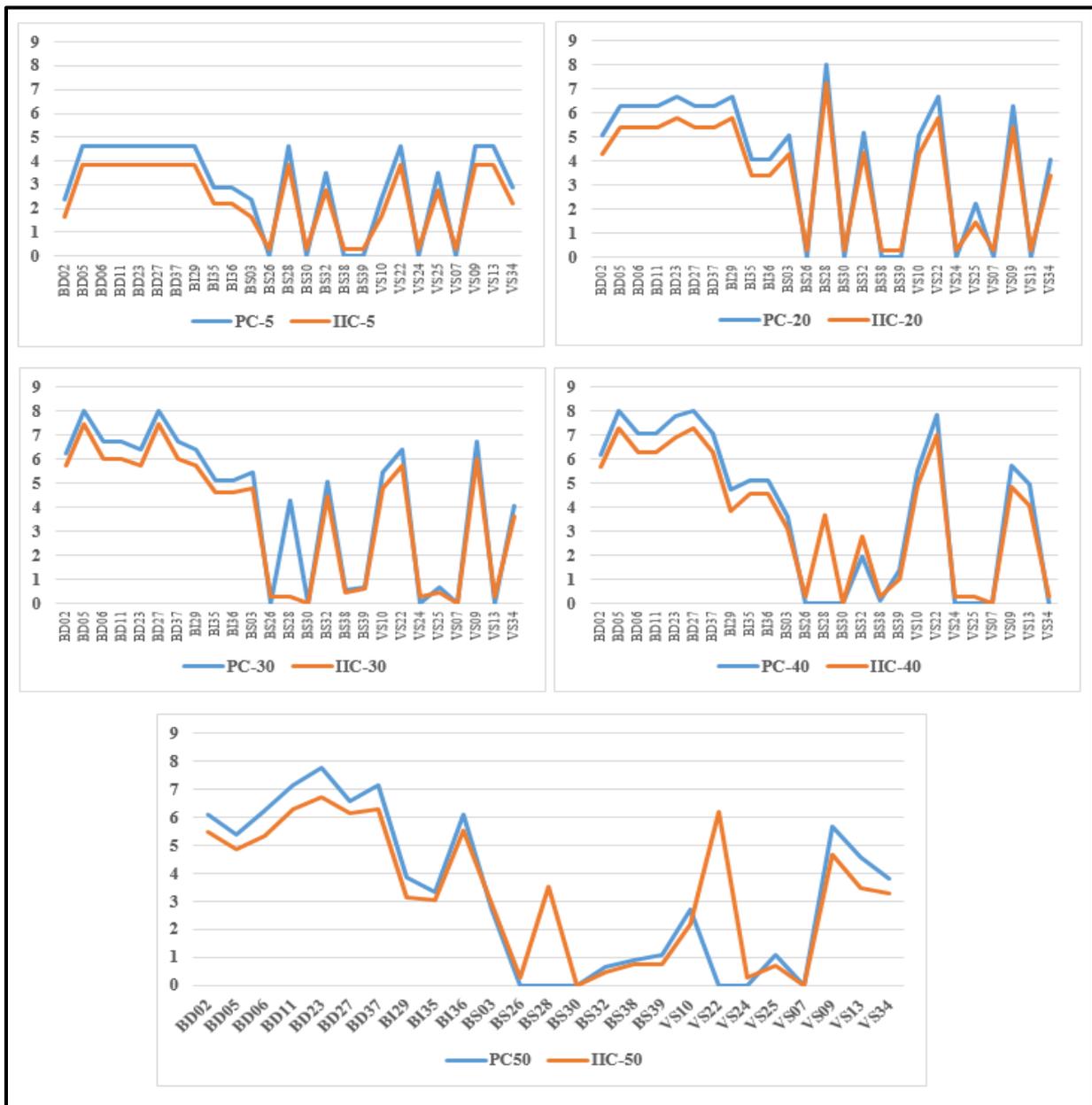
Como se observa en la primera columna, la gran mayoría de parcelas se encuentran ubicadas dentro de un gran núcleo (N\_1), el cual, a medida que aumenta la magnitud del parámetro ancho-borde, va subdividiéndose en otros núcleos (los guiones que separan los números engloban la división del nodo original en partes más pequeñas); es más, en algunos casos, como el N\_4, pasa a cambiar de clase hacia la categoría de puente. Para el caso de las parcelas BS30 y VS07 (pertenecientes a los nodos N\_7 y N\_10, respectivamente) la situación es mucho más drástica, dado que, a partir de un ancho de borde de 30 m, el núcleo original cambia a una clase que ya no es capaz de promover conectividad (representado por un valor de 0). Bajo lo anterior no fue posible extender el ancho de borde a valores mayores de 50 m, dado que muchas parcelas empezaban a desaparecer.

#### **4.4.4. CONECTIVIDAD ESTRUCTURAL**

Tal como se había mencionado previamente, los enlaces o corredores estructurales (aquí puentes) pueden evaluarse según la distribución de fracciones, pero estos solo pueden mantener la conectividad y disponibilidad del hábitat a través de la fracción del conector (Saura, Vogt, *et al.*, 2011). De esta forma, y dado que algunas parcelas se encuentran localizadas en zonas que sirven de puente (ver Tabla 20), es que la evaluación de la conectividad se centró exclusivamente en la fracción conector.

En esta investigación se abordaron dos formas de trabajo, utilizando las fracciones conector de dPC y dIIC (dPCconn y dIICconn), pero ambas bajo asunciones previas. En el caso de PC, bajo el escenario de PC-infinito, el cual involucra que el movimiento a través de los puentes es considerado como completamente factible, siendo la probabilidad de dispersión totalmente independiente de la distancia que deba atravesarse; en este escenario, un enlace individual solo tendrá cierto valor como proveedor de conectividad cuando su pérdida rompa la red en un mayor número de componentes estructurales que se encuentren aislados; si la pérdida solo llegase a aumentar la distancia que debe atravesarse, entonces ese elemento se considerará sin importancia para el mantenimiento de la conectividad (Saura, Vogt, *et al.*, 2011). En el caso de IIC, se utilizó el escenario de IIC-steps, el cual considera a todos los puentes como totalmente efectivos para conducir el movimiento; la conectividad se evalúa en función a la cantidad de pasos (“steps”) en el camino más corto entre núcleos, con la características que todos los puentes tendrán la capacidad de respaldar un movimiento exitoso (Saura, Vogt, *et al.*, 2011).

Se escogieron ambos escenarios ya que no era necesario establecer parámetros previos, dado que PC-infinito otorga una probabilidad de dispersión máxima, e IIC-steps no toma en cuenta el parámetro de distancia de dispersión, ya que la mera existencia de un puente involucra la conexión entre los núcleos. Estos escenarios son los menos exigentes en datos previos y, por lo tanto, son los más apropiados en una investigación como esta, que solo evalúa la conectividad estructural, bajo la asunción que todos los corredores son totalmente efectivos para realizar el movimiento, sin coste ni mortalidad para los flujos de especies en movimiento (Hernando *et al.*, 2017; Saura, Vogt, *et al.*, 2011).



**Figura 31:** Valores de las fracciones conector (dPCconn y dIICconn), según los anchos de borde  
 \*En esta situación PC e IIC refieren a la fracción conector de cada índice: dPCconn y dIICconn, respectivamente

De esta forma, la Figura 31 muestra los valores de la fracción conector, en función a los cinco anchos de borde utilizados. Estas imágenes muestran que tanto el índice IIC y PC siguen la misma tendencia en los primeros dos anchos de borde, correspondientes a los 5 y 20 m, situación que se desprende debido a la agregación original de los nodos, ya que los valores eran los mismos (en el caso de las parcelas que pertenecían al mismo nodo). La situación va cambiando a medida que los nodos comienzan a segregarse, de esa manera se obtienen mayores fluctuaciones entre los valores; y a la vez empiezan a aumentar los valores de importancia para algunas parcelas, en desmedro de las otras. Siendo los casos más resaltantes los correspondientes a las parcelas BS28 y VS22. Ambas padecen la misma situación, al perder su valor de importancia con el índice PC, mientras que IIC les permite mantener su valor.

Esta situación resalta lo comentado por Bodin & Saura (2010), quienes indican que los valores de la fracción conector de PC e IIC no necesariamente van a resultar en valores similares, ya que si bien un parche puede poseer buenos atributos, si existen otros caminos que lo reemplacen, tal parche perderá instantáneamente su importancia. Se debe recordar que, en aquellos elementos cuya pérdida no pueda ser compensada por otros, la importancia final puede variar en gran medida dependiendo del tamaño de las unidades de hábitat que se desconectan (total o parcialmente) del resto del bosque central; si solo se ve afectada una pieza menor de hábitat, ese núcleo o puente se considerará de baja importancia de acuerdo con  $dIIC_{conn}$  o  $dPC_{conn}$ , incluso cuando podría ser el único conector existente para esa pequeña cantidad de hábitat (Saura, Vogt, *et al.*, 2011).

La Figura 32 presenta un *biplot* en función a los valores de la fracción conector y las parcelas individuales. Se observa que solo las parcelas de los bosques densos pueden agruparse en un pequeño subgrupo, no tan alejados de las otras coberturas, las cuales se presentan sobrepuestas; situación distinta a lo ocurrido en el *biplot* de atributos estructurales, donde se observó un buen efecto discriminador de las variables; en este caso, las vegetaciones secundarias poseen una variabilidad alta, acaparando el espacio de los bosques secundarios e inundables. Por otro lado, se observa una alta correlación entre los valores de PC e IIC para los anchos de borde de 5 y 20 m, estando casi superpuestas; cuestión distinta a lo que ocurre con los otros anchos de borde; sin embargo, se observa una asociación entre los valores de IIC para los 3 bordes siguientes (30, 40 y 50), estando todos en el mismo cuadrante y en la misma dirección (casi superpuestos), cercanos a los puntos que representan a los bosques densos.

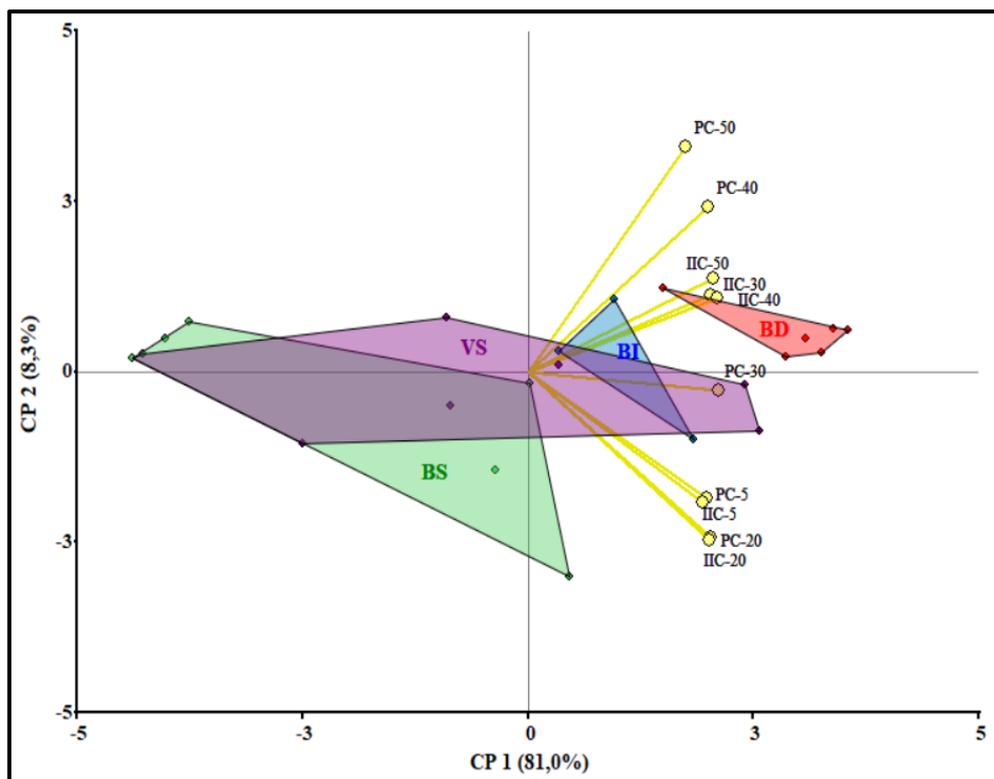


Figura 32: *Biplot* de fracciones conector (dIICconn y dPCconn) de distintos anchos de borde, en función a los tipos de cobertura

En función a los resultados del *biplot* y las referencias previas de un ancho de borde adecuado, se decidió seleccionar el valor de 50 m como ancho de borde referencial. La Tabla 21 representa las áreas y sus respectivos porcentajes de la clasificación MSPA.

Tabla 21: Clasificación MSPA en la zona del proyecto, ancho de borde de 50 m

	Clase MSPA	Área (km <sup>2</sup> )	%
<b>Bosque</b>	Núcleo	83,59	22,92
	Puente	24,16	6,62
	Isla	6,02	1,65
	Lazo	7,99	2,19
	Ramas	15,59	4,27
	Perforaciones	4,51	1,24
	Borde	44,52	12,21
	<b>No Bosque</b>		178,28
<b>Total</b>		364,65	100,00

De esta manera, se observa que solo el 29,55 % (107,75 km<sup>2</sup>) del área total corresponde a zonas que promueven conectividad (núcleos y puentes), mientras que aproximadamente la mitad del área de estudio corresponde a zonas sin cobertura boscosa (48,89%).

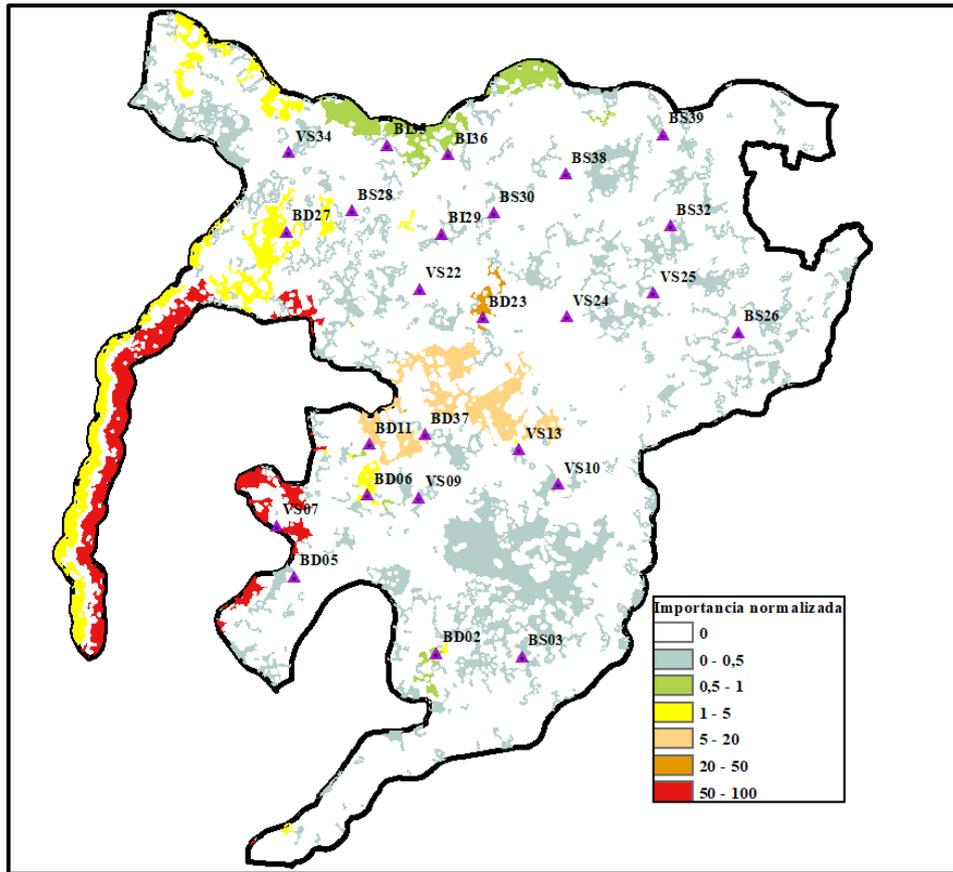
Posterior a la selección del ancho de borde final, se realizó una clasificación de los resultados obtenidos. Por ejemplo D'Acampora *et al.* (2018) dividieron sus nodos en función a límites arbitrarios, donde el 25% inferior correspondía a los nodos más críticos a tratar, sujetos a más riesgo de desaparecer. En este caso, se utilizaron los valores transformados de importancia normalizada (generados automáticamente por GUIDOS y CONEFOR).

La Tabla 22 recoge la importancia normalizada de los núcleos y puentes presentados. La decisión del ancho de clases se basó en el patrón que se obtuvo al evaluar el histograma de frecuencias, donde el mayor número se acumulaba en clases menores. De esta forma se observó que el 17,72% de ambas clases no promueven la conectividad del paisaje; mientras que la gran mayoría (50,79%) obtiene una importancia ínfima (entre 0 – 0,5).

**Tabla 22: Clasificación de la importancia normalizada en la zona del proyecto**

<b>Importancia normalizada</b>	<b>Clase MSPA</b>	<b>Área (km<sup>2</sup>)</b>	<b>%</b>	<b>% del Total</b>
<b>0</b>	Núcleo	13,40	12,44	3,67
	Puente	5,69	5,28	1,56
<b>0 - 0,5</b>	Núcleo	36,94	34,29	10,13
	Puente	17,78	16,50	4,88
<b>0,5 - 1</b>	Núcleo	5,27	4,89	1,44
	Puente	0,22	0,20	0,06
<b>1 - 5</b>	Núcleo	11,07	10,27	3,04
	Puente	0,44	0,41	0,12
<b>5 - 20</b>	Núcleo	6,97	6,47	1,91
	Puente	0,01	0,01	0,00
<b>20 - 50</b>	Núcleo	0,58	0,54	0,16
	Puente	0,00	0,00	0,00
<b>50 - 100</b>	Núcleo	9,35	8,68	2,57
	Puente	0,01	0,01	0,00
<b>Total</b>		107,75	100,00	29,55

La Figura 33 fue procesada en función a un corte con la delimitación del área de estudio y el mapa de importancias normalizadas hechas para la extensión total del paisaje; tal imagen denota que la zona de mayor importancia (color rojo) no pertenece al área de estudio y que esta se encuentra dominada con parches de un bajo nivel de importancia (clase de 0 – 0,5).



**Figura 33: Clasificación de la importancia normalizada de los parches, según dPCconn y un ancho de borde de 50 m**

Por otra parte, se realizó un traslape entre el mapa base generado por MSPA, aislando las clases núcleo y puentes (siendo estas las únicas que promueven la conectividad del lugar) con el mapa generado en la Figura 33, pero bajo una clasificación binaria, es decir, otorgando una clase (color blanco) para las zonas que no representen importancia alguna en la conectividad del lugar, y con una segunda clase (color gris) que engloba a todos los nodos que representen alguna importancia en la conectividad.

El resultado de la Figura 34 muestra claramente que un nodo puede tener una extensión notable, y una buena conexión con los otros, pero esto no implica que sea indispensable para la conexión, de esta manera se demuestra gráficamente lo sucedido con las parcelas VS22 y BS28; la cuales cuentan con una superficie de nodo considerable y, aun así, no representan un nodo de importancia para promover la conectividad, ya que existen otros caminos alternativos con mayor prioridad que los nodos donde estas parcelas se encuentran, evidenciándose esta afirmación con las imágenes de ampliación, donde se muestra a VS22 sobre un fondo verde (núcleo) de tamaño notable y a BS28 sobre un fondo rojo (puente).

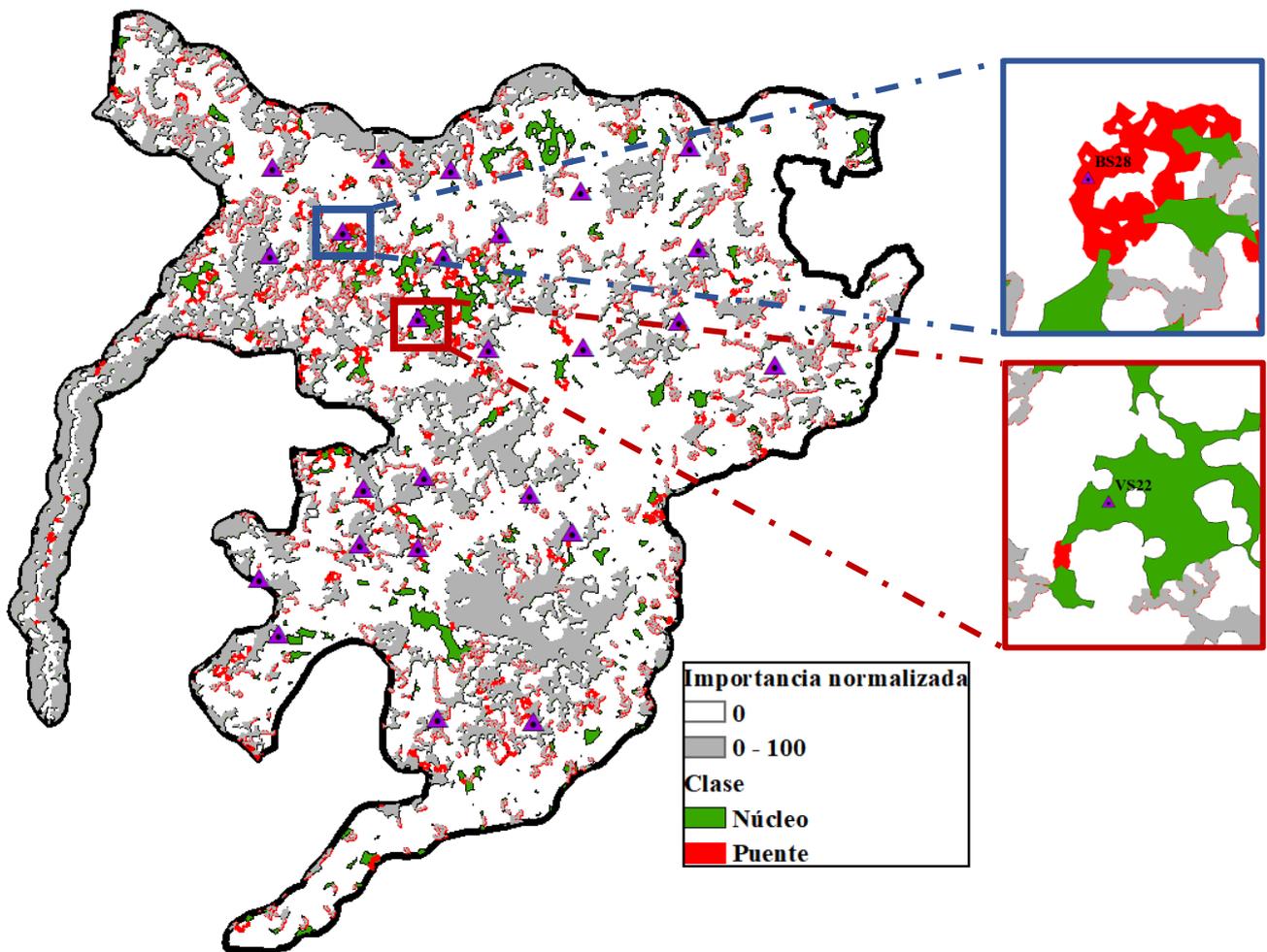


Figura 34: Clasificación de importancia normalizada superpuesta a la clasificación MSPA (dPCconn y 50 m de borde)

Es importante tomar en cuenta que un parche en particular puede estar bien conectado a otros parches, pero no necesariamente desempeñaría un papel clave como un facilitador de la dispersión entre otros parches en la red del paisaje (Baranyi *et al.*, 2011), ya que la presencia de un corredor *per se* no es suficiente para conectar hábitats, siendo la calidad de los mismos la que debe ser tomada en cuenta en las prácticas de gestión. Esta calidad involucra sus propias características físicas (longitud y ancho) y su importancia dentro de la red (Vogt *et al.*, 2009); así como también se debe considerar que la calidad de cada corredor cambiará en función a los requerimientos específicos de los organismos estudiados (Saura, Vogt, *et al.*, 2011).

## 4.5. MODELAMIENTO DE ECUACIONES ESTRUCTURALES (SEM)

### 4.5.1. ESTABLECIMIENTO DE CONSTRUCTOS

Las especificaciones teóricas de los constructos tratados se encuentran especificadas en el Anexo 6.

### 4.5.2. ANÁLISIS FACTORIAL CONFIRMATORIO (CFA)

#### a. Especificación del modelo

##### i. Correlaciones

Se evaluaron las correlaciones por fuente de heterogeneidad (**GS**: Individuos en pie, **SP**: Diversidad de especies, **DV**: Diversidad vertical, **DT**: Diversidad de tamaños, **DHZ**: Diversidad horizontal, **E**: Individuos emergentes, **NPIE**: Necromasa en pie, **NMY**: Necromasa gruesa sobre el suelo, **HOJ**: Hojarasca) incluidos los dos índices trabajados (**ICE**: Índice de complejidad estructural, **ICES**: Índice de complejidad estructural simplificado).

Tabla 23: Correlación entre fuentes de heterogeneidad de la complejidad estructural

	GS	SP	DV	DT	DHZ	E	NPIE	NMY	HOJ	ICE	ICES
GS	1,00										
SP	0,35	1,00									
DV	-0,05	0,66	1,00								
DT	-0,03	0,73	0,89	1,00							
DHZ	0,47	0,52	0,29	0,34	1,00						
E	0,01	0,77	0,82	0,93	0,45	1,00					
NPIE	0,21	0,63	0,45	0,54	0,46	0,58	1,00				
NMY	0,17	0,47	0,45	0,40	0,40	0,38	0,38	1,00			
HOJ	0,30	0,40	0,25	0,12	0,25	0,15	0,19	0,37	1,00		
ICE	0,36	0,88	0,76	0,77	0,64	0,79	0,71	0,72	0,50	1,00	
ICES	0,10	0,87	0,93	0,95	0,42	0,92	0,59	0,48	0,27	0,87	1,00

De esta forma, se utilizó un umbral *a priori* de 0,66 (al dividir los valores en tres tercios), a fin de seleccionar las correlaciones más altas, escogiéndose las variables del tercio superior: SP, DV, DT, E, ICE e ICES. Sin embargo, debido a que, tanto ICE como ICES, responden a simplificaciones directas de todos los índices, se decidió prescindir de estos, en esta primera especificación del modelo general.

En el caso de conectividad estructural, se decidió trabajar con los valores de IIC. Como se puede apreciar, los niveles de correlación son muy elevados (**ICON**: fracción conector, **INTRA**: fracción intranodo, **FLUJO**: fracción de flujo e **IIC**: Índice integral de conectividad). Al igual que en el constructo anterior, no se utilizó el índice conjunto (IIC), prefiriendo definir la variable solamente en función a las fracciones individuales.

**Tabla 24: Correlación entre dimensiones de la conectividad estructural**

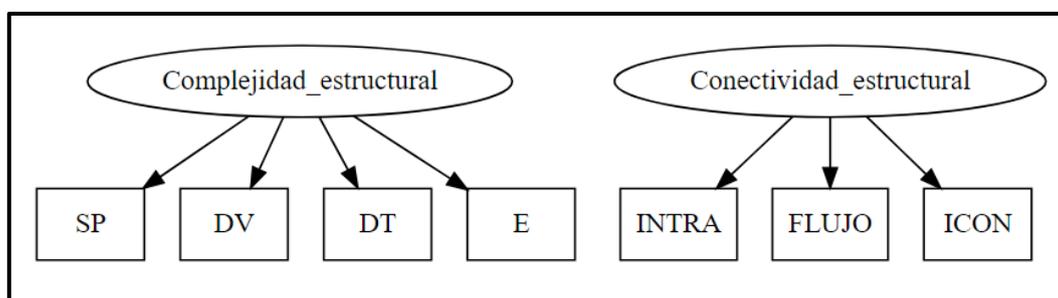
	<b>ICON</b>	<b>INTRA</b>	<b>FLUJO</b>	<b>IIC</b>
<b>ICON</b>	1,00			
<b>INTRA</b>	0,78	1,00		
<b>FLUJO</b>	0,83	0,95	1,00	
<b>IIC</b>	0,94	0,90	0,94	1,00

### ii. Modelo general CFA

Se estableció el siguiente modelo general, donde el símbolo “= ~” representa la relación de dependencia entre la variable latente y sus variables indicadoras. La Figura 35 lo representa de forma gráfica.

$$\mathbf{Complejidad\ estructural} = \sim SP + DV + DT + E$$

$$\mathbf{Conectividad\ estructural} = \sim ICON + INTRA + FLUJO$$



**Figura 35: Esquema gráfico del CFA general propuesto**

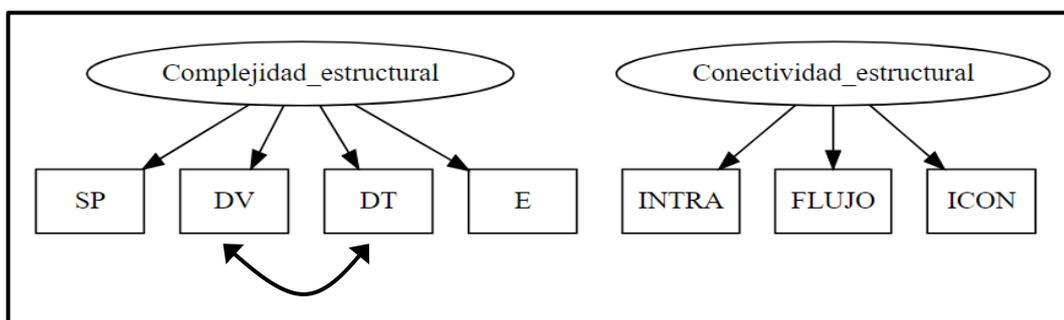
El modelo general resultó convergente, utilizando el método de máxima verosimilitud (*Maximun likelihood*, ML). Estos resultados indican que el modelo se adaptó bien a los datos, con un valor del estadístico de  $\chi^2$  igual a 15,148, de forma que no se rechazó el modelo propuesto (p-valor = 0,298 > 0,05).

### iii. Modificaciones

La primera modificación que se sugirió correspondió a la adición de una correlación entre las variables ICON e INTRA (MI = 3,837). Esta relación, si bien provino de la correlación

elevada que ya se venía observando en la Tabla 24, no llegó a ser graficada en el modelo porque, teóricamente, ambas dimensiones son excluyentes, ya que miden atributos distintos. Debido a eso, se decidió no probar tal opción. Se debe acotar que el principal problema en el uso de MI, es que no necesariamente llega a reconocer una adecuada relación entre variables, dado que simplemente adecúan modelos matemáticos que maximizan ajustes (Bandalos & Gagné, 2012), siendo lo más importante seguir la teoría y relacionar atributos mediante el conocimiento previo que se tengan de las mismas (Lam & Maguire, 2012).

Visto lo anterior, y si bien no fue sugerida, se decidió probar una correlación entre las variables DV y DT, debido a que ambas variables (representaciones del diámetro y la altura de los árboles), se encuentran teórica y prácticamente muy relacionadas, tal como se desarrolló en el capítulo de complejidad estructural. De esta forma, se realizó una modificación al modelo general, agregando una correlación (“~~”), entre las variables mencionadas, bajo el modelo gráfico de la Figura 36 (la correlación es representada por una flecha bidireccional):



**Figura 36: Esquema del CFA modificado (correlación entre DV y DT)**

El nuevo modelo obtuvo un valor del estadístico de  $\chi^2$  de 11,055 y un p-valor de 0,524. Como se observa, el resultado con la modificación propuesta es elevado, de forma que se obtiene un ajuste sustancial al modelo original.

Este modelo es sometido a un nuevo proceso automático de sugerencia de modificaciones; sin embargo, ningún resultado superó el nivel de 3,84. Es más, a un nivel de 0, ninguna nueva relación entre las variables aumentó el ajuste del modelo propuesto. A su vez, la sugerencia anterior de relacionar ICON e INTRA no volvió a aparecer. De esta forma, se corrobora que la simple modificación de un modelo, en función a índices de modificación, puede no proveer resultados replicables posteriormente (Bandalos & Gagné, 2012).

En este primer acercamiento se seleccionó el modelo modificado, bajo la adición de la correlación entre DV y DT. Este modelo fue la base para el establecimiento del SEM posterior.

### 4.5.3. MODELAMIENTO ESTRUCTURAL

#### a. Definición de modelos

En función a los resultados del CFA, se definió el modelo complejo general con ambas variables latentes, donde el operador “=” define a una variable latente, “~” define a una regresión (relación de dependencia) e “~~” indica correlación entre las variables. A su vez, se adicionaron dos variables observadas independientes: AGC (Stock de carbono aéreo total) y BGC (Stock de carbono subterráneo total).

$$\mathbf{Complejidad} = \sim SP + DV + DT + E$$

$$\mathbf{Conectividad} = \sim ICON + INTRA + FLUJO$$

$$\mathbf{Complejidad} \sim \mathbf{Conectividad}$$

$$\mathbf{AGC} = \sim \mathbf{Complejidad} + \mathbf{Conectividad}$$

$$\mathbf{BGC} = \sim \mathbf{Complejidad} + \mathbf{AGC}$$

$$\mathbf{DV} \sim \mathbf{DT}$$

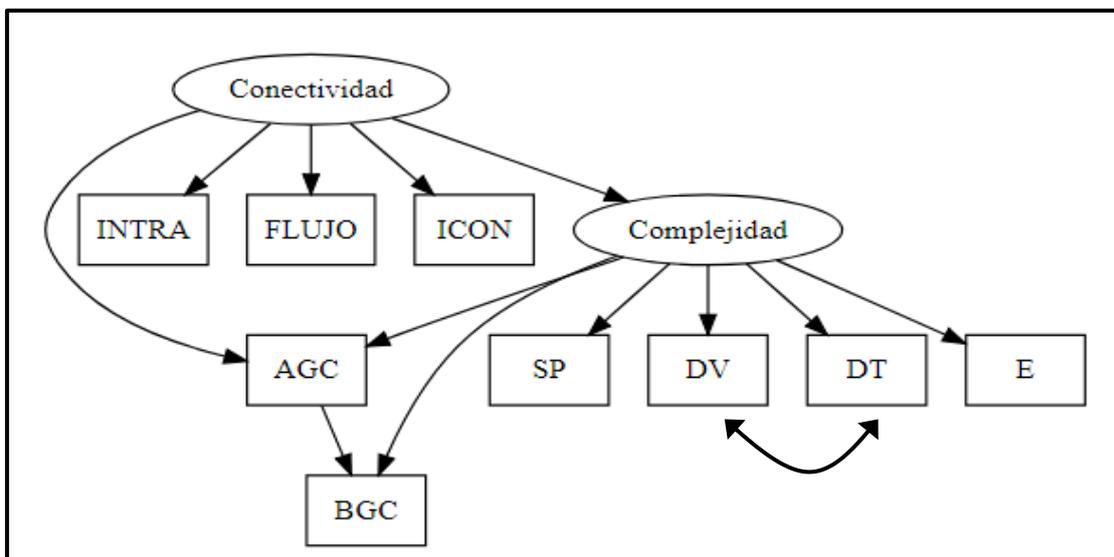


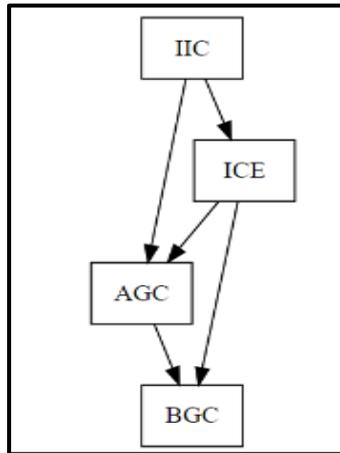
Figura 37: Modelo estructural complejo generalizado

Por otro lado, se definió el modelo general simple, utilizando el índice Integral de conectividad (IIC) y el índice de complejidad estructural (ICE). Este modelo también forma la base de los modelos semicomplejos, con el respectivo intercambio entre la variable resumen y la variable latente.

$$ICE = \sim IIC$$

$$AGC = \sim ICE + IIC$$

$$BGC = \sim ICE + AGC$$



**Figura 38: Modelo estructural simple generalizado**

## **b. Restricciones**

### **i. Normalidad multivariante**

Se realizó la prueba de Shapiro – Wilk para evaluar la normalidad multivariante entre las variables (exclusivamente las variables endógenas). De esta forma, se obtuvo un valor del estadístico “W” igual a 0,807 (su valor oscila entre 0 y 1) con un p-valor de 0,0003; resultando significativo ( $<0,05$ ), por lo que la muestra presentada no cumplió el requisito de normalidad.

Si bien el estimador de máxima verosimilitud (ML) asume la normalidad multivariante de los datos; este requisito es difícilmente cumplido en la gran mayoría de casos (Beaujean, 2014) y a su vez, SEM es una prueba bastante robusta que puede omitir este requisito, produciendo estimaciones adecuadas a pesar de la no normalidad de los datos (Yuan & Bentler, 2005); en estos casos fue necesario corroborar que la curtosis no resultase elevada y que se encontraba dentro de un rango aceptable.

En situaciones como esta, en las que los datos no cumplen con el requisito de normalidad, se suelen utilizar estimadores “robustos”, que toman en cuenta la no normalidad de los datos, llegando en algunos casos a ser más precisos que las métricas originales (Beaujean, 2014). En este estudio se utilizó la corrección de Santorra-Bentler para la obtención de las métricas robustas.

## **ii. Tamaño de muestra**

El principal desafío que atravesó esta investigación versó sobre el pequeño tamaño de muestra que se manejó ( $n = 25$ ). Este valor representó una gran desventaja en el desarrollo del modelo propuesto, dado que la aproximación que se utiliza en SEM, de máxima verosimilitud (ML), tiene base en la distribución normal (basada en tamaños de muestras grandes), lo que implica que un buen desarrollo del modelo está supeditado al tamaño de muestra utilizado (Rosseel, 2020).

Comunes recomendaciones suelen requerir muestras que oscilen entre 50 y 200 como mínimo (Grace, 2006); sin embargo, es necesario tener en cuenta que la necesidad de un tamaño de muestra elevado va en función a la propia complejidad del modelo (Eisenhauer *et al.*, 2015), resaltando que un fuerte fundamento teórico puede soportar muestras pequeñas (Grace *et al.*, 2012).

Por otro lado, es común que en estudios ecológicos las muestras tiendan a ser pequeñas, especialmente donde estas contemplen áreas extensas que involucran múltiples individuos, tales como las parcelas de bosques que se han evaluado; de esta forma, es necesario considerar cuidadosamente la relación entre el tamaño de la muestra y la complejidad del modelo, ajustando el modelo a lo que los datos puedan decirnos (Grace *et al.*, 2012).

En este caso, la complejidad del modelo propuesto estuvo supeditada al bajo poder estadístico que deriva de una muestra tan pequeña, por lo que fue necesario reducir variables y probar varios escenarios (modelos complejos, simples y semicomplejos propuestos), ya que debido a que el poder es bajo, solo las relaciones realmente significativas resaltarían, sin poder ver algunas relaciones ocultas que puedan derivarse de los mismos datos (Anderson, 2008).

## **c. Evaluación de modelos**

### **i. Modelo complejo**

Los resultados fueron ajustados por el método de Satorra–Bentler, debido a la no normalidad resultante, utilizándose métricas robustas. De esta forma, el modelo superó el valor umbral de 0,05 ( $0,129 > 0,05$ ). En función al CFI robusto, obtuvo un valor de 0,964 y un RMSEA robusto de 0,126; con un intervalo de confianza entre 0 y 0,207 y un  $p$ -valor de 0,166.

Posterior a la evaluación de la bondad de ajuste, se procedió a evaluar si todos los caminos especificados fueron significativos ( $p < 0.05$ ), con el siguiente resultado (Figura 39):

Latent variables:						
	Estimate	Std.Err	z-value	P(> z )	Std.lv	Std.all
Complejidad =~						
SP	1.000				21.165	0.795
DV	1.059	0.222	4.781	0.000	22.425	0.828
DT	1.231	0.203	6.055	0.000	26.051	0.937
E	1.354	0.210	6.438	0.000	28.652	0.988
Conectividad =~						
INTRA	1.000				2.031	0.950
FLUJO	1.389	0.085	16.402	0.000	2.820	0.999
ICON	0.941	0.140	6.696	0.000	1.911	0.831
Regressions:						
	Estimate	Std.Err	z-value	P(> z )	Std.lv	Std.all
Complejidad ~						
Conectividad	3.990	1.831	2.179	0.029	0.383	0.383
AGC ~						
Complejidad	1.825	0.215	8.498	0.000	38.627	0.748
Conectividad	5.926	2.516	2.356	0.018	12.037	0.233
BGC ~						
Complejidad	0.842	0.291	2.889	0.004	17.812	0.659
AGC	-0.028	0.099	-0.285	0.775	-0.028	-0.054
Covariances:						
	Estimate	Std.Err	z-value	P(> z )	Std.lv	Std.all
.DV ~						
.DT	86.831	39.688	2.188	0.029	86.831	0.589

**Figura 39: Resultados de lavaan – regresiones y correlaciones: Modelo 1**

Como se aprecia, todos los caminos representados por las variables latentes (paso desarrollado en el CFA previo) son significativos, es a partir de las regresiones donde la situación cambia, donde se aprecia una interacción que supera el umbral de 0,05; en la relación entre BGC y AGC, sugiriendo la eliminación del camino trazado por no ser avalado por la data.

De esta manera, el modelo 2, buscó probar la eliminación de tal relación, a fin de evaluar si existe un ajuste del modelo propuesto, donde se obtuvo como resultado valores muy similares al modelo 1. A partir de este modelo se evaluaron las modificaciones, dado que todas las rutas demostraron ser significativas. En este modelo se sugirió una modificación, con un valor de MI= 12,153, en forma de una relación de tipo correlación (“~”), entre SP y AGC (las otras sugerencias, de menor valor, fueron descartadas, por no contar con sustento teórico). Esta sugerencia fue adoptada en el modelo 3.

El modelo 3 obtuvo un p-valor de 0,587. No obstante, al momento de evaluar los resultados, *lavaan* lanzó una advertencia, al notar que algunas varianzas estimadas

resultaron negativas (lo cual no debería suceder). Si bien el ajuste alcanzado en el estimador de  $\chi^2$  es superior a los modelos anteriores y no se sugieren modificaciones en las rutas trazadas, fue visto necesario el generar un modelo que evalúe si la eliminación de tal estimador lograba generar un mejor modelo. En este caso, el estimado del parámetro “E” fue removido en el modelo 4

Variancias:						
	Estimate	Std.Err	z-value	P(> z )	Std.lv	Std.all
.SP	308.920	86.655	3.565	0.000	308.920	0.436
.DV	265.544	70.166	3.785	0.000	265.544	0.362
.DT	123.212	38.630	3.190	0.001	123.212	0.159
<b>.E</b>	<b>-25.355</b>	<b>35.899</b>	<b>-0.706</b>	<b>0.480</b>	<b>-25.355</b>	<b>-0.030</b>
.INTRA	0.418	0.269	1.555	0.120	0.418	0.091
.FLUJO	0.079	0.258	0.308	0.758	0.079	0.010
.ICON	1.621	0.389	4.169	0.000	1.621	0.306
.AGC	869.143	279.564	3.109	0.002	869.143	0.316
.BGC	452.060	125.007	3.616	0.000	452.060	0.619
.Complejidad	339.865	144.511	2.352	0.019	0.851	0.851
Conectividad	4.155	0.789	5.270	0.000	1.000	1.000

Figura 40: Resultados de *lavaan* – estimados: Modelo 4

El modelo 4 tuvo un ajuste similar al modelo 3, con un p-valor igual a 0,571. A pesar de eso, mostró que la correlación entre SP y AGC ya no era tan relevante en el modelo (p = 0,922) dejando de ser significativa. De esta forma, el modelo 5 omitió tal relación.

El modelo 5, con 16 grados de libertad y un p-valor de 0,674 no tuvo modificaciones posteriores.

## ii. Modelo simple

Respecto a los modelos simples, se utilizó como base al modelo general previamente detallado, quien fue llamado modelo 6, siguiendo la numeración previa. Este modelo resultó convergente, con un p-valor elevado (p = 0,864). *Lavaan* no sugirió modificaciones en el modelo; sin embargo, se observó que algunas rutas no resultaron significativas.

Regressions:						
	Estimate	Std.Err	z-value	P(> z )	Std.lv	Std.all
ICE ~						
IIC	3.241	1.174	2.760	0.006	3.241	0.415
AGC ~						
ICE	2.033	0.258	7.873	0.000	2.033	0.759
IIC	3.797	2.173	1.748	0.081	3.797	0.181
BGC ~						
ICE	0.692	0.455	1.519	0.129	0.692	0.494
AGC	0.045	0.146	0.307	0.759	0.045	0.085

Figura 41: Resultados de *lavaan* – regresiones: Modelo 6

Con la finalidad de seguir evaluando múltiples posibilidades, en el modelo 7 se eliminó la relación entre BGC y AGC dentro del modelo de regresión, y a su vez, a fin de suprimir toda relación entre estas dos variables, incluida la covarianza), se antepuso un valor de 0 como coeficiente de AGC (de forma que se asigna *a priori* que el valor de tal correlación es cero, y se eliminan las estimaciones entre ambas).

El modelo 7 alcanzó, hasta el momento, el mayor valor p-valor en la prueba de  $\chi^2$  (0,942), con ninguna modificación sugerida. A pesar de eso, se siguió apreciando que la relación de IIC con AGC supera por poco el umbral de 0,05. Si bien este no es un factor determinante, fue de interés el querer evaluar la supresión de la relación; la cual contraviene en gran medida con la hipótesis general.

El modelo 8 eliminó la relación existente entre IIC y AGC, utilizando la misma mecánica utilizada en el modelo 7, al anteponer un 0 en el coeficiente de IIC. La eliminación de la esta relación ocasionó que el p-valor de  $\chi^2$  disminuya abruptamente, al alcanzar el valor de 0,47. Como se esperaba, todos los caminos resultaron significativos.

El modelo 9 partió del modelo 8, ya no en función a la significancia de los caminos, sino a la creación de un escenario que fue omitido, al adicionar la covarianza natural que se esperaría entre AGC y BGC. El p-valor de  $\chi^2$  volvió a disminuir (0,322). El resultado evidenció un muy bajo valor de correlación, de forma que el p-valor ( $0.705 > 0.05$ ) no fue significativo.

El modelo 10 se adaptó en función al modelo 9, volviendo a adicionar la relación entre IIC y AGC, quitando el cero antepuesto. Los resultados no fueron distintos a los escenarios previos, evidenciándose de nuevo la no significancia de los caminos que fueron omitidos deliberadamente en los otros modelos; sin embargo, es notable que el valor de  $\chi^2$  haya vuelto a crecer notablemente (0,819), por el simple hecho de adicionar la relación entre IIC y AGC.

Respecto al segundo escenario, los modelos semicomplejos, se utilizaron modelos con una sola variable latente. En primera instancia se trabajó la variable latente “Complejidad estructural” (con las variables observadas asociadas a esta, definidas previamente en el CFA), mientras que la variable latente “Conectividad estructural” y sus variables observadas fueron reemplazadas íntegramente por IIC.

De esta forma, el modelo 11, se define de la misma forma establecida en el modelo general complejo (con los reemplazos detallados en el párrafo anterior). No obstante, este primer modelo obtiene un valor de  $\chi^2$  igual a 0,009; lo cual incurre en una gran posibilidad de descarte del mismo. Observando las modificaciones propuestas, se agregan sugerencias de relación entre SP  $\sim$  AGC (con un  $\mu = 12,197$ ), esta sugerencia fue también propuesta cuando se analizaban los modelos complejos. De la misma manera, la relación que resalta por su no significancia involucra la covarianza entre AGC y BGC (p valor = 0,53 > 0,05). Al evaluar las varianzas individuales de las variables, resaltó que “E” obtuvo la única no significancia del modelo (p-valor = 0,55 > 0,05). Visto esto, y de la misma forma que sucedió en la especificación del modelo complejo se decidió prescindir de esta variable en los siguientes modelos propuestos, dejando de lado la primera alternativa de agregar la relación entre SP  $\sim$  AGC.

El modelo 12 copia la estructura del modelo, suprimiendo a la variable “E”. De esta forma, el modelo 12 logra un alto valor de  $\chi^2$  (0,745). En esta ocasión, el modelo alcanza un ajuste adecuado, con valores de significancia apropiados. Incluso, la relación de covarianza entre AGC y BGC logra un coeficiente estandarizado de -0,60, el cual es un valor elevado, aun a pesar de que la relación no haya sido reconocida como significativa (p valor = 0,168 > 0,05)

El modelo 13 cambia el uso de la variable latente, en este caso, se utilizó a la “Conectividad estructural” junto a sus variables observadas asociadas; y en el caso de la variable latente “Complejidad estructural”, esta fue sustituida por ICE. Este modelo logra un valor de  $\chi^2$  igual a 0,759. Donde se vuelve a notar la no significancia de la relación de covarianza entre AGC y BGC (p valor = 0,822 > 0,05).

El modelo 14 emula al modelo 13, con la diferencia que agrega un coeficiente de 0 en la covarianza expresa entre AGC y BGC, de modo que fija el valor de estimación a 0 (representando una relación nula entre ambas variables). Estos cambios resultan en un p-valor de  $\chi^2$  de 0,819. En función a la significancia en las regresiones, se observó que la regresión entre AGC y Conectividad no resultó muy significativa (p valor = 0,119 > 0,05).

En el modelo 15 se realizó la última modificación, de forma que se suprimió la relación entre la conectividad y el AGC. Estas modificaciones lograron que el estadístico de  $\chi^2$  alcance un p-valor de 0,658. No se encontraron más relaciones no significativas.

#### d. Selección del modelo

##### i. Índices de ajuste

Se compararon los modelos complejos (modelos del 1 al 5). La Tabla 25 resume los índices a trabajar (**AICc**: Criterio de información de Akaike corregido, **Chisq**: p-valor de la prueba de Chi-cuadrado ( $\chi^2$ ), **RMSEA**: Error cuadrático medio de aproximación, **CFI**: Índice de ajuste comparativo y **SRMR**: Residuo estandarizado cuadrático medio).

Tabla 25: Índices de ajuste para la selección del modelo complejo

	<b>K</b>	<b>AICc</b>	<b><math>\Delta</math> AICc</b>	<b>Chisq</b>	<b>RMSEA</b>	<b>CFI</b>	<b>SRMR</b>
<b>Modelo 5</b>	20	1 417,25	0,00	0,674	0,00	1,00	0,075
<b>Modelo 3</b>	23	1 619,54	202,29	0,587	0,00	1,00	0,068
<b>Modelo 4</b>	23	1 619,54	202,29	0,587	0,126	0,964	0,071
<b>Modelo 2</b>	23	1 621,86	204,61	0,478	0,00	1,00	0,068
<b>Modelo 1</b>	22	1 625,25	208,00	0,129	0,126	0,975	0,071

Se observa que el modelo 5 es aquel que obtiene un menor valor en su AICc, con una diferencia notable entre los dos subsiguientes modelos (con valores de AICc iguales) de 193,21. Según Burnham & Anderson (2002) y Grace (2006), una diferencia de 2 unidades ya es suficiente para clasificar a ambos modelos como significativamente distintos.

En el caso de los modelos simples, la Tabla 26 resume las mismas métricas evaluadas en los modelos complejos. Siguiendo el proceso de selección, se observó que, en estos escenarios, la diferencia de valores de AICc es mínima, por lo que se puede decir que se tratan de modelos equivalentes (evaluando además que poseen valores aceptables en los índices de bondad de ajuste).

Tabla 26: Índices de ajuste para la selección del modelo simple

	<b>K</b>	<b>AICc</b>	<b><math>\Delta</math> AICc</b>	<b>Chisq</b>	<b>RMSEA</b>	<b>CFI</b>	<b>SRMR</b>
<b>Modelo 8</b>	7	810,02	0,00	0,470	0,000	1,000	0,050
<b>Modelo 7</b>	8	810,53	0,51	0,942	0,000	1,000	0,015
<b>Modelo 9</b>	8	812,79	2,78	0,322	0,075	0,994	0,049
<b>Modelo 6</b>	9	813,60	3,58	0,864	0,000	1,000	0,008
<b>Modelo 10</b>	9	813,64	3,62	0,819	0,000	1,000	0,012

En estos casos, la decisión debería basarse primordialmente en aquel modelo que se asemeje más a lo esperado teóricamente, es decir a la teoría inicial; además, es importante acotar que la disminución de los valores de AICc se da en aquellos modelos en los que se ha eliminado adrede caminos, de forma que se han reducido la complejidad de estos

(recordar el principio de parsimonia que se da en AIC). De esta forma, tanto el modelo 8, como el modelo 7, resultan equivalentes, debido a la poca diferencia en los valores de AICc, sujeta a la supresión de una relación (IIC y AGC). En función a lo escrito, se evaluaron a los modelos según la teoría inicial, de forma que tanto el modelo 6, como el 10, fueron quienes más se ajustaron a esta, ambos modelos son muy similares entre sí ( $\Delta AICc = 0,04$ ), con la diferencia que el primero se especifica una regresión entre AGC y BGC, mientras que el segundo, se define una correlación. Visto a esto, y siguiendo el razonamiento seguido en el modelo general, se procedió a seleccionar al modelo 10.

En el caso de los modelos semicomplejos (que incluyen solo una variable latente, Tabla 27), se siguió un proceso de refinamiento más que una selección.

**Tabla 27: Índices de ajuste para la selección del modelo semicomplejo**

	<b>K</b>	<b>AICc</b>	<b><math>\Delta AICc</math></b>	<b>Chisq</b>	<b>RMSEA</b>	<b>CFI</b>	<b>SRMR</b>
<b>Modelo 15</b>	12	964,20	0,00	0,658	0,000	1,000	0,083
<b>Modelo 14</b>	13	965,88	1,67	0,819	0,000	1,000	0,051
<b>Modelo 13</b>	14	970,26	6,05	0,759	0,000	1,000	0,051
<b>Modelo 12</b>	15	1 252,82	288,62	0,745	0,000	1,000	0,046
<b>Modelo 11</b>	17	1 456,90	492,69	0,009	0,225	0,917	0,054

Para el caso de la variable latente “Complejidad estructural”, se refinó el modelo inicial (modelo 11), hasta la obtención del modelo 12, con la eliminación de la variable “E”, suceso que también fue requerido en la especificación del modelo 5. Respecto a la variable latente “Conectividad estructural”, se seleccionó el modelo original (modelo 13), a pesar del mejor ajuste que brindaron los modelos 14 y 15 (AIC), que correspondieron a simplificaciones y eliminaciones de rutas que no justificaron la diferencia establecida con el modelo original propuesto.

#### **e. Estimaciones del modelo**

Bajo la recomendación de Grace & Bollen (2005), todos los coeficientes de rutas se presentaron en su forma estandarizada, a fin de promover una mejor comparación.

#### **i. Modelo complejo**

La Figura 42 representa al modelo 5, seleccionado como el mejor modelo complejo que representa a los datos obtenidos.

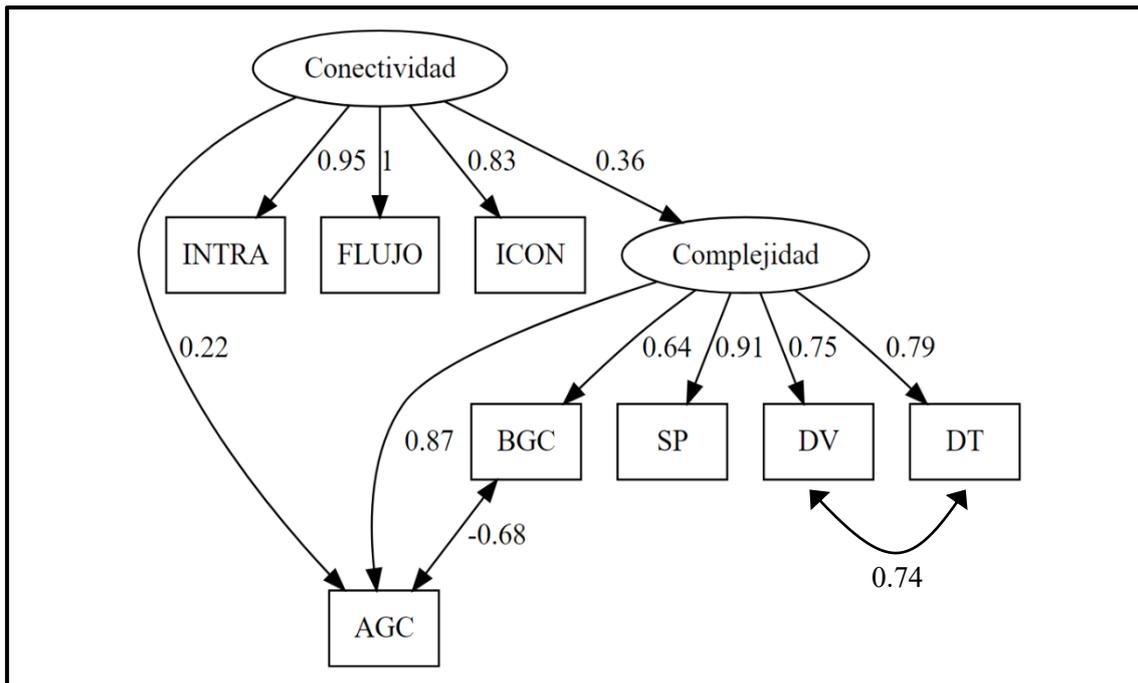


Figura 42: Modelo estructural complejo seleccionado

De este modelo, se calcularon tanto los efectos directos como los indirectos, visto en la Tabla 28.

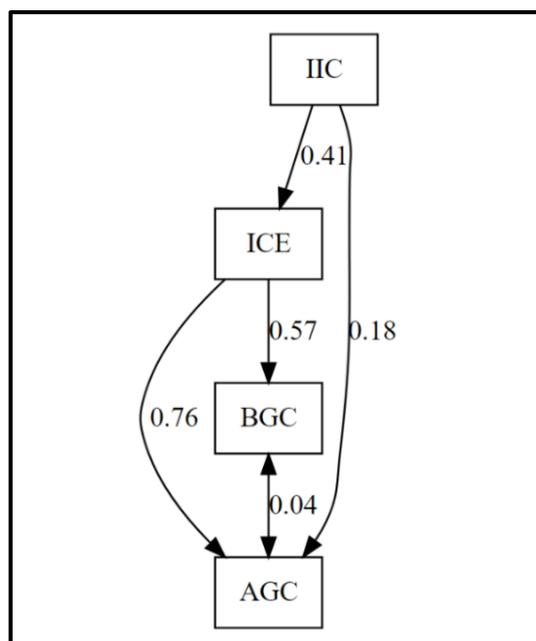
Tabla 28: Efectos de predictores sobre la variable respuesta – Modelo 5

Predictor	Ruta hacia la variable respuesta	Variable respuesta	Efecto ( $\beta$ )	p-valor
<b>Conectividad</b>	Directa	Complejidad	0,364	0,051
	Indirecta (vía Complejidad)	BGC	0,233	0,064
	Directa		0,219	<b>0,023</b>
	Indirecta (vía Complejidad)	AGC	0,316	0,052
	<b>Total (directa + indirecta)</b>		<b>0,535</b>	<b>0,001</b>
<b>Complejidad</b>	Directa	AGC	0,868	<b>&lt;0,001</b>
	Directa	BGC	0,640	<b>&lt;0,001</b>

Se observó la gran influencia de la “Complejidad estructural”, en función a AGC y BGC (coeficientes estandarizados de 0,87 y 0,64; respectivamente). El efecto de la conectividad sobre AGC adquiere importancia al analizar las rutas directas e indirectas, que le otorga un valor significativo ( $p < 0,001$ ) y un coeficiente estandarizado total de 0,535; mientras que su influencia no resultó significativa en función a BGC. Si bien la relación de covarianza entre AGC y BGC no resultó significativa, en este modelo se observa un coeficiente de -0,68, que implica una relación negativa entre ambas variables.

## ii. Modelo simple

La Figura 43 representa al modelo 10, seleccionado como el mejor modelo simple.



**Figura 43: Modelo estructural simple seleccionado**

La Tabla 29 engloba los efectos estandarizados del modelo simple, los cuales guardan bastante relación con los estimados del modelo complejo. Sin embargo, se observa que, en esta oportunidad, las relaciones, tanto directas como indirectas de IIC sobre ICE y BGC se tornan significativas, y a la vez, disminuye un poco el efecto total sobre AGC (de 0,535 pasó a 0,495). Esta disminución de efecto también se pudo apreciar en la relación de ICE con ambos componentes de carbono; y a su vez, la covarianza de AGC y BGC, que sigue siendo no significativa, alcanza un efecto relativamente nulo (0,04).

**Tabla 29: Efectos de predictores sobre la variable respuesta – Modelo 10**

Predictor	Ruta hacia la variable respuesta	Variable respuesta	Efecto ( $\beta$ )	p-valor
<b>IIC</b>	Directa	ICE	0,415	<b>0,006</b>
	Indirecta (vía ICE)	BGC	0,234	<b>0,014</b>
	Directa		0,180	0,083
	Indirecta (vía ICE)	AGC	0,315	<b>0,015</b>
	<b>Total (directa + indirecta)</b>		<b>0,495</b>	<b>0,020</b>
<b>ICE</b>	Directa	AGC	0,760	<b>&lt;0,001</b>
	Directa	BGC	0,565	<b>&lt;0,001</b>

### iii. Modelo semicomplejo

En este caso, se seleccionaron dos modelos semicomplejos, cada uno con una única variable latente definida. El modelo 12, quien contempla la variable latente “Complejidad estructural” se presenta en la Figura 44.

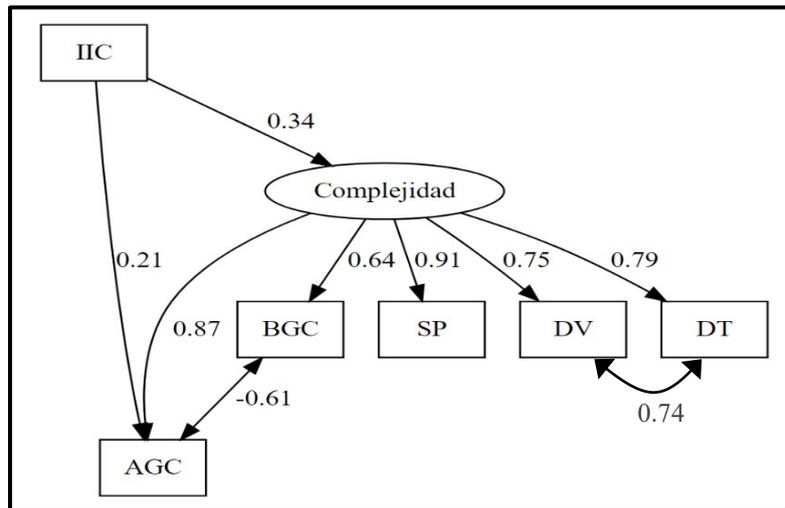


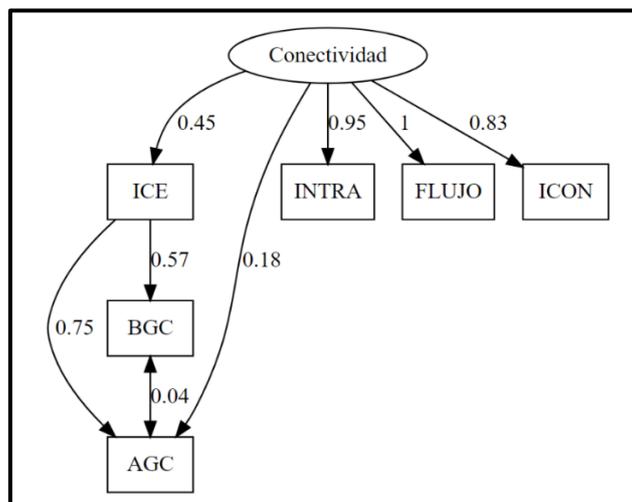
Figura 44: Modelo estructural semicomplejo I seleccionado

El primer modelo semicomplejo, pierde las rutas con significancia que logró obtener el modelo simple. De forma que solo se puede explicar la ruta de IIC y AGC (con un efecto total de 0,507); mientras que la relación de IIC y Complejidad se tornan como no significativas. En esta situación, el efecto de Complejidad sobre AGC y BGC crece, igualando los resultados del modelo general en todas las circunstancias, con la misma interacción negativa entre AGC y BGC. De esta forma, el reemplazo de IIC con el constructo “Conectividad estructural” no tuvo mayores cambios, dado que el índice representó adecuadamente una síntesis de las tres variables que estaban asociadas al constructo original (comparar resultados de las Tablas 28 y 30, para mejor ilustración).

Tabla 30: Efectos de predictores sobre la variable respuesta – Modelo 12

Predictor	Ruta hacia la variable respuesta	Variable respuesta	Efecto ( $\beta$ )	p-valor
<b>IIC</b>	Directa	Complejidad	0,336	0,068
	Indirecta (vía ICE)	BGC	0,214	0,094
	Directa		0,213	<b>0,007</b>
	Indirecta (vía ICE)	AGC	0,294	0,072
	<b>Total (directa + indirecta)</b>		<b>0,507</b>	<b>0,001</b>
<b>Complejidad</b>	Directa	AGC	0,874	<b>&lt;0,001</b>
	Directa	BGC	0,637	<b>&lt;0,001</b>

Por último, el modelo 13, fue escogido para representar al constructo “Conectividad estructural”.



**Figura 45: Modelo estructural semicomplejo II seleccionado**

En esta situación el uso de “ICE”, supuso la obtención de resultados muy similares a los provistos por el modelo simple (modelo 10), con un efecto total de la Conectividad sobre AGC ligeramente aumentado (de 0,495 a 0,523), al igual que los otros efectos de la conectividad sobre las otras variables; mientras que los efectos de ICE sobre AGC y BGC mantienen los mismos valores que los expresados en el modelo simple.

**Tabla 31: Efectos de predictores sobre la variable respuesta – Modelo 13**

Predictor	Ruta hacia la variable respuesta	Variable respuesta	Efecto ( $\beta$ )	p-valor
<b>Conectividad</b>	Directa	ICE	0,454	<b>0,005</b>
	Indirecta (vía ICE)	BGC	0,257	<b>0,007</b>
	Directa	AGC	0,181	0,123
	Indirecta (vía ICE)		0,342	<b>0,013</b>
	<b>Total (directa + indirecta)</b>		<b>0,523</b>	<b>0,002</b>
<b>ICE</b>	Directa	AGC	0,753	<b>&lt;0,001</b>
	Directa	BGC	0,565	<b>&lt;0,001</b>

Visto la situación con los modelos semicomplejos, se aprecia que la simplificación de los constructos teóricos por medio de los índices resumen no causó variaciones significativas, por lo que se prefirió interpretar los resultados obtenidos por el modelo simple, quien además de no diferir en gran medida de los estimados del modelo complejo, se encuentra más acorde a las limitaciones que una muestra pequeña puede originar, resultando en estimaciones más fiables.

## **f. Interpretación del modelo**

### **i. Interacción Complejidad - Carbono**

A grandes rasgos, los cuatro modelos seleccionados para cada clase obtuvieron resultados muy similares. En primer lugar, resaltó la gran interacción entre la complejidad estructural, como variable latente o índice resumen, en función al carbono; con mayor injerencia respecto a la parte aérea (AGC), que a la subterránea (BGC).

La necesidad de formular la primera relación, entre la complejidad estructural y el stock de carbono (tratado de forma diferenciada, como carbono aéreo y subterráneo), provino de una demostración generalizada en la que las áreas con mayor complejidad estructural generalmente albergan una mayor diversidad en la composición y estructura del bosque (Beckschäfer *et al.*, 2013; Braunisch *et al.*, 2014; Pretzsch, 2009), de forma que esto incide directamente en los procesos de crecimiento de los ecosistemas forestales (Beckschäfer *et al.*, 2013; Caviedes & Ibarra, 2017), generando una mayor resistencia a las fluctuaciones ambientales y evitando alteraciones del ratio de producción (Thompson *et al.*, 2017). Esta características permiten que las características estructurales, funcionales, y la riqueza de las comunidades vegetales, se conviertan en los principales impulsores de la acumulación de carbono (Brockerhoff *et al.*, 2017; Lange *et al.*, 2015).

Poorter *et al.* (2015), en un estudio global de bosques tropicales, hallaron que la biomasa aérea (AGB) se encuentra principalmente explicada por parámetros climáticos, seguido de la estructura y la riqueza de especies, la cual, a su vez, presenta un efecto positivo independiente sobre esta (AGB). De tal forma, concluyeron que la conservación de la diversidad también involucra el secuestro de carbono. Previamente, Cavanaugh *et al.* (2014), también bajo una evaluación de bosques tropicales a nivel global, encontraron una asociación muy positiva entre AGC y la diversidad taxonómica. De la misma forma, Vayreda *et al.* (2012) sostuvieron que, bajo condiciones climáticas similares, una mayor diversidad estructural promueve un uso más eficiente de los recursos, que influyen en diferentes tasas de crecimiento y mortalidad, aumentando las tasas de secuestro de carbono. Estos antecedentes permitieron a Bustamante *et al.* (2016) resaltar una “creciente evidencia” de un vínculo estrecho entre el carbono y la biomasa, donde reservas de carbono más altas se asocian a bosques que poseen más especies endémicas o de interés de conservación.

Siguiendo la misma línea, pero en otras latitudes, Wang *et al.* (2011) confirmaron una relación directa entre el carbono aéreo y la diversidad estructural (en función a especies, tamaños y altura) en bosques templados de Canadá, siendo estos resultados avalados por Zhang & Chen (2015) y Zhang & Chen (2017), quienes ampliaron tal relación, evidenciando que las diferencias de tamaños son fundamentales para la coexistencia de especies distintas, generándose un “*feedback*” positivo entre estas variables y el almacenamiento de carbono. Por su parte, Ali *et al.* (2016), utilizando un enfoque SEM en bosques subtropicales de China, encontraron que el carbono aéreo aumentó con la diversidad de tamaños, alturas y la edad; sin embargo, observaron una asociación negativa con la diversidad de especies, bajo la conclusión que una estructura forestal de múltiples capas promueve una mejor utilización de recursos y de esta forma se incrementa la reserva de carbono aéreo. Si bien estos bosques resultan estructural y funcionalmente muy diferentes a los bosques tropicales que se han trabajado en esta investigación, logran evidenciar comportamientos similares a los que se obtuvieron, de forma que se podría sugerir una tendencia en común.

A pesar de estos estudios, la interacción entre AGC y la complejidad estructural también ha obtenido resultados muy contrastantes a lo largo de los años. Mandal *et al.* (2013), encontraron relaciones no significativas y discrepantes entre la diversidad y el stock de carbono en bosques bajo manejo colaborativo en Nepal, concluyendo que el secuestro de carbono no podría asegurarse mediante la promoción de la conservación de la biodiversidad. Baccini *et al.* (2012), en bosques de Indonesia, no lograron encontrar una relación consistente entre el stock de carbono con ninguno de las medidas de biodiversidad que evaluaron (relaciones muy negativas, positivas muy débiles o inexistentes). Por su parte Day *et al.* (2014), en el África Tropical, encontraron relaciones variables entre ABG y la diversidad de especies, donde ciertas parcelas con alta diversidad tenían valores de ABG bajos.

Resultados contrastantes conllevan a distintas sugerencias. En muchos casos el estudio de esta relación fue motivado con el fin de conocer si la conservación de áreas con altas reservas de carbono, o la promoción de actividades con tales fines, también implicaría la conservación de la biodiversidad. Vistas ambas situaciones, los resultados de este estudio se alinean a lo expresado a nivel global en bosques tropicales, donde el carbono aéreo y la diversidad estructural se encuentran altamente relacionados de forma positiva.

## ii. Interacción Conectividad – Complejidad

Además de ser la única variable exógena del modelo, la conectividad estructural, ya sea representada como variable latente o bajo un índice resumen, ocasionó un efecto menor en contraste a la complejidad estructural; aun así, el efecto logró ser considerable.

Debido a la intrincado que resulta evaluar la conectividad funcional, debido al abundante número de especies de interés existentes en los bosques amazónicos, aunado a vacíos de información sobre su dispersión; es que esta investigación se orientó hacia la evaluación de la conectividad estructural, bajo la premisa simplificada de que la continuidad física garantizaba la conectividad para las especies menos móviles y más sensibles a los efectos de la fragmentación (Saura, 2012). Sin embargo, es necesario dejar en claro que la conectividad estructural no abarca todo el espectro de posibilidades que pueden considerarse en una evaluación de conectividad del paisaje (Saura, Vogt, *et al.*, 2011), ya que un mismo paisaje presenta diferentes conectividades para diferentes organismos (Tischendorf & Fahrig, 2000). Dicho esto, si bien una conexión estructural no implica una conexión funcional (Tischendorf & Fahrig, 2000), los diferentes tipos de dispersores requieren un corredor estructural o se benefician del mismo (Saura, Vogt, *et al.*, 2011).

La premisa se planteó en función a si la disposición espacial de los tipos de hábitat, como el grado de aislamiento, conectividad y fragmentación, pueden ser predictores significativos de la riqueza de especies y otras variables de diversidad (Tchouto *et al.*, 2006). Se debe tener en consideración que el área de estudio se encuentra muy afectada por la influencia humana, y en estos casos, la pérdida de conectividad entre parches se ha debido principalmente a eventos de deforestación y cambio de uso de suelos.

Velázquez *et al.* (2019) trataron de relacionar la conectividad estructural con la diversidad de individuos arbóreos en el noreste de Puerto Rico, y si bien sus resultados no resultaron significativos, llegaron a observar una tendencia positiva entre esta relación a un nivel menos local, en función a la diversidad general del paisaje. Damschen (2006), ahondó en la interrelación entre conectividad estructural y la riqueza de especies nativas, concluyendo que la conexión de parches por corredores conduce a un efecto neto positivo.

Una implicación que involucra la interacción conectividad – diversidad corresponde a la calidad de los corredores que permiten la conexión entre parches y a la calidad del hábitat (siendo estas características representadas por las fracciones conector e intranodo,

respectivamente), bajo la premisa que la pérdida de hábitat reduce la cantidad de especies y la biomasa en general (Thompson *et al.*, 2017).

Se debe tener en cuenta que diferentes especies requieren diversos tipos de hábitat para su subsistencia; de forma que, si los patrones de paisaje logran mantener cantidades de hábitat adecuadas, y a su vez se intercalan diferentes tipos de hábitat, esto produciría una respuesta positiva sobre la biodiversidad (Fahrig, 2003). De la misma forma, diferentes tipos de corredores ecológicos pueden interactuar en un mismo paisaje, los cuales pueden clasificarse, desde una complementariedad potencial para especies generalistas, hasta el antagonismo potencial para especies especializadas, en las cuales un tipo de corredor ecológico es favorable mientras que el otro constituye una barrera (Uroy *et al.*, 2019).

### **iii. Interacción Conectividad – Carbono**

Respecto a la interacción conectividad – carbono, el escenario se torna distinto; ya que la influencia que se encontró estuvo en mayor medida asociada al carbono aéreo, en desmedro al carbono subterráneo. Esta situación se enmarca a lo comentado por Alamgir *et al.* (2016), quienes asociaron la disminución de AGC con los impactos de la degradación en bosques tropicales, donde los efectos de fragmentación incrementaron la susceptibilidad al efecto borde, con mayor impacto del viento y un microclima alterado en los bordes del bosque, provocando una pérdida desproporcionada de árboles de gran tamaño, quienes suelen ser los que almacenan mayor contenido de carbono.

Thompson *et al.* (2017) mencionan que, si bien la riqueza de especies es sensible a la pérdida inicial de parches, los decrecimientos en biomasa son más graduales y requieren mayor pérdida de hábitat para que sean más significativos. Laurance *et al.* (2006) resaltan el caso de la densidad de la madera, la cual se encuentra fuerte y negativamente relacionada con las respuestas de los géneros de árboles a la fragmentación, lo que sugiere que los cambios de composición reducen el almacenamiento de carbono en los bosques fragmentados, más allá de las pérdidas de carbono que resulta de la elevada mortalidad de los árboles.

En ambos tipos de interacción con la conectividad, es importante resaltar que el monitoreo de las métricas del paisaje puede ayudar a identificar cambios críticos en los patrones forestales que podrían contribuir a la pérdida de la biodiversidad forestal (Uemaa & Oja, 2017). A pesar de esto, es necesario tener en cuenta que los patrones de conectividad

actuales no involucran instantáneamente cambios en la diversidad, sino que los cambios son de acumulación progresiva, sucediendo tiempo después (Saura, 2012). Como consecuencia, la pérdida de diversidad se irá dando progresivamente y, a medida que la comunidad vaya perdiendo especies, su capacidad para mantener su productividad disminuirá, de forma que la biomasa se tornará cada vez más variable a través del tiempo (Thompson *et al.*, 2017).

Las relaciones detalladas entre la conectividad estructural con el carbono y la complejidad muestran cuán relevante y necesario es su inclusión en estudios que contemplen ámbitos forestales. Si bien los resultados presentados mostraron efectos moderados, es necesario ampliar los esquemas de modelamiento, incluyendo otras variables (clima, suelos, entre otros) que involucren nuevas rutas de desarrollo e interacción entre estas variables.

#### **iv. Interacción Carbono aéreo – Carbono subterráneo**

Un punto discrepante radicó en la relación existente entre AGC y BGC, esperándose encontrar una interacción más notable, de forma que en el modelo general fue incluida una ruta explícita entre ambas variables; sin embargo, en todos los modelos esta relación resultó como no significativa. Bajo esto, se observa claramente cuan variables son los resultados entre ambos compartimentos, con resultados inconsistentes a través del tiempo (Jones *et al.*, 2019; Powers & Marín-Spiotta, 2017).

Algunas situaciones en las que este escenario se ha presentado pueden verse en Doetterl *et al.* (2015), quienes encontraron diferencias significativas entre el carbono aéreo y el subterráneo, en bosques húmedos tropicales de África bajo condiciones climáticas similares, donde los valores de AGC y BGC variaron, al punto que una estimación típica basada exclusivamente en AGC, resultaba en valores opuestos a cuando se evaluaba el stock total de carbono. Debido a esto, recomendaban que no se deje de lado las mediciones del carbono orgánico del suelo, ya que la forma cómo se distribuye el carbono puede no estar relacionada a los patrones de desarrollo del carbono aéreo.

En la misma línea, Jones *et al.* (2019), en bosques secundarios tropicales de Panamá, encontraron que el carbono en el suelo contribuyó a un total de 52-70% del total del stock de carbono, contrariando a otros estimados, por ejemplo, Pan *et al.* (2011), quienes encontraron que el carbono almacenado en la biomasa aérea en bosques tropicales representaba el mayor porcentaje (56%) del stock total comparado al 32% del suelo.

Además de eso, Jones *et al.* (2019) también encontraron relaciones inversas entre AGC y BGC. AGC aumentó con la edad del bosque secundario, pero no mostró relación con los nutrientes del suelo, mientras que, a la inversa, BGC se relacionó positivamente con los nutrientes del suelo (específicamente el porcentaje de nitrógeno) pero no con la edad.

Tanto Doetterl *et al.* (2015) como Jones *et al.* (2019) recomiendan que las estimaciones de stock de carbono incluyan necesariamente el carbono en suelo, dado que aquellos modelos que lo omiten pueden estar sujetos a grandes incertidumbres. Este trabajo se suscribe a tal afirmación, dado que los resultados demuestran cuan variables pueden ser las interacciones entre estos dos parámetros.

#### **v. Implicaciones del modelamiento**

Respecto al tipo de modelo, pudo observarse que las simplificaciones propuestas no mostraron mucha discrepancia en función al modelo más complejo. En este caso, y según el tamaño de muestra, uno se podría decantar totalmente hacia la forma más simple, dado que la estimación de parámetros es menor, teniendo así estimados más confiables. Casos como los de Poorter *et al.* (2015) quienes optaron por no utilizar variables latentes y solo trabajaron con variables observadas, dado su limitado número de réplicas (n=58) o Chu *et al.* (2018), quienes evaluaron el efecto del clima, la riqueza de especies y la densidad de individuos, utilizando SEM con este fin (n=37), redujeron la dimensionalidad de su estudio utilizando componentes principales. En esta parte, no fue necesaria realizar una reducción, dado que ya se había realizado previamente un índice sumador, que pretendía fungir de tal manera y se desarrolló tanto en los modelos simples como en los semicomplejos.

Si bien no se comentó a detalle, este trabajo tuvo presente el uso de métodos bayesianos, en los que no era necesaria la utilización de muestras grandes, ya que se utilizan “antecedentes” (*priors*), a fin de modelar los parámetros bajo distribuciones preestablecidas (dejando de usar la distribución normal como generalización) (Lee, 2007). Si bien el uso de esta metodología es altamente recomendado, se debe tener mucho cuidado en su uso. Smid & Rosseel (2020) y Rosseel (2020) concluyeron que el uso de *priors* sin una adecuada fundamentación previa podría generar estimados mucho más inciertos de los producidos por la estimación convencional, bajo máxima verosimilitud (ML).

Hay que tener el discernimiento necesario para identificar la situación en la que los datos simplemente no contengan suficiente información para responder las preguntas de investigación, sin esperar milagros de algún método estadístico en especial. “**Los tamaños de muestra pequeños tienen limitaciones, y debemos aceptarlo**” (Rosseel, 2020).

#### **vi. Generalidades**

Dada la escala en la que se desarrolló este trabajo, los factores locales de cada zona jugaron un rol importante, ya que estos definen el rendimiento en la productividad de los árboles, íntimamente relacionado tanto a la diversidad de tamaños como a la diversidad de especies (Ali & Yan, 2017a; Barbier *et al.*, 2008; Bartels & Chen, 2013), siendo estos atributos estructurales los de mayor relevancia al momento de cuantificar la complejidad de un ecosistema. Bajo este esquema, es necesario dar énfasis a su correcta evaluación, y necesaria adaptación, dadas las continuas modificaciones a las que están sujetos los bosques (Caviedes & Ibarra, 2017). A su vez, Poorter *et al.* (2015) calificaron a los atributos estructurales como los mejores predictores del AGB, al estar altamente asociados a ellos en todas las escalas espaciales que evaluaron. Recordar que los atributos estructurales acá presentados tienen la particularidad de ser fácilmente medibles en campo, siendo altamente viable su aplicación por comunidades locales, o su correlación por medio de técnicas de sensoramiento remoto, que a su vez permitiría extrapolar los resultados, generando más información a escalas mayores (Baccini *et al.*, 2012).

Siguiendo la misma importancia de los atributos estructurales, tanto Cavanaugh *et al.* (2014), Lutz *et al.* (2013) y Nero *et al.* (2018) destacan la importancia de conservar árboles de grandes dimensiones para aumentar el almacenamiento de carbono, dada su contribución desproporcionada al stock de carbono (Slik *et al.*, 2013); sin embargo, es preciso resaltar que, el centrarse estrictamente en grandes y antiguos árboles, o en algunos casos, bosques, puede no ser una forma realista de conservación en la mayoría de paisajes tropicales influenciados por el hombre (Schulze *et al.*, 2004), dominados en su mayoría por bosques transformados, secundarios, con individuos de menor porte; estos bosques se han convertido en uno de los más importantes atributos de un paisaje forestal tropical y conllevan la mayor cantidad de cobertura forestal remanente en estas zonas (Lennox *et al.*, 2018).

## V. CONCLUSIONES

- El modelo elegido mostró un efecto moderado de la conectividad estructural sobre la complejidad estructural y el carbono aéreo. Los efectos más resaltantes fueron obtenidos por la complejidad estructural sobre el carbono aéreo y el subterráneo.
- Se evidenció la necesidad de tomar en cuenta a la conectividad estructural como un atributo del paisaje, reconociendo su influencia sobre la estructura de un bosque, caracterizada en esta investigación por medio de su complejidad estructural y el stock de carbono.
- La gran interacción entre la complejidad estructural y el carbono aéreo en las parcelas evaluadas reafirman los resultados globales de tal relación a nivel de bosques tropicales.
- El carbono aéreo y subterráneo se distribuyeron heterogéneamente, de forma que los mayores porcentajes de carbono aéreo se encontraron en las parcelas con menor intervención; y de forma inversa, se encontró una mayor preponderancia del carbono subterráneo en las parcelas de bosques más intervenidos.
- La complejidad estructural, representada por sus índices resumen ICE e ICES, lograron alcanzar un gran potencial discriminador al momento de caracterizar a las parcelas.
- La evaluación de la conectividad estructural, por medio de MSPA y grafos, permitió una caracterización automática del paisaje; logrando caracterizar y seleccionar parches de bosque de gran importancia para la conservación de la conectividad total del paisaje.

## VI. RECOMENDACIONES

- Los modelos SEM planteados solo evaluaron las relaciones entre árboles grandes, a futuro, teniendo una mayor cantidad de muestras, será posible realizar modelos más complejos y agregar otras variables que en esta oportunidad no pudieron agregarse (plantas pequeñas, análisis de suelo, edad, clima, precipitación, temperatura, agua, parámetros biofísicos, entre otros).
- Debido a que la complejidad de los modelos se encuentra muy limitada a la cantidad de muestras, y esta, como en tantos estudios ecológicos, presenta una gran problemática logística, se da la necesidad de utilizar técnicas más sofisticadas, en el caso que la situación lo amerite. El uso de un enfoque bayesiano puede ser una solución, más si cuenta con un buen fundamento y se tenga un mayor conocimiento sobre el comportamiento de las variables con las que se trabaja.
- Es muy necesario empezar a incluir dentro de una evaluación de stock de carbono el compartimento de carbono en el suelo, ya que se ha demostrado que no se encuentra relacionado con el carbono aéreo, y una estimación que solo incluya esta variable podría dar a lugar a resultados extremadamente inciertos.
- Los atributos estructurales utilizados para definir los índices de complejidad estructural podrían pasar por un proceso de especificación más detallado, donde se escojan a las variables en función a su mejor desempeño en zonas tropicales, y bajo la inclusión de otras fuentes (como epífitas, lianas, entre otras).

## VII. BIBLIOGRAFÍA

- Aavik, T., Holderegger, R., & Bolliger, J. (2014). The structural and functional connectivity of the grassland plant *Lychnis flos-cuculi*. *Heredity*, 112(5), 471–478. <https://doi.org/10.1038/hdy.2013.120>
- Adriaensen, F., Chardon, J. P., De Blust, G., Swinnen, E., Villalba, S., Gulinck, H., & Matthysen, E. (2003). The application of “least-cost” modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning*, 64(4), 233–247. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(02\)00242-6](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(02)00242-6)
- Alamgir, M., Campbell, M. J., Turton, S. M., Pert, P. L., Edwards, W., & Laurance, W. F. (2016). Degraded tropical rain forests possess valuable carbon storage opportunities in a complex, forested landscape. *Scientific Reports*, 6(July), 1–10. <https://doi.org/10.1038/srep30012>
- Ali, A., Xu, M. S., Zhao, Y. T., Zhang, Q. Q., Zhou, L. L., Yang, X. D., & Yan, E. R. (2015). Allometric biomass equations for shrub and small tree species in subtropical China. *Silva Fennica*, 49(4), 1–10. <https://doi.org/10.14214/sf.1275>
- Ali, A., & Yan, E. R. (2017a). Relationships between biodiversity and carbon stocks in forest ecosystems: a systematic literature review. *Tropical Ecology*, 58(1), 1–14.
- Ali, A., & Yan, E. R. (2017b). The forest strata-dependent relationship between biodiversity and aboveground biomass within a subtropical forest. *Forest Ecology and Management*, 401, 125–134. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.06.056>
- Ali, A., Yan, E. R., Chen, H. Y. H., Chang, S. X., Zhao, Y. T., Yang, X. D., & Xu, M. S. (2016). Stand structural diversity rather than species diversity enhances aboveground carbon storage in secondary subtropical forests in Eastern China. *Biogeosciences*, 13(16), 4627–4635. <https://doi.org/10.5194/bg-13-4627-2016>
- Anderson, D. R. (2008). *Model Based Inference in the Life Sciences: A Primer on Evidence*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-74075-1>

- Aragão, L. E. O. C., Poulter, B., Barlow, J. B., Anderson, L. O., Malhi, Y., Saatchi, S., Phillips, O. L., & Gloor, E. (2014). Environmental change and the carbon balance of Amazonian forests. *Biological Reviews*, 89(4), 913–931. <https://doi.org/10.1111/brv.12088>
- Argote, K., Honorio, E., Castro, S., Solis, R., Pulleman, M., & Quintero, M. (2017). Manual para la estimación de stocks de Carbono y Biodiversidad en paisajes transformados de la Amazonia. CIAT. <https://amazonlandscapes.org/publicaciones/>
- Armenteras, D., Rodríguez, N., & Retana, J. (2015). National and regional relationships of carbon storage and tropical biodiversity. *Biological Conservation*, 192. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.10.014>
- Asner, G. P., Knapp, D., Martin, R., Tupayachi, R., Anderson, C., Mascaro, J., Sinca, F., Chadwick, K. D., Sousan, S., Higgins, M., Farfan-Rios, W., Silman, M., Llacayo, W., & Neyra, A. (2014). The High-Resolution Carbon Geography of Perú.
- Avon, C., & Bergès, L. (2016). Prioritization of habitat patches for landscape connectivity conservation differs between least-cost and resistance distances. *Landscape Ecology*, 31(7), 1551–1565. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0336-8>
- Awade, M., Boscolo, D., & Metzger, J. P. (2012). Using binary and probabilistic habitat availability indices derived from graph theory to model bird occurrence in fragmented forests. *Landscape Ecology*, 27(2), 185–198. <https://doi.org/10.1007/s10980-011-9667-2>
- Baccini, A., Goetz, S. J., Walker, W. S., Laporte, N. T., Sun, M., Sulla-Menashe, D., Hackler, J., Beck, P. S. A., Dubayah, R., Friedl, M. A., Samanta, S., & Houghton, R. A. (2012). Estimated carbon dioxide emissions from tropical deforestation improved by carbon-density maps. *Nature Climate Change*, 2(3), 182–185. <https://doi.org/10.1038/nclimate1354>
- Baddeley, A., Rubak, E., & Turner, R. (2016). Spatial point patterns: methodology and applications with R. <https://doi.org/10.18637/jss.v075.b02>

- Bandalos, D. L., & Gagné, P. (2012). Simulation Methods in Structural Equation Modeling. En Rick H. Hoyle (Ed.), *Handbook of Structural Equation Modeling* (pp. 92–108). Guilford Press.
- Baranyi, G., Saura, S., Podani, J., & Jordán, F. (2011). Contribution of habitat patches to network connectivity: Redundancy and uniqueness of topological indices. *Ecological Indicators*, 11(5), 1301–1310. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.02.003>
- Barbier, S., Gosselin, F., & Balandier, P. (2008). Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved-A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 254(1), 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.038>
- Bartels, S. F., & Chen, H. Y. H. (2013). Interactions between overstorey and understorey vegetation along an overstorey compositional gradient. *Journal of Vegetation Science*, 24(3), 543–552. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01479.x>
- Baum, K. a, Haynes, K. J., Dilleuth, F. P., & Cronin, J. T. (2004). The matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones. *Ecology*, 85(10), 2671–2676. <https://doi.org/10.1890/04-0500>
- Beaujean, A. A. (2014). Latent variable modeling using R: A step-by-step guide. En *Latent Variable Modeling Using R: A Step-by-Step Guide*. <https://doi.org/10.4324/9781315869780>
- Beckschäfer, P., Mundhenk, P., Kleinn, C., Ji, Y., Yu, D. W., & Harrison, R. D. (2013). Enhanced Structural Complexity Index: An Improved Index for Describing Forest Structural Complexity. *Open Journal of Forestry*, 03(01), 23–29. <https://doi.org/10.4236/ojf.2013.31005>
- Berenguer, E., Ferreira, J., Gardner, T. A., Aragão, L., De Camargo, P. B., Cerri, C. E., Durigan, M., De Oliveira, R. C., Vieira, I. C. G., & Barlow, J. (2014). A large-scale field assessment of carbon stocks in human-modified tropical forests. *Global Change Biology*, 20(12), 3713–3726. <https://doi.org/10.1111/gcb.12627>
- Berenguer, E., Gardner, T. A., Ferreira, J., Aragão, L. E. O. C., Camargo, P. B., Cerri, C. E., Durigan, M., Oliveira, R. C., Vieira, I. C. G., & Barlow, J. (2015). Developing

cost-effective field assessments of carbon stocks in human-modified tropical forests. *PLoS ONE*, 10(8), 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0133139>

Bodin, Ö., & Saura, S. (2010). Ranking individual habitat patches as connectivity providers: integrating network analysis and patch removal experiments. *Ecological Modelling*, 221(19), 2393–2405. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.06.017>

Boivard, J. A., & Koziol, N. A. (2012). Measurement models for ordered-categorical indicators. En Rick H. Hoyle (Ed.), *Handbook of Structure Equation Modeling* (pp. 68–91). Guilford Press.

Bourdier, T., Cordonnier, T., Kunstler, G., Piedallu, C., Lagarrigues, G., & Courbaud, B. (2016). Tree size inequality reduces forest productivity: An analysis combining inventory data for ten European species and a light competition model. *PLoS ONE*, 11(3), 1–14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151852>

Bowen, N. K., & Guo, S. (2011). *Structural Equation Modeling*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195367621.001.0001>

Braunisch, V., Coppes, J., Arlettaz, R., Suchant, R., Zellweger, F., & Bollmann, K. (2014). Temperate mountain forest biodiversity under climate change: compensating negative effects by increasing structural complexity. *PLoS ONE*, 9(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097718>

Brenes-Arguedas, T., Roddy, A. B., Coley, P. D., & Kursar, T. A. (2011). Do differences in understory light contribute to species distributions along a tropical rainfall gradient? *Oecologia*, 166(2), 443–456. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1832-9>

Broadbent, E. N., Asner, G. P., Keller, M., Knapp, D. E., Oliveira, P. J. C., & Silva, J. N. (2008). Forest fragmentation and edge effects from deforestation and selective logging in the Brazilian Amazon. *Biological Conservation*, 141(7), 1745–1757. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.024>

Brockerhoff, E. G., Barbaro, L., Castagneyrol, B., Forrester, D. I., Gardiner, B., González-Olabarria, J. R., Lyver, P. O. B., Meurisse, N., Oxbrough, A., Taki, H., Thompson, I. D., van der Plas, F., & Jactel, H. (2017). Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. *Biodiversity and Conservation*, 26(13), 3005–3035. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1453-2>

- Buongiorno, J., Dahir, S., Lu, H.-C., & Lin, C.-R. (1994). Tree Size Diversity and Economic Returns in Uneven-Aged Forest Stands. *Forest Science*, 40(1), 83–103. <https://doi.org/10.1093/FORRESTSCIENCE/40.1.83>
- Burga Rios, M. (2016). Incremento de la deforestación y sus consecuencias en la pérdida de biomasa en los bosques de la provincia Alto Amazonas del departamento de Loreto, 2000-2014 [Universidad Científica del Perú]. En Tesis para optar el título de Licenciado en Ecología. <http://repositorio.ucp.edu.pe/handle/UCP/107>
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. En *The Journal of Wildlife Management* (Second). Springer-Verlag. <https://doi.org/10.2307/3803117>
- Burrascano, S., Sabatini, F. M., & Blasi, C. (2011). Testing indicators of sustainable forest management on understorey composition and diversity in southern Italy through variation partitioning. *Plant Ecology*, 212(5), 829–841. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9866-y>
- Bustamante, M. M. C., Roitman, I., Aide, T. M., Alencar, A., Anderson, L. O., Aragão, L., Asner, G. P., Barlow, J., Berenguer, E., Chambers, J., Costa, M. H., Fanin, T., Ferreira, L. G., Ferreira, J., Keller, M., Magnusson, W. E., Morales-Barquero, L., Morton, D., Ometto, J. P. H. B., ... Vieira, I. C. G. (2016). Toward an integrated monitoring framework to assess the effects of tropical forest degradation and recovery on carbon stocks and biodiversity. En *Global Change Biology* (Vol. 22, Número 1). <https://doi.org/10.1111/gcb.13087>
- Byrne, B. M. (2017). Structural Equation Modeling with AMOS. En *Introduction to Structural Equation Modeling using IBM SPSS Statistics and AMOS* (3a ed., Vol. 22). Taylor & Francis. <https://doi.org/10.4135/9781526402257.n4>
- Cairns, M. A., Brown, S., Cairns, M. A., & Helmer, E. H. (1997). Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia*, 111, 1–11. <https://doi.org/10.1007/s004420050201>
- Cavanaugh, K. C., Gosnell, J. S., Davis, S. L., Ahumada, J., Boundja, P., Clark, D. B., Mugerwa, B., Jansen, P. A., O'Brien, T. G., Rovero, F., Sheil, D., Vasquez, R., & Andelman, S. (2014). Carbon storage in tropical forests correlates with taxonomic

diversity and functional dominance on a global scale. *Global Ecology and Biogeography*, 23(5), 563–573. <https://doi.org/10.1111/geb.12143>

Caviedes, J., & Ibarra, J. T. (2017). Influence of anthropogenic disturbances on stand structural complexity in Andean temperate forests: implications for managing key habitat for biodiversity. *PLoS ONE*, 12(1), 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169450>

Chaplin-Kramer, R., Ramler, I., Sharp, R., Haddad, N. M., Gerber, J. S., West, P. C., Mandle, L., Engstrom, P., Baccini, A., Sim, S., Mueller, C., & King, H. (2015). Degradation in carbon stocks near tropical forest edges. *Nature Communications*, 6, 10158. <https://doi.org/10.1038/ncomms10158>

Chave, Jerome, Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), 351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>

Chave, Jérôme, Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M., Delitti, W., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P., Goodman, R. C., Henry, M., Martínez-Yrizar, A., & Mugasha, W. A. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20, 3177–3190. <https://doi.org/10.1111/gcb.12629>

Chu, C., Lutz, J. A., Kamil, K., Vrska, T., Yin, X., Myers, J. A., Abiem, I., Alonso, A., Bourg, N., Burslem, D. F. R. P., Cao, M., Chapman, H., Condit, R., Fang, S., Fischer, G. A., Gao, L., Hao, Z., Hau, B. C. H., He, Q., ... He, F. (2018). Direct and indirect effects of climate on richness drive the latitudinal diversity gradient in forest trees. *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/ele.13175>

Clark, D.B, & Clark, D. . (2000). Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management*, 137, 185–198. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00327-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00327-8)

Clark, David B., & Kellner, J. R. (2012). Tropical forest biomass estimation and the fallacy of misplaced concreteness. *Journal of Vegetation Science*, 23(6), 1191–1196. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01471.x>

- Clark, P. J., & Evans, F. C. (1954). Distance to Nearest Neighbor as a Measure of Spatial Relationships in Populations. *Ecology*, 35(4), 445–453. <https://doi.org/10.2307/1931034>
- D’Acampora, B. H. A., Higuera, E., & Román, E. (2018). Combining different metrics to measure the ecological connectivity of two mangrove landscapes in the Municipality of Florianópolis, Southern Brazil. *Ecological Modelling*, 384(December 2017), 103–110. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.06.005>
- Damschen, E. I. (2006). Corridors Increase Plant Species Richness at Large Scales. *Science*, 313(5791), 1284–1286. <https://doi.org/10.1126/science.1130098>
- Dantas de Paula, M., Alves Costa, C., & Tabarelli, M. (2011). Carbon storage in a fragmented landscape of Atlantic forest: the role played by edge-affected habitats and emergent trees. *Tropical Conservation Science*, 4(3), 349–358. <https://doi.org/10.1177/194008291100400310>
- Dantas de Paula, M., Groeneveld, J., & Huth, A. (2016). The extent of edge effects in fragmented landscapes: insights from satellite measurements of tree cover. *Ecological Indicators*, 69, 196–204. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.04.018>
- Day, M., Baldauf, C., Rutishauser, E., & Sunderland, T. C. H. (2014). Relationships between tree species diversity and above-ground biomass in Central African rainforests: Implications for REDD. *Environmental Conservation*, 41(1), 64–72. <https://doi.org/10.1017/S0376892913000295>
- De Sy, V., Herold, M., Achard, F., Beuchle, R., Clevers, J. G. P. W., Lindquist, E., & Verchot, L. (2015). Land use patterns and related carbon losses following deforestation in South America. *Environmental Research Letters*, 10(12), 124004. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/12/124004>
- Decout, S., Manel, S., Miaud, C., & Luque, S. (2012). Integrative approach for landscape-based graph connectivity analysis: a case study with the common frog (*Rana temporaria*) in human-dominated landscapes. *Landscape Ecology*, 27(2), 267–279. <https://doi.org/10.1007/s10980-011-9694-z>

- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., Gonzalez, L., Tablada, M., & Robledo, C. W. (2018). InfoStat versión 2018 (Núm. 2018). Centro de Transferencia InfoStat. <http://www.infostat.com.ar>
- Dodonov, P., Harper, K. A., & Silva-Matos, D. M. (2013). The role of edge contrast and forest structure in edge influence: Vegetation and microclimate at edges in the Brazilian cerrado. *Plant Ecology*, 214(11), 1345–1359. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0256-0>
- Doetterl, S., Kearsley, E., Bauters, M., Hufkens, K., Lisingo, J., Baert, G., Verbeeck, H., & Boeckx, P. (2015). Aboveground vs. belowground carbon stocks in African tropical lowland rainforest: Drivers and implications. *PLoS ONE*, 10(11), 1–14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143209>
- Dondina, O., Saura, S., Bani, L., & Mateo-Sánchez, M. C. (2018). Enhancing connectivity in agroecosystems: focus on the best existing corridors or on new pathways? *Landscape Ecology*, 33(10), 1741–1756. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0698-9>
- Donnelly, K. P. (1978). Simulation to determine the variance and edge effect of total nearest-neighbour distances. En I. Hodder (Ed.), *Simulation methods in archeology* (pp. 91–95). Cambridge Press.
- Ehbrecht, M., Schall, P., Ammer, C., & Seidel, D. (2017). Quantifying stand structural complexity and its relationship with forest management, tree species diversity and microclimate. *Agricultural and Forest Meteorology*, 242, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.04.012>
- Eisenhauer, N., Bowker, M. A., Grace, J. B., & Powell, J. R. (2015). From patterns to causal understanding: Structural equation modeling (SEM) in soil ecology. *Pedobiologia*, 58(2–3), 65–72. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2015.03.002>
- Estreguil, C., & Mouton, C. (2009). Measuring and reporting on forest landscape pattern, fragmentation and connectivity in Europe: methods and indicators . En JRC Scientific and Technical Reports Office for Official.
- Fahey, R. T., Alveshire, B. C., Burton, J. I., D'Amato, A. W., Dickinson, Y. L., Keeton, W. S., Kern, C. C., Larson, A. J., Palik, B. J., Puettmann, K. J., Saunders, M. R.,

- Webster, C. R., Atkins, J. W., Gough, C. M., & Hardiman, B. S. (2018). Shifting conceptions of complexity in forest management and silviculture. *Forest Ecology and Management*, 421(January), 59–71. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.011>
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Fan, Y., Chen, J., Shirkey, G., John, R., Wu, S. R., Park, H., & Shao, C. (2016). Applications of structural equation modeling (SEM) in ecological studies: an updated review. *Ecological Processes*, 5(1), 19. <https://doi.org/10.1186/s13717-016-0063-3>
- Fonseca, W., Rey Benayas, J. M., & Alice, F. E. (2011). Carbon accumulation in the biomass and soil of different aged secondary forests in the humid tropics of Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 262(8), 1400–1408. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.06.036>
- Forrester, D., Benneter, A., Bouriaud, O., & Bauhus, J. (2017). Diversity and competition influence tree allometric relationships - developing functions for mixed-species forests. *Journal of Ecology*, 105(3), 761–774. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12704>
- Franklin, J. F., Spies, T. A., Pelt, R. Van, Carey, A. B., Thornburgh, D. A., Berg, D. R., Lindenmayer, D. B., Harmon, M. E., Keeton, W. S., Shaw, D. C., Bible, K., & Chen, J. (2002). Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management*, 155(1–3), 399–423. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00575-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00575-8)
- Gao, T., Hedblom, M., Emilsson, T., & Nielsen, A. B. (2014). The role of forest stand structure as biodiversity indicator. *Forest Ecology and Management*, 330, 82–93. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.007>
- Gao, T., Qiu, L., Hammer, M., & Gunnarsson, A. (2012). The importance of temporal and spatial vegetation structure information in biotope mapping schemes: a case

study in Helsingborg, Sweden. *Environmental Management*, 49(2), 459–472.  
<https://doi.org/10.1007/s00267-011-9795-0>

Gascon, C., Williamson, G. B., & da Fonseca, G. A. B. (2000). Receding forest edges and vanishing reserves. *Science*, 288(5470), 1356–1358.  
<https://doi.org/10.1126/science.288.5470.1356>

Goodman, R. C., Phillips, O. L., del Castillo Torres, D., Freitas, L., Cortese, S. T., Monteagudo, A., & Baker, T. R. (2013). Amazon palm biomass and allometry. *Forest Ecology and Management*, 310, 994–1004.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.09.045>

Gossner, M. M., Schall, P., Ammer, C., Ammer, U., Engel, K., Schubert, H., Simon, U., Utschick, H., & Weisser, W. W. (2014). Forest management intensity measures as alternative to stand properties for quantifying effects on biodiversity. *Ecosphere*, 5(9). <https://doi.org/10.1890/es14-00177.1>

Gouveia, S. F., Villalobos, F., Dobrovolski, R., Beltrão-Mendes, R., & Ferrari, S. F. (2014). Forest structure drives global diversity of primates. *Journal of Animal Ecology*, 83(6), 1523–1530. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12241>

Grace, J. B. (2006). *Structural Equation Modeling and Natural Systems*. Cambridge University Press.

Grace, J. B., Anderson, T. M., Olf, H., & Scheiner, S. M. (2010). On the specification of structural equation models for ecological systems. *Ecological Monographs*, 80(1), 67–87. <https://doi.org/10.1890/09-0464.1>

Grace, J. B., & Bollen, K. A. (2005). Interpreting the Results from Multiple Regression and Structural Equation Models. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 86(4), 283–295. [https://doi.org/10.1890/0012-9623\(2005\)86\[283:ITRFMR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9623(2005)86[283:ITRFMR]2.0.CO;2)

Grace, J. B., Scheiner, S. M., Schoolmaster Jr., D. R., & Schoolmaster, D. R. (2015). Structural equation modeling: building and evaluating causal models. En G. A. Fox, S. Negrete-Yankelevich, & V. J. Sosa (Eds.), *Ecological statistics: Contemporary theory and application* (First, Número February, p. 389). Oxford University Press. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2005\)86\[810:ES\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2005)86[810:ES]2.0.CO;2)

- Grace, J. B., Schoolmaster, D. R., Guntenspergen, G. R., Little, A. M., Mitchell, B. R., Miller, K. M., & Schweiger, E. W. (2012). Guidelines for a graph-theoretic implementation of structural equation modeling. *Ecosphere*, 3(8), 44. <https://doi.org/10.1890/ES12-00048.1>
- Gurrutxaga, M., Rubio, L., & Saura, S. (2011). Key connectors in protected forest area networks and the impact of highways: a transnational case study from the Cantabrian Range to the Western Alps (SW Europe). *Landscape and Urban Planning*, 101(4), 310–320. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2011.02.036>
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., Lovejoy, T. E., Sexton, J. O., Austin, M. P., Collins, C. D., Cook, W. M., Damschen, E. I., Ewers, R. M., Foster, B. L., Jenkins, C. N., King, A. J., Laurance, W. F., Levey, D. J., Margules, C. R., ... Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1(2), e1500052. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>
- Harris Geospatial Solutions. (2018). Fast Line-of-sight Atmospheric Analysis of Hypercubes (FLAASH). <https://www.harrisgeospatial.com/docs/FLAASH.html>
- Hernando, A., Velázquez, J., Valbuena, R., Legrand, M., & García-Abril, A. (2017). Influence of the resolution of forest cover maps in evaluating fragmentation and connectivity to assess habitat conservation status. *Ecological Indicators*, 79(June 2016), 295–302. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.04.031>
- Hernando, Ana, Arroyo, L. A., Velázquez, J., & Tejera, R. (2012). Objects-based Image Analysis for Mapping Natura 2000 Habitats to Improve Forest Management. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing*, 78(9), 991–999. <https://doi.org/10.14358/PERS.78.9.991>
- Honorio, E., & Baker, T. R. (2010). Manual para el monitoreo del ciclo de carbono en bosques amazonicos. <https://doi.org/4267147>
- Hoyle, Rick H. (2012). Introduction and Overview. En Rick H. Hoyle (Ed.), *Handbook of Structure Equation Modeling* (pp. 3–16). Guilford Press. <https://doi.org/10.4135/9781412961288.n69>

- Instituto de Hidrología Meteorología y Estudios Ambientales. (2010). Leyenda nacional de coberturas de la tierra. Metodología CORINE Land Cover adaptada para Colombia, escala 1:100.000. En Area: Vol. TH-62-04-1. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales.
- Intergovernmental Panel on Climate Change. (2003). Good practice guidance for land use, land use change and forestry. En J. Penman, M. Gytarsky, T. Hiraishi, T. Krug, D. Kruger, R. Pipatti, L. Buendia, K. Miwa, T. Ngara, K. Tanabe, & F. Wagner (Eds.), Institute for Global Environmental Strategies. Institute for Global Environmental Strategies (IGES) for the IPCC ©. <http://www.ipcc-nggip.iges.or.jp>
- Intergovernmental Panel on Climate Change. (2006). IPCC guidelines for national greenhouse gas inventories. En H. S. Eggleston, L. Buendia, K. Miwa, T. Ngara, & K. Tanabe (Eds.), IGES, Japan.
- Jones, I. L., DeWalt, S. J., Lopez, O. R., Bunnefeld, L., Pattison, Z., & Dent, D. H. (2019). Above- and belowground carbon stocks are decoupled in secondary tropical forests and are positively related to forest age and soil nutrients respectively. *Science of The Total Environment*, 697, 133987. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.133987>
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113, 363–375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- Kline, R. B. (2015). Principles and practices of structural equation modelling (Fourth ed.). The Guilford Press.
- Lähde, E., Laiho, O., Norokorpi, Y., & Saksa, T. (1999). Stand structure as the basis of diversity index. *Forest Ecology and Management*, 115(2–3), 213–220. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00400-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00400-9)
- Laita, A., Kotiaho, J. S., & Mönkkönen, M. (2011). Graph-theoretic connectivity measures: What do they tell us about connectivity? *Landscape Ecology*, 26(7), 951–967. <https://doi.org/10.1007/s10980-011-9620-4>
- Lam, T. Y., & Maguire, D. A. (2012). Structural Equation Modeling: Theory and Applications in Forest Management. *International Journal of Forestry Research*, 2012, 1–16. <https://doi.org/10.1155/2012/263953>

- Lange, M., Eisenhauer, N., Sierra, C. A., Bessler, H., Engels, C., Griffiths, R. I., Mellado-Vázquez, P. G., Malik, A. A., Roy, J., Scheu, S., Steinbeiss, S., Thomson, B. C., Trumbore, S. E., & Gleixner, G. (2015). Plant diversity increases soil microbial activity and soil carbon storage. *Nature Communications*, 6. <https://doi.org/10.1038/ncomms7707>
- Laurance, W. F., Nascimento, H. E. M., Laurance, S. G., Andrade, A., Ribeiro, J. E. L. S., Giraldo, J. P., Lovejoy, T. E., Condit, R., Chave, J., Harms, K. E., & D'Angelo, S. (2006). Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(50), 19010–19014. <https://doi.org/10.1073/pnas.0609048103>
- Ledo, A., Condés, S., & Montes, F. (2012). Revisión de índices de distribución espacial usados en inventarios forestales y su aplicación en bosques tropicales. *Revista Peruana de Biología*, 19(1), 113–124.
- Lee, S. (2007). *Structural Equation Modelling: A Bayesian Approach*. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2009.09.012>
- Lefcheck, J. S. (2016). piecewiseSEM: piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(5), 573–579. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12512>
- Lei, X., Wang, W., & Peng, C. (2009). Relationships between stand growth and structural diversity in spruce-dominated forests in New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 39(10), 1835–1847. <https://doi.org/10.1139/X09-089>
- Lennox, G. D., Gardner, T. A., Thomson, J. R., Ferreira, J., Berenguer, E., Lees, A. C., Mac Nally, R., Aragão, L. E. O. C., Ferraz, S. F. B., Louzada, J., Moura, N. G., Oliveira, V. H. F., Pardini, R., Solar, R. R. C., Vaz-de Mello, F. Z., Vieira, I. C. G., & Barlow, J. (2018). Second rate or a second chance? Assessing biomass and biodiversity recovery in regenerating Amazonian forests. *Global Change Biology*, 24(12), 5680–5694. <https://doi.org/10.1111/gcb.14443>
- Lexerød, N. L., & Eid, T. (2006). An evaluation of different diameter diversity indices based on criteria related to forest management planning. *Forest Ecology and Management*, 222(1–3), 17–28. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.046>

- Lishinski, A. (2018). lavaanPlot: Path Diagrams for Lavaan Models via DiagrammeR (R package version 0.5.1.). <https://cran.r-project.org/package=lavaanPlot%0A>
- Lutz, J. A., Larson, A. J., Freund, J. A., Swanson, M. E., & Bible, K. J. (2013). The importance of large-diameter trees to forest structural heterogeneity. *PLoS ONE*, 8(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082784>
- Malhi, Y., Aragão, L. E. O. C., Metcalfe, D. B., Paiva, R., Quesada, C. A., Almeida, S., Anderson, L., Brando, P., Chambers, J. Q., da Costa, A. C. L., Hutyyra, L. R., Oliveira, P., Patiño, S., Pyle, E. H., Robertson, A. L., & Teixeira, L. M. (2009). Comprehensive assessment of carbon productivity, allocation and storage in three Amazonian forests. *Global Change Biology*, 15(5), 1255–1274. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01780.x>
- Mandal, R. A., Dutta, I. C., Jha, P. K., & Karmacharya, S. (2013). Relationship between Carbon Stock and Plant Biodiversity in Collaborative Forests in Terai , Nepal. *ISRN Botany*, 2013, 1–7. <https://doi.org/10.1155/2013/625767>
- Martínez López, D. (2016). Plan local de seguridad ciudadana 2017 - Yurimaguas. <http://apur.maps.arcgis.com/apps/MapSeries/index.html?appid=2fb6cf8998ba42c0b2fca025cff7283d>
- McCleary, K., & Mowat, G. (2002). Using forest structural diversity to inventory habitat diversity of forest-dwelling wildlife in the West Kootenay region of British Columbia. *Journal of Ecosystems and Management*, 2, 1–13. <http://www.jem.forrex.org/index.php/jem/article/viewArticle/231>
- McElhinny, C., Gibbons, P., & Brack, C. (2006). An objective and quantitative methodology for constructing an index of stand structural complexity. *Forest Ecology and Management*, 235(1–3), 54–71. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.07.024>
- McElhinny, C., Gibbons, P., Brack, C., & Bausch, J. (2005). Forest and woodland stand structural complexity: its definition and measurement. *Forest Ecology and Management*, 218, 1–24. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.08.034>

- McRae, B. H., Dickson, B. G., Keitt, T. H., & Shah, V. B. (2008). Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution, and conservation. *Ecology*, 89(10), 2712–2724. <https://doi.org/10.1890/07-1861.1>
- Nascimento, H. E. M., & Laurance, W. F. (2002). Total aboveground biomass in central Amazonian rainforests: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management*, 168(1–3), 311–321. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00749-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00749-6)
- Navarrete-Segueda, A., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Vázquez-Selem, L., & Siebe, C. (2018). Variation of main terrestrial carbon stocks at the landscape-scale are shaped by soil in a tropical rainforest. *Geoderma*, 313(June 2017), 57–68. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.10.023>
- Nero, B. F., Callo-Concha, D., & Denich, M. (2018). Structure, diversity, and carbon stocks of the tree community of Kumasi, Ghana. *Forests*, 9(9), 1–17. <https://doi.org/10.3390/f9090519>
- Neumann, M., & Starlinger, F. (2001). The significance of different indices for stand structure and diversity in forests. *Forest Ecology and Management*, 145(1–2), 91–106. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00577-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00577-6)
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O’Hara, B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, H., & Wagner, H. (2009). The Vegan Package: Community Ecology Package (1.15-1; Vol. 10, p. 190). <http://cran.r-project.org/>, <http://vegan.r-forge-r-project.org/>
- Oliveira, P., Asner, G. P., Knapp, D. E., Almeyda, A., Galvan-Gildemeister, R., Keene, S., Raybin, R., & Smith, R. (2007). Land-Use Allocation Protects the Peruvian Amazon. *Science*, 317(1233). <https://doi.org/10.1126/science.1146324>
- Ostapowicz, K., Vogt, P., Riitters, K. H., Kozak, J., & Estreguil, C. (2008). Impact of scale on morphological spatial pattern of forest. *Landscape Ecology*, 23(9), 1107–1117. <https://doi.org/10.1007/s10980-008-9271-2>
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., Phillips, O. L., Shvidenko, A., Lewis, S. L., Canadell, J. G., Ciais, P., Jackson, R. B., Pacala, S. W., McGuire, A. D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., & Hayes, D. (2011). A large

and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333(6045), 988–993.  
<https://doi.org/10.1126/science.1201609>

Paredes del Águila, P. (2014). Zonificación ecológica y económica de la provincia de Alto Amazonas - Temático de Hidrografía - Hidrobiología.

Paredes Riveros, M. (2014). Zonificación ecológica y económica de la provincia de Alto Amazonas - Temático de Clima. [siar.regionloreto.gob.pe/download/file/fid/51282](http://siar.regionloreto.gob.pe/download/file/fid/51282)

Paredes Riveros, M., Escobedo Torres, R., Torres Reyna, G. M., & Castro Medina, W. F. (2014). Zonificación ecológica y económica de la provincia de Alto Amazonas - Temático de Fisiografía. [siar.regionloreto.gob.pe/download/file/fid/51282](http://siar.regionloreto.gob.pe/download/file/fid/51282)

Parrotta, J. A., Wildburger, C., & Mansourian, S. (2012). Understanding relationships between biodiversity, carbon, forests and people: the key to achieving REDD+ objectives. A global assessment report prepared by the Global Forest Expert Panel on Biodiversity, Forest Management and REDD+. En *IUFRO World Series* (Vol. 31). <https://doi.org/1016-3263>

Pascual-Hortal, L., & Saura, S. (2006). Comparison and development of new graph-based landscape connectivity indices: towards the prioritization of habitat patches and corridors for conservation. *Landscape Ecology*, 21(7), 959–967.  
<https://doi.org/10.1007/s10980-006-0013-z>

Pascual-Hortal, L., & Saura, S. (2008a). Integración de la conectividad ecológica de los bosques en los instrumentos de planificación forestal a escala comarcal y regional. *Revista Montes*, 31–37. <http://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=2710803>

Pascual-Hortal, L., & Saura, S. (2008b). Integrating landscape connectivity in broad-scale forest planning through a new graph-based habitat availability methodology: application to capercaillie (*Tetrao urogallus*) in Catalonia (NE Spain). *European Journal of Forest Research*, 127(1), 23–31. <https://doi.org/10.1007/s10342-006-0165-z>

Pearl, J. (2012). The causal foundations of structural equation modeling. En R. H. Hoyle (Ed.), *Handbook of Structural Equation Modeling* (Número June, pp. 68–91). Guilford Press.

- Peck, J. E., Zenner, E. K., Brang, P., & Zingg, A. (2014). Tree size distribution and abundance explain structural complexity differentially within stands of even-aged and uneven-aged structure types. *European Journal of Forest Research*, 133(2), 335–346. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0765-3>
- Piu, H., & Menton, M. (2014). The context of REDD+ in Peru: drivers, agents and institutions (Occasional Paper 106 (ed.)). CIFOR. <http://www.cifor.org/library/6338/the-context-of-redd-in-brazil-drivers-agents-and-institutions-3rd-edition/>
- Pommerening, A. (2002). Approaches to quantifying forest structures. *Forestry*, 75(3), 305–324. <https://doi.org/10.1093/forestry/75.3.305>
- Pommerening, A., & Stoyan, D. (2006). Edge-correction needs in estimating indices of spatial forest structure. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(7), 1723–1739. <https://doi.org/10.1139/x06-060>
- Poorter, L., van der Sande, M. T., Thompson, J., Arets, E. J. M. M., Alarcón, A., Álvarez-Sánchez, J., Ascarrunz, N., Balvanera, P., Barajas-Guzmán, G., Boit, A., Bongers, F., Carvalho, F. A., Casanoves, F., Cornejo-Tenorio, G., Costa, F. R. C., de Castilho, C. V., Duivenvoorden, J. F., Dutrieux, L. P., Enquist, B. J., ... Peña-Claros, M. (2015). Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 24(11), 1314–1328. <https://doi.org/10.1111/geb.12364>
- Powers, J. S., & Marín-Spiotta, E. (2017). Ecosystem Processes and Biogeochemical Cycles in Secondary Tropical Forest Succession. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), 497–519. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022944>
- Pretzsch, H. (2009). *Forest Dynamics, Growth and Yield*. Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-88307-4>
- Puettmann, K. J., Coates, K. D., & Messier, C. (2010). A critique of silviculture: managing for complexity. En Press Island. <https://doi.org/10.1353/ecr.0.0012>
- R Core Team. (2019). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>

- Rayfield, B., Fortin, M.-J., & Fall, A. (2011). Connectivity for conservation: a framework to classify network measures. *Ecology*, 92(4), 847–858. <https://doi.org/10.1890/09-2190.1>
- Ries, L., Fletcher, R. J., Battin, J., & Sisk, T. D. (2004). Ecological Responses to Habitat Edges: Mechanisms, Models, and Variability Explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(1), 491–522. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130148>
- Riitters, K., Wickham, J., Costanza, J. K., & Vogt, P. (2016). A global evaluation of forest interior area dynamics using tree cover data from 2000 to 2012. *Landscape Ecology*, 31(1), 137–148. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0270-9>
- Roque, B. B., Koptur, S., & Sah, J. P. (2017). The effects of habitat fragmentation on the reproduction and abundance of *Angadenia berteroi*. *Journal of Plant Ecology*, 10(2), 340–348. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw024>
- Rosseel, Y. (2012). lavaan: An R Package for Structural Equation Modeling human forearm during rhythmic exercise. *Journal Of Statistical Software*, 48(2), 1–36. <https://doi.org/10.18637/jss.v048.i02>
- Rosseel, Y. (2020). Small sample solutions for structural equation modeling. En R. van de Schoot & M. Miočević (Eds.), *Small sample size solutions: A guide for applied researchers and practitioners* (pp. 226–238). Taylor & Francis. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Rubio, L., Bodin, Ö., Brotons, L., & Saura, S. (2015). Connectivity conservation priorities for individual patches evaluated in the present landscape: How durable and effective are they in the long term? *Ecography*, 38(8), 782–791. <https://doi.org/10.1111/ecog.00935>
- Rubio, L., & Saura, S. (2012). Assessing the importance of individual habitat patches as irreplaceable connecting elements: An analysis of simulated and real landscape data. *Ecological Complexity*, 11, 28–37. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2012.01.003>
- Saatchi, S., Asefi-Najafabady, S., Malhi, Y., Aragao, L. E. O. C., Anderson, L. O., Myneni, R. B., & Nemani, R. (2013). Persistent effects of a severe drought on

Amazonian forest canopy. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(2), 565–570. <https://doi.org/10.1073/pnas.1204651110>

Sabatini, F. M., Burrascano, S., Lombardi, F., Chirici, G., & Blasi, C. (2015). An index of structural complexity for apennine beech forests. *IForest*, 8(1), 314–323. <https://doi.org/10.3832/ifor1160-007>

Saura, S. (2012). Métodos y herramientas para el análisis de la conectividad del paisaje y su integración en los planes de conservación. En M. De la Cruz & F. T. Maestre (Eds.), *Avances en el Análisis Espacial de Datos Ecológicos: Aspectos Metodológicos y Aplicados* (pp. 1–46). Asociación Española de Ecología Terrestre.

Saura, S. (2018). Node self-connections in network metrics. *Ecology Letters*, 21(2), 319–320. <https://doi.org/10.1111/ele.12885>

Saura, S., & de la Fuente, B. (2017). Connectivity as the Amount of Reachable Habitat: Conservation Priorities and the Roles of Habitat Patches in Landscape Networks. En S. E. Gergel & M. G. Turner (Eds.), *Learning Landscape Ecology* (pp. 229–254). Springer New York. [https://doi.org/10.1007/978-1-4939-6374-4\\_14](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-6374-4_14)

Saura, S., Estreguil, C., Mouton, C., & Rodríguez-Freire, M. (2011). Network analysis to assess landscape connectivity trends: Application to European forests (1990-2000). *Ecological Indicators*, 11(2), 407–416. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.06.011>

Saura, S., Gonzales, S., & Elena-Roselló, R. (2011). Evaluación de los cambios en la conectividad de los bosques: el índice del Área Conexa Equivalente y su aplicación a los bosques de Castilla y León. *Revista Montes*, 106(106), 15–21.

Saura, S., & Pascual-Hortal, L. (2007). A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Planning*, 83(2–3), 91–103. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2007.03.005>

Saura, S., & Rubio, L. (2010). A common currency for the different ways in which patches and links can contribute to habitat availability and connectivity in the landscape. *Ecography*, 33(3), 523–537. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05760.x>

- Saura, S., Vogt, P., Velázquez, J., Hernando, A., & Tejera, R. (2011). Key structural forest connectors can be identified by combining landscape spatial pattern and network analyses. *Forest Ecology and Management*, 262(2), 150–160. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.03.017>
- Schulze, C. H., Waltert, M., Kessler, P. J. A., Pitopang, R., Leuschner, C., Steffandewenter, I., & Tschardtke, T. (2004). Biodiversity Indicator Groups of Tropical Land-Use Systems: Comparing Plants, Birds, and Insects. *Ecological Applications*, 14(5), 1321–1333. <https://doi.org/10.1890/02-5409>
- Shanthala Devi, B. S., Murthy, M. S. R., Debnath, B., & Jha, C. S. (2013). Forest patch connectivity diagnostics and prioritization using graph theory. *Ecological Modelling*, 251, 279–287. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.12.022>
- Slik, J. W. F., Paoli, G., Mcguire, K., Amaral, I., Barroso, J., Bastian, M., Blanc, L., Bongers, F., Boundja, P., Clark, C., Collins, M., Dauby, G., Ding, Y., Doucet, J. L., Eler, E., Ferreira, L., Forshed, O., Fredriksson, G., Gillet, J. F., ... Zweifel, N. (2013). Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. *Global Ecology and Biogeography*, 22(12), 1261–1271. <https://doi.org/10.1111/geb.12092>
- Smid, S. C., & Rosseel, Y. (2020). SEM with small samples: Two step modeling and factor score regression versus Bayesian estimation with informative priors. In R. van de Schoot & M. Miočević (Eds.), *Small sample size solutions: A guide for applied researchers and practitioners* (pp. 239–254). Taylor & Francis.
- Soille, P., & Vogt, P. (2009). Morphological segmentation of binary patterns. *Pattern Recognition Letters*, 30(4), 456–459. <https://doi.org/10.1016/j.patrec.2008.10.015>
- Spies, T. A. (1998). Forest structure: a key to the ecosystem. *Northwest Science*, 72(2), 34–36.
- Staudhammer, C. L., & LeMay, V. M. (2001). Introduction and evaluation of possible indices of stand structural diversity. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(7), 1105–1115. <https://doi.org/10.1139/cjfr-31-7-1105>
- Stevens, V. M., Polus, E., Wesselingh, R. A., Schtickzelle, N., & Baguette, M. (2004). Quantifying functional connectivity: experimental evidence for patch-specific

resistance in the Natterjack toad (*Bufo calamita*). *Landscape Ecology*, 19(8), 829–842. <https://doi.org/10.1007/s10980-004-0166-6>

Szmyt, J. (2014). Spatial statistics in ecological analysis: From indices to functions. *Silva Fennica*, 48(1), 1–31. <https://doi.org/10.14214/sf.1008>

Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K., & Merriam, G. (1993). Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 68(3), 571. <https://doi.org/10.2307/3544927>

Tchouto, M. G. P., De Boer, W. F., De Wilde, J. J. F. E., & Van der Maesen, L. J. G. (2006). Diversity Patterns in the Flora of the Campo-Ma'an Rain Forest, Cameroon: Do Tree Species Tell it All? *Biodiversity & Conservation*, 15(4), 1353–1374. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-5394-9>

Temesgen, H., Affleck, D., Poudel, K., Gray, A., & Sessions, J. (2015). A review of the challenges and opportunities in estimating above ground forest biomass using tree-level models. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 30(4), 326–335. <https://doi.org/10.1080/02827581.2015.1012114>

Thompson, P. L., Rayfield, B., & Gonzalez, A. (2017). Loss of habitat and connectivity erodes species diversity, ecosystem functioning, and stability in metacommunity networks. *Ecography*, 40(October 2016), 98–108. <https://doi.org/10.1111/ecog.02558>

Tischendorf, L., & Fahrig, L. (2000). On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos*, 90(1), 7–19. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.900102.x>

Torontow, V., & King, D. (2012). Forest complexity modelling and mapping with remote sensing and topographic data: a comparison of three methods. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 37(4), 387–402. <https://doi.org/10.5589/m11-047>

Turner, M. G., & Gardner, R. H. (2015). *Landscape ecology in theory and practice*. Springer New York. <https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2794-4>

Urban, D. L., Minor, E. S., Treml, E. A., & Schick, R. S. (2009). Graph models of habitat mosaics. *Ecology Letters*, 12(3), 260–273. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01271.x>

- Uroy, L., Ernoult, A., & Mony, C. (2019). Effect of landscape connectivity on plant communities: a review of response patterns. *Landscape Ecology*, 34(2), 203–225. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00771-5>
- Uuemaa, E., & Oja, T. (2017). Mapping the Abstractions of Forest Landscape Patterns. En T. K. Rimmel & A. H. Perera (Eds.), *Mapping Forest Landscape Patterns* (pp. 213–261). Springer New York. [https://doi.org/10.1007/978-1-4939-7331-6\\_6](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-7331-6_6)
- Valbuena, R. (2015). Forest structure indicators based on tree size inequality and their relationships to airborne laser scanning. *Dissertationes Forestales*, 2015(205), 87. <https://doi.org/10.14214/df.205>
- Vayreda, J., Gracia, M., Canadell, J. G., & Retana, J. (2012). Spatial patterns and predictors of forest carbon stocks in western mediterranean. *Ecosystems*, 15(8), 1258–1270. <https://doi.org/10.1007/s10021-012-9582-7>
- Velázquez, J., Gutiérrez, J., García-Abril, A., Hernando, A., Aparicio, M., & Sánchez, B. (2019). Structural connectivity as an indicator of species richness and landscape diversity in Castilla y León (Spain). *Forest Ecology and Management*, 432(September 2018), 286–297. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.035>
- Vieira, S., De Camargo, P. B., Selhorst, D., Da Silva, R., Hutyrá, L., Chambers, J. Q., Brown, I. F., Higuchi, N., Dos Santos, J., Wofsy, S. C., Trumbore, S. E., & Martinelli, L. A. (2004). Forest structure and carbon dynamics in Amazonian tropical rain forests. *Oecologia*, 140(3), 468–479. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1598-z>
- Vogt, P., Ferrari, J. R., Lookingbill, T. R., Gardner, R. H., Riitters, K. H., & Ostapowicz, K. (2009). Mapping functional connectivity. *Ecological Indicators*, 9(1), 64–71. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2008.01.011>
- Vogt, P., & Riitters, K. (2017). GuidosToolbox: universal digital image object analysis. *European Journal of Remote Sensing*, 50(1), 352–361. <https://doi.org/10.1080/22797254.2017.1330650>
- Vogt, P., Riitters, K. H., Estreguil, C., Kozak, J., Wade, T. G., & Wickham, J. D. (2007). Mapping spatial patterns with morphological image processing. *Landscape Ecology*, 22(2), 171–177. <https://doi.org/10.1007/s10980-006-9013-2>

- Vogt, P., Riitters, K. H., Iwanowski, M., Estreguil, C., Kozak, J., & Soille, P. (2007). Mapping landscape corridors. *Ecological Indicators*, 7(2), 481–488. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2006.11.001>
- von Gadow, K., Zhang, C. Y., Wehenkel, C., Pommerening, A., Corral-Rivas, J., Korol, M., Myklush, S., Hui, G. Y., Kiviste, A., & Zhao, X. H. (2012). Forest structure and diversity. En T. Pukkala & K. von Gadow (Eds.), *Continuous Cover Forestry* (Vol. 23, p. 55). Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-2202-6>
- Wang, W., Lei, X., Ma, Z., Kneeshaw, D. D., & Peng, C. (2011). Positive relationship between aboveground carbon stocks and structural diversity in spruce-dominated forest stands in New Brunswick, Canada. *Forest Science*, 57(6), 506–515. <https://doi.org/10.1111/oik.01525>
- Williams, J. (2004). Metrics for assessing the biodiversity values of farming systems and agricultural landscapes. *Pacific Conservation Biology*, 10(3), 145.
- Yepes, A. P., Navarrete, D., Duque, Á., Phillips, J., Cabrera, K., Alvarez, E., García, M. C., & Ordoñez, M. F. (2011). Protocolo para la estimación nacional y subnacional de biomasa - carbono en Colombia. IDEAM.
- Yuan, K. H., & Bentler, P. M. (2005). Asymptotic robustness of the normal theory likelihood ratio statistic for two-level covariance structure models. *Journal of Multivariate Analysis*, 94(2), 328–343. <https://doi.org/10.1016/j.jmva.2004.05.005>
- Zanne, A., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S., Miller, R., Swenson, N., Wiemann, M., & Chave, J. (2009). Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum. En *Ecology Letters*. Dryad Data Repository. <https://doi.org/doi:10.5061/dryad.234>
- Zeileis, A., & Kleiber, C. (2014). Package “ineq”: Measuring Inequality, Concentration, and Poverty (0.2-13; p. 15).
- Zenner, E. K. (2000). Do residual trees increase structural complexity in pacific northwest coniferous forests? *Ecological Applications*, 10(3), 800–810. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0800:DRTISC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0800:DRTISC]2.0.CO;2)

Zhang, Y., & Chen, H. Y. H. (2015). Individual size inequality links forest diversity and above-ground biomass. *Journal of Ecology*, 103(5), 1245–1252. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12425>

Zhang, Y., Chen, H. Y. H., & Taylor, A. R. (2017). Positive species diversity and above-ground biomass relationships are ubiquitous across forest strata despite interference from overstorey trees. *Functional Ecology*, 31(2), 419–426. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12699>

## VIII. ANEXOS

Anexo 1: Distribución de individuos identificados a nivel de especie por parcela

Especies	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ
<i>Alchornea latifolia</i>									14																	14
<i>Alchornea triplinervia</i>																			1							1
<i>Alchorneopsis floribunda</i>			1										1													2
<i>Allantoma pluriflora</i>		9																								9
<i>Allophylus divaricatus</i>																	1									1
<i>Allophylus floribundus</i>	2				1										1	1										5
<i>Allophylus paniculatus</i>																						7				7
<i>Alseis lugonis</i>												1	2													3
<i>Ampelocera edentula</i>	2																									2
<i>Andira macrothyrsa</i>												1					1									2
<i>Aniba hostmanniana</i>									1																	1

Species	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ
<i>Annona ambotay</i>					1																					1
<i>Annona edulis</i>																				2						2
<i>Annona fosteri</i>																					2					2
<i>Annona jucunda</i>																				2						2
<i>Annona papilionella</i>	2			1						2	2		2	1			1				1					12
<i>Apeiba membranacea</i>	6			1	1			1			1				2	1					3					16
<i>Aptandra tubicina</i>	1			1																						2
<i>Apuleia leiocarpa</i>					2			4			6	3		4	8	1	11				16					55
<i>Artocarpus altilis</i>														1			1									2
<i>Aspidosperma excelsum</i>		1																								1
<i>Aspidosperma parviflorum</i>					3																					3
<i>Aspidosperma parvifolium</i>							1																			1
<i>Aspidosperma spruceanum</i>			1																							1
<i>Astrocaryum chambira</i>		1											2		19		10									32
<i>Astrocaryum murumuru</i>								1				1					3									5
<i>Astronium graveolens</i>			1																	2						3
<i>Attalea butyracea</i>						1																				1

Especies	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ
<i>Bactris gasipaes</i>										4	9	3						15	3	4			7			45
<i>Banara nitida</i>	8							13				1		5	1		1			5	1					35
<i>Batocarpus amazonicus</i>										2																2
<i>Batocarpus orinocensis</i>													1													1
<i>Bauhinia tarapotensis</i>														5												5
<i>Bellucia pentamera</i>																				2			1			3
<i>Bixa orellana</i>														1							2					3
<i>Brosimum acutifolium</i>				1			1						2													4
<i>Brosimum guianense</i>						1	1										3									5
<i>Brosimum lactescens</i>	2		1	1			9																			13
<i>Brosimum potabile</i>				1																						1
<i>Brosimum rubescens</i>		7	2	2																						11
<i>Brosimum utile</i>							2																			2
<i>Browneopsis cauliflora</i>	2														1	4										7
<i>Browneopsis excelsa</i>	7																									7
<i>Buchenavia grandis</i>																				1						1
<i>Buchenavia macrophylla</i>		1																								1

Species	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ
<i>Buchenavia parvifolia</i>				1																						1
<i>Buchenavia viridiflora</i>		1					1																			2
<i>Byrsonima japurensis</i>				3												1										4
<i>Byrsonima poeppigiana</i>		2		1																						3
<i>Cabrlea canjerana</i>													4													4
<i>Calycophyllum megistocaulum</i>																1										1
<i>Calycophyllum spruceanum</i>									2																	2
<i>Capirona decorticans</i>											2															2
<i>Caryocar glabrum</i>					1																					1
<i>Casearia acuminata</i>										2				1			1									4
<i>Casearia arborea</i>							1						5	1	1					1						9
<i>Casearia combaymensis</i>					1																					1
<i>Casearia fasciculata</i>						1																				1
<i>Casearia gossypiosperma</i>																	1				2					3
<i>Casearia javitensis</i>							1																			1
<i>Casearia uleana</i>										2																2
<i>Cecropia distachya</i>		1				2																				3

Species	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ
<i>Cecropia ficifolia</i>							6								5		1								1	13
<i>Cecropia membranacea</i>	6							2	5											2					50	65
<i>Cecropia sciadophylla</i>		2		5		2							10						18				2			39
<i>Cedrela odorata</i>								1																		1
<i>Cedrelinga cateniformis</i>			1																							1
<i>Ceiba pentandra</i>									1					2												3
<i>Ceiba samauma</i>												1								1						2
<i>Chimarrhis brevipes</i>							1																			1
<i>Chimarrhis hookeri</i>	7										1					1				1	2				1	13
<i>Chrysophyllum amazonicum</i>		1		2		1																				4
<i>Chrysophyllum prieurii</i>			2				1																			3
<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i>			1	1																						2
<i>Cinchonopsis amazonica</i>			5																							5
<i>Citronella incarum</i>			1	2									1													4
<i>Citrus reticulata</i>																	9									9
<i>Clarisia biflora</i>	4									1						1										6
<i>Clarisia racemosa</i>				1																						1

Species	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ
<i>Clitoria arborea</i>											1															1
<i>Coccoloba densifrons</i>										2																2
<i>Combretum laxum</i>					2																					2
<i>Compsoeura sprucei</i>											1															1
<i>Conceveiba guianensis</i>		1																								1
<i>Conceveiba rhytidocarpa</i>		2	1		1	4																				8
<i>Connarus punctatus</i>																1										1
<i>Cordia alliodora</i>												1		2	1			11			2					17
<i>Cordia bicolor</i>							1													23		2				26
<i>Cordia ripicola</i>										4																4
<i>Cordia scabrifolia</i>	1																									1
<i>Cordia sprucei</i>					1										1											2
<i>Cordia ucayaliensis</i>				1		1																				2
<i>Cordia ulei</i>												4								1						5
<i>Couma macrocarpa</i>		1	1																							2
<i>Couroupita subsessilis</i>					1												1									2
<i>Crepidospermum goudotianum</i>					1							2														3

Species	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ
<i>Crudia glaberrima</i>																2										2
<i>Cupania cinerea</i>												2		2	2		4			4	2					16
<i>Cupania latifolia</i>										2											2					4
<i>Dacryodes hopkinsii</i>			1																							1
<i>Dacryodes sclerophylla</i>		1	7				2																			10
<i>Dalbergia monetaria</i>															2					1	16					19
<i>Damburneya purpurea</i>	2																									2
<i>Dendrobangia multinervia</i>					1																					1
<i>Dendropanax macropodus</i>				1																						1
<i>Diclinanona calycina</i>			1																							1
<i>Dictyoloma vandellianum</i>											3												1			4
<i>Diploptropis purpurea</i>			1			2							1		1	1										6
<i>Duguetia flagellaris</i>								1																		1
<i>Dussia discolor</i>							1																			1
<i>Dussia tessmannii</i>						1																				1
<i>Ecclinusa guianensis</i>			2	4																						6
<i>Endlicheria bracteata</i>												2														2

Species	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ
<i>Endlicheria chalsea</i>		1		2																						3
<i>Endlicheria formosa</i>				1			2																			3
<i>Endlicheria robusta</i>			1		1																					2
<i>Eriotheca macrophylla</i>						1																				1
<i>Erythroxylum citrifolium</i>							2																			2
<i>Eschweilera bracteosa</i>			1		1																					2
<i>Eschweilera chartaceifolia</i>							1																			1
<i>Eschweilera coriacea</i>		2	4	2	3															1						12
<i>Eschweilera grandiflora</i>			1																							1
<i>Eschweilera itayensis</i>		2		2	2		1																			7
<i>Eschweilera juruensis</i>	1																									1
<i>Eschweilera laevicarpa</i>		1	2	1	1																					5
<i>Eschweilera ovalifolia</i>			1	2												3										6
<i>Eschweilera parvifolia</i>			1																							1
<i>Eschweilera tessmannii</i>							2																			2
<i>Eugenia dittocrepis</i>							1																			1
<i>Eugenia florida</i>					1	1					1	2								2						7

Especies	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ
<i>Eugenia longicuspis</i>		2																								2
<i>Euterpe precatoria</i>	1	5				3		1								10				1						21
<i>Ficus citrifolia</i>	1										1		1	2	1											6
<i>Ficus gomelleira</i>																			1							1
<i>Ficus insipida</i>								6		11			1	2	3		1				1					25
<i>Ficus maxima</i>	2							1								2										5
<i>Ficus nymphaeifolia</i>																				1						1
<i>Ficus obtusifolia</i>														2												2
<i>Fusaea longifolia</i>						1																				1
<i>Garcinia madruno</i>		5													1											6
<i>Genipa americana</i>														2												2
<i>Guapira noxia</i>																					1					1
<i>Guarea carinata</i>								1																		1
<i>Guarea convergens</i>				1																						1
<i>Guarea glabra</i>					1																					1
<i>Guarea grandifolia</i>	1	1			2								1			1										6
<i>Guarea kunthiana</i>					1		1																			2

Species	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ
<i>Guarea pterorhachis</i>					1																					1
<i>Guarea silvatica</i>						1																				1
<i>Guarea trunciflora</i>	1			1	1																					3
<i>Guatteria guianensis</i>							1																			1
<i>Guatteria megalophylla</i>					1		2									1										4
<i>Guatteria ramiflora</i>											1		4			2										7
<i>Guatteria schomburgkian</i>				1									1													2
<i>Guatteria scytophylla</i>		2		2																						4
<i>Guazuma crinita</i>									26																	26
<i>Guazuma ulmifolia</i>	4							6		5									1							16
<i>Gustavia augusta</i>					1					3																4
<i>Gustavia longifolia</i>						1																				1
<i>Handroanthus chrysanthus</i>																	10									10
<i>Handroanthus obscurus</i>							1							2												3
<i>Handroanthus ochraceus</i>													3				1									4
<i>Handroanthus serratifolius</i>						1	1																			2
<i>Helicostylis scabra</i>		1	3	1			1						1													7

Especies	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ
<i>Helicostylis tomentosa</i>				1																						1
<i>Helicostylis turbinata</i>		1																								1
<i>Heliocarpus americanus</i>																			5						12	17
<i>Hevea guianensis</i>		2	2	3		2										8										17
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	4					2				1				1	2						3					13
<i>Himatanthus phagedaenicus</i>					1																					1
<i>Himatanthus tarapotensis</i>	1										6	2	11	3	6			10			2	2				43
<i>Huberodendron swietenioides</i>					1																					1
<i>Huertea glandulosa</i>	6																									6
<i>Hura crepitans</i>																2										2
<i>Inga acrocephala</i>			1																							1
<i>Inga acuminata</i>										13																13
<i>Inga alba</i>	2			1																						3
<i>Inga auristellae</i>					1		1				3		3													8
<i>Inga brachyrhachis</i>													1													1
<i>Inga capitata</i>	1	1			1							1														5
<i>Inga cayennensis</i>	2													1	1											4

Species	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ	
<i>Inga chartacea</i>		1																								1	
<i>Inga cylindrica</i>														1													1
<i>Inga edulis</i>															3	4		9				3			2	21	
<i>Inga lallensis</i>				2																						2	
<i>Inga longipes</i>																					3					3	
<i>Inga nobilis</i>										3																3	
<i>Inga paraensis</i>			1																							1	
<i>Inga poeppigiana</i>													3													3	
<i>Inga punctata</i>								2		3				1							2					8	
<i>Inga ruiziana</i>									1																	1	
<i>Inga sapindoides</i>										3							3				5				1	12	
<i>Inga sarayacuensis</i>					1																					1	
<i>Inga striata</i>	3																									3	
<i>Inga tenuistipula</i>				1																						1	
<i>Inga thibaudiana</i>				4		1	1				6	12	4		1			3	6	11			7			56	
<i>Iriartea deltoidea</i>		4			3											6										13	
<i>Iryanthera hostmannii</i>		4			5	1									4											14	

Species	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ
<i>Iryanthera juruensis</i>		2			3																					5
<i>Iryanthera laevis</i>				1																						1
<i>Iryanthera lancifolia</i>				4		2																				6
<i>Iryanthera macrophylla</i>		3	1	4	2	1																				11
<i>Iryanthera paradoxa</i>						2																				2
<i>Iryanthera paraensis</i>					1	1																				2
<i>Iryanthera tessmannii</i>	1				1	1	1																			4
<i>Iryanthera tricornis</i>		11	5																							16
<i>Jacaranda copaia</i>	2			2							3		6					4	22	4			3			46
<i>Jacaranda glabra</i>								1																		1
<i>Klarobelia inundata</i>	1																									1
<i>Kutchubaea semisericea</i>					1																					1
<i>Lacistema nena</i>	1							6	2			1	1	2	12		6			1						32
<i>Lacmellea floribunda</i>										1	2	5	1	2			7	1		1	2					22
<i>Lacmellea klugii</i>																						1				1
<i>Lacmellea peruviana</i>										1	2															3
<i>Lacunaria macrostachya</i>				1			2					1														4

Species	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ
<i>Laetia procera</i>				2							1															3
<i>Leonia glycyarpa</i>				3	5	1							3													12
<i>Licania apetala</i>	2	1	6			1																				10
<i>Licania intrapetiolaris</i>				1																						1
<i>Licania lata</i>			3																							3
<i>Licania micrantha</i>		1																								1
<i>Licania sothersiae</i>			2																							2
<i>Licaria guianensis</i>						1																				1
<i>Lindackeria paludosa</i>						2					1	1	9			1										14
<i>Lonchocarpus utilis</i>														1												1
<i>Luehea grandiflora</i>																	2									2
<i>Lunania parviflora</i>					2								1													3
<i>Mabea klugii</i>		7			1																					8
<i>Machaerium floribundum</i>						2																				2
<i>Machaerium latifolium</i>																	2				7					9
<i>Machaerium nyctitans</i>																					1					1
<i>Maclura tinctoria</i>	1													2			3				5					11

Species	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ
<i>Macoubea guianensis</i>			1																							1
<i>Macrolobium limbatum</i>				1																						1
<i>Maprounea guianensis</i>		2																								2
<i>Maquira calophylla</i>		1					1																			2
<i>Maquira coriacea</i>		1		2			1																			4
<i>Maquira guianensis</i>				1																						1
<i>Matayba guianensis</i>				1																						1
<i>Matayba inelegans</i>				1																						1
<i>Matayba macrostylis</i>									2																	2
<i>Matayba purgans</i>													1													1
<i>Matisia cordata</i>	2														1											3
<i>Matisia idroboi</i>							1																			1
<i>Matisia malacocalyx</i>							1																			1
<i>Mauritia flexuosa</i>						8																				8
<i>Maytenus macrocarpa</i>												1														1
<i>Meliosma herbertii</i>					1																					1
<i>Mezilaurus itauba</i>				1																						1

Species	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ
<i>Miconia affinis</i>													1							4						5
<i>Miconia decurrens</i>					1															2						3
<i>Miconia egensis</i>			3																							3
<i>Miconia eriocalyx</i>										1																1
<i>Miconia klugii</i>						1																				1
<i>Miconia lourteigiana</i>						1																				1
<i>Miconia pilgeriana</i>	1																									1
<i>Miconia pterocaulon</i>			2																							2
<i>Miconia tetrasperma</i>																				1						1
<i>Micropholis cylindrocarpa</i>						3																				3
<i>Micropholis guyanensis</i>		1					1																			2
<i>Micropholis sanctae-rosae</i>						1																				1
<i>Micropholis williamii</i>	1					1																				2
<i>Minquartia guianensis</i>					2																					2
<i>Mollia gracilis</i>											1	3				1										5
<i>Mouriri myrtifolia</i>					2	1																				3
<i>Mouriri nigra</i>					1																					1

Species	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ
<i>Myrcia</i>																1										1
<i>obumbrans</i>																										
<i>Myrciaria</i>				1																						1
<i>floribunda</i>																										
<i>Myroxylon</i>					1																					1
<i>balsamum</i>																										
<i>Naucleopsis</i>		4																								4
<i>concinna</i>																										
<i>Naucleopsis</i>																1										1
<i>humilis</i>				1																						1
<i>Naucleopsis</i>																										1
<i>krukovii</i>						1																				1
<i>Naucleopsis</i>																										1
<i>oblongifolia</i>																										
<i>Nealchornea</i>		4			1										1											6
<i>yapurensis</i>																										
<i>Nectandra</i>												4	1													5
<i>acuminata</i>																										
<i>Nectandra</i>				1																						1
<i>paucinervia</i>																										
<i>Neea</i>					1				4				1		1				1							8
<i>divaricata</i>																										
<i>Neea</i>	1	1			2										7					1						12
<i>floribunda</i>																										
<i>Neea</i>								2																		2
<i>laxa</i>																										
<i>Neea</i>	3																									3
<i>ovalifolia</i>																										
<i>Neea</i>														1			1									2
<i>parviflora</i>																										
<i>Ochroma</i>																					1		4		10	15
<i>pyramidale</i>																										
<i>Ocotea</i>																										
<i>aciphylla</i>			1			2																				3

Species	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ	
<i>Ocotea cernua</i>	1	1											2	3													7
<i>Ocotea oblonga</i>			1																								1
<i>Ocotea puberula</i>											9																9
<i>Oenocarpus bataua</i>		3	1	1		1											1										7
<i>Oenocarpus mapora</i>															3												3
<i>Ormosia amazonica</i>	1														1												2
<i>Ormosia coccinea</i>																				1							1
<i>Osteophloeum platyspermum</i>		1	5	1		1	1																				9
<i>Otoba glycyarpa</i>							6					1					2										9
<i>Otoba parvifolia</i>		1					2	1									3										7
<i>Oxandra xylopioides</i>		1			5																						6
<i>Pachira nitida</i>								2																			2
<i>Palicourea lasiantha</i>															1						1						2
<i>Parahancornia peruviana</i>			1																								1
<i>Parkia nitida</i>							1																				1
<i>Patinoa sphaerocarpa</i>																	2										2
<i>Paypayrola grandiflora</i>				1									1														2

Species	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ
<i>Pentagonia spathicalyx</i>					1																					1
<i>Pera benensis</i>																	1									1
<i>Perebea guianensis</i>																		1								1
<i>Perebea mollis</i>																				2						2
<i>Phyllanthus attenuatus</i>													1													1
<i>Phyllanthus juglandifolius</i>								1																		1
<i>Phytelephas macrocarpa</i>	2											3		1			5									11
<i>Piptadenia pteroclada</i>														1												1
<i>Piptocoma discolor</i>	3							4			34	6	1	7	8		1	26	75	4		49		65		283
<i>Platymiscium stipulare</i>					1							12			3	3										19
<i>Platymiscium ulei</i>							3																			3
<i>Pleurothyrium cuneifolium</i>												1														1
<i>Pourouma bicolor</i>		4				1												3		1						9
<i>Pourouma cecropiifolia</i>						3	1				11	1		2	1		1	43								63
<i>Pourouma guianensis</i>		1											1		13	1										16
<i>Pourouma minor</i>	3	1		1		1																				6
<i>Pourouma ovata</i>			4																							4

Species	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ
<i>Pourouma tomentosa</i>																2										2
<i>Pourouma villosa</i>				3			2																			5
<i>Pouteria bangii</i>						3							1													4
<i>Pouteria caimito</i>														8			1									9
<i>Pouteria durlandii</i>				2			1																			3
<i>Pouteria guianensis</i>		1																								1
<i>Pouteria lucuma</i>			1																							1
<i>Pouteria pallens</i>				1																						1
<i>Pouteria platyphylla</i>		1																								1
<i>Pouteria putamen-ovi</i>		1		1																						2
<i>Pouteria rostrata</i>			3				1																			4
<i>Pouteria torta</i>			1			2																				3
<i>Pouteria trilocularis</i>																1										1
<i>Pouteria vernicosa</i>		2		1			1																			4
<i>Protium altsonii</i>				1	3	2																				6
<i>Protium amazonicum</i>				1			3									1										5
<i>Protium apiculatum</i>																1										1

Species	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ
<i>Protium calendulinum</i>		2	5	3	1		1																			12
<i>Protium crassipetalum</i>		3	3				1																			7
<i>Protium ferrugineum</i>		1																								1
<i>Protium hebetatum</i>			2				2																			4
<i>Protium nodulosum</i>																2										2
<i>Protium sagotianum</i>				1																						1
<i>Protium strumosum</i>		1	1																							2
<i>Protium subserratum</i>						2																				2
<i>Protium trifoliolatum</i>				1																						1
<i>Pseudolmedia laevigata</i>				1																						1
<i>Pseudolmedia laevis</i>					1	5							2		1											9
<i>Pseudolmedia macrophylla</i>							1																			1
<i>Pseudopiptadenia suaveolens</i>													1													1
<i>Pseudoxandra angustifolia</i>							1																			1
<i>Pterocarpus amazonum</i>						3							1													4
<i>Pterocarpus rohrii</i>											2					2										4
<i>Qualea acuminata</i>						2																				2

Species	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ
<i>Remijia pedunculata</i>			1																							1
<i>Rinorea falcata</i>		3		2																						5
<i>Ruptiliocarpon caracolito</i>		2																								2
<i>Sacoglottis guianensis</i>					1																					1
<i>Sapium ciliatum</i>	1																									1
<i>Sapium glandulosum</i>		1							1																	2
<i>Sapium marmieri</i>	10											1				1										12
<i>Sarcaulus brasiliensis</i>		1					1																			2
<i>Schefflera morototoni</i>		1											2	5	1							3				12
<i>Senegalia loretensis</i>	4							2				3		2			1			3	1					16
<i>Senegalia tenuifolia</i>									4													7				11
<i>Senna multijuga</i>								8	3	1																12
<i>Senna silvestris</i>											17	3	2		2							9				33
<i>Simaba polyphylla</i>	1						1																			2
<i>Simira williamsii</i>	1																									1
<i>Sloanea laxiflora</i>		1																								1
<i>Sloanea robusta</i>		1																								1

Species	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ	
<i>Sloanea terniflora</i>				1																						1	
<i>Socratea exorrhiza</i>		1				3		3		2		4	6		6	15	4										44
<i>Solanum kioniotrichum</i>																							1	13		14	
<i>Sorocea pubivena</i>					1			2								1											4
<i>Sorocea steinbachii</i>	1																										1
<i>Spondias mombin</i>	1							1							1					1							4
<i>Sterculia apeibophylla</i>		1			1	2																					4
<i>Sterculia frondosa</i>				1			1																				2
<i>Sterigmatopetalum obovatum</i>		1		1																							2
<i>Strychnos tarapotensis</i>										1																	1
<i>Stryphnodendron paniculatum</i>						1																					1
<i>Swartzia amplifolia</i>																	2										2
<i>Swartzia arborescens</i>		1																									1
<i>Swartzia klugii</i>		1	1	2	2	1	2																				9
<i>Symphonia globulifera</i>		2					1																				3
<i>Tabernaemontana cymosa</i>	4																										4
<i>Tachigali pilosula</i>						2																					2

Especies	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ
<i>Tachigali schultesiana</i>					3																					3
<i>Tachigali vasquezii</i>																				1						1
<i>Talisia clathrata</i>					1																					1
<i>Tapirira guianensis</i>	3		8			1	2					2			1	1										18
<i>Tapirira obtusa</i>								2								2										4
<i>Tapirira retusa</i>				4			1																			5
<i>Terminalia amazonia</i>		1						3				1	2				1									8
<i>Tetragastris panamensis</i>	1						4																			5
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>										1	1	5			1		1			1						10
<i>Theobroma bicolor</i>														1												1
<i>Theobroma obovatum</i>					1	1																				2
<i>Theobroma subincanum</i>		1		2	1	1	1									2										8
<i>Thyrsodium bolivianum</i>					1																					1
<i>Toulicia reticulata</i>												1			1											2
<i>Tovomita carinata</i>				2		1																				3
<i>Tovomita laurina</i>						1																				1
<i>Trattinnickia boliviana</i>					2						1		2			1										6

Species	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ	
<i>Trema micrantha</i>																									13	13	
<i>Trichilia micrantha</i>			2																								2
<i>Trichilia pleeana</i>			2																								2
<i>Trichilia quadrijuga</i>					2											1											3
<i>Trichilia septentrionalis</i>					1																						1
<i>Triplaris weigeltiana</i>	1							5	28						1												35
<i>Trophis racemosa</i>							1																				1
<i>Trymatococcus amazonicus</i>			2			2					2		1														7
<i>Turpinia occidentalis</i>															1												1
<i>Unonopsis spectabilis</i>					1		1																				2
<i>Urera caracasana</i>																2	2										4
<i>Vantanea parviflora</i>							1																				1
<i>Vatairea erythrocarpa</i>				1													2										3
<i>Vatairea guianensis</i>		1												1													2
<i>Vernonia patens</i>																									36	36	
<i>Virola calophylla</i>			5			3														1							9
<i>Virola duckei</i>				1	4											2											7

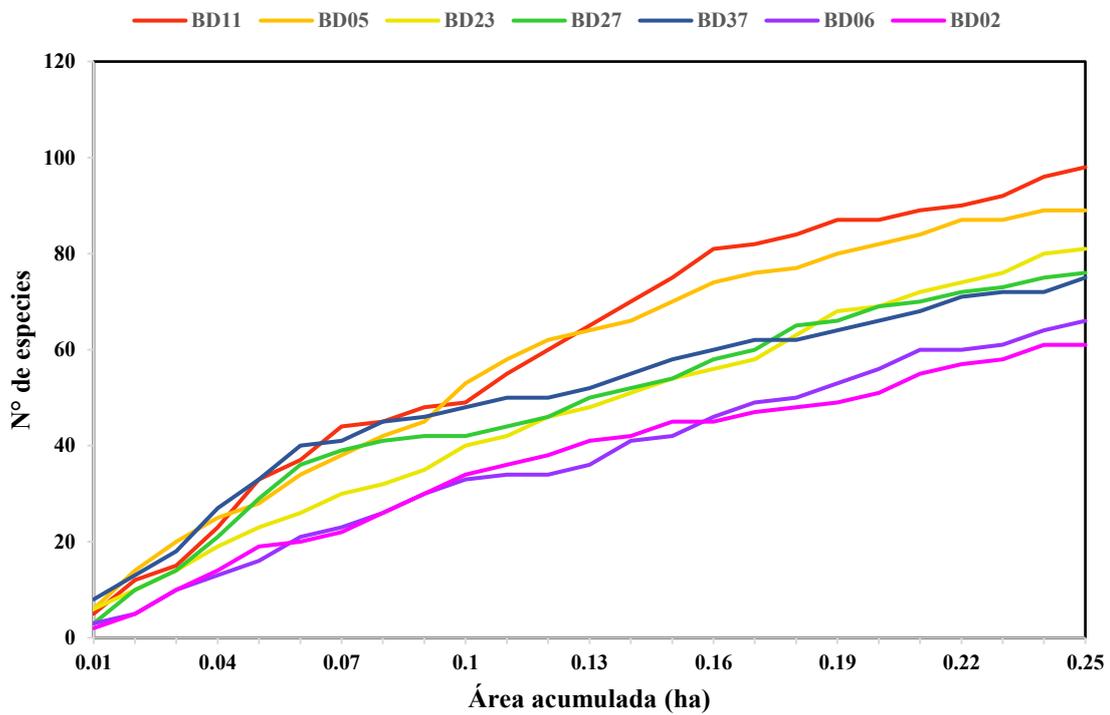
Species	BD 02	BD 05	BD 06	BD 11	BD 23	BD 27	BD 37	BI 29	BI 35	BI 36	BS 03	BS 26	BS 28	BS 30	BS 32	BS 38	BS 39	VS 10	VS 22	VS 24	VS 25	VS 07	VS 09	VS 13	VS 34	Σ
<i>Virola elongata</i>		1				11	1									1										14
<i>Virola flexuosa</i>					1																					1
<i>Virola loretensis</i>																4										4
<i>Virola mollissima</i>													1													1
<i>Virola multicostata</i>				1																						1
<i>Virola pavonis</i>		2		2					1																	5
<i>Virola sebifera</i>				2									1		1	1	1									6
<i>Vismia glabra</i>						1								1												2
<i>Vismia macrophylla</i>				1		4	2							2		1	2	6		5	3	23	1			50
<i>Vismia rusbyi</i>										1																1
<i>Vismia sandwithii</i>								34																		34
<i>Vochysia grandis</i>			1																							1
<i>Warszewiczia coccinea</i>														2			4									6
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>														1												1
<i>Zanthoxylum riedelianum</i>	17																			2						19
<i>Zygia longifolia</i>						1																				1

## Anexo 2: Curvas área-especie de cada parcela

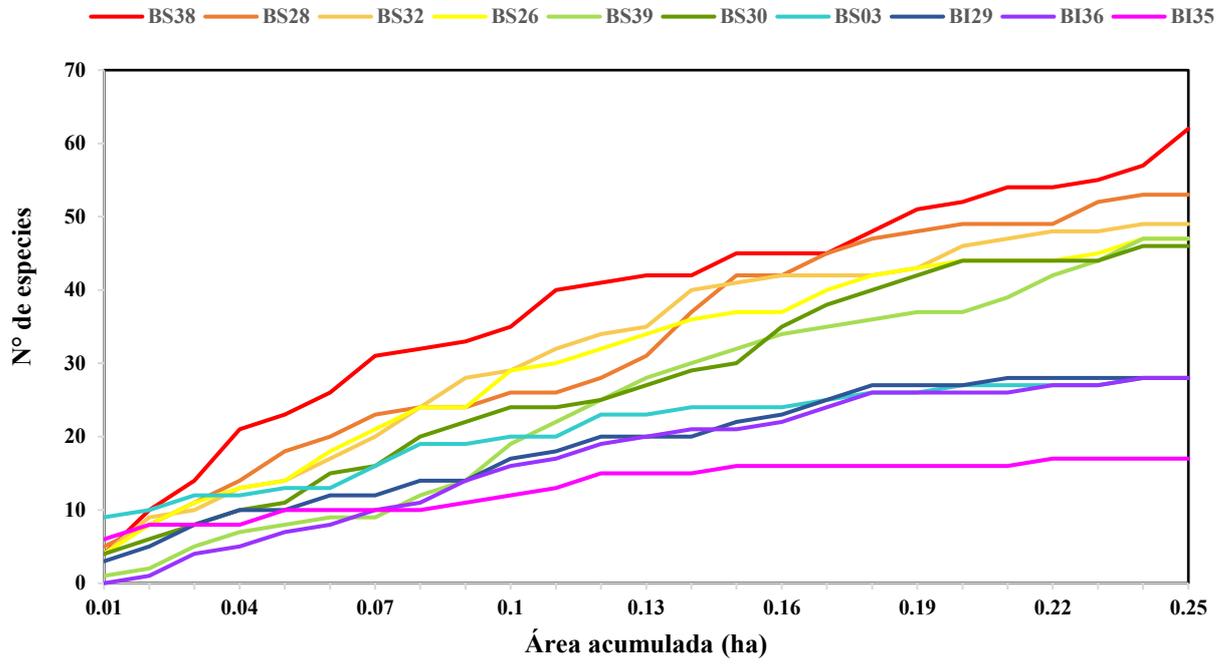
Se evaluó la relación especie – área, utilizando las 25 subparcelas (10 m x 10 m = 0,01 ha) de cada parcela evaluada (50 m x 50 m = 0,25 ha). Siendo la parcela de forma cuadrada, la evaluación siguió un sentido horario (siguiendo el orden sugerido en la tabla inferior), acumulándose nuevas especies a medida que estas aparecían.

5	6	7	8	9
4	19	20	21	10
3	18	25	22	11
2	17	24	23	12
1	16	15	14	13

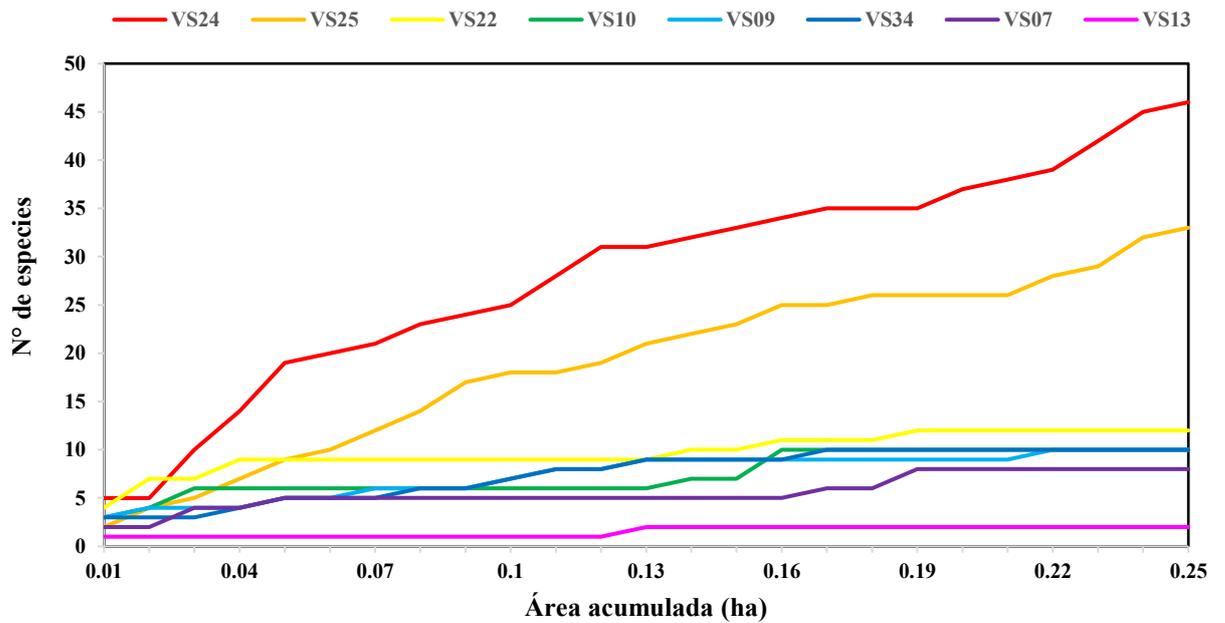
### Área-Especie (Bosques densos)



### Área-Especie (Bosques secundarios)



### Área-Especie (Vegetaciones secundarias)



### Anexo 3: Ecuaciones de altura

Las parcelas BI36, VS09 y VS13 no presentan ecuaciones debido a que se evaluó la altura de todos los individuos.

<b>Parcela</b>	<b>Ecuación de altura</b>	<b>Coefficiente de determinación</b>
<b>BD02</b>	$y = 10,389\ln(x) - 13,415$	$R^2 = 0,7046$
<b>BD05</b>	$y = 12,729\ln(x) - 17,991$	$R^2 = 0,7203$
<b>BD06</b>	$y = 8,9625\ln(x) - 9,1992$	$R^2 = 0,7282$
<b>BD11</b>	$y = 11,757\ln(x) - 16,068$	$R^2 = 0,8088$
<b>BD23</b>	$y = 12,583\ln(x) - 18,968$	$R^2 = 0,7997$
<b>BD27</b>	$y = 10,433\ln(x) - 13,269$	$R^2 = 0,6544$
<b>BD37</b>	$y = 12,615\ln(x) - 17,648$	$R^2 = 0,6580$
<b>BI29</b>	$y = 9,302\ln(x) - 11,542$	$R^2 = 0,7247$
<b>BI35</b>	$y = 10,302\ln(x) - 14,627$	$R^2 = 0,6922$
<b>BI36</b>	-	-
<b>BS03</b>	$y = 11,257\ln(x) - 14,856$	$R^2 = 0,7344$
<b>BS26</b>	$y = 9,5698\ln(x) - 11,997$	$R^2 = 0,6784$
<b>BS28</b>	$y = 12,511\ln(x) - 19,592$	$R^2 = 0,7002$
<b>BS30</b>	$y = 9,1388\ln(x) - 10,456$	$R^2 = 0,7056$
<b>BS32</b>	$y = 10,263\ln(x) - 12,538$	$R^2 = 0,7756$
<b>BS38</b>	$y = 7,7507\ln(x) - 6,8254$	$R^2 = 0,6764$
<b>BS39</b>	$y = 12,885\ln(x) - 21,376$	$R^2 = 0,7320$
<b>VS07</b>	$y = 7,1012\ln(x) - 5,4644$	$R^2 = 0,6025$
<b>VS09</b>	-	-
<b>VS10</b>	$y = 12,122\ln(x) - 15,555$	$R^2 = 0,6658$
<b>VS13</b>	-	-
<b>VS22</b>	$y = 6,9317\ln(x) - 4,0001$	$R^2 = 0,7385$
<b>VS24</b>	$y = 8,3084\ln(x) - 7,7202$	$R^2 = 0,6760$
<b>VS25</b>	$y = 6,5858\ln(x) - 3,457$	$R^2 = 0,7671$
<b>VS34</b>	$y = 6,0076\ln(x) - 4,1365$	$R^2 = 0,6391$

#### Anexo 4: Carbono orgánico en el suelo por parcela

Parcela	(0 – 10 cm)	(10 – 20 cm)	(20 – 50 cm)	Carbono total del suelo (Mg C*ha <sup>-1</sup> )
<b>BD02</b>	60,83	11,44	21,66	93,94
<b>BD05</b>	17,50	7,62	24,19	49,31
<b>BD06</b>	36,53	13,60	31,92	82,04
<b>BD11</b>	19,75	12,27	32,57	64,58
<b>BD23</b>	30,30	8,32	24,80	63,42
<b>BD27</b>	96,88	9,97	18,76	125,61
<b>BD37</b>	24,68	11,06	20,10	55,83
<b>BI29</b>	39,90	9,14	16,36	65,39
<b>BI35</b>	20,07	9,47	25,82	55,37
<b>BI36</b>	49,96	11,42	19,46	80,84
<b>BS03</b>	31,58	11,77	24,10	67,45
<b>BS26</b>	10,76	3,95	11,51	26,22
<b>BS28</b>	9,57	6,70	17,61	33,89
<b>BS30</b>	61,39	13,22	28,92	103,54
<b>BS32</b>	19,20	10,64	14,90	44,74
<b>BS38</b>	51,61	14,41	19,24	85,26
<b>BS39</b>	38,43	11,74	29,09	79,26
<b>VS07</b>	22,30	8,63	20,20	51,13
<b>VS09</b>	41,10	11,07	23,22	75,39
<b>VS10</b>	10,99	7,48	25,39	43,86
<b>VS13</b>	8,21	3,88	4,55	16,64
<b>VS22</b>	22,40	10,18	22,30	54,88
<b>VS24</b>	27,14	3,85	17,45	48,44
<b>VS25</b>	38,03	12,16	24,24	74,43
<b>VS34</b>	56,69	10,97	10,51	78,17

**Anexo 5: Valores puntuales de los atributos estructurales evaluados**

Parcela	R/CE	Shsp_my	Shsp_me	Gini	Dq	std	sth	Shh	Ind_my	Ind_me	Ab_my	Ab_me	E30	E40	E50	Npie	Nmy	Nt	Hoj
<b>BD02</b>	0,87	32,7	38,1	0,57	22,14	11,35	6,18	14,39	648	3125	24,95	5,04	80	32	24	1,18	15,72	21,99	4,40
<b>BD05</b>	0,99	44,0	22,6	0,53	24,40	11,55	6,64	12,70	684	1550	31,99	2,86	124	60	16	1,09	15,36	21,46	3,78
<b>BD06</b>	0,92	38,8	52,7	0,51	23,01	10,43	4,32	9,37	532	3425	22,12	4,42	88	36	8	1,47	122,40	132,90	4,39
<b>BD11</b>	1,03	51,1	34,1	0,59	25,16	13,17	6,03	11,90	636	2750	31,61	3,06	116	60	36	3,10	46,10	51,68	5,01
<b>BD23</b>	0,91	45,5	35,2	0,58	25,74	13,28	7,01	13,99	488	2500	25,39	3,28	96	36	20	3,06	9,52	13,59	5,28
<b>BD27</b>	1,05	39,2	34,9	0,49	22,89	9,86	5,79	12,33	584	2225	24,04	3,79	120	32	8	1,81	31,54	41,97	2,13
<b>BD37</b>	0,86	34,4	27,4	0,54	28,01	13,45	7,16	13,05	488	2825	30,08	3,17	136	72	28	0,39	76,65	85,29	3,94
<b>BI29</b>	0,87	15,1	15,8	0,49	19,28	8,75	4,43	10,82	472	1850	13,78	2,41	28	12	12	1,94	14,46	16,79	1,47
<b>BI35</b>	0,60	7,9	5,2	0,47	20,82	8,75	4,50	9,49	456	250	15,53	0,61	48	8	4	0,42	7,26	9,92	1,88
<b>BI36</b>	0,79	7,6	12,1	0,64	26,98	15,43	7,48	10,37	276	1825	15,78	1,99	64	36	24	0,74	32,54	36,16	2,96
<b>BS03</b>	0,87	10,3	16,1	0,46	21,01	8,45	4,87	8,72	652	3300	22,60	5,99	88	12	4	0,87	8,82	15,47	3,40
<b>BS26</b>	0,93	19,8	18,6	0,48	20,06	8,61	5,13	10,47	492	2175	15,56	3,98	40	12	8	1,82	32,07	35,68	3,27
<b>BS28</b>	0,91	30,7	19,8	0,46	19,85	8,02	5,29	11,30	548	3450	16,96	5,12	56	8	0	1,11	11,42	15,98	5,54
<b>BS30</b>	0,92	29,7	21,2	0,43	22,99	8,76	4,34	8,36	424	2075	17,60	3,82	84	16	0	2,08	9,24	12,00	3,57
<b>BS32</b>	0,93	20,0	22,7	0,44	21,06	8,17	4,86	9,14	588	2025	20,49	3,33	56	12	4	0,63	3,48	7,05	3,73
<b>BS38</b>	1,01	31,6	12,5	0,49	20,29	8,90	4,86	10,23	620	1525	20,04	3,47	76	24	4	2,84	13,26	17,72	3,63
<b>BS39</b>	0,73	26,3	7,7	0,45	21,13	8,50	6,22	11,29	564	850	19,78	0,96	0	16	8	1,04	5,70	11,08	5,34
<b>VS10</b>	0,91	5,0	15,3	0,39	18,48	6,40	5,05	8,91	472	2725	12,67	4,71	24	0	0	0,36	33,24	37,87	3,53
<b>VS22</b>	0,93	4,9	6,4	0,25	14,08	3,40	1,78	3,88	544	3775	8,47	6,20	4	0	0	0,53	40,10	45,60	5,41
<b>VS24</b>	0,72	24,6	17,5	0,37	18,29	5,91	3,40	6,31	532	2250	13,97	5,26	28	0	0	0,37	11,04	15,28	3,69
<b>VS25</b>	0,79	22,6	21,0	0,4	20,37	7,15	3,38	6,89	432	2300	14,08	3,45	32	4	0	0,86	19,18	23,12	5,99
<b>VS07</b>	0,94	4,9	4,2	0,38	14,80	5,27	2,21	4,76	356	3525	6,13	5,78	12	4	0	0,00	0,45	2,60	2,61
<b>VS09</b>	0,81	4,4	6,1	0,32	15,97	4,44	3,56	6,08	180	5000	3,60	6,93	0	0	0	0,88	19,8	22,74	4,64
<b>VS13</b>	0,74	1,3	1,3	0,3	15,12	4,02	2,34	4,52	284	1100	5,10	2,25	0	0	0	0,04	0,00	1,80	2,22
<b>VS34</b>	0,71	5,8	2,1	0,3	14,54	3,95	1,86	4,44	556	1775	9,23	4,30	0	0	0	0,87	1,17	3,82	1,75

## **Anexo 6: Definición de constructos teóricos**

### **1. Complejidad estructural**

Puettmann *et al.* (2010) definen a la complejidad como un concepto que caracteriza a un sistema con varias partes interrelacionadas que interactúan entre ellas, señalando a los bosques como un ejemplo perfecto de esta definición, al clasificarlos como sistemas adaptativos altamente complejos, en la forma que estos se modifican a sí mismos (adaptan) en respuesta a su entorno ambiental y biológico. Sin embargo, los conceptos de lo que constituye la complejidad y, especialmente, los tipos de complejidad que son más relevantes para cumplir los objetivos del manejo forestal, han ido cambiando a lo largo del tiempo (Fahey *et al.*, 2018). El mismo autor, en una extensa revisión del concepto de complejidad utilizado en el estudio de bosques, logra definir 3 tipos de complejidad que son reiteradamente mencionadas en distintas investigaciones: complejidad estructural, complejidad funcional y complejidad adaptativa; en este caso, el trabajo se avocará solo al estudio de la complejidad estructural. La complejidad estructural es esencialmente una medida del número de diferentes atributos estructurales presentes y la abundancia relativa de cada uno de estos atributos (McElhinny *et al.*, 2005). A su vez, involucra la interacción entre tales atributos, de forma que la comparación cuantitativa entre distintas unidades requiere de análisis multivariados extensos (McElhinny *et al.*, 2005; Spies, 1998).

### **2. Conectividad estructural**

Por su parte, el constructo “Conectividad estructural” es entendido en función a la organización de los atributos de un paisaje, en relación a su continuidad o a la aparición de barreras entre ellos (Taylor *et al.*, 1993). La conectividad estructural se equipara con la contigüidad del hábitat y se mide analizando la estructura del paisaje, independiente de los atributos propios de los organismos de interés (Tischendorf & Fahrig, 2000), evaluando si los elementos del paisaje son contiguos o están vinculados físicamente entre sí (Turner & Gardner, 2015). La conectividad estructural se puede medir con relativa facilidad, por ejemplo, utilizando métricas del paisaje obtenidas por medio de sistemas de información geográfica, evaluando la topología de las redes de hábitats o poblaciones o simplemente estimando las distancias geográficas entre estas (Aavik *et al.*, 2014).