



Equivalencia entre modelos alométricos y alometría pantropical flexible

Equivalence of allometric models and pantropical flexible allometry

Fernando Paz-Pellat^{1*} y Alma S. Velázquez-Rodríguez²

¹ GRENASER, Colegio de Postgraduados. Campus Montecillo. Montecillo, Estado de México, México.

² Universidad Autónoma del Estado de México. Facultad de Ciencias. Toluca, Estado de México, México.

* Autor de correspondencia: ferpazpel@gmail.com

RESUMEN

La estimación de la biomasa aérea total en bosques tropicales es una tarea crítica para la gestión forestal y los mercados del carbono. Los modelos pantropicales multiespecies y multisitios tratan de desarrollar estimaciones para el caso general de falta de conocimiento de modelos locales específicos. Bajo un enfoque algebraico simple, este trabajo presenta las equivalencias entre los modelos analizados, los cuales son parametrizados por regresión lineal simple en el espacio log-log mediante una base de datos pantropical (bosques tropicales), con 4004 mediciones en 58 sitios en el mundo; incluye mediciones del diámetro a la altura del pecho (D) y altura total (H), así como estimaciones de la densidad de la madera (ρ). Los resultados soportan la equivalencia de los modelos alométricos. Adicionalmente se realizó una parametrización de los modelos alométricos usando la base de datos pantropical a través de regresión lineal simple de las transformaciones logarítmicas de los modelos. El modelo que usa D, H y ρ a nivel local (clases de densidad o sitios) resulta en la estimación con menor error. El modelo alométrico pantropical estimado se propone como un modelo global; aunque con una discusión sobre su aplicabilidad con relación a los modelos locales. Una aproximación al modelo global es introducida al parametrizar un modelo en función de la densidad de la madera y dos enfoques con relación al exponente de la relación potencial analizada. Los modelos pantropicales desarrollados muestran estimaciones ligeramente mejores que el modelo pantropical, dando flexibilidad al error de estimación al asociarlo a la densidad de la madera de las especies de árboles.

PALABRAS CLAVE: bosques tropicales, densidad de la madera, modelos generales, relación entre constantes y exponentes, transformación logarítmica.

ABSTRACT

Estimating total aerial biomass, and carbon, in tropical forests is a critical task for forest management and carbon markets, for which various allometric models have been developed for this purpose. Pantropical, multi-species and multi-site models, try to develop estimates for the general case of lack of knowledge of specific local models. The application of allometric models is based on the selection of the "best" model using some metric of the estimation error. To put into perspective the equivalence of the main models used in the literature, under a simple algebraic approach, this paper presents the equivalences between the analyzed models, which are parameterized by simple linear regression in the log-log space, using a pantropical database (tropical forests) with 4004 measurements at 58 sites in the world, which includes measurements of diameter at breast height (D) and total height (H), as well as measurements or estimates of wood density (ρ). The results support the equivalence of the allometric models. Additionally, a parameterization of the allometric models was carried out utilizing the pantropical database using simple linear regression of the logarithmic transformations of the models. The results show that the model that uses D, H and ρ at the local level (density classes or sites) results in the estimation with the lowest error. The pantropical allometric model estimated from the database has been proposed as a global model, although with a discussion about its applicability in relation to local models. An approach to the global model is introduced by parameterizing a model as a function of the density of the wood and two approaches in relation to the exponent of the analyzed potential relationship. The results show that the pantropical models developed show slightly better estimates than the pantropical model in use, giving flexibility to the estimation error when associating it with the wood density of the tree species.

KEYWORDS: tropical forests, wood density, general models, relationship between constants and exponents, logarithmic transformation.

INTRODUCCIÓN

La estimación del volumen y biomasa aérea de bosques y selvas permite cuantificar los almacenes de madera y carbono para la gestión forestal y los mercados del carbono. Para realizar esta tarea, generalmente se hace uso del concepto de alometría (Huxley, 1924), usando un modelo del tipo $Y = aX^b$, donde a y b son parámetros empíricos. Las variables medidas de los árboles utilizadas para X son, por lo general (Brown, 1997; Chave et al., 2005 y 2014; Vargas et al., 2017): el diámetro a la altura del pecho (1.3 m) o D, la altura total o H y la densidad de la madera o ρ ; aunque también son utilizadas las dimensiones de la copa de los árboles (Goodman, Phillips y Baker, 2014).

Con relación a la incertidumbre de las estimaciones alométricas para cuantificar biomasa aérea o carbono, la selección del modelo alométrico es una de las principales fuentes de error (Pelletier, Kirby y Potvin, 2010; Molto, Rossi y Blanc, 2013; Picard, Boyemba y Rossi, 2015). La selección de un modelo alométrico está basada en la utilización de una o varias métricas del error de estimación (error residual estándar, coeficiente de determinación, sesgo, etc.), por lo que no hay un criterio universal aceptado de incertidumbre para esta tarea. Generalmente, los modelos alométricos son generados a nivel de especie arbórea en un sitio específico, por lo que se han generado compilaciones de modelos de especies (Jenkins, Chojnacky, Heath y Birdsey, 2004; Henry et al., 2011; Rojas-García, de Jong, Martínez y Paz, 2015) para su aplicación a escala regional y nacional bajo el supuesto de que existe una representación espacial de las ecuaciones alométricas más allá de su lugar de desarrollo, lo cual conlleva alta incertidumbre (Jenkins, Chojnacky, Heath y Birdsey, 2003; Temesgen, Affleck, Poudel, Gray y Sessions, 2015), ya que los parámetros de los modelos alométricos son dependientes de múltiples factores, entre los cuales están el tipo de vegetación, clima, estructura de la población arbórea, arquitectura de los árboles, condición del sitio, ontogenia, entre otros (Nuno, Tomé, Tomé, Soares y Fontes, 2007; Wutzler, Wirth y Schumacher, 2008; Genet et al., 2011; Chave et al., 2014; Paul et al., 2016; Forrester et al., 2017).

La alternativa al uso de ecuaciones alométricas a nivel especies es el desarrollo de modelos alométricos a nivel de conjuntos de árboles de diferentes especies en tipos de vegetación específicos o generales (Brown, Gillespie y Lugo, 1989; Djomo, Ibrahim, Saborowski y Gravenhurst, 2010; Chave et al., 2005 y 2014; Feldpausch et al., 2011). Estos modelos son implementados directamente en bases de datos de mediciones en cada árbol. Un enfoque diferente a las mediciones de campo es la extracción de valores de las ecuaciones alométricas compiladas para conjuntos de especies (Pastor, Aber y Melillo, 1984), de donde se seleccionan datos uniformemente espaciados entre el máximo y mínimo de D, para después ajustar un modelo alométrico general (Jenkins et al., 2003; Chojnacky, Heath y Jenkins, 2014).

Las variables consideradas en el ajuste de modelos alométricos multiespecie y multisitio utilizan solo el diámetro (Brown, Gillespie y Lugo 1989), aunque algunos autores (Chave et al., 2005 y 2014; Feldpausch et al., 2011) consideran que la inclusión de la altura reduce los errores de estimación, y otros (Molto, Rossi y Blanc, 2013; Paul et al., 2016), argumentan que su inclusión no mejora significativamente las estimaciones. Otra variable considerada en el desarrollo de modelos alométricos generalizados para determinar la biomasa es la densidad de la madera, ya que esta se relaciona con la filogenia (Baker et al., 2004) y ordena los puntos agrupándolos en clases para el desarrollo de ecuaciones alométricas por grupos (Jenkins et al., 2003; Chojnacky et al., 2014; Nam, van Kuijk y Anten, 2016; Huy et al., 2016). El desarrollo reciente de modelos alométricos generalizados usa las variables D, H y ρ (Chave et al., 2005 y 2014), donde la densidad que se considera es la densidad promedio de la madera de cada especie, ya sea medida o estimada de bases de datos globales (Chave et al., 2009; Zanne et al., 2009). Las mediciones de la densidad de madera muestran alta variabilidad (Álvarez, Benítez, Velázquez y Cogollo, 2013), por lo que el uso de estimaciones usando la especie, género o familia de bases de datos (Chave et al., 2014) conlleva una incertidumbre no cuantificada. La densidad de la madera a nivel de sitio, o sitios, muestra una reducción en sus valores al



incrementarse D (Chave *et al.*, 2004) o H (lida *et al.*, 2012; Tesfaye, Bravo-Oviedo, Brao, Pando y Herrero de Aza, 2019), por lo que algunos autores han propuesto un ajuste de los modelos alométricos por la densidad de la madera de cada especie en relación con el promedio general (Baker *et al.*, 2004; Chave *et al.*, 2004).

Actualmente existe una discusión sobre el uso de modelos generales o específicos al sitio, donde muchos autores (van Breugel, Ransijn, Craven, Bongers y Hall, 2001; Basuki, van Laake, Skidmore y Hussin, 2009; Henry *et al.*, 2010; Álvarez *et al.*, 2012; Ngomanda *et al.*, 2013; Sato *et al.*, 2015; Ploton *et al.*, 2016; Manuri *et al.*, 2016) argumentan que existen diferencias significativas en las estimaciones; aunque otros autores (Vieilledent *et al.*, 2012; Fayolle, Doucet, Gillet, Bourland y Lejeune, 2013; Chave *et al.*, 2014; Paul *et al.*, 2016) registran estimaciones no significativamente diferentes a los modelos generales. La discusión está sesgada, ya que el uso de un modelo alométrico multisitio y multiespecie en cada sitio tiene mayor incertidumbre en relación con los modelos específicos de los sitios, a menos que la dispersión de las mediciones sea pequeña en el análisis multiespecie o multisitio, cosa que raramente sucede en la realidad.

OBJETIVOS

Los objetivos de este trabajo fueron demostrar que los modelos alométricos generalmente usados en la literatura son equivalentes entre sí, con métricas de incertidumbre relacionadas, y desarrollar un modelo alométrico pantropical (bosques tropicales) flexible con menor o igual incertidumbre que los publicados. Los objetivos anteriores son condicionales a la hipótesis de que la densidad promedio de una especie de árbol no varía con las dimensiones de los árboles y es representativa de la especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

Modelos alométricos y su equivalencia

Los principales modelos alométricos para estimar la biomasa aérea total (B) son los siguientes:

$$\text{Modelo A1: } B = a_d D^{b_d} \quad (1)$$

$$\text{Modelo A2: } B = a_v (D^2 H)^{b_v} \quad (2)$$

$$\text{Modelo A3: } B = a_{vd} (\rho D^2 H)^{b_{vd}} = a_{vd} \rho^{b_{vd}} (D^2 H)^{b_{vd}} \quad (3)$$

$$\text{Modelo A4: } B = a_{v0} (D^2 H) \quad (4)$$

$$\text{Modelo A5: } B = a_p D^{b_p} H^{c_p} \quad (5)$$

Una relación complementaria es el modelo alométrico entre la altura (H) y el diámetro (D), la cual es la siguiente (Niklas, 1994; Feldpausch *et al.*, 2011 y 2012; Hulshof, Swenson y Weiser, 2015):

$$\text{Modelo H1: } H = a_{hd} D^{b_{hd}} \quad (6)$$

En lo siguiente, el modelo A3 será usado como referencia, y todos los modelos (A1-A5) serán convertidos al modelo A1 para entender las relaciones entre los parámetros a y b . Comparando la relación (3) con la (2), se obtiene:

$$a_v = a_{vd} \rho^{b_{vd}} \text{ y } b_v = b_{vd} \quad (7)$$

que implica que no hay diferencias entre el uso de ambos modelos y a_v está relacionada con ρ a través de un modelo potencial.

Ahora bien, sustituyendo la relación (6) en relación (2) se obtiene:

$$B = a_v (a_{hd})^{b_v} D^{(2 + b_{hd})b_v} \quad (8)$$

Al compararla con la relación (1) implica:

$$a_d = a_v (a_{hd})^{b_v} \text{ y } b_d = (2 + b_{hd})b_v \quad (9)$$

Dadas las relaciones (7), se obtiene:

$$a_d = a_{vd} \rho^{b_{vd}} (a_{hd})^{b_{vd}} \text{ y } b_d = (2 + b_{hd})b_{vd} \quad (10)$$

Finalmente, sustituyendo la relación (6) en la (2) se obtiene:

$$B = a_p(a_{hd})^{b_p} D^{(b_p + b_{hd}c_p)} \quad (11)$$

que al compararla con la relación (1) implica:

$$a_d = a_p(a_{hp})^{b_p} \text{ y } b_d = b_p + b_{hd}c_p \quad (12)$$

Si se usa ρ en el modelo A5, $B = a_p(\rho D^{b_p} H^{c_p})$ (Schumacher y Hall, 1933), se sigue el mismo procedimiento utilizado para generar la relación (10).

El caso de la relación (4), caso particular de la relación (2), solo hay que sustituir $b_v = 1$ en las relaciones (9) (Návar, 2010b).

Los desarrollos mostrados implican que todos los modelos están relacionados entre sí y que no hay un “mejor” modelo *a priori*, dado que también los errores de estimación están relacionados entre sí, aunque sí existe una métrica de menor error.

Estimaciones estadísticas de los parámetros de los modelos alométricos

La ecuación alométrica dada por:

$$Y = aX^b \quad (13)$$

puede transformarse logarítmica como:

$$\ln(Y) = Y' = \ln(a) + b\ln(X) + \ln(\varepsilon) \quad (14)$$

para estimar los parámetros a y b por regresión lineal simple, donde ε es el error de estimación.

Considerando que la transformación inversa de la relación (14) introduce sesgos, es necesario corregirlos como (Baskerville, 1972):

$$Y = \exp\left[\frac{\sigma}{2} + a + b\ln(X)\right] \quad (15)$$

donde σ es la desviación estándar (error estándar residual o EER) del error ε , el cual es supuesto como distribuido

normalmente con media cero y desviación estándar σ , definida como:

$$\sigma = EER = \sqrt{\frac{1}{n-p} \sum_{i=1}^n (Y'_i - \hat{Y}'_i)^2} \quad (16)$$

donde \hat{Y}'_i es el valor estimado, Y'_i el valor medido, n el número de datos y p los parámetros del modelo ($p = 2$).

El ajuste de los modelos alométricos se analiza usando diferentes métricas del error de estimación, incluyendo el coeficiente de determinación (R^2), la raíz del error cuadrático medio (RECM), $S = \ln(Y)$:

$$RECM = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (Y'_i - \hat{Y}'_i)^2} \quad (17)$$

y por el error relativo medio (ERM) y error absoluto medio (EAM), ambos en porcentaje:

$$ERM = 100 \left\{ \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{|Y'_i - \hat{Y}'_i|}{Y'_i} \right\} \quad (18)$$

$$EAM = 100 \left\{ \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left| \frac{Y'_i - \hat{Y}'_i}{Y'_i} \right| \right\} \quad (19)$$

La relación entre el EER y la RECM está dada por:

$$EER = \left[\frac{n^2}{(n-p)^2} \right] RECM \quad (20)$$

Un punto importante de enfatizar es que los desarrollos algebraicos de la equivalencia entre los modelos alométricos son válidos si y solo si para estimaciones de regresión lineal simple (incluyendo el análisis multivariado del modelo A5). En el caso de regresiones no lineales, las equivalencias mostradas no son válidas y requieren de desarrollos más complejos. En esta perspectiva, todos los análisis siguientes usan el espacio log-log para mostrar resultados, lo que no invalida los desarrollos, al poder transformar los resultados al espacio aritmético a través de la relación (15).



Base de datos de alometría pantropical

La base de datos pantropical (bosques tropicales) analizada es la utilizada por Chave *et al.* (2014), disponible públicamente, la cual consiste en 4004 mediciones de D (cm), H (m) y ρ (g cm^{-3}) en 58 sitios en diferentes partes del mundo, donde 53 sitios son de vegetación no perturbada. En el caso de la densidad de la madera, en 58% de los datos se midió y en el resto fue estimada por el valor promedio de la especie, género o familia de una base de datos global (Chave *et al.*, 2009; Zanne *et al.*, 2009). La documentación de los sitios y de la base de datos se encuentra en Chave *et al.* (2014), por lo que solo se presenta una mínima descripción en este trabajo. Burt *et al.* (2020) analizan la base de datos pantropical con relación a errores y discuten sus implicaciones y limitaciones.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Equivalencia entre modelos alométricos

Para poder analizar la base de datos alométrica pantropical, la densidad de la madera fue agrupada en clases de

intervalos de 0.05 g cm^{-3} , para generar 20 intervalos, el primero (0.09 g cm^{-3} a 0.13 g cm^{-3} , $n = 7$) y el último (1.08 g cm^{-3} a 1.12 g cm^{-3} , $n = 7$) con límites diferentes. La figura 1 muestra el número de datos (frecuencia) por clase de densidad de la madera, donde se observa que en los límites inferiores y superiores la frecuencia es baja, a diferencia de las clases medias.

El objetivo de utilizar clases de densidad (todo el rango presente en la base de datos) es para establecer la hipótesis de que una clase representa a una especie (equivalente) asociada al valor de la densidad, ya que la base de datos representa múltiples especies en múltiples sitios. Para cada clase de densidad se ajustaron los modelos A1 a A5 por regresión lineal simple en el espacio log-log.

Los intervalos 2 (patrón convexo y no cóncavo de la relación H-D) y 20 (R^2 cercano a cero de la relación H-D) no fueron considerados en el análisis de la equivalencia de los modelos alométricos.

En la figura 2 se muestran las relaciones (9) para los modelos A2 y A3, donde la relación en a_v y a_{vd} está mostrada en términos del formato aritmético y no del logarítmico. Esto es posible porque los ERR son prácticamente iguales, dado que los modelos A2 y A3 son iguales.

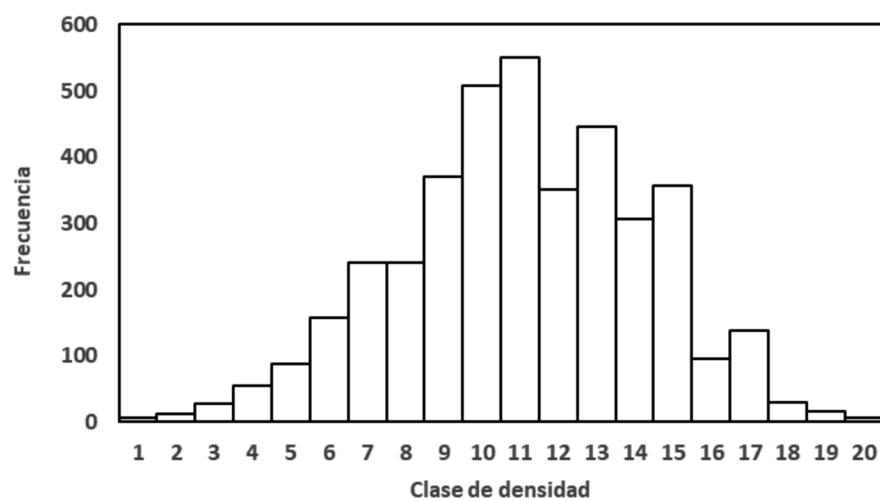


FIGURA 1. Distribución de frecuencias por clases de densidad de la madera. La clase 1 representa nominalmente el intervalo ($0.10, 0.15]$, donde discretización de intervalos de clases es de 0.05 g cm^{-3} .

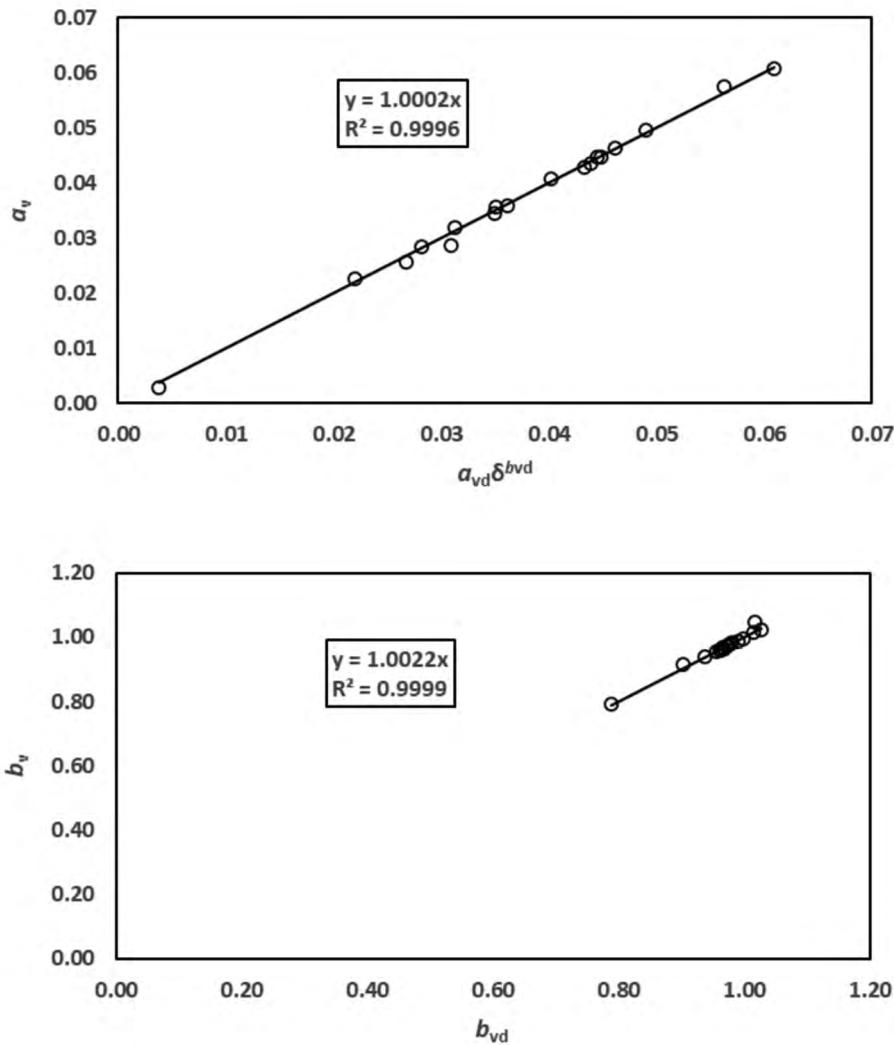


FIGURA 2. Relación entre los parámetros del modelo A2 y A3 obtenidos del ajuste por regresión lineal en el espacio log-log.

La relación (10) establece la equivalencia entre el modelo A3 con el A1, la cual está mostrada en la figura 3. Se observa que la relación de a_{vd} (y b_{vd}) con a_d en el espacio aritmético está sesgada, dado que el error de estimación del modelo A1 es diferente al del modelo A3. La equivalencia, usando el espacio log-log y transformando la relación (10) para a_d en términos logarítmicos, está mostrada en la imagen central de la figura 3. La relación entre los exponentes b es similar en el espacio aritmético y logarítmico, dado que la corrección de sesgos solo se aplica al parámetro a , relación (15).

La relación (10) muestra una ecuación potencial con la densidad de la madera, por lo que define las bases de esta relación obtenida, o supuesta, en forma empírica por varios autores. Por ejemplo, Pilli, Anfodillo y Carrer (2006), usaron la relación $\ln(a_d) = A + B\rho$ (R^2 entre 0.56 y 0.61) y Ketterings, Coe, van Noordwijk, Ambagau y Palm (2001), Chave *et al.* (2005), Návar (2010a) y Návar, Ríos, Pérez, Rodríguez-Flores y Domínguez-Calleros (2013) propusieron la relación $a = C\rho$, donde A, B y C son constantes empíricas.

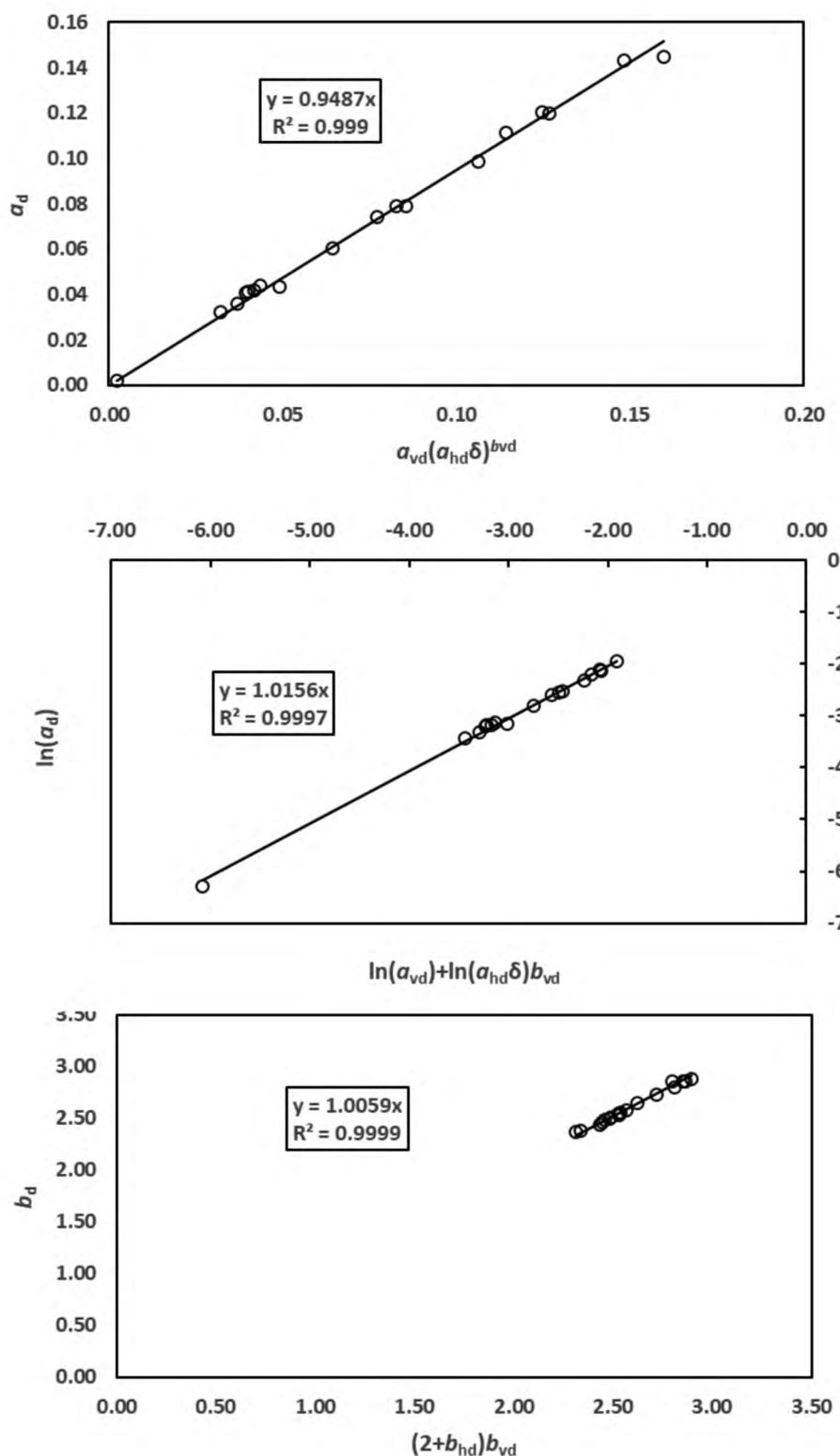


FIGURA 3. Relación entre los parámetros del modelo A1 y A3 obtenidos del ajuste por regresión lineal en el espacio log-log.

La figura 4 muestra la equivalencia entre los modelos A5 y A1 definida por las relaciones (12). La transformación logarítmica de a_d fue utilizada considerando que los errores de estimación de los dos modelos son diferentes.

Análisis alométrico de la base de datos pantropical

La figura 5 muestra la relación ρ y a_{v0} ajustada por regresión lineal en el espacio log-log, bajo la condición $b_v = 1$.

De acuerdo con el modelo A4 (modelo A2 con $b_v = 1$), la relación entre a_{v0} y ρ debe ser lineal, pasando por el

origen, relación (7). Si $b_v \neq 1$, la relación potencial (7) debe ser usada.

La tabla 1 muestra los ajustes estadísticos, regresión lineal simple en el espacio log-log, de los modelos alométricos analizados. Las métricas de error son del espacio transformado logarítmicamente.

Se observa en la tabla 1 que los modelos A2 y A3 locales (para cada clase de densidad) muestran los mejores ajustes. El modelo A4 local muestra un buen ajuste, cercano a los mejores modelos. El modelo A4 estimado de la relación mostrada en la figura 5 tiene un ajuste aceptable:

$$a_{v0} = 0.0504\rho^{0.934}$$

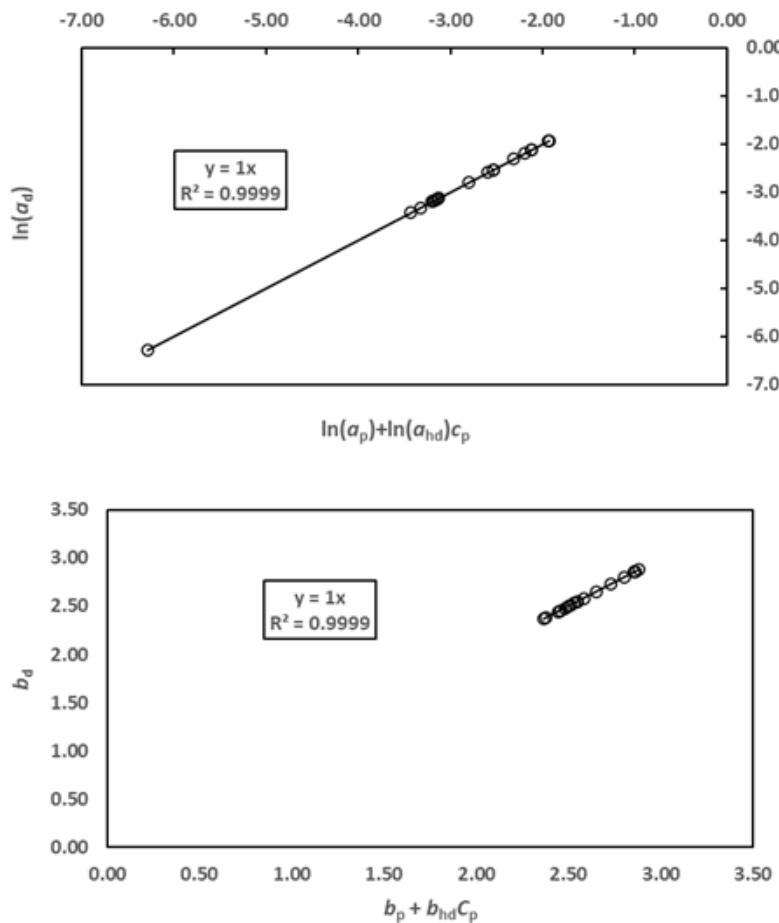


FIGURA 4. Relación entre los parámetros del modelo A1 y A5 obtenidos del ajuste por regresión lineal en el espacio log-log.



Para reducir el error de estimación se estimaron los parámetros del modelo potencial, incluyendo el valor de b_{v0} , al minimizar RECM, y se obtuvo (modelo M1):

$$\ln(B) = \ln(0.0593\rho^{0.8332}) + 0.9748\ln(D^2H)$$

Esta relación considera que b_{vd} (exponente del primer término) es diferente de la constante multiplicativa del segundo término, lo cual es diferente a la relación (7).

Las métricas de error del modelo M1 están mostradas en la tabla 2. Adicionalmente se desarrolló el modelo M2 considerando una relación lineal entre los parámetros a_{v0} y b_{v0} :

$$\ln(B) = \ln(0.0596\rho^{0.8425}) + [0.964 - 0.04(0.0596\rho^{0.8425})](\ln(D^2H))$$

donde las métricas de error de este modelo están mostradas en la tabla 2.

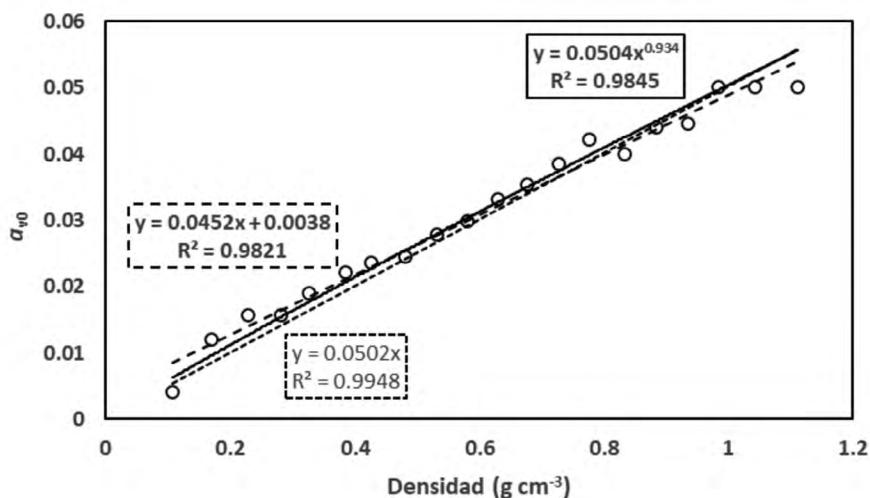


FIGURA 5. Relación entre el promedio de las clases de densidad y a_{v0} del modelo A4 ($b_v = 1$, del modelo A2).

TABLA 1. Métricas del error de estimación del ajuste de los modelos alométricos en el espacio log-log de las clases de densidad.

Modelo	R^2	RECM
A1 local	0.9514	0.4677
A2 local	0.9729	0.3494
A2 global	0.9550	0.4294
A3 local	0.9728	0.3499
A3 global	0.9716	0.3575
A4 local	0.9725	0.3562
A4 estimado de densidad (modelo potencial)	0.9719	0.3596
M1	0.9720	0.35501
M2	0.9720	0.35504
H1 local	0.6932	0.3864

RECM: raíz del error cuadrático medio

Los modelos M1 y M2 tienen métricas de error similares y ligeramente mayores a los mejores modelos y ligeramente menores al mejor modelo global (para todas las clases de densidad), definido por el modelo A3 global.

Debe notarse que la relación lineal entre los parámetros es condicional al uso de b_{v0} (modelo A4) y no del caso general entre parámetros de los otros modelos.

El uso de clases de densidad (especies equivalentes de acuerdo con cada intervalo de densidad) genera condiciones con datos agrupados en intervalos de D acotados, lo

que produce que la relación H-D, (Tabla 1), tenga importantes errores de estimación.

En el caso de los modelos de alometría pantropical, los análisis son realizados a nivel de sitios (múltiples especies), donde cada sitio tiene un modelo alométrico local y se ajusta un modelo general (todos los sitios) como representativo de los bosques tropicales (Chave et al., 2014).

En la tabla 2 se muestran los ajustes de regresión lineal simple en el espacio log-log del formato de sitios.

TABLA 2. Métricas del error de estimación del ajuste de los modelos alométricos en el espacio log-log de los sitios.

Modelo	R^2	RECM	ERM (%)	EAM (%)
A1 local	0.9683	0.3773	-2.4675	9.2973
A2 local	0.9738	0.3435	-1.9888	8.2688
A3 local	0.9810	0.2923	-1.0681	6.5724
A3 global	0.9716	0.3575	-1.4706	8.0312
A4 local	0.9708	0.3659	-1.3119	8.5545
A4 estimado de densidad (modelo potencial)	0.9719	0.3596	-0.5777	7.8700
M1	0.9720	0.35501	-1.5401	7.9767
M2	0.9720	0.35507	-1.5328	7.9754
H1 local	0.9260	0.1896	-0.0081	6.5181

RECM: raíz del error cuadrático medio; ERM: error relativo medio; EAM: error absoluto medio.

El modelo A3 local es el que tiene los menores errores (RECM, ERM, EAM), por lo que puede ser utilizado como la referencia del resto de modelos para tener métricas similares o mejores. La alometría pantropical (Chave et al., 2014) está dada por el modelo A3 global:

$$\ln(B) = -2.7628 + 0.9759 \ln(\rho D^2 H) \quad (21)$$

Los modelos M1 y M2 para el caso de sitios múltiples, mismo procedimiento, están dados por:

$$M1: \ln(B) = \ln(0.0593\rho^{0.8332}) + 0.9748 \ln(D^2 H) \quad (22)$$

$$M2: \ln(B) = \ln(0.0599\rho^{0.8529}) + [0.9781 - 0.0837(0.0599\rho^{0.8529})] \ln(D^2 H) \quad (23)$$



El modelo M1 es similar al caso de clases de densidad, pero el modelo M2 es diferente en su parametrización. En la tabla 2 se observa que los modelos M1 y M2 son ligeramente superiores al modelo A3 global, por lo que pueden usarse como modelos pantropicales más flexibles al incluir explícitamente la densidad de la madera, aunque la métrica ERM del modelo A3 global es ligeramente mejor que estos modelos.

Para tener una idea de cómo varía el error de estimación (RECM) de los modelos globales (modelo A3 y M1) con relación al mejor modelo (M3 local), la figura 6 muestra estos errores, donde hay casos en los que el modelo A3 es mejor que el M1, y viceversa. La tabla 3 muestra a detalle las estadísticas de los errores de estimación para los 58 sitios analizados.

Los cuatro sitios de mayor error (modelos M3 global y M1) con relación al modelo A3 local se resaltan en negri-

tas en la tabla 3. Los sitios remarcados representan casos donde hay diferencias grandes entre las métricas de error del modelo mejor (A3 local) y los de tipo global.

Para definir el contexto de los errores observados se muestra en la tabla 3 el número de datos y el diámetro máximo de cada sitio. De acuerdo con Manuri *et al.*, (2016), los sitios con pocos datos pueden inducir sesgos en las estimaciones; adicionalmente, la presencia de árboles grandes (D y H grandes) también puede ocasionar sesgos.

Aunque es posible argumentar que las estimaciones usando las relaciones desarrolladas con la densidad de la madera pueden depender de los errores de estimación de los ajustes estadísticos a los datos originales (Tabla 3), esto no se justifica en el desarrollo de una relación alométrica generalizada que considere todos los casos de errores de estimación bajos o altos.

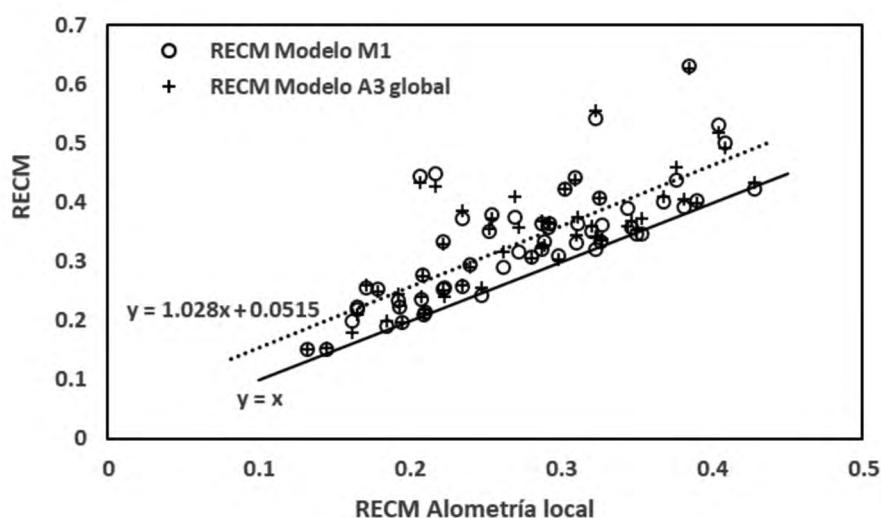


FIGURA 6. Comparación de las métricas RECM para el modelo A3 de alometría local (referencia) y la de los modelos A3 global y M1. La recta quebrada representa la modelo M1.

TABLA 3. Métricas de los errores de estimación de los sitios de la base de datos pantropical para varios modelos alométricos.

Sitio	n	D max.	Modelo A3 local			Modelo A3 global			Modelo M1			Modelo M2		
		(cm)	RECM	ERM	EAM	RECM	ERM	EAM	RECM	ERM	EAM	RECM	ERM	EAM
Australia	46	24.9	0.2723	-0.7049	6.7617	0.3574	-6.9694	9.2160	0.3172	-5.6174	8.1482	0.3164	-5.5984	8.1306
BraMan2	123	38.2	0.2093	-0.2678	4.4560	0.2121	-0.4443	4.5367	0.2108	-1.2577	4.4883	0.2106	-1.2572	4.4832
BraParal	127	138.0	0.3261	-0.5540	5.0088	0.3358	0.8451	5.1064	0.3334	0.9013	5.0794	0.3334	0.9059	5.0784
BraPara3	21	55.0	0.2232	-0.2412	3.5850	0.2409	-0.8640	4.0573	0.2544	-1.2260	4.3100	0.2549	-1.2212	4.3184
BraRond	8	89.0	0.1652	-0.0605	2.3079	0.2106	1.6159	3.0710	0.2193	1.8387	3.1757	0.2198	1.8472	3.1817
Cambodia	34	133.2	0.1318	-0.3143	4.2310	0.1507	-3.1207	4.8598	0.1521	-3.3397	4.9056	0.1524	-3.3496	4.9121
Cameroon	5	79.4	0.3854	0.1153	7.4543	0.6270	-21.1459	21.9076	0.6317	-20.9501	21.9077	0.6328	-20.9602	21.9399
Cameroon3	59	212.0	0.1716	-0.0307	1.3865	0.2589	1.8551	2.1100	0.2564	1.5870	2.0370	0.2567	1.5643	2.0343
CentralAfric	12	52.2	0.2087	-0.0835	2.5436	0.2747	0.3498	3.3862	0.2768	0.7454	3.4360	0.2768	0.7692	3.4367
ColombiaC1	60	126.7	0.3539	-0.3391	4.4639	0.3726	1.6731	4.8825	0.3469	1.1465	4.4961	0.3464	1.1332	4.4964
ColombiaG1	36	70.9	0.2620	-0.1374	3.3916	0.3159	1.7886	4.0567	0.2905	0.6295	3.7144	0.2910	0.6068	3.7241
ColombiaG2	10	12.5	0.2699	-0.9118	7.9462	0.4099	8.9373	10.1833	0.3739	7.2022	9.1736	0.3748	7.2361	9.2023
ColombiaM1	24	111.9	0.4284	-0.3881	4.5519	0.4328	0.5084	4.6296	0.4226	0.5906	4.4861	0.4220	0.5974	4.4778
ColombiaM2	9	11.8	0.2395	-0.6665	6.5840	0.2904	-4.3363	7.4740	0.2955	-4.2960	7.7931	0.2955	-4.3101	7.7915
CostaRic	97	116.0	0.2222	-0.1766	2.7332	0.3303	-4.0152	4.5005	0.3343	-4.3120	4.6222	0.3350	-4.3312	4.6355
FrenchGu	360	117.8	0.3030	-1.0151	8.1517	0.4222	-11.5414	12.7675	0.4224	-11.5063	12.7580	0.4226	-11.5160	12.7671
Gabon	103	109.4	0.2925	-0.1803	3.0273	0.3662	-3.0832	4.0314	0.3634	-2.9175	3.9707	0.3635	-2.9054	3.9691
Ghana	37	180.0	0.2916	-0.3772	4.2194	0.3638	2.5998	4.8365	0.3571	2.3998	4.8229	0.3574	2.3911	4.8286
IndiaCha	23	34.7	0.3816	-0.6954	6.4732	0.4047	1.9667	6.4095	0.3932	2.0711	6.1735	0.3932	2.0793	6.1719
Jalisco	124	44.9	0.3768	-1.7326	10.3396	0.4607	-3.2582	12.7843	0.4380	-3.4806	11.9933	0.4385	-3.4357	12.0292
Kaliman1	23	77.6	0.3232	-0.2012	3.5252	0.3420	0.2915	4.0298	0.3207	-0.0540	3.7289	0.3200	-0.0745	3.7166
Kaliman2	69	130.5	0.1846	-0.3438	3.9879	0.1986	2.0108	3.9132	0.1911	1.2628	3.9740	0.1912	1.2792	3.9696
Kaliman4	40	68.9	0.2073	-0.1126	2.3663	0.2394	1.8562	3.1504	0.2349	1.8568	3.1187	0.2344	1.8504	3.1125
Kaliman6	25	84.4	0.1619	-0.0383	1.6180	0.1785	-1.0179	1.7661	0.1989	-1.4834	2.0453	0.2001	-1.5097	2.0614
Karnataka	189	60.9	0.2169	-0.1231	2.9441	0.4270	5.8868	6.2188	0.4493	6.3166	6.6335	0.4503	6.3367	6.6532
Llanosec	24	23.3	0.3446	-0.9271	8.6203	0.3608	-4.8153	9.5946	0.3909	-8.9694	11.1342	0.3895	-8.8186	11.0341
Llanosol	27	156.0	0.3111	-0.1350	4.0941	0.3756	0.5321	4.7955	0.3649	0.1122	4.8398	0.3635	0.1021	4.8231
Madagascar1	76	54.0	0.2980	-0.2824	4.1323	0.3037	-1.3506	4.1505	0.3101	-1.2675	4.2282	0.3106	-1.2647	4.2362
Madagascar2	90	35.0	0.2870	-0.3959	5.1088	0.3687	5.1554	7.0743	0.3631	4.9758	6.8909	0.3632	4.9754	6.8932
Madagascar3	87	31.8	0.4048	-11.9033	22.7998	0.5187	7.6579	21.4989	0.5305	1.5107	23.6127	0.5292	1.9288	23.4112
Madagascar4	80	37.0	0.1935	-0.1332	2.8458	0.2243	1.5457	3.5585	0.2233	1.4547	3.5509	0.2232	1.4463	3.5495
Madagascar5	90	36.0	0.3104	-0.7689	6.1898	0.3451	1.3902	6.5788	0.3318	0.7907	6.3503	0.3321	0.7938	6.3530
Malaysia	139	101.6	0.1947	-0.2389	4.2416	0.1968	0.3365	4.1691	0.1960	0.0965	4.2120	0.1960	0.0935	4.2123
Malaysia2	24	66.7	0.2221	-0.7161	4.7697	0.2506	0.0083	4.9357	0.2542	-0.0523	5.0734	0.2543	-0.0565	5.0768
MFrenchG	29	42.0	0.2345	-0.6814	5.3291	0.2601	-4.1174	6.4665	0.2584	-3.4466	6.2604	0.2584	-3.4485	6.2668
MGuadel	55	40.7	0.1925	-0.1979	3.4307	0.2454	-3.8418	4.9758	0.2338	-3.1133	4.6323	0.2338	-3.0966	4.6294
Moluccas	25	41.7	0.1788	-0.1679	3.0593	0.2480	3.3382	4.0469	0.2542	2.9938	4.2353	0.2542	2.9889	4.2351
Mozambique	28	72.0	0.3898	-0.9455	7.6742	0.3983	0.8864	7.3454	0.4041	1.0245	7.4436	0.4042	1.0217	7.4470
NewGuinea	42	110.1	0.4085	-0.9119	6.6832	0.4919	-6.4617	7.9549	0.5017	-7.0288	8.2247	0.5023	-7.0465	8.2359
Peru	51	169.0	0.3273	-0.0978	3.2984	0.3378	-0.0949	3.2695	0.3627	-0.3799	3.4464	0.3639	-0.3815	3.4540
PuertoRi	30	45.7	0.2806	-1.6910	8.6294	0.3049	-6.2959	9.6380	0.3066	-7.0229	9.8425	0.3063	-6.9908	9.8133



TABLA 3. Métricas de los errores de estimación de los sitios de la base de datos pantropical para varios modelos alométricos. Continuación...

PuertoRI2	25	45.0	0.2346	-0.4038	4.9413	0.3862	8.0132	8.5402	0.3736	7.6035	8.5258	0.3743	7.6257	8.5333
SaoPaulo3	75	67.8	0.2887	-0.4205	5.3290	0.3277	-1.9888	5.5914	0.3331	-2.3057	5.8559	0.3330	-2.3080	5.8504
Sarawak	21	44.1	0.2071	-0.3036	4.2107	0.4345	-7.0117	7.6603	0.4449	-7.5600	7.9398	0.4452	-7.5640	7.9489
SouthAfrica	469	79.3	0.3469	-3.3093	14.0929	0.3684	-9.5379	16.1623	0.3570	-8.1522	15.5466	0.3571	-8.1875	15.5557
SouthBrazil1	150	95.0	0.2476	-0.1330	4.4033	0.2552	-1.4752	4.5357	0.2430	-1.3841	4.3151	0.2428	-1.3836	4.3127
SouthBrazil2	50	124.8	0.2098	-0.2483	3.6491	0.2185	1.0153	3.7912	0.2145	0.9339	3.6534	0.2144	0.9370	3.6518
SouthBrazil3	64	34.5	0.3257	-0.6555	6.2746	0.4083	5.0481	7.5052	0.4069	5.0826	7.4878	0.4068	5.0786	7.4869
Sumatra	29	48.1	0.3501	-0.6011	6.6003	0.3540	-1.6978	6.6665	0.3472	-2.3966	6.3903	0.3475	-2.4064	6.3961
Sumatra2	11	114.6	0.1451	-0.0453	1.5523	0.1535	0.5369	1.6928	0.1506	0.1158	1.6716	0.1506	0.0829	1.6689
Tanzania1	38	78.0	0.3232	-0.1143	4.5695	0.5549	8.2314	9.1688	0.5427	8.1561	8.9979	0.5424	8.1541	8.9925
Tanzania2	42	110.0	0.3682	-0.1391	5.6173	0.4089	3.0648	6.4293	0.4021	3.1690	6.3133	0.4017	3.1737	6.3050
Tanzania3	38	79.0	0.2544	-0.3003	3.6427	0.3732	3.9643	5.3651	0.3785	4.1810	5.4664	0.3786	4.1842	5.4683
Tanzania4	34	95.0	0.2872	-0.4381	4.5284	0.3238	2.1745	4.5665	0.3201	2.5676	4.3793	0.3201	2.5788	4.3760
Venezuela2	40	136.8	0.2523	-0.1977	3.1857	0.3562	-2.7446	4.0331	0.3501	-2.7254	4.0297	0.3496	-2.7219	4.0270
WestJava	41	31.8	0.1652	-0.0409	6.0856	0.2093	-2.5270	6.8961	0.2239	-4.4305	7.0517	0.2244	-4.3833	7.0727
Yucatan	175	63.4	0.3201	-0.4188	5.0667	0.3593	2.2060	6.0382	0.3517	2.4304	5.9825	0.3514	2.4372	5.9774
Zambia	141	37.4	0.3097	-1.0919	7.8261	0.4373	8.2278	10.3569	0.4432	8.6994	10.5302	0.4430	8.6882	10.5245

RECM: raíz del error cuadrático medio; ERM: error relativo medio; EAM: error absoluto medio.

CONCLUSIONES

Los desarrollos algebraicos mostrados en este trabajo plantean que los modelos alométricos más usados en la literatura son equivalentes entre sí con errores de estimación relacionados. En esta perspectiva, la discusión del “mejor” modelo de estimación depende de realizar transformaciones algebraicas entre los modelos. Con la parametrización de un solo modelo, es posible estimar los parámetros de los otros.

La equivalencia entre modelos alométricos sigue razonamientos algebraicos simples que son aplicables al caso de regresiones lineales simples en un espacio que transforme los modelos no lineales a lineales (espacio log-log).

El ajuste de los modelos alométricos a la base de datos pantropical, caso de clases de densidad y de sitios, muestra que el desarrollo de un modelo dependiente de D^2H con la densidad de madera en forma explícita, genera métricas de incertidumbre ligeramente mejores al caso de un modelo pantropical general.

El marco metodológico desarrollado da soporte teórico a diversas aproximaciones empíricas definiendo cuál modelo tiene bases, independientemente de la estadística de las relaciones empíricas, fundamentando así que el uso del conocimiento debe guiar las aproximaciones empíricas.

Con el marco teórico planteado, es posible desarrollar otras aproximaciones para modelos alométricos generales que sean cercanas a los modelos locales, particularmente en el contexto del uso de métricas conjuntas de los errores de estimación.

Es importante enfatizar que los desarrollos algebraicos son triviales (después del hecho) e implícitos en las relaciones alométricas más usadas en la literatura. La equivalencia entre las formulaciones alométricas explica el porqué de su selección en las aplicaciones. La relación alométrica de referencia puede ser cualquiera de los modelos, u otro que se formule apropiadamente.

REFERENCIAS

- Álvarez, E., Benítez, D., Velásquez, C., & Cogollo, A. (2013). Densidad básica del fuste de árboles de bosque seco en la costa Caribe de Colombia. *Intropica*, 8(1), 17-28. doi: 10.21676/23897864.729
- Álvarez, E., Duque, A., Saldarriaga, J., Cabrera, K., de las Salas, G., del Valle, I., Lema, A., Moreno, F., Orrego, S., & Rodríguez, L. (2012). Tree above-ground biomass allometries for carbon stocks estimation in the natural forests of Colombia. *Forest Ecology and Management*, 267, 297-308. doi: 10.1016/j.foreco.2011.12.013
- Baker, T. R., Phillips, O. L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., di Fiore, A., Erwin, T., Killeen, T. J., Laurance, S. G., Laurance, W. F., Lewis, S. L., Lloyd, J., Monteagudo, A., Neill, D. A., Patiño, S., Pitman, N. C. A., Silva, J. N. M., & Vásquez Martínez, R. (2004). Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology*, 10(5), 545-562. doi: 10.1111/j.1365-2486.2004.00751.x
- Baskerville, G. L. (1972). Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Canadian Journal of Forest Research*, 2(1), 49-53. doi: 10.1139/x72-009
- Basuki, T. M., van Laake, P. E., Skidmore, A. K., & Hussin, Y. A. (2009). Allometric equations for estimating the above-ground biomass in tropical lowland. *Dipterocarp* forests. *Forest Ecology and Management*, 257(8), 1684-1694. doi: 10.1016/j.foreco.2009.01.027
- Brown, S., Gillespie, A. J. R., & Lugo, A. E. (1989). Biomass estimation methods for tropical forests with applications to forest inventory data. *Forest Science*, 35(4), 881-902. doi: 10.1093/forestscience/35.4.881
- Brown, S. (1997). *Estimating biomass change of tropical forests. A primer*. Forest Resources Assessment Publication. Forestry Papers 134, FAO, Rome.
- Burt, A., Calders, K., Cuni-Sánchez, A., Gómez-Dans, J., Lewis, P., Lewis, S. L., Malhi, Y., Phillips, O. L., & Disney, M. (2020). Assessment of bias in pan-tropical biomass predictions. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3, 12. doi: 10.3389/ffgc.2020.00012
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J. P., Nelson, B. W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B., & Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145(1), 87-99. doi: 10.1007/s00442-005-0100-x
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. I., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), 351-366. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x
- Chave, J., Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Lao, S., & Perez, R. (2004). Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B. Biological Sciences*, 359(1443), 409-420. doi: 10.1098/rstb.2003.1425
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Bürquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B. C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P. M., Goodman, R. S., Henry, M., Martínez-Yrízar, A., Mugasha, W. A., Muller-Landau, H. C., Mencuccini, M., Nelson, B. W., Ngomanda, A., Nogueira, E. M., Ortiz-Malavassi, E., Pélassier, R., Ploton, P., Ryan, C. M., Saldarriaga, J. G., & Vieilledent, G. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20(10), 3177-3190. doi: 10.1111/gcb.12629
- Chojnacky, D. C., Heath, L. S., & Jenkins, J. C. (2014). Updated generalized biomass equations for North American tree species. *Forestry*, 87(1), 129-151. doi: 10.1093/forestry/cpt053
- Djom, A. N., Ibrahim, A., Saborowski, J., & Gravenhorst, G. (2010). Allometric equations for biomass estimation in Cameroon and pan moist tropical equation including biomass data from Africa. *Forest Ecology and Management*, 260(10), 1873-1885. doi: 10.1016/j.foreco.2010.08.034
- Fayolle, A., Doucet, J. L., Gillet, J. F., Bourland, N., & Lejeune, P. (2013). Tree allometry in Central Africa: testing the validity of pantropical multi-species allometric equations for estimating biomass and carbon stocks. *Forest Ecology and Management*, 305, 29-37. doi: 10.1016/j.foreco.2013.05.036
- Feldpausch, T. R., Banin, L., Phillips, O. L., Baker, T. R., Lewis, S., Quesada, C. A., Affum-Baffoe, K., Arets, E. J., Berry,



- N. J., Bird, M., Brondizio, E. S., de Camargo, P., Chave, J., Djagbletey, G., Domingues, T. F., Drescher, M., Fearnside, P. M., França, M. B., Fyllas, N. M., Lopez, G., Hladik, A., Higuchi, N., Hunter, M. O., lida, Y., Salim, K. A., Kassim, A. R., Keller, M., Kemp, J., King, D. A., Lovett, J. C., Marimom, B. S., Marimon-Junior, B. H., Lenza, E., Marshall, A. R., Metcalfe, D. J., Mitchard, E. T. A., Moran, E. F., Nelson, W. B., Nilus, R., Nogueira, E. M., Palace, M., Patiño, S., Peh, K. S. H., Raventos, T., Reitsma, J. M., Saiz, Schrodt, F., Sonké, B., Taedoumg, H. E., Tan, S., White, L., Wöll, H., & Lloyd, J. (2011). Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences*, 8(5), 1081-1106. doi: 10.5194/bg-8-1081-2011
- Feldpausch, T. R., Lloyd, J., Lewis, S. L., Brienen, R. J. W., Gloor, M., Monteagudo, M., Lopez, G., Banin, L., Abu, K. S., Affum, K. B., Alexiades, M., Almeida, S., Amaral, I., Andrade, A., Aragão, L., Araujo, A., Arets, E. J. M. M., Arroyo, L., Aymard, G. A., Baker, T. R., Bánki, O. S., Berry, N. J., Cardozo, N., Chave, J., Comiskey, J. A., Alvarez, E., de Oliveira, A., Di Fiore, A., Djagbletey, G., Domingues, T. E., Erwin, T. L., Fearnside, P. M., França, M. B., Freitas, M. A., Higuchi, N., Honorio, E., lida, Y., Jiménez, E., Kassim, A. R., Killeen, T. J., Laurance, W. F., Lovett, J. C., Malhi, Y., Marimon B. S., Marimon-Junior B. H., Lenza E., Marshall A. R., Mendoza C., Metcalfe, D. J., Mitchard, E. T. A., Neill, D. A., Nelson, B. W., Nilus, R., Nogueira, E. M., Parada, A., Peh, K. S. H., Pena, A. C., Peñuela, M. C., Pitman, N. C. A., Prieto, A., Quesada, C. A., Ramírez, F., Ramírez-Angulo, H., Reitsma, J. M., Rudas, A., Saiz, G., Salomão, R. P., Schwarz, M., Silva, N., Silva-Espejo, J., Silveira, M., Sonké, B., Stropp, J., Taedoumg, H. E., Tan, S., ter Steege H., Terborgh, J., Torello-Raventos, M., van der Heijden, G. M. F., Vásquez, R., Vilanova, E., Vos, V. A., White, L., Willcock, S., Woell, H., & Phillips, O. L. (2012). Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. *Biogeosciences*, 9(8), 3381-3403. doi: 10.5194/bg-9-3381-2012
- Forrester, D. I., Tachauer, I. H. H., Annighofer, P., Barbeito, I., Pretzsch, H., Ruiz, R. P., Stark, H., Vacchiano, G., Zlatanov, T., Chakraborty, T., Saha, S., & Sileshi, G. W. (2017). Generalized biomass and leaf area allometric equations for European tree species incorporating stand structure, tree age and climate. *Forest Ecology and Management*, 396, 160-175. doi: 10.1016/j.foreco.2017.04.011
- Genet, A., Wernsdörfer, H., Jonard, M., Pretzsch, H., Rauch, M., Ponette, Q., Nys, C., Legout, A., Ranger, J., Vallet, P., & Saint-André, L. (2011). Ontogeny partly explains the apparent heterogeneity of published biomass equations for *Fagus sylvatica* in central Europe. *Forest Ecology and Management*, 261(7), 1188-1202. doi: 10.1016/j.foreco.2010.12.034
- Goodman, R. C., Phillips, O. L., & Baker, T. R. (2014). The importance of crown dimensions to improve tropical tree biomass estimates. *Ecological Applications*, 24(4), 680-698. doi: 10.1890/13-0070.1
- Henry, M., Besnard, A., Asante, W. A., Eshun, J., Adu-Bredu, S., Valentini, R., Bernoux, M., & Saint-André, L. (2010). Wood density, phytomass variations within and among trees, and allometric equations in a tropical rainforest of Africa. *Forest Ecology and Management*, 260(8), 1375-1388. doi: 10.1016/j.foreco.2010.07.040
- Henry, M., Picard, N., Trotta, C., Manlay, R. J., Valentini, R., Bernoux, M., & Saint-André, L. (2011). Estimating tree biomass of sub-Saharan African forests: a review of available allometric equations. *Silva Fennica*, 45(3B), 477-569. doi: 10.14214/sf.38
- Hulshof, C. M., Swenson, N. G., & Weiser, M. D. (2015). Tree height-diameter allometry across the United States. *Ecology and Evolution*, 5(6), 1193-1204. doi: 10.1002/ece3.1328
- Huxley, J. S. (1924). Constant differential growth-ratios and their Significance. *Nature*, 114, 895-896. doi: 10.1038/114895a0
- Huy, B., Kralicek, K., Poudel, K. P., Phuong, V. T., Khoa, P. V., Hung, N. D., & Temesgen, H. (2016). Allometric equations for estimating tree aboveground biomass in evergreen forests of Viet Nam. *Forest Ecology and Management*, 382, 193-205. doi: 10.1016/j.foreco.2016.10.021
- Iida, Y., Poorter, S., Sterck, F. J., Kassim, A. R., Kubo, T., Potts, M. D., & Kohyama, T. S. (2012). Wood density explains architectural differentiation across 145 co-occurring tropi-

- cal tree species. *Functional Ecology*, 26(1), 274-282. doi: 10.1111/j.1365-2435.2011.01921.x
- Jenkins, J. C., Chojnacky, D. C., Heath, L. S., & Birdsey, R. A. (2003). National-scale biomass estimators for United States tree species. *Forest Science*, 49(1), 12-35. doi: 10.1093/forestscience/49.1.12
- Jenkins, J. C., Chojnacky, D. C., Heath, L. S., & Birdsey, R. A. (2004). *Comprehensive database of diameter-based biomass regressions for North American tree species. General Technical Report NE-319. Northeastern Research Station*. USDA Forest Service, Newton Square, PA. 47 p.
- Ketterings, Q. M., Coe, R., van Noordwijk, M., Ambagau, Y., & Palm, C. A. (2001). Reducing uncertainty in the use of allometric biomass equations for predicting above-ground tree biomass in mixed secondary forests. *Forest Ecology and Management*, 146(1-3), 199-209. doi: 10.1016/S0378-1127(00)00460-6
- Manuri, S., Brack, C., Noor'an, F., Rusolono, T., Anggraini, S. M., Dotzauer, H., & Kumara, I. (2016). Improved allometric equations for tree aboveground biomass estimation in tropical dipterocarp forests of Kalimantan, Indonesia. *Forest Ecosystems*, 3(28), 1-10. doi: 10.1186/s40663-016-0087-2
- Molto, Q., Rossi, V., & Blanc, L. (2013). Error propagation in biomass estimation in tropical forests. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 175-183. doi: 10.1111/j.2041-210x.2012.00266.x
- Nam, V.T., van Kuijk, M., & Anten, N. P. (2016). Allometric equations for aboveground and belowground biomass estimations in an evergreen forest in Vietnam. *Plos One*, 11(6), e0156827. doi: 10.1371/journal.pone.0156827
- Návar, J. J. (2010a). Biomass allometry for tree species of Northwestern Mexico. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 12(3), 507-517.
- Návar, J. J. (2010b). Measurement and assessment methods of forest aboveground biomass: a literature review and the challenges ahead. En: M. Momba & F. Bux. *Biomass. Intech*. Sciendo, Croatia.
- Návar, J., Ríos, J. S., Pérez, G. V., Rodríguez-Flores F. de J., & Domínguez-Calleros P. A. (2013). Regional aboveground biomass equations for North American arid and semi-arid forests. *Journal of Arid Environments*, 97, 127-135. doi: 10.1016/j.jaridenv.2013.05.016
- Ngomanda, A., Engone, N. L., Lebamba, J., Moundounga, Q., Gomat, H., Sidoine Mankou, G., Loumeto, J., Midoko, D., Kossi, F., Zinga, R., Botsika, K. H., Mikala, C., Nyan-gadouma, R., Lépengué, N., Mbatchesi, B., & Picard, N. (2013). Site-specific versus pantropical allometric equations: which option to estimate the biomass of a moist central African forest? *Forest Ecology and Management*, 312, 1-9. doi: 10.1016/j.foreco.2013.10.029
- Niklas, K. J. (1994). *Plant allometry, the scaling of form and process*. Chicago: University of Chicago Press. 365 p.
- Nuno, A., Tomé, M., Tomé, J., Soares, P., & Fontes, L. (2007). Effect of tree, stand, and site variables on the allometry of *Eucalyptus globulus* tree biomass. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(5), 895-906. doi: 10.1139/X06-276
- Pastor, J., Aber, J. D., & Melillo, J. M. (1984). Biomass prediction using generalized allometric regressions for some north east tree species. *Forest Ecology and Management*, 7(4), 265-274. doi: 10.1016/0378-1127(84)90003-3
- Paul, K. I., Roxburgh, S. H., Chave, J., England, J. R., Zerihun, A., Specht, A., Lewis, T., Bennet, L. T., Baker, T. G., Adams, M. A., Huxtable, D., Montagu, K. D., Falster, D. S., Feller, M., Sochacki, S., Ritson, P., Bastin, G., Bartle, J., Wildy, D., Hobbs, T., Larmour, J., Waterworth, R., Stewart, H. T. L., Jonson, J., Forrester I., D., Applegate B. G., Mendham D., Bradford M., O'Grady, D. A., Green, D., Sudmeyer, R., Rance, S. J., Turner, J., Barton, C., Wenk, E. H., Grove, T., Attiwill, P. M., Pinkard, E., Butler, D., Broadsbank, K., Spencer, B., Snowdon, P., O'Brien, N., Battaglia, M., Cameron, D. M., Hamilton, S., McAuthur, G., & Sinclair, J. (2016). Testing the generality of aboveground biomass allometry across plant functional types at the continent scale. *Global Change Biology*, 22(6), 2106-2124. doi: 10.1111/gcb.13201
- Pelletier, J., Kirby, K. R., & Potvin, C. (2010). Significance of carbon stock uncertainties on emission reductions from deforestation and forest degradation in developing countries. *Forest Policy and Economics*, 24, 3-11. doi: 10.1016/j.forepol.2010.05.005



- Picard, N., Boyemba, F. B., & Rossi, V. (2015). Reducing the error in biomass estimates strongly depends on model selection. *Annals of Forest Science*, 72(6), 811-823. doi: 10.1007/s13595-014-0434-9f
- Pilli, R., Anfodillo, T., & Carrer, M. (2006). Towards a functional and simplified allometry for estimating forest biomass. *Forest Ecology and Management*, 237(1), 583-593. doi: 10.1016/j.foreco.2006.10.004
- Ploton, P., Barbier, N., Takoudjou, S. M., Réjou, M., Boyemba, F. B., Chuyong, G., Dauby, G., Droissart, V., Fayolle, A., Goodman, R. C., Henry, M., Kamdem, N. G., Mukirania, J. K., Kenfack, D., Libalah, M., Ngomanda, A., Rossi, V., Sonké, B., Texier, N., Thomas, D., Zebaze, D., Couteron, P., Berger, U., & Pélassier, R. (2016). Closing a gap in tropical forest biomass estimation: taking crown mass variation into account in pantropical allometries. *Biogeosciences*, 13(5), 1571-1585. doi: 10.5194/bg-13-1571-2016
- Rojas-García, F., de Jong, B. H. J., Martínez, P. Z., & Paz, F. (2015). Database of 478 allometric equations to estimate biomass for Mexican trees and forests. *Annals of Forest Science*, 72(6), 835-864. doi: 10.1007/s13595-015-0456-y
- Sato, T., Saito, M., Ramírez, D., Pérez de Molas, L. F., Toriyama, J., Monda, Y., Kiyono, Y., Herebia, E., Dubie, N., Duré Vera, E., Ramírez Ortega, J. D., & Vera de Ortiz, M. (2015). Development of allometric equations for tree biomass in forest ecosystems in Paraguay. *Japan Agricultural Research Quarterly*, 49, 281-291. doi: 10.6090/jarq.49.281
- Schumacher, F. X., & Hall, F. S. (1933). Logarithmic expression of timber-tree volume. *Journal of Agricultural Research*, 47(9), 719-734.
- 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. doi: 10.1080/02827581.2015.1012114
- Tesfaye, M. A., Bravo-Oviedo, A., Brao, F., Pando, V., & Herrero de Aza, C. (2019). Variation in carbon concentration and wood density for five most commonly native tree species in central highlands of Ethiopia: the case of Chilimo dry Afromontane forest. *Journal of Sustainable Forestry*, 38(8), 1-22. doi: 10.1080/10549811.2019.1607754
- van Breugel, M., Ransijn, J., Craven, D., Bongers, F., & Hall, J. S. (2001). Estimating carbon stock in secondary forests: decisions and uncertainty associated with allometric biomass models. *Forest Ecology and Management*, 262(8), 1648-1657. doi: 10.1016/j.foreco.2011.07.018
- Vargas, B., Lope, C. A., Corral, J. J., López, J. O., Aguirre, C. G., & Álvarez, J. G. (2017). Allometric equations for estimating biomass and carbon stocks in the temperate forests of North-Western Mexico. *Forests*, 8(269). doi: 10.3390/f8080269.
- Vieilledent, G., Vaudry, R., Andriamanohisoa, S. F. D., Rakotinarivo, O. S., Randrianasolo, H. Z., Razafindrabe, H. N., Rakotoarivony, C. B., Ebeling, J., & Rasamolena, M. (2012). A universal approach to estimate biomass and carbon stock in tropical forests using generic allometric models. *Ecological Applications*, 22(2), 571-583. doi: 10.1890/11-0039.1.
- Wutzler, T., Wirth, C., & Schumacher, J. (2008). Generic biomass functions for common beech (*Fagus sylvatica*) in Central Europe: predictions and components of uncertainty. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(6), 1661-1675. doi: 10.1139/X07-194
- Zanne, A. E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D. A., Jugo, I., Jansen, S., Lewis, S. L., Miller, R. B., Swenson, N. G., Wiemann, M. C. & Chave, J. (2009). *Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum*. Dryad, Dataset. doi: 10.506/dryad.234

Manuscrito recibido el 17 de septiembre de 2020

Aceptado el 19 de enero de 2021

Publicado el 02 de diciembre de 2021

Este documento se debe citar como:

Paz-Pellat, F., & Velázquez-Rodríguez, A. S. (2021). Equivalencia entre modelos alométricos y alometría pantropical flexible. *Madera y Bosques*, 27(4), e2742444. doi: 10.21829/myb.2021.2742444



Madera y Bosques, por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-No Comercial-Compartir Igual 4.0 Internacional.