

Estado de la publicación: No informado por el autor que envía

Variación de biomasa y carbono en un Bosque Atlántico del Alto Paraná, Paraguay: un análisis de siete años en un paisaje protegido

Natalia Peralta-Kulik, Enrique Arrechea Veramendi, Lidia Pérez de Molas

<https://doi.org/10.1590/SciELOPreprints.12201>

Enviado en: 2025-06-11

Postado en: 2025-06-12 (versión 1)

(AAAA-MM-DD)

Variación de biomasa y carbono en un Bosque Atlántico del Alto Paraná, Paraguay: un análisis de siete años en un paisaje protegido

Biomass and carbon variation in an Upper Parana Atlantic Forest, Paraguay: a 7-year analysis in a protected landscape

Natalia Peralta-Kulik

Universidad Nacional de Asunción, San Lorenzo, Paraguay. ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1527-1623>

Enrique Arrechea Veramendi

Gobierno de Aragón - Servicio de Planificación y Gestión Forestal, Zaragoza, España.
ORCID: <https://orcid.org/0009-0008-8464-8715>

Lidia Pérez de Molas

Universidad Nacional de Asunción, San Lorenzo, Paraguay. ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7649-0585>

RESUMEN

Se analizó la variación temporal de biomasa y carbono en un remanente del Bosque Atlántico del Alto Paraná (BAAPA) en Paraguay, con énfasis en la dinámica forestal y las clases diamétricas. Se emplearon datos de mediciones de árboles con DAP ≥ 10 cm en una parcela permanente de 1 ha ubicada en el Paisaje Protegido Laguna Yrendy. Durante el período 2010-2017 se observó un incremento de $8,14 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en la biomasa y de $4,07 \text{ MgC ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en el almacenamiento de carbono. La ganancia de biomasa y carbono superó la reducción en todas las clases diamétricas, excepto en la clase IV. Se sugiere que la eficiencia en el secuestro de carbono podría mejorarse mediante una gestión forestal sostenible alineada con los objetivos de conservación del área protegida. Se identificaron especies funcionales en el servicio de almacenamiento de carbono como *Peltophorum dubium*, *Cordia americana*, *Handroanthus heptaphyllus*, *Balfourodendron riedelianum*, *Cabralea canjerana* y *Chloroluma gonocarpa*. Estos hallazgos pueden orientar la gestión de los remanentes del BAAPA con miras a maximizar el almacenamiento de carbono y su contribución en la mitigación del cambio climático.

Palabras-clave: bosque subtropical, clase diamétrica, dinámica forestal, parcela permanente, Paisaje Protegido Laguna Yrendy.

ABSTRACT

The temporal variation of biomass and carbon was analyzed in a remnant of the Upper Parana Atlantic Forest (UPAF) in Paraguay, with emphasis on forest dynamics and diameter class distribution. The study used data from trees with a DBH ≥ 10 cm measured in a permanent plot of 1 ha located in the Protected Landscape Laguna Yrendy. Between 2010 and 2017, an average annual increase of $8,14 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ in biomass and $4,07 \text{ MgC ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ in carbon storage was recorded. Biomass and carbon gains exceeded losses in all diameter classes, except for class IV. The results suggest that carbon sequestration efficiency could be enhanced through sustainable forest management aligned with the conservation objectives of the protected area. Functional species involved in the carbon storage service, such as *Peltophorum dubium*, *Cordia americana*, *Handroanthus heptaphyllus*, *Balfourodendron riedelianum*, *Cabralea canjerana*, and *Chloroluma gonocarpa*, were identified. These findings provide guidance for managing UPAF remnants to maximize carbon storage and support climate change mitigation.

Keywords: subtropical forest, diameter class, forest dynamics, permanent plot, Laguna Yrendy Protected Landscape.

INTRODUCCIÓN

El Bosque Atlántico de Sudamérica se distribuye en Brasil, Argentina y Paraguay, y alberga una notable diversidad biológica, con aproximadamente 20.000 especies de plantas, de las cuales unas 8.000 son endémicas. Estas características lo han posicionado entre las 200 ecorregiones prioritarias para la conservación global según el Fondo Mundial para la Naturaleza (Myers et al. 2000; Olson y Dinerstein 2002; Mittermeier et al. 2011; Kubota et al. 2023).

Dentro de este complejo, el Bosque Atlántico del Alto Paraná (BAAPA) constituye una de las 15 ecorregiones terrestres que lo conforman y ocupa la porción occidental del bioma, extendiéndose desde el este de Paraguay y la provincia de Misiones en Argentina hasta las laderas occidentales de la Serra do Mar en Brasil (Di Bitetti et al. 2003).

La continuidad espacial de los hábitats del BAAPA ha sido interrumpida en los últimos siglos por actividades humanas, especialmente por el cambio de uso del suelo hacia la producción agrícola y la tala selectiva. Como consecuencia, en la actualidad solo un poco más del 16% de la vegetación original del Bosque Atlántico permanece, y se estima que el BAAPA en Paraguay conserva apenas entre el 9% y el 15% de su cobertura original, donde los remanentes boscosos se encuentran en su mayoría altamente fragmentados y degradados (Da Ponte et al. 2017; Kubota et al. 2023).

A pesar de su estado, el BAAPA sigue siendo uno de los ecosistemas más diversos del planeta, caracterizado por su elevada biodiversidad y un alto grado de endemismo. Además, este bioma también proporciona una amplia gama de servicios ecosistémicos esenciales, como el almacenamiento de carbono en la biomasa arbórea y en el suelo (Pan et al. 2011; Bullock et al. 2011; Delgado et al. 2018; Ruggiero et al. 2019).

El estudio de las dinámicas forestales a largo plazo en la región aún es escaso; por tanto, resulta necesario generar más información para lograr un conocimiento integral sobre las tendencias de la dinámica forestal, y en particular, sobre la participación del BAAPA en el ciclo global de carbono (Kubota et al. 2021). Un desafío que obliga a poner en marcha estrategias de adaptación complejas y esfuerzos notables en materia de investigación y gestión.

Para la formulación y la puesta en funcionamiento de políticas de mitigación y adaptación al cambio climático, es necesario conocer el comportamiento de los ecosistemas a través del tiempo y analizarlo considerando el contexto global. Lo anterior es posible mediante el monitoreo de los bosques a través de las mediciones de parcelas permanentes que permiten identificar los cambios poblacionales y volumétricos en un área de estudio. En ese sentido, el monitoreo a largo plazo permite observar las tendencias de la dinámica forestal (Chave et al. 2001; Phillips et al. 2009; Kubota et al. 2021).

Por tanto, el objetivo general de esta investigación consistió en analizar la dinámica de un Bosque Atlántico del Alto Paraná (Paraguay) con énfasis en la dinámica forestal (mortalidad, reducción volumétrica, crecimiento y reclutamiento) y en las clases diamétricas de los individuos arbóreos, en una parcela permanente de monitoreo de la biodiversidad (PPMB), ubicada en el Paisaje Protegido Laguna Yrendy.

Para lograr lo planteado se establecieron los siguientes objetivos específicos: (a) estimar la variación temporal de la biomasa total arbórea de un bosque de la formación Selva Paranaense en el periodo 2010 - 2017, con énfasis en la dinámica del bosque (mortalidad, reducción volumétrica, crecimiento y reclutamiento) y en las clases diamétricas de los individuos arbóreos, y (b) determinar la variación temporal del carbono almacenado en la biomasa arbórea de un bosque de la formación Selva Paranaense en el periodo 2010 - 2017, con énfasis en la dinámica del bosque (mortalidad, reducción volumétrica, crecimiento y reclutamiento) y en las clases diamétricas de los individuos arbóreos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La investigación se desarrolló en una PPMB de 1 ha (100 × 100 m) instalada en el área silvestre protegida Paisaje Protegido Laguna Yrendy (25°30'35,41" S - 54°43'15,33" O), en la Región Oriental del Paraguay, Departamento Alto Paraná, al este del país. Este sitio forma parte del BAAPA y presenta un clima húmedo, con una precipitación media anual que varía entre 1300 y 1800 mm. Los suelos predominantes son de origen basáltico, con textura franco arcillosa y buen drenaje (Figura 1).

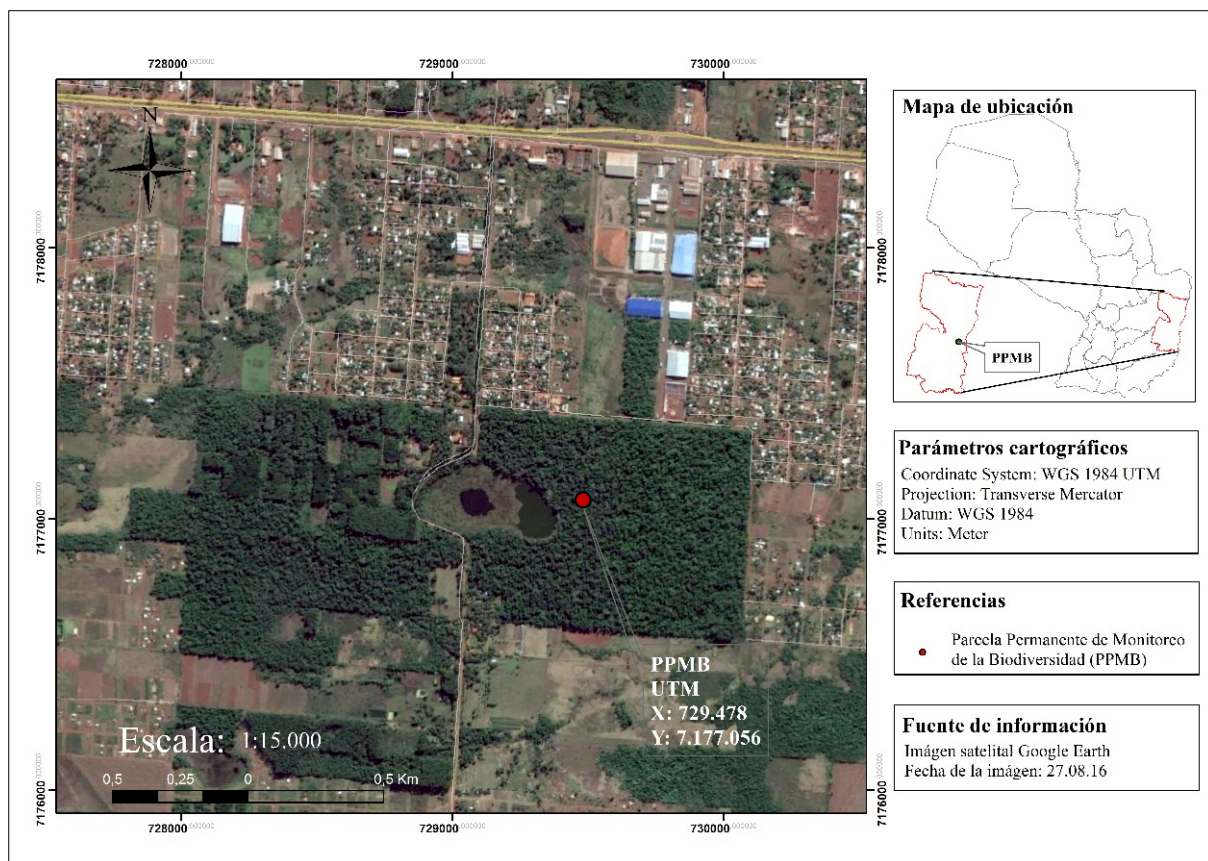


Figura 1. Ubicación de la Parcela Permanente de Monitoreo de la Biodiversidad en Paraguay (punto verde), y su localización específica dentro del área silvestre protegida Paisaje Protegido Laguna Yrendy (punto rojo).
Fuente: elaboración propia.

Diseño y mediciones

La PPMB estudiada fue establecida en 2010 y responde al diseño propuesto por Contreras et al. (1999). Tiene una dimensión de 100 × 100 m (1 ha), subdividida en 25 subparcelas de 20 × 20 m (400 m²) cada una. Durante cada medición (realizadas en los años 2010, 2014 y 2017), se delimitó la parcela completa y sus respectivas subparcelas, y se procedió al levantamiento de datos de todos los individuos arbóreos con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 10 cm. Para cada individuo registrado, se midió el DAP, la altura total y se determinó su condición (vivo, muerto o reclutado).

Estimación de biomasa y carbono

La biomasa total (suma de biomasa aérea y subterránea) fue estimada para los individuos registrados en los años 2010 y 2017, empleando ecuaciones alométricas desarrolladas específicamente para la ecorregión del BAAPA por Sato et al. (2015), según se detalla en las Fórmulas 1 y 2. En el caso del año 2014, no se estimó la biomasa debido a la ausencia de datos de altura.

$$BT = 0,0632 \times (DAP^2 \times H \times \rho)^{0,9971} \quad (1)$$

$$BT = 0,0505 \times (DAP^2 \times H)^{0,9565} \quad (2)$$

Donde:

BT = biomasa total en Kg

DAP = diámetro a la altura del pecho (1,30 m sobre el terreno) en cm

H = altura total del individuo en m

ρ = densidad anhidra de la madera

De acuerdo con lo propuesto por Kubota et al. (2021), la biomasa total por parcela fue calculada como la sumatoria de la biomasa de todos los individuos vivos registrados en cada medición y expresada en Mg ha^{-1} . No se realizó descuento de biomasa en aquellos individuos con ramas rotas o aquellos con cavidades en los fustes. Las diferencias entre las mediciones fueron consideradas como variación de biomasa total. El incremento de biomasa de la parcela debido al crecimiento y el reclutamiento de individuos fue considerado como ganancia; mientras que la variación de biomasa debido a la muerte y a la disminución de DAP o altura total fue considerada como reducción (transformación a necromasa).

Se realizaron comparaciones de la biomasa total entre las mediciones. Además de la variación de biomasa total, se calculó la variación anual de biomasa dentro del periodo 2010 - 2017. Por último, se analizó la contribución de los cuatro factores de variación de biomasa (mortalidad, reducción volumétrica, crecimiento y reclutamiento), y la variación por clase diamétrica.

El carbono almacenado se estimó a partir de la biomasa total previamente calculada, utilizando una fracción de conversión de 0,5, en concordancia con las recomendaciones de Brown et al. (1996), Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático, IPCC (1996) y Gaillard et al. (2002), quienes sugieren este valor en ausencia de datos específicos. El cálculo se realizó mediante la Fórmula 3. Al igual que con la biomasa, no se estimó el carbono almacenado para el año 2014 por falta de datos de altura.

$$CA = BT \times 0,5 \quad (3)$$

Donde:

CA = carbono almacenado en MgC ha^{-1}

BT = biomasa total en Mg ha^{-1}

0,5 = fracción de carbono de la materia seca

Se evaluaron las variaciones de biomasa y carbono entre 2010 y 2017, incluyendo el análisis por clases diamétricas. Previamente, se aplicó la prueba de normalidad de Shapiro-Wilk (adecuada para muestras pequeñas, $n < 50$), con un nivel de significancia de 0,05, concluyéndose que los datos no seguían una distribución normal. Por tanto, para las comparaciones estadísticas entre años, se utilizó la prueba no paramétrica de Wilcoxon para muestras relacionadas, la cual no requiere supuestos de normalidad ni homogeneidad de varianzas. Se empleó un nivel de confianza del 95% ($\alpha = 0,05$), evaluando diferencias significativas entre biomasa y carbono de los años 2010 y 2017. El procesamiento de datos fue realizado mediante filtros y tablas dinámicas en Microsoft Excel, y los análisis estadísticos en IBM SPSS Statistics.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Biomasa total

La biomasa total estimada en la PPMB fue de 185,05 Mg ha⁻¹ en el año 2010 y alcanzó 242,01 Mg ha⁻¹ en 2017. Estas variaciones, atribuibles a la mortalidad y al crecimiento de los árboles, pueden interpretarse como parte del funcionamiento natural de los bosques (Chave et al. 2001). Sin embargo, varios estudios (Hoshizaki et al. 2004; Wigneron et al. 2020) demostraron que la biomasa de bosques tropicales está sufriendo cambios mayores con el paso de los años. Los fenómenos climáticos como El Niño y las sequías son algunas de las posibles causas de las transiciones extraordinarias de la biomasa forestal (Phillips y Lewis 2016; Wigneron et al. 2020).

En los bosques en recuperación, como el evaluado, es esperable un aumento progresivo de la biomasa a lo largo del tiempo. A diferencia de los bosques primarios, donde los valores suelen mantenerse relativamente estables, con fluctuaciones menores asociadas a disturbios naturales (Yamamoto 2000). El comportamiento identificado en el bosque estudiado sugiere la presencia de una vegetación secundaria, en proceso de recuperación.

Para las selvas tropicales, las estimaciones de biomasa promedio oscilan entre 239 Mg ha⁻¹ y 325 Mg ha⁻¹ (Nascimento y Laurance 2004; De Walt y Chave 2004). En el Bosque Atlántico de Argentina y Brasil, los valores registrados varían entre 240 Mg ha⁻¹ y 334 Mg ha⁻¹ (Rolim et al. 2005; Gasparri et al. 2008; Alves et al. 2010). En contraste, en los bosques del BAAPA en Paraguay, según Spichiger et al. (1992), el número de árboles por hectárea, el área basal y la biodiversidad de especies arbóreas son más bajos que en otros bosques neotropicales, lo que podría atribuirse a perturbaciones pasadas. Sin embargo, estos ecosistemas ligeramente perturbados son hoy día el tipo de bosque común en el país, donde todavía quedan remanentes.

Los valores registrados en esta investigación superan los informados por Kubota et al. (2021), quienes, aplicando la misma metodología, obtuvieron un rango de biomasa entre 122,03 Mg ha⁻¹ a 171,62 Mg ha⁻¹ de los árboles con DAP \geq 10 cm, en una parcela permanente de 1 ha ubicada en un área protegida del BAAPA (Paraguay), a partir de datos recolectados entre 1995 y 2016.

Las diferencias observadas entre sitios resultan frecuentes en bosques húmedos tropicales y subtropicales. La presencia o ausencia de árboles de gran porte (DAP \geq 70 cm) puede modificar las estimaciones de biomasa en un rango de 30 a 40% (Brown 2002). Para comprender adecuadamente estas diferencias espaciales, resulta clave disponer de datos sobre la variabilidad regional, ya que los factores ambientales ejercen una fuerte influencia sobre la biomasa (Clark y Clark 2000).

Estudios en el sur de Brasil (Alves et al. 2010; Rosenfield y Souza 2014) reportaron una correlación positiva entre la biomasa aérea y el aumento de la elevación. Lo anterior es debido a que las altitudes mayores van acompañadas de temperaturas más bajas y un clima más húmedo, cumpliendo parcialmente la hipótesis de mayor biomasa en áreas con lluvias homogéneas durante todo el año. Saatchi et al. (2007) encontraron un patrón similar en la selva amazónica, donde la distribución mensual de las precipitaciones resultó ser el principal factor determinante de la biomasa.

La variabilidad entre bosques tropicales cercanos también ha sido documentada, lo que subraya la importancia de integrar datos locales y regionales en las estimaciones de biomasa derivadas de sensores remotos en grandes áreas (Baccini et al. 2008).

Los factores bióticos como la riqueza y diversidad de especies también pueden ser prominentes en la acumulación de biomasa (Rosenfield y Souza 2014). En esta investigación, de las 74 especies identificadas en la PPMB, 12 contribuyeron con el 80% de la biomasa total.

Peltophorum dubium (yvyra pyta) se destacó como la especie con mayor aporte a la biomasa total, con 35,19 Mg ha⁻¹ en 2010 y 31,31 Mg ha⁻¹ en 2017, lo que representa el 19% y 13% del total, respectivamente. Le siguieron *Balfourodendron riedelianum* (guatambú), *Cordia americana* (guajayvi), *Cabralea canjerana* (cancharana), *Handroanthus heptaphyllus* (lapacho), *Chloroluma gonocarpa* (agua'i), *Muelleria campestris* (yvyra ita), *Holocalyx balansae* (yvyra pepe), *Ocotea diospyrifolia* (aju'y sayju), *Jacaratia spinosa* (jacarati'a), *Parapiptadenia rigida* (kurupa'y ra), y *Chloroluma marginatum* (pykasu rembi'u)

En comparación, Rosenfield y Souza (2014), encontraron una importante contribución de *Araucaria angustifolia* (kuri'y) en la biomasa total estimada. Entre las coníferas, la mencionada especie contribuyó con el 98% de biomasa, mientras que *Podocarpus lambertii* (piñeirriño) con solo el 2%. Las palmas, por su parte, aportaron menos del 0,5% a las estimaciones totales.

Variación de la biomasa total y variación anual de la biomasa

Durante los siete años de medición, entre 2010 y 2017, la biomasa total del bosque aumentó en 56,96 Mg ha⁻¹, lo que representa una tasa promedio de 8,14 Mg ha⁻¹ año⁻¹ (Figura 2).

En la investigación de Kubota et al. (2021), el incremento de biomasa entre 1995 y 2016 fue de 0,82 Mg ha⁻¹ año⁻¹, aunque la variación no fue uniforme entre los distintos periodos evaluados. Se observaron reducciones de biomasa en los intervalos 1995 - 2002 y 2002 - 2005, de 4,27 Mg ha⁻¹ año⁻¹ y 0,81 Mg ha⁻¹ año⁻¹, respectivamente. En contraste, entre 2005 - 2008, 2008 - 2011, y 2011 - 2016 se registraron aumentos de 5,98 Mg ha⁻¹ año⁻¹, 2,98 Mg ha⁻¹ año⁻¹, y 4,54 Mg ha⁻¹ año⁻¹, respectivamente.

Según los mismos autores, el periodo de mayor reducción de biomasa (1995 - 2002) coincide con la ocurrencia del fenómeno del Niño (1997 - 1998), seguido de La Niña que inició a mediados de 1998 y culminó al principio del 2001 (Organización Meteorológica Mundial, OMM 2014). Phillips et al. (2009) también identificaron reducción de biomasa a causa de la sequía del 2005, analizando datos de 123 parcelas ubicadas en el Amazonas. No obstante, en esta investigación no se cuenta con evidencias suficientes para establecer una relación directa entre la variación de biomasa y los eventos climatológicos.

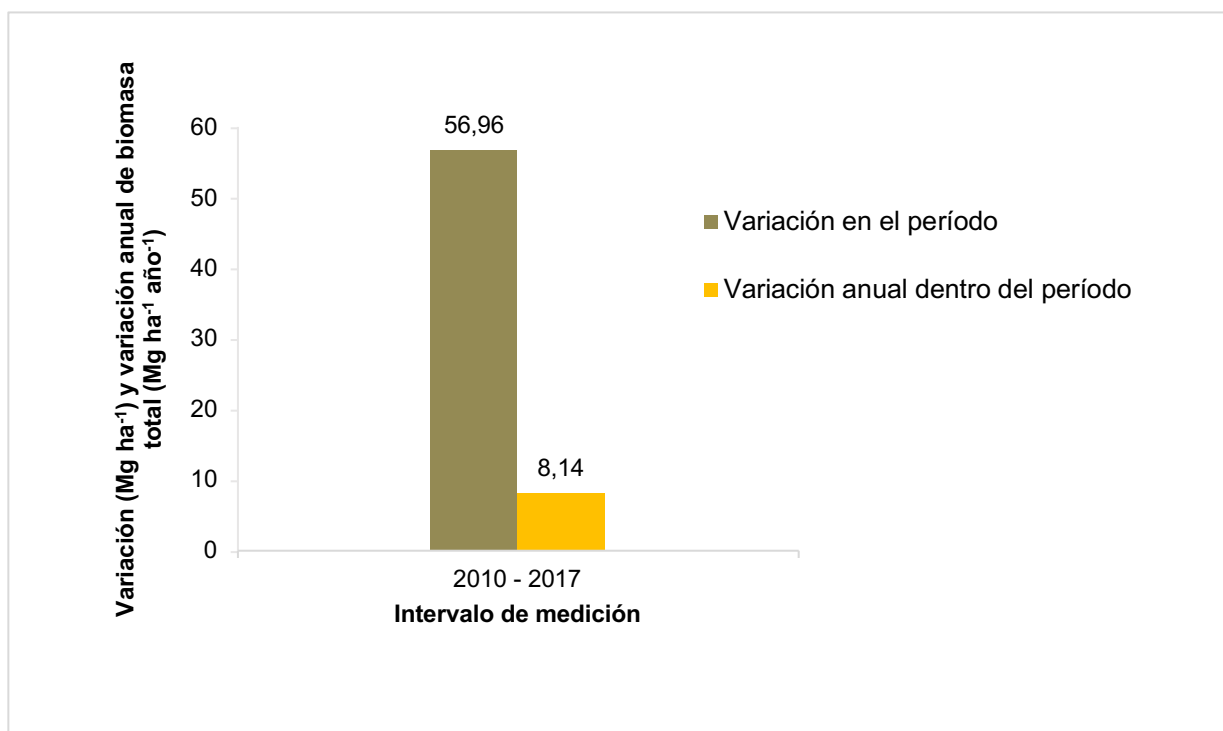


Figura 2. Variación de biomasa total de un bosque de la Selva Paranaense (Paraguay), en el período 2010 - 2017 y variación anual de biomasa total dentro de dicho periodo. Fuente: elaboración propia.

Molas (2016) reportó un aumento de biomasa de $2,35 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en un bosque alterado del BAAPA entre 2010 y 2015. Rodas (2016) encontró una ganancia de $4,04 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en un bosque secundario de recuperación entre 2009 y 2016. Por su parte, Kubota et al. (2021), registró un aumento de $4,54 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en el periodo 2011 - 2016. El notable incremento registrado en esta investigación se debió principalmente a la ganancia de biomasa por crecimiento de individuos, aspecto analizado en la siguiente sección.

Variación de la biomasa debido a la dinámica del bosque

La variación temporal de la biomasa total arbórea en la PPMB se analizó en función a la dinámica del bosque (Figura 3). El incremento de biomasa de la parcela debido al crecimiento y el reclutamiento de individuos fue considerado como ganancia; mientras que la variación de biomasa debido a la muerte y a la disminución de DAP o altura total fue considerada como reducción (transformación a necromasa).

Entre 2010 y 2017 se registraron 58 individuos muertos (17% de árboles registrados en 2010), lo que resultó en una reducción de biomasa total de $10,10 \text{ Mg ha}^{-1}$ ($1,44 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$). Además, 20 individuos presentaron disminución de DAP o altura total, lo que representó una merma de biomasa de $8,93 \text{ Mg ha}^{-1}$ ($1,28 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) (Figuras 4 y 5).

Durante el mismo periodo, se reclutaron 285 individuos (81% de árboles registrados en 2010) y 165 individuos registraron crecimiento (47% de árboles registrados en 2010). El aumento de biomasa total debido al reclutamiento de individuos fue de $10,33 \text{ Mg ha}^{-1}$ ($1,48 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) y la ganancia de biomasa por crecimiento volumétrico de individuos fue de $65,66 \text{ Mg ha}^{-1}$ ($9,38 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$).

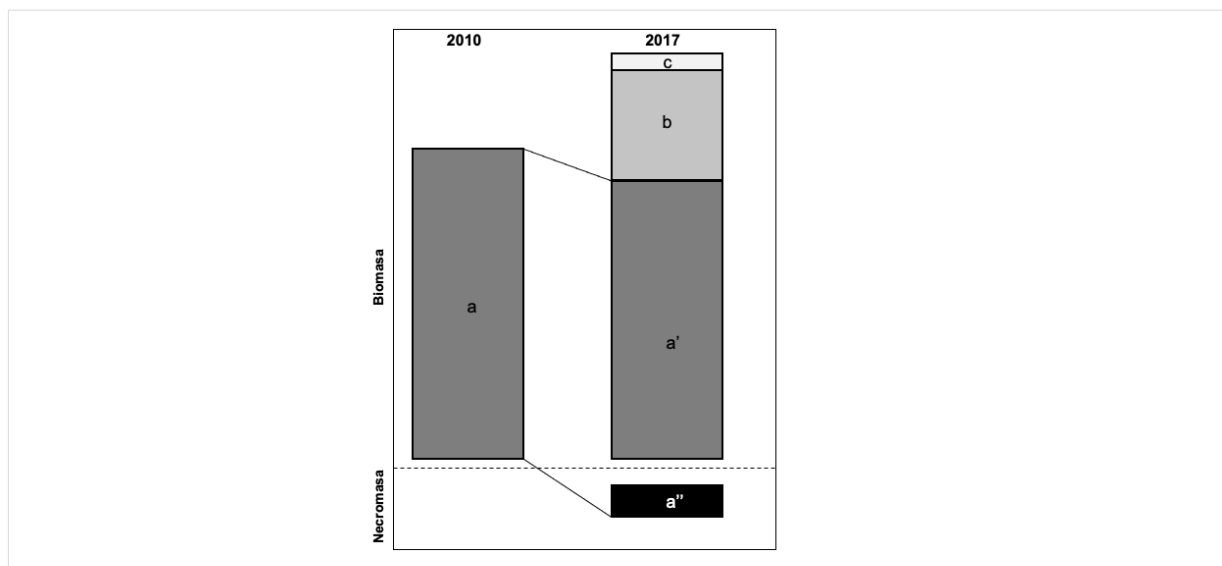


Figura 3. Representación gráfica de la variación temporal de biomasa en función a la dinámica del bosque, Selva Paranaense (Paraguay), período 2010 - 2017.

La dimensión de los polígonos representa la masa forestal. La letra **a** representa la biomasa total estimada en el año 2010, **a'** biomasa total remanente, **b** ganancia de biomasa por crecimiento de individuos registrados en el año 2017, **c** ganancia de biomasa por crecimiento de nuevos incorporados y **a''** pérdida de biomasa por la muerte de individuos. Fuente: elaboración propia, basado en la metodología de Kubota (citado por Ortega et al. 2021).

En el periodo bajo estudio, la ganancia de la biomasa total debido al crecimiento de individuos fue superior al incremento por reclutamiento. Mientras que la reducción de biomasa total por la muerte de individuos fue superior a la reducción debido a la disminución del DAP o altura total.

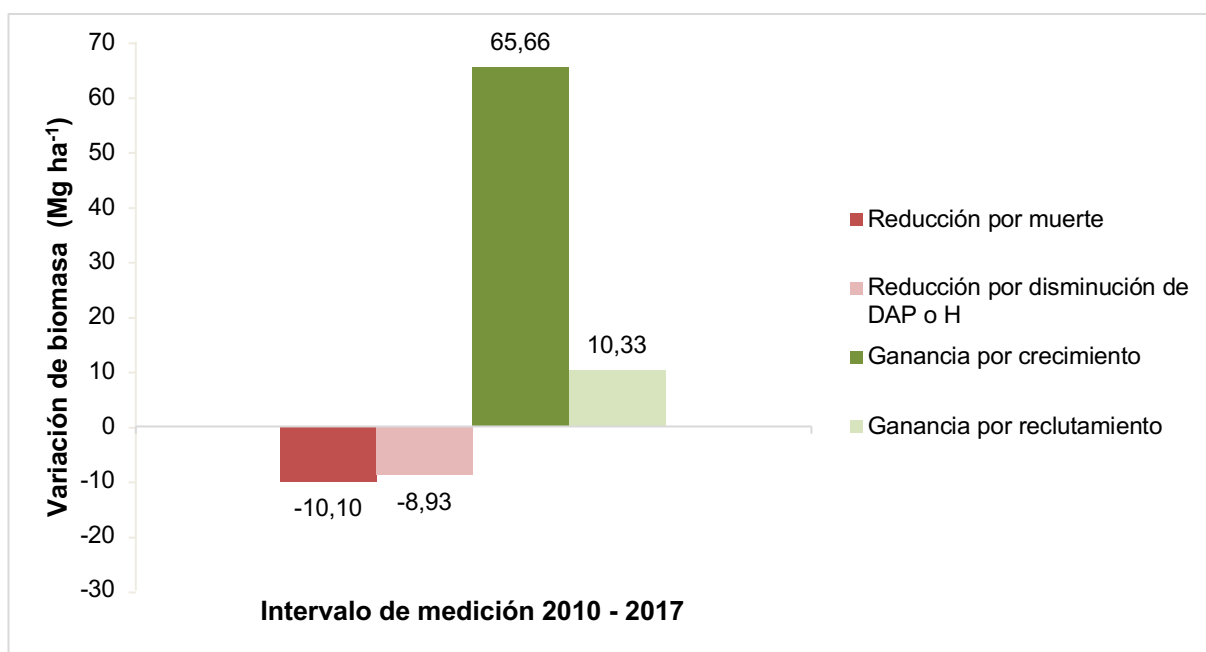


Figura 4. Comparación de la variación de biomasa total de un bosque de la Selva Paranaense (Paraguay), debido a la muerte, disminución de DAP o altura (H), crecimiento y reclutamiento de individuos en el periodo 2010 - 2017.

Fuente: elaboración propia.

Lo anterior coincide con el estudio realizado por Kubota et al. (2021), quienes registraron en el periodo 2011 - 2016 un total de 74 individuos muertos, ocasionando una reducción de biomasa de $13,86 \text{ Mg ha}^{-1}$ ($2,77 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$); mientras que 40 individuos presentaron disminución de DAP o altura total, causando una reducción de biomasa de $2,37 \text{ Mg ha}^{-1}$ ($0,47 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$). La ganancia de biomasa por crecimiento de 434 individuos fue de $34,57 \text{ Mg ha}^{-1}$ ($6,91 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) y por reclutamiento de 74 individuos fue de $4,30 \text{ Mg ha}^{-1}$ ($0,86 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$).

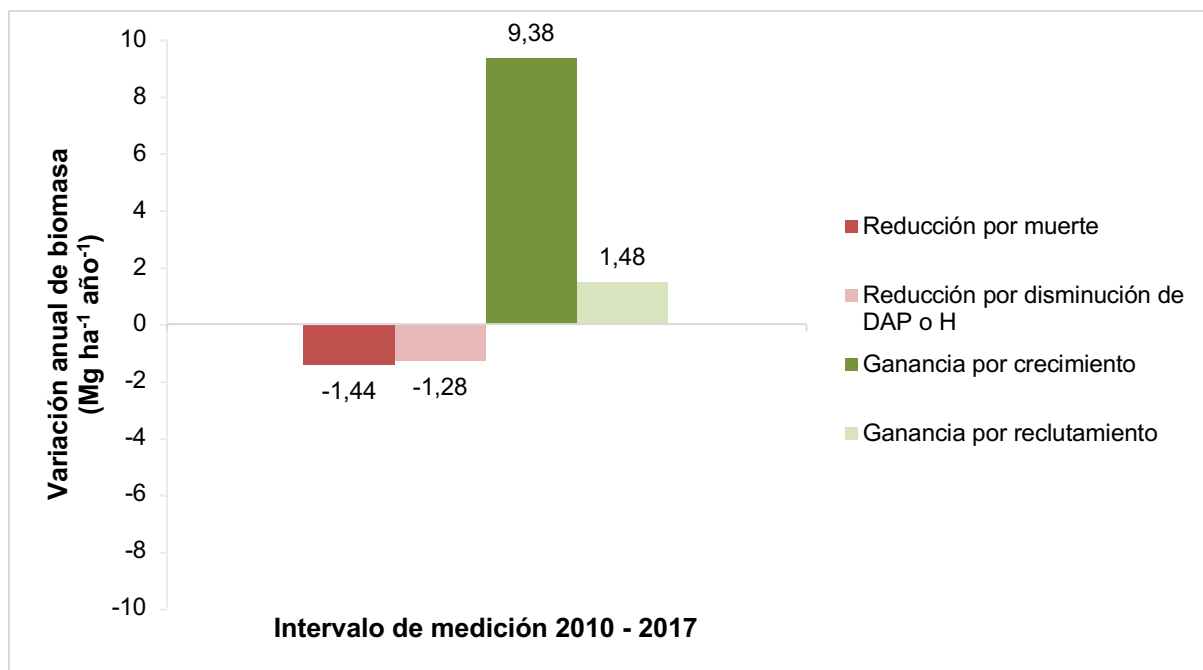


Figura 5. Comparación de la variación anual de biomasa total de un bosque de la Selva Paranaense (Paraguay), debido a la muerte, disminución de DAP o altura (H), crecimiento y reclutamiento de individuos en el periodo 2010 - 2017.

Fuente: elaboración propia.

La variación de número de individuos y de biomasa total observada en esta investigación refleja la dinámica existente en la Selva Paranaense (Paraguay). El comportamiento evidenciado en la PPMB indica que posterior a la elevada pérdida de individuos o sus partes, como las ramas, hay una tendencia de incremento de regeneración y del crecimiento de los árboles remanentes.

Návar-Cháidez y Domínguez-Calleros (2018) consideran que el aumento del número de individuos es indicio de que el bosque aún está en recuperación de su densidad natural, después del disturbio al que fue sometido. Esto demuestra que, a pesar de eventos de mortalidad, estos ecosistemas tienen una alta capacidad de recuperarse mediante procesos como el reclutamiento y regeneración constante en claros (Córdoba et al. 2005). Este es un fenómeno explicado por Yamamoto (2000) y Lindner y Sattler (2012), quienes indican que la alteración de los bosques puede afectar la dinámica de tal forma que la perturbación podría ser apreciable en sus reservas de biomasa por largos periodos de tiempo.

Variación temporal del carbono almacenado del bosque

Carbono almacenado

A escala global, los bosques tropicales almacenan el 55% del carbono, los boreales el 32% y los templados el 14%. La densidad de reserva de carbono es comparable entre bosques tropicales y boreales (242 MgC ha^{-1} versus 239 MgC ha^{-1}), mientras que en los templados es aproximadamente un 60% menor (155 MgC ha^{-1}). Aunque los bosques tropicales y boreales almacenan la mayor parte del carbono, existe una diferencia fundamental en sus estructuras de almacenamiento: los bosques tropicales tienen el 56% del carbono almacenado en la biomasa y el 32% en el suelo, mientras que los bosques boreales tienen solo el 20% en biomasa y el 60% en el suelo (Pan et al. 2011).

En esta investigación el carbono almacenado en la biomasa de la PPMB fue de $92,53 \text{ MgC ha}^{-1}$ en 2010, aumentando a $121,01 \text{ MgC ha}^{-1}$ en 2017.

Estudios realizados en el Bosque Atlántico de Argentina y Brasil reportan valores de carbono almacenado en biomasa entre $97,6 \text{ MgC ha}^{-1}$ y 167 MgC ha^{-1} (Rolim et al. 2005; Gasparri et al. 2008; Alves et al. 2010; Rosenfield y Souza 2014). Según la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, FAO (2014), la Mata Atlántica puede almacenar alrededor de $94,70 \text{ MgC ha}^{-1}$ en los individuos arbóreos.

En Paraguay, estudios locales en el BAAPA estimaron valores de carbono almacenado entre $96,79 \text{ MgC ha}^{-1}$ y $98,21 \text{ MgC ha}^{-1}$ (Molas 2016; González 2017). El valor registrado en 2010 en la PPMB se ubicó por debajo de estos rangos, mientras que el de 2017 se encuentra dentro del promedio regional y por encima de los datos locales.

De acuerdo con el mapa de stock de carbono para el BAAPA del Paraguay, las áreas más degradadas presentan valores entre $22,2 - 30,5 \text{ MgC ha}^{-1}$, mientras que las áreas más conservadas alcanzan entre $164,4 - 189,8 \text{ MgC ha}^{-1}$ (Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Asunción 2013).

Estas diferencias podrían explicarse por factores ambientales que influyen directamente sobre la biomasa (Clark y Clark 2000), y por tanto sobre el carbono almacenado en ella. Bunker et al. (2005) sugirieron que el almacenamiento de carbono en los bosques tropicales también depende factores bióticos como la composición de las especies, con la premisa de que una alta diversidad podría incrementar la acumulación de carbono.

Variación del carbono almacenado y variación anual del carbono almacenado

Durante el periodo 2010 - 2017, el carbono almacenado aumentó en 28,48 MgC ha⁻¹, lo que equivale a un incremento anual de 4,07 MgC ha⁻¹ año⁻¹ (Figura 6). Este valor supera las estimaciones reportadas por Villanova et al. (2019) en el Bosque Atlántico de Brasil (2 MgC ha⁻¹ año⁻¹ entre 2010 y 2015), y por Figueiredo et al. (2015), quienes hallaron 0,994 MgC ha⁻¹ año⁻¹ en un bosque estacional semidecíduo en regeneración. Souza et al. (2011) encontraron incluso menores valores (0,14 MgC ha⁻¹ año⁻¹). Estas diferencias pueden estar asociadas a los métodos de cuantificación aplicados en cada estudio.

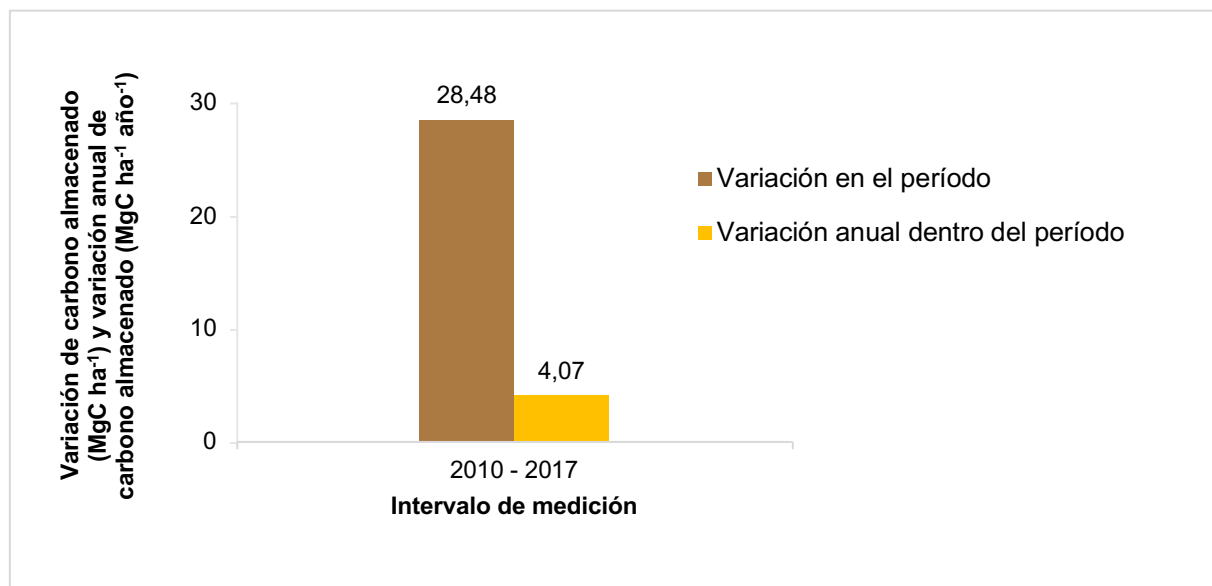


Figura 6. Variación de carbono almacenado de un bosque de la Selva Paranaense (Paraguay), en el período 2010 - 2017 y variación anual de carbono total dentro de dicho periodo.

Fuente: elaboración propia.

A nivel local, Molas (2016), en el periodo 2010 - 2015, observó un incremento de carbono anual de 1,18 MgC ha⁻¹ año⁻¹ en un bosque alterado del BAAPA, mientras que Rodas (2016), en el periodo 2009 - 2016, estimó un valor de 2,02 MgC ha⁻¹ año⁻¹ en un bosque secundario de recuperación. El alto incremento observado en esta investigación se debió principalmente a la ganancia por crecimiento de individuos, como se analiza más adelante.

Variación del carbono almacenado debido a la dinámica del bosque

La variación temporal del carbono almacenado debido a la dinámica del bosque (mortalidad, reducción volumétrica, crecimiento y reclutamiento de individuos) en la PPMB bajo estudio, sigue el mismo patrón que la variación de la biomasa, dada la relación 2:1 entre ambas variables. En el periodo 2010 - 2017, el incremento de carbono almacenado estuvo mayormente influenciado por el crecimiento volumétrico de los individuos (4,69 MgC ha⁻¹ año⁻¹), seguido por el factor reclutamiento, el cual contribuyó en 0,74 MgC ha⁻¹ año⁻¹. Las reducciones de carbono almacenado estuvieron influenciadas por la mortalidad (0,72 MgC ha⁻¹ año⁻¹) y la disminución de DAP o altura total de los individuos (0,64 MgC ha⁻¹ año⁻¹) (Figura 7).

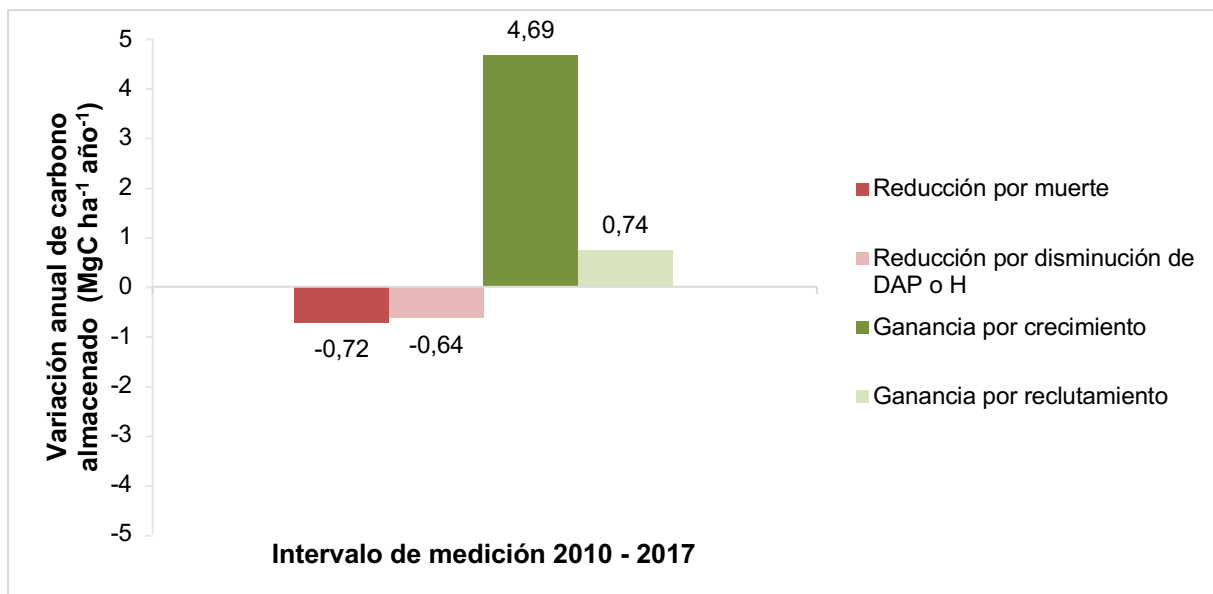


Figura 7. Comparación de la variación anual de carbono almacenado de un bosque de la Selva Paranaense (Paraguay), debido a la muerte, disminución de DAP o altura (H), crecimiento y reclutamiento de individuos en el periodo 2010 - 2017.

Fuente: elaboración propia.

Las especies *Cabralea canjerana* (cancharana), *Balfourodendron riedelianum* (guatambú), *Handroanthus heptaphyllus* (lapacho), y *Chloroluma gonocarpa* (agua'i) representan el 49% del incremento anual de carbono almacenado en la PPMB. Según Villanova et al. (2019), el conocimiento sobre las especies con mayor potencial en el almacenamiento de carbono permite orientar a los gestores forestales en la selección de la composición florística en proyectos de restauración forestal o en plantaciones destinadas a la neutralización de carbono. Este enfoque permite intensificar la capacidad de mitigación en áreas con condiciones edafoclimáticas similares a las del bosque estudiado, favoreciendo su transformación en sumideros de carbono atmosférico.

Distribución de biomasa y carbono almacenado por clase diamétrica

Si bien la mayor parte de los individuos se concentra en las clases diamétricas inferiores, los valores más altos de biomasa y carbono almacenado se registraron en la clase superior ($\geq 60,1$ cm), alcanzando $89,33 \text{ Mg ha}^{-1}$ y $44,66 \text{ MgC ha}^{-1}$ en 2010, y $106,10 \text{ Mg ha}^{-1}$ y $53,05 \text{ MgC ha}^{-1}$ en 2017.

La cantidad de individuos con dimensiones de gran tamaño fue similar a la reportada por Molas (2016), quien también registró cinco árboles con DAP > 80 cm en una parcela de 1 ha, incluyendo un ejemplar con más de 100 cm de DAP.

La escasa presencia de individuos con diámetros mayores a 80 cm reduce proporcionalmente la cantidad de biomasa en el ecosistema y, en consecuencia, las reservas de carbono. Esta situación subraya la necesidad de evaluar los factores externos que ejercen presión sobre estos árboles y de desarrollar estrategias que garanticen su permanencia en el bosque (Paipa y Triana 2018).

La Figura 8 muestra la distribución de biomasa y carbono almacenado en el periodo 2010 - 2017. El mayor aporte corresponde a la clase diamétrica superior (VI), con una disminución progresiva en las clases inferiores y una evidente variabilidad entre especies. El aporte de los individuos con DAP elevado ($\geq 60,1$ cm) a la biomasa y carbono de la PPMB fue relevante a pesar de su poca abundancia. Lo anterior coincide con el estudio realizado por Kubota et al. (2021).

En esta investigación los árboles de gran porte representaron solo el 3% de todos los individuos, sin embargo, contribuyeron con más del 40% de la biomasa total, y ende del carbono almacenado. Hallazgos similares fueron reportados por Rosenfield y Souza (2014) en el Bosque Atlántico del Brasil.

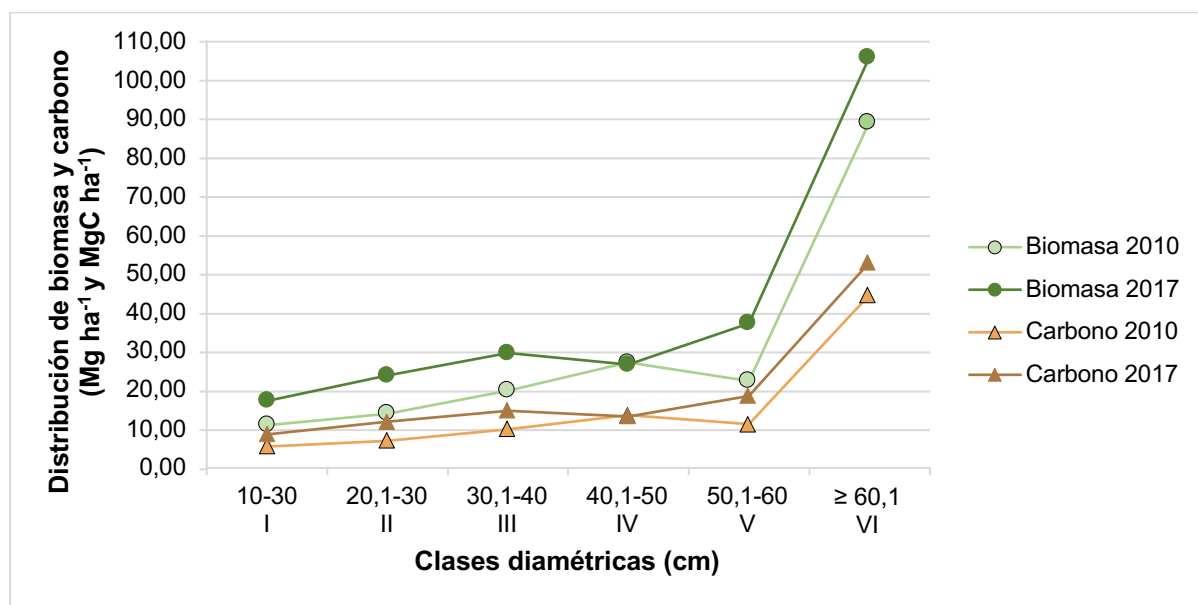


Figura 8. Distribución de biomasa y carbono almacenado por clase diamétrica de un bosque de la Selva Paranaense (Paraguay), en el periodo de medición 2010 - 2017.

Fuente: elaboración propia.

Las pruebas de Wilcoxon indicaron diferencias significativas ($\alpha = 0,05$) en la biomasa y el carbono por clase diamétrica entre los años evaluados. Esta tendencia también fue observada en otras parcelas del BAAPA del Paraguay, como reportan Molas (2016), Rodas (2016) y Kubota et al. (2021), quienes identificaron un incremento progresivo de la masa forestal a lo largo del tiempo. No obstante, el aumento de biomasa y carbono registrado en este estudio fue superior a los valores encontrados por los citados autores, lo que puede explicarse, según Schlegel (2001) y Acosta et al. (2002), por la variabilidad en la capacidad de almacenamiento de carbono según la composición florística, la abundancia poblacional y el estado de desarrollo del bosque.

La distribución por clases diamétricas presenta una marcada variabilidad interespecífica. La Figura 9 resalta seis especies que en conjunto contribuyeron con más del 50% del carbono almacenado en la PPMB (62% en 2010 y 58% en 2017). *Peltophorum dubium* (yvyra pyta), *Balfourodendron riedelianum* (guatambú), *Cordia americana* (guajayvi), *Cabralea canjerana* (cancharana), *Handroanthus heptaphyllus* (lapacho), y *Chloroluma gonocarpa* (agua'i), cumplen un rol funcional destacado en el ecosistema, ya que concentran una proporción significativa del carbono almacenado, lo que permite clasificarlas como especies funcionales

clave en la provisión del servicio ecosistémico de regulación climática mediante captura y almacenamiento de carbono.

En las clases diamétricas I (10-20 cm), II (20,1-30 cm) y III (30,1-40 cm), *Chloroluma gonocarpa* (agua'i) fue la especie con mayor contribución a la biomasa y al carbono almacenado, tanto en 2010 como en 2017. Esta especie también presentó el mayor peso ecológico según el índice de valor de importancia (Peralta-Kulik et al. 2018). En contraste, otras especies destacadas como *Peltophorum dubium* (yvyra pyta), *Cordia americana* (guajayvi), y *Handroanthus heptaphyllus* (lapacho) mostraron escasa presencia en las clases diamétricas inferiores, lo que refleja un patrón de distribución desigual.

Esta situación podría deberse a la falta de aplicación de prácticas silviculturales orientadas al manejo de clases emergentes y sobremaduras, con el fin de optimizar la acumulación de carbono en estos bosques (Paipa y Triana 2018). Asimismo, Rangel (2012) señala que la composición, estructura y el grado de perturbación de un ecosistema influyen directamente en su capacidad de almacenamiento de carbono.

En cuanto a los componentes de biomasa y carbono almacenado, se observó que, en todas las clases diamétricas, la ganancia (asociada al crecimiento y reclutamiento de individuos) superó la reducción (derivada de la muerte o disminución del DAP o altura total de individuos), con excepción de la clase IV.

El mayor incremento de biomasa se registró en la clase diamétrica II (20,1-30 cm), con un aumento de $9,83 \text{ Mg ha}^{-1}$ ($1,40 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$), lo que representa el 69% respecto a la biomasa inicial de 2010. A pesar de que la variación de biomasa fue menor en la clase diamétrica superior (19% de incremento), la muerte de cada individuo de mayor dimensión tuvo gran influencia en la reducción de biomasa. En el periodo 2010 - 2017 la muerte de un individuo con DAP de 85 cm, ocasionó la reducción de $0,43 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ de biomasa, y por tanto, $0,21 \text{ MgC ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ de carbono.

Por otro lado, la clase diamétrica IV (40,1-50 cm) evidenció una disminución de biomasa de $0,45 \text{ Mg ha}^{-1}$ ($0,06 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$), lo que representa aproximadamente el 2% de la biomasa inicial (2010). Lo anterior estuvo influenciado por la muerte de tres individuos con DAP de 40,5 a 43 cm, lo que ocasionó la reducción de $0,39 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ de biomasa, y por tanto, $0,20 \text{ MgC ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ de carbono. La pérdida de estos individuos tuvo lugar por procesos naturales (2 muertos en pie y 1 muerto caído). Según Melo y Vargas (2003) este tipo de muerte es provocado por factores endógenos (fitosanitarios, competencia intra e inter-específica, entre otros) asociados principalmente a causas biológicas.

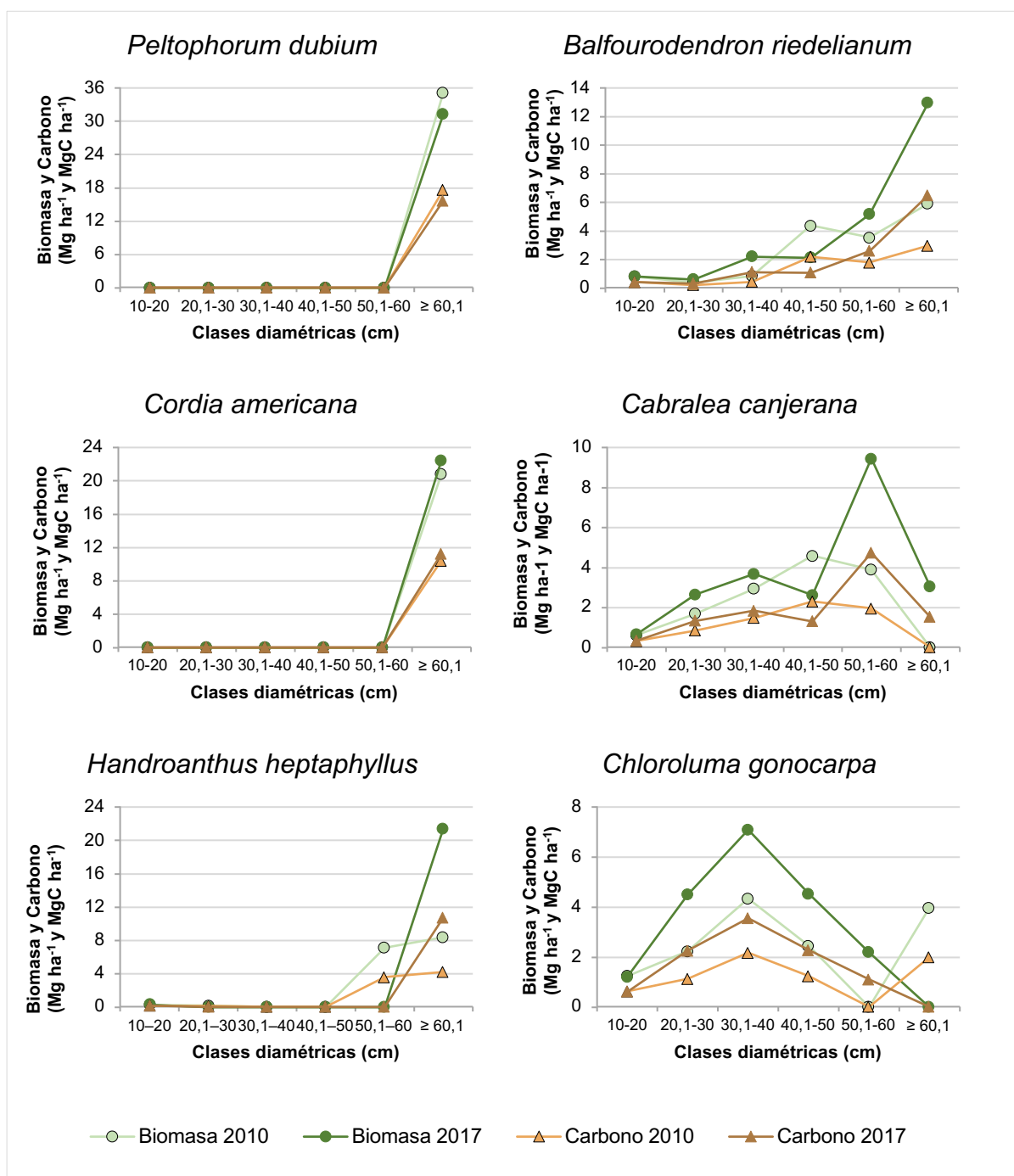


Figura 9. Distribución de biomasa y carbono almacenado por clase diamétrica de las seis especies que contribuyeron con más del 50% de carbono almacenado en un bosque de la Selva Paranaense (Paraguay), en el periodo de medición 2010 - 2017.

Fuente: elaboración propia.

Chave et al. (2003) reportaron una clara tendencia de incremento de biomasa (y por ende en el carbono almacenado) en las clases diamétricas inferiores (1-30 cm) y una reducción en las clases superiores (40-110 cm). En esta investigación, al igual que el estudio realizado por Kubota et al. (2021) la tendencia de la variación de biomasa (y carbono) por clase diamétrica fue similar pero no tan clara como la reportada por los citados autores.

Se debe tener en cuenta que en Paraguay la cobertura forestal del BAAPA se redujo al 73% en 1973, al 25% en el 2000 (Huang et al. 2007) y al 9% para el 2017 (Da Ponte 2017). Esta fragmentación y degradación histórica influye en la cantidad y la dinámica de biomasa (y de carbono almacenado) en los bosques remanentes (Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Asunción 2013). Sin embargo, aún es escaso el conocimiento de estas dinámicas a largo plazo en la región (Kubota et al. 2021).

Se espera que, a lo largo de los años, el bosque pueda aumentar su capacidad de secuestro de carbono hasta que el ecosistema forestal entre en un equilibrio dinámico (Oliveira et al. 2014). Sin embargo, la eficiencia en el secuestro se podría incrementar mediante la aplicación de tratamientos silvícolas (FAO 2010), tales como las cortas de aclareo que en forma gradual favorecen el crecimiento en diámetro, volumen y biomasa de los árboles.

CONCLUSIONES

La evaluación de la biomasa total y del carbono almacenado en el bosque de la formación Selva Paranaense, dentro del Paisaje Protegido Laguna Yrendy, permitió identificar cambios significativos en la dinámica forestal durante un periodo de siete años. Los resultados reflejan un proceso de recuperación ecológica en un sistema con características propias de vegetación secundaria, afectado históricamente por la fragmentación y la degradación.

Esta investigación aporta evidencia relevante para orientar estrategias de conservación y manejo en remanentes boscosos con características similares. La identificación de especies que contribuyen con más del 50% del carbono almacenado, así como aquellas con mayor potencial de incremento anual, constituyen insumos concretos para el diseño de intervenciones enfocadas en la captura de carbono y la recuperación funcional de los ecosistemas.

En particular, *Peltophorum dubium*, *Balfourodendron riedelianum*, *Cordia americana*, *Cabrlea canjerana*, *Handroanthus heptaphyllus*, y *Chloroluma gonocarpa* se destacan como especies prioritarias para iniciativas orientadas al almacenamiento de carbono. Este conocimiento técnico-científico representa un recurso valioso para los gestores del área protegida y para otros actores del sector forestal del país, al ofrecer una base empírica sólida para la toma de decisiones en manejo y restauración.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acosta, M; Vargas, J; Velázquez, A; Etchevers, J. 2002. Estimación de la biomasa aérea mediante el uso de relaciones alométricas en seis especies arbóreas en Oaxaca, México. *Agrociencia* 36(6): 725-736.
- Alves, L; Vieira, S; Scaranello, M; Camargo, P; Santos, F; Joly, C; Martinelli, L. 2010. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *Forest Ecology and Management* 260(5): 679-691.
- Baccini, A; Laporte, N; Goetz, S; Sun, M; Dong, H. 2008. A first map of tropical Africa's above-ground biomass derived from satellite imagery. *Environmental Research Letters* 3(4): 045011.

- Brown, S; Sathaye, M; Cannell, M; Kauppi, P. 1996. Mitigation of carbon emission to the atmosphere by forest management. *Commonwealth Forestry Review* 75(1): 80-91.
- Brown, S. 2002. Measuring carbon in forests: current status and future challenges. *Environmental Pollution* 116(3): 363-372.
- Bullock, J; Aronson, J; Newton, A; Pywell, R; Rey-Benayas, J. 2011. Restoration of ecosystem services and biodiversity: conflicts and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution* 26(10): 541-549.
- Bunker, D; DeClerck, F; Bradford, J; Colwell, R; Perfecto, I; Phillips, O; Sankaran, M; Naeem, S. 2005. Species loss and above-ground carbon storage in a tropical forest. *Science* 310: 1029-1031.
- Chave, J; Condit, R; Lao, S; Caspersen, J; Foster, R; Hubbell, S. 2003. Spatial and temporal variation of biomass in a tropical forest: results from a large census plot in Panama. *Journal of Ecology* 91: 240-252.
- Chave, J; Riéra, B; Dubois, M. 2001. Estimation of biomass in a neotropical forest of French Guiana: spatial and temporal variability. *Journal of Tropical Ecology* 17: 79-96.
- Clark, DB; Clark, DA. 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *For. Ecol. Manage* 137: 185-198.
- Contreras, F; Leaño, C; Licona, J; Dauber, E; Gunnar, L; Hager, N; Caba, C. 1999. Guía para la instalación y evaluación de parcelas permanentes de muestreo. BOLFOR, PROMABOSQUE, Santa Cruz, Bolivia. 59 p.
- Córdoba, J; González, D; Ramos, Y; Serna, D; Panesso, N. 2005. Regeneración natural en claros de un bosque pluvial tropical en Pacurita, Chocó-Colombia. *Revista Universidad Tecnológica del Chocó* 23: 11-19.
- Da Ponte, E; Mack, B; Wohlfart, C; Rodas, O; Fleckenstein, M; Oppelt, N; Dech, S; Da Kuenzer, C. 2017. Assessing forest cover dynamics and forest perception in the Da Atlantic Forest of Paraguay, combining remote sensing and household level data. *Da Forests* 8(10): 1-21.
- De Walt, S; Chave, J. 2004. Structure and biomass of four Neotropical forests. *Biotropica* 36: 7-19.
- Delgado, R; Pereira, M; Teodoro, P; et al. 2018. Seasonality of gross primary production in the Atlantic Forest of Brazil. *Global Ecology and Conservation* 14(1): e00392.
- Di Bitetti, M; Placci, G; Dietz, L. 2003. A biodiversity vision for the Upper Paraná Atlantic Forest ecoregion: designing a biodiversity conservation landscape and setting priorities for conservation action. World Wildlife Fund.
- Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Asunción. 2013. Mapa de stock de carbono Bosque Atlántico del Alto Paraná (en línea). Asunción, PY. Consultado 09 jun. 2025. Disponible en <https://globallandusechange.org/wp-content/uploads/2017/10/Reporte.-2014.-Carrera-Ingeneria-Forestal-UNA-Desarrollo-del-estudio-de-linea-de-base-para-el-sitio-piloto-Bosque-Atlantico-Alto-Parana.pdf>
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). 2010. La gestión de los bosques ante el cambio climático. 20 p.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). 2014. Global forest resources assessment 2015. 148 p.
- Figueiredo, L; Soares, C; Souza, A; Leite, H; Silva, G. 2015. Dinâmica do estoque de carbono em fuste de árvores de uma floresta estacional semidecidual. *Cerne* 21(1): 161-67.
- Gaillard, C; Pece, M; Juárez, M. 2002. Biomasa aérea de quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*) en dos localidades del Parque Chaqueño Seco. *Revista Ciencias Ambientales - Quebracho* 9: 116-127.

- Gasparri, N; Grau, H; Manghi, E. 2008. Carbon pools and emissions from deforestation in extra-tropical forests of northern Argentina between 1900 and 2005. *Ecosystems* 11(8): 1247-1261.
- González, F. 2017. Valoración económica de la captura de carbono como servicio ecosistémico en un bosque del BAAPA, Reserva Natural Del Bosque Mbaracayú, Departamento de Canindeyú (tesis de grado). Universidad Nacional de Asunción, San Lorenzo, Paraguay. 74 p.
- Hoshizaki, K; Niiyama, K; Kimura, K; Yamashita, T; Bekku, Y; Okuda, T; Quah, E; Supardi, N. 2004. Temporal and spatial variation of forest biomass in relation to stand dynamics in a mature, lowland tropical rainforest, Malaysia. *Ecological Research* 19: 357-363.
- Huang, C; Kinm, S; Alstatt, A; Townshend, J; Davis, P; Song, K; Tucker, C; Rodas, O; Yanosky, A; Clay, R; Musinsky, J. 2007. Rapid loss of Paraguay's Atlantic forest and the status of protected area: a Landsat assessment. *Remote Sensing of Environment* 106(4): 460-466.
- IPCC (Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático). 1996. Report of the twelfth session of the Intergovernmental Panel of Climate Change. Reference manual and workbook of the IPCC 1996 revised guidelines for national greenhouse gas inventories. México: IPCC.
- Kubota, VR; Caballero-González, RD; Fernández-Lomaquiz, AE. 2021. Variación de biomasa en un periodo de 21 años en un Bosque Atlántico del Alto Paraná (Paraguay). *Colombia Forestal* 24(1): 60-70.
- Kubota, VR; Linares-Palomino, R; Gregory, T; Silva, H; Lombardo, L; Caballero, R; Mendoza, A; Ugawa, S. 2023. Assessment of stand characteristics and soil of Upper Parana Atlantic Forests (Paraguay) reveals high habitat heterogeneity. *Journal of Tropical Forest Science* 35(3): 283-298.
- Lindner, A; Sattler, D. 2012. Biomass estimations in forests of different disturbance history in the Atlantic Forest of Rio de Janeiro, Brazil. *New Forests* 43: 287-301.
- Melo, O; Vargas, R. 2003. Evaluación ecológica y silvicultural de ecosistemas boscosos. Ibagué, CO, Universidad del Tolima. 235 p.
- Mittermeier, RA; Turner, WR; Larsen, FW; Brooks, TM; Gascon, C. 2011. Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. Pp 3–22 in Zachos FE & Habel JC (eds) *Biodiversity Hotspots*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Molas, C. 2016. Variación temporal de la biomasa y carbono de un bosque del BAAPA en el periodo 2010-2015, Reserva Natural del Bosque Mbaracayú, Departamento de Canindeyú (tesis de grado). Universidad Nacional de Asunción, San Lorenzo, Paraguay. 118 p.
- Myers, N; Mittermeier, R; Mittermeier, C; da Fonseca, G; Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Nascimento, HE; Laurance, WF. 2004. Biomass dynamics in Amazonian forest fragments. *Ecological Applications* 14: S127-S138.
- Návar-Cháidez, JJ; Domínguez-Calleros, PA. 2018. Modelo de incremento y rendimiento: ejemplos y aplicaciones para bosques templados mexicanos. *Revista mexicana de ciencias forestales* 4(18): 8-27.
- Oliveira, AP; Schiavini, I; Vale, VS; et al. 2014. Mortality, recruitment and growth of the tree communities in three forest formations at the Panga Ecological Station over ten years (1997-2007). *Acta Botanica Brasilica* 28(2): 234-48.
- Olson, DM; Dinerstein, E. 2002. The Global 200: priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89: 199–224.

- OMM (Organización Meteorológica Mundial). 2014. El Niño: southern oscillation. Ginebra: WMO.
- Ortega, J; Pérez de Molas, L; Kubota, VR; Vera de Ortíz, M. 2021. Variación temporal de la biomasa y carbono en la ecorregión Bosque Atlántico del Alto Paraná. *Steviana*, 13(1) Supl., Libro de resúmenes de las IV Jornadas Paraguayas de Botánica. Pp 83.
- Paipa, NA; Triana, MA. 2018. Estimación del carbono almacenado en la biomasa aérea de un bosque húmedo tropical en Paimadó, Chocó. *Ingenierías USBMed* 9(1): 18-29.
- Pan, Y; Birdsey, RA; Fang, J; et al. 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* 333(6045): 988-93.
- Peralta-Kulik, N, Pérez de Molas, L; Amarilla Rodríguez, S. 2018. Análisis estructural de un bosque de la Ecorregión Alto Paraná, Paraguay. *Investigación Agraria* 20(2): 127-135.
- Phillips, O; Lewis, S. 2016. Recent changes in tropical forest biomass and dynamics. En L. Nagy, B. R. Forsberg y P. Artaxo (eds.), *Interactions between biosphere, atmosphere and human land use in the amazon basin* (pp. 191-224). Springer.
- Phillips, OL; Aragao, LE; Lewis, SL; et al. 2009. Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science* 323: 1344-1347
- Rangel, JO. 2012. Colombia Diversidad Biótica XII: la región Caribe de Colombia, 1st ed. Bogotá, Colombia: Universidad Nacional de Colombia, 2012, ch.: Estructura, biomasa aérea y carbono almacenado en los bosques del sur y noroccidente de Córdoba, pp. 923-96.
- Rodas, G. 2016. Variación temporal de la biomasa y carbono de un bosque secundario del BAAPA, periodo 2009-2016, Reserva Natural del Bosque Mbaracayú, Departamento de Canindeyú (tesis de grado). Universidad Nacional de Asunción, San Lorenzo, Paraguay. 136 p.
- Rolim, S; Jesus, R; Nascimento, H; Couto, H; Chambers, J. 2005. Biomass change in an Atlantic tropical moist forest: the ENSO effect in permanent sample plots over a 22-year period. *Oecologia* 142: 238-246.
- Rosenfield, M; Souza, A. 2014. Forest biomass variation in Southernmost Brazil: the impact of Araucaria trees. *Revista de Biología Tropical* 62(1): 335-348.
- Ruggiero, P; Metzger, J; Tambosi, L; Nichols, E. 2019. Payment for ecosystem services programs in the Brazilian Atlantic Forest: effective but not enough. *Land Use Policy* 82(1): 283-91.
- Saatchi, SS; Houghton, RA; Dos Santos-Alvala, RC; Soares, JV; Yu, Y. 2007. Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin. *Global Change Biology* 13: 816-837.
- Sato, T; Saito, M; Ramírez, D; Pérez de Molas, L; Toriyama, J; Monda, Y; Kiyono, Y; Herebia, E; Dubie, N; Duré, E; Ramírez, J; Vera de Ortíz, M. 2015. Development of allometric equations for tree biomass in forest ecosystems in Paraguay. *Japan Agricultural Research Quarterly* 49(3): 281-291.
- Schlegel, B. 2001. Estimación de la biomasa y carbono en bosques del tipo forestal siempreverde, en *Symp. internacional medición y monitoreo de la captura de carbono en ecosistemas forestales*, Valdivia, Chile, pp. 1-13.
- Souza, A; Boina, A; Soares, C; Vital, B; Gaspar, R; Lana, J. 2011. Estoque e crescimento em volume, biomassa, carbono e dióxido de carbono em floresta Estacional Semidecidual. *Revista Árvore* 35(6): 1277-85.
- Spichiger, R; Bertoni, B; Loizeau, PA. 1992. The forest of the paraguayan Alto Paraná. *Candollea* 47(2): 219-250.
- Villanova, P; Moreira, C; Gonçalves, L; Boechat, C; Fernandes, L; Leão, B; Silva, S. 2019. Carbon stock growth in a secondary Atlantic Forest. *Rev. Árvore* 43(4).

Wigneron, JP; Fan, L; Ciais, P; Bastos, A; Brandt, M; Chave, J; Saatchi, S; Baccini, A; Fensholt, R. 2020. Tropical forests did not recover from the strong 2015-2016 El Niño event. *Science Advances* 6(6): eaay4603.

Yamamoto, S. 2000. Forest gap dynamics and tree regeneration. *Journal of Forestry Research* 5: 223-229.

Declaración de contribución de los autores

Natalia Peralta-Kulik:

Conceptualización: Desarrolló la idea principal del estudio y planificó la metodología.

Metodología: Diseñó la metodología de investigación, incluyendo la selección de variables y el diseño.

Curación de datos: Participó en la recopilación, organización y validación de los datos utilizados en el estudio.

Investigación: Llevó a cabo los análisis necesarios para el estudio.

Análisis formal: Realizó los análisis estadísticos y la interpretación de los resultados.

Visualización: Preparó las figuras, tablas y gráficos para la presentación de los resultados.

Escritura - revisión y edición: Elaboró, revisó y editó el manuscrito

Enrique Arrechea Veramendi:

Supervisión: Supervisó el proyecto de investigación y garantizó la calidad del trabajo

Revisión y edición: Revisó y editó el manuscrito

Lidia Pérez de Molas:

Metodología: Diseñó la metodología de investigación, incluyendo la selección de variables y el diseño.

Curación de datos: Participó en la recopilación de los datos utilizados en el estudio.

Revisión y edición: Revisó y editó el manuscrito

Declaración de conflicto de intereses

Los autores declaran que no existe ningún conflicto de intereses.

Declaración de disponibilidad de los datos de investigación

El conjunto de datos que apoya los resultados de este estudio no está disponible al público.

Este preprint fue presentado bajo las siguientes condiciones:

- Los autores declaran que son conscientes de que son los únicos responsables del contenido del preprint y que el depósito en SciELO Preprints no significa ningún compromiso por parte de SciELO, excepto su preservación y difusión.
- Los autores declaran que se obtuvieron los términos necesarios del consentimiento libre e informado de los participantes o pacientes en la investigación y se describen en el manuscrito, cuando corresponde.
- Los autores declaran que la preparación del manuscrito siguió las normas éticas de comunicación científica.
- Los autores declaran que los datos, las aplicaciones y otros contenidos subyacentes al manuscrito están referenciados.
- El manuscrito depositado está en formato PDF.
- Los autores declaran que la investigación que dio origen al manuscrito siguió buenas prácticas éticas y que las aprobaciones necesarias de los comités de ética de investigación, cuando corresponda, se describen en el manuscrito.
- Los autores declaran que una vez que un manuscrito es postado en el servidor SciELO Preprints, sólo puede ser retirado mediante solicitud a la Secretaría Editorial deSciELO Preprints, que publicará un aviso de retracción en su lugar.
- Los autores aceptan que el manuscrito aprobado esté disponible bajo licencia [Creative Commons CC-BY](#).
- El autor que presenta el manuscrito declara que las contribuciones de todos los autores y la declaración de conflicto de intereses se incluyen explícitamente y en secciones específicas del manuscrito.
- Los autores declaran que el manuscrito no fue depositado y/o previamente puesto a disposición en otro servidor de preprints o publicado en una revista.
- Si el manuscrito está siendo evaluado o siendo preparando para su publicación pero aún no ha sido publicado por una revista, los autores declaran que han recibido autorización de la revista para hacer este depósito.
- El autor que envía el manuscrito declara que todos los autores del mismo están de acuerdo con el envío a SciELO Preprints.