



# Identificación de áreas con alta biomasa aérea y alta riqueza de especies en bosques nativos del noreste de Uruguay

Carla E. Ocaño-Silveira<sup>1</sup>, José René Valdez-Lazalde<sup>2</sup>, Rodrigo Duno-de Stefano<sup>1</sup>, José Luis Hernández-Stefanoni<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Centro de Investigación Científica de Yucatán. Chuburná de Hidalgo, Mérida, Yucatán 97205, México.

<sup>2</sup>Colegio de Postgraduados. Carretera México-Texcoco Km. 36.5, Texcoco, Estado de México 56264, México.

**Resumen:** Los bosques nativos de Uruguay brindan importantes servicios ecosistémicos. A pesar de esto, son escasos los mapas con la distribución espacial de atributos de la vegetación en el país. El objetivo de este estudio fue obtener mapas con la distribución espacial de la biomasa aérea y la riqueza de especies que muestren zonas con altas concentraciones de ambas variables, fundamentales para la mitigación del cambio climático y la conservación la biodiversidad. El área de estudio comprende la ecorregión Cuenca Sedimentaria Gondwánica. Para la estimación de la biomasa aérea y la riqueza de especies se utilizaron Modelos Lineales Generalizados, donde las variables de respuesta fueron calculadas utilizando datos de campo del Inventario Forestal Nacional. Las variables explicativas en el modelo se obtuvieron con información espectral, de retrodispersión y de textura derivada de Sentinel-2, y ALOS PALSAR; así como de datos ambientales, de topografía y clima. El modelo para la estimación de biomasa presentó una devianza explicada ( $D^2$ ) de 0,25, mientras que el de riqueza de especies la  $D^2$  fue 0,19. Para evaluar ambos modelos se realizaron validaciones cruzadas, obteniendo un  $R^2$  de 0,25 para biomasa y de 0,20 para riqueza de especies, con un error cuadrático medio relativo de 45,8 % y de 32,5 %, respectivamente. El mapa bivariado con la distribución conjunta de la riqueza de especies y la biomasa aérea muestra que existe una correlación positiva entre ambas variables en el 63,8 % de la superficie de bosque nativo de la ecorregión. Los resultados de este trabajo podrían ser utilizados tanto para el mantenimiento de los almacenes de carbono, como para la conservación de la biodiversidad.

**Palabras clave:** almacenamiento de carbono, conservación de la biodiversidad, Sentinel-2, Radar de apertura sintética, análisis de textura.

## Identification of areas with high aboveground biomass and high species richness of the native forest at northeastern Uruguay

**Abstract:** The native forests of Uruguay provide important ecosystem services. Despite this, there are few maps with the spatial distribution of vegetation attributes in the country. The objective of this study was to obtain maps with the spatial distribution of aboveground biomass and species richness that show areas with high concentrations of both variables, essential for climate change mitigation and biodiversity conservation. The study area includes the Gondwanan Sedimentary Basin ecoregion. Generalized Linear Models were used to estimate aboveground biomass and tree species richness, where the response variables were calculated using field data from the National Forest Inventory. Whereas, the predictor variables were obtained with spectral and texture information derived from

**To cite this article:** Ocaño-Silveira, C.E., Valdez-Lazalde, J.R., Duno-de Stefano, R., Hernández-Stefanoni, J.L. 2024. Identification of areas with high aboveground biomass and high species richness of the native forest at northeastern Uruguay. *Revista de Teledetección*, 63, 37-52. <https://doi.org/10.4995/raet.2024.20272>

\* Corresponding author: [jl\\_stefanoni@cicy.mx](mailto:jl_stefanoni@cicy.mx)

Sentinel-2, and ALOS PALSAR; as well as environmental, topography and climate data. The biomass estimation model presented an explained deviance ( $D^2$ ) of 0,25, while in the species richness model, the  $D^2$  was 0,19. To evaluate both models, cross-validations were carried out, obtaining an  $R^2$  of 0.25 for aboveground biomass and 0,19 for species richness, with a relative mean square error of 45,8 % and 32,5 % respectively. The bivariate map with the joint distribution of species richness and aboveground biomass shows that there is a positive correlation between both variables in 63,8 % of the native forest area of the ecoregion. The results of this work could be used for the maintenance of carbon stocks and for the conservation of biodiversity.

**Key words:** carbon stocks, biodiversity conservation, Sentinel-2, L-band SAR, texture analysis.

## 1. Introducción

Un requisito importante para gestionar los recursos forestales con el objetivo de reducir el dióxido de carbono presente en la atmósfera y aumentar su acumulación en la biomasa forestal es obtener mapas de la distribución espacial de biomasa aérea en grandes áreas (Rodríguez-Veiga *et al.*, 2019). Por otro lado, la biodiversidad forestal (es decir, el número de especies) es esencial para el bienestar humano, ya que está estrechamente relacionada con la provisión de servicios ecosistémicos (Mace *et al.*, 2012). Se necesita entonces, información precisa sobre la diversidad, y la estructura de las comunidades de bosques para definir políticas de conservación efectivas que preserven estos bosques y los servicios que brindan. Existe poca información sobre la distribución espacial de las reservas de carbono en los bosques subtropicales de América del sur, los cuales tienen una gran potencialidad para almacenar biomasa aérea (Bordin *et al.*, 2021). Los bosques nativos de Uruguay conformados por árboles nativos de diferentes especies y regenerados por sucesión natural, se encuentran en la misma condición. Por lo tanto, se requiere información con la distribución espacial de la biomasa aérea y su reserva de carbono asociada, para su mantenimiento y para mitigar el cambio climático. Además, esta información es valiosa para los procesos de planificación espacial relacionados con iniciativas de desarrollo rural, por ejemplo, el consumo sostenible de leña como alternativa a los sistemas basados en combustibles fósiles (Fassnacht *et al.*, 2021).

En los bosques con una mayor diversidad de especies, las especies coexistentes pueden utilizar de manera más completa los recursos disponibles, debido a la mayor ocupación de los nichos disponibles (Loreau y Hector, 2001). Dicho de otra manera, los bosques con un mayor número de especies pueden tener una mayor cantidad

acumulada de biomasa aérea (Loreau y Hector, 2001). Habiendo una estrecha relación entre la diversidad de especies y la biomasa área. Por otro lado, es importante ubicar en el espacio sitios donde se sobreponen altos niveles de biomasa y riqueza de especies, información fundamental para definir posibles zonas de conservación (Lecina-Díaz *et al.*, 2018).

La evaluación de la riqueza de especies requiere un trabajo de campo minucioso, lo que implica un gran gasto de recursos. Como alternativa, el estudio de la diversidad espectral capturada por teledetección y la validada con datos de campo, puede proporcionar estimaciones coherentes de la heterogeneidad del hábitat y la riqueza de especies en superficies grandes (Warren *et al.*, 2014; Rocchini *et al.*, 2010). De la misma forma, las estimaciones de biomasa áreas en vastas superficies están restringidas por la extensión espacial de los inventarios forestales elaborados con datos de campo. Sin embargo, estas se pueden ampliar mediante el uso de datos de teledetección, como un mecanismo para llenar los vacíos y mejorar las estimaciones. Este enfoque híbrido es particularmente relevante para los bosques no comerciales, donde suelen faltar datos para la estimación (Zheng, 2020) tal es el caso de los bosques nativos de Uruguay.

Diversos estudios han estimado la biomasa aérea combinando imágenes ópticas, datos de radar y diferentes modelos estadísticos, demostrando las ventajas de utilizar variables explicativas derivadas de la combinación de sensores (Ghosh y Behera, 2018; Tovar-Blanco *et al.*, 2020; Andres-Mauricio *et al.*, 2021). Entre las ventajas, se menciona que las imágenes ópticas dan información del estado de la vegetación, por ejemplo, su vitalidad. Mientras que las imágenes de radar pueden penetrar la vegetación brindando información de

la estructura del bosque. Por un lado, los índices de vegetación, intentan medir el vigor vegetativo a partir de combinaciones de valores espectrales que se suman, dividen o multiplican para producir un valor único que indica la cantidad o vigor de la vegetación dentro de un píxel. Por otro lado, la textura de una imagen proporciona información sobre la heterogeneidad espectral y espacial de la imagen (Haralick *et al.*, 1973). Lo que permite mejorar las estimaciones de biomasa al disminuir los errores por la saturación de las imágenes en zonas de alta concentración biomasa (Tovar-Blanco *et al.*, 2020; Hernández-Stefanoni *et al.*, 2020).

Adicionalmente, existen otros factores que afectan la magnitud de la biomasa y la riqueza de especies, como la precipitación, la fertilidad del suelo y la topografía (Poorter *et al.*, 2016; Rozendaal *et al.*, 2019). Por lo tanto, incluir el clima y la topografía pueden mejorar la precisión de los mapas de riqueza de especies arbóreas y de la biomasa aérea.

La relación entre estas variables suele ser compleja, no pudiendo realizarse a través de regresiones lineales, por lo que se recomienda utilizar algoritmos más sofisticados que permitan integrar los datos de teledetección, datos ambientales y datos de campo, como *Random Forest* (Zhang *et al.*, 2017) o Modelos Lineales Generalizados (GLM por sus siglas en inglés) (Cayuela *et al.*, 2006). Si bien los modelos de *Random Forest* son los más utilizados en estos casos, su uso para datos que no tienen una distribución de los errores simétrica es cuestionable (Lopatin *et al.*, 2016). Además, usar modelos no paramétricos para estimar la distribución de la biomasa aérea tiene el riesgo de que los errores sean potencialmente mayores que los de modelos de regresión, porque tienen distribuciones espaciales complejas (Saatchi *et al.*, 2011).

El objetivo de este estudio fue identificar áreas que mostraran altas concentraciones de biomasa aérea y de riqueza de especies en los bosques nativos de Uruguay. Para ello se generaron y sobrepusieron mapas con la distribución espacial de la biomasa y la riqueza de especies en la zona de estudio, integrando datos de campo del Inventario Nacional Forestal, datos derivados de dos tipos de sensores remotos: pasivo (imágenes Sentinel-2) y activo (ALOS PALSAR), y datos ambientales, de topografía y clima.

## 2. Materiales y métodos

### 2.1. Área de estudio

La región de estudio es la ecorregión Cuenca Sedimentaria Gondwánica (Brazeiro *et al.*, 2015). Ocupa una superficie de 3 253 762 ha y se ubica el noreste de Uruguay (Figura 1). El rango altitudinal en la ecorregión va de 90 a 380 m s.n.m. El clima como en el resto del país, de acuerdo con la clasificación climática de Koppen, está comprendido dentro de las siguientes características: templado, moderado, lluvioso; tipo “Caf” (INUMET, 2020).

El tipo de vegetación de esta área es el bosque nativo conformado por árboles de unas 313 especies nativas, la mayoría de las cuales son de la familia Fabaceae, seguida por Myrtaceae y Salicaceae. El área de estudio tiene 1570 km<sup>2</sup> de bosque nativo de acuerdo con la cartografía forestal de Uruguay (DGF-MGAP, 2018).

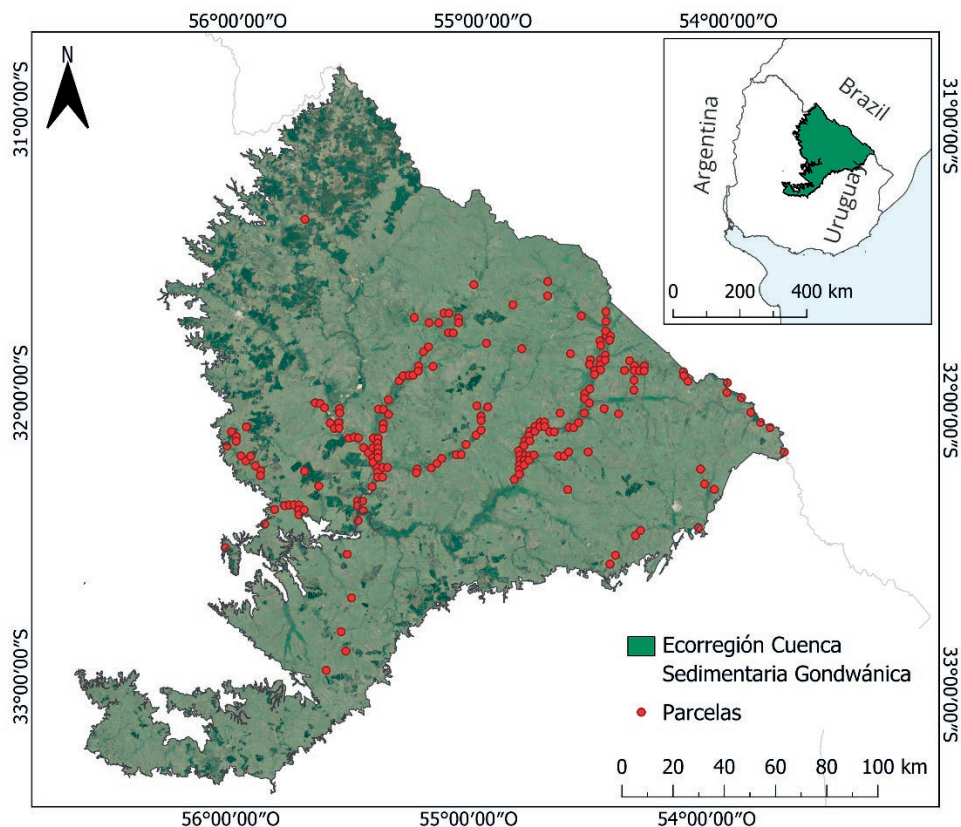
### 2.2. Datos de campo y su análisis

Los datos de campo se obtuvieron del Inventario Nacional Forestal (INF) de Uruguay, que utilizó un diseño de muestreo sistemático. Se seleccionaron las parcelas medidas entre los años 2015 y 2016, con la finalidad de evitar cambios significativos en la biomasa, debidos a procesos de crecimiento, reclutamiento y mortalidad de los árboles. En total se utilizaron 196 parcelas del inventario nacional ubicadas en el bosque nativo. La parcela es de forma rectangular de 20 m × 10 m. En ella se midieron todos los árboles con alturas mayores a 1.3 m, se registró el diámetro a la altura del pecho (DAP, cm), la altura total (Ht, m) y se identificaron todos los individuos a nivel de la especie.

Para el cálculo de riqueza de especies se contabilizó el número de especies por parcela. Se obtuvo una curva de rarefacción de especies usando el programa Estimates (Colwell, 2022) para comprobar que el número de muestras era suficiente para este trabajo.

No se encontraron ecuaciones alométricas nacionales, ni regionales por lo cual para el cálculo de biomasa aérea se utilizó la ecuación general de Chave *et al.* (2014).

$$AGB = 0,0673 \times (\rho D^2 H)^{0,976} \quad (1)$$



**Figura 1.** Ubicación de las parcelas de campo del INF (Inventario Nacional Forestal). En rojo se presenta el límite de la Cuenca Sedimentaria Gondwánica. En rojo se muestran las parcelas muestreadas en los años 2015 y 2016.

Donde AGB: biomasa aérea (kg) del árbol;  
 $\rho$ : densidad específica de la madera ( $\text{g/cm}^3$ );  
 $D^2$ : diámetro del tronco a 1.3 m de altura ( $\text{cm}^2$ );  
 $H$ : altura total (m).

En todas las especies de árboles muestreados, se obtuvieron valores de densidad de la madera de una base de datos global (Zanne *et al.*, 2020).

### 2.3. Imágenes satelitales y procesamiento

Las imágenes utilizadas en este trabajo fue un mosaico del sensor ALOS PALSAR-2 del año 2016 (*Advanced Land Observing Satellite Phased Array L-band Synthetic Aperture Radar*) con una resolución de 25 m. Se descargaron las polarizaciones HH y HV desde la página oficial de la Agencia Espacial Japonesa (JAXA, 2019). Los números digitales de las imágenes fueron transformados a coeficientes de retrodispersión  $\gamma^\circ(\text{dB})$  usando la ecuación de Shimada y Ohtaki (2010):

$$\gamma^\circ(\text{dB}) = 10 \log_{10}(\text{DN}^2) - 83 \quad (2)$$

Luego, con el fin de reducir el moteado de las imágenes de radar, se aplicó el filtro de Lee. A partir de los datos ALOS PALSAR 2 se calculó el Índice de Retrodispersión de Diferencia Normalizada (NDBI) usando las polarizaciones HH y HV. Este índice ayuda a diferenciar zonas en la imagen con características variables de la vegetación (Saatchi, 2019). Según la siguiente fórmula:

$$\text{NDBI} = \frac{\text{HH} - \text{HV}}{\text{HH} + \text{HV}} \quad (3)$$

Las imágenes de ALOS PALSAR 2 y el NDBI fueron remuestreadas a fin de homogeneizar la resolución a 10 metros usando la librería raster (Hijmans *et al.*, 2013).

Posteriormente se calcularon ocho métricas de textura (media, correlación, homogeneidad, varianza, segundo momento angular, entropía, disimilitud y contraste) para las polarizaciones HH y HV, y

para el índice NDBI usando la librería GLCM (Zvoleff, 2020). Esto con la finalidad de conocer la variabilidad entre píxeles. Esta operación se realizó utilizando una ventana de 3 por 3 píxeles, que mejor coincide con el tamaño de las unidades de muestreo de campo (200 m<sup>2</sup>). Además, se tomaron en cuenta las cuatro direcciones (0, 45, 90, 135 grados) para el cálculo de las texturas.

Conjuntamente, se utilizaron once escenas del sensor Sentinel-2 y de las bandas disponibles se decidió trabajar con la banda roja (650-680 nm) y la banda del infrarrojo (785-899 nm) de 10 m de resolución espacial. Además, a partir de estas se calculó el Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI, por sus siglas en inglés). Se seleccionaron la banda roja, la infrarroja y el NDVI porque estas bandas distinguen conjuntos de especies y la vegetación (Roman y Ursu, 2016). Adicionalmente, se calcularon las mismas métricas de texturas mencionadas anteriormente para las bandas roja e infrarroja y para el NDVI. En total se extrajeron 54 variables: la banda roja, la infrarroja y el NDVI de Sentinel-2, las polarizaciones HH, HV y el NDBI del sensor ALOS PALSAR y las ocho texturas de cada una de las seis variables. Estos procedimientos se realizaron en el software R (R Core Team, 2021).

## 2.4. Datos ambientales

Como datos auxiliares se utilizaron la pendiente del terreno y el déficit climático hídrico (CWD, por sus siglas en inglés). Se descargó el modelo digital del terreno (MDT) con una resolución espacial de 30 m, de la página oficial del Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca de Uruguay (MGAP, 2020). A partir de este; se obtuvo un mapa con la pendiente del terreno (%), con el software QGIS 3.16 (QGIS.org, 2021). Como variable climática se usó el CWD. Este índice representa el agua perdida en el ambiente durante los meses secos (definidos como meses en los que la evapotranspiración supera la precipitación). Se mide en mm/año como la diferencia entre la lluvia y la evapotranspiración durante los meses secos solamente. Esta capa se obtuvo de la página web de Chave *et al.* (2014).

Tanto el mapa de pendientes como el del déficit climático hídrico fueron remuestreados a una

resolución de 10×10 metros de píxel a fin de homogeneizarlo con el resto de los datos.

## 2.5. Modelos y mapeo de las variables de interés

Para ajustar los modelos GLM se siguió la metodología propuesta por Cayuela (2015) y Zuur *et al.* (2013). Para el modelo correspondiente a biomasa aérea, dado que la variable dependiente está representada por datos cuantitativos y mayores a cero, se utilizó un modelo GLM con distribución de los errores Gamma. Mientras que para riqueza de especies se utilizó la distribución Poisson, la cual es adecuada para conteos (Cayuela *et al.*, 2006). En ambos modelos GLM la función enlace se acotó para no permitir valores negativos en las predicciones.

Posteriormente para seleccionar el modelo que contuviera las variables explicativas más importantes se utilizó el método de selección de variables “backward selection” basado en el criterio de información de Akaike (AIC). Las variables que no resultaron significativas ( $P \leq 0,1$ ) fueron eliminadas del modelo. En los modelos seleccionados, se calculó el valor de inflación de la varianza (VIF) para detectar la colinealidad entre las variables independientes, siendo las variables con valores superiores a 4 consideradas colineales (Legendre y Legendre, 2012).

Para conocer la variabilidad explicada por el modelo se calculó la devianza  $D^2$ , que es una medida de bondad de ajuste en un modelo GLM. Por otra parte, para conocer la importancia relativa de las variables explicativas (reflectancia de las bandas roja e infrarroja, el NDVI, las polarizaciones HH y HV, el NDBI y las métricas de textura) en la predicción tanto de la biomasa como de la riqueza de especies, se realizó un análisis de devianza. En este análisis se calcula la devianza residual de cada variable, con el objetivo de obtener la reducción de la devianza, o lo que es lo mismo, la variabilidad que agrega la variable a la varianza explicada por el modelo. Posteriormente este valor se transformó en porcentaje. Para todo esto se usó la función ANOVA del software R.

El rendimiento de los diferentes modelos se evaluó con validación cruzada LOOCV (por sus siglas en inglés *Leave One Out Cross-Validation*), donde cada observación se considera como el conjunto

de validación y el resto (N-1) observaciones se consideran como el conjunto de entrenamiento. El ajuste del modelo se realiza con N-1 observaciones y se predice el valor de la observación de validación. Este procedimiento se repite N veces para obtener una lista de valores estimados de la variable emparejados con los obtenidos de las parcelas de muestreo. Los valores predichos y observados de riqueza de especies y de biomasa se compararon utilizando el coeficiente de determinación ( $R^2$ ), la raíz del error cuadrático medio (RMSE) y el error relativo (%RMSE).

Utilizando como variables independientes las capas con bandas espectrales de Sentinel-2, polarización de ALOS PALSAR, las métricas de texturas y las variables climáticas que conforman cada modelo, se estimaron los mapas de riqueza de especies y de biomasa. Los mapas se generaron en el software R (R Core Team, 2021), usando el paquete raster (Hijmans *et al.*, 2013).

Para conocer las coincidencias de la distribución espacial de las variables de interés se obtuvo un mapa bivariado usando los paquetes bivariatemaps de R (Hidasi-Neto, 2022). Este mapa permite distinguir a través de la paleta de colores en que zonas aumentan o disminuyen ambas variables y en qué zonas una tiene un valor alto y la otra bajo.

### 3. Resultados

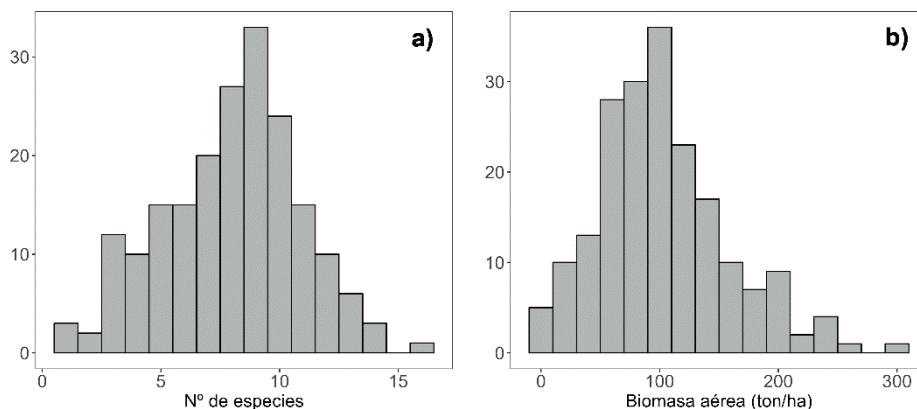
#### 3.1. Riqueza de especies y biomasa aérea en la zona de estudio

Se encontraron 10832 individuos correspondientes a 59 especies de 45 géneros. La familia con más representación fue Myrtaceae con 9 géneros y 11 especies. Según la curva de acumulación de especies se considera que el esfuerzo de muestreo para el total de los bosques en su conjunto es adecuado para este trabajo.

En cuanto a la biomasa aérea de los bosques, el promedio es de 103,5 ton/has con un máximo de 291,1 ton/ha y un mínimo de 6,9 ton/ha. La distribución de la riqueza de especies y la biomasa se puede observar en la Figura 2.

El mejor modelo GLM ajustado, con distribución de errores Poisson y una función de enlace logaritmo, para la riqueza de especies, contiene como variables independientes medidas de texturas, tanto de las bandas de Sentinel-2 (varianza de la banda infrarroja, contraste del NDVI, correlación del NDVI) como de las polarizaciones de ALOS PALSAR (varianza de la polarización HV, homogeneidad del NDBI, contraste de la polarización HH, segundo momento de la polarización HV) además de las variables ambientales: pendiente y CWD. Estos valores resultaron significativos y, por lo tanto, tuvieron un efecto en el modelo (Tabla 1).

A partir de la devianza ( $D^2$ ) podemos decir que el modelo representa el 19% de la variabilidad de la



**Figura 2.** Histogramas de Frecuencia para la riqueza de especies a) y la biomasa b) en la ecorregión Cuenca Sedimentaria Gondwánica, Uruguay.

**Tabla 1.** Estadísticos del modelo GLM para estimar la riqueza de especies a partir de variables derivadas de imágenes de satélite y ambientales.

	Coefficiente	Error estándar	Valor de Z
Intercepto	$-5,11 \times 10^{-01}$	$7,23 \times 10^{-01}$	-0,707
Varianza HV	$2,38 \times 10^{-04}$	$7,44 \times 10^{-05}$	3,197**
Homogeneidad NDBI	$7,92 \times 10^{-01}$	$2,58 \times 10^{-01}$	3,068**
Varianza B8	$2,08 \times 10^{-03}$	$7,40 \times 10^{-04}$	2,806**
Contraste NDVI	$6,68 \times 10^{-03}$	$2,27 \times 10^{-03}$	2,947**
Correlación NDVI	$-2,63 \times 10^{-01}$	$9,48 \times 10^{-02}$	-2,773**
Contraste HH	$9,72 \times 10^{-03}$	$4,15 \times 10^{-03}$	2,341*
CWD	$-4,32 \times 10^{-03}$	$1,99 \times 10^{-03}$	-2,177*
Segundo momento HV	$-3,23 \times 10^{-01}$	$1,53 \times 10^{-01}$	-2,108*
Pendiente	$9,96 \times 10^{-03}$	$5,28 \times 10^{-03}$	1,886#

Códigos de significancia: 0 (\*\*\*\*), 0,001 (\*\*\*), 0,01 (\*\*), 0,05 (\*), 0,1 (#), 1.

riqueza. Las variables que más explican esta variabilidad son: la varianza de la polarización HV, la correlación del NDVI, el contraste de la polarización HH y la varianza de la banda infrarroja de Sentinel- 2, como se muestra en la Tabla 2.

El modelo GLM ajustado, con distribución de errores Gamma y función enlace logaritmo, para estimar la biomasa aérea, integró como variables independientes: información de Sentinel-2 (banda roja y contraste banda infrarroja), de ALOS PALSAR (polarización HV, correlación HV, contraste HH y contraste NDBI) y la pendiente del terreno como variable ambiental (Tabla 3). Tanto

el coeficiente de la banda roja como el de la pendiente tienen signo negativo lo que muestra una relación inversa entre la biomasa y estas variables.

El modelo ajustado para la estimación de la biomasa presentó una devianza explicada ( $D^2$ ) de 25 %, siendo la banda roja de Sentinel-2 la que más influye, seguida por la pendiente del terreno, la correlación de HV (medida de homogeneidad) y la polarización HV de ALOS PALSAR, como se muestra en la Tabla 4.

**Tabla 3.** Estadísticos del modelo GLM para estimar la biomasa aérea a partir de variables derivadas de imágenes de satélite y del ambiente.

	Coefficiente	Error estándar	Valor de t
Intercepto	$6,24 \times 10^0$	$2,17 \times 10^{-1}$	28,79***
Banda roja	$-3,68 \times 10^1$	$5,93 \times 10^0$	-6,199***
HV	$3,98 \times 10^{-2}$	$1,12 \times 10^{-2}$	3,571***
Pendiente	$-2,46 \times 10^{-2}$	$6,78 \times 10^{-3}$	-3,63***
Correlación HV	$-2,50 \times 10^{-2}$	$7,46 \times 10^{-3}$	-3,344***
Contraste HH	$1,93 \times 10^{-2}$	$7,60 \times 10^{-3}$	2,54*
Contraste B8	$4,23 \times 10^{-2}$	$2,24 \times 10^{-3}$	1,889#
Contraste NDBI	$-1,93 \times 10^{-2}$	$1,16 \times 10^{-3}$	-1,671#

Códigos de significancia: 0 (\*\*\*\*), 0,001 (\*\*\*), 0,01 (\*\*), 0,05 (\*), 0,1 (#), 1.

Los resultados de la validación cruzada se presentan en la Figura 3. En esta se observa que valores de biomasa inferiores a 100 ton ha<sup>-1</sup> son sobrestimados y valores superiores a 100 ton ha<sup>-1</sup> son

**Tabla 2.** Reducción de la devianza y porcentaje de la devianza explicada por cada variable en el modelo de riqueza de especies.

	AIC	Devianza residual	$D^2$	Porcentaje de la devianza
Modelo nulo		227,07		
Varianza HV	967,08	217,26	0,0432	22,78
Homogeneidad NDBI	965,98	215,6	0,0073	3,85
Varianza B8	964,51	210,82	0,0211	11,12
Contraste NDVI	964,43	206,25	0,0201	10,60
Correlación NDVI	964,38	199,45	0,0300	15,80
Contraste HH	961,74	193,79	0,0249	13,15
CWD	961,4	191,61	0,0096	5,08
Segundo momento HV	961,15	187,4	0,0185	9,76
Pendiente	959,99	184,01	0,0149	7,87
Modelo final	958,6	184,01	0,1896	

AIC: Criterio de Información de Akaike,  $D^2$ : reducción de la devianza que representa agregar la variable, porcentaje de la devianza total del modelo que representa cada variable.

**Tabla 4.** Reducción de la devianza y porcentaje de la devianza explicada por cada variable en el modelo de biomasa aérea.

	AIC	Devianza residual	$D^2$	Porcentaje de la devianza
Modelo nulo		71,906		
Banda roja	2111,4	64,243	0,107	43,16
HV	2088,9	62,444	0,025	10,14
Pendiente	2086,4	59,174	0,045	18,42
Correlación HV	2084,9	57,176	0,028	11,25
Contraste HH	2083,1	55,423	0,024	9,88
Contraste B8	2079,3	54,73	0,010	3,90
Contraste NDBI	2078,5	54,151	0,008	3,26
Modelo total	2077,8	54,151	0,247	

AIC: Criterio de Información de Akaike,  $D^2$ : reducción de la devianza que representa agregar la variable, porcentaje de la devianza total del modelo que representa cada variable.

subestimados. Lo mismo ocurre con la riqueza de especies, valores inferiores a ocho sobrestiman y valores superiores subestiman. Al dividir las estimaciones de biomasa y de riqueza de especies en diferentes clases (Figura 4), podemos ver una sobreestimación de los valores de biomasa (<100 ton ha<sup>-1</sup>) y para los valores de riqueza de especies (<8 especies). Sin embargo, nuestro estudio también presentó sobreestimaciones de los valores de biomasa (>100 ton ha<sup>-1</sup>) y para los valores de riqueza de especies (>8 especies).

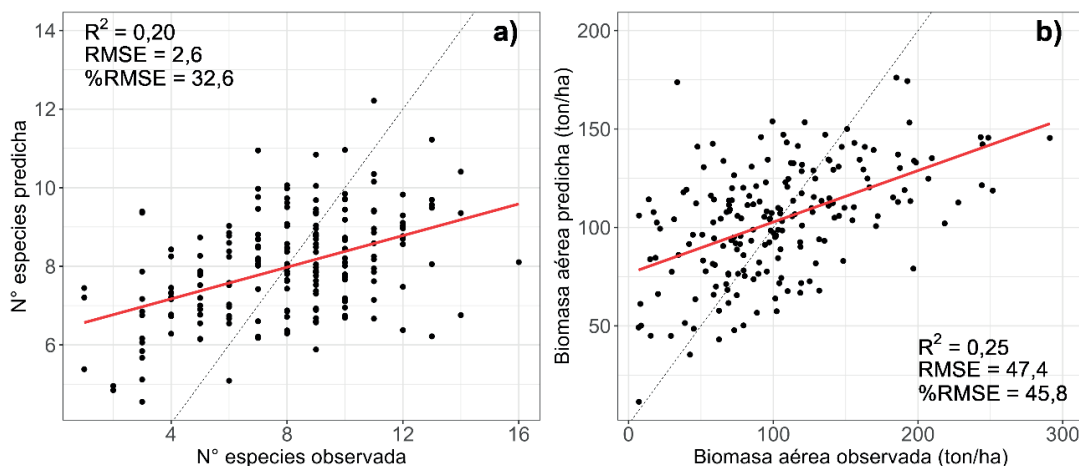
Tanto el mapa de riqueza de especies, como el de biomasa aérea, los valores de estos atributos presentan variaciones en el espacio como se puede

ver con los diferentes colores (Figura 5 y 6). En la Figura 5 se encuentra el mapa con la distribución espacial de la riqueza de especie, dividida en cinco clases. En general la mayor riqueza de especies se localizó tanto en las áreas de bosques de superficies continuas, como en las áreas próximas a los cursos de agua.

El mapa de distribución de biomasa aérea (Figura 6) permite apreciar valores que van de 0 a más de 300 ton/ha, con una media de 99.5 ton/ha, representado desde el color azul al rojo respectivamente. Los colores azulados indican menor biomasa, se perciben dispersos espacialmente y alejados de los cursos de agua. Estos bosques tienen una menor densidad de individuos. De manera contraria los tonos amarillos representan espacios con mayor biomasa, y se encuentran en zonas de bosque de mayor superficie y próximos a los cursos de agua.

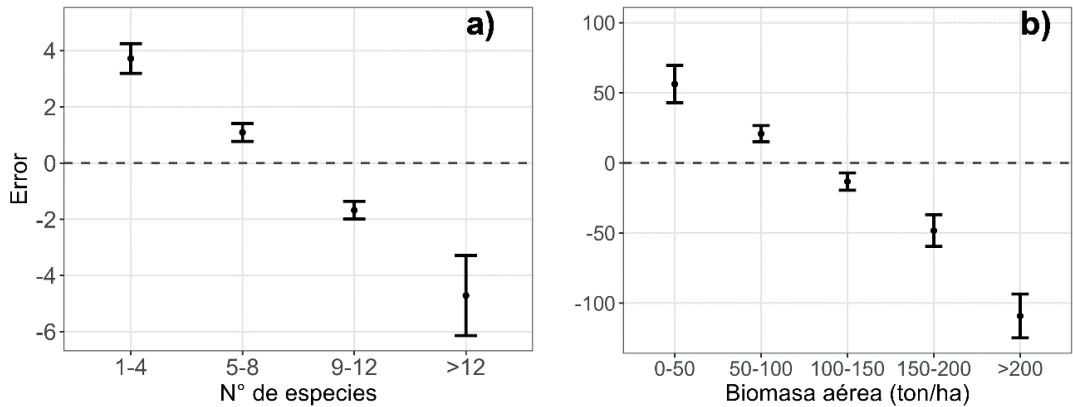
Las Figuras 5 b) y 6 b) muestran un acercamiento de la misma zona en los mapas de ambas variables. En estas imágenes se aprecia diferentes colores en los píxeles, lo que indica una variación espacial importante en los valores de las variables. En las imágenes se nota una zona delgada, sinuosa, sin color, esto representa un curso de agua. Hacia los bordes del bosque se aprecia valores más bajos de ambas variables de interés.

El mapa bivariado generado (Figura 7) permite visualizar la relación espacial entre la riqueza de especies y la biomasa aérea. En esta figura se



**Figura 3.** Resultados del análisis de la validación cruzada para predecir a) riqueza de especies y b) biomasa. La línea roja muestra la línea de referencia 1:1 y la línea discontinua muestra la línea de regresión.





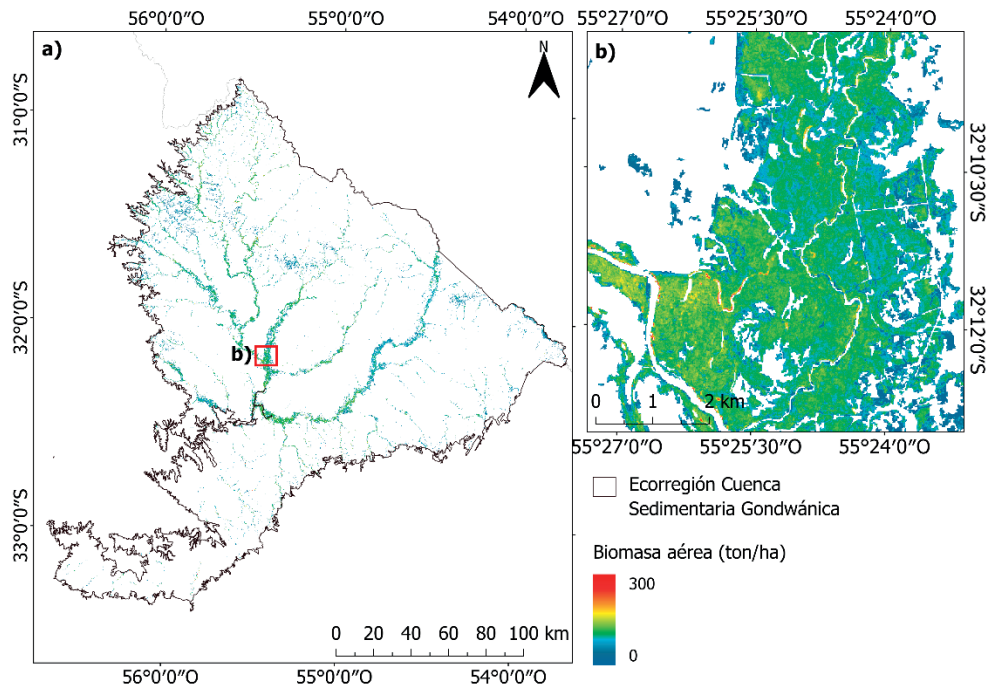
**Figura 4.** Promedios e intervalos de confianza del 95% de los errores obtenidos a partir de las diferencias entre los valores observados y predichos, estratificados por rangos para a) la riqueza de especies y b) la biomasa.

observa que una gran proporción (63.8 % de la superficie) de colores amarillos y verdes tienen una correlación positiva entre la riqueza de especies y la biomasa aérea. En los colores amarillos, con el 31,9% de la superficie del bosque nativo, la riqueza de especies y la biomasa son altas, mientras que en una superficie similar (31,9 %) ambas variables son bajas, (color verde). En el restante 36.2 % de la superficie existe una correlación negativa, esto incluye riqueza de especies alta, biomasa baja

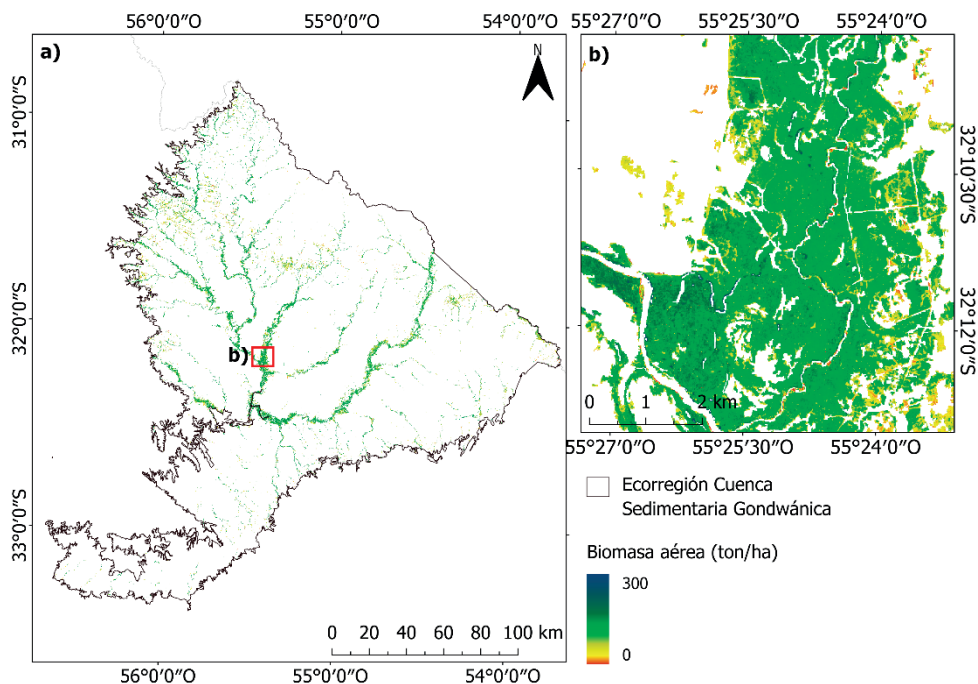
(color azul con 18,1 % de la superficie) además de áreas con alta biomasa y baja riqueza (color rojo, en el 18,1 % de la superficie).

#### 4. Discusión

En este estudio se encontró que el promedio de biomasa aérea para bosques nativos de la ecorregión estudiada fue de 103,46 ton/ha, mientras que el promedio de riqueza de especies arbóreas fue de



**Figura 5.** Mapa de la distribución espacial de la riqueza de especies en el área de estudio (a), y un acercamiento (b).



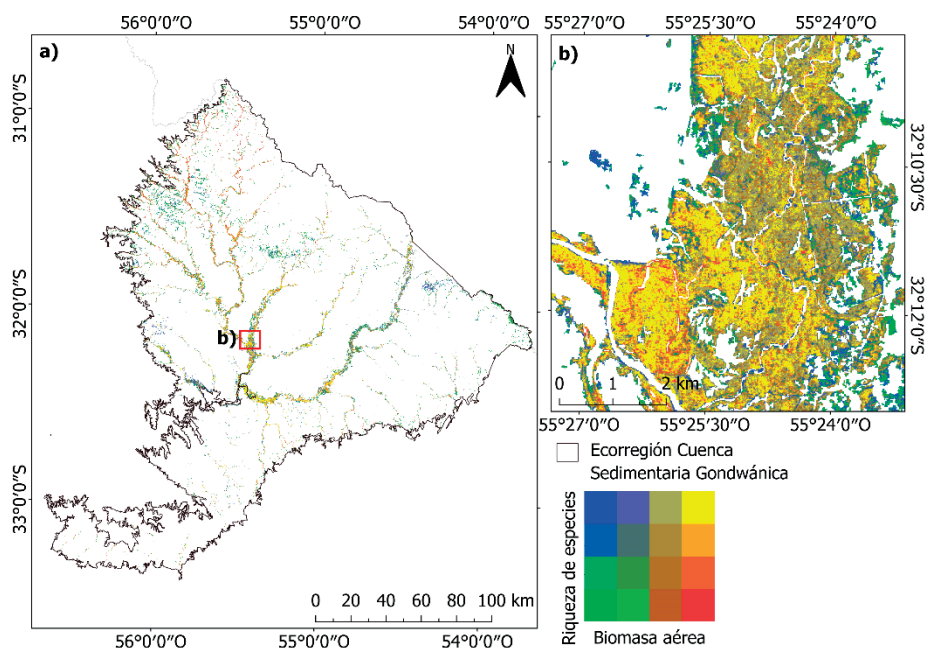
**Figura 6.** Mapa con la distribución espacial de la biomasa aérea en el área de estudio (a) y un acercamiento (b).

ocho especies en 200 m<sup>2</sup>. Los modelos ajustados para estimar la biomasa aérea y riqueza de especies presentaron valores de devianza ( $D^2=0,25$  y 0,19 respectivamente). De igual manera los modelos de validación mostraron coeficientes de determinación y errores entre los valores observados y predichos de biomasa y riqueza de especies de árboles como sigue  $R^2=0,25$ , %RMSE de 45,8 % y  $R^2=0,19$  y %RMSE =32,5 % respectivamente.

Existen diferentes fuentes de error que afectan la precisión en la estimación de ambas variables, una de ellas se debe a los errores de medición en campo. A pesar de que los INF proporcionan información en grandes extensiones y de que se miden atributos de la vegetación con detalle, estos datos pueden contener errores (Réjou-Méchain *et al.*, 2019). Por ejemplo, los datos del INF en Uruguay no midieron todas las alturas de los diferentes tallos que se presentan en individuos de algunas especies. Otra fuente de error está relacionada con la obtención de la biomasa a nivel de parcela, la cual no se mide, se estima usando ecuaciones alométricas. En este estudio, se utilizó una ecuación global, de la misma forma se utilizaron valores de densidad de la madera de bases de datos globales. El uso de ecuaciones

alométricas y de valores de densidad de la madera locales reduce los errores de estimación de biomasa (Chave *et al.*, 2004). Adicionalmente, el tamaño de las parcelas en el INF de Uruguay es pequeño (200 m<sup>2</sup>) en relación al tamaño de píxel utilizado (10 m). La geolocalización de las parcelas en campo se realizó utilizando un GPS convencional, los errores de ubicación de estos equipos varían de 2 a 10 m, dependiendo de las condiciones del dosel del bosque (Wing y Frank, 2011). Esto significa que es posible que los datos de las imágenes y los datos de las parcelas de campo no se superpongan espacialmente por completo. Sin embargo, el efecto del error de ubicación de la parcela podría disminuir al aumentar el tamaño de la unidad de muestreo (Frazer *et al.*, 2011).

Una de las principales incertidumbres en la estimación de la biomasa se debe a la saturación espectral, es decir los valores de reflectancia espectral no son sensibles al cambio en la biomasa, lo que resulta en una subestimación de esta variable en condiciones de vegetación densa (Mutanga *et al.*, 2023). No obstante, sensores con mayor resolución espacial son menos sensibles a la saturación, por ejemplo, Sentinel 2 en comparación con Landsat, que puede tener más precisión y



**Figura 7.** Mapa de la congruencia entre la biomasa aérea y la riqueza de especies del bosque nativo. Las áreas que tienen valores altos de biomasa y de riqueza de especies se muestran en color amarillo.

menor saturación (Mutanga *et al.*, 2023). Por otro lado, Gao *et al.* (2023) mostraron que otros índices de vegetación diferentes al NDVI son más resistentes a la saturación. Pese a que en este estudio se utilizó el NDVI, se integró información de sensores ópticos y de radar, además de incluir métricas de textura derivadas de ambos tipos de imágenes. Esto con la finalidad de reducir los problemas de saturación, como se ha hecho en algunos estudios reportados en Mutanga *et al.* (2023). Tanto la inclusión de sensores de radar que puedan medir la estructura vertical de la vegetación (Solberg *et al.* 2017), como el uso de texturas, que capturan la variación de la estructura horizontal del bosque (diferencias en la altura de los árboles o el diámetro de copas en parches de bosque) (Zhao *et al.*, 2026), pueden incrementar la precisión en la estimación de la biomasa. A pesar de las expectativas asociadas con el uso de la retrodispersión y las texturas, en este estudio se subestimó la biomasa en áreas con más de 150 ton/ha (Figura 4).

Estos resultados son comparables con otros trabajos de estimación de biomasa. Por ejemplo, Xu *et al.* (2017) generaron un mapa de biomasa en áreas tropicales del Congo con un  $R^2=0,35$  y

$\%RMSE=37,5$ . De la misma forma Hernández-Stefanoni *et al.* (2021), reportaron un  $R^2$  de 0,28 y 0,31 y un  $\%RMSE$  de 38,5 % y 33,0 % para modelos de biomasa aérea y riqueza de especies, respectivamente, ajustados a nivel de píxel para selvas de la península de Yucatán, México. Por otro lado, el  $\%RMSE$  obtenido para la biomasa en este estudio tiene valores similares en comparación con la precisión de estimación de otros estudios, que han reportado valores del 37,0 % al 67 % a nivel de píxel para Polonia, Suecia y regiones de Indonesia, México y Sudáfrica (Rodríguez-Veiga *et al.*, 2019). Es este estudio se presenta uno de los primeros mapas de biomasa y riqueza de especies a nivel regional para Uruguay.

En particular para el modelo de estimación de la biomasa, se encontró que la banda roja de Sentinel-2, y la polarización HV explicaron en conjunto mayor proporción de la variabilidad de la biomasa comparados con las métricas de textura (Tabla 4). Esto coincide con trabajos anteriores que han encontrado que la retrodispersión explica una mayor parte de la variabilidad de la biomasa que las métricas de textura (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2021; Tovar-Blanco *et al.*, 2020). La banda

roja de Sentinel-2 tiene un coeficiente negativo en el modelo, indicando que a medida que disminuye su valor aumenta la biomasa aérea. La razón es que la vegetación absorbe la energía de la banda roja del espectro visible para realizar la fotosíntesis y así acumular biomasa (Campbell y Wynne, 2011). Por otro lado la banda HV tiene un coeficiente positivo lo que significa que a mayor retrodispersión mayor biomasa, esta polarización ha demostrado tener una fuerte relación con la biomasa (Mitchard *et al.*, 2009), ya que puede penetrar el dosel (Goh *et al.*, 2011). A pesar de que las variables de textura explican en menor proporción la biomasa, estas permiten mejorar las estimaciones, debido a que la retrodispersión y la reflectancia tienden a saturarse con cantidades altas de biomasa (Lu, 2005).

Por otro lado, en el modelo para estimar la riqueza de especies, las métricas de textura (varianza de HV, correlación del NDVI y el contraste de HH) fueron las que más contribuyen a la devianza explicada de esta variable. En los bosques nativos, donde la diversidad es alta, la textura brinda mucha información para su caracterización, ya que pueden captar la heterogeneidad espectral (Ghosh y Behera, 2018). La varianza del HV, el contraste de HH, la varianza de la banda infrarroja de Sentinel-2 y el contraste del NDVI son métricas de textura que indican heterogeneidad, todas tienen en el modelo coeficientes positivos. Estos resultados nos indican que en ambientes más heterogéneos existe mayor riqueza de especies, lo que se puede explicar por la complementariedad de nichos, los cuales permiten la presencia de diferentes especies y de esa forma hacer un uso más eficiente de los recursos. Por otro lado, tanto la correlación del NDVI como el segundo momento angular son medidas de homogeneidad que en este caso presentan un coeficiente negativo, lo que quiere decir que la riqueza tiene valores más bajos en zonas más homogéneas (Andres-Mauricio *et al.*, 2021).

En cuanto, a las variables ambientales, las que integran el modelo de riqueza de especies son pendiente y CWD, ambas contribuyen en menor proporción a la devianza explicada que las variables espectrales. El coeficiente de la pendiente es positivo, lo que indica que aumentar la pendiente aumenta la riqueza de especies. Esto puede

resultar en que la pendiente da lugar a diferentes nichos, para diferentes especies.

En relación con las asociaciones entre la biomasa y la riqueza de especies, se encontró una relación positiva en el 63.8 % del área de estudio, mientras que en el 39,1 % de los bosques nativos muestran altas densidades de carbono y una alta riqueza de especies de árboles. Por otro lado, en áreas donde existen valores bajos de biomasa y valores altos de riqueza de especies puede deberse a que se ubican en pendientes más pronunciadas, donde el suelo es poco profundo. Esto implica que existe una capacidad limitada de retención de agua del suelo. Por lo tanto, los árboles tienen un menor crecimiento, dando como resultado una menor cantidad de biomasa. De hecho, los resultados del modelo de biomasa muestran una relación negativa entre la biomasa y la pendiente.

En los errores de estimación se observó que con valores inferiores a las 100 ton/ha de biomasa, esta se sobreestima, mientras que en valores superiores a 100 ton/ha se subestima (Figura 4). Uno de los principales problemas es que las imágenes tanto ópticas como de radar subestiman la biomasa en áreas de alta biomasa forestal, debido a la saturación de la reflectancia o la retrodispersión en vegetación densa. (Lu, 2005). Este problema de saturación de los sensores puede ser mitigado por la integración de métricas de texturas en los modelos y de variables auxiliares como clima y topografía. Algunos estudios han concluido que utilizar una combinación de datos de teledetección ópticos y de radar, sus texturas y datos ambientales produce estimaciones más precisas de biomasa para grandes áreas de bosques (Goh *et al.*, 2011; Zhao *et al.*, 2016; Hernández-Stefanoni *et al.*, 2021).

Finalmente, los manejadores del bosque están interesados en mitigar el cambio climático y conservar la biodiversidad simultáneamente. Para lograrlo, es importante obtener información precisa sobre la distribución espacial de la biomasa y la riqueza de especies (Soto-Navarro *et al.*, 2020). En este estudio se obtuvieron tanto mapas de biomasa como de riqueza de especies con valores moderados de %RMSE. Por otro lado, se generó la distribución espacial de la relación entre biomasa aérea y riqueza de especies. Los resultados sugieren que una gran proporción del área estudiada tiene altos valores de biomasa

que constituyen importantes reservas de carbono, así como una alta riqueza de especies y, por lo tanto, una alta relevancia para la conservación de la biodiversidad.

## 5. Conclusiones

Este trabajo representa el primer mapa de biomasa aérea y de riqueza de especies de bosques nativos para Uruguay generado a partir de datos de campo e información de teledetección. También representa el primer mapa bivariado que relaciona biomasa con riqueza de especies con una resolución espacial de 10 metros de píxel. Como era de esperar las métricas de textura explicaron mayor proporción de la variabilidad en el modelo de riqueza de especies, mientras que, los datos de retrodispersión y reflectancia lo hicieron en el modelo de biomasa aérea. La pendiente del terreno, tiene influencia en la distribución tanto de la biomasa como de la riqueza de especies de los bosques nativos, mientras que el déficit climático de agua, influyó exclusivamente en la riqueza de especies.

Finalmente, se obtuvieron mapas con la distribución espacial de las asociaciones entre la biomasa y la riqueza de especies en los bosques nativos. Se encontró una relación positiva en gran parte del área de estudio y en una parte de esta superficie los bosques nativos muestran altas densidades de carbono y una alta riqueza de especies de árboles. Por lo tanto, bosques de esta última área son importantes para conservar la biodiversidad y al mismo tiempo para mitigar el cambio climático.

## Agradecimientos

Agradecemos a la Dirección General Forestal del Ministerio de Agricultura, Ganadería Y Pesca por proporcionarnos los datos del Inventario Forestal Nacional de Uruguay.

## Referencias

Andres-Mauricio, J., Valdez-Lazalde, J.R., George-Chacón, S.P., Hernández-Stefanoni, J.L. 2021. Mapping structural attributes of tropical dry forests by combining Synthetic Aperture Radar and high-resolution satellite imagery data. *Applied Vegetation Science*, 24(2), 1–16. <https://doi.org/10.1111/avsc.12580>.

Bordin, K.M., Esquivel-Muelbert, A., Bergamin, R.S., Klipel, J., Picolotto, R.C., Frangipani, M.A., Zanini, K.J., Cianciaruso, M.V., Jarenkow, J.A., Jurinitz, C.F., Molz, M., Higuchi, P., Silva, A.C. da, Müller, S.C. 2021. Climate and large-sized trees, but not diversity, drive above-ground biomass in subtropical forests. *Forest Ecology and Management*, 490, 119–126. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119126>

Brazeiro, A., Achkar, M., Bartesaghi, L., Ceroni, M., Aldabe, J., Carreira, S., Duarte, Alejandro-González, Enrique Haretche, F., Loureiro, M., Martínez-Lanfranco, J. 2015. Mapeo de la biodiversidad de Uruguay. En A. Brazeiro (Ed.), *Eco-Regiones de Uruguay: Biodiversidad, Presiones y Conservación. Aportes a la Estrategia* (1a ed., 22–31).

Campbell, J., Wynne, R. 2011. *Remote sensing*. The Guilford Press.

Cayuela, L. 2015. Modelos lineales generalizados (GLM). En *Curso Regresión II* (1–31). Área de Biodiversidad y Conservación, Universidad Rey Juan Carlos.

Cayuela, L., Benayas, J.M.R., Justel, A., Salas-Rey, J. 2006. Modelling tree diversity in a highly fragmented tropical montane landscape. *Global Ecology and Biogeography*, 15(0), 602–613. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00255.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 of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1443), 409–420. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1425>

Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M.S., Delitti, W.B.C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P.M., Goodman, R.C., Henry, M., Martínez-Yrizar, A., Mugasha, W.A., Muller-Landau, H.C., Mencuccini, M., Nelson, B.W., Ngomanda, A., Nogueira, E.M., Ortiz-Malavassi, E., ... Vieilledent, G. 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20(10), 3177–3190. <https://doi.org/10.1111/gcb.12629>

Colwell, R. 2022. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9.1*. <https://www.robertkcolwell.org/pages/estimates>

DGF-MGAP. 2018. *Cartografía Forestal Nacional 2018*. 1–15.

- Fassnacht, F.E., Poblete-Olivares, J., Rivero, L., Lopatin, J., Ceballos-Comisso, A., Galleguillos, M. 2021. Using Sentinel-2 and canopy height models to derive a landscape-level biomass map covering multiple vegetation types. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 94(2020), 102236. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2020.102236>
- Frazer, G.W., Magnussen, S., Wulder, M.A., Niemann, K.O. 2011. Simulated impact of sample plot size and co-registration error on the accuracy and uncertainty of LiDAR-derived estimates of forest stand biomass. *Remote Sensing of Environment*, 115(2), 636-649. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2010.10.008>
- Gao, S., Zhong, R., Yan, K., Ma, X., Chen, X., Pu, J.,... Myneni, R.B. 2023. Evaluating the saturation effect of vegetation indices in forests using 3D radiative transfer simulations and satellite observations. *Remote Sensing of Environment*, 295, 113665. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2023.113665>
- Ghosh, S.M., Behera, M.D. 2018. Aboveground biomass estimation using multi-sensor data synergy and machine learning algorithms in a dense tropical forest. *Applied Geography*, 96(May), 29–40. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2018.05.011>
- Goh, J.Y., Miettinen, J., Chia, A.S., Liew, S.C., Kwok, L.K. 2011. Integrating ALOS PALSAR and spot satellite imagery for tropical forest biomass estimation. *32nd Asian Conference on Remote Sensing 2011, ACRS 2011*, 2, 906–911.
- Haralick, R.M., Dinstein, I., Shanmugam, K. 1973. Textural Features for Image Classification. *IEEE Transactions on Systems, Man and Cybernetics*, SMC-3(6), 610–621.
- Hernández-Stefanoni, J.L., Castillo-Santiago, M.Á., Mas, J.F., Wheeler, C.E., Andres-Mauricio, J., Tun-Dzul, F., George-Chacón, S.P., Reyes-Palomeque, G., Castellanos-Basto, B., Vaca, R., Dupuy, J.M. 2020. Improving aboveground biomass maps of tropical dry forests by integrating LiDAR, ALOS PALSAR, climate and field data. *Carbon Balance and Management*, 15(1), 1–17. <https://doi.org/10.1186/s13021-020-00151-6>
- Hernández-Stefanoni, J.L., Castillo-Santiago, M., Andres-Mauricio, J., Portillo-Quintero, C.A., Tun-Dzul, F., Dupuy, J.M. 2021. Carbon stocks, species diversity and their spatial relationships in the yucatán peninsula, Mexico. *Remote Sensing*, 13(16), 1–18. <https://doi.org/10.3390/rs13163179>
- Hidasi-Neto, J. 2022. *Package ‘bivariatemaps’* (1.0). <https://cran.r-project.org/web/packages/bivariatemaps/index.html>
- Hijmans, A.R.J., Etten, J. Van, Hijmans, M.R.J. 2013. *Package ‘raster’*. pp. 195.
- INUMET. 2020. *Clasificación climática | Inumet*. <https://www.inumet.gub.uy/clima/estadisticas-climatologicas/clasificacion-climatica>.
- JAXA. 2019. Global 25m Resolution PALSAR-2 / PALSAR Mosaic and Forest / Non-Forest Map (FNF). Japan Aerospace Exploration Agency. Earth Observation Research Center.
- Loreau, M., Hector, A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412(6842), 72-76. <https://doi.org/10.1038/35083573>
- Lecina-Diaz, J., Alvarez, A., Regos, A., Drapeau, P., Paquette, A., Messier, C., Retana, J. 2018. The positive carbon stocks–biodiversity relationship in forests: co-occurrence and drivers across five subclimates. *Ecological Applications*, 28(6), 1481–1493. <https://doi.org/10.1002/eap.1749>
- Legendre, P., Legendre, L. 2012. *Numerical ecology. Developments in environmental modeling* (Vol. 24). Elsevier.
- Lopatin, J., Dolos, K., Hernández, H.J., Galleguillos, M., Fassnacht, F.E. 2016. Comparing Generalized Linear Models and random forest to model vascular plant species richness using LiDAR data in a natural forest in central Chile. *Remote Sensing of Environment*, 173, 200–210. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2015.11.029>
- Lu, D. 2005. Aboveground biomass estimation using Landsat TM data in the Brazilian Amazon. *International Journal of Remote Sensing*, 26(12), 2509–2525. <https://doi.org/10.1080/01431160500142145>
- Mace M.G., Norris, Ken, H., Fitter, A. 2012. Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 19–26. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.08.006>
- Mitchard, E.T.A., Saatchi, S.S., Woodhouse, I.H., Nangendo, G., Ribeiro, N.S., Williams, M., Ryan, C.M., Lewis, S.L., Feldpausch, T.R., Meir, P. 2009. Using satellite radar backscatter to predict above-ground woody biomass: A consistent relationship across four different African landscapes. *Geophysical Research Letters*, 36(23). <https://doi.org/10.1029/2009GL040692>
- MGAP. 2020. Modelo digital de Terreno. <https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/tramites-y-servicios/servicios/modelo-digital-terreno> (Acceso 6 diciembre de 2023).

- Mutanga, O., Masenyama, A., Sibanda, M. 2023. Spectral saturation in the remote sensing of high-density vegetation traits: A systematic review of progress, challenges, and prospects. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 198, 297-309. <https://doi.org/10.1016/j.isprs.2023.03.010>
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T.M., Almeyda Zambrano, A.M., Balvanera, P., Becknell, J.M.,... Rozendaal, D.M. 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature*, 530(7589), 211-214. <https://doi.org/10.1038/nature16512>
- QGIS.org. 2021. *QGIS Geographic Information System* (3.16). QGIS Association. <http://www.qgis.org>
- R Core Team. 2021. *R: A Language and Environment for Statistical Computing* (R version 4.1.2). vers. <https://www.r-project.org/>
- Réjou-Méchain, M., Barbier, N., Coutron, P., Ploton, P., Vincent, G., Herold, M., Mermoz, S., Saatchi, S., Chave, J., de Boissieu, F., Féret, J.B., Takoudjou, S.M., Péliissier, R. 2019. Upscaling Forest Biomass from Field to Satellite Measurements: Sources of Errors and Ways to Reduce Them. En *Surveys in Geophysics*, 40(4). Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/s10712-019-09532-0>
- Rocchini, D., Balkenhol, N., Carter, G.A., Foody, G.M., Gillespie, T.W., He, K.S., Kark, S., Levin, N., Lucas, K., Luoto, M., Nagendra, H., Oldeland, J., Ricotta, C., Southworth, J., Neteler, M. 2010. Remotely sensed spectral heterogeneity as a proxy of species diversity: Recent advances and open challenges. *Ecological Informatics*, 5(5), 318-329. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2010.06.001>
- Rodríguez-Veiga, P., Quegan, S., Carreiras, J., Persson, H.J., Fransson, J.E.S., Hoscilo, A., Ziólkowski, D., Stereńczak, K., Lohberger, S., Stängel, M., Berninger, A., Siegert, F., Avitabile, V., Herold, M., Mermoz, S., Bouvet, A., Le Toan, T., Carvalhais, N., Santoro, M., ... Balzter, H. 2019. Forest biomass retrieval approaches from earth observation in different biomes. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 77, 53-68. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2018.12.008>
- Roman, A., Ursu, T.-M. 2016. Multispectral Satellite Imagery and Airborne Laser Scanning Techniques for the Detection of Archaeological Vegetation Marks. *Landscape Archaeology on the Northern Frontier of the Roman Empire at Porolissum, December*, pp. 141-152.
- Rozendaal, D.M., Bongers, F., Aide, T.M., Alvarez-Dávila, E., Ascarrunz, N., Balvanera, P.,... Poorter, L. 2019. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Science advances*, 5(3), eaau3114. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau3114>
- Saatchi, S. 2019. SAR Methods for Mapping and Monitoring Forest Biomass. En E. Flores-Anderson, Africa; Herndon, Kelsey; Bahadur, Rajesh; Cherrington (Ed.), *The Synthetic Aperture Radar (SAR) Handbook: Comprehensive Methodologies for Forest Monitoring and Biomass* (1a ed., pp. 207-254).
- Saatchi, S.S., Harris, N.L., Brown, S., Lefsky, M., Mitchard, E.T.A., Salas, W., Zutta, B.R., Buermann, W., Lewis, S.L., Hagen, S., Petrova, S., White, L., Silman, M., Morel, A. 2011. Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(24), 9899-9904. <https://doi.org/10.1073/pnas.1019576108>
- Shimada, M., Ohtaki, T. 2010. Generating Large-Scale High-Quality SAR Mosaic Datasets: Application to PALSAR Data for Global Monitoring. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, 3(4), 637-656. <https://doi.org/10.1109/JSTARS.2010.2077619>
- Solberg, S., Hansen, E.H., Gobakken, T., Naessset, E., Zahabu, E. 2017. Biomass and InSAR height relationship in a dense tropical forest. *Remote Sensing of Environment*, 192, 166-175. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2017.02.010>
- Soto-Navarro, C., Ravilious, C., Arnell, A., De Lamo, X., Harfoot, M., Hill, S.L.L.,... Kapos, V. 2020. Mapping co-benefits for carbon storage and biodiversity to inform conservation policy and action. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 375(1794), 20190128. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0128>
- Tovar-Blanco, A.L., Lizarazo-Salcedo, I.A., Rodríguez-Eraso, N. 2020. Estimación de biomasa aérea de *Eucalyptus grandis* y *Pinus* spp. usando imágenes Sentinel1A y Sentinel2A en Colombia. *Colombia forestal*, 23(1), 117-141. <https://doi.org/10.14483/2256201x.14854>
- Warren, S.D., Alt, M., Olson, K.D., Irl, S.D.H., Steinbauer, M.J., Jentsch, A. 2014. The relationship between the spectral diversity of satellite imagery, habitat heterogeneity, and plant species richness. *Ecological Informatics*, 24, 160-168. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2014.08.006>
- Wing, M.G., Frank, J. 2011. An examination of five identical mapping-grade global positioning system receivers in two forest settings. *Western Journal of Applied Forestry*, 26(3), 119-125. <https://doi.org/10.1093/wjaf/26.3.119>
- Xu, L., Saatchi, S.S., Shapiro, A., Meyer, V., Ferraz, A., Yang, Y.,... Ebuta, D. 2017. Spatial distribution of carbon stored in forests of the Democratic Republic of Congo. *Scientific Reports*, 7(1), 15030. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-15050-z>

- Zanne, A.E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D.A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S.L.,... Chave, J. 2020. Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum. <https://doi.org/10.5061/dryad.234>
- Zhang, Y., Chen, H.Y.H., Taylor, A.R. 2017. Positive species diversity and above-ground biomass relationships are ubiquitous across forest strata despite interference from overstorey trees. *Functional Ecology*, 31(2), 419–426. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12699>
- Zhao, P., Lu, D., Wang, G., Liu, L., Li, D., Zhu, J., Yu, S. 2016. Forest aboveground biomass estimation in Zhejiang Province using the integration of Landsat TM and ALOS PALSAR data. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 53, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2016.08.007>
- Zheng, W. 2020. Estimate of vegetation production of terrestrial ecosystem. En J. Liang, S. and Wang (Ed.), *Advanced remote sensing* (2a ed., 581–609). Elsevier.
- Zuur, A.F., Hilbe, J.M., Ieno, E.N. 2013. *A Beginner's Guide to GLM and GLMM with R: A Frequentist and Bayesian Perspective for Ecologists*. Highland Statistics Limited.
- Zvoleff, A. 2020. *Package 'glcm'*. <https://cran.r-project.org/web/packages/glcm/index.html>