

CARACTERIZACIÓN ESTRUCTURAL DE BOSQUES TROPICALES A LO LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN EL DEPARTAMENTO DE ANTIOQUIA, COLOMBIA

CHARACTERIZATION OF TROPICAL FOREST STRUCTURE ALONG AN ALTITUDINAL GRADIENT IN ANTIOQUIA, COLOMBIA

Wilson Giraldo-Pamplona^{1,3}, Adriana Corrales-Osorio^{1,4}, Adriana Yepes-Quintero^{2,5}, Álvaro J. Duque-Montoya^{1,6}

Resumen

Con el objetivo de caracterizar e identificar los tipos de bosque del departamento de Antioquia (Colombia), con respecto a sus principales variables estructurales, se establecieron 16 parcelas permanentes de 1 ha (100 x 100 m) a lo largo de un gradiente altitudinal. Con respecto a la densidad, el área basal y la altura del sotobosque se observó correlación positiva con el incremento en altitud, mientras que altura del dosel, altura máxima y diámetro máximo presentaron correlación inversa. Se identificó la temperatura —definida como subrogado de la altitud—, como el factor de mayor influencia en la variación estructural de los bosques a escala regional. Con base en estas diferencias estructurales se encontraron dos grupos de bosques: bosques de tierras bajas (0 a 1.500 m) y bosques de tierras altas (> 1.500 m). En la parcela ubicada al extremo superior del gradiente altitudinal (2.950 m) se observaron características estructurales muy similares a los bosques de tierras bajas, determinadas por la marcada dominancia de la especie *Quercus humboldtii*. Con respecto a las palmas, estas fueron muy comunes a lo largo de todo el gradiente altitudinal excepto a los 2.950 m. Los helechos arbóreos se encontraron sólo por encima de 970 m, mientras que las lianas fueron más abundantes a baja altitud, siendo el bosque seco el que presentó mayor número de individuos de lianas. En conclusión, las diferencias entre los dos tipos de bosques estuvieron caracterizadas principalmente por mayor densidad de tallos y área basal representada por individuos de menor porte en tierras altas, y mayor abundancia de árboles grandes en tierras bajas.

Palabras clave: área basal, dosel, densidad arbórea, estructura de bosque tropical, gradiente altitudinal

Abstract

In order to identify the main forest types with respect to their structural variation in the Department of Antioquia, Colombia, we established 16 permanent plots of 1 ha each (100 x 100 m) across an altitudinal gradient. Basal area, density, and understory height were positively correlated with altitude, while canopy height, maximum height, and maximum diameter were inversely correlated with altitude. At a regional scale, temperature (defined as a surrogate of altitude) was identified as a key factor determining structural variation. Based on these structural differences, two different groups of forest types were distinguished: lowland forests (0 to 1,500 m) and highland forests (> 1,500 m). However, the plot located at the upper extreme of the altitudinal gradient (2,950 m) presented structural characteristics more similar to the lowland forests than to the other highland forests due to the pronounced dominance of *Quercus humboldtii*. Palms were a common growth form throughout the gradient except at 2,950 m. Tree ferns were found only above 970 m, while lianas were more abundant at lower altitudes, with dry forest showing the greatest number of liana individuals. In conclusion, the differences between the two groups of forest types were characterized mainly by higher tree density and basal area, comprised of smaller individuals in the highland forests, and a higher abundance of large trees in the lowland forests.

Key words: altitudinal gradient, basal area, canopy, Tropical forest structure

Recibido: marzo 2012; aceptado: agosto 2012.

¹ Departamento de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. Medellín (Antioquia), Colombia.

² Proyecto “Capacidad Institucional Técnica Científica para apoyar Proyectos REDD: Reducción de Emisiones por Deforestación en Colombia”.

Correos electrónicos: ³ <wagiral0@unal.edu.co>; ⁴ <acorral0@unal.edu.co>; ⁵ <apyepes@gmail.com>; ⁶ <ajduque@unal.edu.co>.

INTRODUCCIÓN

En bosques tropicales, la variación estructural de los ecosistemas a lo largo de gradientes altitudinales es contrastante. Aunque con respecto a la altura total y promedio de los árboles parece existir consenso respecto a su reducción paulatina con el incremento en altitud (Grubb 1977, Richards 1952), en relación con otras variables como el área basal y la densidad, los resultados son divergentes. Con respecto al área basal, mientras que en Costa Rica se registró relación positiva con la altitud sobre el nivel del mar (Lieberman et al. 1996), en Ecuador esta relación fue lo opuesto (Homeier et al. 2010). En un estudio en Colombia (Duque et al. 2008) y otro a gran escala en bosques de montaña del Neotrópico (Boyle 1996), por el contrario, no se encontró ninguna tendencia sistemática de cambio en el área basal con la altitud. En cuanto a la densidad (número de individuos por parcela o área), mientras en Colombia se detectó relación negativa con la altitud para individuos leñosos del sotobosque (Duque et al. 2008), para los individuos arbóreos del dosel, la variación en densidad con respecto a la altitud fue nula (véase Boyle 1996). No obstante, en bosques de tierras bajas, variables como el mal drenaje de los suelos aumentaron la densidad de individuos (Duivenvoorden y Lips 1993, Duque et al. 2001).

El presente estudio busca caracterizar e identificar tipos de bosque con respecto a sus principales variables estructurales, lo cual pudiera ser una importante herramienta de manejo ya que permitiría inferir acerca de la variabilidad natural de los ecosistemas. Entender la variación estructural puede además, servir como indicador de cambios en la dinámica y funcionamiento de los bosques. Por ejemplo, en las montañas del Perú se encontró un cambio gradual en la altura del bosque directamente correlacionada con la cantidad de biomasa y la productividad aérea (Girardin et al. 2010). Por este motivo, en el

presente estudio llevado a cabo a lo largo de un gradiente altitudinal en el departamento de Antioquia (Colombia), se tuvo como objetivo fundamental evaluar las posibles diferencias de los bosques en términos de altura del bosque, área basal, densidad y estructura diamétrica a lo largo de un gradiente altitudinal. Se espera con esta información contribuir al conocimiento de los recursos naturales asociados con los ecosistemas boscosos de la región.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. El departamento de Antioquia se encuentra ubicado al noroeste de Colombia entre las coordenadas 5° 25' -8° 55' N y 7° 53' -77° 07' O; y ocupa un área aproximada de 64.000 km² (figura 1). Esta región incluye un gradiente altitudinal que va desde 0 hasta 3.965 m. La región de Antioquia, posee además alta variabilidad ambiental con respecto a su clima, fertilidad de los suelos y topografía, por lo que se pueden encontrar amplia variedad de zonas de vida que van desde el bosque seco tropical (**bs-T**) hasta bosque pluvial montano (**bp-M**). La precipitación promedio anual en la región varía entre 1.000 y hasta casi 7.000 mm. La topografía es bastante variable debido a la presencia de dos cordilleras que promueven diferentes patrones de drenaje, humedad, exposición a vientos y fertilidad de suelos a pequeña escala. En la tabla 1, se presentan las principales características de los sitios donde fueron establecidas las parcelas permanentes usadas en este estudio.

Método de muestreo. Todas las parcelas permanentes establecidas fueron de 1 ha cada una de forma cuadrada (100 x 100 m), excepto la localizada en bosque seco en Támesis (parcela A) que tuvo que modificarse (40 x 250 m) con el fin de poder ajustarla al único fragmento de bosque existente. Cada parcela fue dividida en 25 cuadrantes de 20 x 20 m, además se mapearon, marcaron y midieron todos los individuos arbóreos, incluyendo palmas,

Tabla 1. Características y ubicación de las 16 parcelas permanentes incluidas en este estudio en el departamento de Antioquia, Colombia [P: m = **Parcela**: municipio; A = altitud; P = precipitación; ZV = zonas de vida se encuentran basadas en el sistema de clasificación de Holdridge (1996)]

| P: m | A (m) | P (mm) | ZV | Localización |
|-------------------|-------|--------|-------------|------------------------------|
| G: El Bagre | 50 | 4.250 | bh-T | 06° 00' 22" N, 74° 36' 38" O |
| I: Carepa | 57 | 3.250 | bh-T/bmh-T | 07° 46' 46" N, 76° 45' 52" O |
| J: Necoclí | 68 | 1.750 | bs-T/bh-T | 08° 30' 26" N, 76° 39' 27" O |
| F: Caucasia | 129 | 3.250 | bh-T | 08° 03' 21" N, 74° 46' 05" O |
| K: Acandí (Chocó) | 174 | 2.750 | bs-T/bh-T | 08° 65' 14" N, 77° 35' 44" O |
| H: Pto. Triunfo | 192 | 2.250 | bh-T | 07° 39' 30" N, 74° 49' 07" O |
| A: Támesis | 550 | 1.750 | bs-T | 05° 47' 42" N, 75° 40' 11" O |
| P: Segovia | 731 | 3.500 | bh-T | 06° 46' 00" N, 75° 04' 00" O |
| D: Maceo | 970 | 2.250 | bh-T/bh-PM | 06° 24' 13" N, 74° 45' 38" O |
| O: Porce | 1.000 | 1.920 | bh-PM | 07° 04' 47" N, 74° 42' 06" O |
| L: Anorí | 1.750 | 2.400 | bmh-PM | 06° 58' 00" N, 75° 09' 00" O |
| E: Valdivia | 2.060 | 3.500 | bp-MB | 07° 05' 05" N, 75° 29' 03" O |
| N: Angelópolis | 2.133 | 2.400 | bh-MB | 06° 35' 00" N, 75° 32' 00" O |
| C: Andes-Jardín | 2.537 | 2.250 | bmh-MB | 05° 30' 04" N, 75° 53' 44" O |
| B: Caicedo | 2.670 | 2.200 | bmh-MB | 06° 23' 30" N, 76° 01' 31" O |
| M: Belmira | 2.950 | 2.100 | bmh-MB/bp-M | 06° 09' 05" N, 75° 42' 00" O |



Figura 1. Localización de las diferentes áreas de estudio en el departamento de Antioquia, Colombia. Los puntos oscuros representan todos los sitios con altitudes por debajo de los 1.500 m (**Tb** = tierras bajas); y los puntos grises representan los sitios con altitudes por encima de los 1.500 m (**Ta** = tierras altas)

helechos arbóreos y lianas, con diámetro a la altura del pecho (**DAP**) ≥ 10 cm; a su vez, en el centro de cada parcela de 1 ha se ubicó una subparcela de 40 x 40 m (1.600 m²) donde se censó la vegetación entre $1 \text{ cm} \leq \text{DAP} \leq 10 \text{ cm}$, teniendo en cuenta los hábitos de crecimiento antes señalados. Para los cálculos de la densidad de individuos por ha y área basal asociadas con $\text{DAP} \leq 10 \text{ cm}$, se extrapoló el valor encontrado en la subparcela de 0,16 ha. A cada árbol se le registró información del DAP y a un 40% del total de individuos se le estimó la altura total (**H**). En árboles con alturas $> 15 \text{ m}$, la altura total se estimó con un hipsómetro digital (Nikon Forestry 550); para árboles con alturas $< 15 \text{ m}$, se empleó una vara extensible de igual longitud.

Análisis de datos. En primer lugar, se analizó la variación de las principales variables estructurales de cada una de las 16 parcelas de 1 ha en relación con la altitud. Estas variables fueron: número de individuos $\geq 10 \text{ cm/ha}$ (**NI $\geq 10 \text{ cm/ha}$**), número

de individuos < 10 cm/1.600 m² (**NI** < 10 cm/1.600 m²), número de tallos < 10 cm (**NI** < 10 cm/1.600 m²), diámetro máximo (**Dmax**) como el diámetro a la altura del pecho máximo en cada comunidad, área basal (**G**) calculada como la sumatoria del área basal [$G = (\pi/4) * DAP^2$] de todos los individuos ≥ 10 cm de DAP en toda el área y < 10 cm de DAP en cada subparcela de 1.600 m² (extrapolados a ha usando el factor 10.000/1.600).

La altura promedio de los árboles emergentes (**Hd**) fue definida como el promedio de la altura de los cinco árboles más altos de la parcela. La altura promedio del dosel (**Hdosel**) se calculó como el promedio de todas las alturas de los árboles con un DAP > 10 cm, sin considerar las cinco alturas tomadas para el cálculo de la Hd y la altura del sotobosque como el promedio de las alturas tomadas al interior de la subparcela de 1.600 m². El número de individuos de cada uno de los hábitos de crecimiento (palmas, lianas y helechos arbóreos) fueron cuantificados para cada parcela. En el caso de las lianas, solo fueron cuantificadas para 12 parcelas y la altura del sotobosque para 15 parcelas (no se tomó información de esta variable en Porce) del total establecidas, de modo que lo concluido en este trabajo por estas dos variables fue con base a estas mediciones. La precipitación de cada área de muestreo fue definida de acuerdo al mapa de precipitación de Antioquia de Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (**IDEAM**).

Para la caracterización estructural de los bosques en su conjunto se construyó una matriz donde se incluyó el número de tallos por categorías diamétrica (1-4,99 cm, 5-9,99 cm, 10-19,99 cm, 20-39,99 cm, 40-69,99 cm y > 70 cm DAP), el área basal para individuos mayores y menores de 10 cm DAP, el DAP máximo en cada parcela, la altura de emergentes y la altura del dosel (tabla 2). Con base en esta matriz de variables estructurales del bosque se realizó un análisis de componentes

principales (**ACP**), el cual tiene como objetivo obtener un número reducido de combinaciones lineales entre las variables que expliquen la mayor cantidad de variabilidad en los datos. Luego, se llevó a cabo un análisis de similaridades (ANOSIM; Legendre y Legendre 1998) para definir si los grupos hipotéticos resultado del ACP eran significativamente diferentes entre sí. Todos los análisis se realizaron con el programa **R** (*R. Development Core Team 2010*) usando la librería *vegan* (Oksanen et al. 2010).

RESULTADOS

En las 16 parcelas permanentes establecidas en bosques tropicales a lo largo del gradiente altitudinal en el departamento de Antioquia, fueron medidos en total 28.712 individuos. La densidad de individuos varió entre 2.844 y 10.426 individuos por ha en Caucasia (altitud: 129 m) y Angelópolis (2.133 m), respectivamente. A su vez, el mayor valor de área basal (44,6 m²/ha) se encontró en Caicedo (2.670 m) y el menor valor (23,5 m²/ha) en Támesis (550 m). El bosque promedio más alto (17,8 m) se presentó en Sapzurro (174 m), y el más bajo (12,3 m) en Angelópolis [(2.133 m), tabla 2]. La densidad y el área basal presentaron relación positiva con el incremento en altitud. En contraste, la altura del dosel y altura máxima, al igual que el diámetro máximo, indicaron relación inversa. La altura del sotobosque, sin embargo, mostró tendencia positiva en relación con la altitud (figura 2).

Las palmas fueron un hábito muy común y variado a lo largo de todo el gradiente excepto, en la altitud máxima en Belmira (2.950 m) donde se presentó una total ausencia de individuos con este hábito de crecimiento. Los helechos arbóreos se encontraron sólo por encima de 970 m, observándose el número máximo de individuos en la localidad de Caicedo (2.670 m). Las lianas fueron más abundantes a baja altitud, siendo el bosque seco (Támesis, 550 m)

Tabla 2. Características estructurales de las 16 parcelas permanentes establecidas a lo largo de un gradiente altitudinal en el departamento de Antioquia, Colombia [*Parcelas*: **G***: Bagre, **I**: Carepa, **J**: Necoclí, **F**: Caucasia, **K**: Sapzurro, **H**: Pto. Triunfo, **A**: Támesis, **P**: Segovia, **D**: Maceo, **O**: Porce, **L**: Anorí, **E**: Valdivia, **N**: Angelópolis, **C**: Jardín, **B**: Caicedo, **M**: Belmira, **NI > 10/ha**: número de individuos mayores de 10 cm de DAP (diámetro altura del pecho) en una ha; **NI < 10/ha**: número de individuos menores de 10 cm de DAP extrapolados a una Ha; **NIT/ha**: número de individuos totales en una ha; **NT > 10/ha**: número de tallos mayores de 10 cm de DAP en una ha; **NT < 10/ha**: número de tallos menores de 10 cm extrapolados a una ha; **NIT/ha**: número de individuos totales en una ha; **NT/ha**: número de tallos totales en una ha; **NT/CD**: número de tallos por categoría diamétrica; **AB**: área basal; **AB > 10 cm DAP (m²/ha)**: área basal para los individuos mayores de 10 cm de DAP en una ha; **AB < 10 cm DAP (m²/ha)**: área basal de individuos menores de 10 cm de DAP extrapolada a una ha; **ABT (m²/ha)**: área basal total en una ha; **Dmax (cm)**: diámetro a la altura del pecho máximo en todos los individuos mayores de 10 cm de DAP por cada parcela; **Hd (m)**: altura dominante del dosel en m; **Hdosel (m)**: altura promedio del dosel en m; **Hsoto (m)**: altura promedio del sotobosque en m; **Hábito de crecimiento**: incluye las categorías de **A**: árbol, **P**: palma, **HA**: helecho arbóreo, **B**: bejuco]

| Parcelas* | NT/CD | | | | | | | | | | AB | | | Altura (m) | | | Hábito de crecimiento | | | | | | |
|-----------|------------|------------|--------|------------|------------|--------|--------|----------|----------|----------|------|------------|------------|------------|------|--------|-----------------------|------|-----|-------|-----|----|-----|
| | NI > 10/ha | NI < 10/ha | NIT/ha | NT > 10/ha | NT < 10/ha | 1-4,99 | 5-9,99 | 10-19,99 | 20-39,99 | 40-69,99 | > 70 | > 10 cm/ha | < 10 cm/ha | Dmax | Hd | Hdosel | Hsoto | Á | P | HA | B | | |
| G* | 503 | 5.819 | 6.322 | 505 | 6.113 | 6.618 | 883 | 95 | 294 | 177 | 33 | 1 | 22,3 | 4,75 | 27,1 | 72,6 | 26,3 | 16,7 | 4,6 | 1.366 | 26 | 0 | 91 |
| I | 364 | 3.681 | 4.045 | 376 | 5.481 | 5.857 | 789 | 88 | 229 | 112 | 29 | 6 | 26,4 | 4,02 | 30,4 | 200,0 | 38,4 | 17,6 | 4,4 | 1.079 | 99 | 0 | 75 |
| J | 531 | 6.338 | 6.869 | 565 | 7.619 | 8.184 | 1090 | 129 | 414 | 127 | 18 | 6 | 24,8 | 5,91 | 30,7 | 174,6 | 38,7 | 15,8 | 4,9 | 1.505 | 54 | 0 | 225 |
| F | 513 | 2.331 | 2.844 | 514 | 2.400 | 2.914 | 331 | 53 | 336 | 128 | 48 | 2 | 24,2 | 2,24 | 26,4 | 74,4 | 42,4 | 17,1 | 6,0 | 694 | 43 | 0 | 33 |
| K | 607 | 4.138 | 4.745 | 612 | 4.994 | 5.606 | 683 | 116 | 403 | 152 | 52 | 5 | 28,9 | 5,09 | 34,0 | 90,4 | 33,5 | 17,8 | 4,9 | 1.134 | 119 | 0 | 158 |
| H | 373 | 5.544 | 5.917 | 394 | 6.394 | 6.788 | 897 | 126 | 197 | 165 | 29 | 3 | 22,3 | 5,44 | 27,7 | 74,7 | 30,5 | 14,7 | 4,8 | 1.279 | 95 | 0 | 43 |
| A | 438 | 5.869 | 6.307 | 445 | 6.931 | 7.376 | 1008 | 101 | 280 | 138 | 24 | 3 | 18,0 | 5,46 | 23,5 | 89,5 | 33,6 | 13,8 | 4,1 | 1.078 | 10 | 0 | 466 |
| P | 625 | 7.094 | 7.719 | 624 | 7.375 | 7.999 | 1043 | 136 | 424 | 170 | 26 | 5 | 24,3 | 6,21 | 30,5 | 105,3 | 32,3 | 15,6 | 3,6 | 1.743 | 59 | 0 | 2 |
| D | 812 | 5.019 | 5.831 | 821 | 5.944 | 6.765 | 807 | 144 | 544 | 237 | 36 | 4 | 31,0 | 6,16 | 37,2 | 88,5 | 30,7 | 15,4 | 5,4 | 1.650 | 43 | 14 | 65 |
| O | 832 | 3.606 | 4.438 | 834 | 3.844 | 4.678 | 416 | 199 | 585 | 237 | 11 | 1 | 25,5 | 7,09 | 32,6 | 78,0 | 27,3 | 14,5 | — | 1.239 | 209 | 1 | — |
| L | 918 | 7.513 | 8.431 | 918 | 7.888 | 8.806 | 1093 | 168 | 680 | 225 | 13 | 0 | 28,8 | 6,82 | 35,6 | 66,7 | 28,4 | 16,5 | 4,7 | 2.082 | 95 | 3 | — |
| E | 886 | 8.431 | 9.317 | 939 | 10.669 | 11.608 | 1523 | 184 | 716 | 214 | 9 | 0 | 23,5 | 8,44 | 32,0 | 54,0 | 31,4 | 13,7 | 4,8 | 2.446 | 56 | 43 | 101 |
| N | 826 | 9.600 | 10.426 | 867 | 12.713 | 13.580 | 1802 | 231 | 697 | 153 | 17 | 1 | 21,8 | 10,49 | 32,3 | 70,5 | 26,6 | 12,3 | 3,9 | 2.834 | 31 | 36 | — |
| C | 921 | 5.981 | 6.902 | 898 | 7.900 | 8.798 | 1153 | 111 | 613 | 230 | 46 | 9 | 38,5 | 5,26 | 43,8 | 98,0 | 30,7 | 13,2 | 5,9 | 1.810 | 289 | 21 | 42 |
| B | 1.172 | 5.675 | 6.847 | 1.245 | 7.525 | 8.770 | 948 | 256 | 890 | 333 | 22 | 0 | 35,4 | 9,2 | 44,6 | 66,2 | 24,5 | 15,9 | 5,5 | 2.369 | 9 | 68 | 3 |
| M | 497 | 5.113 | 5.610 | 541 | 5.994 | 6.535 | 830 | 129 | 305 | 216 | 20 | 0 | 21,4 | 5,61 | 27,0 | 53,6 | 31,6 | 17,5 | 4,8 | 1.481 | 0 | 19 | — |

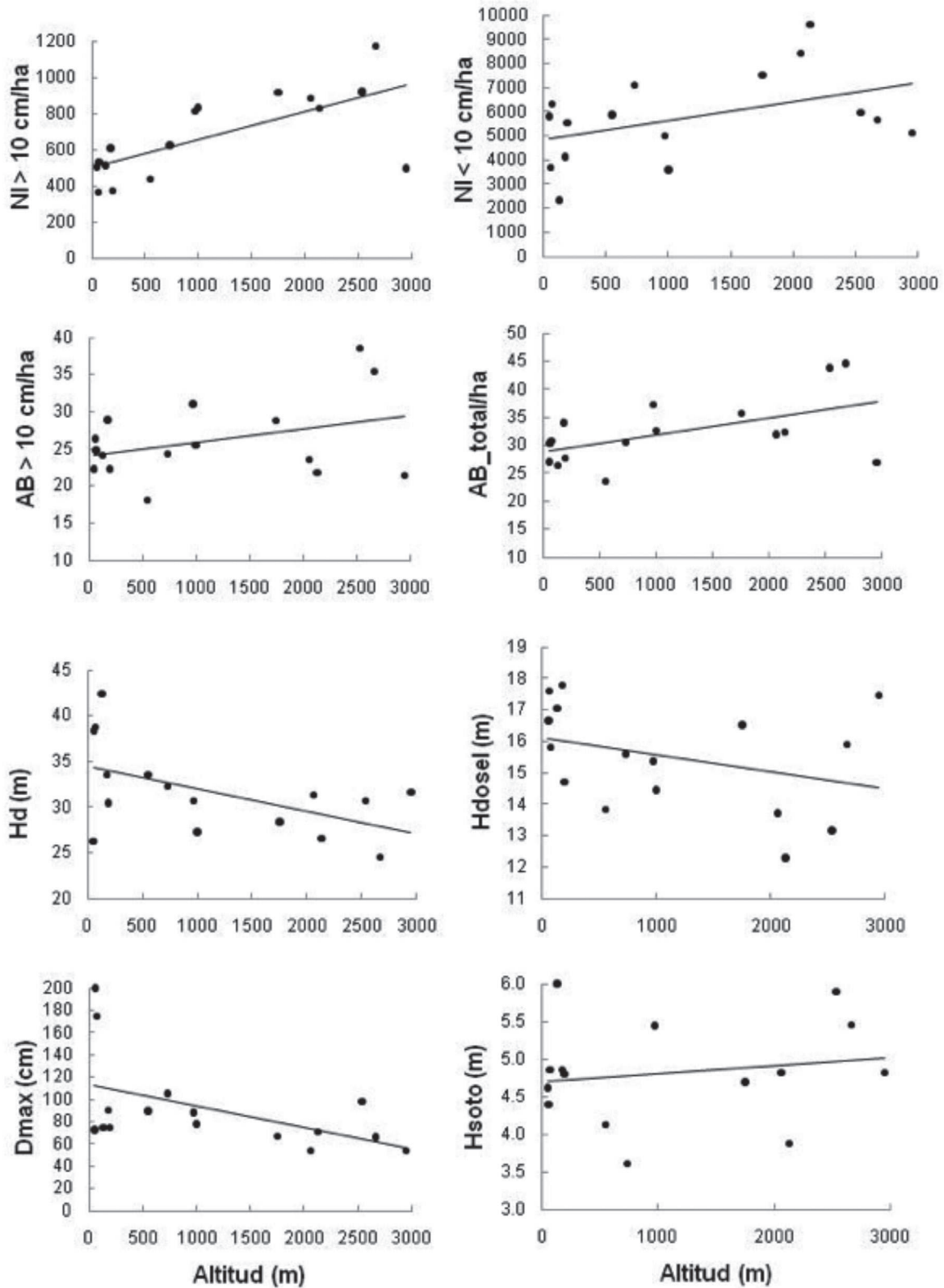


Figura 2. Variables estructurales más representativas a lo largo del gradiente altitudinal en las diferentes parcelas localizadas en el departamento de Antioquia, Colombia (para significado de las siglas ver tabla 2)

el que presentó mayor número de individuos. En las parcelas de Anorí (1.750 m), Angelópolis (2.133 m), Belmira (2.950 m) y Porce (1.000 m) no se realizó censo de lianas (tabla 2).

Según el ACP, existe diferenciación entre los bosques de tierra bajas (**Tb**) y tierras altas (**Ta**), estando los primeros localizados hacia la margen izquierda del diagrama de ordenación y los segundos hacia la derecha (figura 3). El primer componente explicó el 48,6% de la variabilidad, con valor propio de 5,35. Los componentes 2 y 3 con valores propios de 1,97 y 1,69 y explicaron 17,9 y 15,4% de la variación estructural, respectivamente. A pesar de que la tendencia demarca más un cambio gradual que un cambio abrupto en la variación estructural de los bosques con la altitud, los bosques de Tb y Ta fueron significativamente diferentes según el ANOSIM ($R = 0,398$, $P = 0.006$).

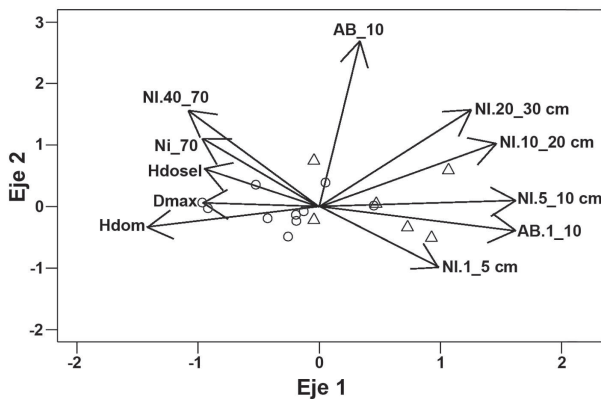


Figura 3. Diagrama de ordenación que contiene las parcelas y variables estructurales usadas para la caracterización estructural de los bosques de Antioquia según el análisis de componentes principales (ACP). Los círculos representan los bosques de tierras altas (**Ta**) y los triángulos los bosques de tierras bajas (**Tb**) (ver sección “Materiales y Métodos” para el significado de las siglas)

Los bosques de Tb, localizados entre los 50 y 1.500 m, se caracterizaron en general por poseer árboles con gran tamaño tanto en diámetro como en altura, bajo número de individuos y

área basal muy variable. Los bosques de Ta, localizados a altitudes entre los 1.500 y 2.950 m, se representaron en general por poseer un mayor número de individuos en las clases diamétricas menores y mayor área basal, pero con dosel más bajo y árboles de menor tamaño (figura 3). Sin embargo la parcela de Belmira (2.950 m), dentro del grupo de tierras altas, tuvo mayor afinidad estructural con los bosques de Tb.

DISCUSIÓN

El presente trabajo encontró diferencias estructurales entre los bosques de tierras bajas y los bosques de tierras altas. Estas diferencias estuvieron principalmente determinadas por una mayor densidad y área basal representada por individuos de menor porte en tierras altas y una mayor abundancia de árboles grandes en tierras bajas. Resultados similares se han descrito en investigaciones previas desarrolladas en bosques tropicales y subtropicales (Aiba y Kitayama 1999, Richards 1996, Wang et al. 2006), donde se argumenta que a medida que se asciende en altitud, se presenta un recambio de la densidad de árboles. Bajo estas condiciones, a medida que se asciende, los individuos grandes son remplazados por muchos árboles pequeños como consecuencia de las limitaciones de humedad, luminosidad, nutrientes y temperatura (Aiba y Kitayama 1999, Girardin et al. 2010).

En bosques de tierras altas, es común que las pendientes, la baja disponibilidad de nutrientes, las bajas temperaturas y la incidencia de vientos, sean limitantes para el desarrollo y sobrevivencia de los árboles (Flenley 1996, Leuschner et al. 2007). No obstante, en presencia de bajas temperaturas, los individuos pueden desarrollar estrategias para persistir dentro del ecosistema; una de las estrategias puede ser la asignación de recursos para que su progenie sea capaz de regenerarse abundantemente y permanecer dentro del bosque. Esto incluye la asignación de recursos para el desarrollo de un sistema radical

competente para la absorción de nutrientes y obtener mayor estabilidad en el terreno, sacrificando otras características importantes como el tamaño y vigorosidad de la parte aérea (Gómez-Pompa y Vásquez-Yanez 1985). Caso contrario ocurre en las tierras bajas, donde los árboles parecen invertir más energía en la construcción de biomasa aérea y la obtención de tamaños considerables, que en el desarrollo de biomasa subterránea asociada con el sistema radicular (Girardin et al. 2010).

Varios estudios desarrollados en el trópico, han demostrado que las diferencias en la estructura de los bosques pueden estar asociadas con características particulares del sitio como clima, composición florística, estadio sucesional, fertilidad de los suelos, grado de intervención, pendiente y topografía entre otros (Bunker et al. 2005, Clark y Clark 2000, De Castilho et al. 2006, DeWalt y Chave 2004, Laurance et al. 1999). Estas diferencias se identifican mejor cuando los análisis se realizan a escalas regionales o de paisajes (Clark y Clark 2000). En este estudio, el efecto independiente de las condiciones del sitio se evidenció en los bosques de Belmira (2.950 m), localizados en el extremo superior del gradiente altitudinal, los cuales tuvieron características estructurales muy similares a los bosques de tierras bajas. En este caso particular, por ejemplo, fue determinante la marcada dominancia florística del roble de tierra fría (*Quercus humboldtii* Bonpl.), cuyos individuos alcanzaron alturas por encima de los 30 m. Esta especie arbórea, es muy reconocida en los bosques de alta montaña del norte de los Andes por su buen porte y adaptación natural a las bajas temperaturas.

En bosques tropicales, algunos estudios han encontrado que la alta densidad de árboles por unidad de área, ocurre generalmente en sitios con baja fertilidad de los suelos o en sitios con altas pendientes (Carey et al. 1994, DeWalt y Chave 2004, Duque et al. 2008). En nuestro

estudio, esta primera condición no se cumple plenamente ya que sitios de tierras bajas como los localizados en el bajo Cauca, que presentaron una fertilidad similar a la de los sitios de tierras altas (Corrales et al. en preparación), difirieron significativamente en la densidad de individuos. Asumiendo la variación altitudinal como variable subrogada de la temperatura, los resultados de este estudio proponen a la temperatura como el factor determinante de la variación estructural de los bosques a escala regional. En particular, la localización dentro del área de inmersión de nubes (Girardin et al. 2010), la cual se da normalmente por encima de los 1.500 m, trae consigo cambios funcionales importantes asociados con la tolerancia de las especies a temperaturas bajas extremas.

En zonas de alta montaña, la baja descomposición de la materia orgánica (Couteaux et al. 2002, Montagnini y Jordan 2002, Ramírez et al. 2007) y las posibles limitaciones en la conductancia hídrica de los tallos de los árboles (Cavelier 1996, Kitayama 1996), se pueden ver reflejados en alta densidad de individuos pequeños de bajos portes. Estas limitaciones en la conductancia hídrica son influenciadas por menor evapotranspiración potencial producto de las bajas temperaturas. En tierras bajas de los trópicos en cambio, donde las altas temperaturas y mayor radiación solar no son limitantes metabólicas para las plantas, las propiedades físicas y químicas de los suelos parecen jugar una acción importante definiendo las características estructurales de los bosques. En general, suelos menos fértiles o mal drenados pueden promover aumentos en la densidad y disminución en el tamaño de los individuos leñosos dentro del bosque, especialmente cuando se circunscriben los estudios a zonas climáticamente homogéneas (Duivenvoorden et al. 2005).

El área basal tuvo relación positiva con el aumento en el gradiente de elevación menos conspicua que la registrada para la densidad.

Aunque se observó tendencia similar en otros bosques tropicales (Aiba y Kitayama 1999, Lieberman et al. 1996), este patrón no es generalizado y resultó variable en diversos estudios (Boyle 1996, Cuello 2002), lo cual refleja de nuevo el posible efecto derivado de las condiciones locales. En contraste, la estructura diamétrica de todos los bosques presentó forma de “J” invertida, supuestamente típica de ecosistemas naturales sin signos fuertes de intervención (Castro et al. 2005, Ferreira y Prance 1999, Kennard 2001, Killeen et al. 1998, Oliver y Larson 1990, Saldarriaga et al. 1988). Sin embargo, en bosques como los de Urabá, los cuales se sabe fueron intervenidos drásticamente en el pasado dejando principalmente los árboles más grandes, se presentó también esta distribución. Aunque la forma de esta distribución constituye la mejor garantía para la existencia y supervivencia de la comunidad forestal ya que mantiene la estabilidad demográfica del ecosistema en el tiempo (Lamprecht 1990), no garantiza necesariamente el reemplazamiento de los individuos más grandes por individuos de su misma especie o de características funcionales similares.

Finalmente, los hábitos de crecimiento como lianas, palmas y helechos arbóreos fueron muy variables. Las lianas fueron mucho más abundantes en tierras bajas (Putz y Chai 1987), y a su vez, dominantes en el bosque seco (Gentry 1991). Caso contrario fue lo observado con los helechos arborescentes, los cuales aparecieron básicamente a partir de los 1.000 m, mostrando una clara influencia de mayor humedad y menor temperatura sobre su abundancia proporcional dentro del bosque. En el caso de las palmas, su abundancia fue por el contrario muy variada a lo largo del gradiente altitudinal, contrario a lo observado en los bosques de Costa Rica por Lieberman et al. (1996), donde fueron exclusivas de los bosques localizados en la parte baja del gradiente de elevación por debajo de los 1.000 m.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue realizada gracias a la financiación de todas las entidades que hicieron parte del Megaproyecto Expedición Antioquia 2013, apoyado por la Gobernación de Antioquia (Colombia). Queremos agradecer además a las personas e instituciones que contribuyeron al desarrollo de esta investigación, en particular: aquellas que proporcionaron sus bosques y apoyo logístico tal como Fundación Colibrí, Mineros S. A., Reserva Natural Parke-Agua Viva, Fundación Berta Arias y Empresas Pecuarias del Bajo Cauca. A los estudiantes de pregrado de Ingeniería forestal de la Universidad Nacional de Colombia (Sede Medellín) y los estudiantes de pregrado de Biología de la Universidad de Antioquia en Medellín, que participaron en la toma de información de campo y la elaboración de las bases de datos. A los pobladores de los sitios de trabajo y ayudantes en cada una de las actividades. A CORANTIOQUIA, CORNARE y CORPOURABÁ.

REFERENCIAS

- Aiba S, Kitayama K. 1999. Structure, composition and species diversity in an altitude-substrate matrix of rain forest tree communities on mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology*, 140: 139-157.
- Boyle BL. 1996. Changes on altitudinal and latitudinal gradients in Neotropical Montane forests. A dissertation Graduate School of Arts and Sciences of Washington University. p. 280.
- Bunker DE, Declerk F, Bradford JC, Colwell RK, Perfecto I, Phillips OL, Sankaran M, Naeem S. 2005. Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest. *Science*, 310: 1029-1031.
- Carey EV, Brown S, Gillespie AJ, Lugo AE. 1994. Tree mortality in mature lowland tropical moist and tropical lower montane moist forest of Venezuela. *Biotropica*, 26: 255-265.
- Castro G, Nygard R, Gonzales B, Oden P. C. 2005. Stand dynamics and basal area change in a tropical dry forest reserve in Nicaragua. *Forest Ecology and Management*, 208: 63-75.
- Cavelier J. 1996. Environmental factors and ecophysiological processes along altitudinal gradients in west tropical mountain. In: Mulkey SS, Chazdon RL, y Smith AP.

- (Eds): Tropical forest plant ecophysiology. Chapman and Hall, New York. p. 399-439.
- Condit R. 1998. Tropical Forest census plots. Springer-Verlag and R.G. Landes Company, Berlin Heidelberg New York, p. 211.
- Couteaux MM, Sarmiento LP, Ottner B, Acevedo D, Thierry DJ. M. 2002. Decomposition of standard plant material along an altitudinal transect (65-3968 m) in the tropical Andes. *Soil Biology and Biochemistry*, 34: 69-78.
- Cuello NL. 2002. Altitudinal changes of forest diversity and composition in the Ramal of Guaramacal in the Venezuela Andes. *Ecotrópicos*, 15: 160-176.
- Clark DB, Clark DA. 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology Management*, 137: 185-198.
- De Castilho WE, Magnusson RN, De Araujo R.C, Luizao FJ, Luizao AP, Higuchi N. 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management*, 234: 85-96.
- Dewalt SJ. y Chave J. 2004. Structure and biomass of four Neotropical forests. *Biotropica*, 36: 7-19.
- Duivenvoorden JF, Lips JM. 1993. Ecología del paisaje del Medio Caquetá. Memoria explicativa de los mapas. Santafé de Bogotá (Colombia): Tropenbos-Colombia. p. 301.
- Duque A, Sánchez M, Cavelier J, Duivenvoorden JF, Miraña P, Miraña J, Matapí A. 2001. Relación bosque-ambiente en el Medio Caquetá, Amazonia colombiana. En: Duivenvoorden JF, Balslev H, Cavelier J, Grández C, Tuomisto H, Valencia R. (editores). Evaluación de recursos vegetales no maderables en la Amazonía noroccidental. Amsterdam: IBED, University van Amsterdam. p. 99-130.
- Duque AJ, López W, Moreno FH, Toro JL. 2008. Variabilidad estructural y ambiental en remanentes de bosques andinos. En: Peláez, JD, editores. Ecología de bosques andinos: experiencias de investigación. Medellín (Colombia): L. Vieco e Hijos Ltda. p. 17-33.
- Duivenvoorden JF, Duque A, Cavelier J, García A, Grandez C, Macia MJ, Romerosaltos H, Sánchez M y Valencia R. 2005. Density and diversity of plants in relation to soil nutrient reserves in well-drained upland forests in the north-western Amazon basin. *Biologiske Skrifter*, 55: 25-35.
- Ferreira LV, Prance GT. 1999. Ecosystem recovery in terra firme forest after cutting and burning: a comparison on species richness, floristic composition and forest structure in the Jaú National Park, Amazonia. *Botanical Journal Linnean Society*, 130: 97-110.
- Flenley JR. 1996. Problems of the Quaternary on mountains of the Sunda-Sahul region Quart. *Science Review*, 15: 549-555.
- Gentry AH. 1991. The distribution and evolution of climbing plants. In: Putz F. E. and Mooney. H. A. (Eds.). *The biology of vines*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 3-49.
- Girardin, CAJ., Malhi, Y., Aragao, LEOC., Mamani, M., Huaraca, W., Durand, L., Feeley, KJ., Rapp, J., Silva-Espejo, JE., Silman, M., Salina, N., Whittaker, RJ., 2010. Net primary productivity allocation and cycling of carbon along a tropical forest elevational transect in the Peruvian Andes. *Global Change Biology*, 16: 3176-3192.
- Gómez-Pompa A. y Vázquez-Yanes C. 1985. Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálidas húmedas de México. En: Gómez-Pompa A. y Amo S. (editores). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. Alhambra, México DF. p. 1-25
- Grubb PJ. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8: 83-107.
- Holdridge LR. 1996. Ecología basada en zonas de vida. San José (Costa Rica): Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. p. xx.
- Homeier J, Breckle SW, Gunter S, Rollenbeck RT, Leuschner C. 2010. Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species rich Ecuadorian montane rain forest. *Biotropica*, 42: 140-148.
- Kennard KK. 2001. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, 18: 53-66.
- Killeen TJ, Jarmin A, Mamani F, y Rojas N. 1998. Diversity, composition and structure of tropical semideciduous forest in the Chiquitania region of Santa Cruz, Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, 14: 803-827.
- Kitayama K. 1996. Climate of the summit region of Mount Kinabalu (Borneo) in 1992, an El Niño year. *Mountain Research and Development*, 16:65-75.
- Lamprecht H. 1990. Silvicultura en los trópicos. Los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas, posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido. GTZ. Alemania. p. 335
- Laurance W, Fearnside P, Laurance S, Delamonica P, Lovejoy TE, Rankin-De Merona JM, Chambers JQ, Gascon C. 1999. Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management*, 118: 127-138.
- Legendre, P. y Legendre, L. 1998. Numerical ecology. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands. p. 853.
- Leuschner C y Moser G. 2008. Carbon allocation and productivity in tropical mountain forest. In: Gradstein SR, Homeier J y Gansert D. (eds). *The tropical mountain forest - Patterns and processes in a biodiversity Hotspot*. Biodiversity and Ecology Series, 2: 110-128.
- Lieberman D, Lieberman M, Peralta R, Hartshorn G. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-

- scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 84: 137-152.
- Montagnini F, y Jordan CF. 2002. Reciclaje de nutrientes. En: Guariguata, MR y Kattan, G. (editores.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Ediciones LUR. Cartago, Costa Rica. p. 167-191.
- Oksanen J., Blanchet FG., Kindt R., Legendre P., O'Hara B., Simpson GL., Solymos P., Stevens MHH. y Wagner H. 2010. *Vegan: Community ecology package*. R package version 1.17-3.
- Oliver C, Larson BC. 1990. *Forest stands dynamics*. McGraw Hill, USA.
- Putz FE, Chai P. 1987. Ecological studies of lianas in Lambir National Park, Sarawak, Malaysia. *Journal of Ecology*, 75: 523-531.
- Ramírez JA, Zapata CM, Peláez JD y González MI. 2007. Caída de hojarasca y retorno de nutrientes en bosques montanos andinos de Piedras Blancas, Antioquia, Colombia. *Interciencia*, 32: 303-311.
- Richards PW. 1952. *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, London
- Richards PW. 1996. *The tropical rain forest. An ecological study*. Second edition. Cambridge University press. United Kingdom.
- R Development Core Team (2010). *R: A language and environment for Statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, Disponible en: <http://www.R-project.org>.
- Saldarriaga JG, West DC, Therp ML y Uhl C. 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal. Ecology*, 76: 938-958.
- Wang X, Fang J, Tang Z y Zhu B. 2006. Climatic control of primary forest structure and DBH–height allometry in Northeast China. *Forest Ecology and Management*, 234: 264-274.