

Acumulación de biomasa y dinámica poblacional de un bosque inundable en el Magdalena medio (Colombia)

Biomass accumulation and population dynamics of a flooded forest in the Magdalena Basin (Colombia)

Pablo R. Stevenson^{1*}, Sasha Cárdenas¹, Isabel C. Restrepo^{1,2}, Ana María Aldana¹

Resumen

Pocos estudios en Colombia han cuantificado dinámicas poblacionales de bosques en iniciativas privadas de conservación y no se sabe si la restauración pasiva (o sucesión secundaria) es efectiva para generar acumulación de biomasa. En este trabajo se analizaron tres parcelas permanentes de vegetación de 0,1 ha en la Reserva El Paujil (Serranía de Las Quinchas, Colombia) luego de un período de sucesión secundaria por 8–9 años, para determinar si los cambios poblacionales y la acumulación de biomasa sobre el suelo eran mayores en los bosques secundarios inundados que en los bosques de tierra firme. Como resultado principal, se encontraron altas tasas anuales de mortalidad ($7,98 \pm 4,50$ DE), que fueron mayores que las tasas de reclutamiento ($5,89 \pm 5,29$ DE), lo que generó un cambio negativo promedio ($-2,09 \pm 4,36$ DE). Sin embargo, el crecimiento de los sobrevivientes fue alto ($0,028 \pm 0,019$ DE), que se vio reflejado en una tasa positiva de acumulación de biomasa ($3,33$ ton/año/ha $\pm 5,15$ DE), mayor que la reportada en bosques de tierra firme de la zona ($0,10$ ton/año/ha $\pm 1,90$ DE) y que estuvo relacionada con la fertilidad del suelo. La especie de mayor dominancia y aporte en biomasa fue *Anacardium excelsum*, las de mayor pérdida fueron especies pioneras (por ejemplo, *Cecropia membranacea* y *C. peltata*), *Bauhinia picta* y *Guadua angustifolia*, esta última con el valor más alto de reclutamiento. Se concluye que el establecimiento de estas áreas protegidas permite la acumulación de carbono, de manera equivalente a lo que ocurre en procesos de restauración activa.

Palabras clave: biomasa aérea, bosque inundable, composición florística, demografía, fertilidad de suelos, Serranía de las Quinchas

Abstract

Few studies in Colombia have quantified population dynamics on private conservation lands, making it difficult to know whether passive restoration (secondary succession) is a good option to increase forest biomass. We analyzed three permanent plots (0.3 ha) in the Reserva El Paujil (Middle Magdalena Valley, Colombia), in secondary forests, after 8–9 years. We tested whether population changes and aboveground biomass accumulation should be higher in secondary flooded forests than in *terra firme* forests. We found that mortality rates ($7.98/y \pm 4.50$ DE) were higher than recruitment rates ($5.89/y \pm 5.29$ SD), generating a mean negative change ($-2.09/y \pm 4.36$ SD). However, the growth of surviving individuals was high (0.028 ± 0.019 SD), causing a positive rate of biomass accumulation (3.33 ton/y/ha ± 5.15 SD). This rate was much higher than in *terra*

¹. Laboratorio de ecología de bosques tropicales y primatología (LEBTYP), Universidad de Los Andes, Bogotá, Colombia.

². Universidad del Rosario, Bogotá, Colombia.

* Autor de correspondencia: pstevens@uniandes.edu.co

Recibido: septiembre 2022; aceptado: febrero 2023.

firme forests in the area ($0.10 \text{ ton/y/ha} \pm 1.90 \text{ SD}$), which was associated with soil fertility. The most dominant species with high biomass accumulation was *Anacardium excelsum*. In contrast, the highest increase in mortality was observed for pioneer species (i.e., *Cecropia membranacea* and *C. peltata*), *Bauhinia picta*, and *Guadua angustifolia* (which also showed the highest recruitment). Overall, establishing a biological reserve has allowed the growth of large trees, generating carbon stocks equivalent to those from active ecological restoration processes.

Keywords: aboveground biomass, flooded forest, floristic composition, plant demography, soil fertility, Serranía de las Quinchas

INTRODUCCIÓN

La destrucción de bosques maduros suele reducir la diversidad de especies nativas (Gibson et al., 2011), y afectar negativamente la retención de nutrientes del suelo, acumulación de biomasa y regulación del clima (Foley et al., 2007; Lima et al., 2014; Raiesi y Beheshti, 2022). Quizás la apuesta más grande que se ha hecho para prevenir la pérdida de bosques naturales es la generación de áreas protegidas; sin embargo, es claro que incluso estas medidas no son del todo exitosas (Wade et al., 2020), como lo que ocurre en Parques Nacionales de Colombia (Clerici et al., 2020). También se ha sugerido que, para evitar graves problemas ambientales, es necesario recuperar bosques destruidos mediante procesos de reforestación y restauración ecológica (Chazdon, 2008). Dentro de estos procesos, el más económico de implementar es la restauración pasiva, que implica la recuperación natural de los sistemas a partir de procesos de sucesión ecológica, sin mayor intervención humana (Bechara et al., 2016). Esto puede ocurrir tanto en áreas de conservación del gobierno como privadas, donde suelen ser procesos exitosos especialmente cuando, la fertilidad de los suelos no ha sido muy alterada, existan fragmentos de bosque natural cercanos a las zonas deforestadas, y haya presencia de dispersores de semillas que colaboren en la colonización de estos ambientes (Etter y Botero, 1990; Norden et al., 2009; Poorter et al., 2021; Rozendaal et al., 2019).

La zona de la Serranía de las Quinchas se encuentra en la parte media del Valle del Río Magdalena, entre los departamentos de Boyacá y Santander. La región ha sido objeto de deforestación desde comienzos del siglo XX (Díaz-Galindo, 1992) y sufrió una devastación de las zonas relativamente planas y fuerte influencia incluso en lugares de pendientes montañosas (Burgos et al., 1980). De hecho, la cuenca del Magdalena es la más deforestada de Sudamérica y la décima del mundo (García-Romero, 2013). En el 2003 la Fundación

ProAves estableció en esta región una reserva privada, la Reserva de Aves El Paujil que ha ido creciendo y en la actualidad incluye 3419 hectáreas protegidas bajo la figura de Reserva Privada de la Sociedad Civil (ProAves, 2010). Esta reserva se ha consolidado y ampliado con la compra de predios con remanentes de bosques y presencia de cultivos forestales. Algunos de los predios adquiridos en el año 2010, fueron fincas sobre la cuenca del Río Ermitaño, que contaban con ciertos elementos de vegetación natural y alguna evidencia de especies sembradas cerca de las orillas del Río.

Aunque la zona de estudio no incluye planos de inundación muy extensos, por estar ubicados en zonas de montañas quebradas en las estribaciones más bajas de la Serranía de las Quinchas, las temporadas de altas precipitaciones si generan inundaciones que depositan sedimentos que pueden aportar nutrientes en las orillas de los ríos. Por esto mismo, estos ecosistemas fueron lugares predilectos para el establecimiento de zonas de cultivo, ya que no se encuentran planos de inundación ajenos a la afectación humana.

El objetivo de este estudio fue describir las dinámicas poblacionales en tres parcelas permanentes de vegetación que fueron establecidas entre los años 2012 y 2013, y que fueron remedidas en el 2021 luego de un proceso de regeneración natural, con el propósito de entender qué tanto se ha recuperado la estructura del bosque (biomasa), cuáles son las especies que más acumulan y qué tamaños son los que más acumulan. Finalmente, se comparó las tasas de acumulación de biomasa con algunos estudios de restauración pasiva y activa.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio se realizó en la Reserva de Aves El Paujil, en los departamentos de Santander y

Boyacá (74° 11' W 5° 56' N; figura 1) con altitud geográfica de 150–170 m y temperatura media anual de 27,8 °C (Aldana et al., 2008). En el año se presentan dos picos de precipitación, uno entre abril y mayo, y otro entre septiembre y noviembre. La Reserva fue creada en noviembre de 2003, para efectos de conservar especies de aves y su hábitat (ProAves, 2010). Antes del establecimiento de la reserva, la reforestadora Bosques del Futuro practicó tala selectiva para obtener madera durante 5 años en una parte del bosque (Silva-Herrera, 1999). En este lugar, se establecieron 4 parcelas de 1 ha (100 x 100 m, cada una con 25 subparcelas de 20 x 20 m) en bosques de tierra firme en 2006 (Aldana et al., 2008), que han sido evaluadas en términos de dinámica poblacional (Restrepo et al., 2016). Este bosque está ubicado en el departamento de Boyacá, en la vereda Puerto Pinzón del municipio de Puerto Boyacá. Estas parcelas sirven como marco de referencia para comparar las dinámicas que se presentan en este estudio, que corresponden a tres parcelas de 0,1 ha (20 x 50 m), en bosques inundables del departamento de Santander, municipio de Bolívar sobre el Río Ermitaño, río que separa ambos departamentos. Dos parcelas se establecieron en el año 2012 y una tercera, en el 2013, a una distancia aproximada de 500 m río arriba, en la misma orilla (Santander). El muestreo limitado se debió a la dificultad de encontrar lugares con vegetación boscosa nativa

en los planos de inundación. Los bosques muestreados se pueden considerar como remanentes de bosque nativo (ya que incluían árboles grandes de hasta 65 cm de diámetro), pero con presencia de intervención humana (ej. algunas plantas de plátano) y presentan una topografía plana (que incluye algunos caños pequeños que generan desniveles de hasta unos 2 m de altura). La distancia entre estas parcelas y las de tierra firme varía entre 1 y 7 km (figura 1).

Toma de datos

Al momento del establecimiento, en cada parcela se realizaron mediciones de diámetro a la altura del pecho (DAP) para todos los individuos con DAP mayor a 10 cm, que fueron identificados hasta especie (o morfoespecie de no ser posible) y marcados con plaquetas metálicas. Aunque plantas más pequeñas pueden ser elementos importantes de la diversidad que aportan al proceso de regeneración, no fueron tenidos en cuenta dado que los árboles grandes tienen los mayores efectos sobre la acumulación de biomasa (Lutz et al., 2018) y es bastante frecuente el uso de este límite en parcelas de monitoreo (Nascimento y Laurance, 2004). En 2021, se censaron nuevamente, midiendo el DAP para los individuos muestreados en el primer censo, reportando los individuos muertos o desaparecidos y tomando nota de las causas de mortalidad en los

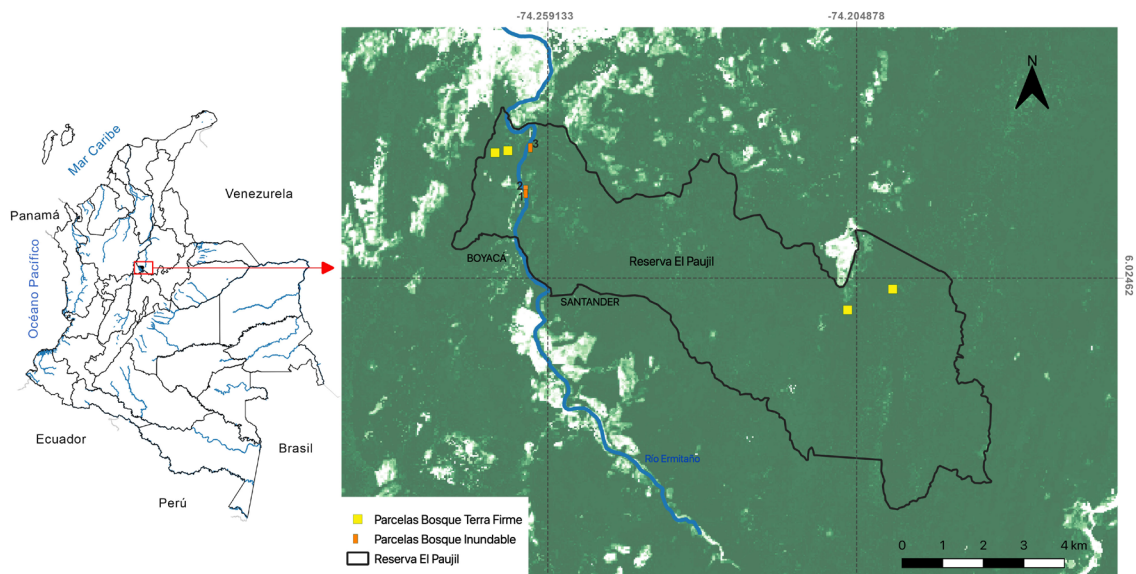


Figura 1. Ubicación del área de estudio dentro del mapa de Colombia y de las parcelas de 20 x 50 m en bosques inundables (rectángulos rojizos), dentro de la Reserva el Paujil (Colombia). El mapa también indica el perímetro de la reserva en el momento del establecimiento de las parcelas, y la ubicación de las parcelas de tierra firme con las que fueron comparadas (cuadrados amarillos). El color verde oscuro referencia bosques, el verde claro bosques intervenidos y el color blanco zonas abiertas.

casos que fuera posible, siguiendo el protocolo de Phillips et al. (2009). Se incluyeron como nuevos reclutas todos los individuos que entraron a la categoría de tamaño igual o mayor a 10 cm de DAP. Se calculó la biomasa acumulada de cada árbol utilizando la ecuación de Zianis (2005): $Biomasa = 0,1424 \times DAP^{2,3679}$, que solo tiene en cuenta el diámetro; ya que sólo en el re-censo se estimaron las alturas con un medidor láser. Adicionalmente, se utilizó esta ecuación porque en la información compilada para el país (Cárdenas-Camacho, 2014), no se encuentran todas las especies que se presentaron en las parcelas y el modelo de Zianis es el que muestra en promedio los menores sesgos para la estimación de biomasa aérea para ecosistemas colombianos (-9,5% según Alvarez et al., 2012).

Análisis de datos

Se realizaron cálculos de las tasas anuales de crecimiento, mortalidad y reclutamiento de la comunidad de árboles para cada parcela utilizando las fórmulas presentadas por Sherman et al. (2012). Luego, para poder comparar estadísticamente estos cálculos y que sean equiparables con la información obtenida en las parcelas de tierra firme, se realizaron comparaciones a una escala de 20 x 20 m. Para describir la fertilidad del suelo, en el re-muestreo, en cada subparcela (o cuadrante de 20 x 20) se tomó cerca de 1 kg de muestra en el centro y a una profundidad entre 5 y 15 cm (o en un lado en parcelas de 20 x 10; N = 9). Las muestras fueron secadas a temperatura ambiente y llevadas al Laboratorio de Agua y Suelos, de la Facultad de Ciencias Agrarias, de la Universidad Nacional de Colombia (Bogotá), donde se cuantificó la capacidad de intercambio catiónico efectivo (CICE), estimado como la suma de bases y acidez intercambiable. Los datos fueron analizados utilizando los programas estadístico JMP y R (R Core Team, 2013). Por medio de pruebas de Kruskal-Wallis, se compararon tasas demográficas entre bosques inundables y de tierra firme, y entre tasas de mortalidad y reclutamiento de las parcelas de planos de inundación. Se utilizaron regresiones lineares para comparar el efecto de CICE sobre el cambio en la biomasa.

Finalmente, se identificaron las especies más importantes del muestreo con el índice de valor de importancia que se determina con la densidad, biomasa y frecuencia relativa de cada especie (uti-

lizando diez subparcelas de 10 x 10 m para cada una de las 3 parcelas de 20 x 50 m). Dado que las especies pioneras juegan un papel importante como indicadores de disturbios (ej. tala de árboles), se categorizaron los individuos muestreados en dos grupos dependiendo del tamaño de las semillas (< 4 mm de largo) y la dependencia de la luz para germinar y establecerse.

RESULTADOS

Generalidades

Se registraron 35 especies en los levantamientos de vegetación, donde se destaca la dominancia de *Anacardium excelsum* (Anacardiaceae) de acuerdo a los índices de importancia del primer censo (tabla 1). También se destaca la densidad de tallos de *Guadua angustifolia* (Poaceae) que, aunque no estuvo presente en varias sub-parcelas del muestreo, si tuvo gran densidad en los que ocurrió. Adicionalmente, se encontraron algunas especies especialistas de planos de inundación, como *Cecropia membranacea* (Urticaceae) e *Inga cecropietorum* (Fabaceae). También se encontraron especies pioneras típicas, incluyendo dos especies de *Cecropia*, *Vismia baccifera* (Hipericaceae), *Apeiba tibourbou* (Malvaceae), *Luehea seemannii* (Malvaceae) y *Ficus insipida* (Moraceae). Cerca de la mitad de las especies tienen semillas que son dispersadas por animales (52%), seguidas por dispersión abiótica (Anemocoria = 31%), y dehiscencia explosiva (11%) (tabla 1). Los patrones florísticos y de dominancia se mantuvieron en el segundo censo.

Demografía

En el primer censo se encontraron 160 individuos, con un promedio de 53 individuos por parcela (tabla 2). En el segundo censo este valor disminuyó a 144 individuos ($\bar{X} = 48$) y se registraron 78 muertos ($\bar{X} = 26$). Dados los tiempos entre censos, se estimó altas tasas anuales de mortalidad ($7,98 \pm 4,50$ DE), que fueron significativamente más altas que las de bosques no inundables (KW $\text{Chi}^2 = 20,1$, $df = 1$, $p < 0,001$; figura 2a). En las zonas inundables las tasas promedio de mortalidad fueron superiores a las tasas de reclutamiento ($5,89 \pm 5,29$ DE). Sin embargo, la variación fue alta y esta diferencia no arrojó valores significativos ($\text{Chi}^2 = 1,32$, $df = 1$, $p = 0,25$). Por esto, se encontró un cambio negativo en el número medio de individuos

Tabla 1. Especies más importantes en las tres parcelas de 0,1 hectárea establecidas en la reserva El Paujil con los valores de biomasa (kg), densidad, y frecuencia relativa, ordenadas según el índice de importancia

Especie	Biomasa	Dom. Rel.	Tallos	Den. Rel.	Plots 20 x 20	Freq. Rel	IVI	Principales dispersores
<i>Anacardium excelsum</i>	43205	65,7	43	26,9	6	66,7	159,3	Murciélagos
<i>Guadua angustifolia</i>	2530	3,9	39	24,4	3	33,3	61,6	Inasistida
<i>Cecropia membranacea</i>	6150	9,4	8	5	4	44,4	58,8	Murciélagos, aves y primates
<i>Schizolobium parahyba</i>	4892	7,4	11	6,9	4	44,4	58,8	Viento
<i>Luehea seemannii</i>	2015	3,1	7	4,4	4	44,4	51,9	Viento
<i>Bauhinia picta</i>	433	0,7	8	5	4	44,4	50,1	Dehiscencia explosiva
<i>Cecropia peltata</i>	607	0,9	5	3,1	4	44,4	48,5	Murciélagos, aves y primates
<i>Pterocarpus rohrii</i>	415	0,6	4	2,5	4	44,4	47,6	Viento
<i>Terminalia oblonga</i>	1304	2	3	1,9	3	33,3	37,2	Viento
<i>Vismia baccifera</i>	419	0,6	5	3,1	3	33,3	37,1	Murciélagos y aves
<i>Zanthoxylum rohifolium</i>	434	0,7	3	1,9	2	22,2	24,8	Aves
<i>Hura crepitans</i>	788	1,2	2	1,3	2	22,2	24,7	Dehiscencia explosiva

en el tiempo, pero el rango de variación incluyó al cero ($-2,09 \pm 4,36$ DE) (tabla 2). Por otra parte, las tasas anuales de reclutamiento fueron más altas en zonas inundables que en bosques de tierra firme (KW $\chi^2 = 4,2$, $df = 1$, $p < 0,04$; figura 1b). Sin embargo, en términos de cambio poblacional general, no se encontraron diferencias entre bosques (KW $\chi^2 = 0,6$, $df = 1$, $p = 0,42$; figura 2c).

Las especies que mostraron mayores tasas de mortalidad fueron *Guadua angustifolia*, *Bauhinia picta* (Fabaceae), *Cecropia peltata*, *C. membranacea* y *Schizolobium parahyba* (Fabaceae). Curiosamente la especie con mayor reclutamiento también fue *Guadua angustifolia*, lo que sugiere tallos de vida corta, que son remplazados rápidamente por crecimiento asexual. *Hasseltia floribunda* (Salicaceae) y *Bauhinia picta* fueron las siguientes especies con mayor tasa de reclutamiento, correspondiendo a especies de árboles no muy grandes (de dosel bajo).

Cambio de biomasa

A pesar de la alta mortalidad observada en planos de inundación, el crecimiento relativo de los individuos sobrevivientes fue alto ($0,028 \pm 0,019$ DE), lo que generó una tasa positiva de acumulación de biomasa por año ($3,33$ ton/año $\pm 5,15$ DE). Esto implica una ganancia de biomasa hasta acumular $219,8$ y $295,4$ ton.ha⁻¹. Por otra parte, la acumulación de biomasa en zonas inundables resultó mucho mayor a la de los bosques de tierra firme de la misma zona (KW $\chi^2 = 3,7$, $df = 1$, $p < 0,002$), con valores de acumulación positivos, pero mucho más bajos ($0,10 \pm 1,90$ DE; figura 2d). De manera similar, el promedio de capacidad de intercambio catiónico efectivo (CICE) fue de $12,6$ ($5,5$ DS) en planos de inundación, cerca del doble de lo estimado para las parcelas en bosques de tierra firme ($6,0 \pm 5,4$). Se encontró una correlación positiva entre el índice de intercambio catiónico y el cambio en la biomasa ($r = 0,46$). Al omitir el único cuadrante con resultado

Tabla 2. Tasa anual de mortalidad (m), reclutamiento (r) y cambio poblacional (delta) en 3 parcelas de 0,1 hectáreas establecidas en bosques inundables en la Reserva el Paujil (Magdalena Medio, Colombia)

Parcela 0,1 ha	1er Censo	2do Censo	Muertos	Tasa (m) mortalidad	Tasa (r) Reclutamiento	Cambio (delta) poblacional
M	53	51	26	8,43	7,95	-0,48
Q	32	29	12	5,88	4,65	-1,23
R	75	64	40	9,53	7,54	-1,98
Promedio				7,94	6,71	-1,23

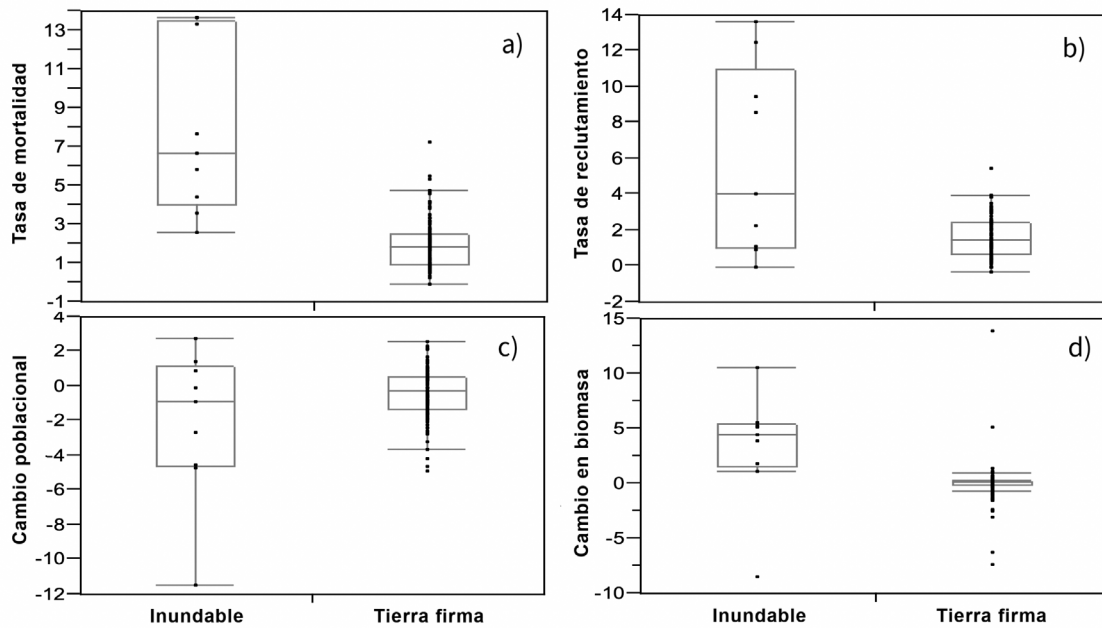


Figura 2. Comparación de las tasas demográficas anuales en 3 parcelas de 20 x 50 m para bosques inundables de los bosques de la Reserva el Paujil (Colombia). (a) mortalidad, (b) reclutamiento, (c) cambio poblacional, (d) cambio en biomasa.

de acumulación negativa, para poder trabajar con el logaritmo natural de la tasa de acumulación de biomasa, un análisis de regresión indicó un alto poder predictivo del CICE sobre la acumulación de biomasa ($R^2 = 0,67$, $n = 8$, $p < 0,05$; figura 3).

Las especies que mostraron mayores tasas de crecimiento relativo en diámetro fueron *Apeiba tiburou*, *Inga cecropietorum* (Fabaceae) y *Ficus insipida* (Moraceae) (tabla 3). Dentro de la lista de especies con alto crecimiento individual se encontraron especies pioneras [ej. *Apeiba tiburou*, *Ficus insipida*, *Rollinia dansforthii* (Annonaceae), *Jacaranda hesperia* (Bignoniaceae), *Zanthoxylum rohifolium* (Rutaceae), *Hasseltia floribunda* y *Cecropia membranacea*]; pero también especies que requieren de buena iluminación para su establecimiento, pero que pueden perdurar por mucho tiempo [*Anacardium excelsum*, *Schizolobium parahyba*, *Inga* spp. (Fabaceae), *Hura crepitans* (Euphorbiaceae) y *Terminalia oblonga* (Combretaceae)]. La especie que mostró el menor crecimiento en diámetro fue *Guadua angustifolia*.

Las dos únicas especies que mostraron crecimiento negativo en acumulación de biomasa fueron *Cecropia peltata* (-20,7) y *Cecropia membranacea* (-9,4), por pérdida de individuos. Otra especie pionera que no se registra en este cálculo fue *Vismia baccifera*, porque los individuos presentes no sobrevivieron al segundo censo. Por el otro lado, las de mayor incremento coinciden con aquellas que presentaron alto crecimiento en diámetro.

DISCUSIÓN

La composición florística de las parcelas de zonas inundables incluye especies que ya han sido registradas para la zona (Balcázar et al., 2000), pero bastante diferentes a las de bosques de tierra firme (Stevenson et al., 2018), con alta dominancia de especies generalistas (ej. *Anacardium excelsum*, *Guadua angustifolia*, y *Hura crepitans*), especialistas de planos de inundación (ej. *Cecropia membranacea* e *Inga cecropietorum*) y otras especies pioneras (*Cecropia peltata*, *Ficus insipida*, *Luehea seemannii* y *Vismia baccifera*). La presencia de estas especies y sus patrones de recambio corroboran la historia de intervención de estas zonas. Esta composición florística es similar a la encontrada para una serie de parcelas con un total de una hectárea (Millán-Cáceres, 2021), lo que no es sorprendente porque este estudio incluyó estas mismas parcelas (y 0,7 ha adicionales) y porque están todas dentro de la misma reserva. En dicho estudio se compara también con otros planos de inundación del Magdalena Medio, que mostraron diferencias florísticas. Por ejemplo, las cuatro especies con mayor densidad en los planos de inundación en San Juan del Carare fueron *Cordia collococca* (Boraginaceae), *Spondias mombin* (Anacardiaceae), *Genipa americana* (Rubiaceae) y *Pouteria procera* (Sapotaceae), que no fueron registradas en este muestreo (excepto *S. mombin* en el compilado de 1 ha). Asimismo, dentro de las

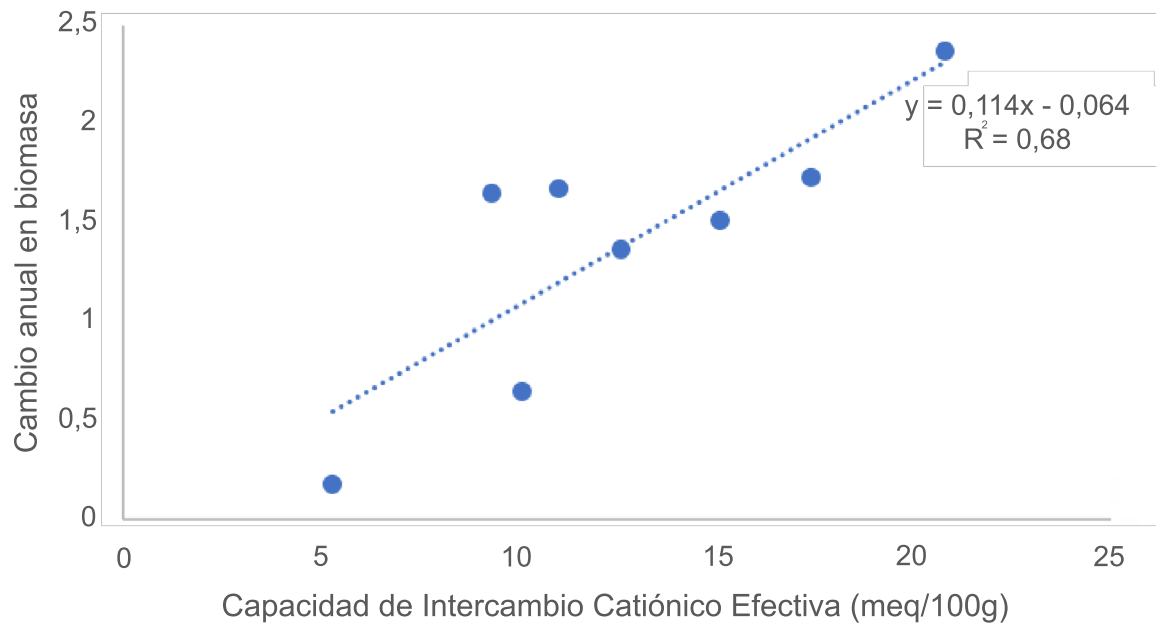


Figura 3. Relación entre el índice de Intercambio Catiónico Efectivo (CICE) y la acumulación de biomasa aérea (con transformación de logaritmo natural) en 3 parcelas permanentes de 0,1 ha, en la Reserva el Paujil, Santander, Colombia.

más importantes, se comparten otras especies como *Ficus insipida*, *Hura crepitans* y *Luehea seemannii* (Stevenson et al., 2018). Es posible que parte de estas diferencias se deban a la duración de los períodos de inundación, que suelen extenderse por periodos de semanas, mientras que en la Reserva El Paujil, los períodos de inundación rara vez superan uno o dos días. Otros aspectos que diferencian son la baja intervención antrópica y la alta densidad de organismos dispersores de semillas en San Juan del Carare, como los primates (Link et al., 2010), en comparación con la zona de la Serranía de las Quinchas, donde hay muchos elementos de bosque secundario y aunque están las mismas especies de primates, se encuentran en densidades más bajas (Aldana et al., 2008). Aunque las poblaciones de primates se han recuperado en las zonas del plano de inundación (por ejemplo, ya se observan monos araña que antes no habían sido reportados), las observaciones esporádicas realizadas durante el re-muestreo, sugieren que son más bajas que las de San Juan.

Demografía

Como se predijo, las tasas demográficas en general fueron altas, lo que se puede esperar para lugares con perturbaciones, que en este caso fueron generadas por efectos antrópicos e inundaciones

(Marques et al., 2009). La comparación con las tasas demográficas de plantas en bosques de tierra firme, mostrando mayores tasas anuales de mortalidad y de reclutamiento, sugiere que estos factores pueden depender en gran medida de la fertilidad de los suelos y por el tipo de especies (ya que el clima es básicamente el mismo). Por ejemplo, una de las especies comunes en planos de inundación es *Guadua angustifolia*, que mostró las mayores tasas de mortalidad por tallo, y las mayores de reclutamiento. Esto indica que la vida de cada tallo de guadua es relativamente corta (sólo dos tallos marcados fueron encontrados después de 8 años de muestreo). Pero el hecho de que el cambio poblacional fuera similar, indica que se generan nuevos tallos por crecimiento asexual (dado que las sub-parcelas con alta densidad de guadua se mantuvieron). También es de notar la alta mortalidad de plantas pioneras como *C. peltata*, *C. membranaceae* y *Vismia baccifera*, todas con reducciones importantes en número de individuos. Estas fueron de las pocas especies que presentaron reducción en biomasa, lo que se espera que ocurra con plantas pioneras de corta vida (Norden et al., 2011).

Dentro de las especies de árboles que reclutaron nuevos individuos en las parcelas, se encontró *Rollinia danforthii*, *Hasseltia floribunda*,

Tabla 3. Tasas anuales de crecimiento relativo en diámetro para las especies de mayor crecimiento encontradas en 3 parcelas de 0,1 hectáreas establecidas en bosques inundables en la Reserva el Paujil (Magdalena Medio, Colombia).

Especie	Tasa de crecimiento relativo	No. Individuos
<i>Apeiba tibourbou</i>	0,076	3
<i>Inga cecropietorum</i>	0,065	1
<i>Ficus insipida</i>	0,057	1
<i>Schizolobium parahyba</i>	0,049	8
<i>Rollinia danforthii</i>	0,044	3
<i>Pterocarpus rohrii</i>	0,036	6
<i>Hura crepitans</i>	0,03	2
<i>Xylopia poliantha</i>	0,026	1
<i>Jacaranda hesperia</i>	0,025	2
<i>Zanthoxylum rohifolium</i>	0,025	3
<i>Hasseltia floribunda</i>	0,023	2
<i>Anacardium excelsum</i>	0,022	39
<i>Cecropia membranacea</i>	0,022	4
<i>Casearia aculeata</i>	0,022	2
<i>Terminalia oblonga</i>	0,021	3

Nectandra turbacensis, *Piper laevigatum*, *Apeiba tibourbou*, *Ruizodendron ovale*, *Pterocarpus rohrii* y *Bauhinia picta*; todas son de dispersión por animales excepto las dos últimas. Esto sugiere que a medida que estos bosques secundarios se van desarrollando, pueden ser visitados por especies animales que pueden estar dispersando especies a estos sistemas. Curiosamente, algunas de las especies encontradas en planos de inundación son reconocidas por los campesinos locales por haber hecho parte de proyectos de reforestación (ej. *Schizolobium parahyba* y *Cordia gerascanthus*). Futuros trabajos deberán revisar si el proceso de sucesión es diferente en lugares donde se realizaron estos cultivos, ya que se espera que la diversidad sea mayor en lugares donde los dispersores de semillas visiten frecuentemente (Stevenson, 2011), lo que no se espera para lugares con plantaciones de frutos de dispersión por viento (como los mencionados anteriormente).

Cambio de biomasa

Los estimativos de reservas de biomasa en nuestras parcelas de tierra firme fueron relativamente altos con respecto a estimaciones realizadas para otros bosques en Colombia (459,5 – 487,6 ton. ha⁻¹; Phillips et al., 2011). Aunque los estimativos de acumulación de biomasa aérea en planos

de inundación aún no llegan a valores tan altos (219,8 – 295,4 ton.ha⁻¹), si se espera encontrar ese rango de valores en pocas décadas, dadas las altas tasas de acumulación de biomasa estimadas para planos de inundación (3,33 ton.ha⁻¹.año⁻¹ ± 5,15 DE). En estudios de dinámica de biomasa en bosques primarios tropicales se han reportado incrementos anuales de biomasa por hectárea del orden de 3 a 20 toneladas (Meister et al., 2012). Comparativamente, los valores para planos de inundación estarían dentro de este rango, pero más hacia los valores bajos. Una comparación directa no es tan sencilla cuando se han utilizado ecuaciones alométricas diferentes para los estudios. Sin embargo, si se podrían considerar valores altos, comparados con los valores reportados por otros estudios de dinámica de biomasa en bosques sujetos a fragmentación y efectos de borde (Nascimento y Laurance, 2004: –85 a 25 Ton.ha⁻¹). Por otra parte, el promedio de la tasa de acumulación de biomasa aérea en los planos de inundación resultó ligeramente mayor a la reportada en plantaciones de restauración ecológica de bosque húmedo tropical en Costa Rica, donde se reportan 2,88 ± 1,35 Mg ha⁻¹.año⁻¹ y en nucleaciones, donde se reportan 1,57 ± 0,96 a los 9 años de la plantación (Holl y Zahawi, 2014). Sin embargo, esta tasa promedio es menor a la reportada en bosques secundarios

húmedos de tierras bajas colombianas, donde a los 9 años de sucesión se alcanza una tasa máxima de acumulación (incluyendo árboles, lianas, palmas y hierbas > 1 cm DAP) equivalente a 4,4 Mg ha⁻¹. año⁻¹ (Sierra et al., 2012). Desde hace tiempo se sabe que el crecimiento de las plantas luego de un disturbio suele ser más rápido en áreas de alta fertilidad del suelo (Etter y Botero, 1990). En este estudio los patrones de tasas de acumulación de biomasa resultaron consistentes con los estimativos de fertilidad de suelo (i.e. CICE), ya que se encontraron mayores valores en planos de inundación que en bosques de tierra firme y una relación positiva entre las tasas de acumulación de biomasa y el índice de acumulación de biomasa en diferentes subparcelas del plano de inundación. Se ha resaltado que cuantificar la fertilidad de los suelos es difícil, dada una alta variación espacial y temporal (Vourlitis et al. 2017). Quizás por esto se ha reportado en la literatura que hay ejemplos de asociaciones positivas, pero también neutras o negativas entre la productividad y la fertilidad de los suelos (Muller-Landau et al., 2021). Nuestro estudio sugiere la existencia de un patrón positivo; sin embargo, sería importante generar muestreos de suelo a lo largo del tiempo (ej. cuando el bosque está talado y en diferentes fases del proceso de sucesión ecológica) y quizás con mayor amplitud espacial.

Los cambios positivos en biomasa están dados por la mayoría de las especies analizadas, excepto por las especies pioneras como *Cecropia* spp.; consistente con un proceso sucesional en el cual las especies pioneras van siendo remplazadas por las pioneras de larga vida y las tolerantes a la sombra. La mayor acumulación de biomasa se dio por la especie dominante, el caracolí (*Anacardium excelsum*), que juega un papel fundamental por su gran abundancia y el tamaño de los árboles. El caracolí se ha caracterizado por ser una especie dispersada mayormente por murciélagos y que tiene mejor crecimiento en lugares con alta disponibilidad de luz (Fournier y Vozzo, 2003). El estimativo de crecimiento diamétrico anual para poblaciones en el Tolima fue de 1,40 cm (Lozano et al., 2012), más alto que el estimativo encontrado en este estudio (0,022). La densidad de la madera es intermedia, pero la especie logra grandes árboles de hasta 3 m de diámetro (Fournier y Vozzo, 2003), lo que la hace una especie candidata para acumulación de carbono en biomasa aérea, además que tiene una longitud de vida estimada en más

de cien años (Lozano et al., 2012). El incremento de biomasa que se ha dado en estos ecosistemas bajo una estrategia de restauración pasiva, sugiere que la generación de un área protegida ha tenido consecuencias positivas en términos de la acumulación de carbono en los bosques estudiados. Esto es relevante para mitigar la acumulación de gases de invernadero en la atmósfera, como el CO₂, con consecuencias positivas para evitar un cambio muy acelerado en temperatura del planeta.

CONCLUSIONES

La dinámica de los bosques inundables de La Reserva El Paujil se caracterizan en este estudio piloto por un alto recambio temporal, donde *Guadua angustifolia* es una especie común con un recambio de tallos muy alto. Por otra parte, las especies que más murieron fueron los yarumos (*Cecropia* spp.) los cuales perdieron individuos y la mayor cantidad de biomasa, lo que está de acuerdo con los procesos de sucesión ecológica. El caracolí, fue la especie dominante (*Anacardium excelsum*), que al igual que la mayoría de las otras especies mostraron altas tasas de crecimiento, que contrarrestan con las altas tasas de mortalidad. Esto genera una acumulación substancial de biomasa, especialmente en sub-cuadrantes de suelos fértiles y mucho más rápida que la de bosques de tierra firme, lo que en pocas décadas podría llevar a valores equivalentes a los encontrados en bosques primarios de la zona (Rozendaal et al., 2019). Posiblemente, estos patrones son causados principalmente por la fertilidad de los suelos que se generan en zonas inundables, con valores de CICE casi el doble al de zonas de tierra firme. Además, en el plano de inundación se detectó abundante reclutamiento de plantas dispersadas por animales. Por lo tanto, para zonas como esta, en las que están presentes varias especies animales en peligro de extinción, como monos araña y paujiles de pico azul (ProAves, 2010), la protección de bosques inundables puede jugar un papel fundamental (dado que, en estos ecosistemas muy productivos, se pueden mantener más animales por unidad de área) y pueden ser elementos clave para la conservación de paisajes altamente transformados.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los estudiantes de la Universidad de Los Andes de tres salidas de campo de los cursos de Ecología y Conservación por la colaboración en

el establecimiento de las parcelas y la toma de datos (incluyendo algunos asistentes y monitores como Sebastián González-Caro, Nelson F. Galvis, Valentina Barrero y Nicolás Delgado). A la fundación ProAves que gracias a los convenios de investigación en la Reserva Natural de las Aves El Paujil permitió el establecimiento de las parcelas y posterior re-muestreo. Agradecemos a los evaluadores anónimos de este manuscrito por sus detallados comentarios. Este estudio fue posible gracias a los fondos proporcionados por el Departamento de Ciencias Biológicas al apoyar salidas de campo y de la Facultad de Ciencias de la Universidad de los Andes (INV-2021-128-2268).

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran no tener conflictos de intereses.

REFERENCIAS

- Aldana, A. M., Beltrán, M., Torres-Neira, J., & Stevenson, P. R. (2008). Habitat characterization and population density of brown spider monkeys (*Ateles hybridus*) in Magdalena Valley, Colombia. *Neotropical Primates*, 15(August), 46-50. <https://bioone.org/journals/Neotropical-Primates/volume-15>
- Alvarez, E., Duque, A., Saldarriaga, J., Cabrera, K., de las Salas, G., del Valle, I., Lema, A., Moreno, F., Orrego, S., Rodríguez, L. (2012). Tree above-ground biomass allometries for carbon stocks estimation in the natural forests of Colombia. *Forest Ecology and Management*, 267, 297-308. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112711007444>
- Balcázar, M. P., Rangel, J. O., & Linares, E. L. (2000). Diversidad florística de la serranía de Las Quinchas, Magdalena medio (Colombia). *Caldasia*, 22(2), 191-224. <https://www.jstor.org/stable/23641540>
- Bechara, F. C., Dickens, S. J., Farrer, E. C., Larios, L., Spotswood, E. N., Mariotte, P., & Suding, K. N. (2016). Neotropical rainforest restoration: comparing passive, plantation and nucleation approaches. *Biodiversity and Conservation*, 25(11), 2021-2034. <https://link.springer.com/article/10.1007/s10531-016-1186-7>
- Burgos, A., Alvarado, P., Bejarano, C., Bernal, A., Cortes, A., Forero, J., Herrera, V., Luna Z., C, Ortega, D, Ospina G., I, Pichot, J, Piedrahita, S, Pulido, C y Vasquez, C. (1980). *Estudio general de suelos de los municipios de Barrancabermeja, Puerto Wilches, Sabana de Torres y San Vicente de Chucurí (Departamento de Santander)*. Bogotá: Instituto Geográfico Agustín Codazzi. <https://repositorio.fedepalma.org/handle/123456789/77519>
- Cárdenas-Camacho, L. M. (2014). *Biomasa y crecimiento de especies forestales Nativas. Revisión de información disponible para Colombia* [archivo PDF]. Recuperado de <https://natura.org.co/publicaciones/cartilla-biomasa-crecimiento-especies-forestales-nativas/>
- Chazdon, R. L. (2008). Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science*, 320(5882), 1458-1460. <https://www.science.org/doi/abs/10.1126/science.1155365>
- Clerici, N., Armenteras, D., Kareiva, P., Botero, R., Ramírez-Delgado, J. P., Forero-Medina, G., ... & Biggs, D. (2020). Deforestation in Colombian protected areas increased during post-conflict periods. *Scientific reports*, 10(1), 1-10. <https://www.nature.com/articles/s41598-020-61861-y>
- Díaz-Galindo, F. (1992). *Cuentos de las selvas colombianas*. Bogotá, Colombia. Olga Díaz de Stevenson.
- Etter, A., & Botero, P. J. (1990). Efectos de los procesos climáticos y geomorfológicos en la dinámica del Bosque Húmedo Tropical de la Amazonía Colombiana. *Colombia Amazonica*, 4(2), 7-21.
- Foley, J. A., Asner, G. P., Costa, M. H., Coe, M. T., DeFries, R., Gibbs, H. K., & Snyder, P. (2007). Amazonia revealed: forest degradation and loss of ecosystem goods and services in the Amazon Basin. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(1), 25-32. [https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/1540-9295\(2007\)5\[25:ARFDAL\]2.0.CO;2](https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/1540-9295(2007)5[25:ARFDAL]2.0.CO;2)
- Fournier, L. A., & Vozzo, J. A. (2003). *Anacardium excelsum*. *Tropical tree seed manual* (pp. 294-296). Washington D.C., USA: USDA Forest Service.
- García-Romero, H. G. (2013). Deforestación en Colombia: Retos y perspectivas. *El Desafío del Desarrollo Sustentable en América Latina* (pp. 123-142). Rio de Janeiro, Brasil: Konrad Adenauer Stiftung. <https://www.repository.fedesarrollo.org.co/handle/11445/337>
- Gibson, L., Lee, T. M., Koh, L. P., Brook, B. W., Gardner, T. A., Barlow, J., Peres, C. A., Bradshaw, C. J. A., Laurance, W. F., Lovejoy, T. E., & Sodhi, N. S. (2011). Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*, 478(7369), 378-81. <https://www.nature.com/articles/nature10425>
- Holl, K. D., & Zahawi, R. A. (2014). Factors explaining variability in woody above-ground biomass accumulation in restored tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 319, 36-43. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.01.024>
- Lima, L. S., Coe, M. T., Soares Filho, B. S., Cuadra, S. V., Dias, L. C., Costa, M. H., Lima L. S. & Rodrigues, H. O. (2014). Feedbacks between deforestation, climate, and hydrology in the Southwestern Amazon: implications for the provision of ecosystem services. *Landscape*

- ecology*, 29(2), 261-274. <https://link.springer.com/article/10.1007/s10980-013-9962-1>
- Link, A., De Luna, A. G., Alfonso, F., Giraldo-Beltran, P., & Ramirez, F. (2010). Initial effects of fragmentation on the density of three neotropical primate species in two lowland forests of Colombia. *Endangered Species Research*, 13(1), 41-50. <https://www.int-res.com/abstracts/esr/v13/n1/p41-50>
- Lutz, J. A., Furniss, T. J., Johnson, D. J., Davies, S. J., Allen, D., Alonso, A., & Zimmerman, J. K. (2018). Global importance of large-diameter trees. *Global Ecology and Biogeography*, 27(7), 849-864.
- Lozano, L. A., Franco, N., & Bonilla, J. L. (2012). Estimación del crecimiento diamétrico, de *Anacardium excelsum* (Kunth) Skeels, por medio de modelos no lineales, en bosques naturales del departamento del Tolima. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 16(1), 19-32. http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0123-30682012000100002
- Marques, M. C., Burslem, D. F., Britez, R. M., & Silva, S. M. (2009). Dynamics and diversity of flooded and unflooded forests in a Brazilian Atlantic rain forest: a 16-year study. *Plant Ecology & Diversity*, 2(1), 57-64. <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/17550870902946569>
- Meister, K., Ashton, M. S., Craven, D., & Griscom, H. (2012). *Managing Forest Carbon in a Changing Climate*, 51-75, Springer, New Haven, USA.
- Millán-Cáceres, M. F. (2021, septiembre 27). Diversidad y composición florística de bosques fragmentados en el Magdalena Medio [Tesis de pregrado]. Universidad de Los Andes, Bogotá. <https://repositorio.uniandes.edu.co/bitstream/handle/1992/53051/25325.pdf?sequence=1>
- Muller-Landau, H. C., Cushman, K. C., Arroyo, E. E., Martinez Cano, I., Anderson-Teixeira, K. J., & Backiel, B. (2021). Patterns and mechanisms of spatial variation in tropical forest productivity, woody residence time, and biomass. *New Phytologist*, 229(6), 3065-3087. <https://doi.org/10.1111/nph.17084>
- Nascimento, H. E. M., & Laurance, W. F. (2004). Biomass dynamics in amazonian forest fragments, *Ecological Applications* 14(4), s127-s138. <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/01-6003>
- Norden, N., Chazdon, R. L., Chao, A., Jiang, Y.-H., & Vilchez-Alvarado, B. (2009). Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters*, 12(5), 385-394. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1461-0248.2009.01292.x>
- Norden, N., Mesquita, R. C., Bentos, T. V., Chazdon, R. L., & Williamson, G. B. (2011). Contrasting community compensatory trends in alternative successional pathways in central Amazonia. *Oikos*, 120(1), 143-151. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1600-0706.2010.18335.x>
- Phillips, J. F., Duque A. J., Yepes A. P., Cabrera K. R., Navarrete D. A., Álvarez E., Cárdenas D. (2011). *Estimación de las reservas potenciales de carbono almacenadas en la biomasa aérea en bosques naturales de Colombia. Instituto de Hidrología, Meteorología, y Estudios Ambientales-IDEAM-. Bogotá D.C., Colombia* [archivo PDF]. Recuperado de <http://www.ideam.gov.co/documents/13257/13548/Estimacion+Carbono+2005.pdf/e274a3ce-a49c-45d6-8799-67d509edfd59>
- Phillips, O., Baker, T., Feldpausch, T., Brien, R. (2009). *Manual de campo para la remediación y establecimiento de parcelas*. RAINFOR, Ed.
- Poorter, L., Craven, D., Jakovac, C. C., van der Sande, M. T., Amissah, L., Bongers, F., ... & Hérault, B. (2021). Multidimensional tropical forest recovery. *Science*, 374(6573), 1370-1376. DOI: 10.1126/science.abh3629
- ProAves (2010). *Reserva Natural de las Aves El Paujil*. Recuperado el 30 de marzo del 2021, de <http://www.proaves.org/rna-el-paujil/>
- R Core Team. (2013). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Raiesi, F., & Beheshti, A. (2022). Evaluating forest soil quality after deforestation and loss of ecosystem services using network analysis and factor analysis techniques. *CATENA*, 208, 105778.
- Restrepo, I. C., Aldana, A. M., & Stevenson, P. R. (2016). Dinámica de bosques en diferentes escenarios de tala selectiva en el Magdalena medio (Colombia). *Colombia forestal*, 19(2), 195-208. http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0120-07392016000200005
- 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://www.science.org/doi/full/10.1126/sciadv.aau3114>
- Sherman, R. E., Fahey, T. J., Martin, P. H., & Battles, J. J. (2012). Patterns of growth, recruitment, mortality and biomass across an altitudinal gradient in a neotropical montane forest, Dominican Republic. *Journal of Tropical Ecology*, 28(05), 483-495. <https://www.cambridge.org/core/journals/A3E30E17B72F9EB2AFC9A8A-0F63F2125>
- Sierra, C. A., Del Valle, J. I., & Restrepo, H. I. (2012). Total carbon accumulation in a tropical forest landscape. *Carbon Balance and Management*, 7(1), 1-13. <https://doi.org/10.1186/1750-0680-7-12>
- Silva-Herrera, L. J. (1999). *Plan de factibilidad y estratégico*

de la reforestadora Bosques del Futuro S.A. ubicada en el Magdalena medio [archivo PDF]. Recuperado de https://ciencia.lasalle.edu.co/cgi/viewcontent.cgi?article=1123&context=maest_administracion

Stevenson, P. R. (2011). The abundance of large ateline monkeys is positively associated with the diversity of plants regenerating in neotropical forests. *Biotropica*, 43(4), 512–519. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1744-7429.2010.00708.x>

Stevenson, P. R., Aldana, A. M., Cárdenas, S., & Negret, P. J. (2018). Flooding and soil composition determine beta diversity of lowland forests in Northern South America. *Biotropica*, 50(4), 568–577. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/btp.12541>

Vourlitis, G. L., Hentz, C. S., Pinto Jr, O. B., Carneiro, E., & de Souza Nogueira, J. (2017). Soil N, P, and C dynamics of upland and seasonally flooded forests of the Brazilian Pantanal. *Global Ecology and Conservation*, 12, 227–240. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2351989417302184>

Wade, C. M., Austin, K. G., Cajka, J., Lapidus, D., Everett, K. H., Galperin, D., ... & Sobel, A. (2020). What is threatening forests in protected areas? A global assessment of deforestation in protected areas, 2001–2018. *Forests*, 11(5), 539. <https://www.mdpi.com/1999-4907/11/5/539>

Zianis, D. (2005). Aspects of tree allometry. *New Research on Forest Ecosystems, UK*, 113–144.