

Estructura y Biomasa Aérea de Bosques Naturales Tropicales: Efecto Conjunto de un  
Gradiente Altitudinal y Variables Meteorológicas

Stefany Corzo Blanco, María Teresa Jaimes Jaimes.

Trabajo de Grado para Optar el título de Ingeniero Forestal

Director:

Diego Suescún Carvajal

Ingeniero Forestal MSc

Codirector:

Esteban Álvarez Dávila

Ingeniero Forestal MSc, PhD

Apoya Corporación COL-TREE

Universidad Industrial de Santander

Instituto de Proyección Regional y Educación a Distancia - IPRED

Programa de Ingeniería forestal

Málaga

2020

### **Agradecimientos**

Con el transcurrir del tiempo te enfrentas a diferentes situaciones que te van preparando y haciendo crecer, con ello es inevitable no conocer personas. Durante cada una de estas situaciones vividas con ellos se aprendió algo, algo que te ayudó a enriquecer tus conocimientos y emociones. Hoy damos gracias a todas aquellas personas que han aportado de una u otra manera al logro de este objetivo. Pero sobretodo agradecemos a Dios por la vida y la oportunidad. A nuestras familias por su apoyo incondicional y a nuestro director Diego Suescún por su dirección y paciencia. También le expresamos nuestro agradecimiento a Royal Botanical Gardens (KEW) y la Corporación COL-TREE en cabeza del ingeniero Esteban Álvarez. Finalmente y no menos importante a la Universidad Industrial de Santander, Sede Málaga, por permitirnos ser parte de esta importante institución.

## Tabla de contenido

Introducción .....	10
1. Objetivos .....	12
1.1 Objetivo General.....	12
1.2 Objetivos Específicos.....	12
2. Antecedentes .....	13
3. Marco referencial .....	13
3.1 Marco teórico.....	13
3.1.1 Generalidades de los bosque naturales tropicales.....	13
3.1.2 Estructura de bosques naturales.....	15
3.1.3 Biomasa aérea.....	16
3.1.4 Provisión de servicios ecosistémicos por bosques naturales.....	17
3.2 Marco conceptual.....	18
3.3 Marco Histórico.....	22
3.4 Marco Jurídico.....	23
4. Metodología .....	27
4.1 Área de estudio.....	27
4.2 Trabajo de campo.....	28
4.2.1 Establecimiento de parcelas permanentes.....	29

4.2.2 Remediación de parcelas permanentes. ....	32
4.2.3 Toma de datos. ....	32
4.2.4 Colección botánica. ....	34
4.3 Procesamiento y análisis de datos. ....	34
4.3.1 Depuración de datos. ....	34
4.3.2 Estructura física. ....	35
4.3.2.1 Densidad. ....	37
4.3.2.2 Distribución diamétrica. ....	37
4.3.2.3 Estimación de la biomasa aérea. ....	37
4.3.3 Variables estructurales vs altitud y precipitación. ....	39
4.3.4 Relaciones entre variables estructurales y meteorológicas. ....	40
5. Resultados. ....	40
5.1 Estructura física. ....	40
5.1.1 Variables estructurales en el gradiente altitudinal. ....	55
5.1.1.1 Área basal. ....	55
5.1.1.2 DAP. ....	55
5.1.1.3 Biomasa aérea. ....	55
5.1.1.4 Densidad arbórea. ....	56
5.1.2 Hábito de crecimiento. ....	60
5.2 Variables estructurales vs altitud y precipitación. ....	62
5.3 Correlación de variables estructurales con variables meteorológicas. ....	64
6. Discusión. ....	67
7. Conclusión. ....	72

8. Recomendaciones .....	73
Referencias.....	75

**Lista de tablas**

Tabla 1. Coordenadas de las parcelas de estudio.....	28
Tabla 2. Ecuación alométrica para biomasa Chave Tipo II.....	38
Tabla 3. Ecuaciones alométricas para la estimación de biomasa aérea .....	38
Tabla 4. Modelo de regresión exponencial.....	62
Tabla 5. Codificación de las variables meteorológicas o bioclimáticas .....	66
Tabla 6. Valores de coeficiente de correlación para variables meteorológicas y estructurales.....	65

**Lista de figuras**

Figura 1. Distribución de las parcelas.....	27
Figura 2. Altura y forma de medición de árboles en pendiente (izquierda) o inclinados (derecha).....	31
Figura 3. Las 10 especies más importantes a partir del IVI en cada una de las parcelas.....	54
Figura 4. Comportamiento del área basal, densidad, DAP y biomasa aérea en las parcelas.....	57
Figura 5. Curvas de distribución diamétrica de cada parcela.....	59
Figura 6. Hábitos de crecimiento en las parcelas del gradiente altitudinal.....	61

**RESUMEN**

**TÍTULO:** ESTRUCTURA Y BIOMASA AÉREA DE BOSQUES NATURALES TROPICALES: EFECTO CONJUNTO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL Y VARIABLES METEOROLÓGICAS<sup>1</sup>.

**AUTORES:** STEFANY CORZO BLANCO<sup>2</sup>  
MARÍA TERESA JAIMES JAIMES<sup>2</sup>.

**PALABRAS CLAVES:** CAMBIO CLIMÁTICO, CAPTURA DE CO<sub>2</sub>, SERVICIOS ECOSISTÉMICOS, ÁREA BASAL, DENSIDAD ARBÓREA Y HÁBITO DE CRECIMIENTO.

**DESCRIPCIÓN:**

Actualmente, es de gran interés realizar estudios enfocados en las características estructurales de los bosques naturales tropicales, ya que son un aspecto importante para determinar sus características ecológicas, composición y dinámica, que permitan realizar planes de manejo forestal y orientar esfuerzos en conservar estos ecosistemas de gran valor a nivel mundial. Este trabajo se enfoca en estudiar la estructura horizontal y el almacenamiento de la biomasa aérea en 13 parcelas permanentes de una ha cada una, ubicadas en los departamentos de Santander, Norte de Santander y Cesar, las cuales se distribuyen en un gradiente altitudinal que va desde los 108 hasta los 3222 m s. n. m. Las parcelas estudiadas presentaron una alta densidad de individuos, dominadas por el hábito de crecimiento arbóreo seguido por hierbas, palmas y lianas. En cuanto a la distribución diamétrica 11 de las 13 parcelas presentaron un comportamiento en J- invertida, lo que sugiere una baja intensidad de perturbación antrópica. Por otra parte, la parcela que presentó el mayor valor de área basal (31,54 m<sup>2</sup>) se ubica en la zona de vida bh-MB. En cuanto a las variables estructurales (biomasa aérea, área basal, DAP y densidad arbórea) presentaron una alta correlación con las 19 variables meteorológicas, mientras que la densidad de la madera presentó una baja correlación. Finalmente, para estimar la acumulación de biomasa aérea se utilizaron tres ecuaciones alométricas las cuales presentaron comportamientos similares. En general, no se encontró ningún patrón de aumento o disminución de la biomasa aérea respecto al gradiente altitudinal. En conclusión, nuestros resultados ayudarán a enfatizar la importancia de realizar más estudios en nuestros bosques naturales con el fin de conocer su estado de perturbación, y en un futuro conservarlos para que sigan siendo una de las coberturas más contribuyentes positivamente en cuanto a la mitigación del cambio climático.

---

<sup>1</sup> Trabajo de Grado.

<sup>2</sup> Instituto de Proyección Regional y Educación a Distancia. Programa de Ingeniería forestal. Director: SUESCÚN CARVAJAL, Diego. Ingeniero forestal MSc. Codirector: ÁLVAREZ DÁVILA, Esteban. Ingeniero forestal MSc, PhD.

## ABSTRACT

**TITLE:** STRUCTURE AND AERIAL BIOMASS OF TROPICAL NATURAL FORESTS: JOINT EFFECT OF AN ALTITUDINAL GRADIENT AND METEOROLOGICAL VARIABLES<sup>3</sup>.

**AUTHORS:** STEFANY CORZO BLANCO<sup>4</sup>  
MARÍA TERESA JAIMES JAIMES<sup>4</sup>.

**KEYWORDS:** CLIMATE CHANGE, CO<sub>2</sub> CAPTURE, ECOSYSTEM SERVICES, BASAL AREA, TREE DENSITY AND GROWTH HABIT.

### DESCRIPTION:

Currently, it is of great interest to carry out studies focused on the structural characteristics of tropical natural forests, since they are an important aspect to determine their ecological characteristics, composition and dynamics, which allow forest management plans to be made and direct efforts to conserve these ecosystems great value worldwide. This work focuses on studying the horizontal structure and the storage of aerial biomass in 13 permanent plots of 1 ha each, located in the departments of Santander, Norte de Santander and Cesar, which are distributed in an altitudinal gradient ranging from the 108 to the 3222 m s. n. m. The studied plots presented a high density of individuals, dominated by the arboreal growth habit followed by grasses, palms and lianas. Regarding the diametric distribution, 11 of the 13 plots presented a behavior in inverted “J”, which suggests a low intensity of anthropic disturbance. On the other hand, the plot that presented the highest value of basal area (31.54 m<sup>2</sup>) is located in the bh-MB life zone. Regarding the structural variables, four (aerial biomass, basal area, DBH and tree density) presented a high correlation with the 19 meteorological variables, while the density of the wood presented a low correlation. Finally, to estimate the accumulation of aerial biomass, three allometric equations were used, which presented similar behaviors. In general, no pattern of increase or decrease in aerial biomass was found with respect to the altitudinal gradient. In conclusion, our results will help to emphasize the importance of carrying out more studies in our natural forests in order to know their state of disturbance, and in the future conserve them so that they continue to be one of the most positively contributing coverages in terms of mitigation of climate change.

---

<sup>3</sup> Bachelor Thesis.

<sup>4</sup> Instituto de Proyección Regional y Educación a Distancia. Programa de Ingeniería forestal. Director: SUESCÚN CARVAJAL, Diego. Ingeniero forestal MSc. Codirector: ÁLVAREZ DÁVILA, Esteban. Ingeniero forestal MSc, PhD.

## Introducción

Los procesos de cambio ambiental global agrupan un gran número de problemas socioambientales, como la deforestación, la extracción inadecuada de productos forestales, la expansión de la frontera agrícola y ganadera, el crecimiento urbano, el cambio de uso del suelo y el cambio climático, entre otros. Esto es resultado de transformaciones biofísicas de los ecosistemas naturales. Debido a ello, muchos científicos se han encargado de investigar cual es la mayor variable causante del cambio climático, para lo cual estudios recientes indican que las principales causas son las emisiones antropogénicas de gases efecto invernadero (GEI) como el metano (CH<sub>4</sub>), óxido nitroso (N<sub>2</sub>O), y en especial el dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) (Panel Intergubernamental del Cambio Climático [IPCC], 2014; Torres, Mena y Álvarez, 2017). Esto ha llevado al aumento de las concentraciones en la atmósfera hasta el límite de sobrepasar la capacidad de secuestro de CO<sub>2</sub> por parte de los bosques y los océanos (Harris, Birjandi y García, 2011; Torres *et al.*, 2017). Tales problemas afectan la capacidad de producir, en calidad y cantidad, los bienes y servicios ambientales que originariamente ofrecen los bosques naturales.

Adicionalmente, eventos de sequía más intensos, prolongados y continuos, a cuenta del cambio climático (Breshears *et al.*, 2009; IPCC, 2014), combinados con procesos de transformación y fragmentación de los bosques naturales debido a factores antrópicos, generan alteraciones en la dinámica, estructura y composición florística de los ecosistemas forestales, alterando a su vez a nivel global la provisión de servicios ecosistémicos, particularmente la regulación de gases (Millennium Ecosystem Assessment [MEA], 2005; NRC, 2007; Breshears *et al.*, 2009).

Por otra parte, los bosques naturales tropicales juegan un papel fundamental en términos ecológicos por la diversidad de bienes y servicios ecosistémicos que otorgan beneficios a las comunidades cercanas. Entre dichos beneficios se pueden destacar la regulación hídrica, el ciclaje

de nutrientes, la regulación del clima y de gases, y el almacenamiento de carbono. Comparado con otras formaciones vegetales, los bosques tropicales secuestran la mayor cantidad de carbono contenido en la atmósfera, por lo que cumplen un papel fundamental en la regulación del carbono y la mitigación del cambio climático (Dixon *et al.*, 1994; Quinto, 2010).

Alrededor del 7% de la superficie terrestre es ocupada por los bosques tropicales, ecosistemas que participan de manera relevante en el ciclo del carbono, al almacenar cerca del 55% de las reservas de carbono existentes en los bosques del mundo y fijar, aproximadamente, el 33% de la productividad primaria neta (PPN) a nivel global (Del Grosso *et al.*, 2008; Pallqui *et al.*, 2014). Por lo anterior, es de gran importancia conservar estas coberturas y una de las alternativas es realizar investigaciones enfocadas en el análisis de las características estructurales de los bosques, que permitan conocer su dinámica, su estructura y composición, los cuales son aspectos de gran importancia para realizar planes de manejo adecuado (Alvis, 2009).

La estructura, composición y dinámica de los bosques naturales pueden presentar alteraciones significativas debido a los cambios en las tasas de mortalidad, reclutamiento y el manejo inadecuado que se presentan en estos bosques. Particularmente, realizar investigaciones que permitan comprender mejor la estructura física de los bosques naturales y su contribución al almacenamiento de carbono, es imprescindible para que se reconozca la importancia que los bosques conservados representan en el planeta.

## **1. Objetivos**

### **1.1 Objetivo General**

Evaluar el efecto conjunto de un gradiente altitudinal y de algunas variables meteorológicas en la estructura y biomasa aérea de bosques naturales tropicales.

### **1.2 Objetivos Específicos**

- Determinar la estructura horizontal y biomasa aérea en cada piso altitudinal.
- Correlacionar algunas variables meteorológicas con las variables estructurales.

## 2. Antecedentes

- Caracterización estructural de bosques tropicales a lo largo de un gradiente altitudinal en el departamento de Antioquia, Colombia. Giraldo, Corrales, Yepes y Duque, 2012.
- Análisis estructural de un bosque natural localizado en zona rural del municipio de Popayan. Alvis, 2009.
- Análisis estructural del bosque montano comparando tres niveles altitudinales, en el Parque Nacional Yanachanga – Chemillen. Salazar y Cuéllar, 2015.
- Altitudinal Gradients in tropical Forest Composition, Structure, and Diversity in the Sierra de Manantlan. Vázquez & Givnish, 1998.
- Tropical Forest Structure and Composition on a Large-Scale Altitudinal Gradient in Costa Rica. Lieberman, Lieberman, Peralta & Hartshorn, 1996.

## 3. Marco referencial

### 3.1 Marco teórico

**3.1.1 Generalidades de los bosques naturales tropicales.** Actualmente, se conoce que los ecosistemas forestales son de gran importancia en el ciclo atmosférico global del carbono, ya que pueden modificar grandes cantidades de CO<sub>2</sub> atmosférico y acumularlo en forma de biomasa (Lal, 2005; Schulze, 2006; Jandl *et al.*, 2007; Tran *et al.*, 2018). Estudios recientes han demostrado

que los bosques naturales tropicales son de las coberturas que más contribuyen positivamente en el ciclo global del carbono (Malhi, 2010; Tran *et al.*, 2018).

Los bosques naturales tropicales desempeñan un papel importante, el cual se basa en preservar el ciclo global del carbono al capturar las emisiones de dióxido de carbono y acumularlo durante el crecimiento de los árboles. También proporcionan hábitats para la biodiversidad y contribuyen al sostenimiento de los seres humanos, ya que proveen gran cantidad de productos como madera, medicina, carbón, alimentos, resinas, entre otros (Latif & Blackburn, 2010; Malhi, Doughty & Galbraith, 2011; Latif & Blackburn, 2012; Mohd & Abd, 2017; Nam, Anten & Van, 2018). Actualmente, es de gran importancia centrar estudios en estas coberturas para recalcar y sustentar científicamente su relevancia en el planeta, y en un futuro no muy lejano, brindarles mayor protección por el gran valor ecológico, social y económico que poseen. La biomasa acumulada en los ecosistemas forestales disminuye a causa de procesos de perturbación antrópica y/o natural que causan la mortalidad de los árboles, su posterior descomposición y liberación del carbono nuevamente a la atmósfera.

Debido a la constante presión antrópica en estas coberturas se realizan estudios enfocados a conocer y evaluar el estado de los bosques, con el fin de llevar acabo planes de manejo para lograr en un futuro conservarlos (Alvis, 2009), así como también, contribuir a contrarrestar el cambio climático. A parte de esto, realizar un plan de manejo adecuado genera la opción de poder intervenir de manera sostenible las coberturas boscosas, aprovechando los productos maderables y no maderables que beneficien a comunidades cercanas y contribuyan a la economía de los mismos.

**3.1.2 Estructura de bosques naturales.** Los bosques naturales tropicales son coberturas que se caracterizan por su alta diversidad y complejidad en su estructura, pero lo anterior no garantiza que la estructura de estos bosques esté representada por una gran diversidad de especies (Bourgeron, 1983; Alvis, 2009).

Como se ha mencionado, el realizar estudios de las características estructurales en los bosques naturales tropicales es fundamental, pues permite conocer las características ecológicas, la dinámica y las posibles tendencias de desarrollo de estas coberturas, que faciliten a su vez, el planteamiento de planes de manejo para su conservación en el tiempo (Lamprecht, 1990; Salazar y Cuellar, 2015). El análisis de las características estructurales se determina a partir del estudio de la estructura horizontal y vertical de los bosques. Donde, la estructura horizontal va a permitir evaluar y conocer el comportamiento de cada uno de los árboles y así mismo de las especies en la superficie de los bosques (Alvis, 2009). Por otro lado, la estructura vertical permite conocer y evaluar el hábito de crecimiento y la disposición en estratos de las comunidades vegetales.

En los bosques tropicales, la variación de la estructura a lo largo de gradientes altitudinales es bastante contrastante, y estudios realizados recalcan dicha teoría. Aunque al incrementar la altitud, y evaluar la altura total y la altura promedio de los árboles existe una reducción de tamaños, lo que permite pensar que existe un consenso en relación a su disminución (Richards, 1952; Grubb, 1977; Giraldo *et al.*, 2012). Sin embargo, al comparar otras variables como el área basal y la densidad, los resultados son diferentes. Con respecto al análisis del área basal de los árboles, estudios realizados en Costa Rica, registraron relaciones positivas con respecto a la altitud (Lieberman *et al.*, 1996; Giraldo *et al.*, 2012), pero estudios realizados en Ecuador, arrojaron resultados opuestos (Homeier, Breckl, Gunter, Rollenbeck & Leuschner, 2010; Giraldo *et al.*, 2012). Según Duque,

López, Moreno y Toro (2008), estudios realizados en Colombia, arrojaron alguna tendencia al cambio en el área basal en relación con la altitud. Finalmente, con respecto a la densidad, estudios realizados en Colombia con individuos leñosos del sotobosque, arrojaron una relación negativa en relación con la altitud (Duque *et al.*, 2008), mientras que para los árboles del dosel encontraron una relación nula (Boyle, 1996; Giraldo *et al.*, 2012).

**3.1.3 Biomasa aérea.** El carbono atmosférico es acumulado en las diferentes estructuras de las plantas, a través del proceso de la fotosíntesis. La acumulación de este elemento es conocido como biomasa. La biomasa aérea, es toda aquella que se almacena en las partes de la planta que están sobre el suelo (tallos, ramas, flores, frutos y hojas), durante su crecimiento (Schulze, 2006; Tran *et al.*, 2018), que a la vez está influenciado por factores como el clima, la estructura del suelo, la disponibilidad de nutrientes, la perturbación y la diversidad de árboles (Wright, 2005; Zheng, Feng, Cao, Li & Zhang, 2006). De lo anterior, se deriva la importancia de los ecosistemas forestales en el ciclo global del carbono, al ser el bosque tropical el ecosistema terrestre que más captura CO<sub>2</sub> atmosférico. Comparaciones de biomasa en el mundo, dejan ver que el mayor incremento promedio de biomasa se genera en los bosques tropicales (Field, Behrenfeld, Randerson & Falkowski, 1998; Clark *et al.*, 2001; Tran *et al.*, 2018).

Por otro lado, la dinámica de la biomasa está ligada al cambio que se presenta en ésta, el cual es determinada por el crecimiento, la mortalidad y el reclutamiento arbóreo en un lapso de tiempo determinado (Tran *et al.*, 2018). Evaluar estos procesos permite conocer la productividad de los ecosistemas y estimar la tasa de secuestro de carbono en los bosques (Tran *et al.*, 2018), lo cual es fundamental para tener mejor entendimiento del cambio climático (Brown, 2002; Malhi & Wright, 2007; Malhi *et al.*, 2006; Tran *et al.*, 2018).

Por lo anterior, gran número de estudios centran su objetivo en la evaluación de la biomasa aérea (Malhi *et al.*, 2004; Vieira *et al.*, 2004; Chave *et al.*, 2008a, b; Lewis *et al.*, 2013; Nam *et al.*, 2018), debido a que la dinámica de la biomasa depende de las tasas de reclutamiento, crecimiento y mortalidad, y esas a su vez cambian significativamente entre diferentes bosques tropicales (Malhi *et al.*, 2004; Chave *et al.*, 2008 a, b; Malhi *et al.*, 2009; Djomo, Knohl & Gravenhorst, 2011; Nam *et al.*, 2018), de la misma manera lo hace también la biomasa. Sin embargo, existen varios modelos alométricos que se utilizan para estimar la biomasa almacenada en los bosques (Sierra *et al.*, 2007; Zianis, 2008; Álvarez *et al.*, 2012). Estos modelos pueden ser simples o complejos de acuerdo a la cantidad y tipos de variables que los conformen (Álvarez *et al.*, 2012). Los más simples se basan solo en variables como la altura y el diámetro a la altura de pecho (DAP) de los árboles; y otros más complejos, utilizan además de las variables anteriores, la densidad de la madera de las especies, lo que mejora la precisión de la estimación de la biomasa (Ter Steege *et al.*, 2006; Patino *et al.*, 2009; Álvarez *et al.*, 2012).

**3.1.4 Provisión de servicios ecosistémicos por bosques naturales.** El concepto de servicios ecosistémicos de los bosques tropicales tuvo su auge en 1997 cuando fue publicado el libro “Los beneficios de la naturaleza” (Daily, 2013; Balvanera, 2012). Estos vuelven a tomar fuerza en la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (MEA, 2005; Balvanera, 2012). Según MEA (2003), se distinguen cuatro tipos de servicios ecosistémicos los cuales se dividen de la siguiente manera: los primeros, son servicios de suministro, son comúnmente conocidos como recursos naturales y se pueden consumir o extraer directamente de los bosques, dentro de ellos se encuentran el agua, alimentos, medicinas, materiales de construcción y fuentes de energía (Maass *et al.*, 2005; Balvanera, 2012); seguidamente, están los servicios culturales, los cuales pueden tener un beneficio tangible o intangible (Chan *et al.*, 2013; Balvanera, 2012). Dentro de este grupo se

encuentran los beneficios recreativos y estéticos; también se encuentran los servicios de soporte, que según la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (2005), los distinguen como un grupo adicional y son aquellos que aportan al bienestar de las personas, pero de una manera indirecta (Balvanera, 2012). Finalmente, y de gran importancia, están los servicios de regulación, que permiten controlar las condiciones en las que habitamos (Maass *et al.*, 2005; Balvanera, 2012), en ellos se incluye la captura de CO<sub>2</sub>, regulación climática, la protección y formación de los suelos, la regulación de inundaciones y fijación y regulación de nutrientes, entre otros.

### 3.2 Marco conceptual

**Abundancia:** “Número de individuos por hectárea y por especie en relación con el número total de individuos” (Lamprecht, 1990; Alvis, 2009).

**Abundancia absoluta (Aba):** “Número de individuos por especie en una determinada área o parcela” (Lamprecht, 1990; Alvis, 2009).

**Abundancia relativa (Ab%):** “Proporción de los individuos de cada especie en el total de los individuos del ecosistema” (Lamprecht, 1990; Alvis, 2009).

**Biomasa forestal:** “Es el peso (o estimación equivalente) de materia orgánica que existe en un determinado ecosistema forestal por encima y por debajo del suelo. Normalmente es cuantificada en toneladas por hectárea de peso verde o seco. Es frecuente separarla en componentes, donde los más típicos corresponden a la masa del fuste, ramas, hojas, corteza, raíces, hojarasca y madera muerta” (Schlegel, Gayoso y Guerra, 2000).

**Biomasa aérea:** “Toda la biomasa viva por encima del suelo incluyendo el tronco, las ramas, la corteza, semillas y las hojas”. (FAO, 2003).

**Calentamiento global:** “Es un aumento, en el tiempo, de la temperatura media de la atmósfera terrestre y de los océanos” (Valencia y Soza, 2005).

**Cambio ambiental global:** “Es la sumatoria de todas las acciones destructivas que el ser humano genera sobre el planeta” (Alberti, 2015).

**Cambio climático global:** “Consiste principalmente en el calentamiento global, resultado del llamado efecto invernadero, que es causado por ciertos gases, incluido el dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>), producido principalmente a través de la combustión de combustibles fósiles, como el carbón y el petróleo” (Figuerola, 2016).

**Densidad:** “Número de individuos en una determinada área (Ha)” (Baca, 2000; Giraldo *et al.*, 2012).

**Dominancia:** “Se relaciona con el grado de cobertura de las especies como manifestación del espacio ocupado por ellas y se determina como la suma de las proyecciones horizontales de las copas de los árboles en el suelo. Debido a que la estructura vertical de los bosques naturales tropicales es bastante compleja, la determinación de las proyecciones de las copas de los árboles resulta difícil y a veces imposible de realizar; por esta razón se utiliza las áreas basales, debido a que existe una correlación lineal alta entre el diámetro de la copa y el fuste” (Lamprecht, 1990; Alvis, 2009).

**Dominancia absoluta (Da):** “Es la sumatoria de las áreas basales de los individuos de una especie sobre el área especificada y expresada en metros cuadrados” (Alvis, 2009).

**Dominancia relativa (D%):** “Expresión porcentual de la dominancia absoluta y se calcula como la proporción de área basal de una especie con respecto al área de todas las especies” (Matteucci y Colma, 1982; Herrera, 2019).

**Distribución diamétrica:** “Se determina la distribución diamétrica a partir del agrupamiento de árboles en categorías de diámetro con intervalos fijos” (Herrera, 2019).

**Ecuaciones alométricas:** “Permiten predecir la biomasa de un árbol a partir de las características dendrométricas más fáciles de medir (como su diámetro o su altura) son elementos clave para estimar la contribución de los ecosistemas forestales al ciclo del carbono” (Picard, Saint-André & Henry, 2012).

**Estructura:** “Patrón espacial de distribución de las plantas, y la caracterización de una agrupación vegetal de especies leñosas se llega a través de la definición de su ordenamiento vertical y horizontal” (Barkman, 1988; Rangel y Velásquez, 1997; Reátegui, 2015).

**Estructura horizontal:** “Hace referencia a la distribución de los componentes estructurales (Área basal, dominancia, densidad, frecuencia, cobertura, índice de valor de importancia (IVI %), índice de valor de importancia ampliado (IVIA), e índice de predominio fisonómico (IPF)), a lo largo de la superficie del suelo” (Cantillo y Rangel, 2002; Herrera, 2019).

**Frecuencia:** “Es el número de parcelas en que aparece una determinada especie, en relación al total de parcelas inventariadas, o existencia o ausencia de una determinada especie en una parcela” (Melo, 2000; Alvis, 2009).

**Frecuencia absoluta (FrA):** “Es el porcentaje de parcelas en las que aparece una especie” (Melo, 2000; Alvis, 2009).

**Frecuencia relativa (Fr%):** “Es el porcentaje de la suma de las frecuencias absolutas de todas las especies” (Melo, 2000; Alvis, 2009).

**Gases de efecto invernadero:** “Son compuestos químicos en estado gaseoso como el vapor de agua, el dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>), el metano (CH<sub>4</sub>) y el óxido nitroso(N<sub>2</sub>O) que se acumulan en la atmósfera de la Tierra y que son capaces de absorber la radiación infrarroja del Sol, aumentando y reteniendo el calor en la atmósfera” (“Minambiente”, 2019)

**Gradiente altitudinal:** “Medida que aumenta la altitud, se produce un gradiente de condiciones más frescos y secos”. (“Termwiki”,2019).

**Hábito:** “Patrón general de desarrollo de una planta. El hábito de una planta puede ser descrito como trepador, arbustivo, arborescente, etc”. (“Sitios España”, 2017).

**Índice de valor de importancia (IVI):** “Permite comparar el peso ecológico de cada especie dentro del bosque. Se calcula para cada especie a partir de la suma de la abundancia relativa, la frecuencia relativa y la dominancia relativa” (Curtis & McIntosh, 1951; Alvis, 2009).

**Índice de valor de importancia para familias:** Según Mori & Boom (1987) “es una mezcla de expresiones de la diversidad y parámetros fisonómicos”. Su cálculo se realiza de la siguiente manera:  $IVF = \text{Densidad relativa} + \text{Diversidad relativa} + \text{Dominancia relativa}$

**Parcelas Permanentes de Monitoreo de vegetación:** “Sirven como una metodología de investigación para estudiar la dinámica forestal y la regeneración de los bosques. En estas se realizan remediciones cada cierto tiempo para documentar la mortalidad y reclutamiento de individuos, los ritmos de crecimiento en el diámetro de los árboles y el ingreso de especies que no habían estado presentes en el bosque” (Aguilar y Reynel, 2009; Giacomotti y Reynel, 2018).

**Servicios ecosistémicos:** “Son los beneficios que las sociedades obtienen de los ecosistemas” (MEA, 2003; Balvanera, 2012).

### 3.3 Marco Histórico.

Hoy en día es muy complejo encontrar exactamente los primeros estudios enfocados en el análisis de la estructura en los bosques, pero se puede deducir que las primeras investigaciones fueron realizadas entre los años de 1930 a 1940 aproximadamente, donde científicos como Clements (1936) y Richards, Tansley & Watt (1940); entre otros, ya definían cada variable como: abundancia, frecuencia, dominancia e índice de valor de importancia, entre otros; y de igual manera ya expresaban las diferentes fórmulas para el cálculo de las mismas. Posteriormente a ellos, otros científicos siguieron investigando sobre este tema, tales como: Quer (1953); Lamprecht (1962); Dugand (1973); Matteucci y Colma (1982); Lamprecht (1990); Coronado y Valerio (1991) y Finegan (1992) entre otros.

Los estudios iniciales para estimar la biomasa forestal se basaron en pequeñas parcelas experimentales realizadas para recoger datos dirigidos a estudios ecológicos. El tamaño de estas parcelas no era representativo para estudios de biomasa, además de haber sido establecidas en lugares que se consideraban con poca o ninguna perturbación, lo cual causaba sobreestimación de la biomasa. Más tarde, los inventarios forestales se utilizaron para realizar estas estimaciones de biomasa, por consiguiente, mejoró considerablemente las aproximaciones de la estimación de la biomasa, al aumentar el tamaño del muestreo (Brown & Iverson, 1992). Las estimaciones de biomasa llevaron a reducir la incertidumbre generada a partir de la tala y los cambios de uso de suelo en referencia al flujo de carbono a la atmósfera, especialmente para los bosques tropicales andinos, donde aproximadamente el 80% de la población colombiana se ubica en esta región, lo cual causa presión permanente a los bosques.

Para 1990 el 56,8% del territorio colombiano correspondía a superficie de bosques. Al año 2000, se habían identificado 2.654.460 ha deforestadas. Para el periodo 2000 a 2010 se identificaron 2.987.880 ha nuevas deforestadas. Con el paso del tiempo y la continua deforestación, el país a 2017 contaba con 59.311.530 ha de bosque, correspondientes a un 52% del territorio continental nacional (IDEAM, 2018). La región natural andina tiene 10.571.676 ha, equivalentes a 17,8% del total de la superficie boscosa del país y también, es la segunda región con mayor deforestación, superada por la región de la amazonia (IDEAM, 2018).

### **3.4 Marco Jurídico.**

El siguiente estudio se enmarca en las normas ambientales (leyes, decretos y resoluciones) establecidas para el territorio nacional.

- Decreto 2811 de 1974: La flora constituye prioridad dentro de la política, la conservación, la protección, propagación, la investigación, el conocimiento y el uso sostenible de la flora colombiana.

Para proteger la flora silvestre colombiana se podrán tomar las medidas tendientes a: Intervenir en el manejo, aprovechamiento, transporte y comercialización de especies e individuos de la flora silvestre y sus productos primarios, de propiedad pública o privada. Fomentar y restaurar las especies que conforman la flora silvestre. Controlar las especies o individuos de la flora silvestre, mediante prácticas de orden ecológico.

- Ley 99 de 1993: Se establece dentro de los principios generales ambientales que la “biodiversidad del país por ser patrimonio nacional y de interés de la humanidad, deberá ser protegida prioritariamente y aprovechada en forma sostenible. La acción para la protección y la recuperación ambiental del país es una tarea conjunta y coordinada entre el estado, la comunidad, las organizaciones no gubernamentales y el sector privado.

“Se regula la adquisición de las áreas o ecosistemas estratégicos para la conservación, preservación y recuperación de los recursos naturales”. Con los procesos de descentralización de las funciones del estado, los municipios se convierten en actores fundamentales para la protección de patrimonio ecológico local, puesto que poseen facultades y herramientas que les permite el ordenamiento del territorio y destinar áreas para distintos tipos de conservación, y sus limitantes se fijan en el artículo 10 de la Ley 388 de 1997 y demás normas en materia de grupos étnicos.

- Ley 164 de 1994: Por medio de la cual se aprueba la "Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático", hecha en Nueva York el 9 de mayo de 1992.

- Ley 299 de 26 de julio de 1996: Por la cual se protege la flora colombiana, se reglamenta los jardines botánicos y se dictan otras disposiciones.

Artículo 1. La flora colombiana: La conservación, la protección, la propagación, la investigación, el conocimiento y el uso sostenible de los recursos de la flora colombiana son estratégicos para el país y constituyen prioridades dentro de la política ambiental. Son de interés público y beneficio social y tendrán prelación en la asignación de recursos en los planes y programas de desarrollo y en el presupuesto general de la Nación y en los presupuestos de las entidades territoriales y de las corporaciones autóctonas regionales.

Artículos 5. De las medidas de manejo sobre las especies amenazadas: Las actividades de investigación uso sostenibles y de más medidas para la conservación que se pretendan adelantar sobre especies amenazadas y sus hábitats, serán autorizadas o negadas por las autoridades ambientales competentes, con el cumplimiento de las disposiciones legales vigentes en la materia, previo análisis de las consideraciones técnicas y científicas que permitan asegurar la recuperación y protección de dichas especies y de los hábitats que las albergan.

Artículo 11: Se apoya el proceso de investigación científica de la flora colombiana, se establece de manera permanente la Expedición botánica en todo el país.

- Decreto 1996 de 1999: Por el cual se reglamentan los artículos 109 y 110 de la Ley 99 de 1993 sobre Reservas Naturales de la Sociedad Civil.
- Decreto 309 de 2000: Por la cual se reglamenta la investigación científica sobre diversidad biológica.
- Resolución 584 de 2002: Por la cual se declaran las especies silvestres que se encuentran amenazadas en el territorio nacional y se adoptan otras disposiciones.
- Decreto 2372 de 2010: Por el cual se reglamenta el Decreto-ley 2811 de 1974, la Ley 99 de 1993, la Ley 165 de 1994 y el Decreto-ley 216 de 2003, en relación con el Sistema Nacional de Áreas Protegidas, las categorías de manejo que lo conforman y se dictan otras disposiciones.

Artículo 5°. Objetivos generales de conservación. Son los propósitos nacionales de conservación de la naturaleza, especialmente la diversidad biológica, que se pueden alcanzar mediante diversas estrategias que aportan a su logro. Las acciones que contribuyen a conseguir estos objetivos constituyen una prioridad nacional y una tarea conjunta en la que deben concurrir, desde sus propios ámbitos de competencia o de acción, el Estado y los particulares. Los objetivos generales de conservación del país son: a) Asegurar la continuidad de los procesos ecológicos y evolutivos naturales para mantener la diversidad biológica. b) Garantizar la oferta de bienes y servicios ambientales esenciales para el bienestar humano. c) Garantizar la permanencia del medio natural, o de algunos de sus componentes, como fundamento para el mantenimiento de la diversidad cultural del país y de la valoración social de la naturaleza.

Artículo 10. Áreas protegidas del Sinap. Las categorías de áreas protegidas que conforman el Sinap son: Áreas protegidas públicas: a) Las del Sistema de Parques Nacionales Naturales. b) Las Reservas Forestales Protectoras. c) Los Parques Nacionales Regionales. d) Los Distritos de Manejo Integrado. e) Los Distritos de Conservación de Suelos. f) Las Áreas de Recreación. Áreas Protegidas Privadas: g) Las Reservas Naturales de la Sociedad Civil.

- Resolución 1912 de 2017: Por la cual se establece el listado de las especies silvestres amenazadas de la diversidad biológica colombiana que se encuentra en el territorio nacional y se dictan otras disposiciones.

## 4. Metodología

### 4.1 Área de estudio

El presente estudio está basado en datos recolectados de 13 parcelas permanentes de investigación, cada una de una hectárea. Las parcelas se distribuyen de la siguiente manera y como se muestra en la figura 1 y tabla 1: en el departamento de Norte de Santander se ubican: 1) La Cucutilla. 2) La Cucutilla PM, 3) San Cayetano, 4) Vetas\_MA, 5) Vetas\_PA. En el departamento de Santander se encuentran: 7) Betulia\_1, 8) Betulia\_2, 9) Cimitarra, 10) El Diviso, 11) El Rasgón, 12) Pant\_MM y 13) Sabana de Torres. Y en el departamento de Cesar se ubica: 13) Gonzales.

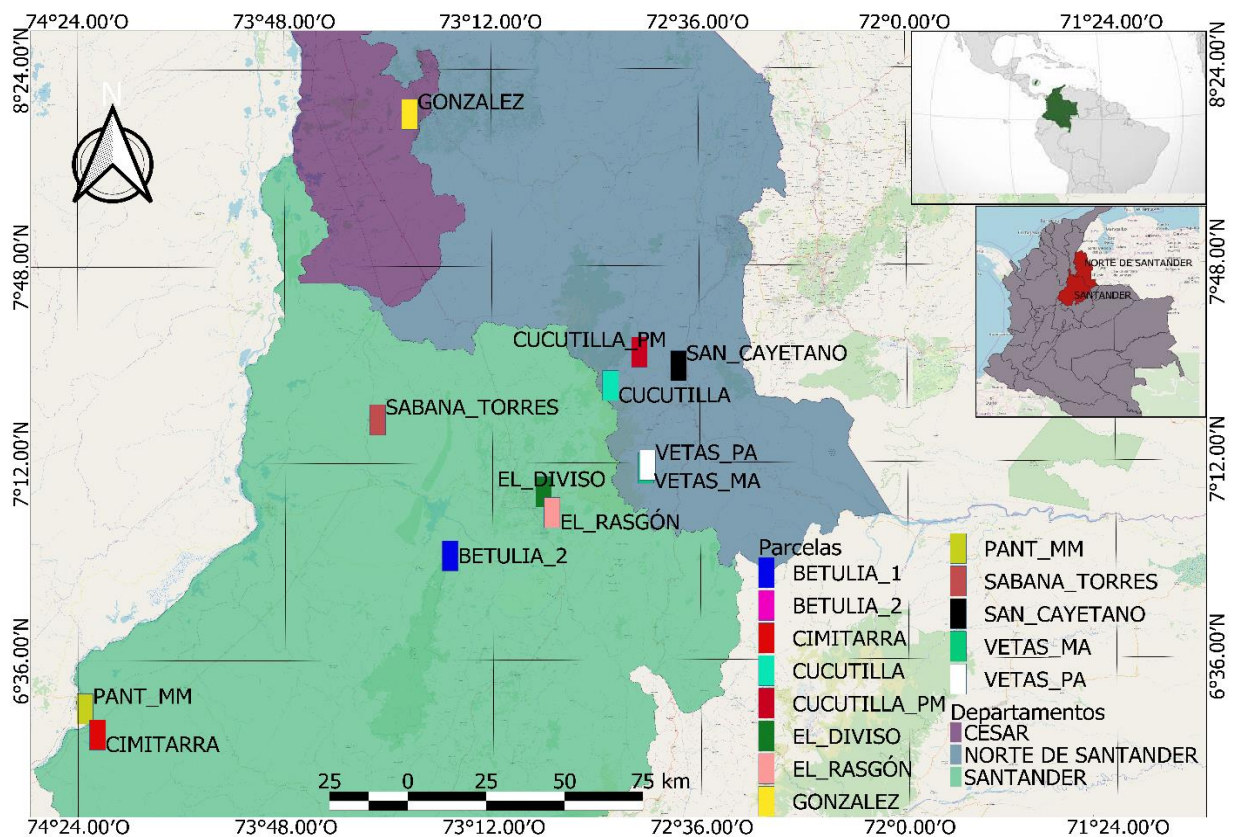


Figura 1. Distribución de las parcelas

Las parcelas del área de estudio se distribuyen en un gradiente altitudinal que va desde los 108 a 3222 m s. n. m, como se detalla en la Tabla 1.

Tabla 1.

*Coordenadas de las parcelas de estudio*

Parcela	Departamento	Altitud	Zona de vida	Coordenadas	
				(x)	(y)
Pant_MM	Santander	108	bh-T	-74,357	6,454
Cimitarra	Santander	125	bh-T	-74,321	6,375
Sabana de Torres	Santander	172	bh-T	-73,509	7,333
San Cayetano	Norte de Santander	277	bs-T	-72,638	7,871
Gonzales	Cesar	1733	bh-PM	-73,413	8,263
Cucutilla_PM	Norte de Santander	1824	bmh-PM	-72,751	7,536
Betulia_1	Santander	2118	bmh-MB	-73,301	6,918
Betulia_2	Santander	2118	bmh-MB	-73,301	6,918
El Diviso	Santander	2281	bmh-MB	-73,03	7,112
El Rasgón	Santander	2398	bmh-MB	-73,006	7,049
Cucutilla	Norte de Santander	2519	bh-MB	-72,835	7,435
Vetas_PM	Norte de Santander	2689	bh-M	-72,734	7,183
Vetas_PA	Norte de Santander	3222	Páramo	-72,729	7,192

#### 4.2 Trabajo de campo

Es importante aclarar que el trabajo de campo se realizó durante los meses de diciembre de 2018, enero y febrero de 2019. En este periodo se hizo el levantamiento de datos correspondientes a la tercera remediación, puesto que la primera se realizó en 2001 y la segunda en 2010.

El establecimiento de parcelas, los procesos de remediación y toma de datos fueron realizado siguiendo la metodología establecida en el “manual de campo para el establecimiento y la remediación de parcelas” de RAINFOR (Phillips *et al.*, 2001).

**4.2.1 Establecimiento de parcelas permanentes.** Criterios a tener en cuenta en el establecimiento de las parcelas permanentes

a) Localización. La elección del terreno se hizo de forma aleatoria. Las parcelas establecidas, idealmente deberían estar: 1. En un terreno relativamente homogéneo, 2. Permiten el acceso a personas y materiales, 3. Seguridad de que no vaya a presentar intervención humana a largo plazo, 4. El lugar está respaldado por alguna institución, y 5. Excluyen zonas con perturbación antropogénica significativa.

b) Posición. La posición fue establecida de forma aleatoria en el mapa del lugar para evadir sesgos hacia las zonas del bosque que presenten mayor vigorosidad.

c) Orientación. Los ejes principales de las parcelas deben ser en las direcciones Norte-Sur y Este-Oeste, sin embargo, las parcelas presentan alguna desviación respecto a estas orientaciones. Se tomaron los datos correspondientes a altitud y coordenadas geográficas de los cuatro vértices principales de cada parcela.

d) Forma y tamaño. La forma elegida fue rectangular y el tamaño de una hectárea. Las parcelas se dividen en 25 cuadrantes de 20x20 m, y estos a su vez en subcuadrantes de 10x10 m.

e) Topografía (corrección de pendiente y ángulos). Se realizaron correcciones a la pendiente. Se utilizó la fórmula  $d=20/\cos\theta$ . Dónde d: medida paralela al suelo y  $\theta$ : inclinación de la pendiente en grados. Para los ángulos rectos las líneas de delimitación se ubicaron con la ayuda de la brújula a 90 grados la una de la otra y corroboraron con método del triángulo pitagórico.

f) Visibilidad. Las parcelas se marcaron, de forma tal que, se puedan volver a localizar, pero a la vez sin atraer demasiado la atención, para evitar intervenciones. Se colocó un tubo cada 10 m en cada una de los vértices de las subparcelas. Los tubos de separación de 20 m deben estar marcados en los últimos 10 cm de su extremo superior con cinta aislante roja y una cinta reflectiva naranja. Adicionalmente, contienen una placa que indica su ubicación como en un plano cartesiano, es decir, su desplazamiento en XY respecto al punto de origen de la parcela. Los tubos de separación de 10 m, fueron señalizados con cinta blanca y cinta reflectiva. Los tubos se marcaron con dos objetivos, primero, facilitar la localización de la parcela en futuras mediciones y segundo, facilitar la toma de datos de coordenadas de cada árbol dentro de la parcela.

g) Postura de cuerdas en las parcelas. Esta actividad fue apoyada por 4 personas. Se despejó una trocha recta (cuando fue necesario realizar cortes, esta intervención fue mínima para evitar una mayor afectación al bosque y a los futuros reclutas), por donde pasó una persona poniendo las estacas (tubos) según la orientación de la persona encargada de la brújula para la parcela. Se ató una piola que unió cada uno los tubos que delimitan la parcela y los subcuadrantes, esta piola quedó completamente suelta y tendida en el piso, para evitar ser rota por caída de árboles. La distancia entre cada tubo fue de 10 m horizontales. Las líneas de piola y los tubos formaron una cuadrícula que dividió la parcela en cuadrantes (20x20 m) y en subcuadrantes (10x10 m).

h) Ubicación de placas a los árboles. Este proceso se realizó para la identificación de cada uno de los individuos que hacen parte de la parcela. Se identificó la orientación hacia la cual se colocaron las placas en cada árbol. Las placas contienen el cuadrante en el que se ubica el árbol y su respectivo número de ingreso. Las placas fueron amarradas al fuste del individuo 30 cm arriba del POM (punto óptimo de medición) con nylon mediante un nudo corredizo, para evitar lastimar el árbol. Un árbol hace parte de determinada subparcela cuando más del 50% de sus raíces se

encuentran dentro de esta. En caso de árboles con tallos múltiples, solo se les asignó placa a aquel tallo que superó 10 cm de DAP. Solo se plaquetearon los árboles o lianas que cumplían con DAP igual o superior a 10 cm.

i) Medición de árboles. En presencia de enredaderas, lianas o raíces, la cinta diamétrica pasó por debajo de éstas. En caso de raíces tablares (aletones) a la altura del DAP, el POM se ubicó 50 cm arriba del final de los aletones (Condit, 1998). Si el árbol presentaba deformidad a altura 1,30 m, la medida del diámetro POM se ubicó 2 cm por debajo de la deformidad (Condit, 1998). En los árboles acanalados en todo el fuste, la medida del diámetro se hizo a 1,30 m.

Para árboles en pendiente, la medición del diámetro se hizo a una altura de 1,30 m del lado de la pendiente, cuesta abajo (Figura 2, izquierda). Para árboles inclinados o caídos la media del POM se hizo a 1,30 m de altura, del lado de la inclinación más cerca del suelo (Figura 2, derecha). En caso de árboles con raíces en zancos, el POM se midió 50 cm encima del último zanco.

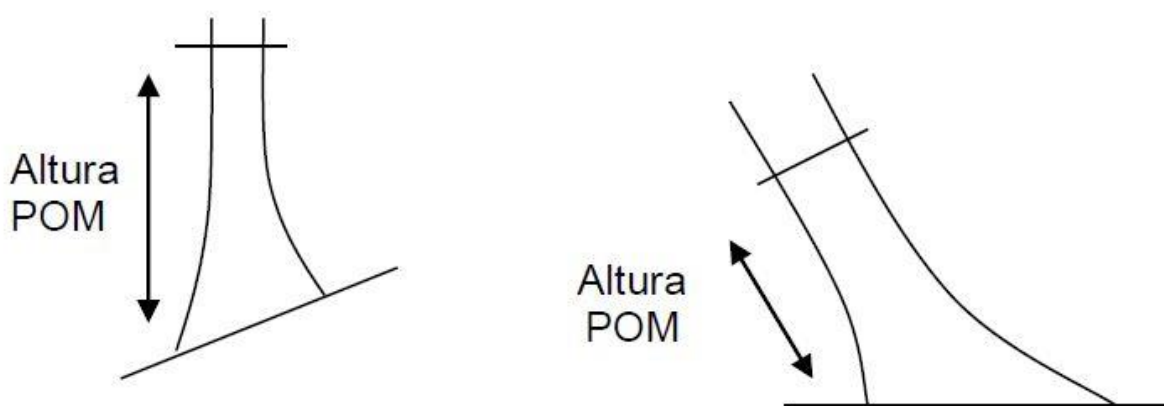


Figura 2. Altura y forma de medición de árboles en pendiente (izquierda) o inclinados (derecha).

Adaptado de: “manual de campo para el establecimiento y la remediación de Parcelas” de RAINFOR (Phillips *et al.*, 2001).

**4.2.2 Remedición de parcelas permanentes.** Redelimitación de la parcela. Se halló la parcela y se redelimitó, es decir se pasaron las diferentes líneas que delimitan las parcelas, cuadrantes y subcuadrantes, con piola nueva. Se buscó cada uno de los tubos y se trazaron las líneas de piola. Los tubos en mal estado fueron remplazados por nuevos. Todos los tubos se volvieron a señalar con cintas y con placas nuevas como se hizo en el establecimiento.

Marcado de los árboles en la parcela. Con el paso del tiempo y las condiciones climáticas la pintura de los árboles se va desapareciendo. Fue necesario volver a pintar todos aquellos árboles de la parcela que tenían la pintura en mal estado.

Nuevos ingresos. Al momento de pintar los árboles de la parcela se buscaron los individuos que en el censo pasado no tenían el DAP de referencia (igual o mayor a 10 cm), pero que en este censo ya la habían alcanzado. Estos individuos fueron pintados y plaqueados.

**4.2.3 Toma de datos.** Los datos que se registraron son los siguientes:

Árboles

- Número de la subparcela
- Coordenadas X,Y, estimadas desde la parte izquierda inferior de la parcela
- Etiqueta (número del árbol que le correspondió al momento de ser reclutado). Su

numeración inició en uno y el último número correspondió al último ingreso, que al momento del censo del establecimiento corresponde al número de individuos dentro de la parcela con diámetro superior o igual a 10 cm a altura 1,30 m. La etiqueta es la placa del individuo que consta del número del cuadrante, separado por un guion del número de ingreso al momento de ser reclutado. La asignación de ingresos inició en la parte inferior izquierda y se desplazó de izquierda a derecha por fajas en zigzaguo hasta terminar el cuadrante. Se repitió el procedimiento en cada cuadrante. Los censos se realizaron en el orden de los cuadrantes del 1 hasta el 25.

- Familia y especie
- Diámetro en mm
- Punto de Medición (POM), si es diferente a 1,3 m
- Instrumento de medición de la altura
- Equipos usados para medir el diámetro
- Forma o condición del tronco
- Número de colección botánica

#### Lianas:

- Número de la subparcela
- Coordenadas X e Y estimadas desde la parte izquierda inferior de la parcela
- Etiqueta
- Condición de la liana viva
- Diámetro (mm) a 1,3 m a lo largo del tallo
- Diámetro (mm) a 1,3 m de altura vertical
- Diámetro máximo por debajo de 2,5 m
- Altura del diámetro máximo por debajo de 2,5 m
- Número del árbol con la liana en el dosel
- Número del árbol más afectado por la liana en el dosel.
- Técnica de medición de los diámetros (cinta métrica, estimada, desconocida, calibrador)

#### Parcela

- Latitud / Longitud de los vértices principales de la parcela.
- Elevación (msnm) de los vértices de la parcela
- Orientación de los límites de la parcela
- Marcas locales para auxiliar la reubicación de la parcela

**4.2.4 Colección botánica.** Toda especie que no se logró identificarse con el 100% de confianza en campo, se colectó con copia para su posterior identificación en herbario. Las muestras fueron prensadas e identificadas con las iniciales del colector y el número de su respectiva colección. La prensa de las muestras señaló el nombre de la parcela y la ubicación a la cual corresponde, con su respectivo colector, número de colección y número del árbol del que fue tomada la muestra.

En la toma de datos se registró a cada árbol colectado su número de colección, además, de características propias de cada especie, como, por ejemplo, presencia o no exudado, color de la corteza, color de exudado. Se anexó una fotografía si era posible. Luego de ser prensadas las muestras se alcoholizaron al 70% para conservarlas mientras se trasladaban al herbario.

Todas las muestras colectadas fueron enviadas a identificación al herbario de la Universidad del Tolima.

### **4.3 Procesamiento y análisis de datos**

**4.3.1 Depuración de datos.** Los datos fueron ordenados por cada variable y depurados. Para corregir los nombres científicos se utilizó la interfaz web TNRS (Taxonomic Name Resolution Service) (Boyle *et al.*, 2013). La depuración de la base de datos se realizó en Microsoft Excel y cuando fue necesario en el paquete estadístico R (R Core Team, 2018).

**4.3.2 Estructura física.** Se calculó a partir de diferentes indicadores como: Índice de valor de importancia (IVI), el cual es el resultado de la sumatoria de la abundancia, frecuencia y dominancia relativa por especie (permite calcular es peso ecológico de cada especie dentro del bosque).

La abundancia hace referencia al número de individuos de cada especie dentro de la parcela muestreada, por otro lado, la frecuencia mide la presencia o ausencia de determinada especie dentro de la parcela muestreada, lo que proporciona una idea de la homogeneidad del bosque. La dominancia, es la cantidad de área basal de determinada especie en relación con el área total por unidad de área, muestra el espacio que ocupa la especie en cierta comunidad.

$$IVI = Ab\% + Fr\% + D\% \text{ (Curtis y McIntosh, 1951).}$$

**1. Abundancia relativa (Ab%)**

$$Ab\% = (n_i / N) \times 100 \text{ (Lamprecht, 1990)}$$

Donde:

$n_i$ : número de individuos de la  $i$ -ésima especie

$N$ : número total de individuos en la muestra

**2. Abundancia absoluta (Aba):** Es el número de individuos de una especie en una parcela (Lamprecht, 1990).

**3. Frecuencia relativa (Fr%)**

$$\text{Fr}\% = (\text{FrAni} / \text{FrAt}) \times 100 \text{ (Melo, 2000)}$$

Dónde:

FrAni: frecuencia absoluta de una especie

FrAt: frecuencia absoluta de todas las especies

#### **4. Frecuencia absoluta (FrA)**

$$\text{FrA} = (\text{Fi}/\text{Ft}) * 100 \text{ (Melo, 2000)}$$

Dónde:

Fi: Frecuencia absoluta de la i-ésima especie

Ft: total de las frecuencias en el muestreo

#### **5. Dominancia relativa (D%)**

$$\text{D}\% = (\text{DaS} / \text{DaT}) \times 100 \text{ (Lamprecht, 1990)}$$

Dónde:

DaS: Dominancia absoluta de una especie

DaT: Dominancia absoluta de todas las especies

#### **6. Dominancia absoluta (Da)**

$$Da = Gi/Gt \text{ (Lamprecht, 1990)}$$

Dónde:

Gi: Área basal en m<sup>2</sup> de la i-ésima especie

Gt: Área basal en m<sup>2</sup> de todas las especies

**4.3.2.1 Densidad.** Se determina mediante la relación de número de individuos por hectárea. Muestra la abundancia de individuos dentro de la unidad de área. Las parcelas de este estudio son de una hectárea, por lo tanto, el número de individuos muestreados correspondió a la densidad arbórea de la parcela.

**4.3.2.2 Distribución diamétrica.** Los valores de las observaciones tienen una distribución determinada. La distribución total de las observaciones (individuos muestreados) por clase diamétrica para un bosque natural tropical no alterado presenta una curva como J-invertida, lo que indica que el número de árboles disminuye a medida que aumenta el diámetro (Ferreira, 1990).

Las curvas de distribución diamétricas se realizaron con el fin de caracterizar la estructura horizontal de las coberturas vegetales, para obtener dicha curva se organizaron los DAP por clase diamétrica y marca de clase en cada una de las parcelas, posteriormente, se graficó la distribución de acuerdo al número de individuos presentes en cada clase diamétrica o por marca de clase. Esto también permitió observar posibles señales de alteración antrópica.

**4.3.2.3 Estimación de la biomasa aérea.** A nivel nacional, estudios realizados por Álvarez *et al.* (2012), probaron un conjunto de modelos alométricos propuestos por Chave *et al.* (2005) (Tabla 2) (algoritmo 1) y basadas en las zonas de vida de Holdridge, Grenke, Hatheway, Liang &

Tosi, (1971). Dichas ecuaciones permiten estimar para cada individuo la biomasa aérea (AGB) en peso seco (kg). Estas ecuaciones utilizan variables dasométricas (como muestra la Tabla 2) y consideran variables climáticas.

Tabla 2.

*Ecuación alométrica para biomasa Chave Tipo II*

<b>Algoritmo 1: Ecuación alométrica</b>
$\ln(\text{AGB}) = a + b_1 \ln(D) + b_2 (\ln(D))^2 + b_3 (\ln(D))^3 + d \ln(\rho)$

En este ejercicio se hizo uso de estas propuestas para evaluar la acumulación de biomasa, y se comparó con los valores obtenidos por Álvarez *et al.* (2012). Los modelos de Chave *et al.* (2005) y Álvarez *et al.* (2012) son ecuaciones propuestas para árboles, debido a la existencia de otros hábitos de crecimiento en las parcelas de estudio se utilizó el modelo de Goodman *et al.* (2013) para estimar la biomasa aérea de palmas y otras especies con hábitos de crecimiento similares, como los helechos arbóreos y los Espeletia. La biomasa de cada parcela se expresa en toneladas de peso seco por hectárea y corresponde a la sumatoria de biomasa en kg de cada individuo dentro de la parcela, dividido en 1000. En la Tabla 3, se presenta cada ecuación.

Tabla 3.

*Ecuaciones alométricas y sus respectivos coeficientes propuestos por cada uno de los autores para la estimación de biomasa aérea.*

Zona de vida	a	b <sub>1</sub>	b <sub>2</sub>	b <sub>3</sub>	D	Hábito	Fuente
<b>AGB=EXP(3.13-1.536*ln(D)+1.169*(ln(D))<sup>2</sup>-0.122*(ln(D))<sup>3</sup>+1.767*ln(ρ))</b>							
bs-T & bs-ST	3,652	-1,697	1,169	-0,122	1,285	Árbol	Álvarez <i>et al.</i> , 2012

<b>bp-T</b>	1,662	-1,114	1,169	-0,122	0,331	Árbol	Álvarez <i>et al.</i> , 2012
<b>bh-T</b>	2,406	-1,289	1,169	-0,122	0,445	Árbol	Álvarez <i>et al.</i> , 2012
<b>bh-PM</b>	1,960	-1,098	1,169	-0,122	1,061	Árbol	Álvarez <i>et al.</i> , 2012
<b>bp-MB</b>	1,836	1255	1,169	-0,122	-0,222	Árbol	Álvarez <i>et al.</i> , 2012
<b>bp-M</b>	3,130	-1,536	1,169	-0,122	1,767	Árbol	Álvarez <i>et al.</i> , 2012
<b>Todas</b>	3,103	-1,794	1,290	-0,128	0,819	Árbol	Álvarez <i>et al.</i> , 2012
<b>AGB=ρ*EXP(a +b<sub>1</sub>*ln(D)+b<sub>2</sub>*(ln(D))<sup>2</sup>-b<sub>3</sub>* (ln(D))<sup>3</sup>)</b>							
<b>Seco</b>	-0.667	1.784	0.207	-0.0281	-	Árbol	Chave <i>et al.</i> , 2005
<b>Húmedo</b>	-1.499	2.148	0.207	-0.0281	-	Árbol	Chave <i>et al.</i> , 2005
<b>Pluvial</b>	-1.239	1.980	0.207	-0.0281	-	Árbol	Chave <i>et al.</i> , 2005
<b>AGB= EXP(a +b<sub>1</sub>*ln(D))</b>							
<b>Todas</b>	-3.3488	2.7483	-	-	-	Palma, Helecho arbóreo	Goodman <i>et al.</i> , 2013

Nota: Dónde: a, b<sub>1</sub>, b<sub>2</sub>, b<sub>3</sub>, d: son coeficientes del modelo. AGB: estimación de biomasa en kg.

D: Diámetro en cm. ρ: Densidad de la madera (g/cm<sup>3</sup>).

**4.3.3 Variables estructurales vs altitud y precipitación.** Para predecir la relación entre variables estructurales de los bosques naturales y variables meteorológicas, se ajustaron modelos de regresión (Dagnino, 2014). Se relacionaron variables estructurales como área basal, densidad arbórea, DAP, biomasa aérea y densidad de la madera con la altitud y la precipitación. Se realizó un análisis exploratorio del modelo de regresión que más se ajustó a nuestros datos. Por último,

para que las regresiones se ajustaran se eliminaron las parcelas de bh-T a 108 m s. n. m, bs-T a 277 m s. n. m y páramo a 3222 m s. n. m, ya que son parcelas que presentaron diferencias significativas en sus variables estructurales con respecto a las demás parcelas llevando a desajustar el modelo.

**4.3.4 Relaciones entre variables estructurales y meteorológicas.** Para determinar las relaciones entre las variables estructurales (área basal, densidad arbórea, DAP, biomasa aérea y densidad de la madera) con las 19 variables meteorológicas obtenidas del modelo World Clim, se realizaron correlaciones de Pearson, pero por efecto de la correlación se eliminaron las parcelas de bh-T a 108 m s. n. m, bs-T a 277 m s. n. m y páramo a 3222 m s. n. m. De esta manera se determinó la existencia o no de correlaciones significativas (positivas o negativas), realizando el análisis para cada una de ellas. Todos los análisis se desarrollaron en el software libre estadístico R (R Core Team, 2018) y Excel 2013.

## 5. Resultados

### 5.1 Estructura física

#### **Bosque húmedo tropical – 108 m s. n. m.**

**Abundancia:** La especie más abundante en esta parcela fue: *Euterpe oleracea* con un total de 234 (47,56%) individuos, seguida de *Inga multijuga* con 68 (13,82%) individuos y *Xylopia discreta* (Arara) con 66 individuos (13,41%). Mientras que las especies menos abundantes son: *Brownea macrophylla*, *Dilodendron costarricense*, *Ficus paraensis* y *Pterocarpus officinalis* todas con 2 individuos (0,41%) dentro de la parcela.

**Dominancia:** La especie más dominante para esta parcela fue: *Euterpe oleracea* con una área basal de 4,90 m<sup>2</sup> (29,90%), seguida del *Xylopia discreta* con área basal de 2,53 m<sup>2</sup> que representa 18,45% y el *Inga multijuga* con una área basal de 2,53 m<sup>2</sup> (15,45%). Por otro lado, la especie menos abundante fue el *Ficus paraensis* con área de 0,03 m<sup>2</sup>, que corresponde a un 0,19% del área basal total.

**IVI:** La especie con mayor importancia ecológica fue *Euterpe oleracea* con 59,15%, seguida de *Xylopia discreta* con un 43,95%. La especie de menor valor ecológico es el *Ficus paraensis* con un 33,53%.

#### **Bosque húmedo tropical – 125 m s. n. m.**

**Abundancia:** La especie más abundante en esta parcela fue: *Gustavia longifuniculata* con un total de 32 individuos (6,25%), seguida de las especies *Clathrotropis brachypetala* y *Ephedranthus colombianus* con 20 individuos (3,91%) y 18 (3,52%), respectivamente. Mientras que las morfoespecies menos abundantes se encuentra un total de 63 con una muestra cada una, entre ellas están: *Alchorneopsis sp*, *Allophylus amazonicus*, *Aniba hostmanniana*, *Aptandra tubicina*, *Brosimum 1*, *Buchenavia sp*, *Casearia aculeata*, *Ceiba pentandra*, *Chrysophyllum sp*, *Cordia cylindrostachya*, *Coussarea paniculata*, *Dacryodes sp*, *Dilodendron costarricense*, *Enterolobium sp*, *Ephedranthus sp*, *Erythrina berteriana*, *Garcinia intermedia*, *Guapira costaricana*, *Guatteria sp*, *Herrania albiflora*, *Hirtella mutisii*, *Inga marginata*, *Inga pezizifera*, *Lacmellea panamensis*, *Lindackeria laurina*, *Machaerium capote*, *Machaerium glabratum*, *Naucleopsis glabra*, *Neea amplifolia*, *Ocotea sp*, *Omphalea diandra*, *Pouteria caimito*, *Pouteria glomerata*, *Protium divaricatum*, *Pterocarpus sp*, *Quararibea sp*, *Randia armata*, *Rollinia sp*, *Sapium glandulosum*, *Schefflera morototoni*, *Siparuna thecaphora*, *Sorocea pubivena*, *Swartzia cardiosperma*, *Swartzia myrtifolia*, *Tabebuia sp*, *Turpinia sp*, *Virola sp*, *Zanthoxylum sp*.

**Dominancia:** La especie más dominante en esta parcela fue: *Cavanillesia platanifolia* con un área basal de 2,99 m<sup>2</sup>, que representa una abundancia del 12,91%, seguida de la especie *Helianthostylis sprucei* con un área basal de 1,20 m<sup>2</sup> (5,17%) y el *Pseudobombax sp* con un área basal de 1,05 m<sup>2</sup> (4,53%) de la abundancia. Mientras que las morfoespecies menos abundante son: *Indet EUPHORBIACEAE*, *Lindackeria laurina*, *Sapium glandulosum*, *Swartzia*, *cardiosperma*, *Indet LAURACEAE2* y el *Protium 2*, con una área basal de 0,01 a 0,03% de la dominancia de la parcela.

**IVI:** La especie de mayor importancia ecológica en esta parcela fue la *Cavanillesia platanifolia* con un 38,42%, seguida por la especie *Gustavia longifuniculata* (36,70%). Las morfoespecies de menor importancia ecológica fueron: *Cordia cylindrostachya*, *Herrania albiflora*, *Randia armata*, *Garcinia intermedia*, *Virola sp*, *Neea 3*, *Indet MALPIGHIACEAE*, *Indet EUPHORBIACEAE*, *Lindackeria laurina*, *Sapium glandulosum*, *Swartzia cardiosperma*, *Indet LAURACEAE2*, *Protium 2*, *Machaerium capote*, *Turpinia sp*, *Indet LAURACEAE1*, *Brosimum 1*, *Allophylus amazonicus* y la *Indet MALPIGHIACEAE*, todas con un 33,41%.

#### **Bosque húmedo tropical – 172 m s. n. m.**

**Abundancia:** La especie más abundante en esta parcela fue la *Tapirira guianensis* la cual presentó 206 individuos, que representan el 29,94% de la abundancia total, seguida por las especies de *Xylopia aromatica* que tiene 68 individuos y representa el 9,88% de la abundancia y la *Miconia spicellata* con 64 individuos (9,30%). Por otro lado, las morfoespecies menos abundantes son: *Abarema jupunba*, *Aniba perutilis*, *Brosimum guianense*, *Byrsonima crassifolia*, *Chromolucuma rubriflora*, *Cordia bicolor*, *Couepia 1*, *Couratari guianensis*, *Diospyros artanthifolia*, *Endlicheria 1*, *Erythroxylum 3*, *Eugenia dittocrepis*, *Ficus máxima*, *Gustavia romeroi*, *Heisteria 3*, *Hirtella 3*, *Inga heterophylla*, *Inga oerstediana*, *Jacaranda hesperia*, *Matayba 2*, *Oxandra venezuelana*,

*Piper trigonum*, *Pourouma bicolor*, *Senegalia polyphylla*, *Simaba cedron*, *Sloanea 2*, *Tabernaemontana markgrafiana* y la *Vismia macrophylla*, representadas por un sólo individuo y corresponde al 0,15%.

**Dominancia:** La especie más dominante fue *Tapirira guianensis* con un área basal de 5,26 m<sup>2</sup>, lo cual representa un 35,84%; seguida por las especies *Xylopia aromatica* e *Inga pezizifera*, con áreas basales de 1,80 m<sup>2</sup> (9,88%) y 1,02 m<sup>2</sup> (3,78%), respectivamente. La especie menos dominante fue *Simaba cedron* con un área basal de 0,01 m<sup>2</sup> y representa un 0,05% de la abundancia de la parcela.

**IVI:** La especie de mayor importancia ecológica en esta parcela fue la *Tapirira guianensis* con un porcentaje de 55,26%, seguida de las especies *Xylopia aromatica* y *Miconia spicellata* con un 40,71% y 38,33%, respectivamente. Por otra parte, las morfoespecies de menor importancia ecológica fueron: *Matayba 2*, *Gustavia romeroi*, *Heisteria 3*, *Diospyros artanthifolia*, *Erythroxylum 3*, *Simaba cedron* y *Sloanea 2*, con un 33,40%.

#### **Bosque seco tropical – 277 m s. n. m.**

**Abundancia:** La especie más abundante en esta parcela fue la *Cordia panamensis* con un total de 54 individuos que representan el 21,60% de la abundancia total, seguida de las especies *Guazuma ulmifolia* con 38 individuos (15,20%) y la *Machaerium arboreum* con 27 individuos (10,80%). Las morfoespecies menos abundantes con un sólo individuo fueron: *Arrabidaea 1*, *Bignonia aequinoctialis*, *Cochlospermum vitifolium*, *Crataeva tapia*, *Croton 1*, *Jacaranda caucana* y *Solanum arboreum*, (0,40%).

**Dominancia:** La especie que dominó en esta parcela fue *Guazuma ulmifolia* con área basal de 1,90 m<sup>2</sup> y representó el 22,35% de la dominancia, seguida por las especies *Pterocarpus acapulcensis* y *Cordia panamensis* con el 19,27 y 11,75%, respectivamente. Mientras que las

especies menos dominantes fueron: *Jacaranda caucana* y *Bignonia aequinoctialis* con áreas basales de 0,01 m<sup>2</sup> (0,09%).

**IVI:** La especie que presentó la mayor importancia ecológica fue *Guazuma ulmifolia* con 45,85%, seguida de *Cordia panamensis* y *Pterocarpus acapulcensis* con porcentajes de 44,45% y 42,29%, respectivamente. Las especies de menor importancia ecológica para esta parcela fueron *Jacaranda caucana* y *Bignonia aequinoctialis* con un 33,50%.

#### **Bosque húmedo premontano – 1733 m s. n. m.**

**Abundancia:** En esta parcela la especie que presentó mayor abundancia fue *Pouteria torta* con 79 individuos que representan el 15,34% de la abundancia total, seguida de las especies *Aniba perutilis* con 78 individuos (15,15%) y *Quercus humboldtii* con 44 individuos que equivalen al 8,54%. Las morfoespecies menos abundantes fueron: *Alchornea 1*, *Alchornea costaricensis*, *Brunellia 1*, *Cecropia telealba*, *Ficus 1*, *Freziera arbutifolia*, *Garcinia 1*, *Indet Indet*, *Myrcia 1*, *Myrsine coriacea*, *Ocotea 1* y *Trichilia 1*, representadas un individuo dentro de la parcela que equivale al 0,19% de la abundancia.

**Dominancia:** La especie más dominante en esta parcela fue *Pouteria torta* con un área basal de 5,11 m<sup>2</sup> lo que representa un 20,25% de la abundancia total, seguida de las especies *Quercus humboldtii* con una área basal de 4,50 m<sup>2</sup> que representa el 17,84% y *Aniba perutilis* con área basal de 3,12 m<sup>2</sup> (15,15%). La morfoespecie de menor dominancia corresponde a *Ficus 1* con un área de 0,01 m<sup>2</sup>, representando tan sólo el 0,03%.

**IVI:** La especie con mayor importancia ecológica en esta parcela fue *Pouteria torta* con el 45,20%, seguida de las especies *Aniba perutilis* con el 42,50% y *Quercus humboldtii* con 42,13%. Las morfoespecies de menor importancia ecológica corresponden a: *Myrsine coriácea*, *Alchornea costaricensis*, *Alchornea 1*, *Ficus 1* y *Indet Indet* con el 33,41% cada una.

**Bosque muy húmedo premontano – 1824 m s. n. m.**

**Abundancia:** Para esta parcela la especie de mayor abundancia correspondió a *Alfaroa colombiana* con 131 individuos, que representan el 17,51% de la abundancia total, seguida de las especies *Quercus humboldtii* con 86 individuos que representan el 11,50% y *Ocotea costulata* con 49 individuos representando el 6,55%. Las morfoespecies menos abundantes con un individuo en la parcela son: *Aiouea 1*, *Allophylus 3*, *Aniba 9*, *Aniba puchury-minor*, *Cyathea microphylla*, *Eugenia biflora*, *Ficus 11*, *Gordonia pubescens*, *Indet NYCTAGINACEAE1*, *Meliosma glossophylla*, *Morus 1*, *Ocotea 1*, *Ocotea 11*, *Palicourea garciae*, *Persea 5*, *Persea cuneata*, *Persea sericea*, *Pithecellobium 2*, *Pleurothyrium 3*, *Rhodostemonodaphne 3*, *Ruagea glabra*, *Sapium 2*, *Tetrorchidium gorgonae* y *Vismia baccifera*, representan tan solo el 0,13% de la abundancia total.

**Dominancia:** La especie más dominante en esta parcela fue *Quercus humboldtii* con un área basal de 4,98 m<sup>2</sup> que representa el 22,71% de la abundancia total, seguida de las especies *Alfaroa colombiana* con un área basal de 2,86 m<sup>2</sup> que representa el 13,05% y *Licania incana* con una área basal de 1,91 m<sup>2</sup> (8,73%). Las morfoespecies menos abundantes en esta parcela fueron *Aniba 9*, *Aniba puchury-minor*, *Cyathea microphylla*, *Eugenia biflora*, *Morus 1*, *Ocotea 1*, *Ocotea 11*, *Ruagea glabra*, *Sapium 2* y *Vismia baccifera*, con áreas basales de 0,01 m<sup>2</sup> que representan tan solo el 0,04% de la dominancia.

**IVI:** La especie de mayor importancia ecológica fue *Quercus humboldtii* con un 44,74%, seguida de *Alfaroa colombiana* con un 43,52% y *Licania incana* con un 37,85%. Las morfoespecies que representaron la menor importancia ecológica corresponden a: *Palicourea garciae*, *Rhodostemonodaphne 3*, *Cyathea microphylla*, *Morus 1*, *Sapium 2*, *Ruagea glabra*, *Aniba*

9, *Aniba puchury-minor*, *Eugenia biflora*, *Ocotea 1*, *Ocotea 11* y *Vismia baccifera* que representan el 10,17% cada una.

#### **Bosque muy húmedo montano bajo – 2118 m s. n. m.**

**Abundancia:** En esta parcela la especie que presentó la mayor abundancia fue *Alfaroa colombiana* con 143 individuos que representan el 16,03%, seguida de las especies *Protium hebetatum* con 108 individuos (12,11%) y *Quercus humboldtii* con 83 individuos representando el 9,30%. Por otra parte, las morfoespecies menos abundantes son: *Alchornea sp*, *Drimys granadensis*, *Euterpe precatória*, *Gordonia pubescens*, *Hieronyma moritziana*, *Ilex nervosa*, *Miconia theaezans*, *Myrsine coriácea*, *Nectandra 2*, *Ocotea smithiana*, *Podocarpus oleifolius*, *Rhamnus goudotiana*, *Satyria sp*, *Symplocos 1*, *Symplocos 2*, *Symplocos 3*, *Symplocos 4* y *Symplocos 5*, con solo un individuo cada una, representan tanto solo el 0,11%.

**Dominancia:** La especie más dominante con un área basal de 5,08 m<sup>2</sup> fue el *Quercus humboldtii*, representando el 22,72% de la dominancia total, seguida de las especies *Alfaroa colombiana* con un área basal de 2,68 m<sup>2</sup> que representan el 11,98% y *Licania incana* con un área basal de 1,99 m<sup>2</sup> (8,89%). Las morfoespecies menos dominantes fueron: *Alchornea sp*, *Gordonia pubescens*, *Miconia theaezans*, *Rhamnus goudotiana* y *Satyria sp*, con solo un individuo, cada una, dentro de la parcela y representan el 0,04% de la dominancia total.

**IVI:** Las tres especies de mayor importancia ecológica correspondieron a: *Quercus humboldtii*, *Alfaroa colombiana* y *Protium hebetatum*, con valores de 44,01%, 42,67% y 39,88% respectivamente. Mientras que las morfoespecies de menor valor ecológico fueron: *Alchornea sp*, *Miconia theaezans*, *Rhamnus goudotiana* y *Satyria sp*, con un solo individuo, representando tan solo el 33,38%.

#### **Bosque muy húmedo montano bajo 2 – 2118 m s. n. m.**

**Abundancia:** Las tres especies de mayor abundancia son: *Alfaroa colombiana* con 204 individuos que representan el 21,79%, *Protium hebetatum* con 94 individuos que representan el 10,04% y el *Quercus humboldtii* con 79 individuos que representan el 8,44%. Las morfoespecies menos abundantes con un solo individuo son: *Brunellia goudotii*, *Brunellia sibundoya*, *Casearia sp*, *Eugenia biflora*, *Geonoma sp*, *Gordonia pubescens*, *Hedyosmum translucidum*, *Meliosma sp*, *Nectandra weddellii*, *Ocotea 1*, *Persea cuneata*, *Persea sericea*, *Rhamnus granulosa* y *Vismia baccifera*, estas representan tan solo el 0,11%.

**Dominancia:** Esta parcela es dominada por la especie *Quercus humboldtii* con un área basal de 5,11 m<sup>2</sup> representando el 21,84% de la dominancia total, seguida por la especie *Alfaroa colombiana* con un área basal de 3,92 m<sup>2</sup> que representa el 16,78% y *Licania incana* con un área basal de 1,89 m<sup>2</sup> lo que representa el 8,07%. La especie menos dominante es *Hedyosmum translucidum* con un área basal de 0,01 m<sup>2</sup> lo que representa un 0,03% de la dominancia total.

**IVI:** Las especies de mayor importancia ecológica en esta parcela son *Alfaroa colombiana* con 46,19%, *Quercus humboldtii* con 43,43% y *Protium hebetatum* con 38,71%. Las morfoespecies de menor importancia ecológica son: *Eugenia biflora*, *Rhamnus granulosa*, *Geonoma sp*, *Hedyosmum translucidum* y *Nectandra weddellii* con un 33,38% cada una.

#### **Bosque muy húmedo montano bajo – 2281 m s. n. m.**

**Abundancia:** La especie más abundante en esta parcela corresponde a *Protium hebetatum* con 187 individuos que representan el 22,37%, seguida de *Cyathea delgadii* con 68 individuos que equivale al 8,13% y *Ocotea costulata* con 43 individuos (5,14%). Las morfoespecies menos abundantes son 31, con un solo individuo cada una, estas son: *Baccharis sp*, *Chrysochlamys sp*, *Chrysophyllum 1*, *Clusia 1*, *Cyathea 2*, *Cybianthus marginatus*, *Dendropanax sp*, *Elaeagia myriantha*, *Graffenrieda 2*, *Hedyosmum goudotianum*, *Helicostylis 2*, *Helicostylis sp*, *Heliocarpus*

*americanus*, *Hieronyma scabrida*, *Ilex* 2, *Ilex danielis*, *Indet ASTERACEAEsp*, *Indet MORACEAE1*, *Indet MYRSINACEAE*, *Indet MYRTACEAE1*, *Inga sierrae*, *Meriania longifolia*, *Miconia* 2, *Mortoniendron* 1, *Myrsine coriácea*, *Palicourea garciae*, *Panopsis metcalffii*, *Persea cuneata*, *Persea mutisii*, *Satyria* 1 y *Styrax sp*, cada una representa tan solo 0,12% de la abundancia total.

**Dominancia:** La especie más dominante con un área basal de 5,06 m<sup>2</sup> es *Protium hebetatum* (20,90%), seguida de *Podocarpus guatemalensis* con 9,68% y la *Cyathea delgadii* con 9,63%. Las morfoespecies menos dominantes con un área basal de 0,01 m<sup>2</sup> son: *Baccharis sp*, *Graffenrieda* 2, *Hieronyma scabrida*, *Indet ASTERACEAEsp*, *Inga sierrae* y *Palicourea garciae*, proporcional al 0,03% de la dominancia.

**IVI:** En esta parcela la especie de mayor importancia ecológica fue *Protium hebetatum* con un porcentaje de 47,76, seguida de *Cyathea delgadii* con un 39,26% y *Podocarpus guatemalensis* con un 37,60%. Mientras que las morfoespecies menos significativas ecológicamente son: *Baccharis sp*, *Graffenrieda* 2, *Hieronyma scabrida*, *Indet ASTERACEAEsp*, *Inga sierrae* y *Palicourea garciae* con un 33,38%.

#### **Bosque muy húmedo montano bajo – 2398 m s. n. m.**

**Abundancia:** La morfoespecie con una mayor abundancia fue *Beilschmiedia* 1 con 78 individuos en toda la parcela, lo que representa un 10,13% del total de la abundancia, seguida por *Protium cuneatum* con 56 individuos un 7,27% y *Cyathea delgadii* con 49 individuos, representando el 6,36%. Por otra parte, las morfoespecies menos abundantes son: *Aiouea dubia*, *Brunellia sibundoya*, *Clidemia septuplinervia*, *Clusia ducuoides*, *Cordia acuta*, *Couepia racemosa*, *Cyathea* 3, *Cyathea* 4, *Cybianthus frigidicolus*, *Eugenia* 3, *Ficus mutisii*, *Freziera* 1, *Gaiadendron punctatum*, *Guettarda aromatica*, *Hieronyma duquei*, *Ilex nervosa*, *Indet THEACEAE*, *Miconia*

*jahnii*, *Miconia theaezans*, *Nectandra* 4, *Palicourea garciae*, *Panopsis* 1, *Perrottetia* 1, *Persea* 1, *Piper cabéllense*, *Rhamnus sphaerosperma*, *Rhodostemonodaphne* 2, *Schefflera* 2, *Schefflera bejucosa*, *Siparuna conica* y *Turpinia occidentalis*, con solo un individuo por especie proporcional al 0,13% de la abundancia.

**Dominancia:** La especie más dominante en esta parcela fue *Ladenbergia crassifolia* con un área basal de 3,56 m<sup>2</sup> representando el 12,08%, seguida de la morfoespecie *Beilschmiedia* 1 con un área basal de 3 m<sup>2</sup> que equivale al 10,19% y la *Alchornea grandiflora* con un área basal de 1,89 m<sup>2</sup> lo que representa el 6,43%. Las morfoespecies menos abundantes con un área basal de 0,01 m<sup>2</sup> (0,03%) son: *Cyathea* 3, *Cyathea* 4, *Cybianthus frigidicolus*, *Hieronyma duquei*, *Miconia theaezans*, *Panopsis* 1, *Perrottetia* 1, *Piper cabéllense*, *Rhamnus sphaerosperma* y *Siparuna conica*.

**IVI:** Las morfoespecies de mayor importancia ecológica son: *Beilschmiedia* 1, *Ladenbergia crassifolia* y *Alchornea grandiflora* con 40,11%, 39,44% y 37,38%, respectivamente. Mientras que las morfoespecies de menor importancia ecológica son: *Schefflera bejucosa*, *Palicourea garciae*, *Schefflera* 2, *Freziera* 1, *Aiouea dubia*, *Clusia ducuides*, *Cyathea* 3, *Cyathea* 4, *Cybianthus frigidicolus*, *Hieronyma duquei*, *Miconia theaezans*, *Panopsis* 1, *Perrottetia* 1, *Piper cabéllense*, *Rhamnus sphaerosperma* y *Siparuna conica* con 33,39%.

#### **Bosque húmedo montano bajo – 2519 m s. n. m.**

**Abundancia:** La especie que obtuvo la mayor abundancia en esta parcela fue: *Cyathea delgadii* con 77 individuos que representan el 11,68% de la abundancia total, seguida por *Meriania septuplinervis* con 63 individuos equivalente al 9,56% y *Cyathea straminea* con 34 individuos correspondiente al 5,16%. Las morfoespecies menos abundantes son: *Bocconia frutescens*, *Brugmansia aurea*, *Cecropia* 2, *Cedrela montana*, *Cyathea* 3, *Dussia* 1, *Dussia* 2, *Eugenia* 1,

*Freziera karsteniana*, *Guettarda crispiflora*, *Havetiopsis flexilis*, *Hedyosmum crenatum*, *Hieronyma moritziana*, *Ilex caliana*, *Ladenbergia* 2, *Oreopanax morototoni*, *Piptocarpha paradoxa* y *Rhodostemonodaphne* 2, con un solo individuo que representa tan solo el 0,15% de la abundancia total.

**Dominancia:** La especie más dominante en esta parcela con un área basal de 2,97 m<sup>2</sup> y representando el 9,41% de la dominancia total fue *Cyathea delgadii*, seguida de *Meriania septuplinervis* con el 7,11% y *Ocotea floribunda* con el 6,14% de la dominancia total. Mientras que las morfoespecies menos dominantes con áreas basales de 0,01 m<sup>2</sup> (0,03%) cada una son: *Bocconia frutescens*, *Brugmansia aurea*, *Cecropia* 2, *Cedrela montana* y *Hedyosmum crenatum*.

**IVI:** La especie de mayor importancia ecológica en esta parcela fue: *Cyathea delgadii* con un 40,37%, seguida de *Meriania septuplinervis* con 38,89% y *Sapium stylare* con un 36,25%. Mientras que las morfoespecies de menor importancia ecológica con un 33,39% son: *Bocconia frutescens*, *Brugmansia aurea*, *Cecropia* 2 y *Cedrela montana*.

#### **Bosque húmedo montano – 2689 m s. n. m.**

**Abundancia:** La especie de mayor abundancia en esta parcela es *Quercus humboldtii* con 139 individuos, equivalente al 37,97% del total de la abundancia, seguida de la morfoespecie *Indet indet1* con 44 individuos (12,02%) y *Freziera arbutifolia* con 31 individuos (8,47%). Mientras que las morfoespecies menos abundantes con tan solo un individuo en la parcela son: *Aiouea* 3, *Bellucia* 2, *Cornus peruviana*, *Dicksonia sellowiana*, *Dryopteris wallichiana*, *Ficus* sp, *Gaultheria buxifolia*, *Guettarda crispiflora*, *Indet CELASTRACEAE3*, *Lippia* 1, *Miconia* 3, *Miconia* 4, *Miconia* 5, *Miconia* 6, *Miconia* 7, *Myrcianthes* 2, *Myrica pubescens*, *Myrsine coriácea*, *Nectandra* 1, *Ocotea calophylla*, *Ocotea smithiana*, *Podocarpus oleifolius*, *Rhamnus goudotiana*, *Ruagea*

*glabra*, *Sapium* 2, *Schefflera uribei*, *Styrax* 1, *Trichilia* 1, *Vaccinium* 2 y *Viburnum triphyllum*, que representan tan solo el 0,27% de la abundancia total.

**Dominancia:** El valor más alto de dominancia fue para *Quercus humboldtii* con un área basal de 16,71 m<sup>2</sup> y que representa el 67,73% de la abundancia total, seguido de *Clusia alata* con un área basal de 1,29 m<sup>2</sup> representando el 5,24%. Mientras que las especies con menor dominancia fueron: *Bellucia* 2, *Dryopteris wallichiana*, *Miconia* 3, *Miconia* 6, *Myrcianthes* 2, *Viburnum triphyllum*, dónde cada uno obtuvo 0,03% de la abundancia de la parcela.

**IVI:** La especie con mayor valor ecológico fue el *Quercus humboldtii* con 68,57%, seguida de *Indet indet1* con 38,66% y *Freziera arbutifolia* con 37,39%. Mientras que las morfoespecies de menor importancia son: *Gaultheria buxifolia*, *Bellucia* 2, *Dryopteris wallichiana*, *Miconia* 3, *Miconia* 6, *Myrcianthes* 2 y *Viburnum triphyllum*, con 33,43%.

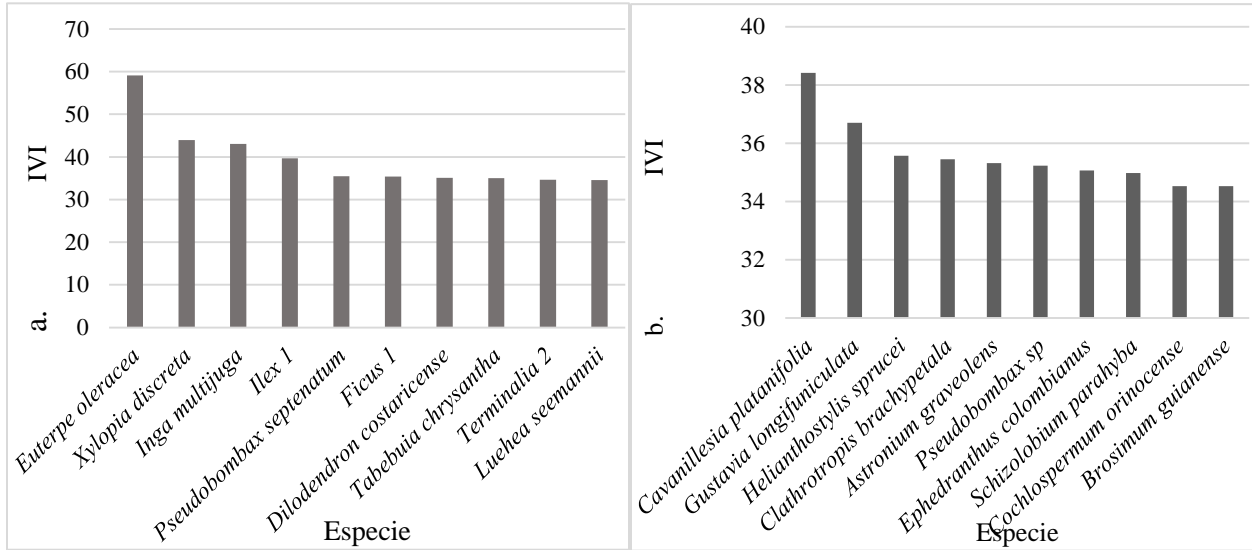
#### **Páramo – 3222 m s. n. m.**

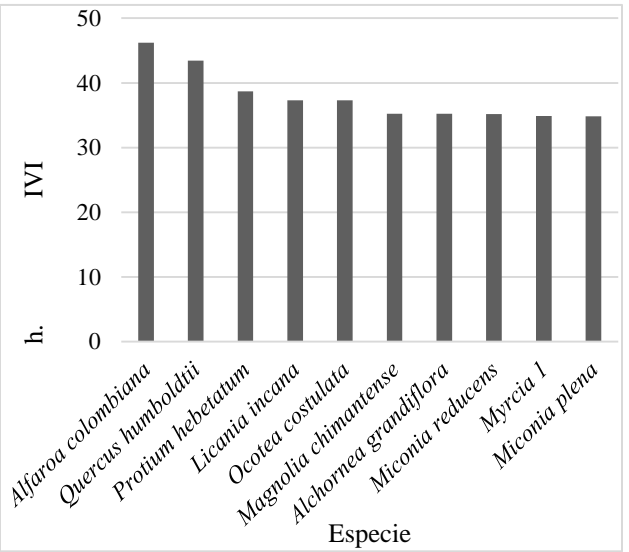
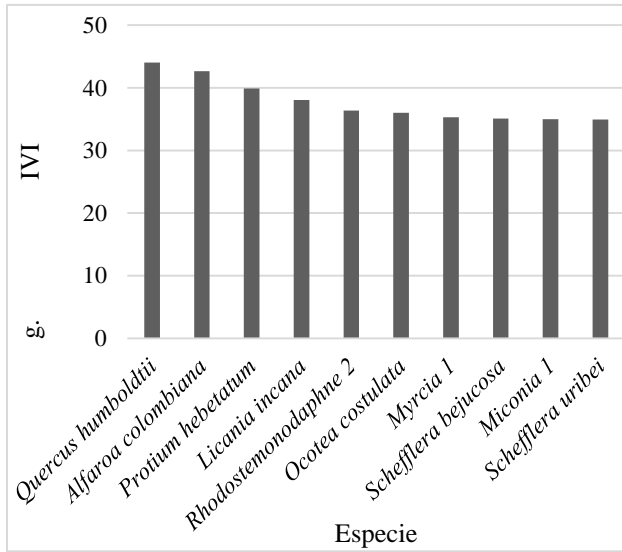
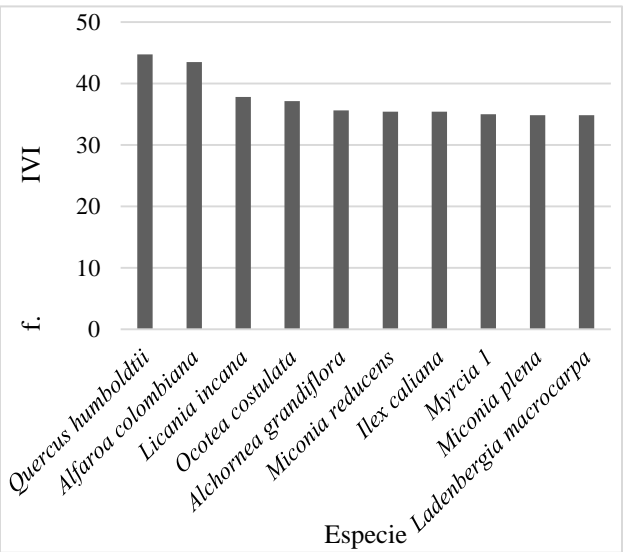
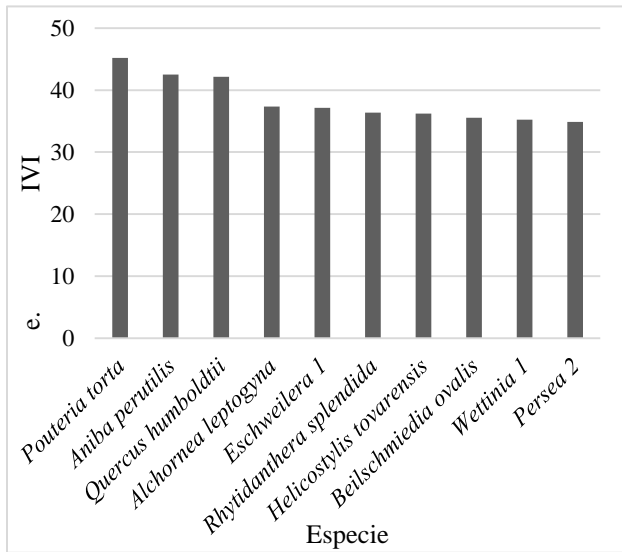
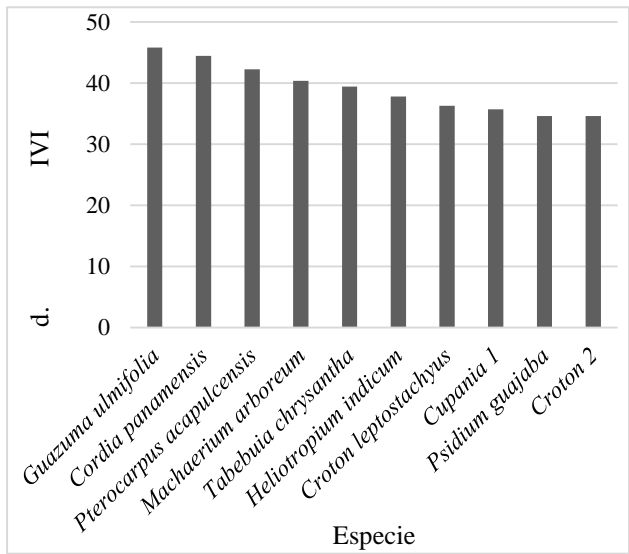
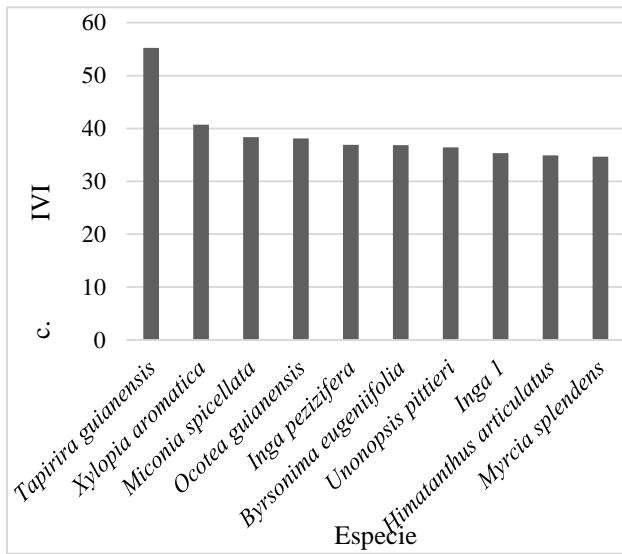
**Abundancia:** Esta parcela sólo presenta 4 morfoespecies, la especie con mayor abundancia es *Espeletia robertii*, la cual presenta 125 individuos y representa el 72,25%, la segunda es *Indet indet1* con 25 individuos, representando un 14,45%, la tercera es *Pentacalia ledifolia* con 20 individuos y un 11,56%, y la última y de menor abundancia es *Acaena* 2 con tan solo tres individuos, representa el 1,73%.

**Dominancia:** La especie que domina en esta parcela es *Espeletia robertii* con un área basal de 3,20 m<sup>2</sup>, representa el 74,17% de la abundancia total, y la morfoespecie menos abundante es *Acaena* 2 con un área basal de 0,04 m<sup>2</sup> que representa el 0,88%.

**IVI:** La especie de mayor importancia ecológica es *Espeletia robertii* con un 82,14% y la morfoespecie de menor importancia es *Acaena* 2 con un 34,21%.

En la Figura 3 (a-m), se presentan las 10 especies más importantes a partir del IVI, por parcela.





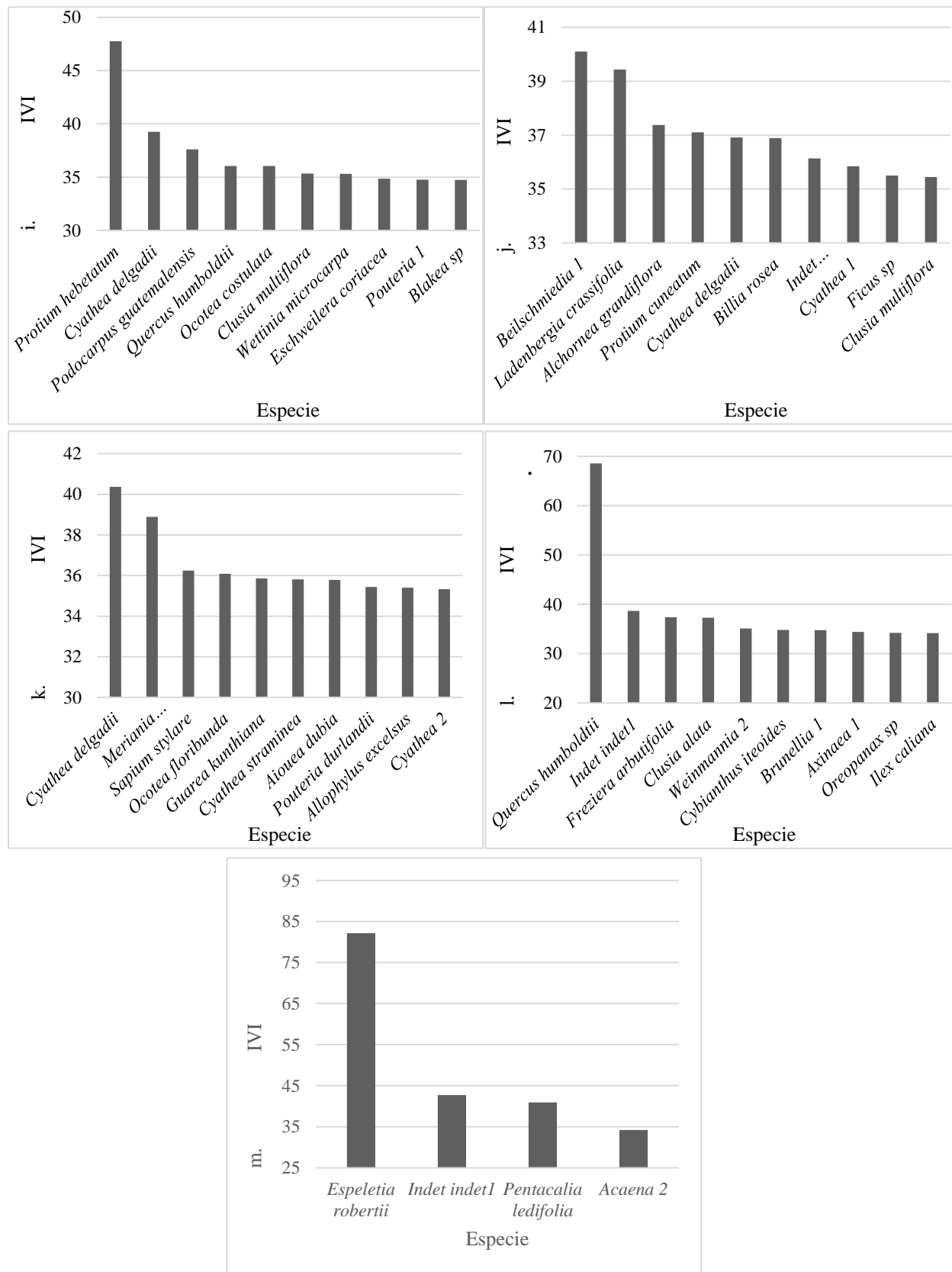


Figura 3. Las 10 especies más importantes a partir del IVI en cada una de las parcelas (a-m).

Dónde a. bh-T - 108 msnm; b. bh-T - 125 msnm; c. bh-T - 172 msnm; d. bs-T - 277 msnm; e. bh-PM - 1733 msnm; f. bmh-PM - 1824 msnm; g. bmh-MB - 2118 msnm; h. bmh-MB\_2 - 2118 msnm; i. bmh-MB - 2281 msnm; j. bmh-MB - 2398 msnm; k. bh-MB - 2519 msnm; l. bh-M - 2689 msnm; m. Páramo - 3222 msnm.

### 5.1.1 Variables estructurales en el gradiente altitudinal

**5.1.1.1 Área basal.** La parcela que obtuvo el mayor valor para área basal está presente a una altitud de 2519 m s. n. m en la zona de vida de bh-MB con un valor de 31,54 m<sup>2</sup>, mientras que la que presentó menor área basal con 4,32 m<sup>2</sup> corresponde a la parcela de elevación de 3222 m s. n. m en páramo. En general, se observa que el área basal incrementa con la altitud (Figura 4a).

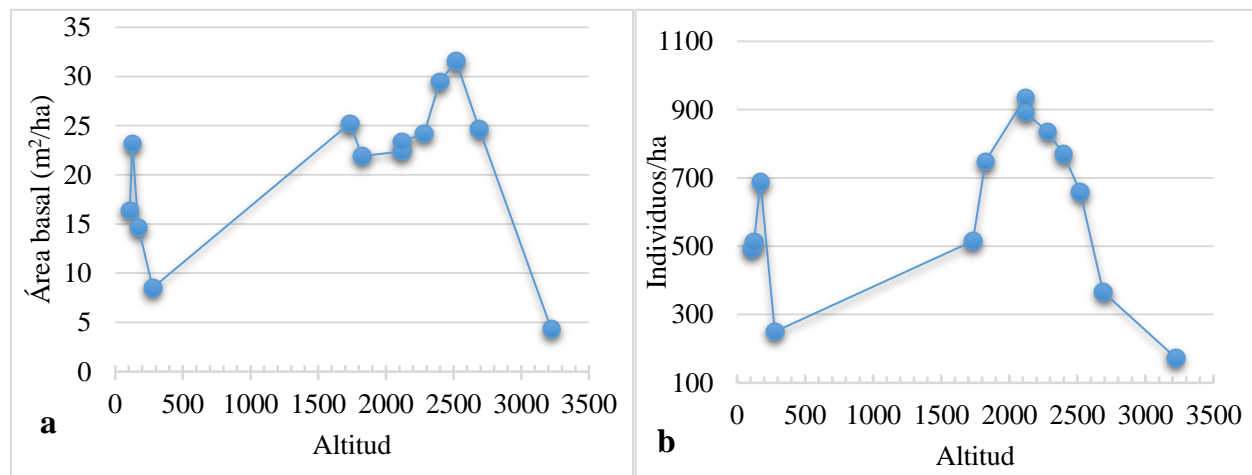
**5.1.1.2 DAP.** Los resultados muestran que la parcela con mayor promedio de DAP es bh-MB a 2689 m s. n. m con 23,61 cm; seguida por bh-PM a 1733 m s. n. m con un valor de 21,79 cm. Por otro lado, la de menor DAP promedio corresponde a la ubicada a 172 m s. n. m en bh-T con 15,58 cm; seguida por bmh-MB a 2118 y a 2389 m s. n. m, las cuales tienen 16,23; 16,31 y 16,53 cm, respectivamente (Figura 4c). La curva de distribución del DAP en el gradiente altitudinal presentó el mismo comportamiento de la curva del área basal.

**5.1.1.3 Biomasa aérea.** En cuanto al comportamiento de la biomasa aérea presentó una conducta similar en los tres modelos alométricos usados. El modelo de Chave *et al.* (2005) de tipo II, fue el que presentó el mayor valor de acumulación de biomasa con 351,29 ton/ha en la parcela de bh-MB a 2689 m s. n. m, seguida por la parcela de bh-PM a 1733 m s. n. m con 304,49 ton/ha. Mientras que el modelo realizado por Álvarez *et al.* (2012) de tipo II.1, fue el que presentó el menor valor de biomasa con 17,72 ton/ha en la parcela de páramo como se muestra en la Figura 4d. No fue posible encontrar algún patrón en el comportamiento de la biomasa aérea respecto al gradiente altitudinal.

**5.1.1.4 Densidad arbórea.** Respecto al número de individuos por hectárea (densidad del bosque) las parcelas con mayor densidad fueron las dos de bmh-MB a 2118 m s. n.m, seguida por la de altitud 2281 m s. n. m en la misma zona de vida, con 936, 892 y 836 individuos por hectárea, respectivamente. Por otro lado, las parcelas con menor densidad arbórea corresponden a la ubicada a 3222 m s. n. m (páramo) y la de bs-T (277 m s. n. m) con 173 y 250 individuos, respectivamente (Figura 4b).

**5.1.1.5 Densidad de la madera.** La parcela que obtuvo el mayor valor de densidad de la madera fue la de páramo a 3222 m s. n. m con  $0,63 \text{ g/cm}^3$  donde su especie más abundante es la *Espeletia*. Por otro lado, la parcela que obtuvo el menor valor fue la de bh-T a 108 m s. n. m con  $0,48 \text{ g/cm}^3$ , y donde la especie que predomina es la *Euterpe oleraceae*. No se presenta un patrón claro de aumento en la densidad de la madera con respecto a la altitud (Figura 4e).

En la Figura 4, se presentan las cinco gráficas del comportamiento del área basal, densidad arbórea, DAP, biomasa aérea y densidad de la madera de las 13 parcelas.



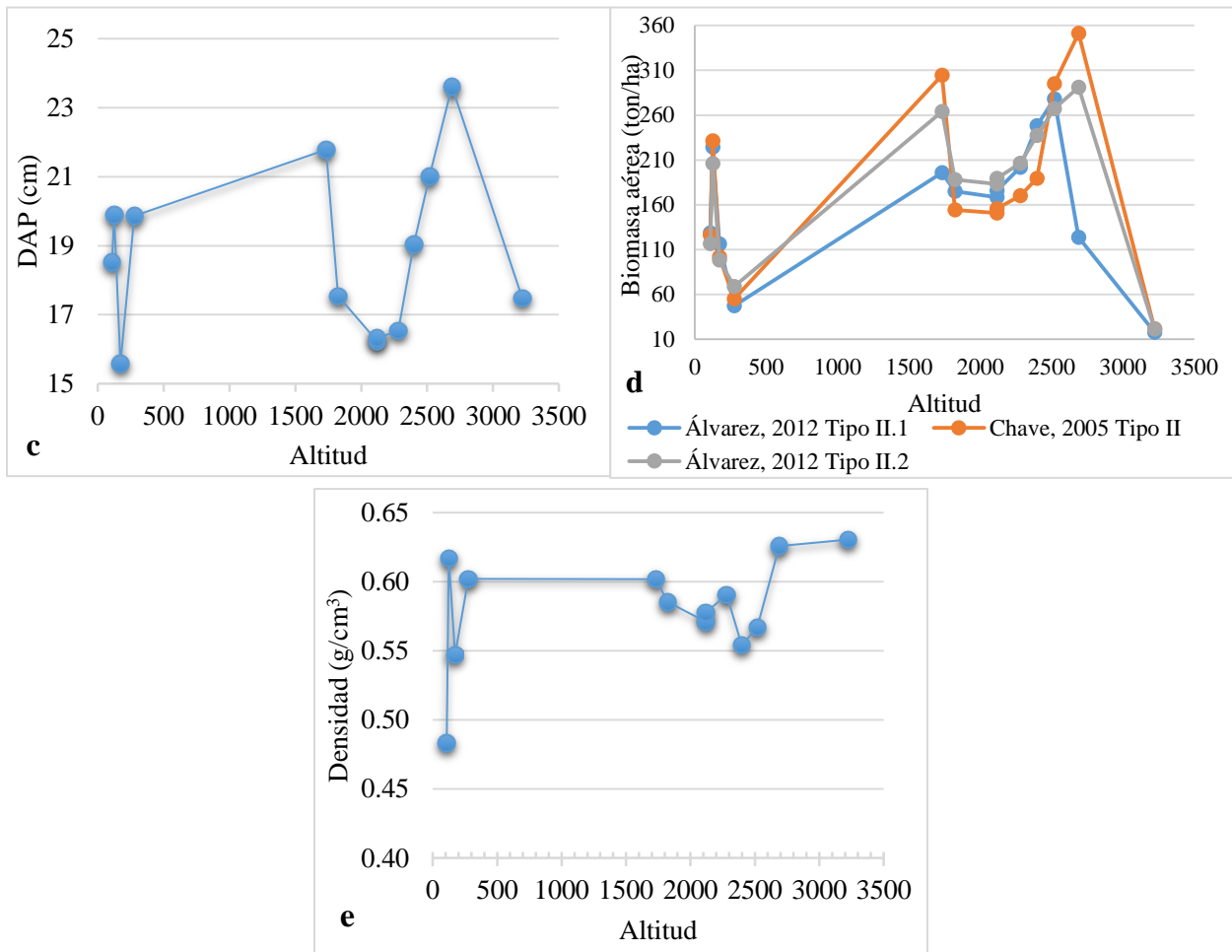
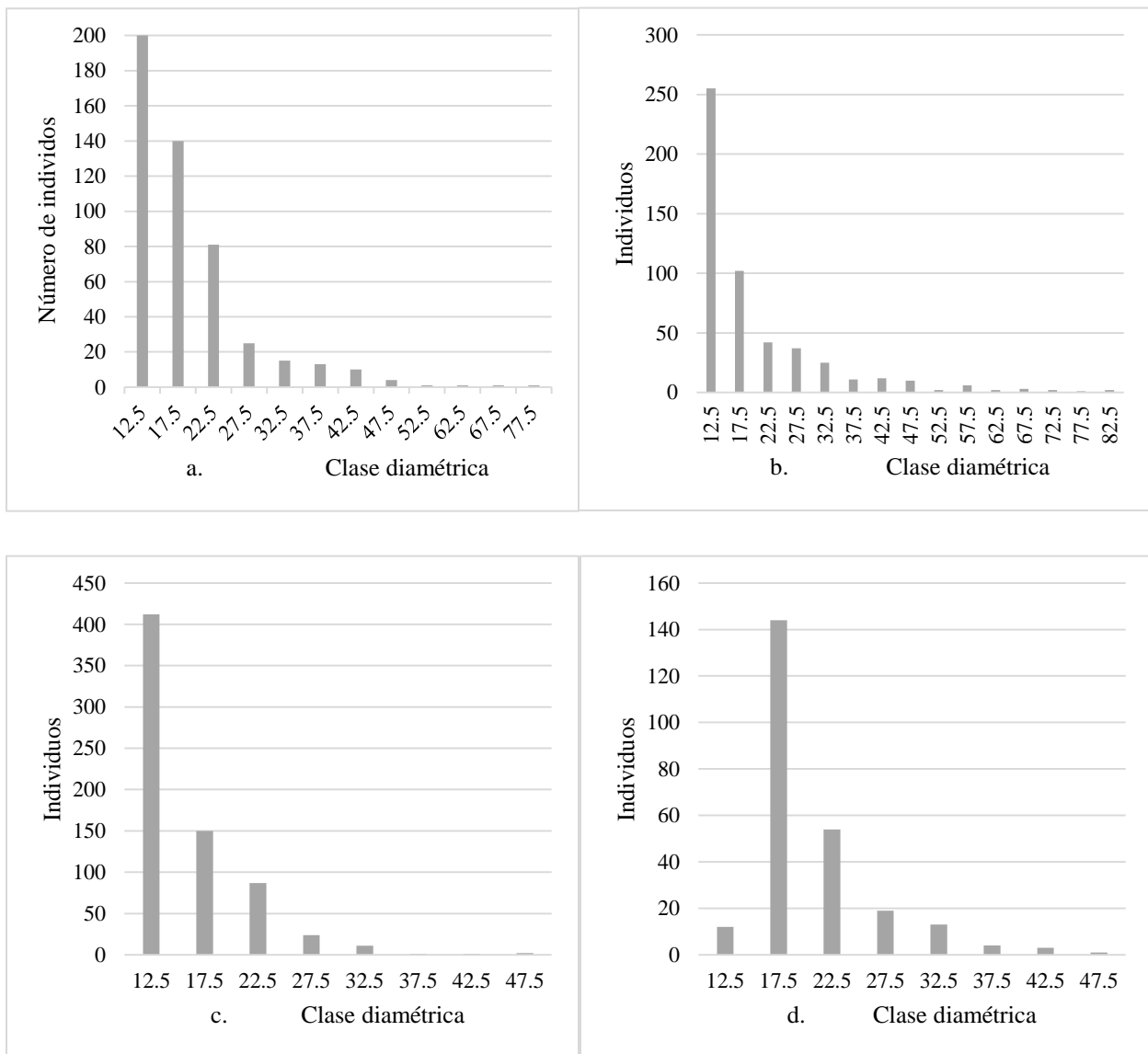
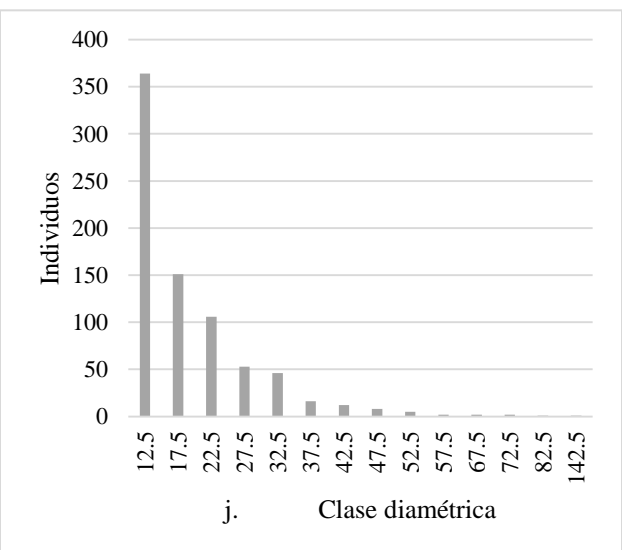
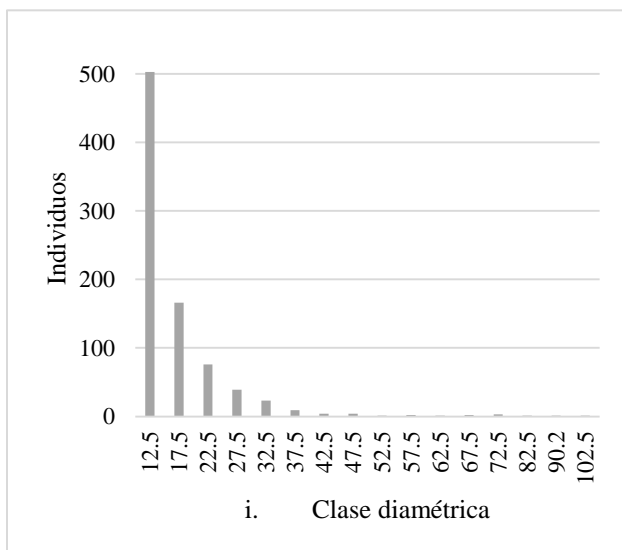
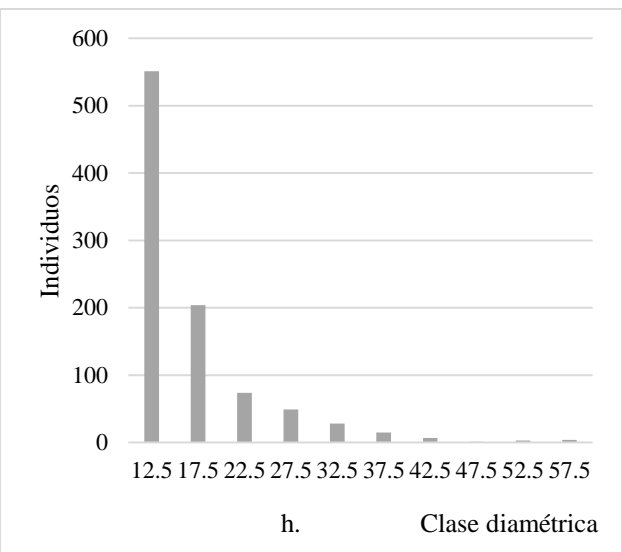
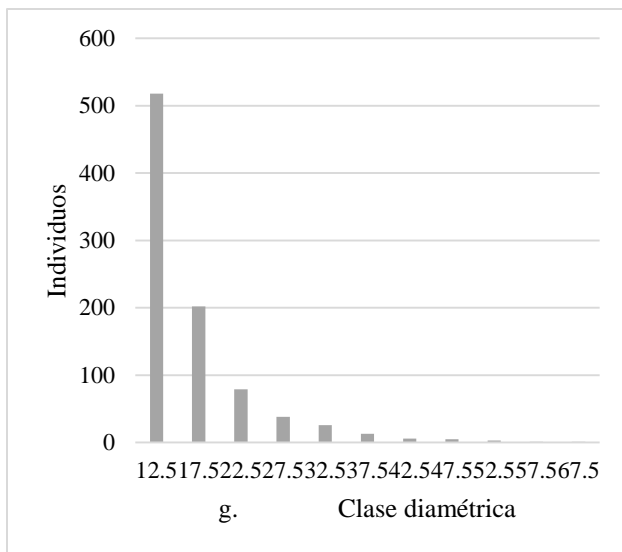
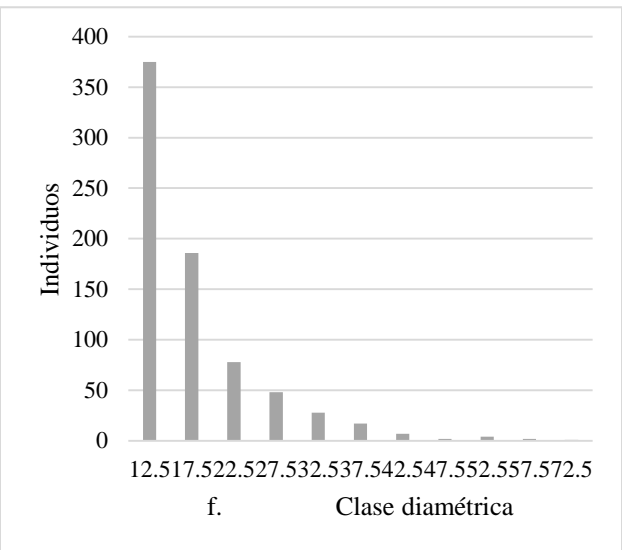
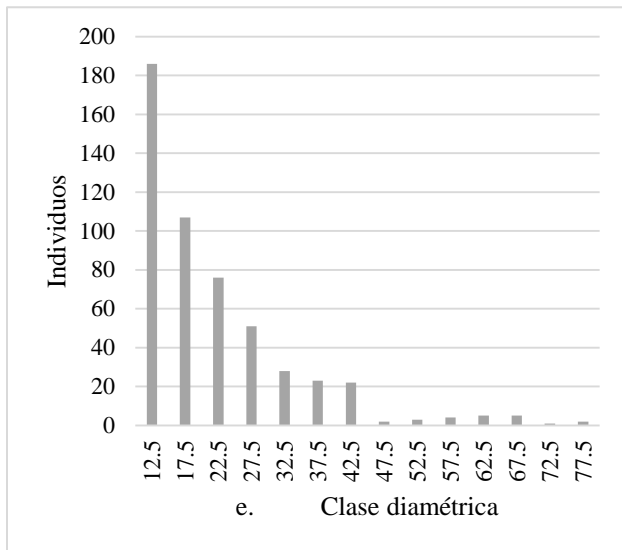


Figura 4. Comportamiento del área basal (a), densidad arbórea (b), DAP (c), biomasa aérea (d) y densidad de la madera (e) en las parcelas.

**5.1.2 Curvas de distribución diamétrica**

Doce de las 13 parcelas del estudio muestran una distribución diamétrica de “J invertida”. Esto no ocurre para la parcela de páramo donde muestran un comportamiento diferente, debido a la poca diversidad de especies y la baja riqueza de individuos repartidos en solo tres clases diamétricas (Figura 5 a-m).





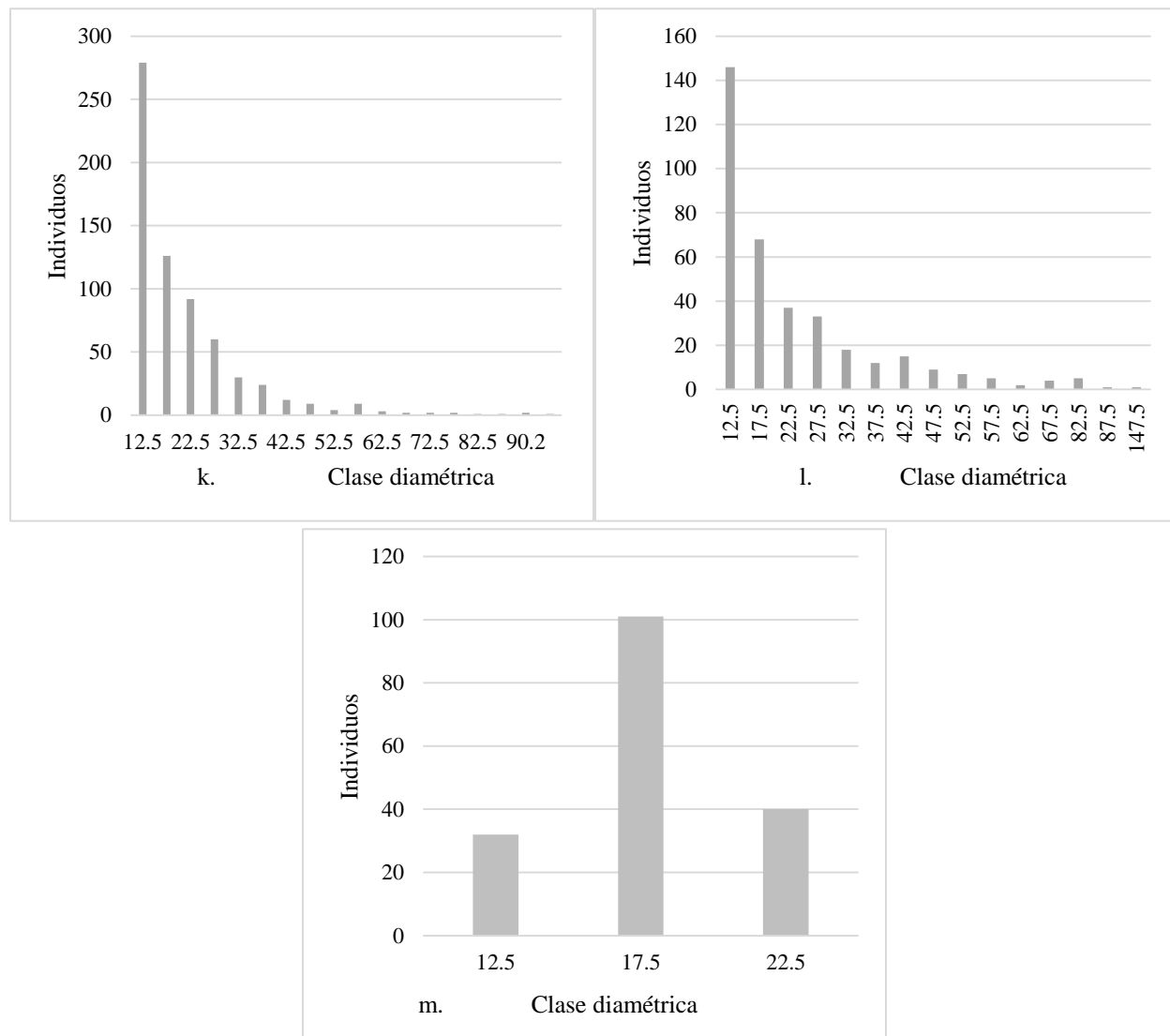


Figura 5. Curvas de distribución diamétrica de cada parcela (a-m)

Dónde a. bh-T - 108 msnm; b. bh-T - 125 msnm; c. bh-T - 172 msnm; d. bs-T - 277 msnm; e. bh-PM - 1733 msnm; f. bmh-PM - 1824 msnm; g. bmh-MB - 2118 msnm; h. bmh-MB\_2 - 2118 msnm; i. bmh-MB - 2281 msnm; j. bmh-MB - 2398 msnm; k. bh-MB - 2519 msnm; l. bh-M - 2689 msnm; m. Páramo - 3222 msnm.

### 5.1.2 Hábito de crecimiento

Todas las parcelas desde la zona de vida tropical hasta el montano están dominadas por el hábito de crecimiento arbóreo en más del 50%, excepto en la parcela de páramo donde el único hábito presente corresponde al herbáceo.

Adicionalmente, en ocho de las 13 parcelas estudiadas (125 bh-T, 172 bh-T, 277 bs-T, 1733 bh-PM, 1824 bmh-PM, 2118 bmh-MB, 2118 bmh-MB y 2689 bh- M) el hábito de crecimiento arbóreo corresponde a más del 90% de los hábitos. La parcela con mayor porcentaje de palmas se encuentra en zona de vida de bh-T a una altitud de 108 m s. n. m con 47,56%. Por otro lado, la parcela con mayor porcentaje de helechos arbóreos (22,91 %) está presente a 2519 m s. n. m en la parcela de bh-MB. Los helechos arbóreos estuvieron presentes en las parcelas de altitudes entre 1733 y 2689 m s. n. m. En la Figura 6, se presentan los hábitos de crecimiento en cada una de las 13 parcelas presentes en el gradiente altitudinal.

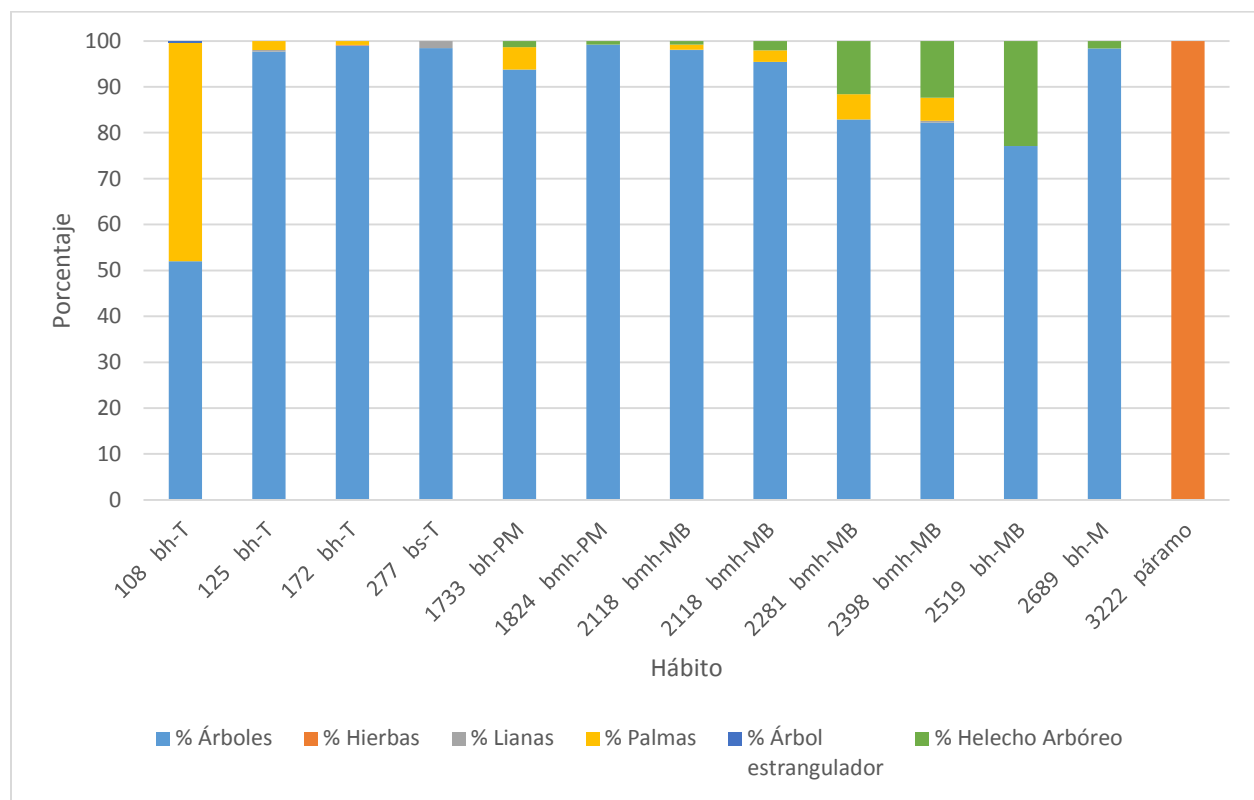


Figura 6. Hábitos de crecimiento en las parcelas del gradiente altitudinal

## 5.2 Variables estructurales vs altitud y precipitación.

Se realizaron diferentes modelos de regresión (lineal simple, exponencial, logarítmica, potencial, polinomial, sigmooidal y cuadrática), con el fin de encontrar el mejor modelo que se ajustara a nuestros datos. Durante este procesamiento se encontró que había varias regresiones en donde se ajustaban los mismos datos (lineal simple, exponencial y potencial) o la mayoría de ellos (polinomial de orden 6). Para conocer el model mas acertado se realizó el análisis del criterio de información de Akaike (AIC) y el criterio de información bayesiano (BIC), los cuales son criterios numéricos que se usan para la selección del mejor modelo. A partir de estos criterios, se pudo concluir que la regresión exponencial es el modelo que mejor se ajustó, donde los datos en general, mostraron poca relación entre las variables. Las dos variables que presentaron relación significativa con la altitud y precipitación, fueron el área basal con  $P < 0,025$  y  $P < 0,012$  y la biomasa aérea calculada con la ecuación de Álvarez *et al.* (2012) Tipo II.2 con  $P < 0,032$  y  $P < 0,006$ , respectivamente. A continuación, en la Tabla 4 se muestran los resultados encontrados con esta regresión.

Tabla 4.

*Modelo de regresión exponencial con el área basal, densidad arbórea, DAP, biomasa aérea y densidad de la madera como variables dependientes y la altitud y precipitación como variables independientes. El símbolo \* indica los modelos significativos.*

Variables estructurales	Altitud				Precipitación			
	a	b	R <sup>2</sup>	Valor-P	a	b	R <sup>2</sup>	Valor-P
<b>Área basal</b>	17,903	0,0002	0,482	0,025*	35,673	-0,0003	0,568	0,012*
<b>Densidad arbórea</b>	626,83	0,00004	0,011	0,764	615,22	0,00005	0,011	0,775
<b>DAP</b>	17,352	0,00005	0,107	0,356	23,019	-0,0001	0,280	0,115
<b>Biomasa aérea con Álvarez et al., 2012 Tipo II.1</b>	162,32	0,00007	0,055	0,515	232,42	-0,0001	0,097	0,380
<b>Biomasa aérea con Chave et al., 2005 Tipo II</b>	143,6	0,0002	0,170	0,236	365,27	-0,0004	0,355	0,069
<b>Biomasa aérea con Álvarez et al., 2012 Tipo II.2</b>	136,86	0,0002	0,453	0,033*	391,19	-0,0004	0,618	0,006*
<b>Densidad de la madera</b>	0,5809	0,000002	0,002	0,902	0,5961	- 0,00001	0,035	0,603

*Nota:* la fórmula de la regresión exponencial es:  $Y = a \cdot \exp(b \cdot X)$  Donde: Y: es la variable dependiente; a: punto de intercepto; b: es la pendiente y X: Variable independiente. El R<sup>2</sup> es el coeficiente de determinación.

### 5.3 Correlación de variables estructurales con variables meteorológicas

La biomasa aérea calculada con la ecuación de Álvarez *et al.* (2012) Tipo II.2 fue la variable que obtuvo una mayor correlación con las variables meteorológicas. Presentó una correlación negativa muy alta con la variable de isothermalidad con un valor de -0,926. Mostró una correlación negativa alta de -0,785; -0,840; -0,726; -0,773; -0,783; -0,757 y -0,762 para precipitación anual, precipitación del mes más húmedo, precipitación del mes más seco, precipitación del trimestre más húmedo, precipitación del trimestre más seco, precipitación del trimestre más cálido y precipitación del trimestre más frío, respectivamente.

Por otro lado, el área basal presentó correlación negativa alta con valores de -0,721; -0,738; -0,787 -0,768 y -0,715 para isothermalidad, precipitación anual, precipitación del mes más húmedo, precipitación del trimestre más húmedo y precipitación del trimestre más frío, respectivamente.

La densidad arbórea presentó pocas correlaciones con las variables meteorológicas. El DAP obtuvo correlación negativa alta con valores de -0,778; -0,757 y -0,712 para las variables de isothermalidad, precipitación del mes más seco y precipitación del trimestre más seco, respectivamente.

En cuanto a la variable estructural de biomasa aérea calculada con la ecuación de Álvarez *et al.* (2012) Tipo II.1 no presentó correlaciones altas. Para la biomasa aérea calculada con la ecuación de Chave *et al.* (2005) Tipo II, presentó correlación negativa alta con las variables de isothermalidad, precipitación del mes más seco y precipitación del trimestre más seco con -0,820; -0,768 y -0,738.

Por último, la densidad de la madera solo tuvo correlación de bajas a muy bajas con las variables meteorológicas. En la Tabla 6, se presentan los valores de la correlación entre cada una de las

variables meteorológicas BIO y las variables estructurales del estudio. En la Tabla 5, se presenta la codificación de cada una de las variables meteorológicas

Tabla 5.

*Codificación de las variables meteorológicas o bioclimáticas*

<b>VARIABLES METEOROLÓGICAS</b>	
BIO1	Temperatura media anual
BIO2	Rango diurno medio (Media mensual (temperatura máxima - temperatura mínima))
BIO3	Isotermalidad (BIO2 / BIO7) (* 100)
BIO4	Temporalidad de la temperatura (desviación estándar * 100)
BIO5	Temperatura máxima de calentamiento
BIO6	Temperatura mínima del mes más frío
BIO7	Rango anual de temperatura (BIO5-BIO6)
BIO8	Temperatura media del trimestre más húmedo
BIO9	Temperatura media del trimestre más seco
BIO10	Temperatura media del trimestre más cálido
BIO11	Temperatura media del trimestre más frío
BIO12	Precipitación anual
BIO13	Precipitación del mes más húmedo
BIO14	Precipitación del mes más seco
BIO15	Estacionalidad de precipitación (Coeficiente de variación)
BIO16	Precipitación del trimestre más húmedo
BIO17	Precipitación del trimestre más seco

BIO18	Precipitación del trimestre más cálido
BIO19	Precipitación del trimestre más frío

Tabla 6.

Valores de coeficiente de correlación para variables meteorológicas y estructurales.

Variables meteorológicas	Área basal	Densidad arbórea	DAP	Biomasa aérea			Densidad madera
				Álvarez <i>et al.</i> , 2012 Tipo II.1	Chave <i>et al.</i> , 2005 Tipo II	Álvarez <i>et al.</i> , 2012 Tipo II.2	
BIO1	-0,674	-0,159	-0,298	-0,230	-0,381	-0,657	-0,053
BIO2	-0,535	-0,214	-0,121	-0,270	-0,169	-0,421	-0,094
BIO3	-0,721	0,425	-0,778	-0,289	-0,820	-0,926	-0,407
BIO4	0,459	-0,331	0,549	0,313	0,567	0,580	0,149
BIO5	-0,671	-0,188	-0,267	-0,243	-0,350	-0,631	-0,028
BIO6	-0,693	-0,118	-0,340	-0,246	-0,422	-0,688	-0,061
BIO7	0,172	-0,572	0,592	0,021	0,586	0,456	0,272
BIO8	-0,662	-0,197	-0,260	-0,226	-0,344	-0,629	-0,027
BIO9	-0,678	-0,154	-0,304	-0,237	-0,386	-0,660	-0,047
BIO10	-0,671	-0,167	-0,289	-0,230	-0,372	-0,649	-0,046
BIO11	-0,680	-0,152	-0,306	-0,239	-0,390	-0,664	-0,052
BIO12	-0,738	0,065	-0,492	-0,314	-0,563	-0,785	-0,181
BIO13	-0,787	0,098	-0,541	-0,358	-0,620	-0,840	-0,285
BIO14	-0,517	0,596	-0,757	-0,190	-0,768	-0,726	-0,220
BIO15	0,116	-0,677	0,601	0,036	0,533	0,372	0,195

BIO16	-0,768	-0,018	-0,438	-0,357	-0,518	-0,773	-0,192
BIO17	-0,612	0,454	-0,712	-0,225	-0,738	-0,783	-0,211
BIO18	-0,625	0,293	-0,594	-0,153	-0,652	-0,757	-0,215
BIO19	-0,715	-0,010	-0,443	-0,318	-0,517	-0,762	-0,202

## 6. Discusión

En los bosques naturales tropicales las variables estructurales a lo largo del gradiente altitudinal son muy contrastantes (Giraldo *et al.*, 2012), además son un aspecto de gran importancia para conocer la dinámica, composición y estructura de los ecosistemas, y de esta manera diseñar planes de manejo que se ajusten a los resultados obtenidos, asegurando su conservación en el tiempo (Alvis, 2009). Estas coberturas vegetales se caracterizan no solo por presentar una alta diversidad sino también por poseer una estructura compleja (“Bosques Tropicales”, 2011). En este estudio a partir de la evaluación de la estructura, se encontró que la especie que obtuvo un mayor IVI fue *Espeletia robertii*, la cual se encuentra en la parcela de páramo donde alcanzó un valor de 82,14%. La especie *Quercus humboldti* fue la única que estuvo dentro de las cinco especies con mayor peso ecológico en 6 parcelas de las 13 estudiadas, siendo la especie con mayor IVI en tres de éstas (bmh-PM-1824, bmh-MB-2118, bh-M-2689); distribuidas en el rango altitudinal de 1733 a 2689 m s. n. m. Esto concuerda con Parent, (1989), quien indica que las condiciones óptimas para el desarrollo de esta especie se encuentran entre los 1350 a 2800 m s. n. m en las zonas de vida de bmh-PM, bmh-MB, bh-MB, bh-M y bmh-M. En cuanto al hábito de crecimiento, 12 de las 13 parcelas estudiadas están dominadas por árboles como normalmente ocurre en los bosques naturales tropicales (Whitmore, 1984), para los helechos arbóreos se presentaron entre los 1733

(bh-PM) hasta los 2689 m s. n. m (bh-M), esto mismo ocurrió en un estudio realizado en un gradiente altitudinal entre los 50 – 2950 m s. n. m, donde presentó helechos arbóreos en las altitudes entre 1000 a 2670 m s. n. m (Giraldo *et al.*, 2012). Con respecto al hábito de lianas solo se encontraron seis individuos presentes a los 125, 277 y 2118 m s. n. m, y las cuales fueron las menos abundantes en este estudio, caso contrario ocurrió en un artículo realizado en un gradiente altitudinal donde fue abundante en las zonas bajas es decir entre 0-1000 m s. n. m (Giraldo *et al.*, 2012). Para el hábito de crecimiento de las hierbas arborescentes solo estuvieron presentes a los 3222 m s. n. m donde represento el 100% de los individuos.

Normalmente, en los estudios realizados en gradientes altitudinales en bosques tropicales las variables estructurales como área basal y densidad arbórea, presentan un aumento paulatino con la altitud (Richards, Walsh, Baillie & Greg-Smith, 1996; Aiba & Kitayama 1999; Wang, Fang, Tang, & Zhu, 2006; Quinto, 2010). Esto mismo ocurrió para la variable de área basal, la cual tiende a presentar un aumento respecto al gradiente altitudinal. La parcela que obtuvo el mayor valor de área basal está presente a los 2519 m s. n. m (bh-MB) con un valor de 31,54 m<sup>2</sup>, mientras que la parcela de menor área basal dominada por individuos de hábito arbóreo con 8,51 m<sup>2</sup> corresponde a la parcela de bs-T. Por otro lado, para la densidad arbórea no se presentó un patrón claro de aumento o disminución con respecto al gradiente altitudinal. Ésta tiende a aumentar hasta llegar a su punto máximo en la parcela ubicada en la zona de vida bmh-MB a 2118 m s. n. m con 936 individuos y luego disminuye paulatinamente llegando a la parcela de páramo a 3222 m s. n. m donde se presenta la menor densidad arbórea con 173 individuos. Este comportamiento se debe quizás a que presentan recambios en la densidad donde los árboles de grandes tamaños son remplazados por muchos árboles de tamaños menores, debido a condiciones climáticas (Aiba & Kitayama 1999; Wang *et al.*, 2006; Girardin *et al.*, 2010).

Por otra parte, la estimación de la biomasa aérea en los bosques tropicales se ha venido incrementando continuamente durante las últimas décadas, al igual que las metodologías usadas para su estimación (Brown & Iverson, 1992). Enfocar estudios en dicha variable estructural permite recalcar la importancia de estas coberturas en la mitigación del cambio climático (Dixon *et al.*, 1994; Phillips, Hall, Gentry, Sawyer & Vásquez, 1994; Quinto, 2010). Por ello es de gran importancia proteger y restaurar estas coberturas vegetales (Pacala & Socolow, 2004). La acumulación de biomasa aérea a lo largo del gradiente altitudinal estudiado, presentó un comportamiento similar en las tres ecuaciones alométricas usadas, aunque en la parcela de bh-M a 2689 m s. n. m fue la única que presentó una diferencia pronunciada en la acumulación de biomasa donde en las ecuaciones de Chave *et al.* (2005) de tipo II y Álvarez *et al.* (2012) de tipo II.2 presentaron valores de 351,29 ton/ha y 291,10 ton/ha, respectivamente. Mientras que para Álvarez *et al.* (2012) de tipo II.1 mostró una disminución en su acumulación con 123,74 ton/ha, siendo la única parcela que no presenta valores cercanos en las tres ecuaciones alométricas. Clark & Clark, (2000) manifiestan que las reservas de biomasa dependen de factores dados por diferencias regionales como la distribución del tamaño del tallo, la fertilidad del suelo y la topografía, al igual que el grado de perturbación. La biomasa también está relacionada con la variación de la altura del dosel, la densidad media de la madera y la composición de los bosques (Baker *et al.*, 2004; Chave *et al.*, 2005; Vieira *et al.*, 2008; Nogueira, Nelson, Fearnside, França & Oliveira, 2008). También se puede justificar que la altitud está ligada a cambios en la temperatura del aire, la radiación solar y la variabilidad de la presión atmosférica (Körner, 2007) y que influyen en el desarrollo de las plantas. No obstante, a partir de nuestros resultados, no se presentó un incremento en la acumulación de biomasa aérea en el gradiente altitudinal.

En cuanto a las correlaciones realizadas para las cinco variables estructurales con las 19 variables meteorológicas, la que presentó mayor correlación fue la biomasa aérea calculada con la ecuación de Álvarez *et al.* (2012) Tipo II.2, seguida por las variables de área basal, biomasa aérea (ecuación de Chave *et al.*, 2005 Tipo II), DAP y densidad arbórea. Mientras que para las regresiones realizadas se encontró que la precipitación y la altitud están relacionados con el área basal y la biomasa aérea, lo que indica que cambios en la variable respuesta (área basal o biomasa aérea) están relacionados con cambios en el valor predictor (altitud o precipitación). En cuanto a las demás variables estructurales (densidad arbórea, DAP y densidad de la madera), la precipitación y la altitud no presentan influencia (no se ajustaron los modelos de regresión,  $p > 0.05$ ). Estudios realizados en bosques tropicales recalcan que variables estructurales como el área basal, biomasa aérea, DAP y densidad arbórea no solo presentan una relación con las condiciones edáficas, topográficas, perturbaciones antrópicas, pendiente, composición florística y la altitud, sino también con factores climáticos como la humedad, precipitación, luminosidad y temperatura, entre otros (Aiba & Kitayama 1999; Baker *et al.*, 2004; De Castilho *et al.*, 2006; Alves *et al.*, 2010 Girardin *et al.*, 2010; Banin *et al.*, 2012; Fayolle *et al.*, 2016; Cuni-Sanchez *et al.*, 2017), los cuales influyen en el aumento o disminución de dichas variables estructurales. Según el portal de noticias de la BBC News Mundo, el mes de julio del 2019 fue el más cálido desde que existen registros, la temperatura promedio de este mes aumento en casi todo el mundo aproximadamente en los últimos 10 años. Si los países a nivel mundial no realizan actividades para mantener la temperatura y el calentamiento global sigue al ritmo actual, se espera que la temperatura aumente entre 3 a 5°C para el final del siglo. De ser así, nuestros resultados permiten inferir que el área basal presentará una menor acumulación en estas parcelas; lo cual podría repercutir en menor acumulación de biomasa.

Así mismo, para las distribuciones diamétricas en la parcela de bh-M (2689 m s. n. m.) presentó la marca de clase más alta de 146,5 cm de DAP por la presencia de un individuo de la especie *Quercus humboldti* de gran diámetro, también equivale a la parcela con el mayor valor de DAP. A diferencia de las demás parcelas, la parcela páramo no tuvo una distribución en J-invertida debido a la existencia de solo tres marcas de clase, de las cuales la mayor cantidad están representadas por la marca de clase de 17,5 cm (101 individuos de 173), por lo que el histograma de frecuencias diamétricas resultó en forma de campana de Gauss (típica de bosques coetáneos). En la parcela de bs-T la marca de clase 12,5 obtuvo muy poco número de individuos, distorsionando la distribución típica de J-invertida, se puede asumir que esto es consecuencia de intervención antrópica por la tala selectiva, que extrajo dichos tallos para uso doméstico como puede ser las estacas en cercas. El comportamiento de J-invertida es propia de bosques disetáneos con baja o nula intervención antrópica (Lamprech, 1990; Killeen, Jarnin, Mamani & Rojas, 1998; Kennard, 2002; Marín, Nygard, Rivas & Oden, 2005) por lo que se puede asumir que solo uno de los bosques del estudio presenta intervención antrópica marcada. A partir de nuestros resultados, se aconsejaría que en la parcela de bs-T se realice un plan de manejo que permita recuperar la zona y en un futuro realizar el aprovechamiento sostenible de sus recursos forestales. Aunque también para las demás parcelas, el cual permita usar los productos no maderables de dichos bosques sin afectar la estructura del mismo.

Por último, respecto a la acumulación de biomasa aérea en los bosques naturales tropicales, en un estudio realizado por Phillips *et al.* (2011) donde estimaron la biomasa aérea acumulada en los bosques de Colombia y en el cual utilizaron la ecuación de Álvarez *et al.* (2012) modelo tipo II.1, calcularon valores promedios para la acumulación de biomasa aérea por zonas de vida en nuestro territorio. Al comprar esos valores con nuestros resultados se puede ver que las parcelas presentan

valores muy aproximados. Por ejemplo, estos autores expresan para la zona de vida de bmh-PM un valor promedio es de 182,9 ton/ha y nuestros resultados para esta misma zona de vida presenta valores de 174,94 ton/ha; por otro lado, para la zona de vida de bmh-MB el valor promedio es 260 ton/ha y nuestro resultado fue 248,12 ton/ha. En este mismo estudio los valores más altos de biomasa aérea se reportó en las parcelas de alta montaña, como ocurrió en los valores la presente investigación, este resultado se puede explicar por la presencia de especies o de familias que presentan densidades de madera elevadas o arquitectura robusta, como lo son los *Quercus humboldtii*, la familia Lauraceae, Magnoliaceae, Podocarpaceae, Juglandaceae, particularmente (Phillips *et al.*, 2011).

## 7. Conclusión

Los bosques naturales tropicales son una de las coberturas vegetales de mayor importancia en nuestro planeta, no solo por la diversidad de bienes que provee a la humanidad como: madera, medicinas, alimentos, resinas (Malhi *et al.*, 2011; Latif & Blackburn 2010, 2012), sino también por los servicios como la regulación hídrica, ciclaje de nutrientes y almacenamiento de carbono, entre otros (Quinto, 2010; Pallqui *et al.*, 2014). Este trabajo permitió recalcar la importancia de dicha cobertura vegetal, sobretodo en la acumulación de CO<sub>2</sub>, ya que las parcelas estudiadas presentan una alta cantidad de biomasa aérea almacenada, lo que resulta de gran importancia en la captura de CO<sub>2</sub> y de la misma manera en la mitigación del cambio climático (Phillips *et al.*, 1994; Quinto, 2010).

Las parcelas estudiadas presentan una alta densidad de individuos y están dominadas por el hábito de crecimiento arbóreo, la especie que presento el mayor peso ecológico (IVI) fue el *Espeletia robertii* y en cuanto a la distribución diamétrica la mayoría presentó un comportamiento

en J-invertida, lo que permite afirmar que no presentan intervención antrópica marcada. Actualmente, el realizar investigaciones enfocadas en la estructura de los bosques es de gran importancia, ya que permite conocer las características ecológicas, dinámica y posibles tendencias de desarrollo de dichas coberturas, y de esta manera realizar planes de manejos forestales que permitan hacer uso sostenible de los recursos y a si mismo conservarlos en un futuro (Lamprecht, 1990; Salazar y Cuellar, 2015). Por último, permite recalcar la importancia que los bosques conservados representan en el planeta.

Las variables estructurales correlacionadas con las meteorológicas permitieron recalcar las relaciones existentes entre ellas, y permiten apoyar resultados obtenidos en otras investigaciones realizadas en bosque naturales tropicales (Girardin *et al.*, 2010; Banin *et al.*, 2012; Fayolle *et al.*, 2016). En la actualidad es de gran interés el realizar estas investigaciones, ya que permiten resaltar que no solo variables como la altitud, topografía, condiciones edáficas, intervenciones antrópicas, pendiente, entre otras, influyen en el comportamiento de los árboles (Alves *et al.*, 2010; Cuni-Sanchez *et al.*, 2017), si no también factores climáticos como la precipitación, temperatura, radiación solar y humedad, entre otros (Clark & Clark, 2000; Bruijnzeel, 2001; Alves *et al.*, 2010). Además de concientizar al ser humano de que si seguimos alterando dichos factores climáticos continuaremos afectando de manera negativa la estructura y dinámica de estas coberturas vegetales.

## **8. Recomendaciones**

Para estudios futuros en donde se quiera calcular la acumulación de biomasa aérea en bosques, se recomienda utilizar modelos de ecuaciones alométricas más complejas en donde incluyan la altura de los árboles, además de la densidad de la madera y el DAP; ya que el incluir estas variables

permite mejorar significativamente la estimación de la biomasa (Baker *et al.*, 2004; Nogueira *et al.*, 2008; Patino *et al.*, 2009).

En investigaciones futuras donde se pretenda conocer la relación existente entre variables estructurales y variables meteorológicas, se recomienda realizarlo con otras variables meteorológicas que no solo se evalúen dos elementos climáticos (temperatura y precipitación), si no otros como radiación solar, humedad, nubosidad, velocidad del viento, presión atmosférica, etc.

### Referencias

- Aiba, S. I., & 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(2), 139-157.
- Aguilar, M., & Reynel, C. (2009). Dinámica Forestal y Regeneración en un bosque montano nublado de la Selva Central del Perú (localización Puyu Sacha, valle de Chanchamayo, Dp. Junín, 2100 msnm) Herbario de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional Agraria La Molina. *Lima, Perú*.
- Alberti, C. (2015). Cambio Ambiental Global. R21 Latinoamérica sustentable. Recuperado de: <http://revolucion21.org/cambio-ambiental-global>.
- Álvarez, E., Duque, A., Saldarriaga, J., Cabrera, K., de Las Salas, G., del Valle, I., ... & 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.
- Alvis Gordo, J. (2009). Análisis estructural de un bosque natural localizado en zona rural del municipio de Popayán. *Biotecnología En El Sector Agropecuario y Agroindustrial: BSAA*, 7(1), 115–122.
- Alves, L. F., Vieira, S. A., Scaranello, M. A., Camargo, P. B., Santos, F. A. M., Joly, C. A., & Martinelli, L. A. (2010). Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *Forest Ecology and Management*, 260(5), 679–691.

- Baca Venegas, J. M. (2000). *Caracterización de la estructura vertical y horizontal en bosques de pino-encino* (Doctoral dissertation, Universidad Autónoma de Nuevo León).
- Balvanera, P. (2012). Los servicios ecosistémicos que ofrecen los bosques tropicales. *Ecosistemas*, 21(1-2),136-147.[Fecha de consulta: 23 de mayo de 2019]. ISSN: 1132-6344. Disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=540/54026849011>
- Dagnino, S. (2014). Intervalos de confianza. *Revista Chilena de Anestesia*, 43(2), 129–133. <https://doi.org/10.2307/j.ctvvngkg.8>
- Baker, T. R., Phillips, O. L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore, A., ... & Lewis, S. L. (2004). Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology*, 10(5), 545-562.
- Barkman, J. J. (1988). A new method to determine some characters of vegetation structure. *Vegetatio*, 78(1–2), 81–90.
- Biomasa aérea. (s.f.). Recuperado 8 octubre, 2019, de <http://www.fao.org/3/ae156s/ae156s03.htm>
- Banin, L., Feldpausch, T. R., Phillips, O. L., Baker, T. R., Lloyd, J., Affum-Baffoe, K., ... & Davies, S. (2012). What controls tropical forest architecture? Testing environmental, structural and floristic drivers. *Global Ecology and Biogeography*, 21(12), 1179-1190.
- Bourgeron, P. S. (1983). Spatial aspects of vegetation structure. *Ecosystems of the world*.
- Boyle, B. L. (1996). Changes on altitudinal and latitudinal gradients in Neotropical montane forests. *Division of Biology and Biomedical Sciences*, (December), 259.

Boyle, B., Hopkins, N., Lu, Z., Garay, J. A. R., Mozzherin, D., Rees, T., ... & Lowry, S. (2013).

The taxonomic name resolution service: an online tool for automated standardization of plant names. *BMC bioinformatics*, 14(1), 16.

Breshears, D. D., Myers, O. B., Meyer, C. W., Barnes, F. J., Zou, C. B., Allen, C. D., ... &

Pockman, W. T. (2009). Tree die-off in response to global change-type drought: Mortality insights from a decade of plant water potential measurements. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(4), 185-189.

Brown, S., & Iverson, L. R. (1992). Biomass estimates for tropical forests. *World Resource*

*Review*. 4 (3): 366-384., 4(3), 366-384

Brown, S. (2002). Measuring carbon in forests: current status and future

challenges. *Environmental pollution*, 116(3), 363-372.

Bruijnzeel, L. A. (2001). Hydrology of tropical montane cloud forests: a reassessment. *Land use*

*and water resources research*, 1(1732-2016-140258), 1-1.

Cantillo, E. E., & Rangel-Ch, J. O. (2002). Caracterización estructural, ordenación y dinámica de

la vegetación en la zona de captación de aguas de la microcuenca El Tigre-municipio de Norcasia, Caldas. *Colombia forestal*, 7(15), 9-28.

Chan, K. M. A., Goldstein, J., Satterfield, T., Hannahs, N., Kikiloi, K., Naidoo, R., ... Woodside,

U. (2013). Cultural services and non-use values. In *Natural Capital* (pp. 206–228). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199588992.003.0012>

- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., ... Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, *145*(1), 87–99. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0100-x>
- Chave, J., Condit, R., Muller-Landau, H. C., Thomas, S. C., Ashton, P. S., Bunyavejchewin, S., ... Losos, E. C. (2008a). Assessing evidence for a pervasive alteration in tropical tree communities. *PLoS Biology*, *6*(3), 0455–0462. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060045>
- Chave, J., Olivier, J., Bongers, F., Châtelet, P., Forget, P. M., Van Der Meer, P., ... Charles-Dominique, P. (2008b). Above-ground biomass and productivity in a rain forest of eastern South America. *Journal of Tropical Ecology*, *24*(4), 355–366. <https://doi.org/10.1017/S0266467408005075>
- Clark, D. B., & Clark, D. A. (2000). Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest ecology and management*, *137*(1-3), 185-198.
- Clark, D. A., Brown, S., Kicklighter, D. W., Chambers, J. Q., Thomlinson, J. R., & Ni, J. (2001). Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. *Ecological applications*, *11*(2), 356-370.
- Clements, F. E. (1936). Nature and Structure of the Climax. *The Journal of Ecology*, *24*(1), 252-284.
- Condit, R. (1998). *Tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots*. Springer Science & Business Media.

- Coronado Méndez, A. D. C., & Valerio Hernández, L. A. (1991). *Estudio preliminar de la regeneración natural de especies arbóreas en el bosque tropical seco de Chacocente* (Doctoral dissertation, Universidad Nacional Agraria, UNA).
- Cuni-Sanchez, A., Pfeifer, M., Marchant, R., Calders, K., Sørensen, C. L., Pompeu, P. V., ... Burgess, N. D. (2017). New insights on above ground biomass and forest attributes in tropical montane forests. *Forest Ecology and Management*, 399, 235–246. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.05.030>
- Curtis, J. T., & McIntosh, R. P. (1951). An Upland Forest Continuum in the Prairie-Forest Border Region of Wisconsin. *Ecology*, 32(3), 476–496. <https://doi.org/10.2307/1931725>
- Daily, G. C. (2013). Nature's services: Societal dependence on natural ecosystems. In *The Future of Nature: Documents of Global Change* (pp. 454–461). Yale University Press. <https://doi.org/10.1071/pc000274>
- De Castilho, C. V., Magnusson, W. E., de Araújo, R. N. O., Luizão, R. C. C., Luizão, F. J., Lima, A. P., & Higuchi, N. (2006). Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management*, 234(1–3), 85–96. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.06.024>
- Diccionario botánica y biología, (2003). *Sitios España*. Recuperado 8 octubre, 2019, de <https://www.sitiosespana.com/diccionarios/botanica/h.htm>
- Dixon, R. K., Brown, S., Houghton, R. A., Solomon, A. M., Trexler, M. C., & Wisniewski, J. (1994). Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, 263(5144), 185–190. <https://doi.org/10.1126/science.263.5144.185>

- Djomo, A. N., Knohl, A., & Gravenhorst, G. (2011). Estimations of total ecosystem carbon pools distribution and carbon biomass current annual increment of a moist tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 261(8), 1448–1459. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.01.031>
- Dugand, A.(1973). Elementos para un curso Geobotánico en Clombia. *Cespedesia* 2(6/8).
- Duque A. J., López W., Moreno F. H., y 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 Hijas Ltda. p. 17-33.
- Fayolle, A., Loubota Panzou, G. J., Drouet, T., Swaine, M. D., Bauwens, S., Vleminckx, J., ... Doucet, J. L. (2016). Taller trees, denser stands and greater biomass in semi-deciduous than in evergreen lowland central African forests. *Forest Ecology and Management*, 374, 42–50. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.04.033>
- Ferreira, O. (1990). *Manual de inventarios forestales* (No. 23689). ESNACIFOR, Siguatepeque (Honduras) COHDEFOR, Siguatepeque (Honduras).
- Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T., & Falkowski, P. (1998). Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic omponents. *Science*, 281, 237–240. [doi:10.1126/science.281.5374.237](https://doi.org/10.1126/science.281.5374.237)
- Figueroa, R. (2016). Cambio climático y salud. *Revista Peruana de Medicina Experimental y Salud Pública* , 33 (1), 7. <https://doi.org/10.17843/rpmesp.2016.331.2006>
- Finegan, B. (1992). The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecology and Management*, 47(1–4), 295–321. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(92\)90281-D](https://doi.org/10.1016/0378-1127(92)90281-D)

Gases Efecto Invernadero | Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible. (s.f.). Recuperado de

<http://www.minambiente.gov.co/index.php/component/content/article/462-plantilla-cambio-climatico-18>

Giacomotti Tuezta, J., & Reynel Rodríguez, C. (2018). Mortalidad y reclutamiento de árboles en un bosque secundario tardío del valle de Chanchamayo, Perú. *Revista Forestal Del Perú*, 33(1), 42–51. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.21704/rfp.v33i1.1154>

Giraldo-Pamplona, W., Corrales-Osorio, A., Yepes-Quintero, A., & Duque-Montoya, Á. (2012). Caracterización estructural de bosques tropicales a lo largo de un gradiente altitudinal en el departamento de Antioquia, Colombia. *Actualidad Biológica*, 34(97), 187–197.

Girardin, C. A. J., Malhi, Y., Aragão, L. E. O. C., Mamani, M., Huaraca Huasco, W., Durand, L., ... Whittaker, R. J. (2010). Net primary productivity allocation and cycling of carbon along a tropical forest elevational transect in the Peruvian Andes. *Global Change Biology*, 16(12), 3176–3192. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02235.x>

Goodman, R. C., Phillips, O. L., Del Castillo Torres, D., Freitas, L., Cortese, S. T., Monteagudo, A., & Baker, T. R. (2013). Amazon palm biomass and allometry. *Forest Ecology and Management*, 310, 994–1004.

Gradiente altitudinal – Termwiki, millions of terms defined by people like you. (2019). Recuperado de [http://es.termwiki.com/ES/altitudina\\_gradient\\_%25E2%2582%2581](http://es.termwiki.com/ES/altitudina_gradient_%25E2%2582%2581)

Del Grosso, S., Parton, W., Stohlgren, T., Zheng, D., Bachelet, D., Prince, S., ... Olson, R. (2008). Global potential net primary production predicted from vegetation class, precipitation, and temperature. *Ecology*, 89(8), 2117–2126. <https://doi.org/10.1890/07-0850.1>

- Grubb, P. J. (1977). Control of Forest Growth and Distribution on Wet Tropical Mountains: with Special Reference to Mineral Nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8(1), 83–107. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.08.110177.000503>
- Harris, Jonathan, Birjandi, Jonathan y García, Agustín. Bosques, Agricultura y Clima: Consideraciones Económicas y Políticas, 2011. (En línea). URL: [http://ase.tufts.edu/gdae/education\\_materials/modules/REDD\\_Spanish](http://ase.tufts.edu/gdae/education_materials/modules/REDD_Spanish)
- Herrera Motta, C. A. (2019). Caracterización florística, estructural, diversidad, dinámica y ordenación de la vegetación en cuatro veredas de Guaduas, Cundinamarca.
- Holdridge, L. R., Grenke, W. C., Hatheway, W. H., Liang, T., & Tosi, J. A. (1971). Forest environments in tropical life zones, a pilot study. *Pergamon Press* (p. 747).
- Homeier, J., Breckle, S. W., Günter, S., Rollenbeck, R. T., & Leuschner, C. (2010). Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species-rich Ecuadorian montane rain forest. *Biotropica*, 42(2), 140–148. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00547.x>
- IPCC, 2014: Cambio climático 2014: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático [Equipo principal de redacción, R.K. Pachauri y L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Ginebra, Suiza, 157 págs.
- Jandl, R., Lindner, M., Vesterdal, L., Bauwens, B., Baritz, R., Hagedorn, F., ... & Byrne, K. A. (2007). How strongly can forest management influence soil carbon sequestration?. *Geoderma*, 137(3-4), 253-268.

- Kennard, D. K. (2002). Secondary forest succession in a tropical dry forest: Patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, 18(1), 53–66. <https://doi.org/10.1017/S0266467402002031>
- Killeen, T. J., Jardim, A., Mamani, F., & Rojas, N. (1998). Diversity, composition and structure of a tropical semideciduous forest in the Chiquitania region of Santa Cruz, Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, 803-827.
- Körner, C. (2007). The use of “altitude” in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(11), 569–574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- Lal, R. (2005). Forest soils and carbon sequestration. *Forest ecology and management*, 220(1-3), 242-258.
- Lamprecht, H. (1962). Ensayo sobre unos métodos para el análisis estructural de los bosques tropicales. *Acta científica venezolana*, 13(2), 57.
- Lamprecht, H. (1990). silvicultura en los trópicos. gtZ. *República Federal alemana*.
- Latif, Z. A., & Blackburn, G. A. (2010). The effects of gap size on some microclimate variables during late summer and autumn in a temperate broadleaved deciduous forest. *International Journal of Biometeorology*, 54(2), 119–129. <https://doi.org/10.1007/s00484-009-0260-1>
- Latif, Z. A., & Blackburn, G. A. (2012). Forest microclimate modelling using remotely sensed data. *Int Survey Res J*, 2, 19-25.
- Lewis, S. L., Sonké, B., Sunderland, T., Begne, S. K., Lopez-Gonzalez, G., van der Heijden, G. M. F., ... Zemagho, L. (2013). Above-ground biomass and structure of 260 African tropical

forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1625).

<https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0295>

Lieberman D, Lieberman M, Peralta R, & Hartshorn G. (1996). Tropical forest structure and composition on a large- Actual Biol 34 (97): 187-197, 2012 scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 84: 137-152.

Maass, J. M., Balvanera, P., Castillo, A., Daily, G. C., Mooney, H. A., Ehrlich, P., ... Sarukhán, J. (2005). Ecosystem services of tropical dry forests: Insights from long-term ecological and social research on the Pacific Coast of Mexico. *Ecology and Society*. The Resilience Alliance. <https://doi.org/10.5751/ES-01219-100117>

Malhi, Y., Baker, T. R., Phillips, O. L., Almeida, S., Alvarez, E., Arroyo, L., ... Lloyd, J. (2004). The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Global Change Biology*, 10(5), 563–591. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2003.00778.x>

Malhi, Y., Wood, D., Baker, T. R., Wright, J., Phillips, O. L., Cochrane, T., ... Vinceti, B. (2006). The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Global Change Biology*, 12(7), 1107–1138. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01120.x>

Malhi, Y., & Wright, J. (2007). Late twentieth-century patterns and trends in the climate of tropical forest regions. In *Tropical Forests and Global Atmospheric Change*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198567066.003.0001>

Malhi, Y., Aragão, L. E. O. C., Metcalfe, D. B., Paiva, R., Quesada, C. A., Almeida, S., ... Teixeira, L. M. (2009). Comprehensive assessment of carbon productivity, allocation and

- storage in three Amazonian forests. *Global Change Biology*, 15(5), 1255–1274.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01780.x>
- Malhi, Y. (2010). The carbon balance of tropical forest regions, 1990-2005. *Current Opinion in Environmental Sustainability*. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2010.08.002>
- Malhi, Y., Doughty, C., & Galbraith, D. (2011). The allocation of ecosystem net primary productivity in tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. Royal Society. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0062>
- Marín, G. C., Nygard, R., Rivas, B. G., & Oden, P. C. (2005). Stand dynamics and basal area change in a tropical dry forest reserve in Nicaragua. *Forest Ecology and Management*, 208(1–3), 63–75. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.10.072>
- Matteucci, S. D. y A. Colma. (1982). Metodología para el estudio de la vegetación. Monografía Nro. 22. Secretaria General de la OEA, Washington D.C.
- MEA. (2003). *Millennium Ecosystem Assessment: Ecosystems and Human Well-Being - A Framework for Assessment*. *Millennium Ecosystem Assessment* (pp. 44–58).
- Millennium Ecosystem Assessment. (2005). Ecosystem and human well-being. *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis*, 1–24. <https://doi.org/http://www.maweb.org/>.
- Melo, Omar. (2000). Evaluación ecológica y silvicultural de los fragmentos de vegetación secundaria, ubicados en áreas de bosque seco tropical en el norte del departamento del Tolima. Universidad del Tolima. Facultad de Ing. Forestal. Ibagué.

- Mohd Zaki, N. A., & Abd Latif, Z. (2017, July 3). Carbon sinks and tropical forest biomass estimation: a review on role of remote sensing in aboveground-biomass modelling. *Geocarto International*. Taylor and Francis Ltd. <https://doi.org/10.1080/10106049.2016.1178814>
- Mori, S. A., & Boom, B. M. (1987). The lecythidaceae of a lowland neotropical forest: la fumée mountain, French Guiana. In T. N. Y. B. Garden (Ed.), *Memoirs of the New York Botanical Garden* (pp. 9–29).
- Nam, V. T., Anten, N. P. R., & van Kuijk, M. (2018). Biomass dynamics in a logged forest: the role of wood density. *Journal of Plant Research*, *131*(4), 611–621. <https://doi.org/10.1007/s10265-018-1042-9>
- NRC (National Research Council). 2007. Understanding multiple environmental stresses. Washington, DC: National Academies Press.
- Nogueira, E. M., Nelson, B. W., Fearnside, P. M., França, M. B., & Oliveira, Á. C. A. de. (2008). Tree height in Brazil's "arc of deforestation": Shorter trees in south and southwest Amazonia imply lower biomass. *Forest Ecology and Management*, *255*(7), 2963–2972. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.02.002>
- Pacala, S., & Socolow, R. (2004, August 13). Stabilization wedges: Solving the climate problem for the next 50 years with current technologies. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.1100103>
- Pallqui, N. C., Monteagudo, A., Phillips, O. L., Lopez-Gonzalez, G., Cruz, L., Galiano, W., ... Vasquez, R. (2014). Dinámica, biomasa aérea y composición florística en parcelas

- permanentes Reserva Nacional Tambopata, Madre de Dios, Perú. *Revista Peruana de Biología*, 21(3), 235–242. <https://doi.org/10.15381/rpb.v21i3.10897>
- Patino, S., Lloyd, J., Paiva, R., Baker, T. R., Quesada, C. A., Mercado, L. M., ... Phillips, O. L. (2009). Branch xylem density variations across the Amazon Basin. *Biogeosciences*, 6(4), 545–568. <https://doi.org/10.5194/bg-6-545-2009>
- Picard, N., Saint-André, L., & Henry, M. (2012). *Manual de construcción de ecuaciones alométricas para estimar el volumen y la biomasa de los árboles: del trabajo de campo a la predicción*. Cirad (p. 213). FAO. Retrieved from <http://www.fao.org/docrep/018/i3058s/i3058s.pdf>
- Phillips J.F., Duque A.J., Yepes A.P., Cabrera K.R., García M.C., Navarrete D.A., Álvarez E., Cárdenas D. 2011. Estimación de las reservas actuales (2010) de carbono almacenadas en la biomasa aérea en bosques naturales de Colombia. Estratificación, alometría y métodos analíticos. Instituto de Hidrología, Meteorología, y Estudios Ambientales-IDEAM-. Bogotá D.C., Colombia. 68 pp.
- Phillips, O. L., Hall, P., Gentry, A. H., Sawyer, S. A., & Vásquez, R. (1994). Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91(7), 2805–2809. <https://doi.org/10.1073/pnas.91.7.2805>
- Quer, P. F. (1953). *Diccionario de botánica*. *Journal of Chemical Information and Modeling* (pp. 1689–1699). <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>

- Quinto Mosquera, H. (2010). Dinámica de la biomasa aérea en bosques primarios de Colombia y su relación con la precipitación y la altitud (Doctoral dissertation, Universidad Nacional de Colombia).
- Rangel-Ch, JO y Velázquez, A. (1997). Metodos de Estudio de la Vegetación. En JO Rangel-Ch., P. Lowy C., y M. Aguilar P. (Eds.), *Colombia Diversidad Biotica II* (p. 378). Bogotá DC: Universidad Nacional de Colombia - Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales IDEAm. <https://doi.org/10.1007/s13398-014-0173-7.2>
- Reátegui, J., (2015). Estructura Horizontal y Diversidad Florística de un Bosque Denso de Terrazas en Áreas de Perforación del Lote 174, Ucayali-Perú (Tesis de pregrado). Universidad Nacional de la Amazonia Peruana, Iquitos, Perú.
- Richards, P. W., Tansley, A. G., & Watt, A. S. (1940). The Recording of Structure, Life Form and Flora of Tropical Forest Communities as a Basis for Their Classification. *The Journal of Ecology*, 28(1), 224. <https://doi.org/10.2307/2256171>
- Richards PW. 1952. The Tropical Rain Forest. Cambridge University Press, London
- Richards, P. W., Walsh, R. P. D., Baillie, I. C., & Greg-Smith, P. (1996). *The tropical rain forest: an ecological study. Second edition. The tropical rain forest: an ecological study. Second edition.* Cambridge University Press.
- Salazar, E. & Cuellar, J. (2015) Análisis estructural del bosque montano comparando tres niveles altitudinales, en el Parque Nacional Yanachaga - Chemillen. *Revista Forestal del Perú*, 27(1)(2): 114-150.

- Schlegel, B., Gayoso, J., & Guerra, J. (2000). Manual De Procedimientos Muestreos De Biomasa Forestal. Universidad Austral de Chile. *Medicion de la capacidad de captura de carbono en bosques de chile y promocion en el mercado mundial*.
- Schulze, E. D. (2006). Biological control of the terrestrial carbon sink. *Biogeosciences*, 3(2), 147–166. <https://doi.org/10.5194/bg-3-147-2006>
- Sierra, C. A., del Valle, J. I., Orrego, S. A., Moreno, F. H., Harmon, M. E., Zapata, M., ... Benjumea, J. F. (2007). Total carbon stocks in a tropical forest landscape of the Porce region, Colombia. *Forest Ecology and Management*, 243(2–3), 299–309. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.026>
- Sistema de Monitoreo de Bosques y Carbono (SMBByC) Colombia. (s. f.). IDEAM (2018). Recuperado 20 de octubre de 2019, de [http://www.ideam.gov.co/documents/24277/76321271/SMBByC3er\\_SEMINARIO\\_Nov018-compressed.pdf/e584d925-18d3-400f-8948-5d59ce455526](http://www.ideam.gov.co/documents/24277/76321271/SMBByC3er_SEMINARIO_Nov018-compressed.pdf/e584d925-18d3-400f-8948-5d59ce455526)
- Ter Steege, H., Pitman, N. C. A., Phillips, O. L., Chave, J., Sabatier, D., Duque, A., ... Vásquez, R. (2006). Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature*, 443(7110), 444–447. <https://doi.org/10.1038/nature05134>
- Torres-Torres, JJ, Mena-Mosquera, VE, y Álvarez-Dávila, E. (2017). Carbono aéreo almacenado en tres bosques del Jardín Botánico del Pacífico, Chocó, Colombia. *Entramado*, 13 (1), 200–209. <https://doi.org/10.18041/entramado.2017v13n1.25110>
- Tran Van Do, Phung Dinh Trung, Mamoru Yamamoto, Osamu Kozan, Nguyen Toan Thang, Dang Van Thuyet, Hoang Van Thang, Nguyen Thi Thu Phuong, Ninh Viet Khuong y Ngo Van

- Cam (2018). Aboveground biomass increment and stand dynamics in tropical evergreen broadleaved forest, *Journal of Sustainable Forestry*, 37: 1, 1–14, DOI: 10.1080 / 10549811.2017.1375959
- Valencia, M., & Soza, M. (2005). Calentamiento Global. Recuperado 8 octubre, 2019, de <https://www.cec.uchile.cl/%7Emivalenc/definicion.htm>
- Vázquez G, J. A., & Givnish, T. J. (1998). Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlan. *Journal of Ecology*, 86(6), 999–1020. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00325.x>
- Vieira, S., De Camargo, P. B., Selhorst, D., Da Silva, R., Hutyra, L., Chambers, J. Q., ... Martinelli, L. A. (2004). Forest structure and carbon dynamics in Amazonian tropical rain forests. *Oecologia*, 140(3), 468–479. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1598-z>
- Vieira, S. A., Alves, L. F., Aidar, M., Araújo, L. S., Baker, T., Batista, J. L. F., ... Trumbore, S. E. (2008). Estimation of biomass and carbon stocks: The case of the Atlantic Forest. *Biota Neotropica*, 8(2), 21–29. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032008000200001>
- Wang, X., Fang, J., Tang, Z., & Zhu, B. (2006). Climatic control of primary forest structure and DBH-height allometry in Northeast China. *Forest Ecology and Management*, 234(1–3), 264–274. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.07.007>
- Wright, S. J. (2005, October). Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.07.009>

Zheng, Z., Feng, Z., Cao, M., Li, Z., & Zhang, J. (2006). Forest structure and biomass of a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna, Southwest China. *Biotropica*, 38(3), 318–327. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00148.x>

Zianis, D. (2008). Predicting mean aboveground forest biomass and its associated variance. *Forest Ecology and Management*, 256(6), 1400–1407. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.07.002>