

**DINÁMICA DE LA BIOMASA AÉREA EN BOSQUES PRIMARIOS DE
COLOMBIA Y SU RELACIÓN CON LA PRECIPITACIÓN Y LA ALTITUD**



Harley Quinto Mosquera

TESIS DE POSGRADO

MAESTRÍA EN BOSQUES Y CONSERVACIÓN AMBIENTAL

Universidad Nacional de Colombia sede Medellín.



Medellín, Enero 2010.

**DINÁMICA DE LA BIOMASA AÉREA EN BOSQUES PRIMARIOS DE
COLOMBIA Y SU RELACIÓN CON LA PRECIPITACIÓN Y LA ALTITUD**

Harley Quinto Mosquera



**UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
SEDE MEDELLÍN
FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS
POSGRADO BOSQUES Y CONSERVACIÓN AMBIENTAL
Enero – 2010**

**DINÁMICA DE LA BIOMASA AÉREA EN BOSQUES PRIMARIOS DE
COLOMBIA Y SU RELACIÓN CON LA PRECIPITACIÓN Y LA ALTITUD**

Harley Quinto Mosquera

**Tesis de grado presentada como requisito parcial para optar al título de *Magister* en
Bosques y Conservación Ambiental**

DIRECTOR

Flavio Humberto Moreno Hurtado
Ingeniero Forestal, *Ph.D.*
Departamento de Ciencias Forestales



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
SEDE MEDELLÍN
FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS
POSGRADO BOSQUES Y CONSERVACIÓN AMBIENTAL

Enero – 2010

TABLA DE CONTENIDO

	Páginas
Dedicatoria	8
Capítulo 1 Dinámica de la Biomasa Aérea Arbórea en un Bosque Pluvial Tropical en el Chocó Biogeográfico.	9
Resumen	9
Abstract	10
Introducción	11
Área de Estudio	14
Métodos	16
Resultados	23
Discusión	30
Bibliografía	36
Capítulo 2 Estructura y Biomasa Aérea de Bosques Primarios en un Gradiente Altitudinal en Colombia.	42
Resumen	42
Abstract	43
Introducción	44
Área de Estudio	46
Métodos	50
Resultados	54
Discusión	59
Bibliografía	70
Agradecimientos	75

LISTA DE FIGURAS

	Páginas
Capítulo 1. Dinámica de la Biomasa Aérea Arbórea en un Bosque Pluvial Tropical en el Chocó Biogeográfico.	9
Figura 1. Ubicación de la Parcela Permanente de Investigación en Biodiversidad en el corregimiento de Salero, Unión Panamericana, Chocó – Colombia.	15
Figura 2. Esquema de la Parcela permanente de investigación en biodiversidad de Salero (Chocó, Colombia).	16
Figura 3. Estimación de la biomasa aérea de árboles en función del DAP para los siete modelos empleados.	25
Figura 4. Variación de la BA total a través del tiempo en las sub-parcelas “E” y “U” en el Bosque Pluvial Tropical de Salero (Chocó – Colombia).	28
Figura 5. Análisis de varianza de la Productividad primaria neta aérea en relación a los rangos de precipitación promedio anual en bosques tropicales.	30
Capítulo 2. Estructura y Biomasa Aérea de Bosques Primarios en un Gradiente Altitudinal en Colombia.	42
Figura 1. Relación del diámetro promedio (DAP) y las alturas (promedio, máxima y de emergentes) de los árboles con la altitud (msnm) en las parcelas estudiadas.	56
Figura 2. Variación de la BA de árboles en las parcelas estudiadas en Colombia.	58
Figura 3. Distribución de la densidad de los individuos en bosques primarios a lo largo de un gradiente ecoambiental.	63
Figura 4. Regresión lineal de la BA total y las variables ambientales incluidos los valores de otras parcelas de Colombia.	65

LISTA DE TABLAS

	Páginas
Capítulo 1. Dinámica de la Biomasa Aérea Arbórea en un Bosque Pluvial Tropical en el Chocó Biogeográfico.	9
Tabla 1. Características edáficas de las sub-parcelas de Salero.	14
Tabla 2. Ecuaciones empleadas para estimar la BA en Salero (Chocó).	21
Tabla 3. Modelos lineales de la altura total y comercial de las especies arbóreas pioneras y climáticas del bosque de Salero.	24
Tabla 4. Estimaciones de biomasa aérea en la parcela permanente de investigación de Salero (Chocó) con los siete modelos de estimación.	24
Tabla 5. Matriz de Correlación de Pearson de los siete modelos de biomasa aérea empleados.	26
Tabla 6. Dinámica en el tiempo de la BA en el Bosque Pluvial Tropical de Salero.	29
Tabla 7. Valores de BA, incremento, reclutamiento, mortalidad y cambio neto de la biomasa aérea de bosques primarios tropicales incluidos los datos de Salero (modificado de Chave <i>et al.</i> 2008).	33

Capítulo 2.	Estructura y Biomasa Aérea de Bosques Primarios en un Gradiente Altitudinal en Colombia.	42
Tabla 1.	Características Ambientales de las Parcelas Estudiadas.	47
Tabla 2.	Características Estructurales de las Parcelas Estudiadas.	55
Tabla 3.	Densidad por ha y por categoría diamétricas en las parcelas estudiadas.	57
Tabla 4.	Coefficiente de Correlación de Pearson de la densidad de árboles en las Categorías Diamétricas con la Altitud y la Precipitación en las nueve parcelas estudiadas.	57
Tabla 5.	Coefficiente de Correlación de Pearson de la BA de árboles en las Categorías Diamétricas con la Altitud y la Precipitación en las nueve parcelas estudiadas.	59
Tabla 6.	Relación de las variables estructurales (Biomasa aérea (t/ha^{-1}), densidad de individuos (N/ha^{-1}) y altura total de árboles (m)) con la altitud (msnm) en diferentes bosques tropicales.	60
Tabla 7.	Coefficiente de Correlación de Pearson de la BA de árboles en las Categorías Diamétricas con la Altitud y la Precipitación incluidos los datos de otras parcelas de Colombia.	66
Tabla 8.	Correlaciones de la BA con la altitud y la precipitación por rangos altitudinales en bosques húmedos de Colombia.	67

DEDICATORIA

Esta investigación está dedicada en principio a *Nuestro Señor Dios todopoderoso*, quien hace posible nuestra existencia en la tierra. Además, dedico éste trabajo a la memoria de mi querido padre *José Adelio Quinto Martínez*, quien me apoyó fehacientemente en el desarrollo de mi vida y de esta maestría.

Así mismo, este estudio es dedicado a toda mi familia, especialmente a mi madre *Belén Mosquera Waldo*, mi hija *Heilyn Andrea Quinto Maturana*, mis hermanos *Heiler, David, Wiston, Wilman, Haminton, Juan Camilo* y mi hermanita *Heidy Johana*; quienes me han apoyado siempre las locuras de estudiar los bosques tropicales. Igualmente, le dedico esta tesis a la mamá de mi hija, *Milena Maturana Correa*, quien ha sido mi soporte en los momentos difíciles de mi vida.

CAPÍTULO 1. DINÁMICA DE LA BIOMASA AÉREA ARBÓREA EN UN BOSQUE PLUVIAL TROPICAL DEL CHOCÓ BIOGEOGRÁFICO.

Dynamics of Tree Aboveground Biomass in a Tropical Rain Forest of the Biogeographic Chocó.

Harley Quinto Mosquera¹, & Flavio Moreno Hurtado²,

¹ Posgrado en Bosques y Conservación Ambiental. Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. Medellín – Colombia., hquintom@unal.edu.co,

² Grupo de Investigación en Bosques y Cambio Climático, Departamento de Ciencias Forestales. Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. Medellín – Colombia. fmoreno@unal.edu.co

RESUMEN

El estudio de la biomasa aérea (BA) de los bosques tropicales es fundamental para entender el balance del C global en el contexto del cambio climático. La BA se cuantificó en un bosque primario de Salero (Chocó Biogeográfico), mediante ecuaciones diseñadas para bosques húmedos tropicales, a partir de datos de densidad de madera, diámetro (DAP) y altura de árboles (con DAP ≥ 10 cm) medidos en dos sub-parcelas permanentes (“E” y “U”) de 1 hectárea, las cuales se monitorearon en los años 1998, 2005 y 2008. La BA fue 237,31 t ha⁻¹, 259,99 t ha⁻¹ y 217,97 t ha⁻¹ respectivamente en la sub-parcela “E”. Mientras que en la “U” fue de 178,94 t ha⁻¹ y 179,17 t ha⁻¹ en los años 2005 y 2008; las diferencias de BA a través del tiempo fueron no significativas. Los incrementos promedios anuales de BA de sobrevivientes fueron 3,57 y 3,18 t ha⁻¹ año⁻¹ en las sub-parcelas “E” y “U” respectivamente. Además, en sub-parcela “E” en condiciones imperturbadas, se presentó una tasa de incremento neto de la BA (TINBA) de 2,61 t ha⁻¹ año⁻¹, en concordancia con la hipótesis que plantea que los bosques tropicales están aumentando su BA. La productividad primaria neta aérea (PPNA) de Salero fue de 5,21 t de carbono ha⁻¹ año⁻¹, similar a la

reportada en otros bosques tropicales con menor precipitación; por lo tanto los resultados no apoyaron la hipótesis de disminución en la PPNA con el incremento en la precipitación.

Palabras Claves: *Cambio climático global, C, Tasa de incremento neto de la BA (TINBA), Productividad primaria neta (PPN), Parcelas permanentes, Salero.*

ABSTRACT

The study of the aboveground biomass (AB) of tropical forests is fundamental to understand the balance of the global C in the context of the climatic change. We quantified the AB in a mature forest of Salero (Biogeographic Chocó), by means of equations designed for tropical humid forests, starting from data of wood density, diameter (D) and height of trees (with $D \geq 10$ cm) measured in two permanent sub-plots (E and U) of 1 ha each, which were measured in the years 1998, 2005, and 2008. AB was $237,31 \text{ t ha}^{-1}$, $259,99 \text{ t ha}^{-1}$ and $217,97 \text{ t ha}^{-1}$, respectively in the sub-plot E. While in the sub-plot U it was of $178,94 \text{ t ha}^{-1}$ and $179,17 \text{ t ha}^{-1}$ in the years 2005 and 2008; differences of aboveground biomass through time were not significant. The mean annual increments of AB of survivors were of $3,57$ and $3,18 \text{ t ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$ in the E and U sub-plots, respectively. Also, in the sub-plot E under undisturbed conditions, the rate of net increment of AB was of $2,61 \text{ t ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$, in agreement with the hypothesis stating that AB of tropical forests is increasing. The aboveground net primary production of Salero was of $5,21 \text{ t ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$, similar to the one reported in another tropical forests with lower rainfall; therefore, results did not support the hypothesis of lower productivity of tropical forests located in more rainy areas.

Key words: *Change climatic global, Carbon, Net increment of the aboveground biomass, net primary Productivity, Plot permanent, Salero.*

INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales son importantes en el balance del carbono (C) global, pues representan cerca del 59% del C total acumulado en los ecosistemas boscosos del mundo (Dixon *et al.* 1994). Dado que estos ecosistemas capturan CO₂ atmosférico mediante el proceso de fotosíntesis y lo acumulan en sus tejidos (Chazdon y Montgomery 2002, Clark *et al.* 2001a), el estudio de la dinámica de la biomasa y el C es fundamental para comprender el papel que éstos desempeñan en el ciclo global de este elemento (Clark *et al.* 2001a, Sierra *et al.* 2007) y en la mitigación del cambio climático (Brown 1997, IPCC 2001). En consecuencia, existe gran interés por evaluar las existencias, los patrones de captura y el balance de C de los bosques tropicales del mundo con el objetivo de develar si estos ecosistemas están ó no acumulando C atmosférico adicional (Brown 1997, Phillips *et al.* 1998, Mahli *et al.* 1998, Clark *et al.* 2001a, IPCC 2001, Clark 2002, Chave *et al.* 2003, Baker *et al.* 2004, Houghton, 2005). Más recientemente, estos estudios han cobrado mayor importancia aún por la necesidad de estimar las cantidades de C que podrían ser emitidas a la atmósfera en caso de deforestación (Houghton, 2005), lo cual es un insumo fundamental para la estructuración de proyectos de Reducción de Emisiones por Deforestación y Degradación (REDD) (Angelsen *et al.* 2009).

Según la teoría ecológica clásica (Odum 1969, Whitmore 1975, Bormann & Linkens 1979), los bosques naturales primarios imperturbados o climáticos no acumulan C atmosférico adicional, ni presentan cambios netos en su biomasa total, pues se mantienen en equilibrio dinámico durante largos períodos de tiempo. Sin embargo, varios estudios realizados en la Amazonia han documentado que tales bosques sí están capturando C atmosférico en forma significativa, como lo evidencian los resultados de Phillips *et al.* (1998), Mahli *et al.*

(1998), Baker *et al.* (2004b) y Mahli *et al.* (2004) en 104 parcelas neotropicales. Este comportamiento se debe posiblemente al aumento de CO₂ atmosférico, el cual probablemente ha estado funcionando como fertilizante natural en las últimas décadas (Phillips *et al.* 1998, Mahli *et al.* 1998, 2004, Baker *et al.* 2004b).

No obstante, estos trabajos han sido fuertemente criticados, debido a la ocurrencia de posibles errores metodológicos (Clark 2002); adicionalmente, no se han registrado tendencias similares en los bosques tropicales de Asia y África (Houghton, 2005). Feeley *et al.* (2007) encontraron que en los bosques maduros de Malasia y Barro Colorado (Panamá) se presentaron disminuciones en las tasas de crecimiento de un alto porcentaje de las especies, debido especialmente a la disminución en la precipitación total y a incrementos en la temperatura mínima diaria. Estos resultados contradicen la hipótesis de incremento de la productividad como lo plantean los estudios de la Amazonia citados atrás. En consecuencia, el debate está lejos de concluir, y al contrario, crece la incertidumbre sobre la capacidad de captura de C adicional por los bosques tropicales de cara al cambio climático.

En esa medida, es fundamental precisar que en relación al cambio climático global se han proyectado para los próximos años variaciones en los patrones climáticos regionales, especialmente referentes a incrementos y disminuciones en la precipitación de distintas regiones del mundo (IPCC 2007). Sin embargo, la relación entre captura de C y precipitación en bosques tropicales es confusa principalmente porque son pocos los estudios que han analizado dicha relación y sus resultados son a veces contradictorios (Brown & Lugo 1982, Clark & Clark 1994, Schuur 2003, Malhi *et al.* 2004). Por ejemplo, Schuur (2003) afirmó que la productividad disminuye notablemente cuando la precipitación

alcanza valores superiores a 5000 mm anuales, debido a factores como la disminución de nutrientes en el suelo, incremento de la lixiviación, aumento de la nubosidad y reducción de la tasa de descomposición de la materia orgánica. Malhi *et al.* (2004) por su parte, reportó que la productividad de madera gruesa aérea no tuvo una relación obvia con la precipitación. Recientemente un análisis mundial sobre el balance de CO₂ (Luyssaert *et al.* 2007) muestra que la productividad incrementa con el aumento de la precipitación, hasta que la precipitación alcanza valores de 1500 mm anuales; donde sobrepasa estos valores la relación no es clara. Más aún, la productividad de los bosques tropicales ha sido pobremente estudiada cuando los niveles de precipitación sobrepasan los 5000 mm anuales. En consecuencia, no existe consenso científico el proyecto.

En Colombia, desde hace varios años se han establecido una red de parcelas permanentes con el fin de conocer la dinámica de los bosques del país (Vallejo *et al.* 2005); aunque solo en unos pocos sitios existen datos de más de cinco años de medición, entre los que se destacan los estudios realizados en la cuenca media del río Porce (Orrego y Del Valle 2003, Orrego *et al.* 2003, Yepes 2008) y los de dos parcelas establecidas en un bosque pluvial tropical del Chocó (García *et al.* 2003). Por lo que empleamos éstos últimos para probar las hipótesis sobre el incremento en BA de bosques primarios tropicales (Phillips *et al.* 1998), y sobre la disminución de la productividad primaria neta con el aumento en la precipitación (Schoor 2003). Además, nos planteamos el objetivo de estimar la BA y su dinámica en el tiempo en un Bosque Pluvial Tropical del Chocó y respondimos los siguientes interrogantes: ¿Cómo varía la BA en un bosque pluvial tropical primario a través del tiempo? ¿Cómo se compara la productividad primaria neta aérea de este bosque con la de otros bosques tropicales sometidos a condiciones de precipitación más moderadas?

ÁREA DE ESTUDIO

El presente estudio se realizó en una parcela permanente de investigación (PPIB) ubicada en un bosque pluvial tropical primario de tierras bajas localizado en el corregimiento de Salero, municipio de Unión Panamericana, departamento del Chocó, Colombia, en las coordenadas 5°18'950'' de latitud norte y a los 76°36'742'' de longitud oeste (*Figura 1*). Este bosque se encuentra en la zona de vida de Bosque Pluvial Tropical (bp-T) (Holdridge, 1996); la precipitación promedia anual de la región es cercana a 10.000 mm, la temperatura promedia varía entre 26°C y 30°C, y la humedad relativa es de 90% (García *et al.* 2003). Las características edáficas de las sub-parcelas se pueden apreciar en la Tabla 1.

Tabla 1. Características edáficas de las sub-parcelas de Salero. En donde la topografía es en grados de inclinación; los elementos Al, Ca, Mg, K y CICE son en meq/100 g de suelo. Las texturas son en porcentajes. D.E. es la desviación estándar.

Sub-parcelas	Topografía (%)	Altitud (msnm)	pH	M.O (%)	P (ppm)	Al	Ca	Mg	K	CICE	Textura A	Textura L	Textura Ar	
E	Promedio	24,54	137,20	4,70	5,64	1,97	0,50	0,30	0,24	0,24	1,28	34,33	48,11	17,56
	D.E	14,14	19,68	0,14	2,09	0,58	0,07	0,16	0,12	0,07	0,28	4,01	6,04	4,93
U	Promedio	24,52	146,44	4,85	7,87	1,31	0,48	0,35	0,29	0,22	1,33	40,94	42,82	16,24
	D.E	15,68	18,68	0,16	1,99	0,49	0,12	0,16	0,12	0,06	0,30	6,68	5,62	3,07

Dicha parcela se instaló en el año 1998, al nororiente de la comunidad, desde la cual se tarda hora y media por trocha para llegar al sitio de la parcela, denominado localmente Catanguero. Este último se encuentra en el margen derecho de la quebrada Candelaria, la cual recoge las aguas de los riachuelos que escurren de la PPIB, entre ellos el Catanguero, los cuales se inundan esporádicamente con las lluvias, creando pequeños anegamientos. Cuando se instaló la parcela los bosques de Salero eran primarios e imperturbados, pero entre los años 2005 y 2008 se presentaron intervenciones antropicas, por lo cual se le considera como un bosque primario medianamente intervenido. El cual tiene una alta diversidad de especies de plantas vasculares (Palacios *et al.* 2003).

Vegetación: Las familias más abundantes y frecuentes que caracterizan este ecosistema son Sapotaceae, Lecythidaceae, Arecaceae, Euphorbiaceae, Mirysticaceae, Chrysobalanaceae, Moraceae, Clusiaceae, Caesalpiniaceae, Vochysiaceae, Apocynaceae, Fabaceae y Bombacaceae (Asprilla *et al* 2003). Entre las especies predominantes están el juanchito (*Mabea chocoensis*), palma mil pesos (*Jessenia bataua*), lechero (*Brosimum utile.*), vaina (*Matisia bullata*), guasco (*Eschweilera pittieri*), palma memé (*Wettinia quinaria*), carbonero (*Licania sp.*), guayabo (*Croton jorgei*) y caimito (*Chrysophyllum sp.*), entre otras especies (Palacios *et al.* 2003).

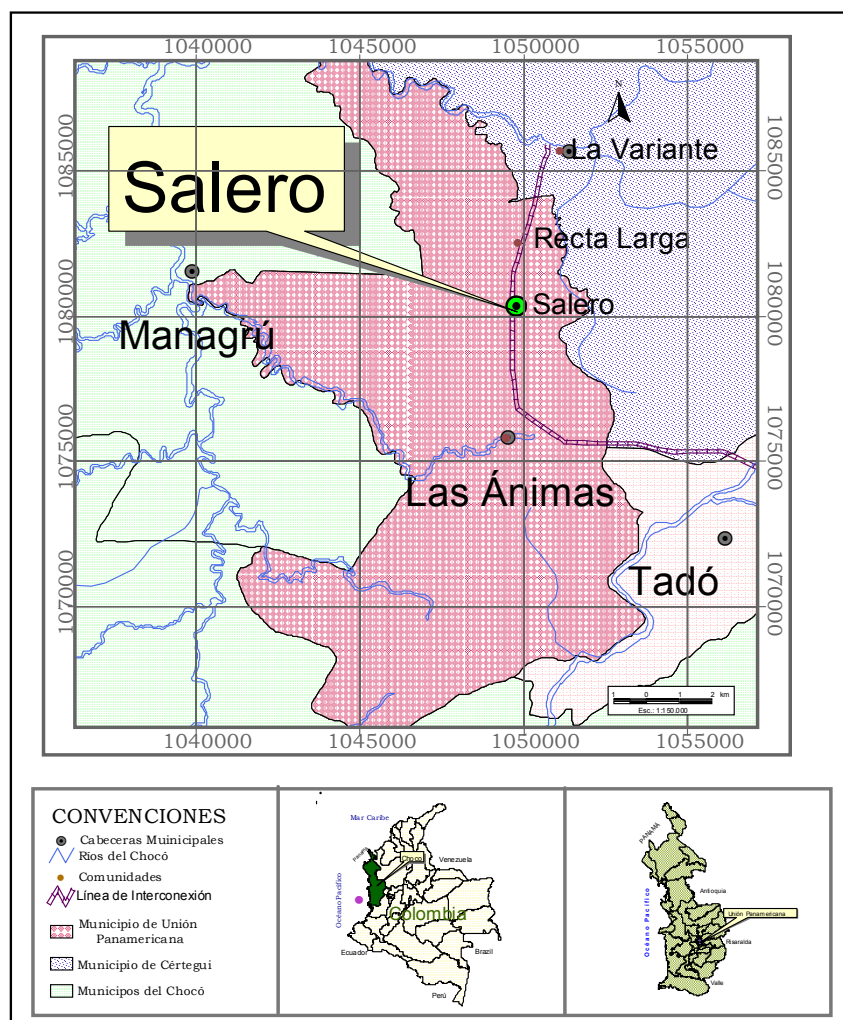


Figura 1. Ubicación de la Parcela Permanente de Investigación en Biodiversidad en el corregimiento de Salero, Unión Panamericana, Chocó – Colombia.

MÉTODOS

Establecimiento y Re-censos de la Parcela Permanente: Generalmente para el estudio de la dinámica del C en los bosques se han empleado parcelas permanentes de investigación (Phillips *et al.* 1998, Clark *et al.* 2001, Del Valle *et al.* 2003, Chave *et al.* 2003, Baker *et al.* 2004), las cuales permiten conocer los cambios en las existencias de biomasa y C en el bosque cuando se realizan mediciones sucesivas a lo largo de varios años. En el presente estudio empleamos una parcela permanente de investigación establecida entre abril y agosto del año 1998 mediante la metodología de BIOTROP (Melo y Vargas 2003), y actualmente hace parte de la red nacional de parcelas permanentes de Colombia (Vallejo *et al.* 2005).

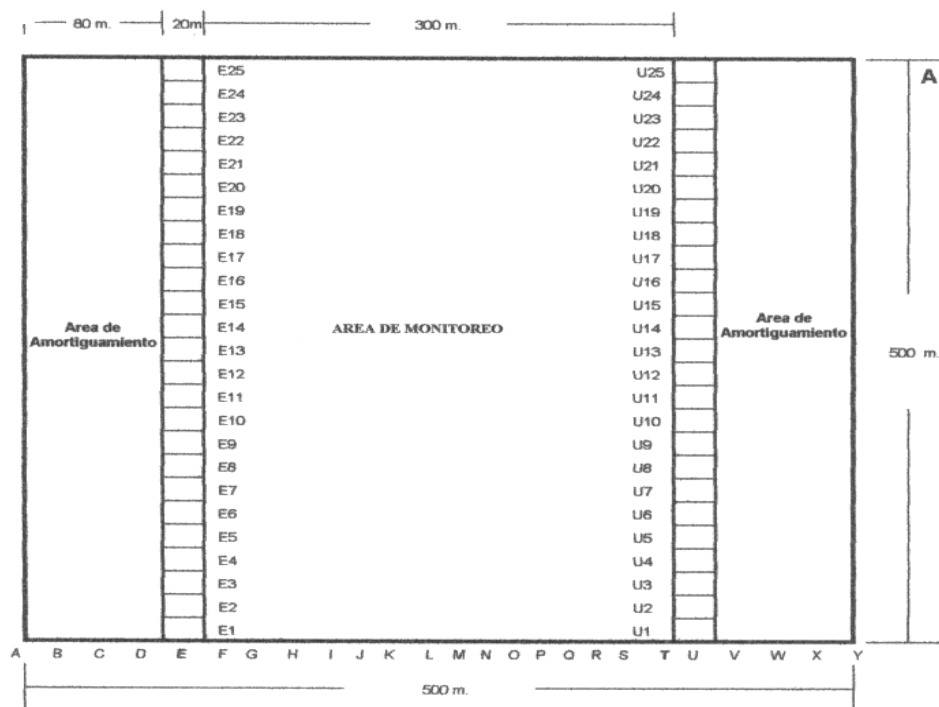


Figura 2. Esquema de la Parcela permanente de investigación en biodiversidad de Salero (Chocó, Colombia).

Esta parcela consiste en un cuadrado de 500 x 500 m (25 ha), dividido en 25 sub-parcelas rectangulares de 500 x 20 m (1 ha), que se identifican con las letras del abecedario desde la “A” hasta la “Y”. Cada una de estas sub-parcelas está dividida en 25 cuadrantes de 20 x 20 m (400 m²) y a su vez, cada uno de los cuadrantes está dividido en cuatro cuadrículas de 10 x 10 m (100 m²) (García *et al.* 2003). El inventario de los árboles con DAP \geq 10 cm se realizó en las sub-parcelas “E” y “U” de la parcela (*Figura 2*). Entre junio y septiembre del año 2005, y entre julio y agosto del año 2008 se realizaron el segundo y tercer censo de la parcela. En cada uno de los censos se registraron los individuos muertos, la forma de mortalidad y los individuos reclutados (que alcanzaron el DAP \geq 10 cm).

Medición de diámetros en las sub-parcelas: se midió la circunferencia a la altura del pecho en cm (1.30 m sobre el nivel del suelo) con cinta métrica a todos los árboles con DAP \geq 10 cm en cada cuadrícula; posteriormente los valores de circunferencia se transformaron a DAP. El perímetro del tronco del árbol donde se midió el diámetro por primera vez se marcó con pintura asfáltica amarilla con el objeto de garantizar que posteriores mediciones se hagan en la misma zona de la primera medición. Tales mediciones se hicieron en áreas libres de nudos o ramas. Además, se registró la ubicación de cada individuo en la cuadrícula. Todos los árboles medidos fueron marcados con placas de aluminio. También se identificó el hábito de crecimiento en las categorías de árbol, bejuco o liana y palma, se anotaron las características vegetativas y observaciones particulares de cada individuo.

Identificación botánica: se identificaron todas las morfoespecies hasta el máximo nivel taxonómico posible (NN, especie, género, familia botánica) en el herbario de la Universidad

Tecnológica del Chocó “D.L.C.” “Herbario Chocó”. Esta identificación se llevó a cabo utilizando las claves especializadas de Forero y Gentry (1989), Gentry (1993) y Mahecha (1997). Además se contó con la colaboración del biólogo Álvaro Cogollo del Jardín Botánico “Joaquín Antonio Uribe” de Medellín en la identificación del material.

Clasificación en grupos ecológicos de especies: las especies identificadas taxonómicamente en las sub-parcelas “E” y “U”, fueron clasificados de acuerdo a sus requerimientos de luz en climácicas y pioneras, acorde con lo propuesto por Whitmore (1998). Además empleamos información de varios listados e inventarios de especies que incluían las características ecológicas de éstas. Entre los listados empleados están los citados por Swaine y Hall (1983), Whitmore (1998), Turner (2001), Unalmed (2001) y Corantioquia (2006), y los inventarios realizados por Córdoba *et al.* (2005) en claros naturales en bosques del Chocó, en los que se mencionan principalmente las especies pioneras ó demandantes de luz. Para los individuos que se encontraban sin identificar taxonómicamente en la parcela de Salero (94 árboles), asumimos que pertenecían a especies climácicas, pues estas se encuentran en mayor proporción en los bosques primarios poco intervenidos; además las especies pioneras suelen ser comunes y por tanto fácilmente identificables.

Modelación de la altura total y comercial: para modelar las alturas de los árboles se midió la altura total a 471 individuos, de los cuales 72 fueron árboles climácicos medidos en la parcela y 399 individuos pioneros registrados en una zona alterada cercana a la parcela. Para estas mediciones se empleó clinómetro *Suunto* a distancias fijas de 15 y 20 m de observación. Para obtener la altura total de cada árbol se tuvo en cuenta el ángulo a la

cima de la copa del árbol, la distancia de observación y la altura de la persona que realiza la medición (Mostacedo y Fredericksen 2000).

Con la información de la altura total, el DAP y el grupo ecológico de los 471 árboles medidos directamente en campo, se generaron modelos lineales de altura total en función del DAP. Con base en dichos modelos se estimó la altura a los demás árboles, teniendo en cuenta su grupo funcional. Estos datos de altura total fueron necesarios para estimar la biomasa aérea en algunos modelos. Por otro lado, dado que uno de los modelos empleados para estimar la biomasa aérea de los árboles requiere de la altura comercial (definida como aquella que va desde el suelo hasta el inicio de las ramas grandes de la copa del árbol) para su estimación y, debido a que esta altura no fue medida directamente en campo, se generó un modelo para estimarla. Para generar el modelo empleamos una base de datos de la Amazonia que incluía valores de altura (comercial y total) de especies como *Coussarea sp.*, *Posoqueria sp.*, *Sterculia sp.*, *Pouteria sp.*, *Euterpe precatória*, *Mabea sp.*, entre otras (Cuartas 1993), que también han sido registradas en Salero (Palacios *et al.* 2003).

Estimación de la densidad de la madera: para estimar esta variable se tomaron los valores publicados recientemente en una base de datos internacional de densidad de madera generadas principalmente en bosques de la Amazonia (Baker *et al.* 2004); en los casos en los que alguna especie o género encontrado en Salero no se encontrara reportado en esta base de datos, empleamos el promedio del género o de la familia de la especie; para los individuos indeterminados taxonómicamente empleamos el promedio general de densidad de la parcela de Salero.

Estimación de la Biomasa Aérea del Bosque: Dado que la elección de un modelo o ecuación para estimar la BA de árboles es crucial, porque puede ser una de las principales fuentes de error en la estimación (Clark *et al.* 2001, Sarmiento *et al.* 2005), se recomienda emplear ecuaciones generadas localmente (Araujo *et al.* 1999, Chambers *et al.* 2001, Del Valle *et al.* 2003). Sin embargo, cuando se carece de ecuaciones locales se pueden emplear ecuaciones ya existentes, generadas en condiciones climáticas y edáficas similares a la de la zona de estudio, que pueden dar resultados muy confiables (Clark *et al.* 2001), especialmente cuando las mediciones realizadas en campo con anterioridad son similares a las estimaciones del modelo. En el presente estudio, se cuantificó la BA de los árboles mediante siete modelos (*Tabla 2*) generados con información de bosques húmedos tropicales de diversas zonas del mundo (Rodríguez 1989, Brown 1997, Chambers *et al.* 2001, Baker *et al.* 2004 Chave *et al.* 2005).

El modelo de Rodríguez (1989) fue generado localmente en bosques del Chocó biogeográfico; para la estimación de la BA usa DAP, altura total y altura comercial. Los modelos de Brown (1997) y Chambers *et al.* (2001) por su parte, solo incluyen DAP. Por último, los modelos de Baker *et al.* (2004) y Chave *et al.* (2005) estiman BA en función del DAP, altura total y densidad de la madera. Examinamos las estimaciones de BA total con cada una de las ecuaciones y en cada uno de los censos realizados en la parcela. Para los análisis de BA a través del tiempo y en grupos ecológicos, seleccionamos el modelo con mayor coeficiente de correlación promedio en relación con las estimaciones de los otros modelos, como lo han realizado otros investigadores (Chave *et al.* 2003).

Tabla 2. Ecuaciones empleadas para estimar la BA en Salero (Chocó). BA es la biomasa aérea de los árboles en kg, DAP es el diámetro, Ln es el logaritmo neperiano, H es la altura total, Hc es la altura comercial, pi es la densidad de la madera

Modelo	Ecuación	DAP mínimo	N	R ²	Sitio	Referencia
1	a) <i>Peso seco madera tallo</i> = 7.54908 + 0.01753 * DAP ² * Hc + 0.10827 * 10 ⁻¹⁹ * DAP ² * H.	3 cm	33	0,99	Bajo Calima. Colombia.	Rodríguez (1989)
	b) <i>Peso seco corteza tallo</i> = 0.98155 + 0.00229 * (DAP ² * H).					
	c) <i>Peso seco madera rama</i> = 18.54992 - (0.29015 * 10 ⁻³) * (DAP ² * Hc)					
	d) <i>Peso seco corteza rama</i> = 5.09423 + 0.27629 * 10 ⁻⁷ * (DAP ² * H) ²					
	e) <i>Peso seco madera ramilla</i> = - 2.09893 + 0.5409 * DAP - 0.0357 * H					
	f) <i>Peso seco corteza ramilla</i> = - 0.375 + 0.0012 * (DAP ² * H)					
	g) <i>Peso seco hojas</i> = 0.53331 + 0.00103 * (DAP ² * H)					
<i>BA (kg) = a + b + c + d + e + f + g</i>						
2	<i>BA (kg) = 21,297 - 6,953(DAP) + 0,740(DAP)²</i>	4 - 112 cm	169	0,92	Neotrópico	Brown (1997)
3	<i>BA (kg) = exp (0.33 (ln DAP) + 0.933 (lnDAP)²</i> <i>- 0.122 (lnDAP)³ - 0.37).</i>	10 cm	315	0,97	Brasil	Chambers <i>et al.</i> (2001)
4	<i>BA (kg) = pi/0.63 exp (0.33 (ln DAP) + 0.933</i> <i>(lnDAP)² - 0.122 (lnDAP)³ - 0.37).</i>	10 cm	315	0,97	Brasil	Baker <i>et al.</i> , (2004)
5	<i>BA (kg) = EXP(-2.557 + 0.94 * ln(pi * DAP² * H))</i>	10 cm	143	Nd	Neotrópico	Chave <i>et al.</i> (2005)
6	<i>BA (kg) = 0.0776 * (pi * DAP² * H)^{0.94}</i>	10 cm	143	Nd	Neotrópico	Chave <i>et al.</i> (2005)
7	<i>BA (kg) = pi * EXP(- 1.239 + 1.98 * ln(DAP) +</i> <i>0.207 * ln(DAP²) - 0.0281 * ln(DAP³)</i>	10 cm	143	Nd	Neotrópico	Chave <i>et al.</i> (2005)

Dinámica en el tiempo de la biomasa aérea: Con la información de los inventarios de los años 1998, 2005 y 2008, se estimó la BA total a través del tiempo, las pérdidas por mortalidad de árboles, los incrementos por crecimiento y reclutamiento de árboles, y la tasa de incremento neto de la BA (TINBA), mediante la ecuación propuesta por Beers (1962), la cual consiste en: $TINBA = \Delta s + I - C - M$. En donde Δs corresponde al cambio en BA de los árboles sobrevivientes, calculada con la BA final (segunda medición) menos la BA inicial (primera medición) de cada individuo sobreviviente; I es la BA de los árboles reclutados (individuos nuevos que alcanzaron ≥ 10 cm de DAP) registrados en la segunda medición; C es la BA de los árboles deforestados y M es la BA de los árboles muertos entre las dos mediciones. Todas las estimaciones de BA fueron realizadas en $t \text{ ha}^{-1}$.

Por otro lado, en el periodo comprendido entre 2005 y 2008 se presentaron talas selectivas de árboles en ambas sub-parcelas, debido a esto los análisis de la variación de la BA se realizaron excluyendo e incluyendo los valores de BA de los arboles deforestados en cada sub-parcela, tomando como referencia el valor en el año 2005. En total, se registraron 186 y 97 individuos deforestados en las sub-parcela E y U respectivamente.

ANÁLISIS DE DATOS: se calcularon las medidas de tendencia central (media y mediana) y de dispersión (desviación estándar, coeficiente de variación y error estándar) de los datos. Mediante el coeficiente de correlación de Pearson evaluamos la correlación entre las distintas estimaciones de BA generadas con los siete modelos. Así mismo, se evaluaron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas con los estadísticos de Bartlett's y Hartley's; cuando los datos fueron normales y se cumplieron los supuestos se realizó un análisis de varianza ANOVA (Hoshmand 1998). Cuando no se cumplieron los supuestos del ANOVA empleamos el estadístico de Kruskal Wallis para evaluar la existencia de diferencias significativas entre las medianas de la BA en función de los períodos de medición (1998, 2005 y 2008), sub-parcelas, cuadrantes, y grupo ecológico de especies. Mediante la prueba de rangos múltiples de Bonferroni se evaluó entre cuáles grupos se presentaron diferencias significativas de BA. Dado que en el proceso de depuración de la base de datos de campo*¹ se encontró que cerca del 30% de la información del DAP de 1998 en la sub-parcela "U" presentó inconsistencias en relación con las mediciones de 2005 y 2008, se optó por excluir dichos datos del análisis general de la BA.

*1 **Depuración de base de datos:** *revisión detallada de los formularios de campo en busca de errores en la digitación, con la posterior exclusión de datos extraños o anormales en cuanto al DAP.*

Para probar la hipótesis de la disminución de la PPN de los bosques tropicales con el incremento en la precipitación (Schuur 2003), se estimó la productividad primaria neta aérea (PPNA) de la siguiente forma: $PPNA = \Delta s + PH$. Donde Δs es el incremento en BA de árboles sobrevivientes y PH es la producción de hojarasca. La producción de hojarasca ($7,2 \text{ t ha año}^{-1}$) de Salero empleada, fue la publicada por Quinto *et al.* (2007). En la estimación de la PPNA no fueron incluidas las pérdidas por consumidores y de compuestos orgánicos volátiles que hacen parte de la PPN porque representan proporciones poco significativas de la PPN total y generalmente no son medidas (Clark *et al.* 2001a).

Con la información de bosques tropicales compilada por Clark *et al.* (2001b), que fue empleada por Schuur (2003) para generar la teoría, e incluidos los datos de Salero y el Bajo Calima, se establecieron rangos de precipitación media anual (500 – 2000, 2000 – 4000, 4000 – 6000, 6000 – 8000 y 8000 – 10000 mm) con los que se realizó una prueba de Kruskal-Wallis para evaluar las diferencias entre las medianas de la PPNA de cada rango, y mediante el estadístico de rangos múltiples de Bonferroni se evaluaron los posibles grupos en los rangos de precipitación en relación a la PPNA (Guttman 1982). Los análisis se realizaron con el programa Statgraphics Centurion (Statistical Graphics Corp. 2002).

RESULTADOS

Modelación de las alturas de los árboles en el Bosque Pluvial Tropical de Salero.

Los modelos lineales generados para estimar la altura total y comercial en función del DAP de las especies arbóreas climáticas y pioneras del bosque pluvial de Salero se detallan en la *Tabla 3*. Todos los modelos fueron significativos y variaron en el tamaño de muestra y en el coeficiente de determinación (*Tabla 3*).

Tabla 3. Modelos lineales de la altura total y comercial de las especies arbóreas pioneras y climáxicas del bosque de Salero. En los modelos Ht es la altura total. Hc es la altura comercial. DAP es el diámetro a la altura del pecho. E.E. es el Error estándar de los coeficientes. r^2 es el Coeficiente de determinación. N. árboles muestreados. E.A.P. Error absoluto promedio.

Modelos de altura	Ecuaciones	E.E. a	E.E. b	r^2	N	E.A.P.	Durbin-Watson	P-valor
Altura total de Climáxicas	Ht = 6,2817 + 0,607737*DAP	0,990	0,045	71,22	72	2,94	2,127 (P=0,7083)	0,0000
Altura total de Pioneras	Ht = 7,4221 + 0,411467*DAP	0,312	0,0208	49,43	399	2,41	1,371 (P=0,0000)	0,0000
Altura Comercial	Hc = -0,134427 + 0,638075*Ht	0,280	0,018	80,3	306	1,80	1,365 (P=0,0000)	0,0000

Estimaciones de biomasa aérea en el Bosque Pluvial Tropical de Salero.

Las estimaciones de BA de árboles realizadas con los siete modelos empleados presentaron diferencias estadísticamente significativas entre ellos ($F= 42.98$; $P<0,05$). Mediante la prueba de rangos múltiples de Bonferroni se encontró que los valores de los modelos 4, 5, 6 y 7 fueron estadísticamente similares. Las mayores estimaciones de BA se presentaron con el modelo 3, con 293,25 t ha⁻¹ promedio; mientras que con el modelo 1 se presentaron las menores estimaciones de BA, con 157,27 t ha⁻¹ promedio (Tabla 4).

Tabla 4. Estimaciones de biomasa aérea en la parcela permanente de investigación de Salero (Chocó) con los siete modelos de estimación. El modelo 1 fue publicado por Rodríguez (1989), el modelo 2 por Brown (1997), el modelo 3 por Chambers et al. (2001), el modelo 4 por Baker et al. (2004) y los modelos 5, 6 y 7 por Chave et al. (2005).

Biomasa aérea (t ha ⁻¹) en el Bosque Pluvial Tropical de Salero (Chocó - Colombia)								
Modelos	Prueba bonferroni	1998		2005		2008		Promedio
		Sub-parcela E	Sub-parcela E	Sub-parcela U	Sub-parcela E	Sub-parcela U		
Modelo 1	a	167.72	185.95	135.81	160.51	136.39	157.27	
Modelo 2	bc	264.21	282.36	206.64	244.19	206.58	240.79	
Modelo 3	c	316.23	360.06	253.87	296.57	239.53	293.25	
Modelo 4	ab	212.61	241.43	167.98	201.42	157.66	196.22	
Modelo 5	ab	237.31	259.99	179.23	217,54	179.50	214.71	
Modelo 6	ab	237.50	260.20	179.37	218.16	179.64	216.98	
Modelo 7	ab	234.70	254.72	175.41	223.53	175.78	212.83	

Los modelos con letras diferentes (a, b, c) denotan diferencias significativas en las estimaciones de biomasa aérea.

Las estimaciones de BA de los modelos fueron diferentes en relación a los diámetros de los árboles. Dichas diferencias fueron menores en los árboles pequeños y se hicieron cada vez mayores en los árboles más grandes, especialmente en los modelos que emplean la densidad de la madera y la altura total de los árboles en sus cálculos (*Figura 3*). Sin embargo, las variaciones en la BA entre individuos influyeron de forma significativa sobre las estimaciones de BA total, a pesar de que dichas variaciones se compensaron entre sí en algunas de las estimaciones de BA al nivel de bosque (*Tabla 4*).

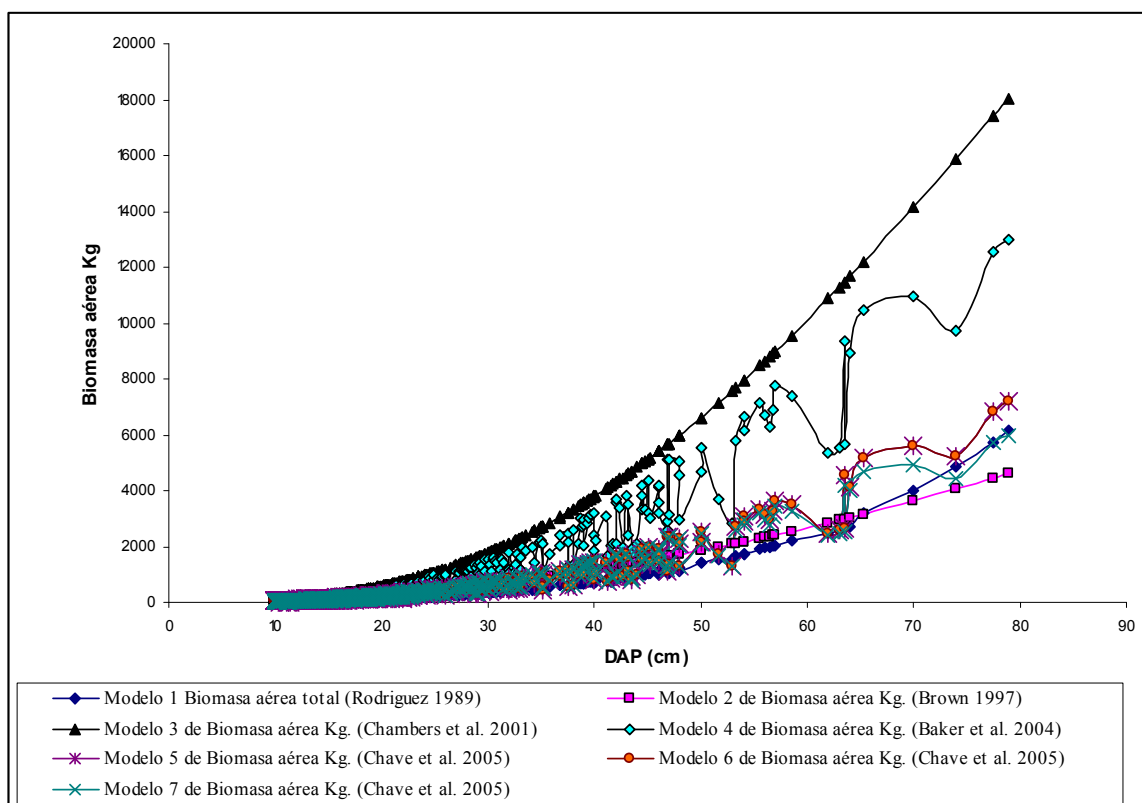


Figura 3. Estimación de la biomasa aérea de árboles en función del DAP para los siete modelos empleados. Estimación realizada con los datos del año 2005 de la sub-parcela “E” del Bosque Pluvial Tropical de Salero.

Se presentaron correlaciones significativas entre la BA estimada con los distintos modelos. Los modelos 5 y 6 presentaron las mayores correlaciones (0,984%), debido a esta alta correlación optamos por elegir el modelo 5 para realizar las evaluaciones de BA de los árboles. Por otro lado, el modelo 1 presentó la menor correlación (0,965%) (Tabla 5).

Tabla 5. Matriz de Correlación de Pearson de los siete modelos de biomasa aérea empleados. Las correlaciones se realizaron con la BA de los individuos registrados en el año 2005 en la sub-parcela “E”. La última fila muestra el promedio de correlación de cada modelo.

Correlación	Modelo 1	Modelo 2	Modelo 3	Modelo 4	Modelo 5	Modelo 6	Modelo 7
Modelo 1	1	0.9571	0.9733	0.9582	0.9726	0.9726	0.9578
Modelo 2	*	1	0.9956	0.971	0.9641	0.9641	0.9716
Modelo 3	*	*	1	0.9767	0.9727	0.9727	0.9755
Modelo 4	*	*	*	1	0.9965	0.9965	0.9996
Modelo 5	*	*	*	*	1	0.999	0.9968
Modelo 6	*	*	*	*	*	1	0.9968
Modelo 7	*	*	*	*	*	*	1
Promedio de Correlación	0.965	0.970	0.977	0.983	0.984	0.984	0.983

Distribución de la BA en las sub-parcelas de Salero, Chocó – Colombia.

En el año 1998 en la sub-parcela “E” se registraron en total 709 individuos. La BA estimada a partir de los cuadrantes de 20 x 20 m fue en promedio (\pm desviación estándar) de $237,31 \pm 101,618 \text{ t ha}^{-1}$. Así mismo, la BA en la sub-parcela “E” fue de $259,99 \pm 109,25 \text{ t ha}^{-1}$, y de $178,94 \pm 89,33 \text{ t ha}^{-1}$ en la sub-parcela “U” en el año 2005. En dicha medición se encontraron diferencias significativas ($T= 7,43$; $P= 0,006$) entre las medianas al nivel de las sub-parcelas. Igualmente, se encontraron diferencias significativas ($T=5,28$; $P= 0,021$) en la BA total entre sub-parcelas en la medición del año 2008, cuando fueron incluidos los

valores de BA de los árboles deforestados (*Figura 4*). Las estimaciones de BA total de los años 1998, 2005 y 2008 de la sub-parcela E, no presentaron diferencias significativas en sus medianas. Así mismo, la BA total de los años 2005 y 2008 de la sub-parcela U, no presentó diferencias significativas. No obstante, las estimaciones de BA total mostraron una tendencia al incremento con el paso del tiempo cuando fueron incluidos los valores de los árboles deforestados; aunque, dichas evaluaciones no presentaron diferencias significativas en sus medianas. Entre los años 1998 y 2005 el incremento en BA fue de $22,6 \text{ t ha}^{-1}$, con intervalos de confianza que no incluyen el cero (*Figura 4*). Por tanto, en condiciones imperturbadas hubo positiva captura de BA.

Dinámica en el tiempo de la BA en el Bosque Pluvial Tropical en Salero (Chocó).

En el período comprendido entre los años 1998 y 2005 se presentó el mayor incremento en la BA de los árboles sobrevivientes ($4,42 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) en la sub-parcela E, en comparación con los incrementos del período entre los años 2005 y 2008 de $1,69 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y $3,18 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en las sub-parcelas E y U respectivamente. Por otro lado, la TINBA fue positiva en el período entre los años 1998 y 2005 (con $2,62 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}$), y en el período entre los años 2005 y 2008 fue negativa en ambas sub-parcelas (con $-14,86 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}$ y $-5,64 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}$) (*Tabla 6*). Estos valores negativos se debieron a la alta producción de necromasa a causa de la intervención antrópica (extracción selectiva de madera). Aparte de esto, el reclutamiento en términos de BA fue evidente solo en el período entre 1998 y 2005. En consecuencia, el bosque incrementó significativamente su BA neta solamente en el período entre 1998 y 2005 (*Tabla 6*).

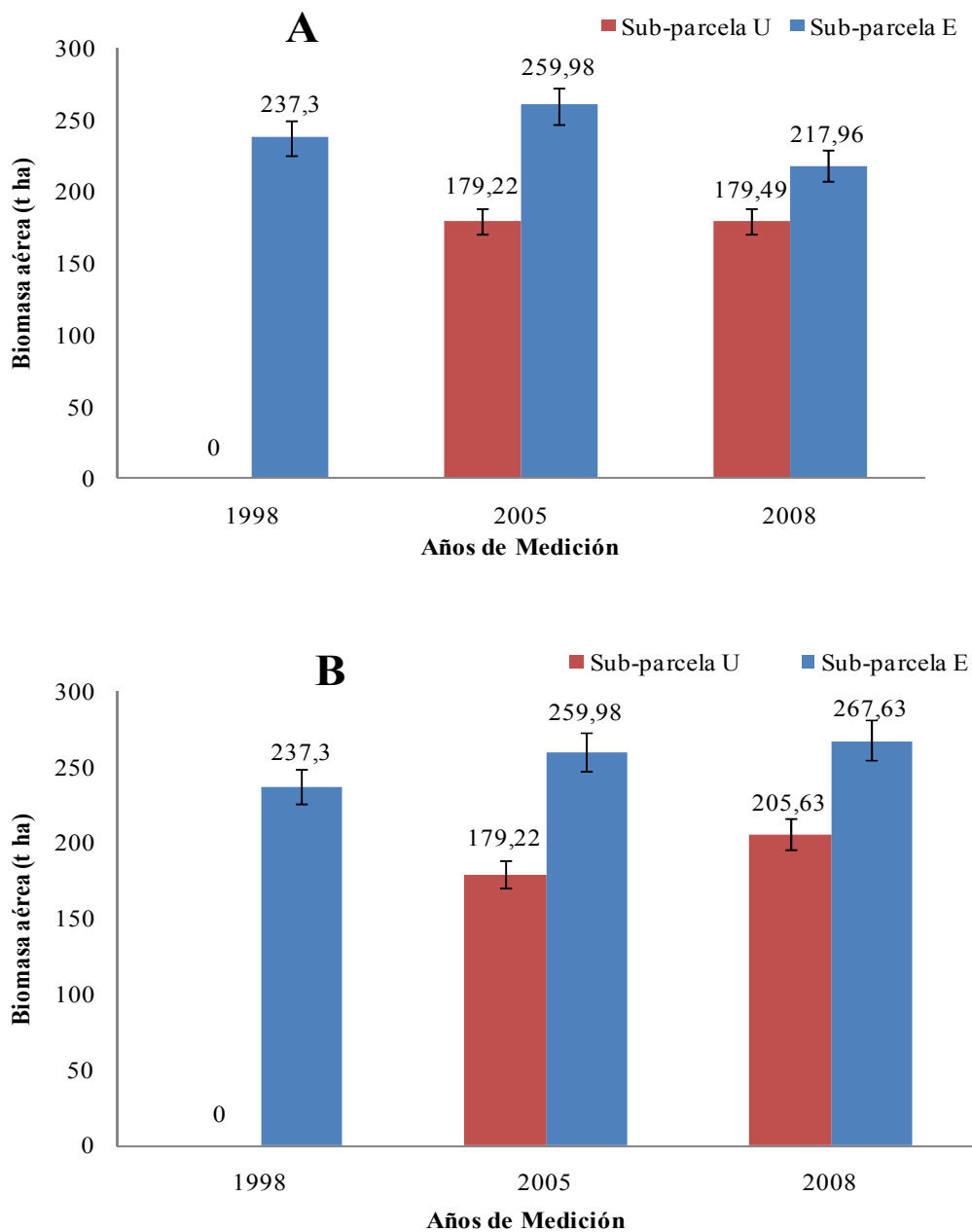


Figura 4. Variación de la BA total a través del tiempo en las sub-parcelas “E” y “U” en el bosque de Salero. **A.** Variación de la BA sin valores de los árboles deforestados (diferencias significativas entre sub-parcelas “E” y “U” ($T=7,43$; $P=0,006$) en el año 2005; y marginalmente significativas ($T=3,22$; $P=0,072$) en el año 2008). **B.** Variación de la BA incluidos los valores de los árboles deforestados (diferencias significativas entre sub-parcelas ($T=5,28$; $P=0,021$) en el año 2008).

Tabla 6. Dinámica en el tiempo de la BA en el Bosque Pluvial Tropical de Salero.

Cambios en la BA en Salero.	1998 - 2005		2005 - 2008				1998 - 2008
	Sub-parcela E		Sub-parcela E		Sub-parcela U		Sub-parcela E
	N	BA (t/ha)	N	BA (t/ha)	N	BA (t/ha)	BA (t/ha)
*Incremento sobrevivientes BA (t/ha) solo valores positivos.	539	35,32	429	7,2	352	16,46	42,52
Incremento sobrevivientes BA (t/ha) (positivos y negativos).	656	30,97	535	5,07	490	9,55	36,04
<i>Incremento sobrevivientes BA promedio anual (t/ha/año)</i>	*	4,42	*	1,69	*	3,18	3,6
Reclutamiento BA (t/ha)	65	5,08	11	0,01	2	0,07	5,08
<i>Reclutamiento BA promedio anual (t/ha/año)</i>	9,28	0,73	3,66	0	0,66	0	0,51
Mortalidad Necromasa aérea (t/ha)	53	17,72	186	49,66	97	26,46	67,38
<i>Mortalidad Necromasa aérea promedio anual (t/ha/año)</i>	7,57	2,53	62	16,55	32,33	8,82	6,74
TINBA (t/ha)	*	18,33	*	-44,59	*	-16,91	-26,26
<i>TINBA promedio anual (t/ha/año)</i>	*	2,62	*	-14,86	*	-5,64	-2,63

PPNA y Precipitación Promedia Anual en Bosques Tropicales.

En el bosque pluvial tropical de Salero se registró una PPNA promedio (incremento en BA de sobrevivientes + producción de hojarasca) de 5,21 t de carbono ha⁻¹ año⁻¹. Los valores de PPNA de los rangos de precipitación (de 500 – 2000; 2000 – 4000; 4000 – 6000; 6000 – 8000; y 8000 – 10000 mm anuales) presentaron un promedio general de 5,25 t de carbono ha⁻¹ año⁻¹; así mismo, en el rango de precipitación de entre 500 – 2000 mm anuales se registró la mayor PPNA con un promedio de 5,88 t de carbono ha⁻¹ año⁻¹, mientras que en el rango de precipitación de entre 4000 – 6000 mm anuales se registró la menor PPNA con un promedio de 2,43 t de carbono ha⁻¹ año⁻¹ (*figura 5*). Mediante el estadístico de Kruskal-Wallis se detectaron diferencias significativas entre las medianas de la PPNA (*estadístico = 12,99; P = 0,011*) de los rangos de precipitación evaluados; y mediante el estadístico de rangos múltiples de Bonferroni se identificaron dos grupos de rangos de precipitación en relación a la PPNA, el primer grupo estuvo formado por los rangos de 500 – 2000, 2000 – 4000 y 8000 – 10000 mm anuales, mientras que el segundo estuvo conformado por los rangos 4000 – 6000, 6000 – 8000 y 8000 – 1000 mm anuales (*figura 5*). El hecho de que el

rango de entre 8000 – 10000 mm anuales (correspondiente a Salero) hiciera parte de ambos grupos estadísticos, mostró la poca influencia de la precipitación sobre la PPNA.

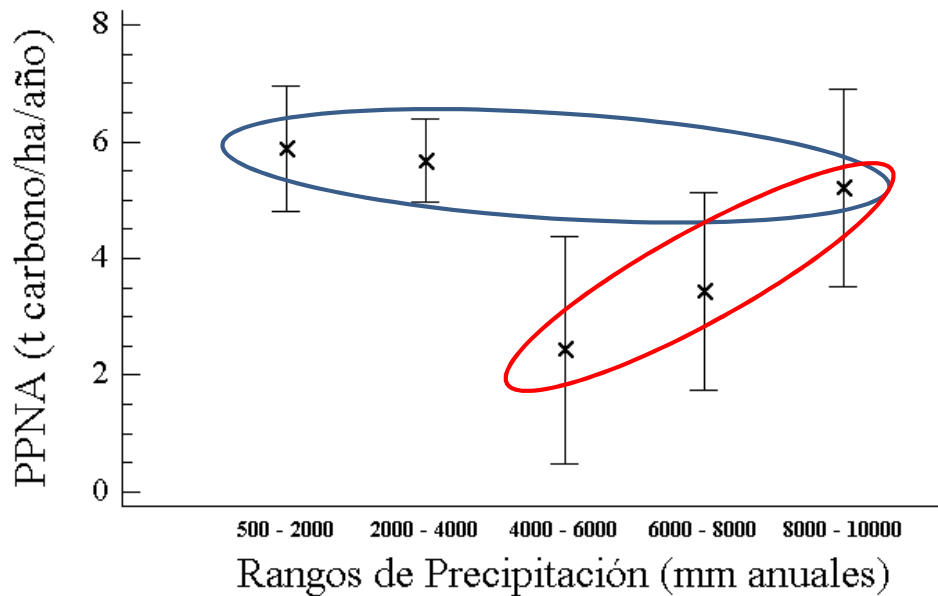


Figura 5. Análisis de varianza de la Productividad primaria neta aérea en relación a los rangos de precipitación promedio anual en bosques tropicales. Las X son los promedios de PPNA y las líneas horizontales son los intervalos de confianza de los datos. Los valores dentro de los círculos azules y rojos muestran los grupos formados mediante la prueba de Bonferroni. Datos de Clark *et al.* (2001) e incluidos los valores de Salero y Bajo Calima.

DISCUSIÓN

Exactitud de la estimación de la biomasa aérea con los modelos utilizados

Los modelos 1 y 3 empleados para estimar la BA de árboles en Salero generaron valores estadísticamente diferentes a los demás modelos (Tabla 2), lo cual también ha sido reportado por diversos investigadores, quienes han documentado que distintas ecuaciones generan estimaciones diferentes de BA (Araujo *et al.* 1999, Clark *et al.* 2001, Keller *et al.* 2001, Sarmiento *et al.* 2005). Se ha sugerido que los modelos que solo emplean una variable como el DAP en la estimación de la BA, podrían dar origen a mayores errores,

pues se ignoran las variaciones en arquitectura y densidad de la madera de las especies (Clark *et al.* 2001, Chave *et al.* 2003), especialmente en bosques con alta diversidad de especies como los del Chocó (Faber-Langendoen y Gentry 1991). Sin embargo, en el presente estudio observamos que cuando se analizan los valores de BA a nivel de bosque (BA total), las estimaciones tienden a ser muy similares, debido probablemente a que los valores calculados a nivel de individuos se compensan entre sí al evaluarlos en términos de la BA total (*Tabla 4*), por lo cual tal margen de error no fue tan significativo; así ha sido documentado también en bosques de la Amazonia Brasileira por Baker *et al.* (2004).

Comparación de la BA de Salero con Otras Estimaciones en Bosques Tropicales.

La BA en el Bosque Pluvial Tropical de Salero tuvo un rango de entre 179,2 y 259,9 t ha⁻¹, con un promedio general de 216,8 t ha⁻¹. Los valores de BA total de las sub-parcelas “E” y “U” presentaron diferencias significativas (*Tabla 6*), tales diferencias se deben posiblemente al efecto de las texturas de los suelos sobre la BA, pues los suelos de la sub-parcela “U” presentan mayor porcentaje de textura franco arenosa (41%) (*Tabla 1*) debido a la mayor influencia de las pequeñas quebradas presentes, lo que explica la menor BA.

En general, la BA de Salero (216,8 t ha⁻¹) fue ligeramente superior a los reportes de BA realizadas por Mosquera y Sánchez (2005), Faber-Langendoen y Gentry (1991) y Rodríguez (1989) de 176 t ha⁻¹, 169 – 193 t ha⁻¹ y 190 t ha⁻¹ respectivamente, realizadas con anterioridad en distintos bosques del Chocó Biogeográfico. En general, los valores de BA encontrados en Salero de 216,8 t ha⁻¹, se encuentran en la porción inferior del rango de BA de árboles (entre 167 y 419 t ha⁻¹) reportado por Sarmiento *et al.* (2005) para selvas neotropicales de baja altitud. Estos resultados de BA de Salero también se encuentran

dentro del rango (entre 45 – 649 t ha⁻¹, con 275,16 t ha⁻¹ promedio) reportado por Clark *et al.* (2001b) para bosques tropicales de distintas zonas del mundo.

Incremento de la BA del Bosque Pluvial Tropical de Salero.

La BA total del bosque pluvial de Salero cambió significativamente en el tiempo; especialmente, entre los años 1998 y 2005 el incremento en BA fue de 22,6 t ha⁻¹, con intervalos de confianza que no incluyen el cero (*figura 4*). Debido a esto, los resultados en términos del incremento en BA total apoyan la hipótesis del incremento en BA en bosques tropicales planteada por Phillips *et al.* (1998), Mahli *et al.* (1998, 2004) y Baker *et al.* (2004b). Aunque, no es posible mostrar estos resultados como una evidencia fuerte sobre el efecto fertilizante del CO₂ atmosférico.

En el bosque pluvial tropical de Salero, encontramos incremento promedio anual de BA de árboles sobrevivientes de entre 1,69 y 4,42 t ha⁻¹ año⁻¹ (*Tabla 6*), el cual se encuentran dentro del rango de incremento en BA de árboles reportado por Clark *et al.* (2001b) de entre 0,6 a 7,6 t ha⁻¹ año⁻¹, para diversos bosques tropicales. Por otro lado, solo la TINBA de la sub-parcela “E” de Salero entre 1998 y 2005, presentó un promedio de 2,61 t ha⁻¹ año⁻¹ (*Tabla 6*), que no incluyó el cero en sus intervalos de confianza (*Tabla 7*). Por tal razón, el bosque de Salero presentó un incremento positivo de BA, solo en dicho periodo, superior a los incrementos reportados por Chave *et al.* (2008) para diferentes bosques tropicales (*Tabla 7*). Este hecho (TINBA de 2,61 t ha⁻¹ año⁻¹), está acorde con lo planteado por la hipótesis del incremento en la BA en los bosques húmedos tropicales registrado en las últimas décadas (Phillips *et al.* 1998, Mahli *et al.* 1998, 2004, Baker *et al.* 2004b).

Al analizar las variaciones a través del tiempo de la BA en términos de la TINBA fue posible detectar los cambios en las capturas y emisiones de carbono de los bosques, en comparación con los análisis en términos de la BA total, pues los cambios en la BA total a través del tiempo no apoyaron la hipótesis del incremento en la captura de carbono de los bosques tropicales (Phillips *et al.* 1998, Baker *et al.* 2004b). Así mismo, los valores negativos en las TINBA del periodo entre 2005 y 2008 (*Tabla 7*) fueron producto de las deforestaciones; frente a lo cual, solo se puede aseverar que en la parcela debido a la intervención se incrementó la emisión de carbono a la atmosfera, la fragmentación y la masa de detritos, como se ha documentado en otros bosques tropicales (Laurance *et al.* 1998, Gerwing 2002, Broadbent *et al.* 2008).

Tabla 7. Valores de BA, incremento, reclutamiento, mortalidad y cambio neto de la biomasa aérea de bosques primarios tropicales incluidos los datos de Salero (modificado de Chave *et al.* 2008). BA es biomasa aérea (t ha⁻¹).

Zona	BA (t ha)	Incremento en BA (t ha año)	BA reclutamiento (t ha año)	Necromasa Mortalidad (t ha año)	Cambio Neto en BA (t ha año) [intervalos de confianza]
BCI	292.17	4.19	0.53	4.97	-0.25 [-1.15; 0.62]
Edoro	375.06	5.8	0.6	6.14	0.26 [-1.34; 1.73]
Lenda	525.34	5.39	0.21	4.18	1.43 [1.08; 1.74]
HKK	202.7	2.96	0.5	3.59	-0.14 [-0.61; 0.33]
La Planada	160.04	3.53	0.82	2.94	1.41 [0.10; 1.82]
Lambir	479.13	6.37	0.47	5.87	0.97 [0.13; 2.61]
Palanan	276.27	3.83	0.73	4.57	-0.01 [-1.44; 1.35]
Pasoh	319.98	6.03	0.63	5.11	1.55 [0.68; 2.31]
Sinharaja	336.87	6.36	0.74	8.14	-1.05 [-2.54; 0.44]
Yasuni	262.93	5.61	0.8	5.93	0.47 [-0.42; 1.27]
Salero E*	259.99	4.42	0.72	2.53	2.61 [0.68; 4.54]
Salero E**	217.57	1,69	0.00	16,55	-14,86[-22.59; -7.11]
Salero U**	179.17	3.18	0.00	8,82	-5,64[-10.42; -0.84]

*cambio en BA en el periodo entre los años 1998 y 2005. ** cambio en BA en el periodo 2005 y 2008

PPNA y Precipitación Promedia Anual en Bosques Tropicales.

Recientemente, Schuur manifestó que en los bosques tropicales con precipitación promedia anual (PPA) superior a 5000 mm, la PPNA tiende a disminuir debido a las disminuciones de la tasa de descomposición y de la disponibilidad de nutrientes; además por el incremento

en la lixiviación y la nubosidad que reducen la PPN (Schuur 2003). Sin embargo, en el presente estudio, mediante estadístico de rangos múltiples no se encontraron diferencias significativas entre los promedios de PPNA de los bosques tropicales con precipitaciones entre 500 – 4000 y de 8000 – 10000 mm anuales (*Figura 5*); con lo cual, los resultados de Salero contradicen la hipótesis de Schuur (2003), pues no fue evidente una disminución en la PPNA con el incremento en la precipitación (*Figura 5*).

El hecho de que la PPNA registrada en Salero fuese alta, a pesar de alta precipitación (contrario a Schuur (2003)), se debió posiblemente a las siguientes razones: **1)** No hay limitación de oxígeno para la descomposición en el suelo por exceso de agua, pues en estos ecosistemas a pesar de las altas precipitaciones los suelos tienen buen drenaje. **2)** las tasas de descomposición de hojarasca de las zonas en las que se presentan anegamientos esporádicos temporales por aumento en las lluvias, posiblemente son similares a las de las áreas bien drenadas. Puesto que en los suelos en los que el nivel freático oscila unos pocos centímetros con las inundaciones, la hojarasca se encuentra sometida a períodos alternativos de anegamiento y aireación, dependiendo de las lluvias, esto produce pulsos de oxidación de la hojarasca haciendo que se descomponga, en las áreas inundadas, a tasas similares a las registradas en suelos sin inundación (Del Valle 2003). **3)** Los niveles de precipitación en el bosque pluvial tropical cercano a Salero, varían significativamente a lo largo del día. A tal punto que se presentan lluvias con mayor frecuencia e intensidad en las horas de la noche (Murillo *et al.* 2005). Esto implica que, en las horas de mayor radiación solar, entre las 10:00 am y las 3:00 pm, la fotosíntesis no es inhibida por la precipitación, y por ende la PPN puede registrar valores altos.

Para Baker *et al.* (2003), en bosques tropicales no estacionales, en los que la disponibilidad de agua no es una limitante, la radiación solar es la variable ambiental más influyente sobre las tasas de crecimiento. De manera similar, en el bosque pluvial tropical de Salero, a pesar de presentar una alta PPA, las lluvias no constituyeron una limitante para la PPN, debido probablemente a que en la zona se presenta una alta radiación solar, los suelos son bien drenados, las tasas de descomposición de la hojarasca (en bosques aledaños a Salero) son altas ($k = 3,39$ anual) (Quinto y Ramos 2009) y hay una buena disponibilidad de nutrientes para las plantas. Por otro lado, cuando se supera el margen de los 10.000 mm en PPA en bosques tropicales, el panorama para la PPN es aún incierto, pues no ha sido muestreado.

Por otro lado, el hecho de que la menor PPNA se presentara en los bosques con precipitación entre 4000 – 6000 y 6000 – 8000 mm anuales, esta probablemente relacionado con la ubicación de las parcelas; pues los datos fueron tomados de parcelas instaladas en bosques de la India y de Hawaii (USA) (Clark *et al.* 2001). Particularmente, las parcelas ubicadas en la India están sometidas a condiciones que afectan la PPNA, pues el clima es monzónico y fuertemente estacional en términos de épocas de lluvias y de sequías, lo cual disminuye la PPNA. Así mismo, las parcelas ubicadas en Hawaii fueron ubicadas en zonas con suelos volcánicos que se caracterizan por presentar bajo contenido de nutrientes, lo cual explica la baja la PPNA de estas zonas (Baker *et al.* 2003).

En síntesis, los valores de PPNA de Salero del presente estudio contradicen la hipótesis de la disminución de la PPNA de los bosques tropicales cuando la precipitación es muy alta, propuesta por Schuur (2003). Además, se evidenció que el bosque de Salero en condiciones

imperturbadas captó de forma significativa carbono atmosférico, acorde con la hipótesis del incremento en BA de los bosques tropicales de Phillips *et al.* 1998, Mahli *et al.* 1998, 2004, Baker *et al.* 2004. Por último, quedó probado el efecto negativo de las intervenciones antrópicas sobre las existencias y tasas de incremento neto de la BA, pues cuando se deforesta las emisiones de carbono superan las tasas de captura, de ahí la importancia de la conservación de estos complejos ecosistemas.

BIBLIOGRAFIA

- Angelsen, A.**, S. Brown, C. Loisel, L. Peskett, D. Zarin. 2009. Reducción de Emisiones de la deforestación y la degradación de bosques (REDD): Reporte de Evaluación de Opciones. Preparado para el Gobierno de Noruega. Meridian Institute. <http://www.REDD-OAR.org>
- Araujo, T. M.**, N. Higuchi And J. A. Carvalho. 1999. Comparison of formulae for biomass content determination in a tropical rain forest site in the state of Pará, Brazil. *Forest Ecology and Management* 117: 43-52.
- Asprilla, A.** Mosquera, C. M. Valoyes, H. Q. Cuesta, H. & García, F. 2003. Composición Florística de un bosque pluvial tropical (bp-T) en la parcela permanente de investigación en biodiversidad (PPIB) en Salero, Unión Panamericana, Chocó. Pg.39-44. En García, F. Ramos, Y. Palacios, J. Arroyo, J. E. Mena, A. & González, M (eds.). SALERO Diversidad Biológica de un Bosque Pluvial Tropical (bp-T). Editora Guadalupe Ltda. Bogotá –Colombia.
- Baker T. R.**, M. D. Swaine, & D. F. Burslem. 2003. Variation in Tropical Forest Growth Rates: Combined Effects of Functional Group Composition and Resource Availability. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* (2003) 6, 21–36.
- Baker, T. R.**, O. L. Phillips, Y. Malhi, S. Almeida, L. Arroyo, A. Di Fiore, T. Erwin, T.J. Killeen, S. G. Laurance, W. F. Laurance, S. L. Lewis, J. Lloyd, A. Monteagudo, D. A. Neill, S. Patiño, N. A. Pitman, J. N. M. Silva And R. Vasquez Martinez. 2004a. Variation in Wood Density Determines Spatial Patterns in Amazonian Forest Biomass. *Global Change Biology* (2004) 10, 545–562.
- Baker, T. R.**, O.L. Phillips, Y. Malhi, S. Almeida, L. Arroyo, A. Di Fiore, T Erwin, N Higuchi, T. Killeen, S.G. Laurance, W.F. Laurance, S.L. Lewis, A. Monteagudo, D.A. Neill, P.N Vargas, N.C.A. Pitman, N. Silva y R. Vásquez Martínez. 2004b. Increasing biomass in Amazonian forest Plots. *The Royal Society*.DOC 10.1098/1422.
- Beers, T. W.** 1962. Components of Forest Growth. *Journal of Forestry* 60: 245 – 248.

- Bormann F. H.** and G. E. Linkens. 1979. Catastrophic Disturbance and the Steady State in Northern Hardwood Forests. *American Scientist*. Volume 67: 660 – 669.
- Broadbent, E. N.**, G. Asnera, M. Keller, D. Knapp, P. J. Oliveira, J. N. Silva. 2008. Forest fragmentation and edge effects from deforestation and selective logging in the Brazilian Amazon. *Biological Conservation* 141 (2008): 1745 –1757.
- Brown, S.** & A.E. Lugo. 1982. The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle. *Biotropica* 14:161-187.
- Brown, S.** 1997. Estimating biomass and biomass change of tropical forests: A primer. Food and Agriculture Organization, Roma. (UN FAO Forestry Paper; no. 134)
- Chambers, J. Q.**, J. Dos Santos, R. J. Ribeiro And N. Higuchi. 2001. Tree damage, allometric relationships, and above-ground net primary production in central Amazon forest. *Forest Ecology and Management* 152: 73-84.
- Chave, J.**, R. Condit, S. Lao, J. P. Caspersen, R. B. Foster and S. P. Hubbell. 2003. Spatial and temporal variation of biomass in a tropical forest: results from a large census in Panamá. *Journal of Ecology* 91: 240-252.
- Chave J.**, C. Andalo S. Brown M. A. Cairns J. Q. Chambers D. Eamus H. Folster F. Fromard N. Higuchi T. Kira J. P. Lescure B. W. Nelson, H. Ogawa H. Puig B. Riera T. Yamakura. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* (2005) 145: 87–99
- Chave J.**, R. Condit, H. C. Muller-Landau, S. C. Thomas, P. S. Ashton, S. Bunyavejchewin, L. L. Co, H. S. Dattaraja, S. J. Davies, S. Esufali, C. E. N. Ewango, K. J. Feeley, R. B. Foster, N. Gunatilleke, S. Gunatilleke, P. Hall, T. B. Hart, C. Hernández, S. P. Hubbell, A. Itoh, S. Kiratiprayoon, J. V. LaFrankie, S. Loo de Lao, J. Makana, M. N. Noor, A. R. Kassim, C. Samper, R. Sukumar, H. S. Suresh, S. Tan, J. Thompson, M. D. C. Tongco, R. Valencia, M. Vallejo, G. Villa, T. Yamakura, J. K. Zimmerman, E. C. Losos. 2008. Assessing Evidence for a Pervasive Alteration in Tropical Tree Communities. *Plos Biology* 6(3): 1 – 19.
- Chazdon, R.** & R. Montgomery. 2002. La adquisición de Carbono en las Plantas. Pp. 167–192. En Guariguata M. & G. Kattan (eds). 2002. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional. Cartago Costa Rica.
- Clark, D.A.**, 2002. Are tropical forests an important carbon sink? Reanalysis of the long-term plot data. *Ecol. Appl.* 12 (1), 3–7.
- Clark, D.** & D. Clark. 1994. Climate-Induced Annual Variation in Canopy Tree Growth in a Costa Rican Tropical Rain Forest. *Journal of Ecology* 82: 865–872.
- Clark, D.B.** And D. A. Clark. 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management* 137: 185-198.
- Clark, D. A.**, S. Brown, D. W. Kicklighter, J. D. Chambers, J. R. Thomlinson & J. Ni. 2001a. Measuring Net Primary Production in Forest: Concepts and Field Methods. *Ecological Applications* 11 (2) 356 – 370.

- Clark, D. A.**, S. Brown, D. W. Kicklighter, J. D. Chambers, J. R. Thomlinson, E. Holland & J. Ni. 2001b. Net Primary Production in Forest: An Evaluation and Synthesis of Existing Field Data. *Ecological Applications* 11 (2) 356 – 370.
- CORANTIOQUIA.** 2006. Diversidad y Productividad de los Bosques de Antioquia. Proyecto “Manejo y conservación de la flora”. Informe final. Primera fase. CORANTIOQUIA – Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. Medellín – Colombia. Pg 87.
- Córdoba, J. A.**, D. González, Y. A. Ramos, D. Serna, y N. Panesso. 2005. Regeneración Natural en Claros de un Bosque Pluvial Tropical en Pacurita, Chocó – Colombia. *Revista Institucional. Universidad Tecnológica del Chocó D.L.C. N° 23.* Pp. 11 – 19.
- Cuartas, C.** 1993. Estimadores Cuantitativos de la Biomasa Aérea de Especies Dominantes en un Bosque Inundable de la Amazonia Colombiana. Tesis de Ingeniería Forestal. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. Medellín – Colombia.
- Del Valle, J. I.** 2003. Descomposición de la hojarasca fina en Bosques Pantanosos del Pacífico Colombiano. *Interciencia.* Vol. 28. N° 3. pp. 148 – 153.
- Del Valle, J. I.**, F. H. Moreno & S. A. Orrego. 2003. Los Bosques Tropicales y su contribución a la mitigación del cambio climático. Pg 3 – 43 En: Orrego S. A., J. I. Del Valle., & F. H. Moreno (Eds.). *Medición de la captura de C en ecosistemas forestales tropicales de Colombia. Contribuciones para la mitigación del cambio climático.* Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Colombia.
- 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, 185–190.
- Faber-Langendoen, D.** And A. H. Gentry. 1991. The structure and diversity of rain forests at Bajo Calima, Chocó Region, Western Colombia. *Biotropica* 23: 2-11.
- Feeley, K. J.**, S. J. Wright, M. N. N. Supardi, A. R. Kassim & S. J. Davies. 2007. Decelerating growth in tropical forest trees. *Ecology Letters*, (2007) 10: 461–469
- Forero, E.** & A. Gentry. 1989. Lista anotada de plantas del departamento del Chocó, Colombia. Instituto de Ciencias Naturales – Universidad Nacional de Colombia. Museo de Historia Natural. Editorial Guadalupe Ltda. Bogotá. 142 pg.
- García, F.** Ramos, Y. Palacios, J. Arroyo, J. E. Mena, A. & González, M. 2003. SALERO Diversidad Biológica de un Bosque Pluvial Tropical (bp-T). Editorial Guadalupe Ltda. Bogota-Colombia.
- Gentry, A.** 1993. A field guide to the families and genera of woody plants of Northwest South American. Conservation International. 895 pg.
- Gerwing, J.** 2002. Degradation of forests through logging and fire in the eastern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 157 (2002) 131–141.
- Guttman, I.** 1982. *Linear Models: An Introduction.* First Edition. Jhon Wiley & Sons, Inc. United States of America.

- Hogan, K. P.** & J. L. Machado. 2002. La Luz Solar: Consecuencias Biológicas y Medición. En Guariguata, M. & G. Kattan (eds). Ecología y conservación de bosques Neotropicales. Libro Universitario Regional. LUR. Costa Rica.
- Holdridge, L. P.** 1996. Ecología Basada en las Zonas de Vida. Instituto Interamericano para la Agricultura. San José, Costa Rica.
- Hoshmand, A. R.** 1998. Statistical Methods for Environmental & Agricultural Sciences. Second edition. CRC Press LLC. United States of America. New York.
- Houghton, R. A.** 2005. Aboveground Forest Biomass and the Global Carbon Balance. *Global Change Biology* (2005) 11, 945–958.
- IPCC.** Intergovernmental Panel Change Climate. 2001. Summary For Policymakers. A Reporto F Working Group I Of The Intergovernmental Panel On Climate Change.
- Keller, M.,** Palace, M., Hurtt, G., 2001. Biomass estimation in the Tapajo's National Forest, Brazil. Examination of sampling and allometric uncertainties. *Forest Ecol. Manage.* 154, 371–382.
- Laurance, W.,** L. V. Ferreira, J. M. R.de Merona, S. G. Laurance. 1998. Rain Forest Fragmentation and the Dynamics of Amazonian Tree Communities. *Ecology*, Vol. 79, No. 6 (Sep., 1998), pp. 2032-2040
- Luysaert, I.** Inglima, M. Jung, A. D. Richardson , M. Reichstein, D. Papale, S. L. Piao, E. D. Schulze, L. Wingate, G. Matteucci, L . Aragao, M. Aubinet, C. Beer, C. Bernhofer, K. G. Black, D. Bonal, J. M. Bonnefond, J. Chambers, P. Ciais, B. Cook, K. J. Dav I S, A. J. Dolman, B. Gi Elen, M. Goulden, J. Grace, A. Granier, A . Grelle, T. Griffis, T. Gru Nwald, G. Guidolotti, P. J. Hanson, R. Harding, D.Y. Hollinger, L. R. Hutyrá, P. Kolari, B. Kruijt, W. Kutsch, F. Lagergren, T. Laurila, B. E. Law, G. Le Maire, A. Lindroth, D. Loustau, Y. Malhi, J. Mateus, M. Migliavacca, L. Misson, L. Montagnani, J. Moncrieff, E. Moors, J. W. Munger, E. Nikinmaa, S. V. Ollinger, G. Pita, C. Rebmann, O. Roupsard, N. Saigusa, M. J. Sanz, G. Seufert, C. Sierra, M. L. Smith, J. Tang, R. Valentini, T. Vesala & I. A. Janssens. 2007. CO2 Balance of Boreal, Temperate, and Tropical Forests Derived From a Global Database. *Global Change Biology* (2007) 13, 2509–2537.
- Mahecha, G.** 1997. Fundamentos y metodologías para la identificación de plantas. Proyecto Biopacífico, Ministerio del Medio Ambiente, GEF – PNUD. Lerner Ltda. Bogotá 282 pg.
- Malhi, Y. A. D.** Nobre, J. Grace, B. Kruijt, M. G. P. Pereira, A. Culf, and S. Scott. 1998. Carbon Dioxide Transfer Over a Central Amazonian Rain Forest. *Journal of Geophysical Research* 103: 31593 – 31612.
- Malhi Y.** T.R. Baker, O.L. Phillips, S. Almeida, E. Alvarez, L. Arroyo, J. Chave, C. Czimczik, A. Difiore, N. Higuchi, T.J. Killeen, S. G. Laurance, W.F. Laurance, S. L. Lewis, L. M. Mercado Montoya, A. Monteagudo, D. A. Neill, P. Nuñez Vargas, S. Patiño, N. A. Pitman, C. A. Quesada, R. Salomao, J. N. M. Silva, A. T. Lezama, R. V. Martinez, J. Terborgh, B. Vinceti And J. Lloyd. 2004. The Above-Ground Coarse Wood Productivity Of 104 Neotropical Forest Plots. *Global Change Biology* (2004) 10, 563–591.

- Melo, O.** & Vargas, R. 2003. Evaluación Ecológica Y Silvicultural De Ecosistemas Boscosos. Universidad del Tolima, CRQ, CARDER. CORPOCALDAS, CORTOLIMA. Pp. 235.
- Mosquera, Y.** & C. Sánchez. 2005. Propuesta para la Venta de Servicios Ambientales con Participación Comunitaria en el Medio Atrato. Chocó – Colombia. Tesis de Grado. Ingeniería Ambiental. Universidad Tecnológica Del Choco D. L. C. Quibdó – Chocó – Colombia.
- Mostacedo, B.** y T. Fredericksen 2000. Manual de Métodos Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal. Santa Cruz Bolivia.
- Murillo, W.,** R. Palomino, S. Córdoba, G. Aragón y E. Banguero. 2005. El Régimen Diario de la Precipitación en el Municipio de Quibdó (Colombia). Revista de Climatología. Vol. 5 (2005): 1-7
- Odum, E.** 1969. The Strategy of Ecosystem Development. An understanding of ecological succession provides a basis for resolving mans conflict with nature. SCIENCE. Vol. 164. pp. 262 – 269.
- Orrego, S.A.** & J.I. Del Valle. 2003. Existencias y tasas de incremento neto de la biomasa y del C en bosques primarios intervenidos y secundarios. Pp 215-242. En: Orrego, S. A., J. I. Del Valle y F. H. Moreno (eds). 2003. Medición de la captura de C en ecosistemas forestales de Colombia: Contribuciones para la mitigación del cambio climático. Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín, Departamento de Ciencias Forestales y Centro Andino para la Economía en el Medio Ambiente, Bogotá. 314 p.
- Orrego, S. A.,** J. I. Del Valle y F. H. Moreno. 2003. Medición de la captura de C en ecosistemas forestales de Colombia: Contribuciones para la mitigación del cambio climático. Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín, Departamento de Ciencias Forestales y Centro Andino para la Economía en el Medio Ambiente, Bogotá. 314 p.
- Palacios, J.,** Y. Ramos. A. K. Mosquera, FL. Castro, F. García, J. Arroyo & A. Cogollo. 2003b. estructura de un bosque pluvial tropical (bp-T) en Salero, Unión Panamericana, Chocó. En García, F. Ramos, Y. Palacios, J. Arroyo, J. E. Mena, A. & González, M. SALERO Diversidad Biológica de un Bosque Pluvial Tropical (bp-T). Editorial Guadalupe Ltda. Bogota-Colombia.
- Phillips, O. L.,** Y. Malhi, N. Higuchi, W. Laurance, P. Núñez, M. Vásquez, S. Laurance, L. Ferreira, M. Stern, S. Brown y J. Grace. 1998. Changes in the Carbon balance of tropical forest: Evidence from long-term plots. Science 282: 439-442.
- Quinto, H.,** Ramos, Y. A., & D. Abadía. 2007. Cuantificación de la caída de hojarasca como medida de la productividad primaria neta en un Bosque Pluvial Tropical en Salero, Unión Panamericana, Chocó – Colombia. Revista Institucional Universidad Tecnológica del Chocó D.L.C. N° 26, Año 2007 p. 28-41.
- Quinto, H.,** & Y. A., Ramos. 2009. Descomposición de Hojarasca en un Bosque Pluvial Tropical Intervenido en el Municipio de Lloró, Chocó, Colombia. Revista Institucional Universidad Tecnológica del Chocó D.L.C. N° 28, Año 2009 p. 32 – 43.

- Rodríguez, J. C.** 1989. Consideraciones sobre la Biomasa, Composición Química y Dinámica del Bosque Pluvial Tropical de Colinas Bajas. Bajo Calima. Buenaventura, Colombia. Corporación Nacional de Investigación y Fomento Forestal. CONIF. Serie Documental N° 16 Bogota, D.E. – Colombia.
- Sarmiento, G.,** Pinillos, M. & I. Garay. 2005. Biomass Variability In Tropical American Lowland Rainforests. ECOTROPICOS 18(1):1-20. 2005
- Schuur, E.A.G.** 2003. Net primary productivity and global climate revisited: the sensitivity of tropical forest growth to precipitation. Ecology 84:1165-1170.
- Sierra, C. A. J. I.** Del Valle, S. A. Orrego, F. H. Moreno, M. E. Harmon, M. Zapata, G. J. Colorado, M. A. Herrera, W. Lara, D. E. Restrepo, L. M. Berrouet, L. M. Loaiza, & J. F. Benjumea. 2007. Total Carbon Stocks in a Tropical Forest Landscape of the Porce Region, Colombia. Forest Ecology and Management 243 (2007) 299–309
- STATISTICAL GRAPHICS CORP.** 2002. Statgraphics Plus Version 5.1. www.Statgraphics.Com.
- Swaine M. D. & J. B. Hall.** 1983. Early Succession on Cleared Forest Land in Ghana. Journal of Ecology, Vol. 71, No. 2 (Jul., 1983), pp. 601-627.
- Turner I. M.** 2001. The Ecology of Trees in the Tropicals Rain Forest. First Publisher. Cambridge University Press. Cambridge.
- UNALMED.** Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. 2001. Evaluación de las plantaciones de *Acacia mangium* Willd en áreas degradadas del Bajo Cauca. Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. CORANTIOQUIA. Informe Técnico. Pp. 325.
- Vallejo, M.,** A. C. Londoño, R. Lopez, G. Galeano, E. Alvarez, & W. Dévia. 2005. Establecimiento de parcelas permanentes en bosques de Colombia (Métodos para estudios ecológicos largo plazo). Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogota DC. Colombia. 310p.
- Whitmore, T. C.** 1975. Tropical rain forest of the far east. Oxford University Press, Scotland.
- Whitmore TC** (1998) An Introduction to Tropical Rain Forests. Second Edition. Oxford University Press, Oxford.
- Yepes, A.** 2008. Dinámica de un Bosque Primario Premontano de los Andes Colombianos. Tesis de Posgrado en Bosques y Conservación Ambiental. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. Medellín – Colombia.

CAPITULO 2. ESTRUCTURA Y BIOMASA AÉREA DE BOSQUES PRIMARIOS EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN COLOMBIA

Structure and Aboveground Biomass of Old-Growth Forests in an Altitudinal Gradient in
Colombia

Harley Quinto Mosquera¹, Flavio Moreno Hurtado², Esteban Álvarez Dávila³.

1. Posgrado en Bosques y Conservación Ambiental. Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. Colombia., hquintom@unal.edu.co, hquintom@gmail.com
2. Grupo de Investigación en Bosques y Cambio Climático, Departamento de Ciencias Forestales. Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. Colombia. fhmoreno@unal.edu.co
3. Equipo de Gestión Ambiental. Empresa de Interconexión Eléctrica S. A. I.S.A. Medellín – Colombia.

RESUMEN

Se estudió la estructura y la biomasa aérea (BA) de árboles en bosques primarios de Colombia ubicados en diferentes altitudes en nueve parcelas de 10000 m² (1 ha) cada una. En estas, se midió la densidad de individuos (ind/ha), la altura total (m), el diámetro (cm) y la BA (t ha⁻¹) de todos los árboles con diámetro a la altura del pecho (DAP) \geq a 10 cm. Se registró una densidad de entre 635 y 1029 individuos arbóreos por ha. La BA presentó un promedio de 150,98 t ha⁻¹, con rango de entre 79,77 y 256,05 t ha⁻¹. En general, el DAP, la altura y la BA de los árboles disminuyeron con la altitud, pero la densidad de individuos

(total y de árboles pequeños) aumentó exponencialmente. Los resultados corroboraron las hipótesis planteadas sobre la influencia de la altitud (temperatura) sobre la estructura y la BA de los árboles en los bosques húmedos tropicales.

Palabras Claves: *Parcelas permanentes de investigación, Pacífico Colombiano, Andes Colombianos, Temperatura, Carbono, Cambio Climático Global.*

ABSTRACT

We studied the structure and the aboveground biomass (AB) of trees in nine 10000 m² (1 ha)- plots of mature forests of Colombia located at different altitudes . In these plots, we measured density of individuals (ind/ha), total height (m), diameter (cm) and AB (t ha⁻¹) of all trees with diameter at breast height (DBH) > to 10 cm. Density of trees varied between 635 and 1029 individuals/ ha. Average AB was 150,98 t ha⁻¹, with a range between 79,77 and 256,05 t ha⁻¹. DBH, height and AB of trees decreased with altitude, but the density of individuals (both total and small trees) increased. Our results supported the hypotheses of the influence of altitude (temperature) on the structure and AB of trees of tropical humid forests.

Key words: *Plots permanent of investigation, Colombian Pacific, Colombian Andes, Temperature, Carbon, Global Climatic Change.*

INTRODUCCIÓN

El monitoreo de la estructura y la biomasa aérea (BA) de los bosques Neotropicales es fundamental en la problemática del cambio climático global por dos razones fundamentales: primero, provee información sobre la cantidad de carbono (C) que podría ser emitida a la atmósfera en caso de deforestación, que incrementaría la respiración edáfica (Houghton, 2005); lo cual es particularmente importante en los bosques tropicales ya que estos representan cerca del 40% del C total existente en los ecosistemas terrestres del planeta (Dixon *et al.* 1994) y el 36% de la productividad primaria neta (PPN) (Field *et al.* 1998). Segundo, para ampliar nuestra comprensión sobre el papel de los bosques en el ciclo global del carbono y particularmente para evaluar si los bosques tropicales primarios son efectivamente sumideros o fuentes de C atmosférico (Phillips *et al.* 1998, Mahli *et al.* 1998, Clark *et al.* 2001a, Clark 2002, Chave *et al.* 2003, Baker *et al.* 2004, Houghton, 2005). En consecuencia, actualmente existe gran interés por evaluar las existencias, los patrones de captura y la influencia de los factores ambientales sobre la BA de los bosques tropicales.

Algunos estudios han presentado rangos de biomasa aérea de bosques tropicales entre 45 y 649 t ha⁻¹ (Clark *et al.* 2001b) y entre 160 y 435 t ha⁻¹ en selvas de baja altitud (Sarmiento *et al.* 2005). Ésta alta variabilidad en la BA de los bosques tropicales está probablemente relacionada con los factores ambientales que controlan la captura y almacenamiento de C, entre ellos: temperatura, precipitación, humedad, radiación solar, contenido de nutrientes del suelo, altitud, régimen de disturbios, estado sucesional, especie vegetal, posición topográfica, así como con impactos humanos (Cardozo y Schnetter 1976, Whitmore 1975, Laurance *et al.* 1999, Clark y Clark 2000, Schuur 2003, Del Castilho *et al.* 2006).

En particular, la altitud puede tener una fuerte influencia sobre los valores de BA y sobre las características estructurales, como diámetros y alturas de los árboles, en ecosistemas boscosos. Se ha documentado que la altura del dosel y la BA de los bosques húmedos tropicales disminuye con el incremento en la elevación (Whitmore 1984), por varias razones, entre ellas: disminución de la temperatura, incremento de la nubosidad (Grubb 1977), estrés por sequías periódicas en el suelo en áreas montañosas (van Steenis, 1972), limitación en la disponibilidad de oxígeno (Hetsch & Hoheisel, 1976), baja disponibilidad y asimilación de nutrientes (Tanner *et al.* 1998), fuertes vientos (Sugden, 1986), elevada radiación ultravioleta que ocasiona daños constantes en el aparato fotosintético de las plantas en altas elevaciones (Flenley 1996), y posibles cambios en la asignación de biomasa en las plantas (Leuschner *et al.* 2007), entre otras posibles razones.

La relación entre la BA y la altitud ha sido objeto de constante estudio en los bosques húmedos tropicales. Por ejemplo, Grubb (1977) concluyó que la BA, la altura, la productividad y el número de especies arbóreas de los bosques tropicales disminuyen con el aumento en la altitud. Igualmente, Kitayama y Aiba (2002) concluyeron que la BA y la productividad primaria neta aérea se reducen con el incremento en la elevación. No obstante, no todas las investigaciones han presentado el mismo patrón, pues Carey *et al.* (1994) no encontraron diferencias significativas en la BA de bosques ubicados entre 250 y 2500 m sobre el nivel del mar en Venezuela. Por esta razón, el presente estudio evalúa la relación de algunas características biológicas (BA y estructura) de los bosques tropicales con la altitud sobre el nivel del mar (msnm). En particular, nos planteamos los siguientes

interrogantes: ¿Cómo varía la estructura y la BA de los árboles en un gradiente altitudinal en bosques húmedos tropicales primarios de Colombia? Además ¿Cuáles son las respectivas razones de cambio que exhiben las especies Neotropicales en Colombia con respecto al gradiente altitudinal? Y ¿Qué tanto varía las razones de cambio con la altitud en diversos bosques tropicales del mundo? ¿Podrían las tasas de cambio ser consideradas como estrategias adaptativas de los bosques? En tal sentido, se evaluó la siguiente hipótesis de trabajo: *“El incremento en la altura sobre el nivel del mar, genera cambios en la estructura de los bosques (disminución de la altura y diámetro de los árboles e incremento en la densidad de individuos) y en la BA de los árboles en bosques húmedos tropicales en Colombia”* Para tal finalidad empleamos inventarios de árboles de parcelas permanentes de investigación instaladas a diferentes altitudes en bosques primarios de Colombia.

ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio se realizó en nueve parcelas permanentes de investigación instaladas en un rango altitudinal de entre 100 – 3050 msnm, en bosques primarios poco intervenidos, en la región del Pacífico en el municipio de Unión Panamericana (*Salero “E” y Salero “U”*) y en los Andes Colombianos en los municipios de Segovia, Anorí, Angelópolis, Belmira, Medellín (*en la reserva forestal de Montevivo*), El Retiro (*en la reserva forestal de San Sebastián*) y en la cuenca media del río Porce, ubicada entre los municipios de Amalfi, Anorí y Gómez Plata, las cuales cubren un amplio rango de características topográficas, edáficas, de temperatura y precipitación, y corresponden desde bosques húmedos de tierras bajas hasta bosques húmedos montanos (*Tabla 1*).

Tabla 1. *Características Ambientales de las Parcelas Estudiadas.*

Sitios	Elevación (m)	Promedio Elevación (m)	PPA (mm/año)	TP (°C)	Ubicación geográfica (Latitud y Longitud)	Zona de Vida	Parcela (ha)	Cuadr.
Salero E	100 - 150	137	10000	28	5° 18' N; 76° 36' W	Bosque pluvial tropical	1	25
Salero U	110 - 160	146	10000	28	5° 18' N; 76° 36' W	Bosque pluvial tropical	1	25
Segovia	600 - 700	711	3000 - 4000	26	7° 6' 41" N; 74° 43' 53" W	Bosque húmedo tropical	1	25
Porce	1092.4	1092.4	2078	22.8	6° 45' 37" N; 75° 06' 28" W	Bosque húmedo premontano tropical	1	25
Anorí	1750	1750	2400	22	6° 59' N; 75° 09' W	Bosque húmedo premontano tropical	1	25
Angelópolis	2100	2100	2450	18	6° 09' N; 75° 42' W	Bosque húmedo montano bajo tropical	1	25
Montevivo	2554 - 2691	2622.5	1900	17	6° 16' N; 75° 33' W	Bosque húmedo montano bajo tropical	1	25
San Sebastian	2450 - 2850	2650	2300	16.7	6° 06' N; 75° 33' W	Bosque húmedo montano bajo tropical	1	25
Belmira	3050	3050	2100	13	6° 37' N; 75° 40' W	Bosque húmedo montano tropical	1	25

PPA: precipitación promedio anual, TP: temperatura promedio, Cuadr son los cuadrantes de 20 x 20 metros muestreados. Zona de vida: según Holdridge (1996).

Características ambientales de las parcelas en los bosques del Pacífico Colombiano.

Las parcelas de Salero (Pacífico Colombiano) están localizadas al nororiente de la comunidad de Salero, a una distancia aproximada de hora y media por trocha hasta el sitio denominado Catanguero, ubicado a la margen derecha de la quebrada Candelaria. En estos bosques el terreno es quebrado con pendientes variables (*con una pendiente promedio de 24,5 grados*), en los que es común encontrar árboles caídos debido a distintos procesos naturales y antrópicos, que afectan la dinámica natural del bosque. Los bosques son primarios, con muy poca intervención antrópica y con alta diversidad de especies de plantas vasculares registradas (García *et al.* 2003).

Las familias más abundantes y frecuentes en este ecosistema son *Sapotaceae*, *Lecythidaceae*, *Arecaceae*, *Euphorbiaceae*, *Mirysticaceae*, *Chrysobalanaceae*, *Moraceae*, *Clusiaceae*, *Caesalpiniaceae*, *Vochysiaceae*, *Apocynaceae*, *Fabaceae* y *Bombacaceae*

(Asprilla *et al* 2003). Entre las especies predominantes están el juanchito (*Mabea chocoensis*), palma mil pesos (*Jessenia bataua*), lechero (*Brosimum utile*), vaina (*Matisia bullata*), guasco (*Eschweilera pittieri*), palma memé (*Wettinia quinaria*), carbonero (*Licania sp.*), guayabo (*Croton jorgei*), caimito (*Chrysophyllum sp*), entre otras (Palacios *et al.* 2003).

Características ambientales de las parcelas en los bosques de los Andes Colombiano.

Las siete parcelas de los Andes se localizan todas en el departamento de Antioquia: la de Porce se encuentra dentro del área de influencia de la Central Hidroeléctrica Porce II, en la cuenca media del río Porce en la cordillera Central de los Andes colombianos (departamento de Antioquia), cuya área está constituida por un conjunto de fragmentos en diferentes estados serales, desde rastrojos y pastizales hasta bosques primarios poco intervenidos. Antes de la compra de los terrenos por las Empresas Publicas de Medellín con fines de protección del embalse, el área era destinada principalmente a la ganadería y agricultura de subsistencia (Orrego *et al.* 2003). La geología de la cuenca media del río Porce está dominada por rocas ígneas intermedias del cretáceo, tipo cuarzo – diorita y esquistos de composición clorítica; presenta suelos jóvenes de baja fertilidad natural, descritos como *Entisoles* e *Inceptisoles* mayoritariamente (Jaramillo 1989). Los fragmentos de bosque primario comprenden alrededor de 694 ha. La mayoría de las especies de árboles presentes, de acuerdo al Índice de Valor de Importancia (IVI), son: *Anacardium excelsum*, *Jacaranda copaia*, *Pourouma cecropiaefolia*, *Virola sebifera*, *Oenocarpus bataua*, *Miconia*

albicans, *Vochysia ferruginea*, *Cordia bicolor* y *Pseudolmedia laevigata* (Jaramillo y Yepes, 2004).

La parcela de Anorí fue instalada en la reserva forestal La Forzosa, al nororiente de la Cordillera Central y al suroriente del municipio de Anorí, con gran parte de sus bosques muy perturbados. En dicha zona la familia *Euphorbiaceae* fue la de mayor importancia. Sin embargo, en cuanto a familias más ricas en especies se destacaron *Lauraceae*, *Melastomataceae*, *Rubiaceae*, *Clusiaceae* y *Euphorbiaceae*. A nivel de géneros con mayor número de especies se destacaron *Miconia*, *Inga*, *Psychotria*, *Piper*, *Ocotea* y *Clusia* (Lopez 2008).

La reserva natural Montevivo se localiza en el corregimiento de Santa Elena del municipio de Medellín, ocupa una área aproximada de 50 ha y hace parte del Parque regional Arví. En el área se encuentran formaciones vegetales en diferentes estadios sucesionales con algunos remanentes de plantaciones forestales de *Pinus patula*. El relieve del área donde se encuentra la parcela está formado por pequeñas colinas con pendientes entre 25° – 45°. Sus suelos son ácidos, de textura arcillosa, derivados de cenizas volcánicas (Andisoles) y con alto contenido de materia orgánica. En esta parcela se han registrado cerca de 52 especies, 38 géneros y 24 familias, 23 de las cuales son angiospermas y una de Pteridophyta. El 50% de las familias están representadas por una sola especie. Solo 4 familias contienen el 42.3% del total de especies registradas, siendo las más diversas *Euphorbiaceae* y *Melastomataceae* (4 géneros y 6 especies cada una) *Clusiaceae* (3 géneros y 6 especies), seguida de

Myrtaceae (3 géneros y 4 especies); *Drimys granadensis*, *Escallonia paniculata* y *Weinmannia pubescens* son las especies más abundantes. Solo 5 familias (*Winteraceae*, *Grossulariaceae*, *Chloranthaceae*, *Melastomataceae* y *Cunoniaceae*), aportan el 58.7 % del total de individuos registrados; 13 especies (25% del total registradas) están representadas por un solo individuo.

MÉTODOS

Establecimiento y censo de las parcelas de investigación

Las dos parcelas ubicadas en el bosque primario de Salero, fueron instaladas siguiendo la metodología de BIOTROP con una dimensión de 20 x 500m (1 ha) (García *et al.* 2003). Mientras que las siete parcelas restantes de los Andes se establecieron con una dimensión de 100 x 100m (1 ha). Todas las parcelas fueron subdivididas en 25 cuadrantes de 20 x 20 m, tomados como unidades de registro de información. En cada una de las parcelas se realizó el inventario de los individuos arbóreos con DAP \geq 10 cm, los cuales fueron colectados, marcados, enumerados y mapeados; se les registró el DAP, la ubicación en los cuadrantes; en la mayoría de ellas (Porce, Anorí, Angelopolis, Belmira, Salero “E”, Salero “U” y Segovia) se midió la altura total al 40% de los individuos, en las parcelas de San Sebastián y Montevivo, midió la altura total de todos los árboles.

El DAP se midió con cinta diamétrica o métrica; en el último caso se realizó la conversión correspondiente de circunferencia a diámetro, con posterior marcación con pintura amarilla

para realizar futuras mediciones en la misma zona de la primera medición. Dichas mediciones se hicieron en áreas libres de nudos o ramas, es decir, en la zona más cilíndrica posible del árbol. A cada individuo se le registró su ubicación en los cuadrantes, se enumeraron y marcaron con placas de aluminio. Se identificó además el hábito de crecimiento en las categorías árbol, bejuco o liana y palma, las características vegetativas como estado de fertilidad y observaciones particulares. La medición de las alturas de los árboles se realizó con clinómetro *Suunto* a distancias fijas de 15 y 20 m (Mostacedo y Fredericksen 2000). Los inventarios de las parcelas se realizaron entre los años 2005 y 2009.

Evaluación de la Estructura y la BA de árboles en las parcelas. Para evaluar la estructura de los bosques empleamos la información de DAP y altura total registrada en campo en cada una de las parcelas. Evaluamos la densidad de árboles por hectárea, la distribución del DAP y la altura total en cada una de las parcelas y la cantidad de individuos en cada una de las siguientes siete categorías diamétricas: **1** (10.0 – 19.9 cm), **2** (20.0 – 29.9 cm), **3** (30.0 – 39.9 cm), **4** (40.0 – 49.9 cm), **5** (50.0 – 59.9 cm), **6** (60.0 – 69 cm) y **7** (≥ 70.0 cm).

Por su parte, para la evaluación de la BA de árboles empleamos ecuaciones diseñadas para bosques montanos de la región Andina (*ecuación I*) (Orrego y Del Valle 2003) y para bosques pluviales tropicales (*ecuación II*) (Chave *et al.* 2005). En dichas ecuaciones, el *DAP* es el diámetro de los árboles en centímetros, *H* es la altura total del árbol en metros, *pi*

es la densidad de la madera y \ln es el logaritmo natural; todos los valores de BA obtenidos con las ecuaciones fueron extrapolados a toneladas por hectárea.

$$I. \quad \text{Ln (BA) (kg)} = -2.286 + 2.471 \ln(\text{DAP}).$$

$$II. \quad \text{BA (kg)} = \text{Exp}(-2.557+0.94*\ln(\text{pi}*\text{DAP}^2*\text{H})).$$

Adicionalmente, con el objeto de ampliar las inferencias a todo el país, realizamos una revisión bibliográfica de la información publicada sobre BA de árboles en los bosques de Colombia, para lo cual empleamos 20 datos reportados por Rodríguez (1989), Faber – langendoen y Gentry (1991), Saldarriaga *et al.* (1998), Houghton *et al.* (2001), CORNARE (2002), Quiñones (2002), Benitez y Serna (2004), Lovelock *et al.* (2005), y Chave *et al.* (2008). En dichas investigaciones, la BA fue estimada mediante ecuaciones alométricas diseñadas para cada tipo de bosque, y en el caso de Rodríguez (1989), la BA fue medida directamente mediante la cosecha de árboles. Con dicha información se cubrió un rango altitudinal de entre 28 y 3050 msnm en las distintas regiones de Colombia.

Para la estimación de la BA en las parcelas de Salero se emplearon los valores de densidad de la madera de especies publicados recientemente en una base de datos internacional generada principalmente en bosques de la Amazonia (Baker *et al.* 2004). En los casos en los que alguna especie o género registrado en las parcelas no se encontrara reportado en

dicha base de datos, empleamos el promedio del género o de la familia de la especie; para los individuos indeterminados taxonómicamente (*NN*) empleamos el promedio general.

Análisis estadístico de los datos

A los valores estructurales y de BA de árboles de cada una de las parcelas, se les analizaron las medidas de tendencia central (promedio y mediana) y de dispersión (desviación estándar y coeficiente de variación). Se realizó una prueba no paramétrica de *Kruskal-Wallis* para evaluar las diferencias entre las medianas (calculadas con los valores de los cuadrantes) de la BA entre las nueve parcelas estudiadas; puesto que no se cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas en los datos de BA, evaluados con los estadísticos de *Bartlett's* y *Hartley's* y con la *Kurtosis* (Hoshmand 1998). Igualmente, empleamos el estadístico de rangos múltiples de *Bonferroni* para comparar e identificar grupos en el ámbito de parcelas con relación a los valores de BA y a un nivel confianza del 95% (Sheskin 2003).

De otro lado, para relacionar la densidad de árboles y la BA en tres categorías diamétricas (de 10.0 – 30.0 cm, de 30.1 – 50.0 cm y \geq 50.0 cm), definidas así para hacer más sensible el análisis, con la precipitación y la altitud (msnm), se empleó el coeficiente de correlación de *Pearson*. Debido a que se presentó una alta correlación entre la altitud y la precipitación en las nueve parcelas estudiadas, se optó por analizar las correlaciones existentes entre dichas variables incluyendo 20 datos de BA de bosques de Colombia publicados con anterioridad (Rodríguez 1989, Faber – langendoen y Gentry 1991, Saldarriaga *et al.* 1998, Houghton *et*

al. 2001, CORNARE 2002, Quiñones 2002, Benitez y Serna 2004, Lovelock *et al.* 2005 y Chave *et al.* 2008).

Con los datos de DAP (cm), altura total (m) y de BA ($t\ ha^{-1}$) de los árboles de las parcelas como variables dependientes, y los datos de altitud (msnm) y precipitación (mm/anuales) como variables independientes, se realizaron análisis de regresión lineal simple y doble cuadrado, de las siguientes formas: 1) *lineal* $Y = a + b*X$. 2) *doble cuadrado* $Y = \sqrt{a + b*X^2}$. En los cuales, Y es la variable dependiente (BA ó altura de los árboles), X son las variables independientes (altitud ó precipitación), a y b son los parámetros de la regresión, y $\sqrt{}$ calcula la raíz cuadrada del valor no negativo de X . Los análisis fueron realizados con el programa estadístico Statgraphics Centurion XVI (Statistical Graphics Corp. 2002).

RESULTADOS

Estructura de las parcelas en las regiones del Pacífico y de los Andes

En las parcelas estudiadas se presentaron entre 635 y 1029 individuos arbóreos por hectárea. Las parcelas de Salero “U” y Belmira fueron las de menor y mayor densidad de individuos respectivamente. La menor altura promedio de árboles se presentó en los bosques de Montevivo con 9,55 m, mientras que la mayor altura promedio se obtuvo en Segovia con 17,19 m. La mayor desviación estándar en la altura de árboles se encontró en Segovia (5,9 m); mientras que en diámetros, la mayor desviación se observó en Salero “E”. En general, la parcela con menor DAP promedio fue San Sebastián (14,8 cm) (*Tabla 2*).

Tabla 2. Características Estructurales de las Parcelas Estudiadas.

Sitio	Altura de árboles (m)				DAP (cm)			
	Mínimo	Máximo	Promedio	Desviación estándar	Mínimo	Máximo	Promedio	Desviación estándar
Salero E	11.53	42.73	17.03	4.89	10.0	79.0	19.85	11.33
Salero U	10.96	51.8	16.35	4.37	10.0	100.2	18.44	9.96
Segovia	7.0	42.7	17.19	5.92	10.0	109.3	18.07	9.83
Porce	4.70	37.6	16.78	5.7	10.0	51.8	18.07	7.92
Anorí	7.41	33.5	16.78	4.9	10.0	54.8	19.34	8.67
Angelópolis	1.0	30	13.74	5.26	10.0	65.8	17.28	8.81
Montevivo	2.50	17	9.55	2.0	10.0	38.83	15.09	4.23
San Sebastián	3.50	22.0	11.24	2.6	10.0	44.34	14.87	4.28
Belmira	5.58	29.21	15.08	2.79	10.0	76.2	17.18	7.47

DAP diámetro a la altura del pecho.

El diámetro promedio y las alturas (promedia, máxima y de emergentes) de los árboles de las parcelas estudiadas disminuyeron significativamente con el aumento en la altitud (razón de cambio de 0,00178). De ahí que la disminución lineal del DAP promedio fue explicado en un 54% por el incremento en la elevación de las parcelas, mientras que la altura total promedia fue explicada en un 50% (Figura 1). La relación entre la altura total máxima y altura de los árboles emergentes (5% de la población con mayor altura total) con la altitud fueron significativas (Figura 1). El incremento en altitud determina el 80,1% del descenso “parabólico” de la altura de los arboles emergentes; mientras que, la variación total, en la disminución lineal de la altura máxima, la explica en un 81%.

Todas las parcelas estudiadas presentaron un patrón similar en la distribución de los individuos entre categorías diamétricas (“*j invertida*”): la mayor cantidad de individuos se registró en la categoría 1 (con DAP de 10.0 a 19.9 cm), la cual disminuyó progresivamente en las demás categorías diamétricas. Las parcelas de Salero “E”, Salero “U” y Belmira presentaron individuos en todas las categorías diamétricas. En las parcelas de Porce y Anorí

no se registraron individuos en las categorías 6 y 7; igualmente, en las parcelas de Montevivo y San Sebastián no se encontraron individuos de las categorías 5, 6 y 7. Además los individuos de la categoría 7, a excepción de la parcela de Belmira, se presentaron solo en las parcelas de baja altitud (Salero “E”, Salero “U” y Segovia) (Tabla 3). Dicha situación hace que las estimaciones de BA y la complejidad ecosistemática sean superiores en los bosques de baja altitud.

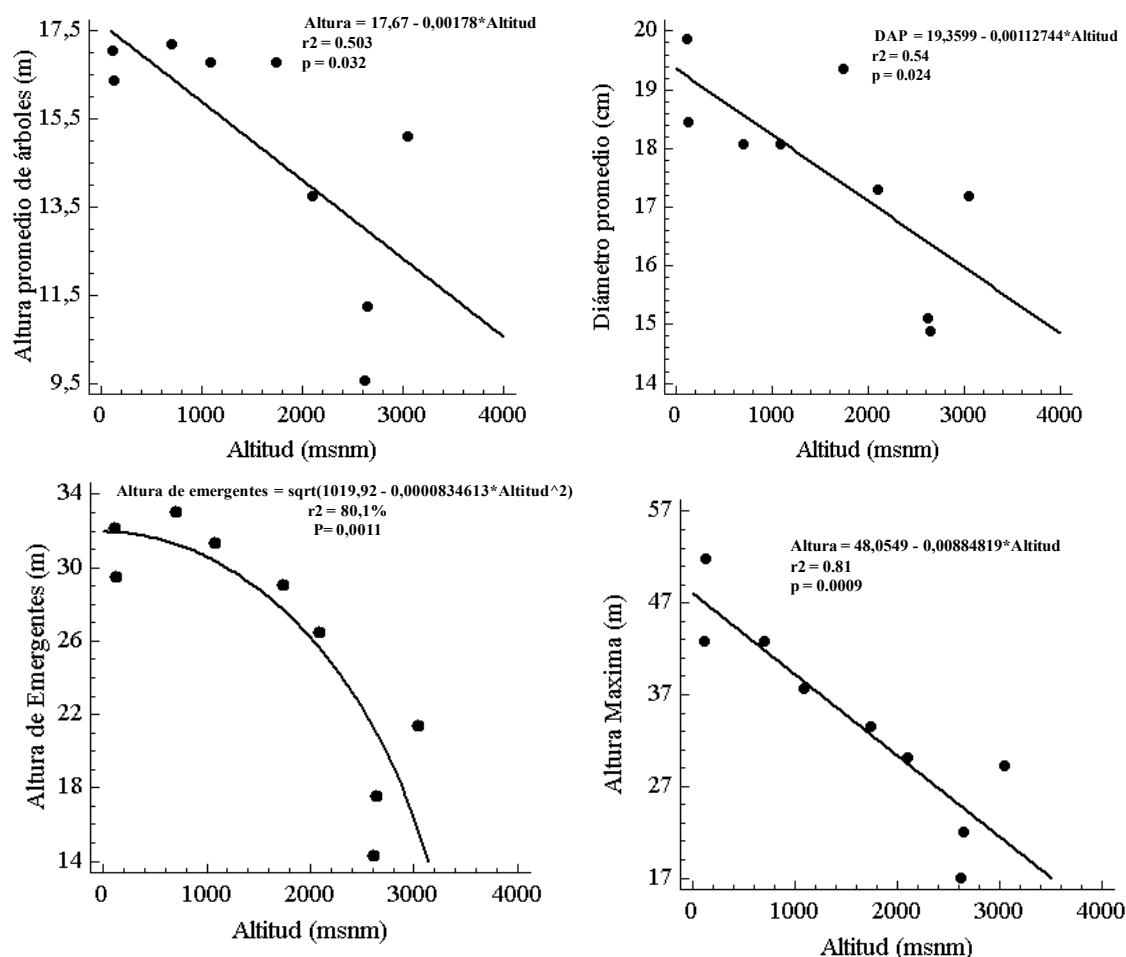


Figura 1. Relación del diámetro promedio (DAP) y las alturas (promedio, máxima y de emergentes) de los árboles con la altitud (msnm) en las parcelas estudiadas.

Tabla 3. Densidad por ha y por categoría diamétricas en las parcelas estudiadas.

Sitio	Individuos hectárea	Categorías diamétricas (cm)						
	Total	1	2	3	4	5	6	7
Salero E	718	484	132	49	31	12	6	4
Salero U	635	461	97	49	18	5	3	2
Segovia	657	464	148	28	10	1	0	6
Porce	845	587	185	52	19	2	0	0
Anorí	723	450	184	64	20	5	0	0
Angelópolis	828	630	126	44	14	11	3	0
Montevivo	863	759	97	7	0	0	0	0
San Sebastian	856	753	98	3	2	0	0	0
Belmira	1029	777	199	33	12	4	3	1

Categorías 1 (10.0 - 19.9), 2 (20.0 - 29.9), 3 (30.0 - 39.9), 4 (40.0 - 49.9), 5 (50.0 - 59.9), 6 (60.0 - 69.9), 7 (≥ 70.0).

El coeficiente de correlación de Pearson mostró que la densidad de árboles total y de la categoría 10 – 30 cm, presentaron una alta correlación positiva, entre 83 y 89, con la altitud (Tabla 4). Por su parte, la correlación con la precipitación fue positiva con la densidad de árboles > 50 cm (correlación 72%, $p = 0.02$) y negativa con los individuos de 10 – 30 cm (correlación -67% , $p = 0.04$). El hecho de que los arboles grandes estuvieran más asociados a los ecosistemas húmedos y de alta pluviosidad implica que en dichos bosques se presenten mayores variaciones microclimáticas, en términos de temperatura y luminosidad del sotobosque, que generan mayor variedad de hábitat y por ende mayor diversidad de especies.

Tabla 4. Coeficiente de Correlación de Pearson de la densidad de árboles en las Categorías Diamétricas con la Altitud y la Precipitación en las nueve parcelas estudiadas.

	DA (10-30cm)	DA (30-50cm)	DA (>50cm)	DA Total	PP (mm/año)	Estadístico
Altitud (msnm)	0.89	-0.61	-0.55	0.83	-0.79	Coef. Correlación
	9	9	9	9	9	n
	0.001	0.078	0.117	0.004	0.010	P-valor
PP (mm/año)	-0.67	0.45	0.72	-0.61		Coef. Correlación
	9	9	9	9		n
	0.04	0.21	0.02	0.07		P-valor

DA es la densidad de árboles en individuos por hectárea; PP es la precipitación promedio anual en milímetros.

Biomasa aérea de las parcelas en las regiones del Pacífico y de los Andes

La BA de árboles en los bosques estudiados presentó un promedio de 150,98 t ha⁻¹. Las parcelas con los menores valores de BA fueron San Sebastián con 79,77 t ha⁻¹ y Montevivo con 82,67 t ha⁻¹, mientras que en Salero “E”, con 259,9 t ha⁻¹, se obtuvo la mayor BA. Mediante el estadístico de *Kruskal-Wallis* se registraron diferencias significativas, con un 95% de confianza, entre las medianas de la BA de las parcelas estudiadas ($T = 94.78$; $p < 0,001$). Por medio del estadístico de rangos múltiples de *Bonferroni* se pudieron diferenciar cuatro grupos de parcelas con diferencias significativas en el ámbito de sus medias. El primero conformado por las parcelas con menor BA (San Sebastián y Montevivo) ubicadas a 2600 msnm, el segundo grupo lo conforman Montevivo y Segovia, el tercer grupo lo forman los sitios con BA similar al promedio (Segovia, Angelopolis, Anorí, Belmira, Porce y Salero “U”) que poseen altura de 135 y 3050 msnm, y finalmente, el cuarto grupo corresponde a la parcela Salero “E”, el cual tiene la mayor BA (*Figura 2*).

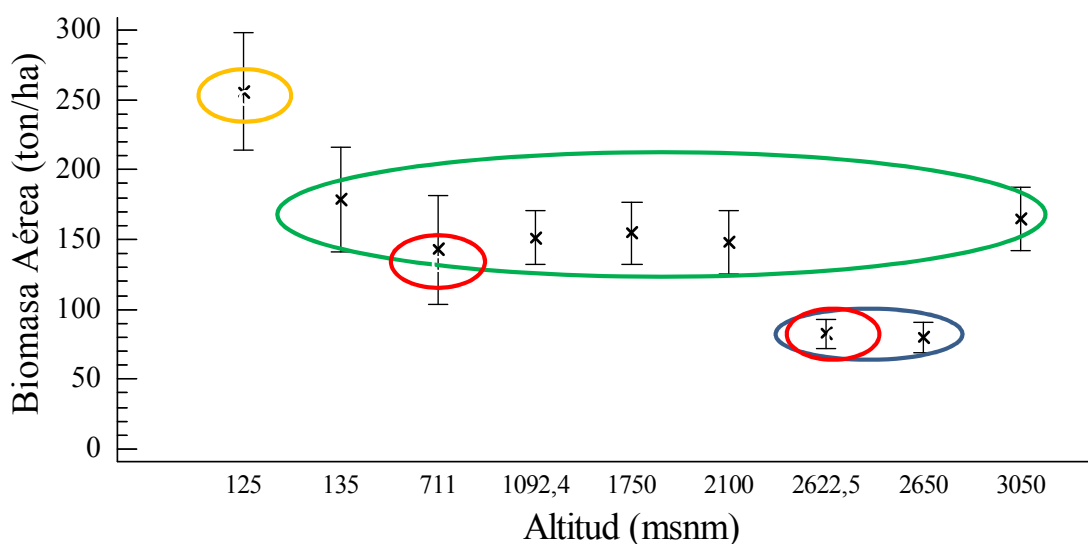


Figura 2. Variación de la BA de árboles en las parcelas estudiadas en Colombia. Las líneas verticales muestran los intervalos de confianza y los asteriscos muestran el promedio al nivel de los cuadrantes. Los círculos de colores (azul, rojo, verde y amarilla) muestran los grupos de parcelas estadísticamente en términos de la BA. Calculados con el estadístico de rangos múltiples de *Bonferroni*.

Tabla 5. Coeficiente de Correlación de Pearson de la BA de árboles en las Categorías Diamétricas con la Altitud y la Precipitación en las nueve parcelas estudiadas.

	BA (10-30cm)	BA (30-50cm)	BA (>50cm)	BA Total	PP (mm/año)	Estadístico
Altitud (msnm)	0.32	-0.74	-0.71	-0.67	-0.79	Coef. Correlación
	9	9	9	9	9	<i>n</i>
	0.39	0.02	0.03	0.04	0.010	P-valor
PP (mm/año)	-0.18	0.69	0.81	0.73		Coef. Correlación
	9	9	9	9		<i>n</i>
	0.62	0.036	0.007	0.02		P-valor

BA en toneladas por hectárea; DA es la densidad de árboles en individuos por hectárea; PP es la precipitación promedio anual en milímetros.

El coeficiente de Pearson mostró que la BA de los árboles de la categoría diamétrica de 10 – 30 cm, no presentó una asociación significativa con la altitud. Sin embargo, las correlaciones entre la BA (total y en los DAP de 30 – 50 cm y >50 cm) con la altitud fueron significativas y negativas (*entre - 67 y - 74*) (Tabla 5). Aparte de esto, las asociaciones entre la BA (total, 30 – 50 cm y >50 cm) y la precipitación fueron significativas y positivas (*entre 69 y 89*). Igualmente, la correlación entre la altitud y la precipitación fue significativamente alta y negativa (*- 79*) (Tabla 5).

DISCUSIÓN

Estructura de las parcelas en un gradiente altitudinal

En los bosques de Colombia estudiados en el ámbito altitudinal, las características estructurales (diámetro y altura total) y la BA total disminuyeron con el incremento en la elevación. Estas tendencias altitudinales han sido reportadas ampliamente en bosques húmedos tropicales del mundo (Grubb 1977, Whitmore 1984, 1998, Gentry 1988, Aiba y Kitayama 1999). Sin embargo, se han observado diferencias en los niveles de correspondencia, razones de cambio y significancia en los distintos bosques (Tabla 6).

Dichas diferencias se deben probablemente al efecto conjunto de las variables climáticas, como temperatura, precipitación, humedad relativa, velocidad e intensidad del viento, nubosidad y disponibilidad de nutrientes. Dicho efecto conjunto, genera reducciones en: la BA, la productividad, la altura promedio de los árboles (de 25 – 45 m en bosques de tierras bajas a 1,5 – 18 m en bosques de alta montaña) y en la diversidad de especies de los bosques (Grubb 1977, Gentry 1988, Whitmore 1984, 1998, Kitayama 1995, Richards 1996, Pendry y Proctor 1997, Aiba y Kitayama 1999, Gurevich *et al.* 2002, Wang *et al.* 2006).

Tabla 6. Relación de las variables estructurales (Biomasa aérea (t/ha^{-1}), densidad de individuos (N/ha^{-1}) y altura total de árboles (m)) con la altitud (msnm) en diferentes bosques tropicales. Donde C.C.P. es el coeficiente de correlación de Pearsson, b es la pendiente ó razón de cambio y N número de muestras. P-valor significancia de la correlación.

Sitios (Rango altitudinal en m.s.n.m.)	Biomasa Aérea				Densidad de arboles				Altura total promedio				Citas
	C.C.P.	b	P- valor	N	C.C.P.	b	P- valor	N	C.C.P.	b	P- valor	N	
Bosque montano tropical de la Reserva San Francisco Ecuador (1800 – 2600)	-0,740	*	<0,001	17	-0,420	*	0,047	17	-0,710	*	0,002	17	Homeier <i>et al.</i> (2009)
Bosque montano tropical en Zamora-Chinchipec Ecuador (1050 – 3060)	-0,894	-0,001	0,048	5	0,890	3,310	0,042	5	-0,980	0,005	0,002	5	Leuschner <i>et al.</i> (2007)
Bosque húmedo tropical Sri Lankan (100 – 1200)	-0,721	*	0,001	18	*	*	*	18	-0,686	*	0,002	18	Ediriweera <i>et al.</i> (2008)
Bosques primarios noreste de China (280 – 2691)	-0,560	*	<0,001	68	0,440	*	<0,001	68	-0,580	*	<0,001	68	Wang <i>et al.</i> (2006)
Bosques de Kinabalu, en sustratos Ultrabasicos, Borneo (700 – 3100)	-0,987	-0,022	0,013	4	0,545	0,221	0,456	4	-0,968	-0,024	0,032	4	Aiba & Kitayama (1999)
Bosques húmedos tropicales de Colombia (100 – 3050)	-0,677	-0,032	0,045	9	0,830	0,093	0,004	9	-0,709	-0,002	0,032	9	Este estudio
Bosques de Kinabalu, Borneo (700 – 3100)	0,249	0,003	0,519	9	0,853	1,140	0,004	9	*	*	*	9	Aiba <i>et al.</i> (2005)
Bosques de Kinabalu, en sustratos No-ultrabasicos, Borneo (700 – 3100)	-0,888	-0,010	0,112	4	0,885	0,521	0,115	4	-0,986	-0,013	0,014	4	Aiba & Kitayama (1999)
Bosques húmedos tropicales de Venezuela (180 – 2450)	0,400	0,041	0,112	17	0,550	0,095	0,022	17	*	*	*	*	Carey <i>et al.</i> (1994)
Bosques tropicales neotropicales y pantropicales (50 – 2500)	-0,462	-0,057	0,179	10	*	*	*	*	*	*	*	*	Grubb (1977)

De los factores ambientales que influyen sobre la estructura y la BA de los bosques en un gradiente altitudinal, la temperatura y la radiación solar son considerados como los de mayor importancia (Grubb 1977), especialmente la temperatura, pues al hablar de gradiente altitudinal, nos referimos indirectamente al gradiente de temperatura, el cual disminuye en $0,5 - 0,6^{\circ}\text{C}$ cada 100 metros de incremento en la altitud (Richards 1996). Esta variable es uno de los motores ambientales del crecimiento de las plantas (Grubb 1977, Gurevich *et al.* 2002), pues afecta las reacciones bioquímicas de la fotosíntesis, especialmente las bajas temperaturas donde el proceso es limitado a menudo por la disponibilidad de fosfato en los cloroplastos (Taiz y Zeiger 1991), con lo cual se reduce el crecimiento posterior y estatura de los árboles (Nobel 2009). En el presente estudio, la variación en el DAP promedio y las alturas (promedia y de emergentes) de los árboles estuvieron explicadas significativamente con el incremento en el gradiente de altitudinal (*Figura 1*); similar a lo encontrado por diversos investigadores, entre estos, Wang *et al.* (2006) en bosques del noreste de China, Aiba y Kitayama (1999) en bosques de Kinabalu en Borneo, y en bosques de Dipterocarpaceas en Makiling en Filipinas (Richards 1996), quienes también observaron tales disminuciones. Tales disminuciones en los diferentes bosques tropicales evaluados presentaron niveles de correlaciones distintas (*Tabla 6*).

Además de la temperatura, con el incremento en la altitud generalmente aumenta la intensidad y la frecuencia de la nubosidad, con lo cual se afecta el crecimiento de las plantas (Grubb 1977). En tal sentido, Grubb y Stevens (1985) consideraron que en Nueva Guinea la incidencia de las nubes pudo ser un factor controlador de la estructura del bosque, porque con el aumento de la nubosidad se reduce la radiación solar. Tal situación

tiende a restringir la fotosíntesis, lo que conlleva a la disminución del crecimiento y genera la eliminación de las especies que no toleran dichas condiciones ambientales (Grubb y Stevens 1985). Probablemente, en las parcelas ubicadas por encima de 2500 msnm de altitud (San Sebastián, Montevivo y Belmira) la nubosidad pudo haber afectado la estructura de los bosques; sin embargo, tal situación no pudo ser corroborada porque la nubosidad no fue medida.

Por otro lado, la densidad de árboles en los bosques estudiados fue de entre 635 y 1029 (*Tabla 3*). La densidad en las zonas bajas (Salero “E” con 718 individuos, Salero “U” con 635 y Segovia con 657) fue similar a la densidad publicada para otros bosques tropicales, principalmente de la Amazonia. Jordan y Uhl (1978) reportaron 786 individuos por hectárea en un bosque de tierra firme en la Amazonia Venezolana. Brown *et al.* (1995) obtuvieron una densidad 475 individuos por hectárea en árboles ≥ 10 cm en DAP en bosques de Rondonia en Brasil. Cummings *et al.* (2002) encontraron 419 individuos en una hectárea en el sureste de la Amazonia Brasileña. Mientras que, en el Noreste de China en bosques ubicados a 2380 y 3060 msnm, la densidad de árboles fue de 2753 y 8317 individuos por hectárea en árboles con DAP > 50 mm. En tales bosques la densidad incrementó con la altitud, similar a lo encontrado en el presente estudio.

En los bosques estudiados, la densidad de árboles incrementó exponencialmente con el aumento en la altitud (*Figura 3, Tabla 3*), similar a lo reportado en investigaciones desarrolladas en bosques tropicales y subtropicales (Aiba y Kitayama 1999, Wang *et al.*

2006, Richards 1996). Aunque la correlación (80%) entre la densidad y la altitud del presente estudio, fue parecida a la reportada por Aiba *et al.* (2005) y Leuschner *et al.* (2007) en bosques tropicales de Borneo y Ecuador, y diferente a las encontradas por Wang *et al.* (2006) y Carey *et al.* (1994) en bosques de China y Venezuela respectivamente (Tabla 6). Tales diferencias en las proporciones de las correlaciones se deben posiblemente al hecho de que en las parcelas de Venezuela, por ejemplo, el rango altitudinal fue de entre 180 y 2450 msnm (Carey *et al.* 1994), por lo cual, la influencia del ambiente fue menor.

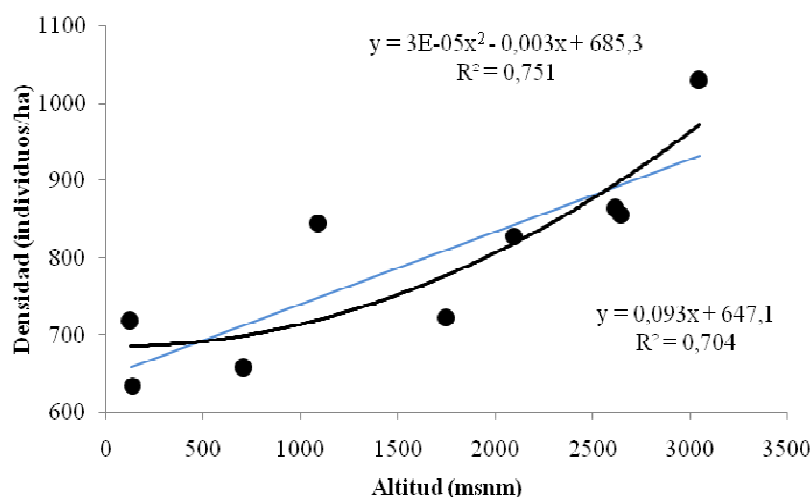


Figura 3. Distribución de la densidad de los individuos en bosques primarios a lo largo de un gradiente ecoambiental configurado entre la región nororiental del pacífico y la cordillera central de Colombia. La línea negra representa el modelo de regresión cuadrático, y la línea azul representa el modelo lineal.

La relación cuadrática representó mejor (75,1%) el incremento de la densidad de las especies o individuos (análisis de residuos) en función del incremento altitudinal, con considerable diferencia al estimar la densidad promedio a 3500 msnm o en niveles altitudinales superiores (Figura 3). En la franja del bosque altondino se aprecia claramente este fenómeno ecológico, es decir, la densidad se hace cada vez mayor y tiene su máxima

expresión cuando el bosque altoandino alcanza altitudes superiores a los 3500 msnm, conformando matorrales naturales de páramo (comunidades arbustivas) que corresponden a fases climáticas de máximo desarrollo en la alta montaña neotropical de Colombia. En general, en estos casos lo que se ha presentado es un recambio de la densidad y la composición de especies de árboles con la altitud, pues a medida que se asciende en altitud, los individuos grandes son remplazados por muchos árboles pequeños, como consecuencia de la disminución de las tasas de crecimiento generada por la limitación en temperatura, luminosidad, nutrientes y humedad (Aiba y Kitayama 1999, Wang *et al.* 2006).

Probablemente, la limitación en nutrientes del suelo como consecuencia de la disminución de la descomposición de la materia orgánica en zonas de alta montaña, como en los Andes (Couteaux *et al.* 2002), y la posible deficiencia de humedad que se presenta durante las sequías ocasionales que generan problemas de limitación de conductancia hídrica en los tallos de los árboles en áreas montañosas (Cavelier 1996; Kitayama 1996), también pudieron contribuir a reducir significativamente la altura de los árboles e incrementar la abundancia de individuos pequeños, como se presenta en la parcela de Belmira. Otro factor que probablemente influyó significativamente sobre la estructura de los bosques, esta relacionado con la capacidad de germinación de las especies en ecosistemas de alta montaña. En tal sentido, Homeier *et al.* (2009) explicaron que los mecanismos que causan cambios con la altitud en la diversidad de plantas y estructura de los bosques son están determinados por las variaciones ambientales y climáticas de cada zona, aunque también son determinantes las especies que son restringidas en sus ocurrencias a sitios específicos en los bosques, es decir, que la composición de especies y por ende la estructura de los

bosques cambia con la elevación, debido también a las condiciones de germinación favorables y desfavorables de las plantas, más que la limitación en dispersión (Homeier *et al.* 2009).

BA de las parcelas en un gradiente altitudinal

La BA total de árboles de los bosques de Colombia evaluados en el gradiente altitudinal presentó un rango de entre 79,77 t ha⁻¹ y 256,05 t ha⁻¹. Dicha BA se encuentra dentro del rango de BA de bosques tropicales de entre 45 y 649 t ha⁻¹ reportado por Clark *et al.* (2001). Aparte de esto, la BA registrada en las parcelas de Montevivo y San Sebastián fue significativamente inferior a las de las demás parcelas, lo cual estuvo posiblemente relacionado con las características topográficas de estas parcelas, pues están ubicadas en terrenos de mucha pendiente (25° - 45°), en comparación con los bosques de menor pendiente como los de Salero (24,5°). Dicha situación pudo estar relacionada con los valores bajos de BA de Montevivo y San Sebastián, pues a mayor pendiente aumenta la dinámica (mortalidad y reclutamiento) de los bosques (Robert 2003) debido a procesos de deslizamientos constantes del terreno que disminuyen notablemente la permanencia de una BA alta.

Al incluir los valores de BA, altitud y precipitación de otras parcelas de Colombia (Rodríguez 1989, Faber – langendoen y Gentry 1991, Saldarriaga *et al.* 1998, Houghton *et al.* 2001, CORNARE 2002, Quiñones 2002, Benítez y Serna 2004, Lovelock *et al.* 2005 y Chave *et al.* 2008) en el análisis, se encontró que la BA estuvo correlacionada

negativamente con la altitud, pero no con la precipitación (Figura 4). Sin embargo, la altitud y la precipitación sí estuvieron correlacionadas (Tabla 7). Este análisis que incluye un número de datos mayor y amplía el rango geográfico de la información, corroboró que la BA disminuye con el aumento en la altitud, aunque dicha disminución varía en sus razones de cambio en los distintos bosques tropicales (Tabla 6). Al analizar las correlaciones de la BA con la altitud y la precipitación por rangos altitudinales (de 0 a 250 msnm, de 700 a 1750 msnm y de 2000 a 3050 msnm), se observó que la BA solo se correlacionó con la altitud y con la precipitación en el rango altitudinal de entre 0 y 250 msnm. Además, la altitud y la precipitación no presentaron correlación en dichos rangos de altitud (Tabla 8).

Tabla 7. Coeficiente de Correlación de Pearson de la BA de árboles en las Categorías Diamétricas con la Altitud y la Precipitación incluidos los datos de otras parcelas de Colombia.

	Altitud (msnm)	Precipitación (mm/anales)	Estadístico
BA (t ha ⁻¹)	-0,51 (29)	-0,06 (28)	Coef. Correlación n
	0,0041	0,7371	P-valor
Altitud (msnm)		-0,49 (28)	Coef. Correlación n
		0,0081	P-valor

BA biomasa aérea en toneladas por hectárea.

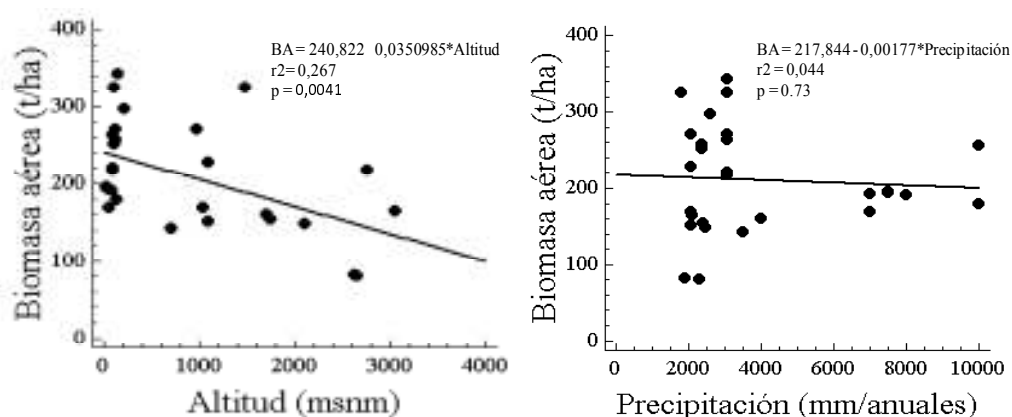


Figura 4. Regresión lineal de la BA total y las variables ambientales incluidos los valores de otras parcelas de Colombia. N = 29.

Tabla 8. Correlaciones de la BA con la altitud y la precipitación por rangos altitudinales en bosques húmedos de Colombia. Los valores entre paréntesis son los rangos de altitud. BA es la biomasa aérea.

	Altitud (0 – 250)	Precipitación (0 – 250)	Altitud (700 – 1750)	Precipitación (700 – 1750)	Altitud (2000 – 3050)	Precipitación (2000 – 3050)	Estadístico
BA (t ha⁻¹)	0,6624	-0,6395	0,0543	-0,5523	0,1936	0,3096	<i>Coef. Correlación</i>
	16	16	8	8	5	4	<i>n</i>
	0,0052	0,0076	0,8984	0,1558	0,7550	0,6904	<i>P-valor</i>
Altitud (msnm)	*	-0,3703	*	0,1266	*	-0,6129	<i>Coef. Correlación</i>
	*	16	*	8	*	4	<i>n</i>
	*	0,1580	*	0,7652	*	0,3871	<i>P-valor</i>

La disminución en la BA con el aumento en la altitud, está relacionada con el hecho de que en la medida en que haya mayor temperatura (Aiba y Kitayama 1999; Thornley 1999) y menor estrés hídrico (Callaway *et al.* 1994; Martínez y López – Portillo 2003), aumentan los recursos asignados para el crecimiento en altura, en comparación con la tasa de crecimiento en diámetro, lo cual se refleja en la BA total del bosque (Wang *et al.* 2006). Así mismo, los procesos ecológicos asociados al gradiente altitudinal tiene una influencia fuerte (*correlación de -0,67*) sobre la asignación y distribución de biomasa en la planta, pues en la medida en que incrementa la altitud, aumenta la proporción de carbono asignado a las partes subterráneas de la planta (Kitayama y Aiba 2002), causado posiblemente por el aumento en la tasa de respiración radicular de las especies de bosque alto Andino, debido a la dificultad de absorber nutrientes en condiciones de baja temperatura, por lo tanto, las micorrizas se constituyen como comunidades edáficas muy importantes en la absorción de nutrientes. Esta situación pudo posiblemente haberse presentado en los bosques de Colombia estudiados, pues la BA de los árboles disminuyó con la altitud (*Figuras 2 y 4*), además, de acuerdo a los análisis de Sierra *et al.* (2003), los porcentajes de contribución de la biomasa subterránea a la biomasa total de los bosques tropicales, en las zonas bajas son en promedio menores (10,6% del total de biomasa) que los reportados en bosques montanos

tropicales (18,8%). Particularmente, en Porce se registró una contribución de la biomasa subterránea a la BA total de 34,48% (Orrego y Del Valle 2003), mientras que en bosques de tierras bajas del Pacífico Colombiano en el bajo Calima (Chocó Biogeográfico), Rodríguez (1989) registro un porcentaje de contribución de la biomasa subterránea del 18%. Es preciso mencionar que el bosque del bajo Calima posee características similares al de Salero, de ahí la aseveración de los cambios en la asignación de carbono y BA con el incremento en altitud.

La disminución de la BA total de árboles con el gradiente altitudinal en los bosques de Colombia, estuvo posiblemente relacionada con la reducción de la productividad primaria neta (PPN), la cual se ha reportado que disminuye con el incremento en la altitud (*temperaturas bajas*) (Weaver & Morphy 1990; Raich *et al.* 1997). Ciertamente, la acumulación de BA coincide a menudo con la PPN de los bosques, pues los bosques con mayor PPN por lo general se caracterizan por tener altos valores de BA (Aiba y Kitayama 1999). Aunque, algunos ecosistemas pueden tener alta PPN y baja BA, pues la alta BA depende de la mortalidad y la longevidad de los individuos. Se ha documentando que la PPN y la BA es menor en bosques donde se presentan valores bajos de temperatura promedio como los bosques boreales y templados en comparación con los tropicales (Luyssaert *et al.* 2007); lo que muestra la influencia marcada de la temperatura sobre la BA y la PPN de árboles en los distintos ecosistemas boscosos. Estudios como el de Malhi *et al.* (2004) encontraron una correlación significativa entre la temperatura y la productividad de madera gruesa (PMG) en parcelas ubicadas en bosques tropicales. En dicho estudio

reportaron altos valores de PMG en zonas de menor temperatura, debido a la influencia de otras variables como la fertilidad del suelo.

Por causa del cambio climático global, la temperatura del aire en la atmósfera se ha incrementado en las últimas décadas (IPCC 2007). Por lo tanto, es muy probable que en los bosques tropicales ubicados a mayor altitud, debido a la influencia del incremento en la temperatura, se presenten aumentos en las existencias de BA debido a factores como la intensificación en las tasas de descomposición de la materia orgánica y el incremento en la disponibilidad de nutrientes. Aunque, en el corto plazo un aumento en la temperatura media del aire puede ocasionar un incremento exponencial en la caída de la hojarasca total, lo cual induce a un incremento en la respiración del suelo, una disminución del área fotosintética y por ende una reducción importante en la productividad primaria neta. Pero en el largo, es probable que se presente un recambio de especies (las plantas de zonas altas serían remplazadas por las de las zonas bajas), con lo cual se ampliaría la PPN. Por ello, es posible que se potencialice el sumidero de carbono de estos sistemas montañosos.

En síntesis, el presente estudio encontró que en los bosques de mayor altitud disminuyó el DAP promedio, la BA total y la altura de los árboles, pero aumentó exponencialmente la densidad total de individuos. Con estos resultados se respondieron los interrogantes planteados en la investigación y se corroboró la hipótesis planteada sobre la influencia de la altitud (temperatura) sobre la estructura y la BA de los árboles de los bosques húmedos tropicales.

BIBLIOGRAFÍA

- 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 Ecol.* 140, 139–157.
- Aiba, S.I.**, M. Takyu and K. Kitayama. 2005. Dynamics, productivity and species richness of tropical rainforests along elevational and edaphic gradients on Mount Kinabalu, Borneo. *Ecol Res* 20: 279–286
- Asprilla, A.** Mosquera, C. M. Valoyes, H. Q. Cuesta, H. & García, F. 2003. Composición Florística de un bosque pluvial tropical (bp-T) en la parcela permanente de investigación en biodiversidad (PPIB) en Salero, Unión Panamericana, Chocó. Pg.39-44. En García, F. Ramos, Y. Palacios, J. Arroyo, J. E. Mena, A. & González, M (eds.). *SALERO* Diversidad Biológica de un Bosque Pluvial Tropical (bp-T). Editora Guadalupe Ltda. Bogotá – Colombia.
- Baker, T. R.**, O.L. Phillips, Y. Malhi, S. Almeida, L. Arroyo, A. Di Fiore, T Erwin, N Higuchi, T. Killeen, S.G. Laurance, W.F. Laurance, S.L. Lewis, A. Monteagudo, D.A. Neill, P.N Vargas, N.C.A. Pitman, N. Silva y R. Vásquez Martínez. 2004. Increasing biomass in Amazonian forest Plots. The Royal Society.DOC 10.1098/1422.
- Benítez, P.A.**, Serna, J.C., 2004. Deforestación y flujos de carbono en los bosques asociados con ciénagas del Magdalena Medio. Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia.
- Brown, I. F.**, Martinelli, L. A., Tomas, W. W., Moreira, M. Z., Ferreira, C. A. C., Victoria, R. A. 1995. Uncertainty in the Biomass of Amazonian Forest: an Example from Rondonia, Brazil. *For. Ecol. Manage.* 75, 175 – 189.
- Callaway, R.M.**, DeLucia, E.H., Schlesinger, W.H., 1994. Biomass allocation of montane and desert Ponderosa pine: an analog for response to climate change. *Ecology* 75, 1474–1481.
- Cardozo & Schnetter.** 1976. Estudios ecológicos en el Páramo de Cruz Verde, Colombia. III. La biomasa de tres asociaciones vegetales y la productividad de *Calamagrostis effusa* (H.B.K.) y *Paepalanthus columbiensis* Ruhl. En comparación con la concentración de clorofila. *CALDASIA*, VOL. XI, N° 54.
- Carey, E. V.**, S. Brown., A. J. R. Gillespie., & A. E. Lugo. 1994. Tree Mortality in Mature Lowland Tropical Moist and Tropical Lower Montane Moist Forests of Venezuela. *Biotropica*, Vol. 26, No. 3. Pp. 255-265.
- Cavelier, J.** 1996. Environmental factors and ecophysiological processes along altitudinal gradients in wet tropical mountains. Pp. 399–439. In: Mulkey, S. S., Chazdon, R. L. & Smith, A. P. (eds), *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall, New York.
- Chave, J.**, R. Condit, S. Lao, J. Caspersen, R. Foster and S. P. Hubbell. 2003. Spatial and temporal variation of biomass in a tropical forest: results from a large census in Panamá. *Journal of Ecology* 91: 240-252.
- Chave J.**, C. Andalo S. Brown M. A. Cairns J. Q. Chambers D. Eamus H. Folster F. Fromard N. Higuchi T. Kira J. P. Lescure B. W. Nelson, H. Ogawa H. Puig B. Riera T. Yamakura. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145: 87–99.
- Chave J.**, R. Condit, H. C. Muller-Landau, S. C. Thomas, P. S. Ashton, S. Bunyavejchewin, L. L. Co, H. S. Dattaraja, S. J. Davies, S. Esufali, C. E. N. Ewango, K. J. Feeley, R. B. Foster, N. Gunatilleke, S. Gunatilleke, P. Hall, T. B. Hart, C. Hernández, S. P.

- Hubbell, A. Itoh, S. Kiratiprayoon, J. V. LaFrankie, S. Loo de Lao, J. Makana, M. N. Noor, A. R. Kassim, C. Samper, R. Sukumar, H. S. Suresh, S. Tan, J. Thompson, M. D. C. Tongco, R. Valencia, M. Vallejo, G. Villa, T. Yamakura, J. K. Zimmerman, E. C. Losos. 2008. Assessing Evidence for a Pervasive Alteration in Tropical Tree Communities. *Plos Biology* 6(3): 1 – 19.
- Clark, D.A.**, 2002. Are tropical forests an important carbon sink? Reanalysis of the long-term plot data. *Ecol. Appl.* 12 (1), 3–7.
- Clark, D.B.** And D. A. Clark. 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management* 137: 185-198.
- Clark, D. A.**, S. Brown, D. W. Kicklighter, J. D. Chambers, J. R. Thomlinson & J. Ni. 2001a. Measuring Net Primary Production in Forest: Concepts and Field Methods. *Ecological Applications* 11 (2) 356 – 370.
- Clark, D. A.**, S. Brown, D. W. Kicklighter, J. D. Chambers, J. R. Thomlinson , E. Holland & J. Ni. 2001b. Net Primary Production in Forest: An Evaluation and Sinthesis of Existing Field Data. *Ecological Applications* 11 (2) 356 – 370.
- CORNARE**, Corporación Autónoma Regional Del Rio Nare. 2002. Modelo de financiación alternativo para el manejo sostenible de los bosques de San Nicolás. Universidad Nacional de Colombia, CORNARE, Medellín.
- Couteaux, M.M.**, L. Sarmiento, P. Bottner, D. Acevedo, J.M. Thiéry. 2002. Descomposition of standard plant material along an altitudinal transect (65 – 3968m) in the tropical Andes. *Soil Biology and Biochemistry* 34: 69–78.
- Cummings, D. L.**, J. B. Kauffman, D. A. Perry, & R.F. Hughes. 2002. Aboveground biomass and structure of rainforest in the southwestern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 163: 293 – 307.
- De Castilho, W. E.** Magnusson, R. N.O. de Araujo, R. C.C. Luizao, F. J. Luizao, A. P. L., and N. Higuchi. 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management* 234: 85–96
- Dixon, R. K.**, S. Brown, R. A. Houghton, A. M. Solomon, M. C. Trexler, & J. Wisniewski. 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science* 263: 185 – 190.
- Ediriweera, S.**, B. Singhakumara, and M. Ashton. 2008. Variation in canopy structure, light and soil nutrition across elevation of a Sri Lankan tropical rain forest. *Forest Ecology and Management* 256: 1339–1349.
- Faber-Langendoen, D.** And A. H. Gentry. 1991. The structure and diversity of rain forests at Bajo Calima, Chocó Region, Western Colombia. *Biotropica* 23: 2-11.
- Field C.B.**, Behrenfeld M.J., Randerson J.T., Falkowski P. 1998. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281: 237–240.
- Flenley J. R.** 1996. Problems of the Quaternary on mountains of the Sunda-Sahul region Quart. *Science Review*, 15, 549–555.
- García, F.** Ramos, Y. Palacios, J. Arroyo, J. E. Mena, A. & González, M. 2003. *SALERO* Diversidad Biológica de un Bosque Pluvial Tropical (bp-T). Editorial Guadalupe Ltda. Bogota-Colombia.
- Gentry A. H.** 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographic gradients. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 75: 1–34.
- Grubb, P. J.** 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with Special Reference to Mineral Nutrition. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 8: 83 – 107.
- Grubb P. J.** & P. F. Stevens. 1985. The forests of the Fatima Basin and Mt. Kerigomna, Papua New Guinea. *Res. Sch. Pacific Studies, Austr. Nat. Univ., Canberra.*

- Grubb, P.J.**, Whitmore, T.C., 1966. A comparison on montane and lowland rain forest in Ecuador: II. The climate and its effects on the distribution and physiognomy of the forests. *J. Ecol.* 54, 303–333.
- Hetsch, W.** & H. Hoheisel. 1976. Standorts und Vegetationsgliederung in einem tropischen Nebelwald. *Allgemeine Forst und Jagdzeitung (Frankfurt am Main)* 147, 200 – 9.
- Holdridge, L. P.** 1996. *Ecología Basada en las Zonas de Vida*. Instituto Interamericano para la Agricultura. San José, Costa Rica.
- Homeier, J.**, S.W. Breckle, S. Günter, R. T. Rollenbeck, and C. Leuschner. 2009. Tree Diversity, Forest Structure and Productivity along Altitudinal and Topographical Gradients in a Species-Rich Ecuadorian Montane Rain Forest. *BIOTROPICA*: 1–9.
- Hoshmand, A. R.** 1998. *Statistical Methods for Environmental & Agricultural Sciences*. Second edition. CRC Press LLC. United States of America. New York.
- Houghton, R.A.**, Lawrence, K.T., Hackler, J.L., Brown, S., 2001. The spatial distribution of forest biomass in the Brazilian Amazon: a comparison of estimates. *Global Change Biology* 7, 731–746.
- Houghton, R. A.** 2005. Aboveground Forest Biomass and the Global Carbon Balance. *Global Change Biology* 11: 945–958.
- Jaramillo, S. L.** 1989. Estudio general de suelos, erosión y uso potencial agropecuario para los proyectos hidroeléctricos Porce II y III. En *Empresas Públicas de Medellín*. Medellín.
- Jaramillo, S. L.**, & A.P., Yepes. 2004. Sucesión Vegetal en un Bosque Muy Húmedo Premontano, Rio Porce (Antioquia-Colombia). En, Departamento de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Colombia, Medellín, P. 65.
- Jordan C. F.** & C. Uhl. 1978. Biomass of a tierra firme forest of the Amazon Basin, near San Carlos del Rio Negro. Venezuela. *Oecol. Plantar.* 13: 387 – 400.
- Kitayama, K.**, 1995. Biophysical conditions of the montane cloud forests of Mount Kinabalu, Sabah, Malaysia. In: Hamilton, L.S., Juvik, J.O., Scatena, F.N. Eds., *Tropical Montane Cloud Forests: Proceedings of an International Symposium*. Springer-Verlag, New York, pp. 183–197.
- Kitayama, K.** 1996. Climate of the summit region of Mount Kinabalu (Borneo) in 1992, an El Niño year. *Mountain Res. Devel.* 16: 65–75.
- Kitayama, K.** and S. Aiba. 2002. Ecosystem Structure and Productivity of Tropical Rain Forests along Altitudinal Gradients with Contrasting Soil Phosphorus Pools on Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Ecology*. Vol. 90, No. 1. Pp. 37-51.
- Laurance, W.**, P. Fearnside, S. Laurance, P. Delamonica, T. E. Lovejoy, J. M. Rankin-de Merona, J. Q. Chambers and C. Gascon. 1999. Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management* 118: 127 – 138.
- Leuschner C.**, G. Moser, C. Bertsch, M. Roderstein, & D. Hertel. 2007. Large altitudinal increase in tree root/shoot ratio in tropical mountain forests of Ecuador. *Basic and Applied Ecology* 8: 219—230
- López, W.** 2008. *Diversidad y Tasas de Recambio Florístico en Remanentes de Bosques Montanos en el Norte de la Cordillera Central, Colombia*. Tesis de Posgrado en Bosques y Conservación Ambiental. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. Medellín – Colombia.
- Lovelock, C.E.**, Feller, I.C., McKee, K.L., Thompson, R., 2005. Variation in mangrove forest structure and sediment characteristics in Bocas del Toro, Panama. *Caribbean Journal of Science* 41, 456–464.

- Luysaert, I.** Inglima, M. Jung, A. D. Richardson, M. Reichstein, D. Papale, S. L. Piao, E. D. Schulze, L. Wingate, G. Matteucci, L. Aragao, M. Aubinet, C. Beer, C. Bernhofer, K. G. Black, D. Bonal, J. M. Bonnefond, J. Chambers, P. Ciais, B. Cook, K. J. Davis, A. J. Dolman, B. Gielen, M. Goulden, J. Grace, A. Granier, A. Grelle, T. Griffis, T. Grunwald, G. Guidolotti, P. J. Hanson, R. Harding, D.Y. Hollinger, L. R. Huttyra, P. Kolari, B. Kruijt, W. Kutsch, F. Lagergren, T. Laurila, B. E. Law, G. Le Maire, A. Lindroth, D. Loustau, Y. Malhi, J. Mateus, M. Migliavacca, L. Misson, L. Montagnani, J. Moncrieff, E. Moors, J. W. Munger, E. Nikinmaa, S. V. Ollinger, G. Pita, C. Rebmann, O. Roupsard, N. Saigusa, M. J. Sanz, G. Seufert, C. Sierra, M. L. Smith, J. Tang, R. Valentini, T. Vesala & I. A. Janssens. 2007. CO₂ Balance of Boreal, Temperate, and Tropical Forests Derived From a Global Database. *Global Change Biology*. 13, 2509–2537.
- Malhi, Y.** A. D. Nobre, J. Grace, B. Kruijt, M. G. P. Pereira, A. Culf, and S. Scott. 1998. Carbon Dioxide Transfer Over a Central Amazonian Rain Forest. *Journal of Geophysical Research* 103: 31593 – 31612.
- Malhi Y.** T.R. Baker, O.L. Phillips, S. Almeida, E. Alvarez, L. Arroyo, J. Chave, C. Czimczik, A. Difiore, N. Higuchi, T.J. Killeen, S. G. Laurance, W.F. Laurance, S. L. Lewis, L. M. Mercado Montoya, A. Monteagudo, D. A. Neill, P. Nuñez Vargas, S. Patiño, N. A. Pitman, C. A. Quesada, R. Salomao, J. N. M. Silva, A. T. Lezama, R. V. Martinez, J. Terborgh, B. Vinceti And J. Lloyd. 2004. The Above-Ground Coarse Wood Productivity Of 104 Neotropical Forest Plots. *Global Change Biology* (2004) 10, 563–591.
- Martínez, A.J.,** López-Portillo, J., 2003. Allometry of *Prosopis glandulosa var torreyana* along a topographic gradient in the Chihuahuan desert. *J. Veg. Sci.* 14, 111–120.
- Mostacedo, B.** y T. Fredericksen 2000. Manual de Métodos Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal. Santa Cruz Bolivia.
- Nobel, P. S.** 2009. Physicochemical and Environmental Plant Physiology. University of California, Los Angeles. USA. Fourth Edition. Elsevier Inc. ISBN: 978-0-12-374143-1.
- Orrego, S.A.** & J.I. Del Valle. 2003. Existencias y tasas de incremento neto de la biomasa y del carbono en bosques primarios intervenidos y secundarios. Pp 215-242. En: Orrego, S. A., J. I. Del Valle y F. H. Moreno (eds). 2003. Medición de la captura de carbono en ecosistemas forestales de Colombia: Contribuciones para la mitigación del cambio climático. Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín, Departamento de Ciencias Forestales y Centro Andino para la Economía en el Medio Ambiente, Bogotá. 314 p.
- Orrego, S. A.,** J. I. Del Valle y F. H. Moreno. 2003. Medición de la captura de carbono en ecosistemas forestales de Colombia: Contribuciones para la mitigación del cambio climático. Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín, Departamento de Ciencias Forestales y Centro Andino para la Economía en el Medio Ambiente, Bogotá. 314 p.
- Palacios, J.,** Y. Ramos. A. K. Mosquera, FL. Castro, F. García, J. Arroyo & A. Cogollo. 2003b. estructura de un bosque pluvial tropical (bp-T) en Salero, Unión Panamericana, Chocó. En García, F. Ramos, Y. Palacios, J. Arroyo, J. E. Mena, A. & González, M. SALERO Diversidad Biológica de un Bosque Pluvial Tropical (bp-T). Editorial Guadalupe Ltda. Bogota-Colombia.
- Pendry, C.A.,** Proctor, J., 1997. Altitudinal zonation of rain forest on Bukit Belalong, Brunei: soils, forest structure and floristics. *J. Trop. Ecol.* 13, 221– 241.
- Phillips, O. L.,** Y. Malhi, N. Higuchi, W. Laurance, P. Núñez, M. Vásquez, S. Laurance, L. Ferreira, M. Stern, S. Brown y J. Grace. 1998. Changes in the Carbon balance of tropical forest: Evidence from long-term plots. *Science* 282: 439-442.

- Quiñones, M.**, 2002. Polarimetric Data for Tropical Forest Monitoring. Studies at the Colombian Amazon. Wageningen University, Wageningen.
- Raich, J. W.**, Russell, A. E. and P. M. Vitousek. 1997. Primary Productivity and Ecosystem Development A long an Elevational Gradient on Mauna Loa, Hawaii. *Ecology*, Vol. 78. No. 3. Pp. 707-721
- Richards, P. W.** 1996. The tropical rain forest. An ecological study. Second edition. Cambridge University press. United Kingdom.
- Robert, A.** 2003. Simulation of the effect of topography and tree falls on stand dynamics and stand structure of tropical forests. *Ecological Modelling*. 167: 287–303
- Rodríguez, J. C.** 1989. Consideraciones sobre la Biomasa, Composición Química y Dinámica del Bosque Pluvial Tropical de Colinas Bajas. Bajo Calima. Buenaventura, Colombia. Corporación Nacional de Investigación y Fomento Forestal. CONIF. Serie Documental N° 16 Bogota, D.E. – Colombia.
- Saldarriaga, J.C.**, Darrell, C.W., Tharp, M.L., Uhl, C., 1998. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology* 76, 938–958.
- Sarmiento, G.**, Pinillos, M. & I. Garay. 2005. Biomass variability in Tropical American Lowland Rainforests. *ECOTROPICOS* 18(1):1-20.
- Schuur, E. A. G.** 2003. Net primary productivity and global climate revisited: the sensitivity of tropical forest growth to precipitation. *Ecology* 84:1165-1170.
- Sheskin, D.J.**, 2003. Handbook of Parametric and Nonparametric Statistical Procedures. CRC Press.
- Sierra, C. A.**, J. I. Del Valle & S. A. Orrego. 2003. Ecuaciones de Biomasa de Raíces en Bosques Primarios Intervenidos y Secundarios. En: Orrego, S. A., J. I. Del Valle y F. H. Moreno (Eds.). *Medición de la captura de carbono en ecosistemas forestales de Colombia: Contribuciones para la mitigación del cambio climático*. Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín, Departamento de Ciencias Forestales y Centro Andino para la Economía en el Medio Ambiente, Bogotá. 2003. Pp. 314.
- STATISTICAL GRAPHICS CORP.** 2002. Statgraphics Centurion www.Statgraphics.Com.
- Sugden, A. M.** 1986. The Montane vegetation and flora of Margarita Island, Venezuela. *Journal of the Arnold Arboretum*, 67, 187–232.
- Taiz, L.** & E. Zeiger. 1991. Plant Physiology. The Benjamin. Cummings Publishing Company, Inc. California. United States of America.
- Tanner, E. V. J.**, Vitousek, P. M., & Cuevas, E. 1998. Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology*, 79, 10–22.
- Thornley, J.** 1999. Modelling stem height and diameter growth in plants. *Ann. Bot.* 84:195–205.
- Van Steenis, C. G. G. J.** 1972. The mountain Flora of Java. Leiden: E.J. Brill.
- Wang, X.**, J. Fang, Z. Tang, B. Zhu. 2006. Climatic control of primary forest structure and DBH–height allometry in Northeast China. *Forest Ecology and Management* 234: 264–274
- Weaver P. L.** & Murphy P. G. 1990. Forest structure and productivity in Puerto Rico's Luquillo Mountains. *Biotropica* 22:69–82
- Whitmore, T.** 1975. Tropical rain forest of the far east. Oxford University Press, Scotland.
- Whitmore, T.** 1984. Tropical rain forests of the Far East. 2nd ed. Clarendon Press, Oxford.
- Whitmore T.** 1998. An Introduction to Tropical Rain Forests. Second Edition. Oxford University Press, Oxford.

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto fue cofinanciado por la Empresa de Interconexión Eléctrica S. A. I.S.A. de Medellín, mediante el programa de becas del Fondo de investigaciones I.S.A. – Universidad Nacional Febrero – Marzo 2008; y por la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín, mediante el proyecto “Diversidad y dinámica de los bosques tropicales del norte de los Andes”. Igualmente, fue fundamental el apoyo financiero brindado por COLCIENCIAS – Instituto Colombiano para el Desarrollo de la Ciencia y la Tecnología "Francisco José de Caldas", mediante su programa de Jóvenes Investigadores año 2008.

Agradezco a mi director Flavio H. Moreno Hurtado, por brindarme su amistad, apoyo y orientación, que me han servido para crecer como profesional. Al ingeniero Esteban Álvarez Dávila por su asesoría, así como por el suministro de los datos de San Sebastián y Montevivo. Al profesor Álvaro Lema Tapias por su orientación en estadística, a los jurados evaluadores por sus valiosos comentarios y a los profesores y compañeros del Posgrado, quienes contribuyeron con mi formación académica durante mi estadía en el posgrado.

El desarrollo del presente proyecto fue posible gracias al apoyo administrativo brindado por la profesional Mónica Montoya Vélez, de la Escuela de Geociencias y Medio Ambiente, de la Facultad de Minas de la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. Igualmente, los autores le damos las gracias a los biólogos César Emir Díaz y Elmer Rentería de la Universidad Tecnológica del Chocó “Diego Luis Córdoba” por el apoyo en las actividades de campo. Finalmente, le damos gracias a la comunidad de Salero por su buena hospitalidad.