

**DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y DINÁMICA DE LA BIOMASA DEL
BOSQUE ALTO ANDINO EN GUASCA, CUNDINAMARCA**

PRESENTADO POR

Cindy Paola Martínez Acero

Leidy Tatiana Castillo Martin

DIRIGIDO POR

René López Camacho

EVALUADO POR

Robert Leal Pulido

**DOCUMENTO PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE INGENIERO
FORESTAL EN MODALIDAD INVESTIGACIÓN- INNOVACIÓN**



**UNIVERSIDAD DISTRITAL FRANCISCO JOSÉ DE CALDAS
FACULTAD DEL MEDIO AMBIENTE Y RECURSOS NATURALES
PROYECTO CURRICULAR DE INGENIERÍA FORESTAL**



BOGOTÁ D.C.

2019

A nuestras familias, especialmente a nuestros padres por su apoyo incondicional y sacrificios para formarnos como personas; a nuestros amigos y compañeros por su respaldo, a la Fundación Natura por abrirnos las puertas de la reserva y permitirnos realizar este proyecto; a la Universidad Distrital que nos brindó las herramientas para hacer posible este trabajo y a nuestros maestros por los conocimientos, acompañamiento y sugerencias realizadas.

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	3
OBJETIVOS	4
Objetivo general	4
Objetivos específicos	4
JUSTIFICACIÓN	5
PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	7
MARCO TEÓRICO.....	10
Bosques alto andinos en Colombia	10
Biomasa y carbono en los bosques	10
Biomasa y distribución espacial	11
Distribución espacial de especies	12
Métodos de análisis de distribución e índices	13
METODOLOGÍA	15
Área de estudio	15
Fase preliminar	16
Fase de campo	17
<i>Equipos</i>	19
Fase de procesamiento y análisis de datos	20
<i>Selección de especies</i>	20
<i>Mortalidad y Reclutamiento</i>	21
<i>Distribución espacial</i>	21
<i>Diversidad</i>	24
<i>Índice de diferenciación dimensional</i>	26
<i>Índice de dominancia dimensional</i>	26
<i>Incremento biomasa aérea</i>	27

<i>Análisis de componentes principales</i>	28
RESULTADOS.....	29
Índice de Valor de Importancia (IVI)	31
Mortalidad y Reclutamiento	32
Distribución espacial:	34
<i>Test por cuadrantes</i>	34
<i>Test por distancias, y la K- función</i>	35
Diversidad	39
<i>Índice de Simpson</i>	39
<i>Índice de Shannon-Wiener</i>	39
<i>Índice de mezcla de especies</i>	39
Índice de diferenciación dimensional	40
Índice de dominancia dimensional	42
Dinámica de la biomasa aérea	44
Análisis de componentes principales	47
DISCUSIÓN	51
Dinámica	51
Distribución espacial	52
Diversidad y dominancia dimensional	55
Dinámica biomasa aérea	56
CONCLUSIONES	59
RECOMENDACIONES	62
BIBLIOGRAFÍA	64
ANEXOS	77

LISTA DE TABLAS

<i>Tabla 1.</i> Modelos multiplicativos para el cálculo de biomasa por especie (Pérez & Díaz, 2010)....	27
<i>Tabla 2.</i> Número de individuos, área basal, volumen y biomasa por ha y por clases diamétricas...	30
<i>Tabla 3.</i> IVI para las especies presentes en la ha de la parcela.....	32
<i>Tabla 4.</i> Tasa de mortalidad (Tm) y reclutamiento (Tr) (%) para los periodos 2009-2013 y 2013-2018 en la RBE.....	32
<i>Tabla 5.</i> Dinámica (mortalidad y reclutamiento) para las diez especies con mayor IVI en la RBE para un periodo de 5 años.....	33
<i>Tabla 6.</i> Chi -cuadrado de bondad de ajuste, resultado del test por cuadrantes.....	34
<i>Tabla 7.</i> Estimación de biomasa aérea para los tres años (periodo I y II) en los que fue evaluada la parcela.....	44

LISTA DE FIGURAS

<i>Figura 1.</i> Ubicación de la Reserva Biológica El Encenillo.....	16
<i>Figura 2.</i> Representación gráfica de los datos, en la extensión Data-collector del software Field-Map.....	17
<i>Figura 3.</i> Actividades de medición y mantenimiento de la parcela.....	19
<i>Figura 4.</i> Labores de campo empleando el equipo integrado STORK, ejecutando la tecnología Field-Map.....	20
<i>Figura 5.</i> Distribución de individuos, área basal, volumen y biomasa por categorías diamétricas...	31
<i>Figura 6.</i> IVI relativo (%) para para las especies presentes en la ha de la parcela.....	31
<i>Figura 7.</i> Funciones de distribución (F, G, y K) para la especie <i>Weinmannia. tomentosa</i>	35
<i>Figura 8.</i> Funciones de distribución (F, G, y K) para la especie <i>Bejaria. resinosa</i>	36
<i>Figura 9.</i> Funciones de distribución (F, G, y K) para la especie <i>Cavendishia bracteata</i>	37
<i>Figura 10.</i> Funciones de distribución (F, G, y K) para la especie <i>Drimys granadensis</i>	39
<i>Figura 11.</i> Índice de mezcla (M_i) en el área de estudio y para las 4 primeras especies del IVI.....	40
<i>Figura 12.</i> Grado de diferenciación diamétrica (T_i) en el área de estudio y para las 4 primeras especies del IVI.....	41
<i>Figura 13.</i> Distribución de diámetros de las primeras 4 primeras especies del IVI en la parcela de 1ha.....	42
<i>Figura 14.</i> Índice de dominancia dimensional (U_i) en el área de estudio y para las 4 primeras especies del IVI.....	43

<i>Figura 15.</i> Distribución del incremento periódico anual en biomasa para las 4 especies seleccionadas (<i>Weinmannia tomentosa</i> , <i>Bejaria resinosa</i> , <i>Drimys granadensis</i> , <i>Cavendishia bracteata</i>) en los periodos I y II.....	45
<i>Figura 16.</i> Distribución de la biomasa 2018 en clases diamétricas, para las 4 especies representativas.....	46
<i>Figura 17.</i> ACP de las variables de biomasa, estructura espacial, y topográficas para la especie <i>Weinmannia. Tomentosa</i>	47
<i>Figura 18.</i> ACP de las variables de biomasa, estructura espacial, y topográficas para la especie <i>Bejaria resinosa</i>	48
<i>Figura 19.</i> ACP de las variables de biomasa, estructura espacial, y topográficas para la especie <i>Drimys granadensis</i>	49
<i>Figura 20.</i> ACP de las variables de biomasa, estructura espacial, y topográficas para la especie <i>Cavendishia.bracteata</i>	50

RESUMEN

En una parcela permanente de 1 ha en zona de vida de bnh-MB ubicada en la Reserva El Encenillo, se evaluó la ubicación y relación espacial de las 4 especies más importantes del IVI, la variación en la biomasa aérea, y su relación con la gradiente topográfica (altitud y pendiente). La biomasa aérea se calculó mediante ecuaciones alométricas específicas para cada una de las especies seleccionadas, que incluyen como variable el DAP: teniendo en cuenta mediciones realizadas en los años 2009 y 2013, se pudo determinar los incrementos por individuo para cada una de las especies, así, se encontró que *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granadensis* presentan los mayores incrementos de biomasa con respecto a las otras especies, aunque esto se presentó en zonas específicas, y podría estar determinado por el gradiente suelo, que no fue evaluado en este estudio. En el caso de *Cavendishia bracteata* y *Drimys granadensis*, las especies presentan una distribución aleatoria, mientras que *Weinmannia tomentosa* y *Bejaria resinosa*, mostraron una distribución agrupada, asociadas principalmente a su dispersión, germinación y función en el bosque. La biomasa aérea para la parcela (fustales $DAP \geq 10$ cm) fue de 152 t ha^{-1} , este valor es mayor que lo reportado para bosques alto andinos en Colombia por Phillips et al. (2011), López (2015), y Sanabria y Puentes (2017) con valores de 125.46, 177.5, 141.46 t ha^{-1} respectivamente. La diferencia máxima de altitud dentro de la parcela fue de 33 m, y la pendiente abarcó porcentajes del 15 al 40%. Mediante un ACP, se logró establecer que no había una relación positiva entre las variables espaciales, de biomasa y topográficas, dado que la variación espacial de biomasa aérea para las 4 especies no fue explicada ni por la altitud, ni la pendiente. Con lo anterior, se concluye que aunque los bosques alto andinos se desarrollan en un ambiente heterogéneo en cuanto a topografía, no puede usarse para predecir la biomasa aérea ni la distribución, se recomienda para estudios posteriores la inclusión de variables edáficas que determinen su influencia sobre las variables espaciales y de biomasa aquí evaluadas.

ABSTRACT

On a permanent plot of 1 ha in the life zone of bmh-MB located in the El Encenillo Reserve, the location and spatial relationship of the 4 most important species of the IVI, the variation in the aboveground biomass, and its relationship with the topographic gradient (altitude and slope). Aboveground biomass was calculated using specific allometric equations for each of the selected species, which include the DAP as a variable: taking into account measurements made in the years 2009 and 2013, it was possible to determine the increases per individual for each of the species. Thus, it was found that *Weinmannia tomentosa* and *Drimys granadensis* present the greatest increases in biomass with respect to the other species, although this occurred in specific areas, and could be determined by the soil gradient, which was not evaluated in this study. In the case of *Cavendishia bracteata* and *Drimys granadensis*, the species have a random distribution, while *Weinmannia tomentosa* and *Bejaria resinosa*, showed a grouped distribution, mainly associated with their dispersion, germination and function in the forest. The aboveground biomass for the plot (DAP fust \geq 10 cm) was 152 t ha^{-1} , this value is higher than that reported for high Andean forests in Colombia by Phillips et al. (2011), López (2015), and Sanabria and Puentes (2017) with values of 125.46, 177.5, 141.46 t ha^{-1} respectively. The maximum difference in altitude within the plot was 33 m, and the slope covered percentages of 15 to 40%. Through an ACP, it was possible to establish that there was no positive relationship between the spatial, biomass and topographic variables, given that the spatial variation of aboveground biomass for the 4 species was not explained by altitude or slope. With this, it is concluded that although high Andean forests develop in a heterogeneous environment in terms of topography, it cannot be used to predict aboveground biomass or distribution, it is recommended for subsequent studies the inclusion of edaphic variables that determine their influence on the spatial and biomass variables evaluated here.

INTRODUCCIÓN

Los bosques brindan beneficios tanto a las humanidad como al planeta, desempeñando un papel importante en los paisajes y formas de vida (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación [FAO], 2018), así como en la provisión de bienes y servicios ecosistémicos, sin embargo, han sufrido una disminución debido a procesos antrópicos que tiene repercusiones en el microclima, estructura, composición y función de ecosistemas, entre otros (Vásquez, 2013). Por tanto, han sido objeto de estudio ya que surge una necesidad a nivel mundial de conocimiento para identificar los procesos, causas y magnitud de los cambios que se pueden presentar en los mismos (Sanabria & Puentes, 2017; SIAC, 2019) para posteriormente generar medidas de gestión, conservación y restauración que sean acorde a los objetivos de desarrollo sostenible (Const., 1991, Art. 80).

Es así como Colombia se ha suscrito a diferentes convenios internacionales como el Convenio Marco de las Naciones Unidas Contra el Cambio Climático-CMNUCC en el cual, una de las estrategias es Reducción de Emisiones de gases de efecto invernadero por la Deforestación y Degradación de bosques, y la conservación e incremento de las reservas de carbono y el manejo sostenible de los bosques-REDD+ (PNUD, 2015), lo cual genera una oportunidad para los bosques como medio de mitigación del cambio climático mediante la captura de carbono a partir de la determinación de biomasa.

Uno de los ecosistemas del país es el bosque andino, que se encuentra en la región de los andes tropicales, reconocida por Birdlife International, Boyla y Estrada (2005) como la más rica y diversa del mundo desde un punto de vista biológico. Este provee servicios ecosistémicos dentro de los que se encuentra la acumulación de biomasa, siendo de importancia ya que hace parte de los proyectos REDD+ y por tanto ha sido estudiada por autores como Pérez y Díaz (2010), Vásquez (2013), Sanabria & Puentes (2017), Sánchez y Ramírez (2017), entre otros; no obstante, no se encuentran estudios donde se relacione a la distribución espacial en ecosistemas de alta montaña, ni a nivel nacional como si lo han realizado autores como Brown et al. (1999), Houghton et al. (2001), Piao et al. (2004), entre otros.

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar la dinámica en biomasa de las especies más representativas del IVI, y su relación con las variables topográficas: pendiente y altitud, en un bosque alto andino de la Reserva Biológica El Encenillo (RBE).

Objetivos específicos

- Determinar las especies con mayor valor de importancia, así como su incremento de biomasa en dos periodos de medición.
- Establecer el patrón espacial de las especies arbóreas más representativas del IVI en el área muestreada y su relación con la topografía e incremento en biomasa aérea.

JUSTIFICACIÓN

Uno de los bosques estratégicos de Colombia, caracterizado por poseer importantes muestras de biodiversidad y endemismos, es el bosque alto andino (Abud & Torres, 2016). Así mismo, se dice que es uno de los ecosistemas más afectados por la presión antrópica, y con altas tasas de deforestación debido principalmente al desarrollo de actividades agropecuarias. Debido a esto, las entidades gubernamentales y no gubernamentales han tomado acción frente a estos ecosistemas buscando cumplir los compromisos internacionales, no obstante, el conocimiento existente sobre estos está sobre composición y estructura principalmente (Galindo et al., 2003; Rojas et al., 2008; León et al. 2009; Franco et al., 2010; Avella & Cárdenas, 2010; Ávila et al., 2010; Abud & Torres, 2016), pero pocos refieren a la distribución espacial de los individuos arbóreos que representan estos ecosistemas. Según Parrado (2007), evaluar los patrones de distribución espacial de las especies arbóreas en los bosques tropicales, brinda más información sobre su historia natural, dinámicas poblacionales y competencia; y se establece como una herramienta para entender los procesos y factores que controlan y determinan la estructura y dinámica de comunidades vegetales (Salinas, 2002).

Debido a la falta de estudios de distribución espacial en estos ecosistemas, se desconocen sus procesos y dinámicas internos, por esto es necesario conocer y monitorear constantemente estas masas forestales, esto se realiza en Colombia con el Sistema de Monitoreo de Bosques y Carbono, el cual monitorea el bosque natural mediante interpretación y análisis de imágenes satelitales, así como el establecimiento de parcelas en campo (Sistema de Información Ambiental de Colombia [SIAC], 2019), no obstante, para poder conocer la ubicación de los árboles en dichas parcelas es necesario el uso de GPS, lo que retrasa y encarece estos procedimientos. Por esta razón se ha optado por utilizar la tecnología Field-Map como herramienta para la recolección, procesamiento y análisis de datos (Instituto de Investigación de Ecosistemas Forestales [IFER], 2019), esta se alinea con los nodos de investigación del Ministerio de Tecnologías de la Información y las Comunicaciones, donde participa la academia (MinTIC, 2019). Esta tecnología facilita la mapificación de todos los árboles, lo cual, permite realizar un análisis de la distribución espacial de los individuos

arbóreos correlacionando el diámetro y la biomasa, ya que aunque son variables previamente estudiadas, no se ha hondado acerca de la influencia de los factores locales, como la competencia intra e interespecífica, y factores regionales como la variación del ambiente, teniendo la necesidad de aportar conocimiento acerca de este tema.

Ahora bien, los factores que determinan tanto la espacialidad de los individuos como sus características (altura, DAP, biomasa, etc.), se pueden clasificar básicamente como factores bióticos y abióticos que afectan de manera local o regional. Cuando se trata de determinar la distribución espacial de una población, una de las relaciones más estudiadas es la que se da con el suelo, factores edáficos como: estructura física, nutrientes, aireación, grado de pendiente y posición topográfica juegan un papel importante en la preferencia de las especies para establecerse y para desarrollarse. Sin embargo, Clark (2002) menciona, que a la hora de reconocer la relación entre una especie y su ubicación con la variación en las condiciones edáficas, el área de estudio tiene que tener suficientes individuos de esa especie y suficiente variación en las condiciones edáficas, ya que al trabajar con especies poco abundantes se tiende a subestimar las preferencias edáficas, observando especies que presentan una distribución sesgada hacia un tipo de suelo, con una densidad menor en otros suelos, pero no una restricción total a un tipo de suelo particular. Por ende, lograr trabajar con todas las especies de bosques primarios se vuelve complicado, pues se tiene que la densidad de más de la mitad de especies de árboles del dosel es de igual a 1 individuo o menos, mayor o igual a 10 cm de DAP por hectárea (Valencia et al., 1994; Lieberman et al., 1985; Pitman et al., 1999 citados por Clark, 2002).

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Los bosques andinos han sido reconocidos como uno de los principales centros de diversidad del mundo (Myers et al., 2000 y Brown & Kappelle, 2001 citados por Velásquez et al., 2012), sin embargo, tienen una fuerte presión antrópica que conlleva a la fragmentación, potrerización, paramización, erosión, y establecimiento de especies invasoras. Velasco y Vargas (2008) mencionan que algunos de los efectos que traen la fragmentación son la modificación de la estructura del paisaje, y su funcionamiento, pues las relaciones que se llevan a cabo entre los diferentes elementos que conforman el bosque se ven alteradas por la discontinuidad del ecosistema, que genera una serie de cambios en el ciclo hidrológico, lo que termina influyendo en el comportamiento de la flora y fauna. Cuando existe modificación de dichos ecosistemas, se da la oportunidad de que especies invasoras se introduzcan, establezcan y dispersen (Velasco & Vargas, 2008), terminando por reemplazar las especies características de alta montaña. Según Castro-Díez, Valladares, y Alonso (2004) estas especies invasoras (en el caso de RBE: *Ulex europaeus*) desplazan a las especies nativas porque ocupan su nicho de manera más eficiente.

Debido a las amenazas y consecuencias anteriormente mencionadas se han creado áreas protegidas que albergan el ecosistema de bosque alto andino, una de ellas es la Reserva de la Sociedad Civil “Reserva Biológica El Encenillo (RBE)”, la cual ha sido estudiada por su composición, estructura y función. Sin embargo, se desconoce en gran parte la dinámica natural de los bosques de montaña, ya que han recibido muy poca atención a pesar de la importancia que tienen para la conservación (Velásquez et al., 2012) y mucho menos sobre las especies allí presentes. Aspectos concretos como conocer las tasas de mortalidad y reclutamiento de especies y la biomasa de estos ecosistemas han sido muy poco estudiados (Sierra et al. 2007).

Dentro de la dinámica natural se encuentra la mortalidad, la cual según Velásquez et al. (2012) incrementa en condiciones topográficas con altas pendientes. Además, en lo que a acumulación de biomasa refiere, los modelos actuales, sugieren que los bosques tropicales están experimentando cambios en su capacidad de almacenar y fijar carbono, como producto

del incremento en CO₂ en la atmósfera (Eggleston et al. 2006 citado por Velásquez et al., 2012) y por el deterioro causado por actividades antrópicas.

Otro punto importante de analizar de la dinámica son los patrones espaciales de distribución de especies; pues el determinar esta, nos permite comprender la interacción de las especies entre sí, y con el ambiente. Según (Hyatt et al., 2003) evaluar la distribución en el espacio de las especies, conlleva a identificar mecanismos y factores que mantienen y promueven la coexistencia de especies, y aunque ya existen teorías que intentan explicar la riqueza de especies en bosques tropicales y su comportamiento relacionado a características propias de las especies (como las de Janzen (1970), Connell (1971), Hubbell (1979) y Gentry (1988) ampliamente conocidas), en otros casos el gregarismo de las especies se ve más explicado por las condiciones de sitio, como la hipótesis de (Grubb, 1977; Ricklefs, 1977) que propone que la alta diversidad es debida a una mayor heterogeneidad ambiental, lo que ha llevado a una mayor especialización.

Para la presente investigación, el problema encontrado es que son pocos los estudios que determinan a pequeña escala los factores ambientales incidentes en la distribución espacial de especies (haciendo énfasis en variables edáficas y topográficas), y son nulos los estudios reportados que evalúen dicha relación para bosques alto andinos en Colombia. Los trabajos de investigación con respecto al tema de distribución espacial que suelen encontrarse en su mayoría, son a nivel de meso escala o escala de paisaje, tales como los realizados por Houghton et al. (2001) y Piao et al. (2004), quienes elaboran modelos matemáticos y utilizan sistemas de información geográfica para estimar el almacenamiento de biomasa a gran escala en Brasil y China, respectivamente; así mismo, para Colombia, en estudios más recientes se emplean herramientas cartográficas y técnicas de SIG para determinar la distribución espacial de ecosistemas/formaciones vegetales y modelar sus cambios en el tiempo (Alarcón y Pabón, 2013; Alvarado y Otero, 2015). Ahora bien, con respecto a trabajos elaborados a escalas más pequeñas y que manejan datos puntuales, se pueden mencionar a Palacios (2005) y Martínez, Isaza y Betancur (2019), quienes evalúan los patrones de distribución de especies características de bosques tropicales, y en el primer caso relacionada a la variabilidad fisiográfica de la zona. Por otro lado, referente a estudios realizados en bosques andinos se tienen a: Aguirre y Botero (2015) que determinan la distribución espacial del Roble negro en

fragmentos de bosque andino en el Huila; Gómez (2014) quienes evaluaron la dinámica y el patrón espacial de 11 especies más abundantes en el Cauca; Vallejo y Galeano (2009) que estudian los cambios en los patrones de 9 especies comunes de bosque nublado al suroccidente de Colombia; y Montañez, Escudero y Duque (2010) efectuado en zona de bosque premontano del departamento de Antioquia: en ningún caso, evaluando la afectación de variables ambientales.

Por lo anterior, el presente estudio busca analizar cómo los patrones espaciales influyen en la acumulación de biomasa aérea de especies características de bosque alto andino: haciendo énfasis en la topografía y el grado de pendiente. Cabe aclarar, que no se desconoce el peso que tienen otros factores en la distribución de las especies estudiadas, como pueden ser históricos, y procesos propios de las especies y su naturaleza como competencia, depredación, dispersión, etc.

La presente investigación pretende responder a:

- ¿Cómo el patrón espacial de especies arbóreas del bosque alto andino influye en la acumulación de biomasa aérea?
- ¿Existieron cambios en la acumulación de biomasa aérea para el periodo 2009-2013 y para el periodo 2013-2018?
- ¿Existe una relación entre las variables topográficas con las especies del bosque alto andino?

MARCO TEÓRICO

Bosques alto andinos en Colombia

La cordillera central de Colombia alberga diversos ecosistemas (Abud & Torres, 2016) dentro de los cuales se destacan los bosques andinos, que cubren el 25% del territorio nacional (Rudas et al. 2007), sin embargo se encuentran en amenaza por factores antrópicos como el cambio de uso del suelo (Sarmiento & León, 2015). Dentro de estos bosques andinos se encuentra el ecosistema alto andino, que se diferencia por estar entre los 2.500 y 3.500 m.s.n.m., posee una biotemperatura media que oscila entre los 6 y 12 °C y un promedio anual de lluvias de 500 a 1000 mm (Holdridge, 1966; Sanabria & Puentes, 2017). Este ecosistema congrega el 29% de la flora nacional (Armenteras & Rodríguez, 2007) y se compone de vegetación de tipo bosque (árboles de altura mayor a 10 m), matorral alto y bosque ralo (Rangel, 2000), reuniendo diversidad de plantas, musgos, helechos, líquenes, orquídeas y bromelias (Romero, 2012).

Son hábitats que proveen bienes y servicios ecosistémicos en los que se resaltan la regulación del ciclo hidrológico, ciclaje de nutrientes, aprovisionamiento de leña, acumulación de biomasa, ecoturismo, entre otros tantos (Sanabria & Puentes, 2017). Como ya se mencionó, esta zona de vida ha tenido amenaza constante debido a que allí se concentran las mayores poblaciones humanas, por esto, ha surgido la necesidad de monitorear y proponer soluciones; en coherencia a lo anterior, se han realizado estudios de composición y estructura de la vegetación (Galindo et al., 2003; Rojas et al., 2008; León et al. 2009; Avella & Cárdenas, 2010; Ávila et al., 2010; Franco et al., 2010; Abud & Torres, 2016;), dinámica (Samper & Vallejo, 2007), procesos de restauración y propagación de especies (Castañeda et al., 2007; Cantillo et al., 2008), impacto de actividades humanas (Gómez et al., 2005; Rudas et al., 2007; Guerrero et al., 2010), entre otras temáticas.

Biomasa y carbono en los bosques

Los ecosistemas boscosos contienen más del 80% del carbono global de la superficie (González, 2008), lo que en los últimos años con el Panel Intergubernamental del Cambio Climático-IPCC se han convertido en una herramienta clave para combatir el cambio

climático (CONAF et al., 2017). No obstante, para conocer la captura de carbono de un ecosistema se debe previamente calcular la producción de biomasa, entendida como la cantidad de materia orgánica seca que se encuentra en cierto momento (Pérez & Díaz, 2010) y se encuentra contenida en lo aéreo (hojas, ramas y fuste) y lo subterráneo (raíces); en la necromasa y en el suelo (Yepes et al., 2011).

Así pues, puede calcularse por medio de métodos destructivos o no destructivos, el primero es la técnica más directa y consiste en cosechar todo el material vegetal, secarlo y calcular la biomasa, no obstante, esto resulta costoso y con afectaciones al ambiente. Es por esto que se han desarrollado diferentes ecuaciones alométricas para el cálculo de la biomasa dependiendo de la localización geográfica e incluso para especies vegetales específicas permitiendo que no se tenga que aprovechar el individuo y tomando variables como DAP, altura y densidad de madera. Para Colombia se cuentan con 44 modelos de aplicación para seis zonas de vida según Holdridge (1966): bs-T, bh-T, bmh-T, bh-PM, bh-MB, bh-M y en caso de que no se disponga con un modelo para una zona de vida se deberá utilizar el modelo correspondiente a la zona de vida más afín (Yepes et al., 2011).

Ahora bien, se han realizado estudios referentes a la función del bosque alto andino, en su mayoría sobre la acumulación de biomasa y captura de carbono en los que se pueden mencionar a Velásquez (2013), Sanabria y Puentes (2017), Sánchez y Ramírez (2017) y Pérez y Díaz (2010), los cuales son aportes para inventariar la biomasa en estos ecosistemas con el fin de desarrollar proyectos forestales como la estrategia REDD+ (Yepes et al. 2011).

MacDicken (1997), Fearnside et al. (1999), Clark et al. (2001), Malhi et al. (2004), Chavez et al. (2005), Aragão et al. (2009) citados por Yepes et al. (2011) afirman que en bosques tropicales la biomasa de árboles vivos contiene aproximadamente 50% de carbono, por lo que sugieren usar un factor de 0,5 para transformar la biomasa a carbono.

Biomasa y distribución espacial

Existen estudios donde utilizan principalmente técnicas SIG (sistemas de información geográfica) y tienen como objetivo estimar el almacenamiento de biomasa en ecosistemas a gran escala, entre estos se mencionan a Houghton et al. (2001) quienes evaluaron en la Amazonia brasileña los patrones espaciales de distribución de biomasa aérea y subterránea,

con el fin de realizar estimaciones en grandes masas forestales, teniendo en cuenta variables ambientales y datos de teledetección; también se puede nombrar a Piao et al. (2004) quienes realizaron un modelo estadístico para estimar el almacenamiento de biomasa por pastizales en China. Además, se han realizado estas estimaciones de biomasa utilizando otras técnicas como Brown et al. (1999) quienes con el volumen de madera inventariada en bosques de E.E.U.U. estimaron la biomasa aérea y subterránea. Por otra parte, se ha estudiado la distribución espacial de quema de biomasa (Hao y Lio, 1994) pero esto como una actividad humana con fines agropecuarios.

Como se ve previamente, hay estudios en varios lugares del mundo en cuanto a este tema, sin embargo, en Colombia se ha profundizado, siendo importante generar conocimiento sobre nuestros ecosistemas y su distribución de almacenamiento de biomasa ya que además de ser una medida de mitigación del cambio climático (Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo [PNUD], 2015), proporciona información sobre el crecimiento y permite la modelación del comportamiento de las masas forestales (Brown et al., 1999) dando la oportunidad de un mayor análisis y opciones para los tomadores de decisión.

Distribución espacial de especies

La estructura horizontal en una masa forestal está determinada por la distribución en el espacio de los árboles o patrón espacial (Ledo et al., 2012). El patrón espacial de una población de un bosque está definido por la localización de los individuos que la componen, la que determina en parte cómo interactúan en función de su tamaño, forma, edad, estatus competitivo, acervo genético, entre otros (Camarero & Rozas, 2006), además del tamaño de la unidad muestral o escala de análisis en relación con el tamaño y la escala del patrón (Rodríguez, 2017).

En el planteamiento teórico de Rodríguez (2017), donde el hábitat es uniforme y los individuos son independientes, se presume que los individuos de la población se ajusten a una distribución de Poisson, es decir, aleatoria, ya que todos los sitios tendrían propiedades idénticas, y por ende tienen igual probabilidad de ser ocupados por un individuo de dicha especie. No obstante, Greig-Smith, (1979) y Harms et al., (2001) citados por Rodríguez

(2017) mencionan que la distribución espacial de una población de plantas es raramente aleatoria a través del paisaje, y depende de la escala a la que se maneje.

Según Vallejo y Galeano (2009) los principales mecanismos que se han planteado para explicar la alta riqueza de especies en los bosques tropicales, así como los patrones de distribución de los árboles al interior de una comunidad son:

- a). Procesos denso dependientes asociados a patrones de distribución uniforme (competencia excluyente o alta mortalidad de juveniles).
- b). Estocasticidad demográfica de Hubell (2001), que sustenta que las especies son tróficamente similares, entonces permanecen en un sitio en particular, estas poblaciones y su abundancia están controladas por eventos aleatorios que conllevan a la entrada y salida de individuos de la comunidad.
- c). Dispersión limitada y/o especialización de hábitat, asociada a patrones agrupados o distribución por parches.

Ahora bien, se considera que las masas arboladas pueden responder a alguno de los siguientes tipos de distribución espacial (Condes & Martínez, 1998):

- Aleatoria: los árboles están distribuidos al azar en todo el espacio disponible. No existe ningún tipo de interacción entre los mismos.
- Uniforme: los árboles tienen tendencia a mantener entre sí una distancia más o menos constante. Surge como consecuencia de una repoblación o como respuesta a una fuerte competencia.
- Agrupada: los árboles se agrupan alternadamente con espacios abiertos.

Métodos de análisis de distribución e índices

Existen diferentes formas de clasificar los métodos para determinar la distribución espacial de una zona. Por ejemplo, Ledo et al. (2012) mencionan algunos índices empleados en el campo forestal, clasificados según la unidad de muestreo: unidades de muestreo no necesariamente contiguas, unidades de muestreo contiguas y cuadradas, y unidades de muestreo de diferente forma o tamaño, contiguas o no.

Por otro lado en (Camarero & Rozas, 2006) clasifican algunas técnicas de análisis espacial de acuerdo a la cantidad de variables empleadas: análisis univariable, o multivariable, en este último caso asumiendo que una variable biótica (altura, diámetro, etc.), depende de otras variables (bióticas o abióticas); aquí suelen emplearse funciones de estructura como los correlogramas y semivariogramas, esto con el fin de determinar la auto correlación espacial de una o varias variables distribuidas en el espacio (Camarero & Rozas, 2006). Para análisis de tipo univariable, suelen aplicarse índices más sencillos, que tienen en cuenta otros aspectos, como la cantidad de datos empleados, en (Ledo et al., 2012) refieren que para cuando se tiene información de las medidas de las distancias (árbol - árbol, punto-árbol, etc.), los índices más aplicados corresponden al de Clark y Evans (1954), Holgate (1965), Batchelker (1971), Pielou (1959), Gadow y colaboradores (1998), entre otros. Para cuando se conocen las posiciones de todos los individuos, se emplean técnicas de segundo orden que describen la estructura de la correlación espacial del patrón de puntos, el más destacado es el de Ripley (1977) (Ledo et al., 2012). En varios estudios suelen aplicar distintos índices para corroborar el patrón de distribución y la relación de proximidad y vecindad entre individuos o especies en un área, pues algunos suelen variar dependiendo la escala aplicada. Condes (1997) menciona que en parcelas de superficie inferior a 0,25 ha el índice de Clark y Evans es menos eficiente comparado con otros índices como el de Ripley, (Camarero & Rozas, 2006) recomiendan hacer la selección del índice, teniendo en cuenta las características del patrón a estudiar como: la auto correlación espacial, el grado de isotropía, la estacionariedad y la forma de contrastar estadísticamente la significación del patrón detectado.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El presente trabajo fue realizado en La Reserva Biológica El Encenillo (**Figura 1**), considerada como una Reserva Natural de la Sociedad Civil, se define como un área protegida privada para la conservación de ecosistemas, y en la que se pueden llevar a cabo actividades productivas y demás, de manera sostenible (Decreto 1996, 1999). Ubicada aproximadamente a 40 km de Bogotá, en el sector pueblo viejo de la vereda Trinidad, municipio de Guasca, Cundinamarca, con coordenadas: 4°47'50.8" de latitud norte y 73°54'43.3" de longitud oeste; se puede llegar tomando la vía Bogotá-La Calera-Sopó hacia Guasca y a 200 metros de esta desviación, en la vereda El Salitre, se toma una ruta hacia la vereda La Trinidad, en donde aprox. a 5 kilómetros se encuentra el área protegida.

La Reserva Biológica El Encenillo está entre los 2800 y 3000 m.s.n.m y se caracteriza por presentar una temperatura media anual de 12 °C y una precipitación media de 1.300 mm al año. Cuenta con un área total de 206 ha en donde 137 ha están dedicadas a la conservación, 35 ha al manejo productivo, y 18 ha a la restauración (en aumento) (Fundación Natura, s.f.). Dentro de la zona de conservación se pueden encontrar diferentes coberturas (bosques, rastrojos, vegetación arbustiva, y potreros) en muy buen estado de conservación, y otras fragmentadas dada las actividades que anteriormente se realizaban allí, tales como: entresaca de madera, cacería, agricultura, extracción de caliza, y construcción de vías para el ingreso a las minas. Cabe mencionar que dentro de la cobertura de bosque se encuentra un remanente de bosque alto andino que hace parte del área de amortiguación del Parque Nacional Natural Chingaza y que representa alrededor de 52 ha (Ramírez y Lücking, 2016), allí se ubica la parcela permanente correspondiente a 1 ha, y que es objeto de estudio en este trabajo.

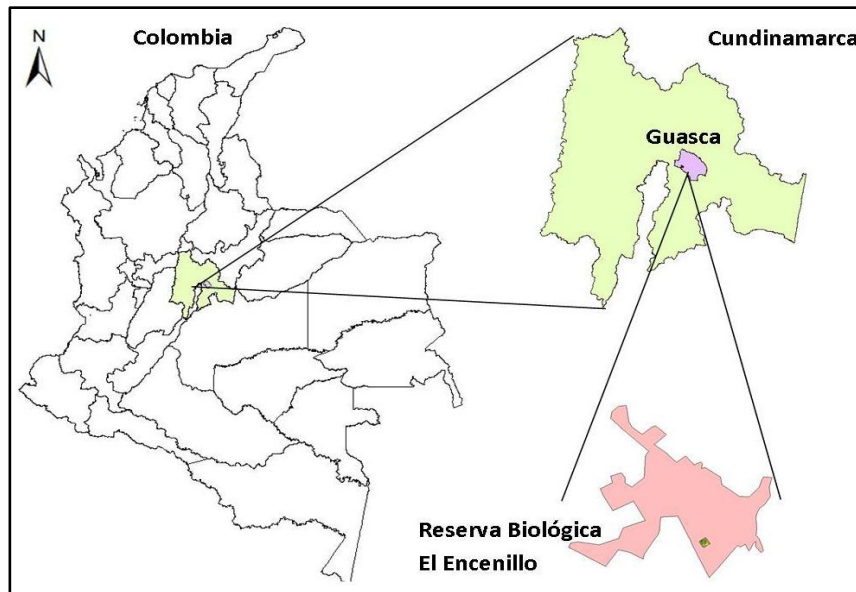


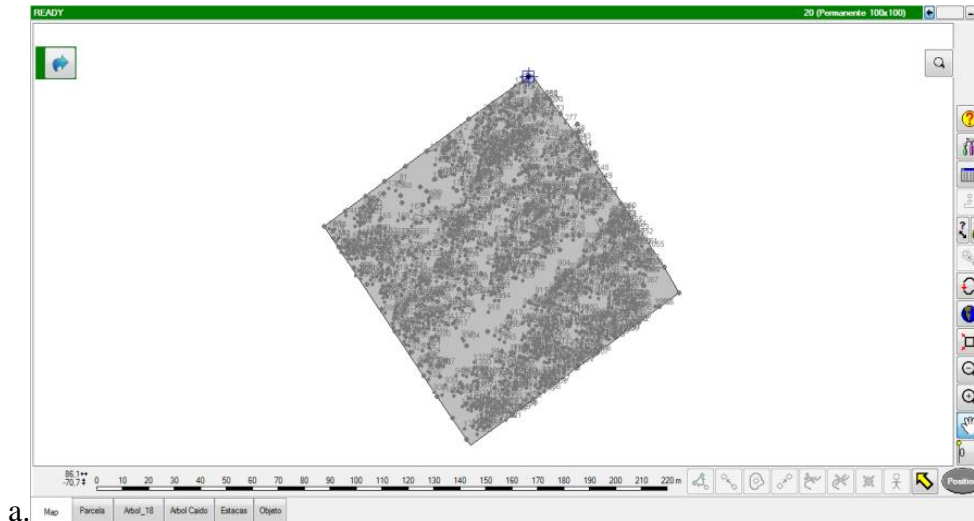
Figura 1. Ubicación de la Reserva Biológica El Encenillo.

Fase preliminar

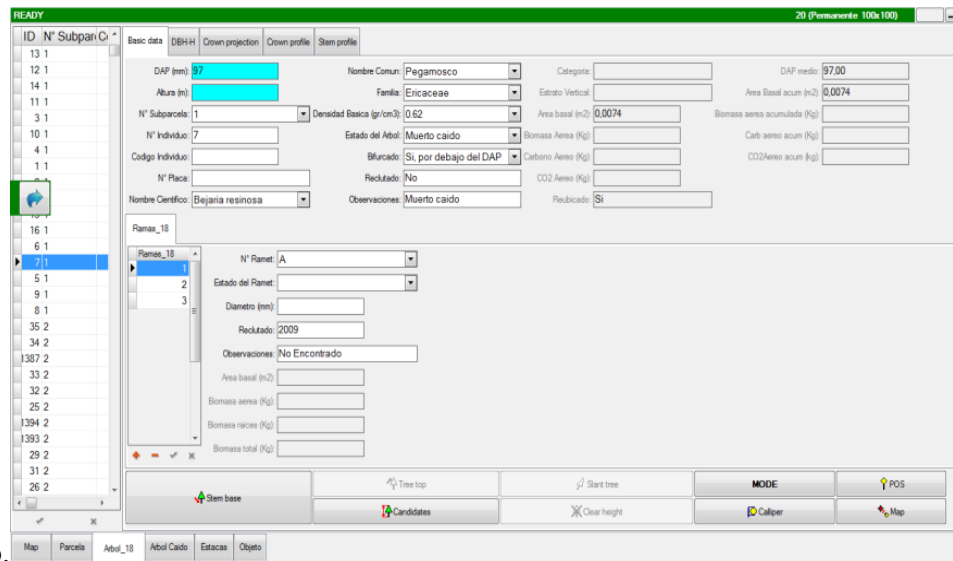
Se realizó una revisión de información, cartografía y literatura para diseñar la base de datos mediante la Tecnología FieldMap-Extensión Project Manager sobre la parcela permanente de 1 ha (100x100m) que fue establecida en 2009 por René López, recensada por Pérez y Díaz (2010) y posteriormente por Vásquez (2013).

Con el software, se pueden manejar bases de datos con atributos especiales dependiendo de las características del proyecto, es así como, en cada proyecto de Field-Map pueden manejarse múltiples capas, y múltiples atributos en cada capa. Los atributos pueden ser de tipo numérico, alfanumérico, memo, lógico, fecha, hora, foto/imagen, video, memo de voz y pueden referirse en listas desplegables. Adicionalmente también se pueden crear muchas parcelas con la forma y tamaño deseado (IFER, 2016).

Entendiendo esto, se creó la base de datos (**Anexo 1**) en la que se incluyen los datos anteriormente obtenidos por Vásquez (2013), así en campo, se tuvo acceso a la información de cada individuo; por ejemplo, podríamos saber de inmediato que especie era el individuo a medir. Gracias a Data-collector, una extensión del Field-Map, se tenía la representación cartográfica y la visualización de las diferentes capas, lo que denota una parte importante de la funcionalidad del Field-Map (**Figura 2**).



a.



b.

Figura 2. a) Imagen de la parcela permanente de 1 ha con los diferentes objetos georreferenciados, b) Base de datos diligenciada en 2018 en FieldMap- Extensión Data-collector.

Fase de campo

La parcela permanente de 1 ha (100x100 m) posee subparcelas de 20x20 m que a su vez fueron divididas en subparcelas de 10x10 m; las esquinas de las primeras señalizadas con tubos de PVC naranja, y las segundas con tubos de PVC blancos. Esto permitió la medición de los individuos de manera más fácil.

La identificación de los individuos se hizo con placas de aluminio y marcadores de golpe, refiriendo únicamente el número del árbol de forma consecutiva para toda la parcela, y se pintaron los individuos a 1.3 m de altura con $DAP > 10$ cm con el fin de realizar las mediciones posteriores en el mismo lugar (**Figura 3**).

Con respecto a la parcela se han realizado dos mediciones: en el año 2009 cuando se estableció, y en el 2013 para el estudio de la dinámica del bosque por Vásquez (2013). Para la actual medición se contó con un equipo de 6 personas en total, quienes realizaron labores de limpieza en el área, limpieza de los individuos (retirar musgo y líquenes en la zona demarcada a 1.3m), medición (diámetros, y alturas), pintura, reclutamiento (teniendo en cuenta el número del último individuo marcado en la medición anterior), identificación de individuos muertos, posicionamiento de árboles, y reemplazo de placas (oxidadas, quebradas o que asfixiaban a los individuos) y tubos (suelos, o que no se encontraron en la parcela) (**Figura 3**). A continuación, se detallan los procedimientos para la toma de datos:

- DAP: se tomaron con cinta diamétrica en milímetros teniendo en cuenta la marcación anterior que tenían los individuos con pintura.
- Alturas: datos que fueron registrados con el VERTEX (con sensibilidad de 10 cm) cuando las condiciones del terreno y de visibilidad lo permitían, pues se tenía que mantener una distancia de al menos 20 m para no subestimar ni sobrestimar las alturas de los individuos; si no era posible, se empleaba el método de estimación visual, el cual podría resultar un poco sesgado con respecto al equipo.
- Registro de individuos nuevos - mortalidad. Al registrar estos datos se determinaron también DAP y altura; y para individuos muertos, en la base de datos se estableció si se encontraban muertos en pie o muertos caídos, para esta última opción se determinaban dos diámetros con el fin de realizar el posicionamiento de dichos individuos en el equipo.
- Posicionamiento o mapeo de árboles. Para esto se utilizó el equipo STORK (Hardware) y la tecnología FIELD-MAP (Software). Cabe mencionar que esto último, no se había realizado en mediciones anteriores, lo que nos permite aportar información nueva, y ampliar los estudios con respecto a la parcela evaluada, y a los bosques alto andinos en general.



Figura 3. Actividades de medición y mantenimiento de la parcela.

Equipos

La tecnología empleada para la captura de información en campo se denomina Field-Map, la cual combina dos partes, software SIG en tiempo real con equipos electrónicos (hardware) para digitalización cartográfica y mediciones dendrométricas (IFER, 2012). Sirve para colección de datos de campo con énfasis en bosques y plantaciones principalmente.

Field-Map maneja diferentes equipos electrónicos que se integran para formar una solución integral que puede ser fácilmente transportado en campo. En este caso se empleó el equipo STORK (**Figura 4**), el cual consta de: un ordenador portátil de campo que ejecuta el software de Field-Map; Tru-pulse que integra un láser rangefinder, inclinómetro y brújula electrónica, tiene precisión en distancia de +/-30cm, en inclinación de +/- 0,25° y en azimut de +/- 1°; monopodo; armazón del computador; cables (conexión); y adicionalmente varas y reflectivos (poll) que permiten posicionar con el láser, a una distancia de hasta 200m (IFER, 2016).



Figura 4. a). Bastón empleado para posicionamiento, b). Equipo integrado (STORK), c). Ordenador de campo ejecutando Field-Map.

Fase de procesamiento y análisis de datos

Selección de especies

Teniendo en cuenta que la mayoría de las especies poseen densidades muy reducidas, y sólo es posible analizar el patrón espacial para aquellas con densidad elevada a la escala de parcelas de una hectárea o de menor tamaño (Clark, 2002), según Sterner et al. (1986) citado por Vallejo y Galeano (2009) para escoger las especies, estas deberían considerar un $N > 50$ individuos, 2 ind/ha. Por su parte, Rodríguez (2017) en su estudio, escoge especies con $N > 20$ individuos, 3 ind/ha, aunque menciona, que en otros estudios el N recomendado está entre 30-50 ind/especie. Por otro lado, Salinas (2002) sigue el criterio de tamaño mínimo de muestra para análisis de patrones espaciales, establecido por Okuda et al. (1997), el cual dicta 10 ind/ha. Para efectos del presente estudio se determinó como mínimo 17 individuos por especie, ya que únicamente, tenemos en representación una parcela de una hectárea.

Se realizaron los cálculos de abundancia, frecuencia, y dominancia de las especies encontradas en la parcela con el fin de determinar el Índice de Valor de Importancia (IVI), y de esa manera confirmar que aquellas especies de mayor importancia ecológica, que se definen como aquellas que modelan de alguna forma los bosques que habitan, son las más abundantes.

$$IVI = Abundancia\% + Frecuencia\% + Dominancia\% \text{ Ecuación 1.}$$

Mortalidad y Reclutamiento

Para esto se tomaron los datos de Vásquez (2013) para la parcela de 1 ha muestreada, con estos se calcularon las tasas de mortalidad y reclutamiento, de acuerdo a la metodología empleada por Carvajal & Calvo (2013); esto se realizó para los dos periodos 2009-2013 y 2013-2018.

$$T_m \% = \frac{\ln(N_{ini}) - \ln(N_{ini} - N_m)}{T} * 100 \text{ Ecuación 2.}$$

$$T_r \% = \frac{\ln(N_{ini} - N_m + N_r) - \ln(N_{ini} - N_r)}{T} * 100 \text{ Ecuación 3.}$$

Donde T_m es la tasa de mortalidad porcentual, T_r es la tasa de reclutamiento expresada en porcentaje, N_{ini} es el número de individuos presentes en el primer muestreo, N_m es el número de individuos muertos encontrados en el segundo monitoreo, N_r es el número de individuos reclutados para el segundo muestreo y T es el periodo de tiempo transcurrido entre los dos monitoreos.

Distribución espacial

Dado que, para determinar si los datos siguen o no aleatoriedad completa espacial, se puede hacer de dos formas, las dos se aplicarán en el presente trabajo para corroborar la información; la primera se basa en cuadrantes o recuentos de observaciones, y ya que este test es menos preciso que los basados en las propias observaciones (Cabrero & García, 2015), se complementan los análisis con los test mediante distancias, y la K función. A continuación, estas funciones se describen con más detalle.

- Test por cuadrantes

Consiste en dividir un área (A) en m subregiones o cuadrados de igual área (elegidos de manera arbitraria), y utilizar el contador de número de eventos en cada cuadrado para el test de CSR. El estadístico empleado para contrastar CSR, es el criterio χ^2 de Pearson, en el cual:

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^m (n_i - \bar{n})^2 / \bar{n} \text{ Ecuación 4.}$$

Donde m es el número de regiones y $\bar{n} = \sum_{i=1}^m n_i / m$ es el número esperado de eventos por región si la intensidad es homogénea. Un requisito importante de la prueba que se tiene en cuenta, es que los recuentos esperados en cada cuadrante $\bar{n} > 5$.

La hipótesis nula de CSR puede ser rechazada, ya sea por una distribución no uniforme de eventos en A, intensidad no constante, o por la existencia de relaciones de dependencia entre eventos. Suele ser que, valores de χ^2 suficientemente grandes o pequeños, indican respectivamente, distribuciones agregadas o regulares.

- *Función K de Ripley*

Esta función tiene en cuenta el patrón de puntos, basándose en la distribución de distancias entre todos los pares de árboles. De acuerdo a Ledo et al. (2012) se trata de una función acumulativa que, a diferencia de las no acumulativas, presenta mejores propiedades estadísticas. La $K(t)$ de Ripley, permite determinar la distribución espacial de los individuos de cada una de las especies, si el patrón es agrupado, aleatorio o uniforme. La función es:

$$K(t) = A \sum_i^n \sum_j^j W_j I_t(i, j) / n^2 \quad \text{Ecuación 5.}$$

En donde A corresponde al área de la parcela en m^2 ; W es un factor de peso usado para reducir el problema del efecto de borde; I es un contador que toma el valor de 1 cuando la distancia entre i y j es menor t y 0 en el caso contrario, y n corresponde a la densidad de individuos en A (puntos).

En la mayoría de los casos se propone utilizar la raíz cuadrada de la función $K(t)$, debido a que, en el caso de una distribución de Poisson, es una función lineal por lo que facilita la comparación entre distintas distribuciones (del Río, Montes, Cañellas, & Montero, 2003). La transformación de $K(t)$ se presenta como $L(t)$:

$$L(t) = \sqrt{K(t)/\pi} \quad \text{Ecuación 6.}$$

Donde una desviación positiva de $L(t)$ indica un patrón agrupado de los puntos, mientras que una desviación negativa indica un patrón regular. La interpretación suele realizarse representando $L(t)-t$ frente a la distancia t , lo cual ajusta la hipótesis nula al valor cero (Besag, 1977) citado por Rozas y Camarero (2005).

Rozas y Camarero (2005) refieren que la función K (t) de Ripley muestra superioridad frente a otros métodos de análisis como: el vecino más próximo y SADIE, especialmente refiriéndose al análisis de univariantes en parcelas regulares, en donde la función K (t) de Ripley permite diferenciar el tamaño de los agregados y las distancias de inhibición. Por otro lado Ledo et al. (2012) recomienda el cálculo de la función K (t) para investigaciones exhaustivas en bosques tropicales, y en el estudio del patrón a diferentes escalas. Por lo anterior y dado que es una de las metodologías más empleadas para caracterizar el patrón espacial en masas tropicales es escogida esta función.

- Funciones basadas en la distribución de distancias entre puntos

A pesar de que la función K de Ripley es un recurso muy útil para analizar un proceso puntual espacial, de acuerdo a Fuentes (2009) y De la Cruz (2006) es recomendable el empleo simultáneo de varias de estas funciones debido a sus propiedades complementarias, que nos sirven para contrastar una hipótesis básica o para estudiar la bondad de ajuste de un determinado modelo paramétrico.

Para este caso, se emplearon las funciones de distribución de las mínimas distancias evento-evento y evento-punto, G(r) y F (r) respectivamente.

- ✓ La función G, es la función de distribución del vecino más próximo de un proceso puntual espacial, se trata de una función acumulativa de la distancia desde un punto aleatorio X al otro punto más cercano de X. definida como:

$$G(r) = -1 \exp\{-\lambda \pi r^2\} \text{ Ecuación 7.}$$

Donde λ es la intensidad (el número medio de eventos por unidad de área)

Los resultados registrados son entonces relacionados con distribuciones teóricas (de referencia), en este caso un modelo de Poisson homogéneo suponiendo aleatoriedad de la distribución de puntos. El patrón es agrupado, si los datos observados, se encuentran por encima de la distribución teórica de Poisson; mientras que, si hay regularidad, la función será menor, o estará por debajo.

- ✓ La función F, también llamada función de espacio vacío, se basa en las medidas de distribución de todas las distancias entre puntos arbitrarios seleccionados (pero no la ubicación de árboles) en el plano, a su vecino más cercano, y está estrechamente relacionado con la función G. Asumiendo CSR está definida como:

$$F(r) = -1\exp\{-\lambda\pi r^2\} \text{ Ecuación 8.}$$

Se lee de manera contraria a la función G, y es que, si la función empírica se encuentra por debajo o es menor que la función teórica, esto indica agrupación, mientras que, si es mayor, estaría indicando que los puntos se distribuyen regularmente en el espacio.

Los estadísticos mencionados anteriormente para determinar la distribución espacial de las especies, fueron determinados en el software estadístico R de Gentleman & Ihaka (1993), versión 3.6.0, mediante el paquete spatstat, versión 1.60-0, empleando principalmente las funciones: quadrat.test, Kest, Lest, Gest, Fest para el análisis por cuadrantes, función K de Ripley, función G, y función F, respectivamente. Adicionalmente se aplicó el test de Monte Carlo a dichas funciones con 99 simulaciones mediante la función envelope. Para todos los casos, es implementada la corrección del efecto borde, según la mejor corrección determinada por R.

Diversidad

-Índice de Simpson

Es un índice de diversidad alfa, utilizado para calcular la probabilidad de que dos individuos de una misma comunidad, seleccionados al azar pertenezcan a la misma especie (Sanabria y Puentes, 2017). Este índice le da mayor importancia a las especies dominantes, tomando valores entre '0' (baja diversidad) hasta un máximo de (1 - 1/S); así pues, al ser su valor inverso a la equidad, la diversidad puede calcularse con la (**Ecuación 9**) que refleja la dominancia, siendo 1 cuando en la comunidad hay una sola especie (Moreno, 2001).

$$D = \sum_{i=1}^S P_i^2 \text{ Ecuación 9.}$$

$$\lambda = 1 - D \text{ Ecuación 10.}$$

Donde D es la dominancia de Simpson, P_i = Abundancia proporcional de la especie i y λ es la diversidad de Simpson.

-Índice de Shannon-Wiener

Es otro índice de diversidad alfa, mide el grado promedio de incertidumbre en predecir a qué especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una comunidad (Moreno, 2001), tomando valores de cero cuando hay una sola especie y el Ln de S cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos.

$$H' = - \sum_{i=1}^s P_i * \ln(P_i) \text{ Ecuación 11.}$$

Donde H' es el índice de Shannon-Wiener, S el número de especies (riqueza de especies) y P_i = proporción de individuos de la especie i respecto al total de individuos.

-Índice de mezcla de especies

Este índice de segregación espacial determina que tan mezcladas se encuentran las especies en un área, permitiéndonos inferir la existencia de competencia inter-intraespecífica, este índice constituye un elemento importante para el estudio de las perturbaciones a las que se encuentren sometidos los ecosistemas (González-Tagle, Schwendemann, Jiménez y Schulz, 2008; Pommerening, 2008; Ávila et al., 2012; Gadow et al., 2012 citados por Rubio et al. 2017).

Füldner (1995) definió el valor del índice del árbol de referencia i como la proporción de vecinos que pertenecen a especies diferentes a dicho árbol de referencia:

$$M_i = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n V_j \text{ Ecuación 12.}$$

Siendo $0 \leq M_i \leq 1$ y V_j es igual a 0 si el árbol j es de la misma especie que el árbol de referencia i y 1 en caso contrario. De este modo, si se analizan los n vecinos más próximos el grado de mezcla puede tomar $n+1$ valores discretos. Por lo tanto, este índice varía de 0 a 1; cuanto más próximo a 1 más mezcladas se encuentran las especies y cuanto más próximo a 0 más se agrupan las especies (Gadow et al., 2007). Para esto se utilizaron los puntos georreferenciados de los individuos vivos de las 4 primeras especies del IVI, con estos se

utilizó la herramienta “Generate near table” del software ArcMap 10.5 con un radio de búsqueda de 4 m y posteriormente se aplicó la **Ecuación 12**, cabe resaltar que solo se tomó un máximo de 4 vecinos más cercanos.

Índice de diferenciación dimensional

La diferenciación permite describir la heterogeneidad dentro de la estructura del ecosistema, teniendo como base las relaciones dasométricas de las especies cercanas, es decir teniendo en cuenta variables como diámetro, altura, copa, etc. (del Río, Montes, Cañellas, & Montero, 2003). El índice de diferenciación de Gadow (1993), utiliza la posición relativa de los árboles en el área, basándose en la relación entre el árbol más grueso y más delgado.

$$Ti = 1 - \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \frac{\min(di,dj)}{\max(di,dj)} \text{ Ecuación 13.}$$

Donde T_i es el grado de diferenciación en diámetros considerando los n árboles más cercanos al árbol de referencia i , $0 \leq T_i \leq 1$; d_i es el diámetro normal del árbol de referencia y d_j es el diámetro normal del árbol j ($j = 1...n$). Este índice varía entre 0 y 1, siendo mayor la diferenciación cuando se aproxima a 1 (Gadow et al., 2007). Para esto se utilizaron los puntos georreferenciados de los individuos vivos de las 4 primeras especies del IVI, con estos se utilizó la herramienta “Generate near table” del software ArcMap 10.5 con un radio de búsqueda de 4 m y posteriormente se aplicó la **Ecuación 13**.

Índice de dominancia dimensional

También conocido como medida de entorno, permite conocer la dominancia relativa respecto a una variable de una especie en su entorno directo. Se define como la proporción de los n vecinos más próximos al árbol de referencia que son de menor dimensión que él (Ecuación x) (Gadow et al., 2007):

$$U_i = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n V_j \text{ Ecuación 14.}$$

Siendo $0 \leq U_i \leq 1$ y V_j es igual a 1 si el árbol j es menor que el árbol de referencia i y 0 en caso contrario. Para el cálculo de este índice se puede emplear como dimensión el diámetro, altura o cualquier otra variable de interés (Gadow et al., 2007). Para esto se utilizaron los puntos georreferenciados de los individuos vivos de las primeras especies del IVI, con estos

se utilizó la herramienta “Generate near table” del software ArcMap 10.5 con un radio de búsqueda de 4 m y posteriormente se aplicó la **Ecuación 14**, cabe resaltar que solo se tomó un máximo de 4 vecinos más cercanos.

Incremento biomasa aérea

Se emplearon las ecuaciones multiplicativas de Pérez & Díaz (2010), donde se tienen fórmulas para la zona del Encenillo de las 10 especies del IVI: *Weinmannia tomentosa*, *Drimys granadensis*, *Bejaria resinosa*, *Cavendishia bracteata*, *Diplostegium rosmarinifolium*, *Myrsine dependens*, *Macleania rupestris*, *Vallea stipularis*, *Clethra fimbriata* y *Hesperomeles goudotiana*. Para las especies restantes que no contaban con fórmula específica se les aplicó la ecuación general planteada igualmente por Pérez & Díaz (2010) (**Tabla 1**).

Tabla 1.

Modelos multiplicativos para el cálculo de biomasa por especie (Pérez & Díaz, 2010)

Especie	Modelo multiplicativo
<i>W. tomentosa</i>	$B = 0,168 * (DAP^{2,184})$
<i>B. resinosa</i>	$B = 0,058 * (DAP^{2,664})$
<i>C. cordifolia</i>	$B = 0,018 * (DAP^{3,999})$
<i>M. dependens</i>	$B = 0,613 * (DAP^{1,856})$
<i>V. stipularis</i>	$B = 0,318 * (DAP^{2,014})$
<i>D. rosmarinifolium</i>	$B = 0,552 * (DAP^{1,671})$
<i>D. granadensis</i>	$B = 0,010 * (DAP^{3,200})$
<i>H. goudotiana</i>	$B = 0,008 * (DAP^{3,3442})$
<i>C. fimbriata</i>	$B = 0,120 * (DAP^{2,112})$
<i>M. rupestris</i>	$B = 0,169 * (DAP^{2,314})$
Todas las especies	$B = 0,190 * (DAP^{2,203})$

Para determinar la diferencia en biomasa entre los dos periodos nos referimos a la metodología de Vásquez (2013) quien aplicó la fórmula IB, considerada como el incremento periódico anual, propuesta por Barroterán y García (1986).

$$IB = \frac{(B_{fin} - B_{ini})}{T_{(1-0)}} \text{ Ecuación 15.}$$

Donde, IB es incremento en biomasa, B_{fin} es la biomasa final calculada (t·ha-1año-1), B_{ini} es la biomasa inicial calculada (t·ha-1año-1), y $T_{(t-0)}$ es el periodo de tiempo (años). Adicionalmente, se determinó el total de carbono almacenado, y dióxido de carbono equivalente, de acuerdo al protocolo para la estimación de biomasa-carbono en Colombia, propuesta por el IDEAM (2011). Con el fin de mostrar los resultados, se emplearon los programas Excel, y ArcMap en su versión 10.5. La función empleada para la graficación de los incrementos de biomasa, correspondió al parámetro de interpolación IDW.

Análisis de componentes principales

Esta técnica consiste en buscar combinaciones lineales de las variables originales que representen lo mejor posible la variabilidad presente en los datos (Sánchez, 2009), es decir, explica la mayor parte de la variación existente en los datos. Para esto se seleccionaron los individuos vivos de las 4 primeras especies del IVI, a cada una se tomó el dato de incremento de biomasa entre 2009-2013 y 2013-2018, tasa de mortalidad y reclutamiento, altitud, M_i , U_i , T_i , y pendiente, para esta última se realizó el mapa de pendientes complejas con las líneas de altitud generadas por FieldMap cada metro, y realizando el DEM (Modelo digital de elevación) en el software ArcMap 10.5, obteniendo 7 clases de pendiente que varían entre el 10% y el 45%. Este análisis se realizó con el software estadístico R, versión 3.6.0, utilizando el paquete FactoMineR.

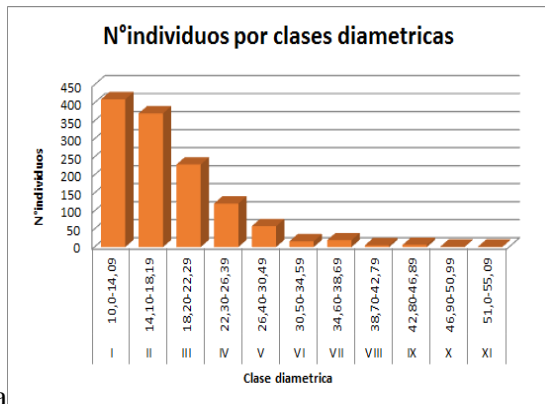
RESULTADOS

En la parcela permanente de 1 ha se registró un total de 1412 individuos, es decir, que desde la última medición realizada por Vásquez en 2013 hubo un reclutamiento de 27 individuos. No obstante, 10 individuos no fueron encontrados, 106 estaban muertos en pie y 59 estaban muertos caídos, por tanto, para efectos de las clases diamétricas se evaluaron 1237 individuos. Además, se identificaron 11 clases diamétricas con amplitud de 4,09 cm (**Tabla 2, Figura 5**), donde se clasificaron los 1237 individuos; la clase diamétrica con mayor número de individuos fue la I, donde se clasificaron 410 individuos, seguido de la clase II, con 371 individuos y las clases con menor número de individuos fueron la X y XI con 1 individuo en cada una. Se obtuvo un área basal total de $33,542 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$, un volumen total de $187,749 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ y un valor de biomasa aérea de $152,853 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$, los cuales se encuentran concentrados entre las clases diamétricas I a V (**Tabla 2, Figura 5**). Cabe mencionar que, para la realización de las clases diamétricas, se tuvo en cuenta el DAP del ramet principal; luego el conteo de área basal, volumen, y biomasa aérea se realizó considerando los demás ramets que componen el individuo.

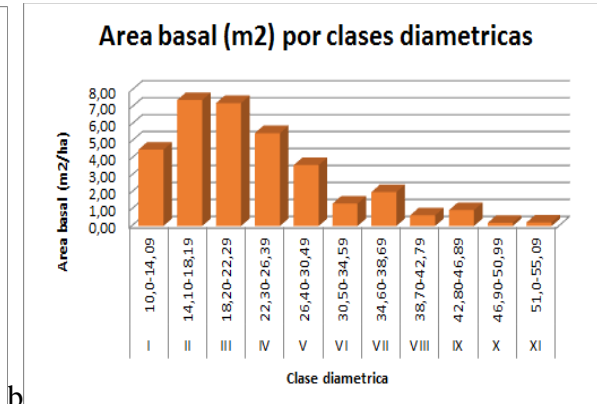
Tabla 2.

Número de individuos, área basal, volumen y biomasa por ha y por clases diamétricas

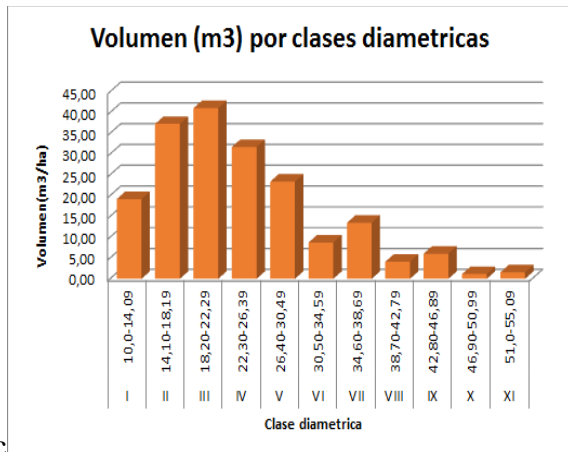
Clase diamétrica	Rango	Hc	N° indiv/ha	Área basal (m ² /ha)	Volumen (m ³ /ha)	Biomasa (t/ha)
I	10,0-14,09	12,05	410	4,498	19,185	19,166
II	14,10-18,19	16,15	371	7,429	37,269	32,542
III	18,20-22,29	20,25	229	7,247	41,054	32,748
IV	22,30-26,39	24,35	121	5,475	31,710	24,919
V	26,40-30,49	28,45	58	3,591	23,387	16,527
VI	30,50-34,59	32,55	16	1,321	8,745	7,636
VII	34,60-38,69	36,65	19	2,000	13,497	10,565
VIII	38,70-42,79	40,75	5	0,634	4,106	2,906
IX	42,80-46,89	44,85	6	0,940	6,060	4,048
X	46,90-50,99	48,95	1	0,192	1,155	0,844
XI	51,0-55,09	53,05	1	0,215	1,581	0,952
TOTAL			1237	33,542	187,749	152,853



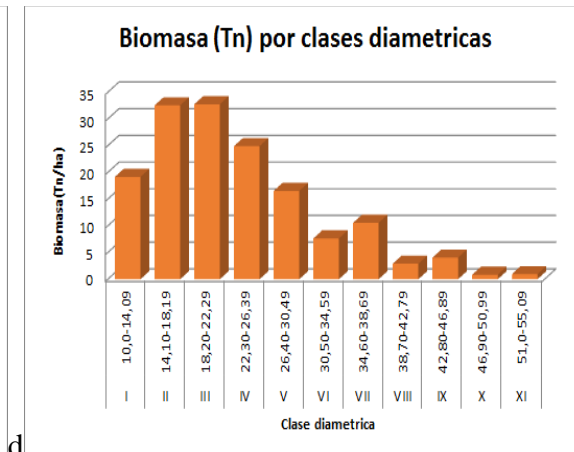
a



b



c



d

Figura 5. a). Número de individuos por categoría diamétrica, **b).** Área basal por categoría diamétrica, **c).** Volumen por categoría diamétrica, **d).** Biomasa por categoría diamétrica.

Índice de Valor de Importancia (IVI)

Para la parcela se obtuvieron 1412 individuos que reúnen 20 especies y 16 familias, la especie con mayor IVI fue *Weinmannia tomentosa* (60,29%), seguida de las especies *Bejaria resinosa* (6,80%), *Drimys granadensis* (6,56%) y *Cavendishia bracteata* (3,15%) (**Figura 6, Tabla 3**), las especies restantes tuvieron un IVI menor al 3% siendo *Oreopanax incisus* y *Alnus acuminata* las de menor valor (0,42% y 0,43% respectivamente). Las especies más abundantes son *Weinmannia tomentosa* y *Bejaria resinosa* con 999 y 66 individuos respectivamente, las especies con mayor área basal y por tanto más dominantes son *Weinmannia tomentosa* (87,44%) y *Drimys granadensis* (3,40%), es de resaltar la importancia ecológica del Encenillo (*Weinmannia tomentosa*) en los bosques alto andinos como especie reguladora y dinamizadora (Sanabria y Puentes, 2017).

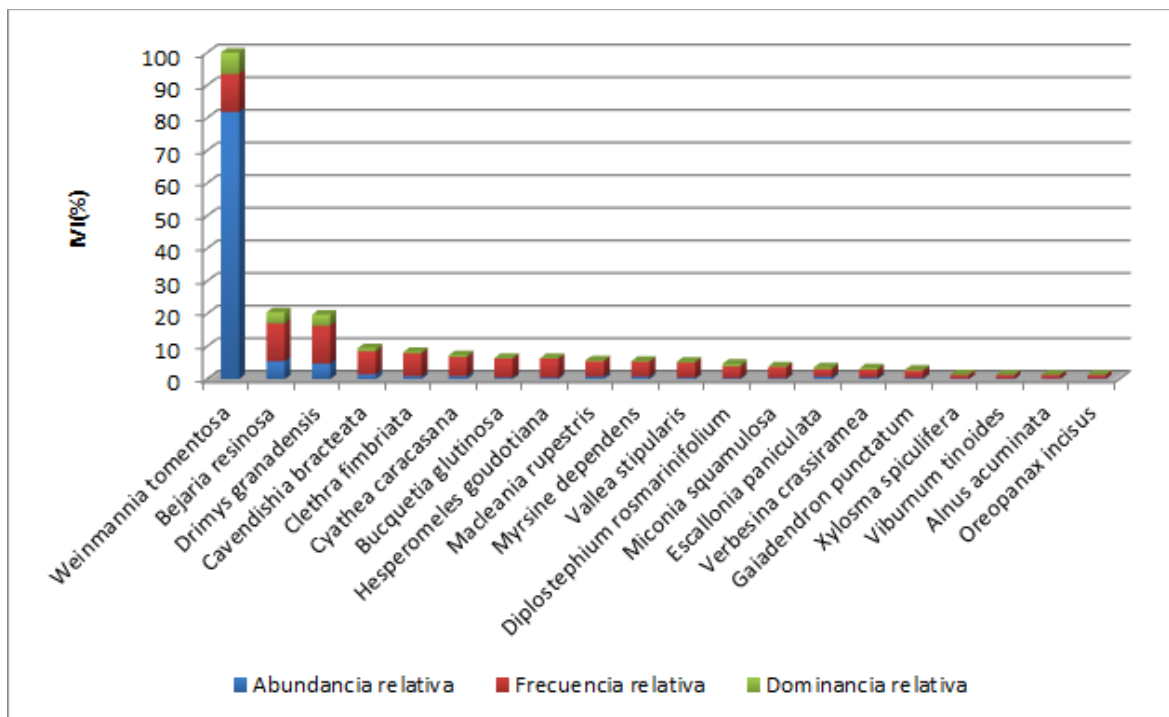


Figura 6. IVI relativo (%) para para las especies presentes en la ha de la parcela.

Tabla 3.

IVI para las especies presentes en la ha de la parcela.

Especie	Abundancia absoluta	Abundancia relativa	Frecuencia absoluta	Frecuencia relativa	Dominancia absoluta	Dominancia relativa	IVI (300%)	IVI (100%)
<i>Weinmannia tomentosa</i>	999	81,818	10	11,628	53,926	87,442	180,888	60,296
<i>Bejaria resinosa</i>	66	5,405	10	11,628	2,084	3,380	20,413	6,804
<i>Drimys granadensis</i>	57	4,668	10	11,628	2,098	3,401	19,698	6,566
<i>Cavendishia bracteata</i>	17	1,392	6	6,977	0,673	1,091	9,460	3,153
<i>Clethra fimbriata</i>	10	0,819	6	6,977	0,265	0,430	8,226	2,742
<i>Cyathea caracasana</i>	11	0,901	5	5,814	0,358	0,581	7,296	2,432
<i>Bucquetia glutinosa</i>	5	0,410	5	5,814	0,131	0,212	6,435	2,145
<i>Hesperomeles goudotiana</i>	5	0,410	5	5,814	0,126	0,204	6,428	2,143
<i>Macleania rupestris</i>	9	0,737	4	4,651	0,209	0,339	5,727	1,909
<i>Myrsine dependens</i>	8	0,655	4	4,651	0,105	0,170	5,477	1,826
<i>Vallea stipularis</i>	5	0,410	4	4,651	0,164	0,265	5,326	1,775
<i>Diplostegium rosmarinifolium</i>	4	0,328	3	3,488	0,506	0,821	4,637	1,546
<i>Miconia squamulosa</i>	3	0,246	3	3,488	0,053	0,086	3,820	1,273
<i>Escallonia paniculata</i>	8	0,655	2	2,326	0,374	0,606	3,587	1,196
<i>Verbesina crassiramea</i>	6	0,491	2	2,326	0,266	0,431	3,248	1,083
<i>Gaiadendron punctatum</i>	3	0,246	2	2,326	0,160	0,259	2,830	0,943
<i>Xylosma spiculifera</i>	1	0,082	1	1,163	0,058	0,094	1,338	0,446
<i>Viburnum tinoides</i>	1	0,082	1	1,163	0,046	0,074	1,319	0,440
<i>Alnus acuminata</i>	1	0,082	1	1,163	0,036	0,058	1,302	0,434
<i>Oreopanax incisus</i>	1	0,082	1	1,163	0,016	0,025	1,270	0,423
Total	1237	100	86	100	61,671	100	300	100

Mortalidad y Reclutamiento

En la **Tabla 4**, se puede observar que para el periodo 2009-2013 se mantuvo constante el número de familias, géneros y especies según lo reportado por Vásquez (2013). Por otro lado, el número de individuos vivos, muertos y reclutados, aumentó; determinando así, una tasa de reclutamiento de 0,36% y mortalidad de 0,82% debido a que hubo 44 individuos muertos. Por otra parte, para el periodo 2013-2018 hubo una tasa de mortalidad mucho mayor (2,26%) comparada con la tasa de reclutamiento (0,43%), esto se ve reflejado en la disminución del número de familias, géneros y especies.

Tabla 4.

Tasa de mortalidad (T_m) y reclutamiento (T_r) (%) para los periodos 2009-2013 y 2013-2018 en la RBE, N_{ini} es el número de individuos presentes, N_m es el número de individuos muertos, N_r es el número de individuos reclutados, y T es el periodo de tiempo transcurrido entre los dos monitoreos.

Parámetros	2009	2013	2018
Familias	17	17	16
Géneros	25	25	20
Especies	27	27	20
N_{ini}	1366	1385	1412
N_m	7	44	175
N_r	-	19	27
T	-	4	5
Tm%		0,82	2,26
Tr%		0,36	0,43

En la **Tabla 5**, se realiza el análisis de dinámica para las diez especies con mayor IVI, encontrando que el mayor número de individuos muertos pertenecen a la especie *Weinmannia tomentosa* (83), pero presenta tasas de reclutamiento y mortalidad bajas; la especie *Cyathea caracasana* no perdió individuos para el último periodo de monitoreo (2018); mientras que las especies *Cavendishia bracteata*, *Clethra fimbriata*, *Bucquetia glutinosa*, *Hesperomeles goudotiana*, *Myrsine dependens* y *Macleania rupestris* no tuvieron reclutamientos.

Weinmannia tomentosa, *Bejaria resinosa*, *Cavendishia bracteata*, *Clethra fimbriata*, *Bucquetia glutinosa*, *Hesperomeles goudotiana*, *Myrsine dependens* y *Macleania rupestris* presentan tasas de mortalidad superiores a las tasas de reclutamiento, siendo *Macleania rupestris* y *Myrsine dependens* las especies con mayor tasa de mortalidad (13,86 y 9,71 respectivamente), por otra parte *Cyathea caracasana* y *Drimys granadensis* tienen una tasa de reclutamiento mayor que la tasa de mortalidad.

Tabla 5.

Dinámica para las diez especies con mayor IVI en la RBE para un periodo de 5 años, donde Tm es la tasa de mortalidad y Tr la tasa de reclutamiento, N_{ini} es el número de individuos vivos presentes en 2018, N_m es el número de individuos muertos, N_r es el número de individuos reclutados.

Especie	N_{ini}(2018)	N_m	N_r	Tm%	Tr%
<i>Weinmannia tomentosa</i>	999	83	3	1,45	0,06

<i>Bejaria resinosa</i>	66	17	1	4,34	0,3
<i>Drimys granadensis</i>	57	8	7	0,69	2,32
<i>Cavendishia bracteata</i>	17	11	0	9,98	0
<i>Clethra fimbriata</i>	10	2	0	3,65	0
<i>Cyathea caracasana</i>	11	0	2	-4,01	3,34
<i>Bucquetia glutinosa</i>	5	1	0	3,65	0
<i>Hesperomeles goudotiana</i>	5	2	0	6,73	0
<i>Macleania rupestris</i>	9	9	0	13,86	0
<i>Myrsine dependens</i>	8	5	0	9,71	0

Distribución espacial:

Test por cuadrantes

Se realizó la prueba de chi-cuadrado de aleatoriedad espacial completa (CSR), para cada una de las especies, basado en el recuento de cuadrantes, arrojando los siguientes resultados:

Tabla 6.

Chi -cuadrado de bondad de ajuste, resultado del test por cuadrantes.

Especie	chi-cuadrado	p-valor
<i>Weinmannia tomentosa</i>	57.39	8.403e-11
<i>Bejaria resinosa</i>	38.34	6.441e-07
<i>Cavendishia bracteata</i>	9.12	0.055
<i>Drimys granadensis</i>	5.10	0.806

De acuerdo a lo anterior, se comprobó para las especies *Cavendishia bracteata*, y *Drimys granadensis* la hipótesis nula de que el patrón de datos es una realización de Aleatoriedad espacial completa, teniendo en cuenta que el p-valor es mayor que el nivel de significancia con que se realizó dicha prueba (5%). Por otro lado, se comprueba que las especies *Weinmannia tomentosa* y *Bejaria resinosa*, corresponden a procesos inhomogeneos.

Test por distancias, y la K-función

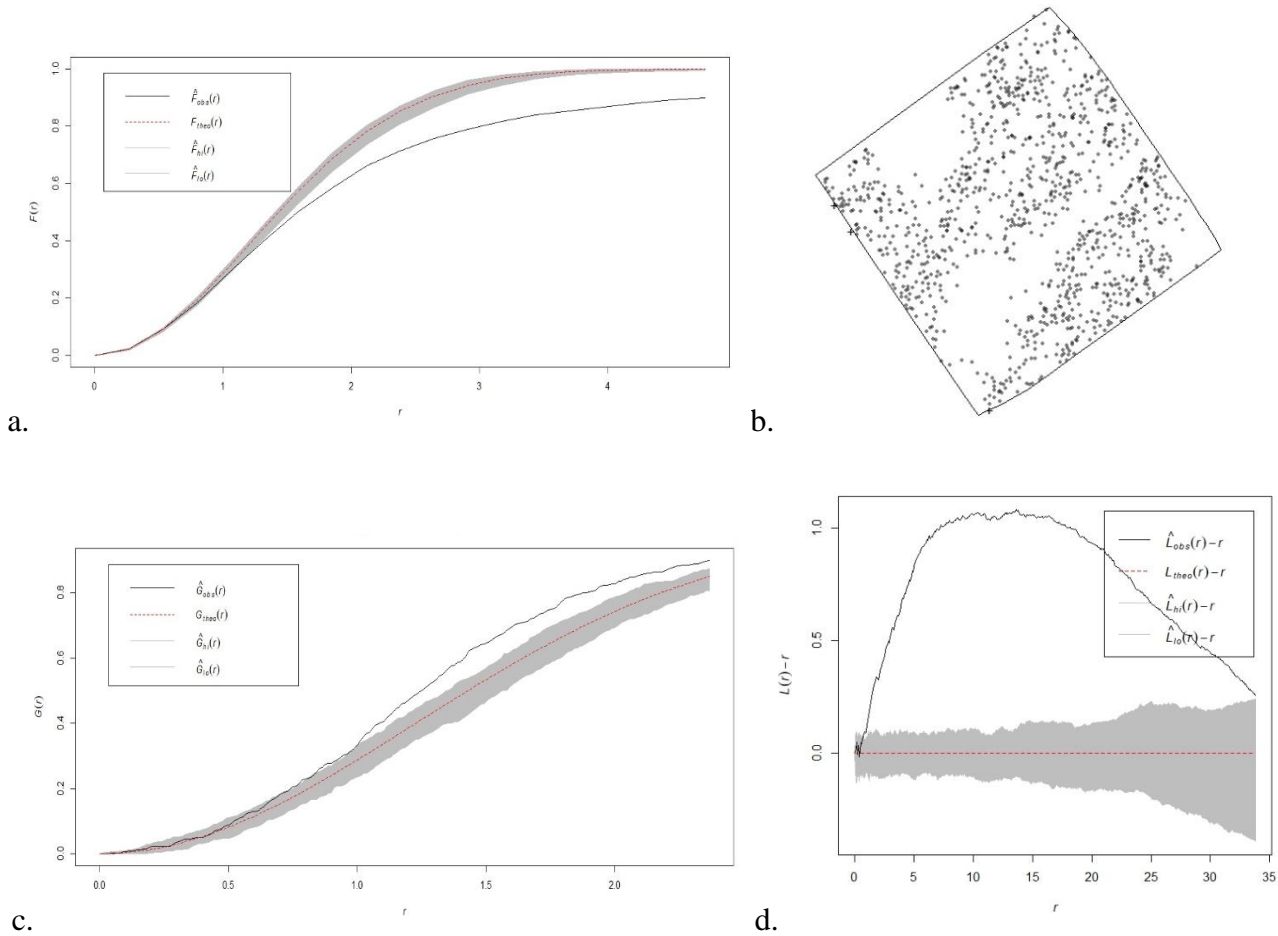


Figura 7. a). F-test, b). posicionamiento individuos de *W. tomentosa*. c). G-test, y d). L-test. Distribución observada (negro), distribución esperada completamente al azar (rojo), 99 simulaciones de Monte Carlo, banda definida por los valores críticos min. y máx. a un nivel de significancia del 2% (gris).

Los gráficos correspondientes a *Weinmannia tomentosa*, **Figura 7** confirman la ausencia de CSR indicada por el test chi-cuadrado. Tanto en F-test, G-test, y L-test se muestra evidencia de diseño agregado, indicando agregación aprox. a partir del metro de distancia.

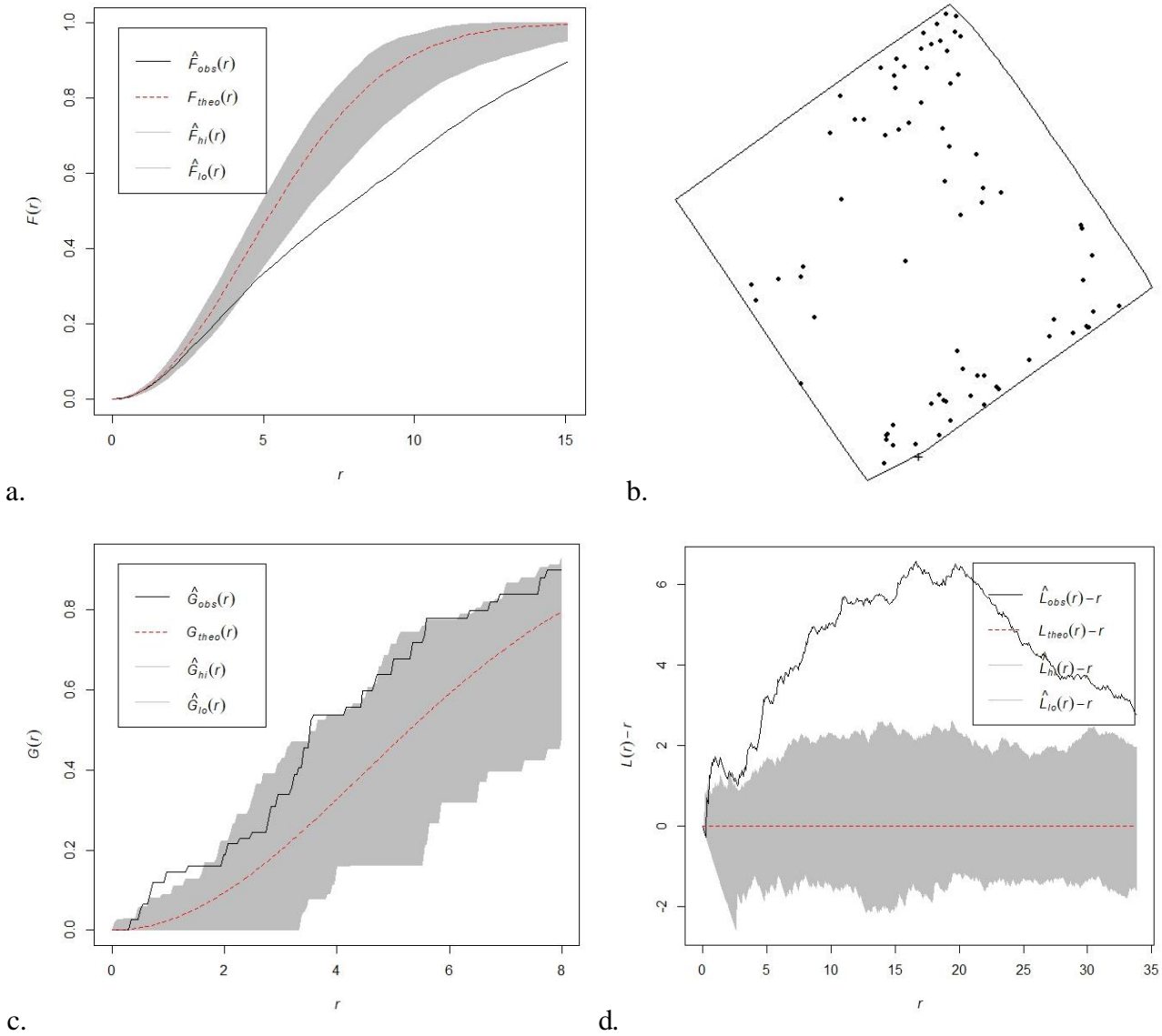


Figura 8. a). F-test, **b).** posicionamiento individuos de *B. resinosa*. **c).** G-test, y **d).** L-test.

Distribución observada (negro), distribución esperada completamente al azar (rojo), 99 simulaciones de Monte Carlo, banda definida por los valores críticos min. y máx. a un nivel de significancia del 2% (gris).

Al igual que en *Bejaria resinosa* se logra corroborar que la especie representa un proceso inhomogéneo de Poisson (entendido este como no aleatorio) mediante los estadísticos L-test, y F-test, puesto que los datos empíricos se encuentran por fuera de los límites críticos generados a partir del test de Monte Carlo, por lo que se puede rechazar la hipótesis de CSR con un riesgo del 2% a favor del agrupamiento, a escalas mayores de 5 metros según F-test,

e independientemente de la distancia de acuerdo a L-test. Por otro lado, G-test, no indica una distribución clara de los datos, hay que tener en cuenta que la escala espacial es menor a la de los otros estadísticos calculados, aunque la mayor parte del tiempo el comportamiento de los datos se da dentro de los límites establecidos por el test Monte Carlo, indicando aleatoriedad, aproximadamente entre 0.5-2 m, muestra indicios de agregación.

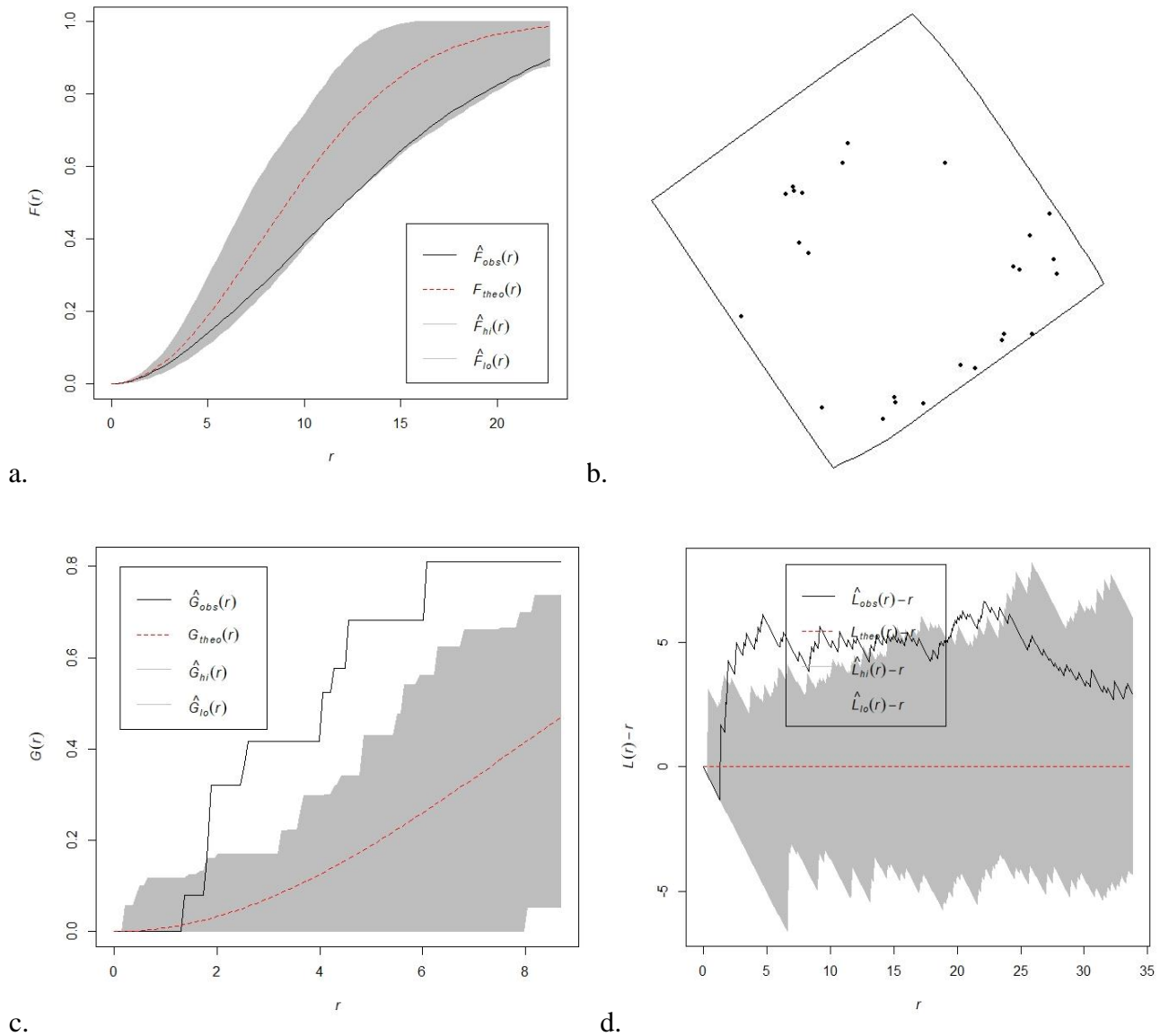
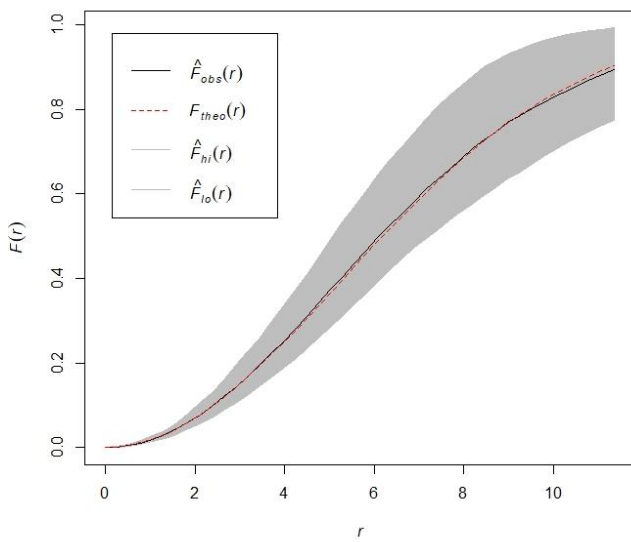


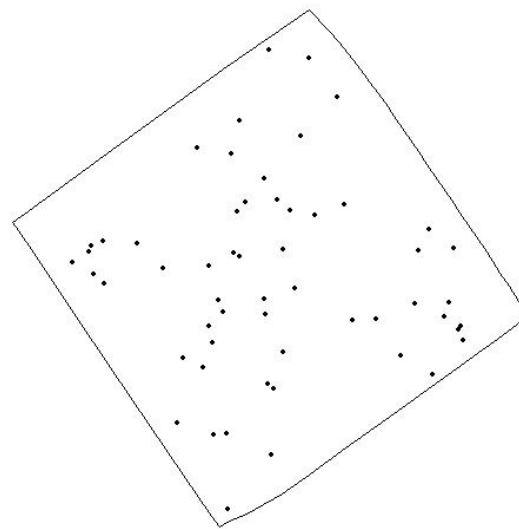
Figura 9. a). F-test, **b).** posicionamiento individuos de *C. bracteata*. **c).** G-test, y **d).** L-test.

Distribución observada (negro), distribución esperada completamente al azar (rojo), 99 simulaciones de Monte Carlo, banda definida por los valores críticos min. y máx. a un nivel de significancia del 2% (gris).

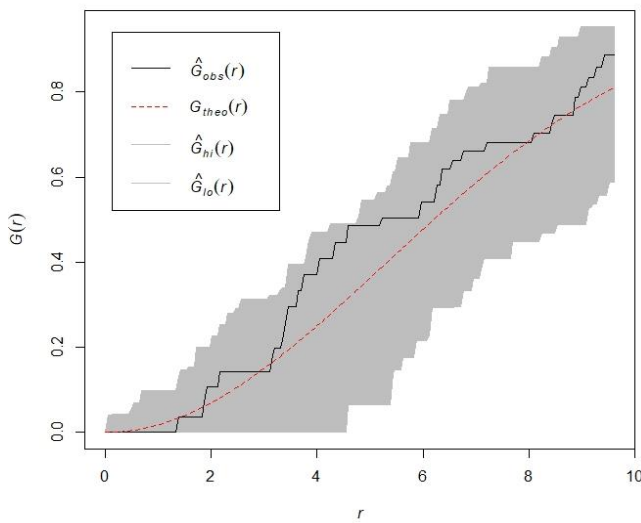
De acuerdo a los datos obtenidos por chi-cuadrado *Cavendishia bracteata* muestra un proceso homogéneo de los datos, sin embargo, al observar las funciones calculadas G-test y L-test, dan como resultado un patrón agregado o en clusters, lo cual rechaza la hipótesis de homogeneidad de los datos. Cabe mencionar, que para la función L-test los datos muestran una distribución aleatoria entre los 0-2 m (lo que concuerda con G-test) y a partir de los 25 metros, y en la función F-test la $F(r)$ empírica queda dentro de la banda, es decir el patrón de puntos sería una realización de un proceso de Poisson, mostrando aleatoriedad sobre los límites, independiente de la distancia.



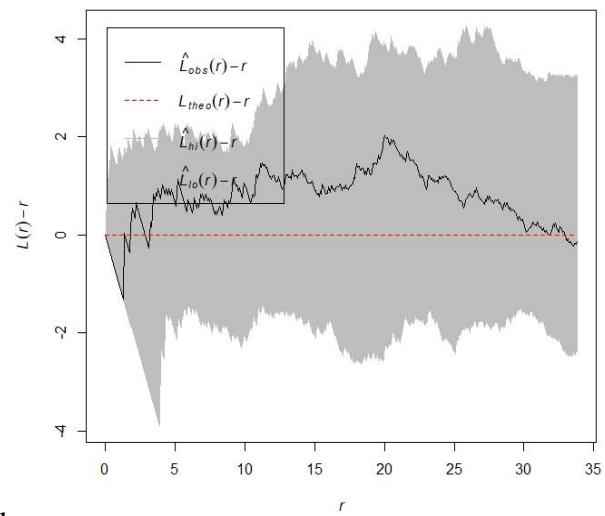
a.



b.



c.



d.

Figura 10. a). F-test, **b).** posicionamiento individuos de *D. granadensis*. **c).** G-test, y **d).** L-test. Distribución observada (negro), distribución esperada completamente al azar (rojo), 99 simulaciones de Monte Carlo, banda definida por los valores críticos min. y máx. a un nivel de significancia del 2% (gris).

En la **Figura 10** se muestran los resultados de los tests aplicados a la especie *Drimys granadensis*, F-test, Gtest, y L-test demuestran evidencia a favor de CSR, en concordancia con el test por cuadrantes, realizado anteriormente. En todos los casos, se asume un patrón aleatorio independientemente de la distancia.

Diversidad

Índice de Simpson

Para la parcela de 1 ha se obtuvo un $D = 0,66$ y $\lambda = 0,34$, cuando el índice D es cercano a 1 quiere decir que existen especies dominantes sobre las demás y esto se ve reflejado en el IVI donde *Weinmannia tomentosa* representa el 60,29% de la totalidad de este índice, reconociéndola como una especie dominante.

Índice de Shannon-Wiener

Para la parcela de 1 ha se obtuvo un $H' = 0,94$, cuando el índice H' tiende a 0 la diversidad disminuye; aunque en otros estudios como el de Sanabria y Puentes (2017) obtuvieron valores de 3,01 para este tipo de ecosistemas, en este caso ocurrió lo contrario pues de haber alta diversidad el valor debería ser cercano al $\ln(s) = 3$.

Índice de mezcla de especies

El valor medio del índice de mezcla de especies de Földner para la parcela permanente de 1 ha fue de 0,21 lo que se evidencia en la **Figura 11** donde se observa que el 59,8% de los individuos tuvieron valor de 0, es decir, que hay poca mezcla en la parcela debido al agrupamiento. Por otra parte, en cuanto a las 4 primeras especies del IVI se observa que la especie que mayor representatividad tiene en la parcela es *Weinmannia tomentosa* con Psp de 0,86 que se ve reflejado en la acumulación de sus individuos en el valor de 0, indicando que los vecinos más próximos pertenecen a la misma especie. Por otra parte, las especies *Bejaria resinosa*, *Drimys granadensis* y *Cavendishia bracteata*, presentaron en su mayoría

individuos agrupados en 1, es decir, que se encuentran rodeados por individuos de diferente especie. Para *B. resinosa* esto concuerda con el F-test realizado anteriormente, pues entre 0-5 m la especie se muestra como aleatoria, sin embargo, a partir a escalas mayores se denota un patrón espacial agrupado.

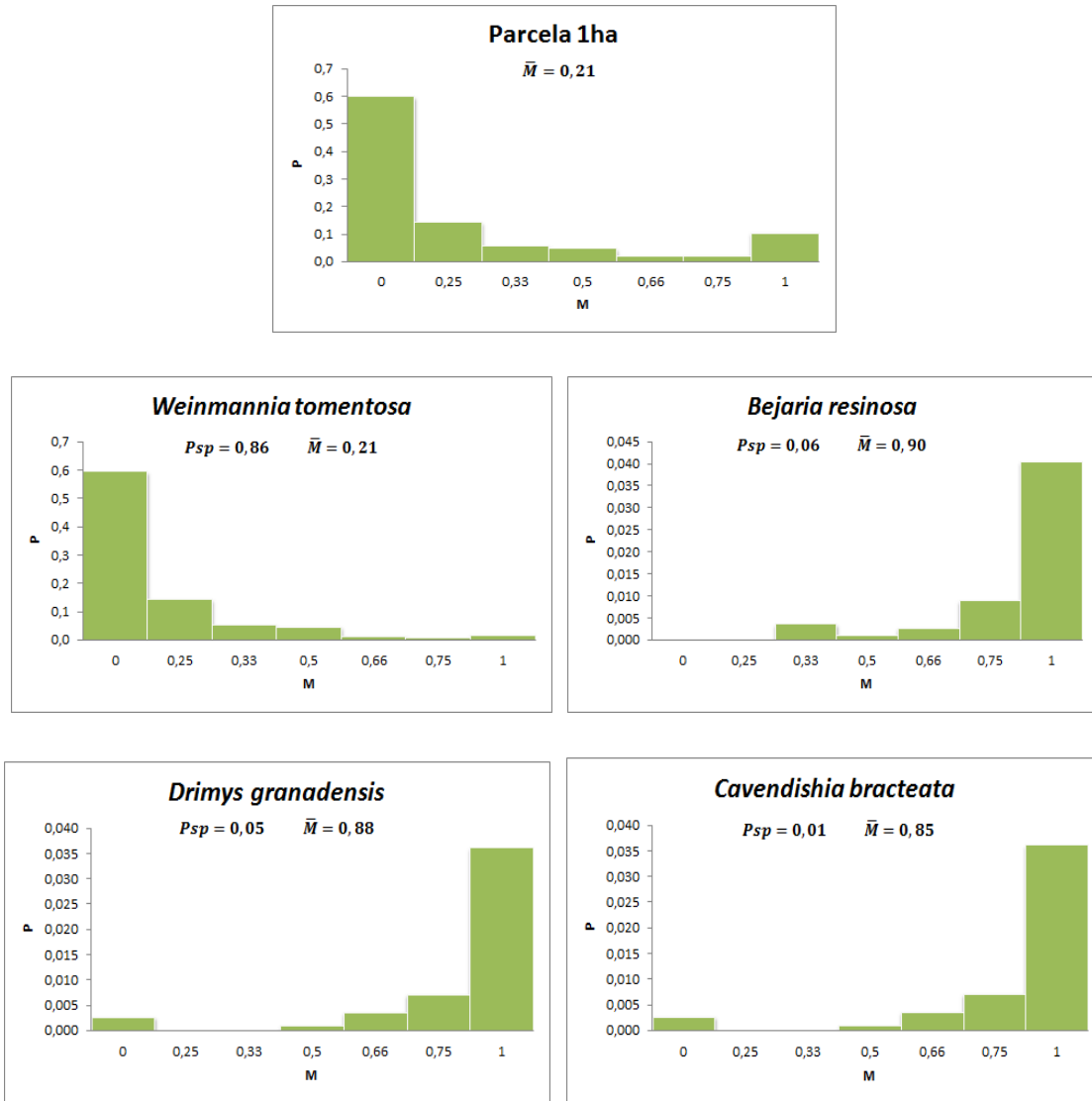
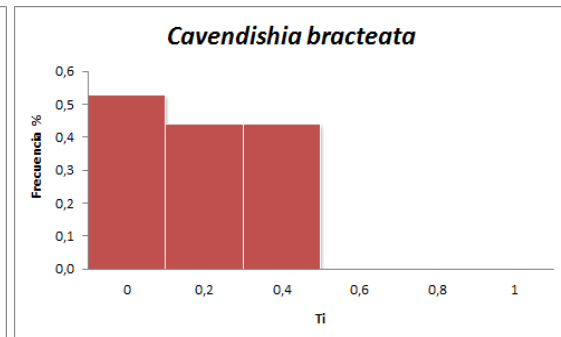
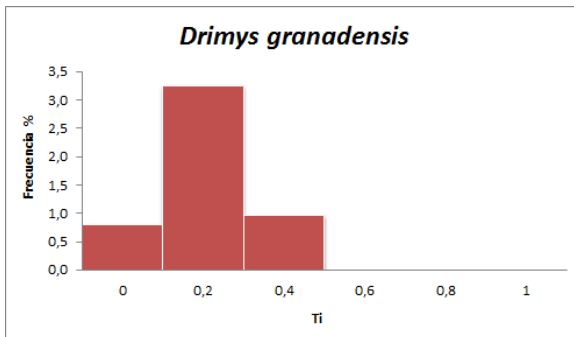
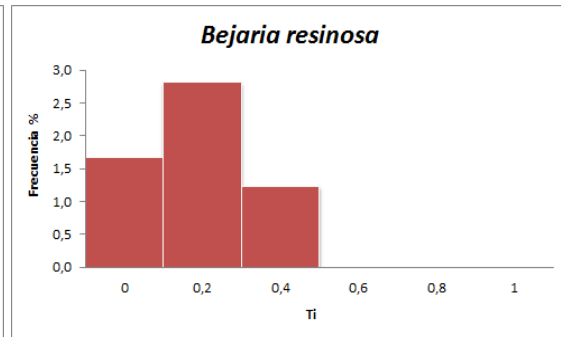
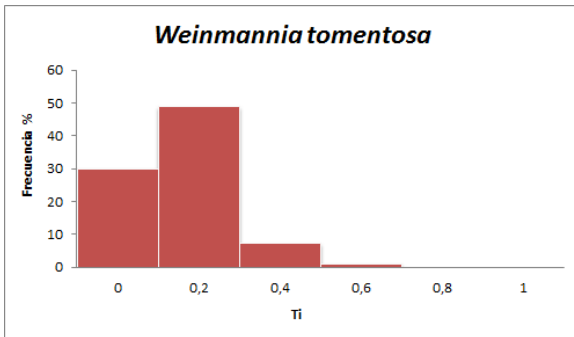
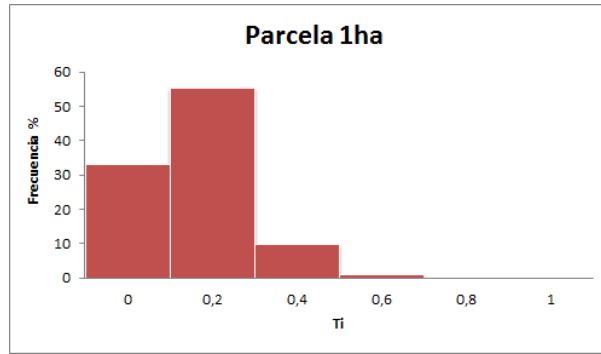


Figura 11. Índice de mezcla (M_i) en el área de estudio y para las 4 primeras especies del IVI.

Índice de diferenciación dimensional



Grado de diferenciación dimensional (0-0.2=débil; 0.2-0.4=moderada; 0.4-0.6=clara; 0.6-0.8=fuerte; 0.8-1=muy fuerte)

Figura 12. Grado de diferenciación diamétrica (T_i) en el área de estudio y para las 4 primeras especies del IVI.

El valor medio del índice de diferenciación de diámetro para la parcela permanente de 1 ha fue de 0,25 evidenciado en la **Figura 12** donde los valores mayores se encuentran en una diferenciación dimensional débil, que decrecen conforme aumenta el valor de T_i ; indicando que la mayoría de los individuos no difieren en la dimensión de sus diámetros. Por otra parte, en cuanto a las 4 especies del IVI se observa que la especie que mayor representatividad tiene

en la parcela es *Weinmannia tomentosa* con frecuencia de 48%, no obstante, sus diámetros no varían ya que no superan el valor de 0,4; lo mismo ocurre con *Bejaria resinosa*, *Drimys granadensis* y *Cavendishia bracteata*, esta última tuvo una frecuencia similar debido al número de individuos.

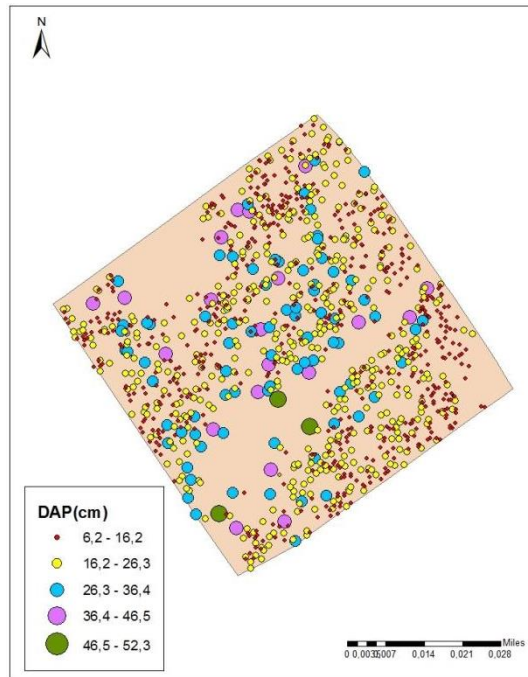


Figura 13. Distribución de diámetros de las primeras 4 primeras especies del IVI en la parcela de 1ha.

En la **Figura 13** se observa que la mayoría de los diámetros de las 4 primeras especies del IVI se encuentran entre 6,2 y 23,6 cm que corresponden a las clases diamétricas I y II; así mismo los diámetros mayores a 26,3 cm se encuentran en el borde del río, así pues se encontró una diferenciación dimensional débil.

Índice de dominancia dimensional

El valor medio del índice de dominancia dimensional para la parcela permanente de 1 ha fue de 0,50 evidenciado en la **Figura 14** donde los valores se distribuyen en todos los posibles valores del índice, aunque la proporción es mayor para 1, es decir que en la parcela hay una dominancia por dimensión en diámetros pero no es muy marcada; esto se ve claramente reflejado en la especie *Weinmannia tomentosa* la cual aunque tuvo un índice medio de 0.50,

la mayoría de sus individuos se agrupan en el valor de 1, demostrando que además de ser una especie agrupada es dominante respecto a las otras 3 especies del IVI en cuanto a diámetro. Por otra parte, las especies restantes *Bejaria resinosa*, *Drimys granadensis* y *Cavendishia bracteata*, son por el contrario no dominantes en su entorno local de 4 m, ya que sus individuos se agrupan en valores cercanos a 0, incluso su valor medio de índice no supera el 0,3.

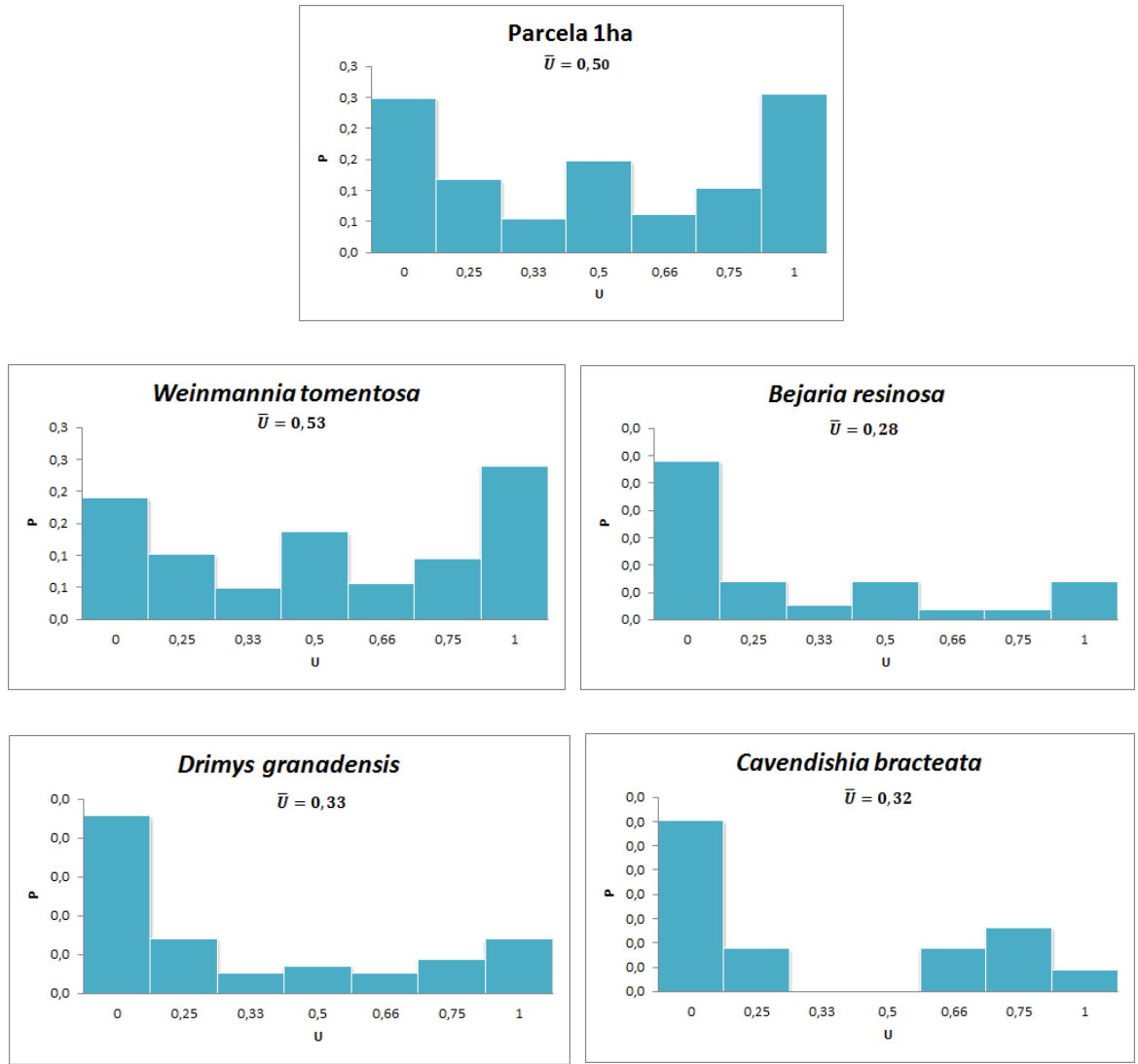


Figura 14. Índice de dominancia dimensional (U_i) en el área de estudio y para las 4 primeras especies del IVI.

Dinámica de la biomasa aérea

Para las especies *B. resinosa*, y *C. bracteata* se presenta una reducción de biomasa del 2013 a 2018, mientras que para *D. granadensis*, y *W. tomentosa*, el aumento es constante en el tiempo. Teniendo en cuenta que el valor de biomasa total al año 2018 para la parcela, es de 152.81 t ha⁻¹, *W. tomentosa* es la que representa un mayor porcentaje con respecto al total con 83.9 %, mientras que *C. bracteata* representa el menor con 1.1% (**Tabla 7**). Así mismo, y proporcional a la biomasa, *W. tomentosa* representa los mayores valores para carbono almacenado, y dióxido de carbono equivalente.

Tabla 7.

Estimación de biomasa aérea para los tres años en los que fue evaluada la parcela, adicionalmente para el 2018 se presenta la estimación de carbono almacenado, y de dióxido de carbono equivalente que se deja de emitir, según el IDEAM (2011).

Especie	Biomasa t ha ⁻¹					
	2009	2013	2018	2018		
				%	C	CO ₂ e
<i>Bejaria resinosa</i>	6.57	6.73	6.29	4.1%	3.15	11.54
<i>Cavendishia bracteata</i>	2.67	2.76	1.72	1.1%	0.86	3.15
<i>Drimys granadensis</i>	7.11	8.10	8.26	5.4%	4.13	15.14
<i>Weinmannia tomentosa</i>	118.03	124.60	128.20	83.9%	64.10	235.04
Subtotal	134.38	142.19	144.48	94.55%	72.24	264.88
Total parcela	141.99	150.22	152.81	100%	76.40	280.13

Para las 4 especies que se han venido trabajando, se estudia su crecimiento en biomasa en el tiempo. En la **Figura 15** se puede ver representado el incremento periódico anual, teniendo en cuenta los datos de biomasa aérea encontrados para los tres años de medición 2009, 2013, y 2018 por individuo.

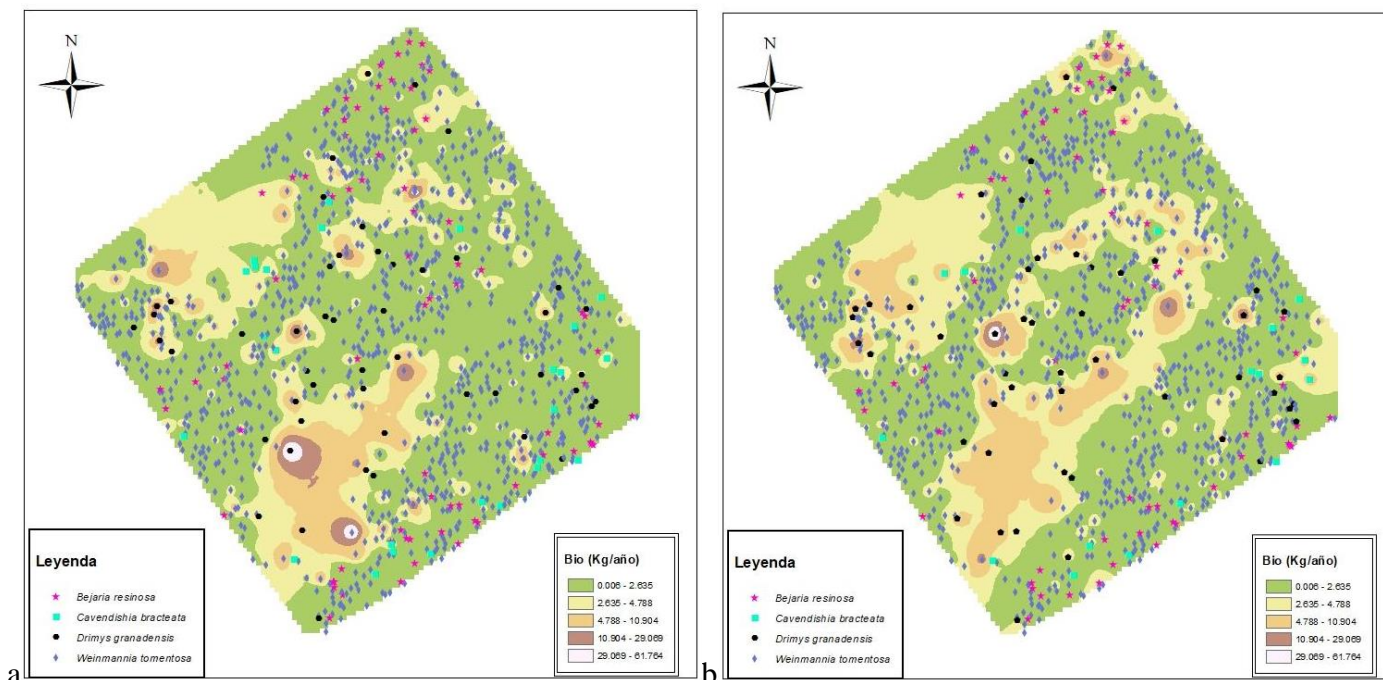


Figura 15. a). Distribución del incremento periódico anual en biomasa para las 4 especies seleccionadas (*Weinmannia tomentosa*, *Bejaria resinosa*, *Drimys granadensis*, *Cavendishia bracteata*) periodo 2009-2013. **b).** periodo 2013-2018.

Como se puede observar en la **Figura 15**, se establece que los mayores incrementos en ambos periodos, son presentados por las especies *W. tomentosa* y *D. granadensis*. El mayor valor para el periodo 2009-2013 fue presentado por un individuo correspondiente a la especie *D. granadensis* con 35.6 kg/año. Para el periodo 2013-2018 este fue presentado igualmente por un individuo de *D. granadensis* con 22 kg/año. Cabe mencionar que las zonas con incrementos altos (determinadas, en naranja, marrón, y blanco) en la parte inferior izquierda de la parcela, se encuentran aledañas a una quebrada o riachuelo. Es allí, donde se presentan los árboles con mayores diámetros.

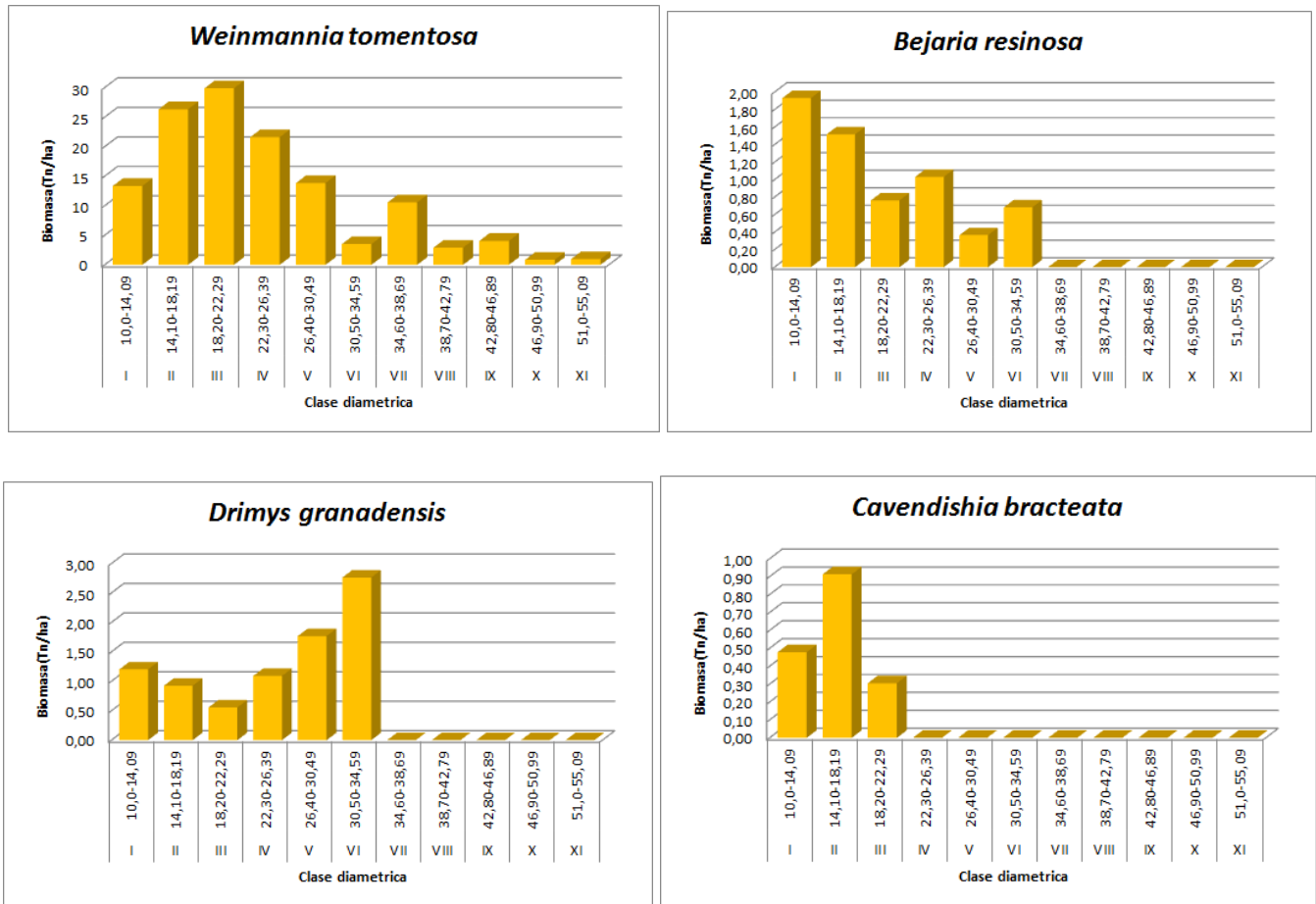


Figura 16. Distribución de la biomasa 2018 en clases diamétricas, para las 4 especies representativas.

Como se puede detallar en la **Figura 16**, las 4 especies presentan comportamiento diferente en cuanto a acumulación de biomasa por clase diamétrica, esto puede deberse ya sea a individuos que presentan diámetros grandes, como sucede en la gráfica de *D. granadensis* en donde la clase VI es la que representa mayor acumulación de biomasa debido al incremento o crecimiento superior de solo 4 individuos, o, a un mayor número de individuos en la clase diamétrica, como sucede en *W. tomentosa* donde la clase II y III están representadas por el mayor número de individuos con diámetros pequeños. Así mismo, se observa que *W. tomentosa* es la especie que abarca un rango mayor de clases diamétricas, mientras que *C. bracteata* apenas abarca las tres primeras clases diamétricas.

Análisis de componentes principales

El ACP que relaciona las variables respuesta con la especie *W. tomentosa* (Figura 17), explica el 45,41% de los datos, encontrando que las variables con mayor varianza son el incremento anual I y II, seguido del índice de dominancia dimensional, generando tres grandes grupos; el primero (Figura 17a, color negro) son individuos con pendiente superior al 20% y un Im entre 0 y 0,33, indicando un agrupamiento; el segundo grupo (Figura 17a, color rojo) fueron individuos con menores incrementos de biomasa en ambos periodos; finalmente, el tercer grupo (Figura 17a, color verde) corresponde a individuos con los mayores incrementos en biomasa (hasta 0,035 t para el periodo I y 0,025 t para el periodo II) y un Ido de 1, debido a su dimensión en DAP.

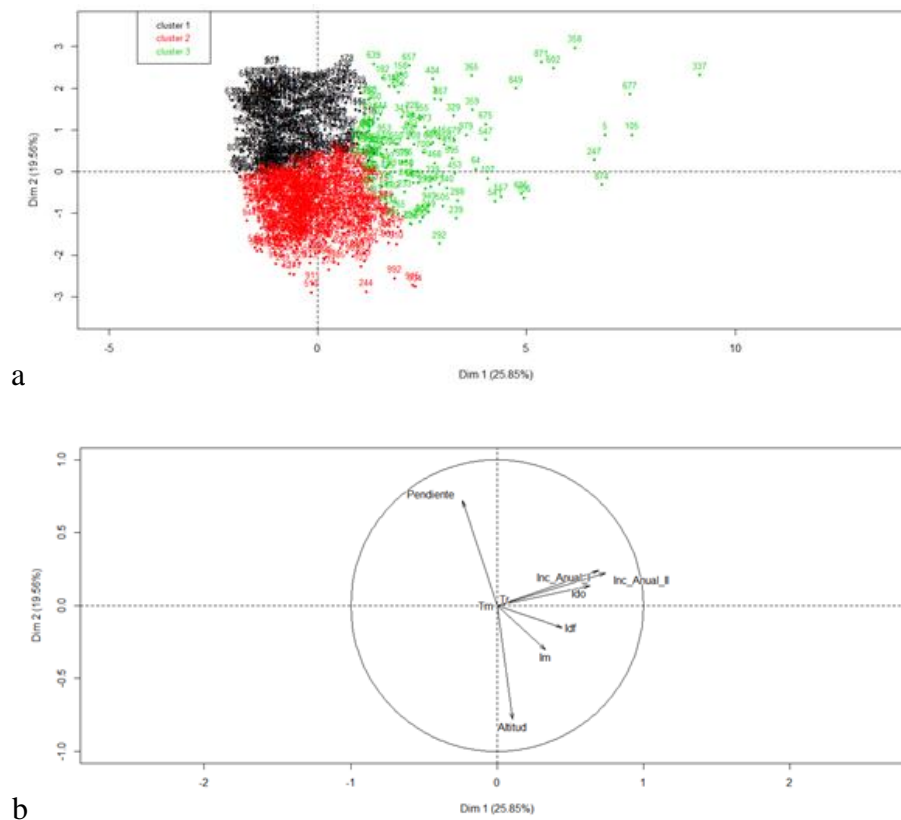


Figura 17. a) Clúster de individuos de *W. tomentosa*, **b)** ACP de las variables para la especie *W. tomentosa*, dónde Inc. Anual I: incremento de biomasa periodo 2009-2013, Inc. Anual II: incremento de biomasa periodo 2013-2018, Im: índice de mezcla, Idf: índice de diferenciación dimensional, Ido: índice de dominancia dimensional, Tm: tasa de mortalidad, Tr: tasa de reclutamiento, Pendiente y Altitud.

El ACP que relaciona las variables respuesta con la especie *D. granadensis* (**Figura 19**), explica el 52,96% de los datos, encontrando que las variables con mayor varianza son el incremento anual I y II, seguidos del índice de dominancia dimensional, generando cuatro grandes grupos. El primero; (**Figura 19a**, color negro) son individuos con Im entre 0,66 y 1, con rango altitudinal entre 3088 y 3108 m.s.n.m. y con pendientes del 20-35%; el segundo grupo (**Figura 19a**, color rojo) fueron individuos con Im de 1, Ido de 0,75 a 1 y con pendientes entre 30-40%; el tercer grupo (**Figura 19a**, color verde) corresponde a individuos con Im de 0, pendientes entre 30-35% y los menores incrementos en biomasa (menos de 0,006 t para ambos periodos); finalmente, el cuarto grupo (**Figura 19a**, color azul) son los individuos con Ido de 1 y los mayores incrementos de biomasa para el periodo I y II (hasta 0,075 t).

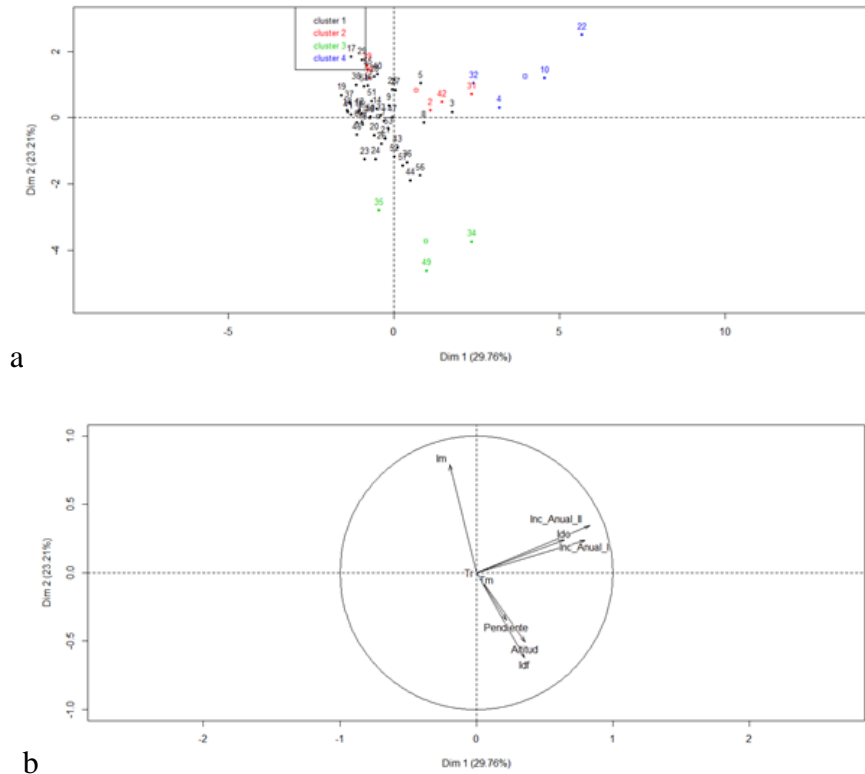


Figura 19. a) Clúster de individuos de *D. granadensis*, **b)** ACP de las variables para la especie *D. granadensis*, dónde Inc. Anual I: incremento de biomasa periodo 2009-2013, Inc. Anual II: incremento de biomasa periodo 2013-2018, Im: índice de mezcla, Idf: índice de diferenciación dimensional, Ido: índice de dominancia dimensional, Tm: tasa de mortalidad, Tr: tasa de reclutamiento, Pendiente y Altitud.

El ACP que relaciona las variables respuesta con la especie *C. bracteata* (**Figura 20**), explica el 62,07% de los datos, encontrando que la variable con mayor varianza es el índice de dominancia dimensional, seguida por el incremento anual I y II, generando cuatro grandes grupos. El primero (**Figura 20a**, color negro) son individuos con Im de 1, en un rango altitudinal entre 3085 y 3101 m.s.n.m. y con pendientes entre el 20-25%; el segundo grupo (**Figura 20a**, color rojo) fueron individuos con Im de 1, con altitud entre 3105 y 3107 m.s.n.m.; el tercer grupo (**Figura 20a**, color verde) corresponde a individuos con los mayores incrementos en biomasa para ambos periodos (hasta 0,007 t); finalmente, el cuarto grupo (**Figura 20a**, color azul) son los individuos con Idf entre 0,4 y 0,5, Im entre 0 y 0,66 y con los menores incrementos de biomasa en ambos periodos, a excepción del individuo 4, que para el periodo II tuvo un incremento de 0,0074 t.

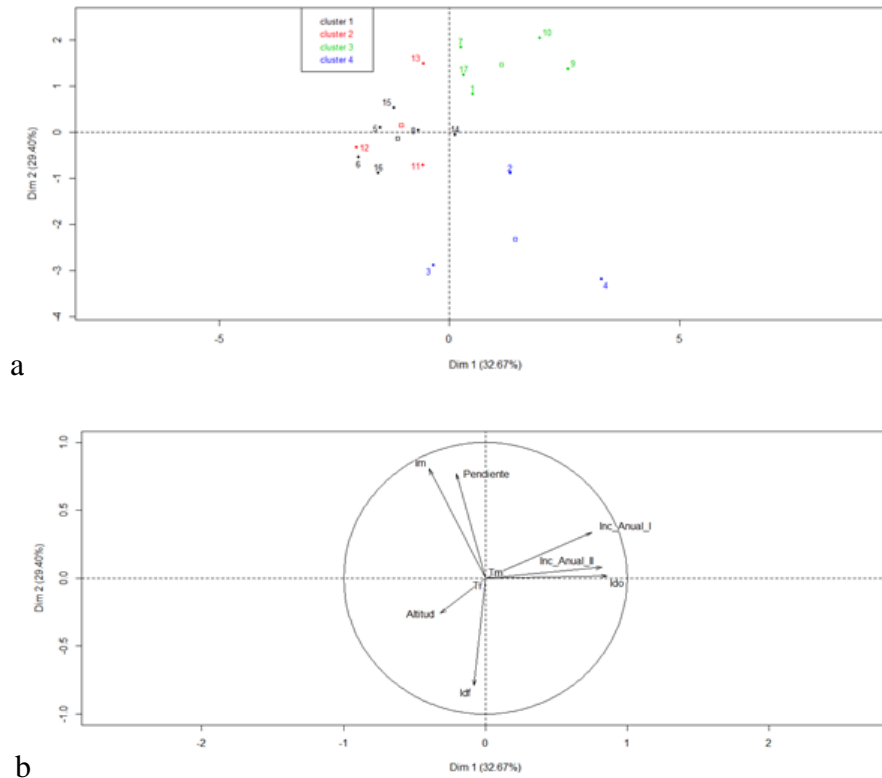


Figura 20. a) Clúster de individuos de *C. bracteata*, **b)** ACP de las variables para la especie *C. bracteata*, dónde Inc. Anual I: incremento de biomasa periodo 2009-2013, Inc. Anual II: incremento de biomasa periodo 2013-2018, Im: índice de mezcla, Idf: índice de diferenciación dimensional, Ido: índice de dominancia dimensional, Tm: tasa de mortalidad, Tr: tasa de reclutamiento, Pendiente y Altitud.

DISCUSIÓN

Dinámica

Se observó un cambio en las 10 especies del IVI respecto a Vásquez (2013), ya que, aunque las primeras 4 especies son constantes: *Weinmannia tomentosa*, *Bejaria resinosa*, *Drimys granadensis* y *Cavendishia bracteata*, en el presente estudio se agregaron especies al IVI como *Cyathea caracasana* y *Bucquetia glutinosa*, que reemplazaron a *Diplostegium rosmarinifolium* y *Vallea stipularis* debido a que estas dos últimas presentaron pérdida de individuos (4 y 5 respectivamente) en el periodo de 5 años. Es de resaltar que las tasas de mortalidad y reclutamiento no explican las demás variables evaluadas en el ACP debido a que dichos representan el 0% en las dimensiones 1 y 2, ya que los valores son constantes por especie.

En cuanto a los resultados de mortalidad y reclutamiento para la parcela de 1 ha de los tres años de monitoreo, comparados con lo obtenido por Vásquez (2013) (T_m y T_r de 0,37%) para el periodo 2009-2013; es evidente el aumento en estas tasas ($T_m=0,32\%$ y $T_r=0,86\%$ para 2009-2013) resaltando que esta diferencia en los resultados se da porque la autora realizó este análisis por ramets y por el contrario, el presente estudio se realizó por individuos. Como se mostró anteriormente, las tasas de mortalidad superan las de reclutamiento en ambos periodos, según Cascante-Marín et al. (2011) la mortalidad de especies arbóreas grandes con baja regeneración y en condiciones de bosques densos, eventualmente conlleva a disminución de la diversidad, esto se ve reflejado en la pérdida de especies para el periodo 2013-2018 y los bajos valores obtenidos para el índice de Simpson y Shannon-Wiener. Cabe resaltar que en estudios realizados en otros bosques tropicales como el de Quinto et al. (2009) donde obtuvo el mismo comportamiento de dichas tasas, asegura que la muerte de árboles en bosques naturales se debe a factores endógenos como la senescencia o disturbios exógenos que afectan a las comunidades vegetales. Así mismo, los resultados obtenidos concuerdan con Cascante-Marín et al. (2011) donde la tasa de mortalidad para bosque premontano fue del 2,3%, y con el estudio de Condit et al. (2006) donde esta tasa para bosque subandino fue de 3,22%; no obstante, difiere con lo encontrado por Velásquez et al. (2012) quien obtuvo para bosque subandino una T_m de 0,88%. Con respecto al reclutamiento, se ha comprobado

que en especies arbóreas con elevada densidad poblacional como es el caso de *W. tomentosa*, el reclutamiento es regulado por factores denso-dependientes (Condit et al., 2000 citado por Salinas (2002)).

Distribución espacial

Con respecto a los patrones observados de las especies estudiadas, las técnicas de la distancia al vecino más próximo, espacio vacío, y K de Ripley presentaron distinta eficiencia en la detección del tipo y rango del patrón. La función K al permitir analizar el patrón tanto a pequeña como a gran escala espacial, dado que se fundamenta en el análisis de las distancias entre cada punto y todos los demás puntos del patrón, se puede detectar el comportamiento de las especies a una mayor distancia, como es el tamaño de los agregados y las distancias entre agregados. En *Weinmannia tomentosa* se puede observar claramente un pico que indica tamaño de agregación de los 5-20 m, en los otros casos no se presenta un comportamiento continuo que indique grupos o parches de agregación. Por otro lado, y según Rozas y Camarero (2005) la técnica del vecino más próximo sólo es eficiente para detectar distancias de inhibición en los patrones regulares, por tanto, es útil para procesos con efecto a pequeña escala espacial entre 5 y 15 m.

De acuerdo a Ward et al., (1996) y Aldrich et al., (2003), en individuos dominantes los patrones de distribución suelen ser aleatorios, pues son patrones característicos de especies heliófilas, en los cuales los procesos de mortalidad transforman el patrón inicial de agregación en un patrón final aleatorio, o incluso regular para ciertos rangos de distancia. Así mismo, Salinas (2002) encontró que el patrón agregado es más usual en especies pioneras, debido más a una alta dependencia de las especies pioneras a los claros, que a una limitada dispersión de semillas. Como lo resolvió el índice de dominancia, *Weinmannia tomentosa* es una especie dominante, pionera, y frecuente, que mostró preferencia a un patrón espacial agrupado, aunque la distribución espacial de las especies está dada por una serie de condiciones propias, como lo son la historia natural de la especie, gremio ecológico, dispersión, entre otros; la dispersión anemócora de *Weinmannia tomentosa*, no es clave en explicar su distribución espacial. Contrario a lo anterior, *Drimys granadensis*, corresponde a una especie esciófita con características de dispersión de semillas cerca del árbol progenitor, lo que generalmente propicia un patrón agregado; sin embargo, en el estudio se presenta una

distribución continua al azar, y una posible explicación podría ser que individuos juveniles mueran por causas dependientes de la densidad en los agregados, generando así una distribución aleatoria, como se ha citado anteriormente. Para *Cavendishia bracteata*, la dispersión de semillas se da por medio de diferentes especies de aves y murciélagos, y requiere de exposición directa de luz para su establecimiento: esta última características podría explicar el patrón agregado que se muestra en las funciones calculadas G-test y L-test, no obstante a una mayor distancia se puede observar un patrón aleatorio, esto podría estar relacionado con una mayor sensibilidad por esta especie a la variación de sitio, pues según Montañez, Escudero y Duque (2010) la disminución en el patrón de agregación de las especies de sotobosque con el aumento del área indicaría que las condiciones locales del hábitat representan el mecanismo de control del grado de agrupamiento.

Cabe aclarar que, a lo largo de la vida de las especies, se exhiben patrones espaciales que pueden cambiar a través del tiempo. Observando el comportamiento de los datos con L-test en especies como *Cavendishia bracteata*, en donde no se observó una afinidad clara hacia un patrón en especial, moviéndose entre una distribución aleatoria y agrupada, puede deberse a un cambio que se esté presentando en esta población, lo que habría que evaluar más adelante para corroborar su distribución. Vallejo y Galeano (2009) en su estudio, encontraron diferencias en los patrones de distribución de los tallos pequeños y grandes para dos de nueve especies estudiadas en un bosque nublado: *Otoba lehmanii* y *Matisia bolivarii*, las cuales, presentaron en etapa juvenil un patrón agrupado y en etapa adulta una distribución más regular, lo que concuerda con lo planteado por otros autores aquí mencionados. Pero los cambios de distribución como se viene adelantando, no solo pueden variar a lo largo de la vida de la población, si no a lo largo de la distancia a la cual sea evaluada dicha población, con L- test se pudo observar que en *W. tomentosa*, *B. resinosa*, y *C. bracteata*, el patrón espacial cambia a una distancia mayor que la mostrada por el test. Por otro lado, una población como la de *C. bracteata* y *D. granadensis* que mostraron distribuciones al azar, se conservarán en el tiempo con ese patrón si los mecanismos de muerte operan al azar y los eventos de reclutamiento siguen ocurriendo de manera también aleatoria (Crawley, 1998; Reich & Davis, 1998; Dale, 1999 citados por Salinas (2002).

Con respecto a la influencia de la competencia intra e inter-específica en la distribución de las especies, los resultados obtenidos no nos permiten inferir acerca de esta afectación. En Salinas (2002) se alude a que la evidencia de la existencia de competencia se da cuando el patrón espacial agregado de individuos jóvenes, incluyendo también semillas, cambia a uniforme en edad adulta. El aumento de mortalidad de individuos en el tiempo debido a competencia o a perturbaciones, como se ve reflejado en este caso para el periodo 2018 en donde la tasa de mortalidad aumentó en 1,44%, pueden influir en el cambio de los patrones espaciales, pasando de agregados o aleatorios a patrones más regulares (Cossio, 2017).

En comparación con otros estudios, Cossio (2017) determina para 7 especies de bosques húmedos tropicales del pacífico colombiano, patrones aleatorios y agrupados, que varían por especie para las 11 parcelas evaluadas, atribuyendo estos cambios a condiciones de sitio y también a características inherentes de las especies y sus relaciones bióticas con otras especies: Condit et al (2000) y Montañez et al. (2010) en sus estudios sobre bosques tropicales, y bosques de alta montaña, respectivamente, determinaron que el patrón que prevalece en árboles fustales es el agregado. Con esto se puede comprobar que el patrón de distribución uniforme es raro, observándose únicamente en ambientes muy estables en que apenas existen perturbaciones exógenas (Lepsch y Kindlmann, 1987; Szwagrzyk y Czerwczak, 1993; Mast y Veblen, 1999; Antos y Parish, 2002: citados por Rozas y Camarero, 2005). Este patrón es un indicador de competencia intraespecífica, intensa mortalidad, y/o depredación de semillas, plántulas y/o brinzales por herbívoros o patógenos (Janzen, 1970; Connell, 1971). Aunque, no es correcto asumir un patrón espacial general para una especie, ya que como se mencionó, la escala a la que es determinada el patrón, es importante a tener en cuenta: así mismo, otras condiciones de sitio, como factores edáficos y topográficos, afectan las preferencias de una especie y definen su elasticidad genética. En este caso, de acuerdo al ACP realizado, no fue posible establecer una relación entre las variables topográficas (pendiente y altitud), y los patrones estructurales espaciales: índice de mezcla, índice de diferenciación dimensional, e índice de dominancia dimensional. Sin embargo, se requiere examinar más a fondo esta relación, involucrando aspectos de suelos, teniendo en cuenta que no se trabajaron en este estudio, pero que distintos trabajos como Davies et al. (2005) y John et al (2007) muestran que las distribuciones de un porcentaje del 73% y 36-51 de especies arbóreas analizadas en bosques tropicales de Borneo, y Suramérica respectivamente, están

significativamente relacionadas con la distribución de nutrientes en el suelo; por otro lado, Sollins (1998) en un revisión de 18 estudios encontró que en la mayoría de ellos existía una correlación entre la presencia de especies y las propiedades físicas del suelo.

Diversidad y dominancia dimensional

Los índices calculados de diversidad alfa de Simpson y Shannon-Wiener difieren con Sanabria y Puentes (2017) quienes obtuvieron valores de $D=0,31$ y $H'=1,67$ para la misma zona, indicando alta diversidad; así mismo reportan Alfaro et al (2018) en Perú, en una parcela permanente establecida en bosque montano, teniendo en cuenta individuos fustales, se encuentran valores de $D=0,87$ y $H'=2,47$.

Los índices de diversidad obtenidos ($D=0,66$ y $H'=0,94$) en el presente estudio son coherentes con lo encontrado en el IVI, debido a que la parcela es mayormente representada por la especie dominante *W. tomentosa*, esto se corrobora con el índice de mezcla (0,21) el cual sugiere que hay poca mezcla de especies ya que este está determinado por la frecuencia relativa de las especies y según Mora-Donjuán et al. (2016) habría una competencia intraespecífica dado el agrupamiento de la especie, que se corroboró con la función K de Ripley, y es dominante en cuanto a DAP respecto a las otras 3 especies como se reflejó en los índices de diferenciación y de dominancia dimensional. El índice de mezcla de especies para *Bejaria resinosa*, *Drimys granadensis* y *Cavendishia bracteata*, vislumbra una competencia interespecífica ya que presentan vecindad con especies diferentes a la suya (Mora-Donjuán et al., 2016), principalmente de *W. tomentosa*.

En cuanto al índice de diferenciación dimensional hay uniformidad en los diámetros, teniendo una media de 0,25, Kraft (1884) citado por Mora-Donjuán et al. (2016), afirma que dos de los vecinos más cercanos de un árbol i son iguales en dimensión a él; otros estudios de este tipo han sido realizados por Rubio et al. (2017); Castellanos-Bolaños et al. (2008); Aguirre et al. (2003) y Mora-Donjuán et al. (2016) en ecosistemas templados de México, por tanto resulta difícil hacer una comparación con estos, no obstante, se resalta que en el presente estudio se tomaron desde 1 hasta 4 vecinos cercanos, por tanto la variedad de valores de los índices.

El ACP evidenció que no existe una relación entre la topografía y estos índices estructurales espaciales ya que los individuos de las 4 especies se comportaron de manera diferente, es decir no existe preferencia de agrupamiento por el gradiente topográfico. Para *D. granadensis* y *C. bracteata*, el índice de mezcla tuvo aporte de varianza en los datos, encontrando que en altitudes entre 3085-3108 m.s.n.m. el Im para estas especies da valores de 1, es decir, mayor mezcla, concordando con Velásquez et al. (2012) en bosque montano bajo; sin embargo, se debe tener en cuenta que el Mi medio para la parcela fue 0,21; es decir, poca mezcla, lo cual puede deberse a que la diversidad decrece a medida que se incrementa la altitud (Bayas, 2015; Gentry 1995 y Rosenzweig 1995 citados por Velásquez et al., 2012).

Se destaca la utilidad de estos índices para el análisis de la estructura y dinámica espacial en bosques naturales ya que como lo dice Rubio et al. (2017) resulta adecuado el desarrollo de análisis generalizados con todas las especies, y específicos pues brindan un panorama detallado sobre el comportamiento de bosque y de las especies en particular, evidenciando competencia o incluso sus resultados se pueden asociar a perturbaciones.

Dinámica biomasa aérea

El valor total de biomasa para los tres años, determinada en general para la parcela reflejan un incremento significativo del 2009 al 2013 (11 t ha^{-1}), mientras que para el segundo periodo el incremento se ve reflejado en tan solo (2 t ha^{-1}) esto se explica por la alta tasa de mortalidad dada entre el 2013-2018 en comparación con la del 2009-2013, aunque con respecto a la tasa de reclutamiento para el segundo periodo está fuera ligeramente mayor. En cualquier caso, el mayor aporte fue realizado por *W. tomentosa*, que como se corroboró en este estudio, corresponde a una especie dominante, y como se indica en González et al. (2018) los árboles dominantes/codominantes dentro de un bosque representan del 70% al 90% del total de la biomasa aérea. Para el último periodo la reducción de biomasa se presentó para *B. resinosa*, y *C. bracteata* debido a la alta mortalidad en proporción con los individuos vivos. Se puede decir que el valor de biomasa aérea actual para la parcela, está por encima de lo reportado en otros estudios, pues Phillips et al. (2011), de acuerdo a la clasificación de Holdridge, para bosque muy húmedo montano, reportó una variación de biomasa entre 98.3 y 125.46 t ha^{-1} para el primer caso empleando las ecuaciones alométricas de Álvarez et al. (En prep.) en función del diámetro y de la densidad de la madera, y en el segundo caso

empleando los modelos alométricos de Álvarez et al. (En prep.) en función del DAP. En otros casos, se reportan valores por debajo de lo encontrado, para bosques alto andinos en Colombia, como en López (2015) con 117.5 t ha^{-1} , y 141.46 t ha^{-1} en Sanabria y Puentes (2017). En otros países, por mencionar algunos como Costa Rica, se reportan valores de biomasa de 179 t ha^{-1} (Tanner et al., 2016), al sur del Ecuador 149 t ha^{-1} (Hofstede & Aguirre, 1999), en Perú 101 y 145 t ha^{-1} (Alfaro et al, 2018); en bosques con condiciones similares al del presente estudio.

El incremento periódico anual determinado para los dos periodos y por individuo, muestra que no se presentan cambios importantes con respecto a las zonas que presentan los mayores incrementos, estas se mantienen. Así mismo, los individuos quienes presentaron incrementos altos para el periodo 2009-2013 lo hacen también para el 2013-2018. Dichos individuos corresponden a las especies de *W. tomentosa*, y *D. granadensis* con excepción de uno que otro perteneciente a las especies *B. resinosa* y *C. bracteata*.

Con respecto a las variables que podrían afectar la distribución de la biomasa, se pudo determinar mediante el ACP que a nivel general no existe una relación directa entre las variables topográficas, los incrementos de biomasa y los parámetros de la estructura espacial. Únicamente se estableció para las 4 especies, la relación entre los incrementos de biomasa en los dos periodos, y el IdD, lo cual tiene concordancia puesto que el diámetro es la variable en común entre estos. En *C. bracteata* fue posible encontrar una relación entre el índice de mezcla, la pendiente y los incrementos de biomasa, identificando una preferencia hacia pendientes de entre 20-30% de los individuos con menores incrementos, los cuales también presentaban un Im igual a 1. Esto indicaría la existencia de competencia inter-específica, pues sus dimensiones se reducen en presencia de vecinos de diferente especie, lo que puede explicarse ya que *C. bracteata* es una especie heliófila, que en consecuencia, por posible afectación de las copas de sus vecinos, prefiere especializarse en crecer rápido para alcanzar buenas condiciones de luz, que en ganar tamaño. A parte de esto, ni la pendiente, ni la altitud explican las variables estudiadas de manera concreta, sin embargo, en otros estudios sí se ha reportado la influencia de la topografía en el aumento de biomasa; por ejemplo, en De Castilho (2006), el suelo y la topografía explicaron casi un tercio de la variación de la biomasa viva de los árboles en un bosque tropical de la Amazonia, también McEwan (2006)

y Xu (2015) encontraron relaciones significativas entre la biomasa aérea, y una variedad de variables topográficas, incluida la convexidad de la pendiente, en donde el aumento de la biomasa forestal estaba relacionada con el aumento de la convexidad de la pendiente, en crestas topográficamente planas. Así mismo, para un bosque tropical montano se encontró una dependencia significativa, inversamente proporcional, entre la elevación y la biomasa aérea (Moser, 2008). Estos estudios sugieren que no es en sí misma la topografía la que influye en la biomasa forestal, sino que es un compuesto con otras variables, como: el tipo de suelo, contenido de agua del suelo, nutrientes del suelo, apertura del dosel, etc. De acuerdo a Katagiri y Tsutsumi (1978); Hirobe et al. (1998) citados por Tatenó (2003), la topografía es uno de los factores más importantes que afectan la disponibilidad de nitrógeno en el suelo, y se ha comprobado que el N es quien limita el crecimiento de las plantas en muchos ecosistemas terrestres; la productividad primaria, se ha visto correlacionada positivamente con los nutrientes del suelo, especialmente con el nitrógeno y el fósforo del suelo (Malhi,2004); Laurance et al. (1999) atribuyeron la gran variación espacial en las estimaciones de biomasa aérea, a la disponibilidad de nitrógeno. En resumen, aunque en este estudio no se presentó una correlación positiva entre biomasa, y topografía (altitud y pendiente), y entre los patrones de la estructura espacial y la topografía, se cree que estas variables podrían estar relacionadas con la disponibilidad de nutrientes (que no se midió en este estudio), pues en el área de la parcela, las zonas de mayor incremento se presentan en cercanías a una quebrada, es decir que la disponibilidad de agua podría estar afectando esta variable, pues como se menciona en Vitousek & Howarth (1991) el contenido de agua del suelo influye en las cantidades y disponibilidad de N y C, y también en el pH.

CONCLUSIONES

Las especies con mayor valor de importancia en la parcela permanente de la Reserva Biológica El Encenillo fueron *Weinmannia tomentosa* (60,29%), *Bejaria resinosa* (6,80%), *Drimys granadensis* (6,56%) y *Cavendishia bracteata* (3,15%), las especies restantes tuvieron un IVI menor al 3% siendo *Oreopanax incisus* y *Alnus acuminata* las de menor valor (0,42% y 0,43% respectivamente).

La tasa de reclutamiento y mortalidad para el periodo 2009-2013 fue de 0,36% y 0,82% respectivamente, mientras que para el periodo 2013-2018 aumentaron siendo la tasa de mortalidad (2,26%) mayor que la de reclutamiento (0,43%). *Macleania rupestris* y *Myrsine dependens* fueron las especies con mayor tasa de mortalidad (13,86% y 9,71% respectivamente), por otra parte *Cyathea caracasana* y *Drimys granadensis* tienen las mayores tasas de reclutamiento además de que ésta es mayor que la tasa de mortalidad, siendo 3,34% y 2,32% respectivamente

El incremento de biomasa del 2013 al 2018 que solo se dio en un poco más de 2 t ha^{-1} , se vio afectado por el aumento en la tasa de mortalidad en el periodo 2013-2018. Se destaca, que de las especies seleccionadas, *Bejaria resinosa* y *Cavendishia bracteata* registraron reducción en biomasa del 2013 al 2018 con una reducción de 0,44 y $1,04 \text{ t ha}^{-1}$ respectivamente. Por otro lado, *Weinmannia tomentosa* fue la especie que más aportó al total general de la parcela con $128,2 \text{ t ha}^{-1}$ lo que equivale al 83,9 %. El IPA (Incremento Periódico Anual) determinado por individuo para el periodo I (2009-2013) y periodo II (2013-2018), mostró sus mayores valores en individuos pertenecientes a las especies *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granadensis*, que en su mayoría se mantuvieron para el periodo I y II. El aporte general por clases diamétricas, indicó, que cerca del 50% de la biomasa total de la parcela estuvo representada por individuos con DAP entre 10-22 cm, los cuales se distribuyen en las tres primeras clases diamétricas, y que concuerda también con las gráficas realizadas por especie, exceptuando *Drimys granadensis*, que muestra su mayor acumulación en biomasa en diámetros entre 30 y 35 cm.

El patrón espacial determinado para las 4 especies del IVI a partir de la función K de Ripley, función G, y función F, concluyen que *Weinmannia tomentosa* y *Bejaria resinosa* son agrupadas, mientras que *Drimys granadensis* y *Cavendishia bracteata* corresponden a un patrón aleatorio. Estos resultados, fueron corroborados con el Índice de Mezcla calculado por especie, ya que se indicó que la mayoría de los individuos de *W. tomentosa* tienden a agruparse, mientras que la mayoría de los individuos de las otras especies tienden a mezclarse entre ellas.

La diversidad en la parcela permanente es baja según lo demostrado por el índice de Simpson (0,66), Shannon-Wiener (0,94) y mezcla de especies (0,21) debido a que existe una especie dominante y con alta frecuencia relativa que es *Weinmannia tomentosa*.

Los diámetros en la parcela permanente son uniformes al obtener un índice de diferenciación dimensional de 0,25; no obstante, el índice de dominancia dimensional (0,50) reflejó que tiende a existir una dominancia en diámetros por parte de *Weinmannia tomentosa* hacia las otras especies.

Mediante el ACP (Análisis de Componente Principales), se pudo establecer que no fue significativa la correlación entre las variables topográficas (pendiente y altitud) y las variables de biomasa y de estructura espacial, pues de acuerdo a la contribución de las variables para las 4 especies a la primer componente los más altos valores están dados por las variables índice de dominancia dimensional e incrementos en biomasa en los dos periodos de medición, que oscilan entre 20 y 30, lo cual indica relación positiva únicamente entre estas variables dado que tienen en común el DAP. Con lo anterior, se sugiere que la dependencia de incrementos en biomasa estaría dada con variables edáficas (estructura física, nutrientes, aireación, etc.) que no se tuvieron en cuenta en el presente estudio, pero que se reconoce dichas variables podrían estar altamente influenciadas por el suelo, pues se espera una mayor biomasa forestal en suelos más fértiles, simplemente porque hay más recursos disponibles para el crecimiento de las plantas, y además ya ha sido ampliamente reconocida la relación positiva entre la disponibilidad de nutrientes del suelo y la productividad primaria neta; y, por otro lado, la distribución de las especies podría estar dada por la preferencia de estas a ciertas condiciones edáficas, para establecerse y desarrollarse. Luego esto, sin desconocer el alcance que tienen otros factores en la distribución de las especies estudiadas,

como son factores históricos, y procesos propios de las especies y su naturaleza como competencia, depredación o afectación por patógenos, y dispersión, que no se abarcaron a cabalidad en el presente estudio.

RECOMENDACIONES

- Es necesario realizar estudios que determinen las ecuaciones alométricas de biomasa para las especies faltantes y de esta manera tener un cálculo de la biomasa almacenada para bosque alto andino más certero.
- Se recomienda generar estudios en Colombia donde se utilicen otros índices además de los comúnmente usados para diversidad y estructura espacial, como los índices de mezcla de especies (Mi), de diferenciación (Ti) y de dominancia dimensional (Ui) y los estadísticos empleados para identificar los patrones espaciales de las especies, con el fin de poder realizar comparaciones a nivel local; así mismo, sería bueno realizar estudios donde se incluyan latizales y brinzales puesto que se ha comprobado que dichos índices varían, según la etapa en la que se encuentren las especies forestales, y por ende permiten evaluar y explicar su comportamiento.
- A la hora de evaluar la distribución espacial de las especies en un ecosistema, es importante realizar estos estudios a gran escala, y tener en cuenta varias unidades de muestreo, con el fin de tener el mayor número de individuos posibles por especie, ya que esto nos permite ampliar el rango de especies a estudiar, pues es claro que en bosques tropicales donde existe una alta diversidad, la mayoría de las especies suelen presentar densidades muy reducidas; y esto se resume, en que permitirá modelar otros aspectos como la mortalidad, que se ha establecido como importante, para indagar más acerca de la competencia intra e inter-específica que pueda existir en un ambiente.
- Se sugiere continuar los estudios en esta parcela permanente, con el fin de encontrar los factores que expliquen de mejor manera la interacción de las especies en el espacio, y su comportamiento en cuanto a incrementos en diámetro, altura, biomasa, etc., puesto que las variables topográficas aquí tenidas en cuenta (pendiente y altitud), no fueron suficientes para explicar dichos resultados.

- Aunque para el presente estudio se tomó la parcela permanente de bosque natural; para futuras evaluaciones, se sugiere realizar mantenimientos periódicos a las parcelas de restauración de la RBE, ya que estas, después de su última evaluación hace 6 años, se encontraron realmente afectadas por la especie invasora *Ulex europaeus*, y por el pasto en general, lo que se vio reflejado en una gran cantidad de individuos muertos y desaparecidos.
- En el caso de estudios de monitoreo de la vegetación, fue muy útil la tecnología Field-Map tanto para el almacenamiento de la información como para la toma y procesamiento de datos, ya que con la georreferenciación de los objetos se amplía la posibilidad de estudiar las diferentes dinámicas que se pueden generar en el bosque. En cuanto al uso en campo, para bosque natural se recomienda usar la tecnología STORK, debido a la facilidad de manejarlo y ser liviano, también es necesario tener baterías de repuesto completamente cargadas y cuando se esté tomando la información evitar el uso de otros aparatos electrónicos que pueden afectar la precisión del equipo.

BIBLIOGRAFÍA

Abud, M., & Torres, A. (2016). Caracterización florística de un bosque alto andino en el Parque Nacional Natural Puracé, Cauca, Colombia. *Bol. Cient. Mus. Hist. Nat. U. de Caldas.*, 20 (1), 27-39.

Aguirre C., Hui, G., Gadow, K., & Jiménez, J. (2003). Análisis estructural de bosques naturales en Durango, México. Recuperado de: <http://www.fao.org/docrep/ARTICLE/WFC/XII/1037-B1.HTM>.

Aguirre, N., & Botero, J. (2015). Estructura poblacional y distribución espacial del roble negro (*Colombobalanus excelsa*) en fragmentos de bosque andino colombiano. *Ingenierías & Amazonia*, 8 (1), 5-13.

Alarcón, C., & Pabón, J. (2013). El cambio climático y la distribución espacial de las formaciones vegetales en Colombia. *Colombia Forestal*, 16(2), 171-185.

Aldrich P.R., Parker G.R., Ward J.S., Michler C.H. (2003). Spatial dispersion of trees in an old-growth temperate hardwood forest over 60 years of succession. *For Ecol Manage* 180, 475-491.

Alfaro, L., Paiva, G., Espinoza, H., Monteagudo, A., & Chavez, W. (2018). Dinámica, biomasa aérea y variables poblacionales de dos parcelas permanentes en bosques montanos de Wiñaywayna, Santuario Histórico de Machupicchu, Cusco, Perú. *Arnaldoa*, 25(2), 631-652.

Álvarez, E., Duque, A., Saldarriaga, J., Cabrera, K., De las salas, G., Delvalle, J., Moreno, F., Orrego, S. & Rodríguez, L. En preparación. Tree allometric biomass equations along a complex environmental gradient in tropical forests of Colombia: a test to pantropical models.

Alvarado, D., Otero, J. (2015). Distribución especial del bosque seco tropical en el Valle del Cauca, Colombia. *Acta biol. Colomb*, 20(3), 141-153.

Armenteras, D., & Rodríguez, N. (eds.). (2007). Monitoreo de los ecosistemas andinos 1985- 2005: síntesis y perspectivas. Bogotá: Instituto de Investigación Alexander von Humboldt. 174 p.

Avella, A., & Cárdenas, L. (2010). Conservación y uso sostenible de los bosques de roble en el corredor de conservación Guantiva- La Rusia- Iguaque, Departamento de Santander y Boyacá, Colombia. *Colombia Forestal*, 13(1): 5-24.

Ávila, F., Angel, S., & López, R. (2010). Diversidad y estructura de un Robledal en La Reserva Biológica Cachalú, Encino (Santander- Colombia). *Colombia Forestal*, 13(1): 87-113.

Barroterán, J., & García, L. (1986). Crecimiento y producción de biomasa de *Andropogon gayanus* Kunt en el periodo de establecimiento en sabanas de Venezuela. *Pasturas tropicales*. 8(3), 2-8.

Bayas, D. G. (2015). Diversidad florística a diferente altitud en el Ecosistema Páramo del cantón Tisaleo, provincia de Tungurahua. (Tesis de grado). Escuela Superior Politécnica de Chimborazo. Riobamba.

BirdLife International y Conservation International, Boyla, K. & Estrada, A. (2005). Áreas importantes para la conservación de las aves en los Andes Tropicales: sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad. BirdLife Conservation Series No. 14, BirdLife International and Conservation International, Quito, Ecuador. Quito, Ecuador: BirdLife International (series de conservación de BirdLife No. 14: 1-9).

Brown, S., Schroeder, P., & Kern, J. (1999). Spatial distribution of biomass in forests of the eastern USA. *Forest Ecology and Management*. 123 (1), 81-90.

Cabrero, Y., & García, A. (2015). Análisis estadístico de datos espaciales con Qgis y R. Universidad Nacional de Educación a distancia, Madrid.

Camarero, J., & Rozas, V. (2006). Técnicas de análisis espacial de patrones de superficies y detección de fronteras aplicadas en ecología forestal. *Invest Agrar: Sist Recur For*, 66-87.

Cantillo, E., Castiblanco, V., Pinilla, D., & Alvarado, C. (2008). Caracterización y Valorización del Potencial de Regeneración del Banco de Semillas Germinable de la Reserva Forestal Cárpatos (Guasca, Cundinamarca). *Colombia Forestal*, 11(1), 45 - 70.

Carvajal, D., & Calvo, J. (2013). Tasas de crecimiento, mortalidad y reclutamiento de vegetación en tres estadios sucesionales del bosque seco tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. *Revista Kurú*. 10 (25): 1-12.

Cascante, A., Meza, V. & Estrada, A. (2011). Tree turnover in a premontane tropical forest (1998-2009) in Costa Rica. *Plant Ecol.* 212: 1101-1108.

Castañeda, S., Garzón, A., Cantillo, M., Torres, M., & Silva, L. (2007). Análisis de la respuesta de ocho especies nativas del bosque alto andino ante dos métodos de propagación. *Colombia Forestal*, 10 (20), 79 - 90.

Castellanos, J., Treviño, E., Aguirre, Ó., Jiménez, J., Musalem M., & López, R. (2008). Estructura de bosques de pino pátula bajo manejo en Ixtlán de Juárez, Oaxaca, México. *Madera y bosques*, 14(2), 51-63.

Castro, P., Valladares, F., & Alonso, A. (2004). La creciente amenaza de las invasiones biológicas. *Ecosistemas*, 13(3), 61-68.

Cheng, X., An, S., Chen, J., Li, B., Liu, Y., & Liu, S. (2007). Spatial relationships among species, above-ground biomass, N, and P in degraded grasslands in Ordos Plateau, northwestern China. *Journal of Arid Environments*, 68(4), 652–667.

Clark, D. B. (2002). Los factores edáficos y la distribución de las plantas. En M. Guariguata, & G. Kattan, *Ecología y conservación de bosques neotropicales* (págs. 194-221). Costa Rica: LUR.

CONAF et al. (2017). Manual de Estudios - Cambio Climático y Bosques: Regulación Jurídica Nacional e Internacional desde un Enfoque de REDD+ y Aplicado a la Estrategia Nacional de Cambio Climático y Recursos Vegetacionales (ENCCRV) (2017-2025) de Chile. Recuperado de: https://redd.unfccc.int/uploads/4833_8_manual_de_estudios.pdf.

Condes S., 1997. Simulación de parcelas arboladas con datos del Segundo Inventario Forestal Nacional. Tesis Doctoral. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes de Madrid, 616 p.

Condes, S., & Martínez, M. (1998). Comparación entre los índices de distribución espacial de árboles más usados en el ámbito forestal. Unidad docente Dasometría. ETSI Montes-28040. Madrid, España.

Condit, R., Ashton, P., Bunyavejchewin, S., Dattaraja, H., Davies, S., Esufali, S., ... Zillio, T. (2006). The importance of demographic niches to tree diversity. *Science* 313, 98-101.

Connell, J. H. (1971). On the role of nature enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En: Den Boer, P.J., P. Gradwell Eds. Dynamics of populations. Holanda.

Constitución Política de Colombia [Const.]. (1991). Artículo 80. Título II. 2da Ed. Legis.

Cuellar, J., & Cano, L. (2017). Evaluación de los procesos de restauración ecológica en la Reserva Biológica El Encenillo. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá, Colombia.

Davies, S.J., Tan, S., LaFrankie, J.V. & Potts, M.D. (2005). Soil-related floristic variation in the hyperdiverse dipterocarp forest in Lambir Hills, Sarawak. *Pollination Ecology and Rain Forest Diversity*, Sarawak Studies (eds D.W. Roubik, S. Sakai & A. Hamid), 22–34. Springer-Verlag, New York.

De Castilho, C. V., Magnusson, W. E., de Araújo, R. N. O., Luizão, R. C. C., Luizão, F. J., Lima, A. P., & Higuchi, N. (2006). Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management*, 234(1-3), 85–96.

De la Cruz Rot M. (2006). Introducción al análisis de datos mapeados o algunas de las (muchas) cosas que puedo hacer si tengo coordenadas. *Ecosistemas*. 2006/3. Recuperado de: http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=448&Id_Categoria=1&tipo=portada.

- Del Río, M., Montes, F., Cañellas, I., & Montero, G.** (2003). Revisión: índices de diversidad estructural en masas forestales. *Invest. Agrar.: Sist. Recur. For*, 12(1), 159-176.
- Franco, M., Betancur, J., & Franco, P.** (2010). Diversidad florística y estructura de remanentes de bosque andino en la zona de amortiguación del Parque Nacional Natural de los Nevados, cordillera central colombiana. *Caldasia*, 32(1):39-63.
- Fuentes, I.** (2009). Inferencia estadística en procesos puntuales espaciales, aplicación al análisis de incendios forestales en Galicia. 133 p.
- Fundación Natura.** (s.f.). *Fundación Natura Colombia*. Recuperado de: <http://www.natura.org.co/reservas/reserva-biologica-encenillo/>.
- Gadow, K., Sánchez, S. & Álvarez, J.** (2007). Estructura y crecimiento del bosque. 280 p.
- Galindo, R., J. Betancur & J. Cárdenas.** (2003). Estructura y composición florística de cuatro bosques andinos del Santuario de flora y fauna Guanentá-Alto río Fonce, cordillera oriental Colombiana. *Caldasia*, 25(2): 313-335.
- Gómez, A., Anaya, J., & Álvares, E.** (2005). Análisis de fragmentación de los ecosistemas boscosos en una región de la cordillera central de los andes colombianos. *Ingenierías*, 4(7): 13-27.
- Gómez, L., Avila, J., & Cayuela, L.** (2013). Métodos de máxima verosimilitud en ecología y su aplicación en modelos de vecindad. *Ecosistemas*, 22(3), 12-20.
- Gómez, N.** (2014). Dinámica de las especies arbóreas de un bosque subandino en el suroccidente colombiano. Departamento de Ecología y Recursos Naturales. Universidad de Guadalajara. Autlán de Navarro, Jalisco. 93 p.
- González, M.** (2008). Estimación de la biomasa aérea y la captura de carbono en regeneración natural de *Pinus maximinoi* H.H. Moore, *Pinus oocarpa* var. *Ochoterenai* Mtz y *Quercus* sp en el norte del estado de Chiapas, México. Centro agronómico tropical de investigación y enseñanza -CATIE. Costa Rica. 97 p.

González, V., Fries, A., Zeilinger, J., Homeier, J., Paladines, J., & Bendix, J. (2018). Estimation of Above Ground Biomass in a Tropical Mountain Forest in Southern Ecuador Using Airborne LiDAR Data. *Remote Sensing*, 10(5), 1-26.

Grubb, P. (1977). The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 52, 107-145.

Guerrero, S., Paz, E., & Parrado, Á. (2010). Efecto de la intervención antrópica en la distribución de las semillas y plántulas del roble (*Quercus Humboldtii* Bonpl., Fagaceae) en la cordillera Oriental Colombiana. *Colombia Forestal*, 13(1), 163-180.

Hao, WM y Liu, M.H. (1994). Distribución espacial y temporal de la quema de biomasa tropical, *Global Biogeochem Cycles*, 8 (4), 495 - 503.

Hirobe M., Tokuchi N. & Iwatsubo G. (1998) Spatial variability of soil nitrogen transformation patterns along a forest slope in a *Cryptomeria japonica* D. Don plantation. *European Journal of Soil Biology* 34, 123–131.

Holdridge, L.R. (1966). Life Zone Ecology. Tropical Science Center.

Houghton, RA., Lawrence, KT., Hackler, JL. & Brown, S. (2001). La distribución espacial de la biomasa forestal en la Amazonía brasileña: una comparación de estimaciones. *Global Change Biology*, 7(7), 731-746.

Hubell, S.P. (2001). The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, Princeton.

Hyatt, L.A., Rosenberg, M., Howard, T., Bole, G., Fang, W., Anastasia, J., ...Gurevitch, J. (2003). The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. *Oikos*, 103(3), 590-602.

IFER- Institute of Forest Ecosystem Research. (2012). Catálogo Field-Map. República Checa.

IFER- Institute of Forest Ecosystem Research. (2016). Field Map Catalogue. Jilove y Prahý: Institute of Forest Ecosystem Research.

IFER - Institute of Forest Ecosystem Research. (2019). What is Field-Map?. Recuperado de: <https://www.fieldmap.cz/?page=fmsoftware>.

Janzen, D. H. (1970). Herbivores and number of tree species in tropical forest. *The American Naturalist*. 104, 501-528.

John, R., Dalling, J. W., Harms, K. E., Yavitt, J. B., Stallard, R. F., Mirabello, M., ... Foster, R. B. (2007). Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(3), 864–869.

Katagiri, S. & Tsutsumi, T. (1978) The relationship between site condition and circulation of nutrients in forest ecosystem (V) The difference in nutrient circulation between stands located on upper and lower part of slope. *Japanese Journal of Forest Society* 60, 195–202.

Laurance, W.F., Fearnside, P.M., Laurance, S.G., Delamonica, P., Lovejoy, T.E., Rankin-de-Merona, J.M., Chambers, J., Gascon, C. (1999). Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-scale study. *Forest Ecol. Manage.* 118, 127–138.

Ledo, A., Condés, S., & Montes, F. (2012). Revisión de índices de distribución espacial usados en inventarios forestales y su aplicación en bosques tropicales. *Rev. Perú. biol.*, 19(1), 113-124.

León, J., Vélez, g., & Yepes, A. (2009). Estructura y composición florística de tres robleales en la región norte de la cordillera central de Colombia. *Biología tropical.*, 57(4): 1165-1182.

Lin, D., Jiangshan, L., HC, M.-L., Mi, X., & Ma, K. (2012). Topographic Variation in Aboveground Biomass in a Subtropical Evergreen Broad-Leaved Forest in China. *PLOS ONE*, 8(5).

López, G. (2015). Análisis de la diversidad funcional en bosques secundarios altoandinos y su relación con el almacenamiento de carbono. Tesis de maestría: Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá, Colombia.

- Martínez, J., Isaza, C., & Betancur, J.** (2019). Distribución espacial y estructura de la población de *Pitcairnia huilensis* (Bromeliaceae) en el valle alto del río Magdalena (Huila, Colombia). *Caldasia* 41(1), 165-178.
- Malhi, Y., Baker, T.R., Phillips, O.L., Almeida, S., Alvarez, E.** (2004). The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Global Change Biology* 10, 563–591.
- McEwan, R. W., Lin, Y.-C., Sun, I.-F., Hsieh, C.-F., Su, S.-H., Chang, L.-W., ... Chiang, J.-M.** (2011). Topographic and biotic regulation of aboveground carbon storage in subtropical broad-leaved forests of Taiwan. *Forest Ecology and Management*, 262(9), 1817–1825.
- Ministerio de Tecnologías de la Información y las Comunicaciones (MinTIC).** (2019). Sector académico. Recuperado de: <https://www.mintic.gov.co/portal/604/w3-propertyvalue-1059.html>.
- Montañez, R., Escudero, C., & Duque, A.** (2010). Patrones de Distribución Espacial de Especies Arbóreas en Bosques de Alta Montaña del Departamento de Antioquia, Colombia. *Rev. Fac. Nac. Agron. Medellín* 63 (2), 5629-5638
- Mora, C., Buendía, E., Rubio, E., Alanís, E., & Treviño, E.** (2016). Distribución espacial, composición y estructura de un matorral en el noreste de México. *Revista fitotecnia mexicana*, 39(1), 87-95.
- Moreno, C.** (2001). Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, 84 pp.
- Moser, G., Röderstein, M., Soethe, N., Hertel, D., & Leuschner, C.** (2008). Altitudinal Changes in Stand Structure and Biomass Allocation of Tropical Mountain Forests in Relation to Microclimate and Soil Chemistry. Gradients in a Tropical Mountain Ecosystem of Ecuador, 229–242.

Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO). (2018). El estado de los bosques del mundo-2018- Caminos forestales hacia el desarrollo sostenible. Roma. 139 p. Recuperado de: <http://www.fao.org/3/I9535EN/i9535en.pdf>

Parrado, A. (2007). Distribución espacial de semillas y plántulas de dos especies de árboles tropicales: ¿hay correspondencia entre los patrones? *Colombia forestal*, 10(20), 5-25.

Palacios, P. (2005). Patrones estructurales y distribución espacial de poblaciones de *Brosimum rubescens*, en relación con la variabilidad fisiográfica en la ribera colombiana del río Amazonas. Universidad Nacional de Colombia-sede Leticia. 119 p.

Pérez, M., & Díaz J. (2010). Estimación del carbono contenido en la biomasa forestal aérea de dos bosques andinos en los departamentos de Santander y Cundinamarca. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá, Colombia.

Phillips J.F., Duque A.J., Yepes A.P., Cabrera K.R., García M.C., Navarrete D.A., Álvarez E., Cárdenas D. (2011). Estimación de las reservas actuales (2010) de carbono almacenadas en la biomasa aérea en bosques naturales de Colombia. Estratificación, alometría y métodos analíticos. Instituto de Hidrología, Meteorología, y Estudios Ambientales -IDEAM-. Bogotá, Colombia. 68 p.

Piao Shi-Long, Fangjing-Yun, Hen, Jin-Sheng y Xiao Yu. (2004). Spatial distribution of grassland and biomass in China. *Acta Phytoecologica Sinica*. 28 (4), 491-498.

PNN. (s.f.). *Parques Nacionales Naturales de Colombia*. Recuperado el 10 de Abril de 2019, de <http://www.parquesnacionales.gov.co/portal/es/ecoturismo/reservas-de-la-sociedad-civil/>.

Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo (PNUD). (2015). Preguntas más frecuentes sobre REDD+. Recuperado de: http://www.pa.undp.org/content/dam/panama/docs/documentos/undp_pa_preguntas_frecuentes_redd.pdf.

Quinto, H., Rengifo, R., & Ramos, Y. (2009). Mortalidad y reclutamiento de árboles en un bosque pluvial tropical de Chocó (Colombia). *Rev. Fac. Nat. Agr. Medellín*, 62(1): 4855-4868.

Ramírez G. & Lücking, R. (2016). Uso de Biotipos de Líquenes Como Bioindicadores de Perturbación en Fragmentos de Bosque Alto Andino (Reserva Biológica “Encenillo”, Colombia), *Caldasia*, 38 (1), 31-52.

Rangel, Ch. (2000). Colombia diversidad biótica III. La región de vida paramuna de Colombia. Instituto Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 852 p.

Restrepo, J. (2016). Caracterización vegetal del Bosque Altoandino en diferentes estados sucesionales de la Reserva Biológica “Encenillo”, Guasca Cundinamarca. Facultad de estudios ambientales y rurales. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia. 96 p.

Ricklefs, R. (1977). Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *American Naturalist* 111, 376-381.

Rico, V. (2005). Las interacciones ecológicas y su relación con la conservación de la biodiversidad. Departamento de ecología aplicada. Instituto de Ecología A.C., Xalapa, México.

Rodríguez, Y. (2017). Patrón espacial de especies arbóreas de importancia ecológica y su relación con la altitud, pendiente y la precipitación en bosques húmedos tropicales del Pacífico colombiano. Facultad del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Maestría y manejo, uso y conservación de bosques. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. 126 p.

Rojas, W., Estévez, J., & Roncancio, N. (2008). Estructura y composición florística de remanentes de bosque húmedo tropical en el oriente de caldas, Colombia. *Bol. Cient. Museo de Historia Natural* 12, 24-37.

Romero J. (2012). El bosque Alto-Andino: una oportunidad para llevar al educando al aprendizaje significativo y a las estrategias de conservación. Maestría en enseñanza de las

ciencias exactas y naturales. Facultad de ciencias. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D.C. 207 p.

Rozas, V., & Camarero, J. (2005). Técnicas de análisis espacial de patrones de puntos aplicadas. *Invest Agrar: Sist Recur For*, 14(1), 79-97.

Rubio, E., González, M., Himmelsbach, W., Ávila, D., Alanís, E. & Jiménez, J. (2017). Patrones de distribución espacial del arbolado en un bosque mixto de pino-encino del noreste de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 8, 113-121.

Rudas G., Marcelo, D., Armenteras, D., Rodríguez, N., Morales, M.L, Delgado, C., & Sarmiento, A. (2007). Biodiversidad y actividad humana: relaciones en ecosistemas de bosque subandino en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá. 128 p.

Salinas, M. A. (2002) *Aspectos ecológicos de patrones espaciales de árboles tropicales, caracteres de historia natural y tipo de hábitat en una selva húmeda neotropical (Chajul Chiapas, México)*. Universidad Michoacán de San Nicolás de Hidalgo. México.

Samper, C. & Vallejo, M. (2007). Estructura y dinámica de poblaciones de plantas en un bosque andino. *Academia Colombiana Ciencia*. 31 (118): 57-68.

Sanabria, Y., & Puentes, D. (2017). Evaluación de la biomasa y captura de carbono en bosques alto andinos mediante patrones florísticos, estructurales y funcionales en la cordillera oriental, Cundinamarca. Facultad del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá, Colombia. 74 p.

Sánchez, C. (2009). Análisis de componentes principales. Recuperado de: http://eio.usc.es/eipc1/BASE/BASEMASTER/FORMULARIOS-PHP/MATERIALESMATER/Mat_14_master0809multi-tema5.pdf.

Sánchez, J. & Ramírez, L. (2017). Potencial de captura de carbono en bosque tropical y alto andino en 4 municipios de la jurisdicción de CORPOCHIVOR. Facultad del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá, Colombia. 53 p.

Sarmiento, C., y León, O. (2015). Transición bosque–páramo. Bases conceptuales y métodos para su identificación en los Andes colombianos. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 156 p.

Sierra, C. Harmon, M., Moreno, F., Orrego, S., & Del Valle, J. (2007). Spatial and temporal variability of net ecosystem production in a tropical forest: testing the hypothesis of a significant carbon sink. *Global Change Biology* 13(4),838-853.

Sistema de Información Ambiental de Colombia (SIAC). (s.f.). ¿Qué es el sistema de monitoreo de bosques y carbono para Colombia – SMBYC?. Recuperado de: <http://www.siac.gov.co/>.

Sollins, P. (1998). Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter?, *Ecology*, 79(1), 23–30.

Spracklen, D. & Righelato, R. (2016). Carbon storage and sequestration of re-growing montane forests in southern Ecuador. *Forest Ecology and Management* 364, 139-144.

Tanner, L., Wilckens, M., Morgan, N., & Johnson, K. (2016). Biomass and Soil Carbon Stocks in Wet Montane Forest, Monteverde Region, Costa Rica: Assessments and Challenges for Quantifying Accumulation Rates. *International Journal of Forestry Research*.

Tateno, R., & Takeda, H. (2003). Forest structure and tree species distribution in relation to topography-mediated heterogeneity of soil nitrogen and light at the forest floor. *Ecological Research*, 18(5), 559–571.

Vallejo, M. I., & Galeano, G. (2009). Cambios a corto plazo en los patrones de distribución espacial de nueve especies de plantas comunes en un bosque nublado al sur-occidente de Colombia. *Caldasia*, 31(1), 77-98.

Vásquez, M. (2013). Dinámica y Biomasa fustal de un bosque: Una aproximación a su función ecológica. Facultad del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá, Colombia. 80 p.

Velasco, P., & Vargas, O. (2008). Problemática de los bosques alto andinos. En O. Vargas, & G. d. ecológica (Ed.), Estrategias para la restauración ecológica del bosque alto andino; El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca (págs. 41-56). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.

Velásquez, J., Maniguaje, N., & Duque, A. (2012). Diversidad y dinámica de un bosque subandino de altitud en la región norte de los Andes colombianos. *Revista de Biología Tropical*, 60(2), 943-952.

Vera, D. (2016). Patrones de distribución espacial y representatividad de las especies arbóreas presentes en los territorios de Chile y Argentina. Facultad de Arquitectura y urbanismo. Universidad de Chile. Santiago, Chile. 168 p.

Vitousek P. M. & Howarth R. W. (1991) Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry* 13, 87–115.

Xu, Y., Franklin, S. B., Wang, Q., Shi, Z., Luo, Y., Lu, Z., ... Jiang, M. (2015). Topographic and biotic factors determine forest biomass spatial distribution in a subtropical mountain moist forest. *Forest Ecology and Management*, 357, 95–103.

Yepes A.P., Navarrete D.A., Duque A.J., Phillips J.F., Cabrera K.R., Álvarez, E., García, M.C., & Ordoñez, M.F. (2011). Protocolo para la estimación nacional y subnacional de biomasa - carbono en Colombia. Instituto de Hidrología, Meteorología, y Estudios Ambientales-IDEAM-. Bogotá D.C., Colombia. 162 p.

Ward J.S., Parker G.R., Ferrandino F.J. (1996). Long-term spatial dynamics in an old-growth deciduous forest. *For Ecol Manage* 83, 189-202.

ANEXOS

Anexo 1. Estructura de la base de datos Encenillo_13 en FieldMap Extensión Project Manager.

Parcela	[Plot identification]		
Magnetic_decl_deg	<i>number</i>	5	1
<i>Attribute description:</i>			
<i>Nombre: Estrato</i>			
<i>Descripción: Corresponde al estrato al que corresponde la parcela.</i>			
<i>Categorías:</i>			
<i>Bosque Primario: Corresponde a la parcela permanente de 1 ha.</i>			
<i>Proceso de restauración 1: P. Restauración Iniciado entre 2011 - 2012</i>			
<i>Proceso de restauración 2: P. Restauración Iniciado entre 2013 - 2014</i>			
<i>Proceso de restauración 3: P. Restauración Iniciado entre 2015 - 2016</i>			
Name	<i>string</i>		
<i>Attribute description:</i>			
<i>Nombre de Parcela</i>			
Estrato	<i>lookup</i>	"Estrat"	
<i>Attribute description:</i>			
<i>Numero de Parcela</i>			
N_Parcels	<i>lookup</i>	"Parc"	
<i>Attribute description:</i>			
<i>Numero de Parcela</i>			
Coord_Norte	<i>string</i>	20	
Coord_Oeste	<i>string</i>	20	
Altitud	<i>number</i>	4	0
<i>Attribute description:</i>			
<i>Altura sobre el nivel del mar</i>			
<i>Unidad: Metros sobre el nivel del mar (m.s.n.m.)</i>			
Municipio	<i>lookup</i>	"Mun"	
<i>Attribute description:</i>			
<i>Municipio dentro del cual se encuentra la parcela.</i>			
Zona_Vida	<i>lookup</i>	"ZVida"	
<i>Attribute description:</i>			
<i>Zona de vida dentro de la cual se encuentra la parcela, de acuerdo al sistema de clasificación de --Habitaje.</i>			
Pendiente	<i>number</i>	5	2
<i>Attribute description:</i>			
<i>Pendiente promedio de la parcela en porcentaje (%)</i>			
<i>Se halla por medio del SIG Arcgis.</i>			
Fecha_I	<i>date-time</i>		
<i>Attribute description:</i>			
<i>Fecha y hora de inicio de la medición de la parcela.</i>			
Fecha_F	<i>date-time</i>		
<i>Attribute description:</i>			
<i>Fecha y Hora de finalización del levantamiento de la parcela.</i>			
Observaciones	<i>string</i>	200	
Datos	<i>blob</i>		

Arbol_13	[Tree]		
DBH_mm	<i>number</i>	4	0
<i>Attribute description:</i>			
<i>DMF en milímetros (mm)</i>			
Height_m	<i>height</i>		
<i>Attribute description:</i>			
<i>Altura de la base del Arbol hasta el apice de la copa (m)</i>			
NSubparcela	<i>lookup</i>	"Subparc"	
<i>Attribute description:</i>			
<i>Numero de Subparcela dentro de la que se encuentra el individuo</i>			
N_Ind	<i>number</i>	4	0
<i>Attribute description:</i>			
<i>Numero de Individuo marcado en campo</i>			
Codigo	<i>number</i>	4	0
<i>Attribute description:</i>			
<i>Código del individuo siguiendo la marcación realizada en campo en medidores anteriores.</i>			
<i>NOTA: Este atributo aplica únicamente para las parcelas censuadas por Queller y Tejano en las estratos de proceso de restauración.</i>			
Placa	<i>string</i>	10	
<i>Attribute description:</i>			
<i>Numero de placa con la que se encuentra marcado el individuo en campo.</i>			

	<p>Species <i>lookup</i> "N_Cient"</p> <p><i>Atributo description:</i> Nombre científico de la especie a la que pertenece el individuo. NOTA: En caso de que no sea posible lograr la identificación de la especie en campo, colocar el --opcion sp.</p> <p>N_Coman <i>cond lookup</i> "N_Coman" <i>master key/atrib:</i> Arbol_18/Species</p> <p>Familia <i>cond lookup</i> "Famili" <i>master key/atrib:</i> Arbol_18/Species</p> <p>Db <i>cond lookup</i> "DenB" <i>master key/atrib:</i> Arbol_18/Species</p> <p>Estado <i>lookup</i> "Estado_Arb"</p> <p>Bifurcacion <i>lookup</i> "Bifurcacion"</p> <p><i>Atributo description:</i> Atributo que permite evaluar si el individuo se encuentra bifurcado o no. y si dicha bifurcacion se da por encima o por debajo de 1,30m de altura. NOTA: En caso de estar bifurcado por debajo del DMP (ms), Emergen una ventana adicional donde se debe registrar el DMP y la altura a la que se tomo la medicion del DMP en m por cada bifurcacion del Arbol. NOTA: Para el caso anterior, el DBH de la capa arbol corresponde al promedio de los DMP de las ramas vivas y se calcula automaticamente por Scripts.</p> <p>Reclutado <i>string</i> 20</p> <p>Observaciones <i>string</i> 200</p>	
< Ramas_18	<p><i>conditional layer appearance</i> 3 <i>master field</i> Bifurcacion Si, por debajo del DMP?</p> <p>N_Rama <i>lookup</i> "N_Ramab" <i>Atributo description:</i> Numero de Ramificacion marcado en campo.</p> <p>Estado <i>lookup</i> "EstadoRama"</p> <p>DAFR <i>number</i> 4 0 <i>Atributo description:</i> Diámetro de la ramificación en milímetros (mm)</p> <p>Reclutado <i>number</i> 5 0</p> <p>Observaciones <i>string</i> 100</p>	[Data]
< Sanidad_18	<p><i>conditional layer appearance</i> 2 <i>master field</i> Sanidad Afectado</p> <p>Organo <i>lookup</i> "Organo_Afectado" <i>Atributo description:</i> Organo Afectado</p> <p>Agente <i>lookup</i> "Agent_Causal" <i>Atributo description:</i> Agente que afecta o afecta el organo indicado</p> <p>Severidad <i>lookup</i> "Severid" <i>Atributo description:</i> Grado de afectacion generado sobre el o los organos afectados en general.</p> <p>Observaciones <i>string</i> 100</p>	[Data]
< Arbol_Caido	<p>N_Subparcela <i>lookup</i> "Subparc" ID_Altavrio <i>number</i> 3 0 <i>Atributo description:</i> Numero de debito registrado en campo.</p> <p>ID_Arbol <i>number</i> 3 0 <i>Atributo description:</i> Numero del Arbol cuando esta vivo, si fue registrado en mediciones anteriores. En caso de que el arbol no haya sido muestreado en mediciones anteriores, no colocar ningun valor.</p> <p>N_Arbol <i>number</i> 4 0</p> <p>Placa <i>number</i> 7 0</p> <p>N_Cientifico <i>lookup</i> "N_Cient"</p>	[DeadWood]

Retorna use-to-use <

Retorna use-to-use <

	M_Coman	<i>cond. lookup</i>	"M_Coma"	
	<i>master layer/atrib: Arbol_Caido / M_Cientifico</i>			
	Familia	<i>cond. lookup</i>	"Familia"	
	<i>master layer/atrib: Arbol_Caido / M_Cientifico</i>			
	Dt	<i>cond. lookup</i>	"DtB"	
	<i>master layer/atrib: Arbol_Caido / M_Cientifico</i>			
	GDescom	<i>lookup</i>	"GDescomp"	
	<i>Attribute description:</i>			
	Grado de descomposicion del individuo. Presenta las siguientes caracteristicas:			
	1. Recientemente Muerto: Material con madera solida y corteza rigida que aun presenta ramas y hojas.			
	2. Madera Solida y corteza rigida: sin ramas ni hojas.			
	3. Madera solida y corteza podrida.			
	4. Material medianamente podrido: Madera y corteza en estado de putrefaccion tal que se desprende al ->ser pateado			
	5. Material podrido y pulverizado: Material en alto grado de descomposicion que se desprende y ->pulveriza facilmente con la mano			
	Observaciones	<i>string</i>	100	
← Estacas				[Point]
	M_Estaca	<i>number</i>	3	0
	<i>Attribute description:</i>			
	Numero de estaca de acuerdo al espesor			
	Cod_Estaca	<i>lookup</i>	"Estac"	
	<i>Attribute description:</i>			
	Codigo de la estaca correspondiente al o los cuadrantes que colindan directamente con la estaca			
	Observaciones	<i>string</i>	50	
← Objeto				[Polygon]
	M_Objeto	<i>number</i>	3	0
	M_Subparcela	<i>lookup</i>	"Subparc"	
	<i>Attribute description:</i>			
	Indique el numero de subparcela dentro de la que se encuentra el objeto.			
	NOTA: En caso de encontrarse dentro de mas de 1 subparcela, indicar la subparcela en la que mayor ->porcentaje de area presente el objeto.			
	Tipo_Obj	<i>string</i>	20	
	<i>Attribute description:</i>			
	Ej: Piedra, Almacenamiento rocas, etc...			
	Observaciones	<i>string</i>	100	