ESTRUCTURA DE UN BOSQUE DE NIEBLA EN LA CORDILLERA OCCIDENTAL, VALLE DEL CAUCA, COLOMBIA.

Por
Gustavo Kattan
Carla Restrepo
Manuel Giraldo

Departamento de Biologia,
Universidad del Valle.
Cali, Colombia.

RESUMEN

Se presenta un estudio estructural y florístico de un bosque de niebla (bosque muy húmedo montano bajo) a 2150 msnm. en la vertiente oriental de la Cordillera Occidental. Se trabajó sobre una parcela de 1456 M2 en la cual se identificaron los individuos y se midió el perímetro a la altura del pecho y la altura de la copa de aquellos de más de 2 m. de altura. Con estos datos se estimó la biomasa y se determinó la estratificación del bosque. La biomasa estimada resultó ser inferior a la de bosques comparables en el mundo. Se establecieron cuatro estratos, a partir de los dos metros, caracterizados por su composición florística y altura, y un quinto formado por dos árboles emergentes. El sotobosque está formado por plantas herbáceas y plántulas de menos de dos metros. La presencia en todos los estratos de árboles juveniles, de especies tanto de crecimiento secundario como de bosque maduro, junto con la biomasa estimada, indican que el bosque se encuentra en un estado avanzado de sucesión.

ABSTRACT

A structural and floristics study of a cloud forest (very humid lower montane forest) at 2150 m. in the eastern drainage of the Western Cordillera of Colombia is presented. In a plot of 1456 M2 individuals were identified and girth at breast height and crown height of the individuals over 2 m. were measured. Based on these data biomass was estimated and the story structure was determined. Estimated biomass was lower than that of comparable forests in the world. Starting from two meters four stories were established, characterized by their floristic composition and height, and a fifth one formed by two emergent trees. The ground story is formed by herbs and saplings of less than two meters. The presence in all the stories of juvenile trees of characteristic mature and second growth forest, together with the low estimated biomass, indicate that the forest is in an advanced succesion stage.

INTRODUCCION

A pesar de que existe abundante literatura sobre diferentes aspectos de la ecología de los bosques tropicales (UNESCO 1978), la información disponible sobre bosques de montaña es escasa. La mayoría de los trabajos han sido realizados en bosques pluviales de tierras bajas ("Lowland Rain Forests" sensu Richards 1952), debido principalmente al interés comercial de sus maderas y a que representan las mayores extensiones de bosque tropical en América (Amazonia), Africa Ecuatorial y Extremo Oriente (Malasia, Nueva Guinea). Aun así, se requieren más estudios sobre dinámica y ecofisiología de estos bosques. El desconocimiento de la ecología básica de los bosques es aun más notorio en los Andes, especialmente en Colombia, donde a duras penas existen algunos estudios florísticos como los de Cuatrecasas (1958), y algunos trabajos generales de clasificación de formaciones vegetales, como los de Espinal (1968) e IGAC (1977).

El interés que presentan los bosques andinos es múltiple. Es bien reconocida su importancia como generadores y reguladores de las fuentes de agua. Su destrucción sólo genera erosión y en cambio significa la desaparición de interesantísimas formas de flora y fauna. La lentitud y las características especiales de regeneración de los bosques tropicales (Bazzaz y Picket 1980; Hartshorn 1980) y la velocidad con que son destruídos, justifican la consideración de Gómez-Pompa **et al.** (1972), de que se trata de un recurso no renovable. Se hace pues imprescindible la realización de estudios ecológicos en bosques de montaña, que permitan conocer su estructura y funcionamiento.

Los bosques pueden ser estudiados desde diferentes puntos de vista. Los estudios florísticos y fitosociológicos tienen sólo interés regional, además de que la caracterización de bosques como asociaciones vegetales se hace muy difícil en los trópicos, en donde la diversidad es muy alta y en general no existen especies dominantes (Knight 1975; Hall y Swaine 1976). Quizás la mejor manera de estudiarlos es por su estructura, lo cual permite clasificarlos y hacer comparaciones entre diferentes tipos de bosque. Según Richards (1952), a pesar de las diferencias en composición florística, bajo condiciones ambientales similares los bosques tropicales del mundo presentan una estructura muy parecida. Los estudios estructurales son además relativamente fáciles de hacer y aportan información básica de mucho interés. Los estudios fisionómicos, por otra parte, son también de mucha utilidad en la clasificación y comparación, principalmente desde el punto de vista ecofisiológico.

Existen varios sistemas de clasificación de bosques tropicales. El sistema estructural de Richards (1952) clasifica los bosques pluviales como Tropicales, Submontanos y Montanos. Grubb **et al** (1963) proponen un sistema basado en características fisionómicas, que se muestran en la tabla 1. El sistema mejor conocido y quizás más conveniente debido a su universalidad, ya que permite caracterizar cualquier tipo de comunidad o formación vegetal, es el de Holdridge. Este sistema está ampliamente explicado en IGAC (1977).

Tabla 1. Tipos de bosque en la clasificación de Grubb et al. (1963).

	Bosque pluvial de tierras bajas	Bosque pluvial montano bajo	Bosque pluvial montano alto	Bosque pluvial subalpino
Altura del dosel (emergentes)	25-45 m. (67 m.)	15-33 m. (45 m.)	1.5-18 m. (26 m.)	1.5-9 m. (15 m.)
Clase de hoja dominante	mesófila	notófila o mesófila	micrófila	nanófila
Raíces tablares	frecuentes y grandes	infrecuentes y/o pequeñas	generalmente ausentes	ausentes
Arboles cauliflоros	frecuentes	raros	ausentes	ausentes
Hojas compuestas	abundantes	ocasionales	pocas	ausentes
Epífitas vasculares	frecuentes	abundantes	frecuentes	ocasionales

En este trabajo se presentan algunos datos básicos sobre la organización estructural y florística de un bosque de niebla en la Cordillera Occidental, Valle del Cauca, y se hacen comparaciones hasta donde es posible con otros bosques tropicales. La denominación de bosque de niebla es de poco valor clasificativo, y se refiere únicamente a la característica de estar regularmente envuelto en niebla y nubes bajas (Sugden y Robins 1979). Grubb y Whitmore (1966) consideran que la cubierta nubosa es un factor de gran importancia en la determinación de la fisionomía del bosque.

AREA DE ESTUDIO Y METODOS

El área de estudio está localizada en el Cerro de San Antonio, o de La Horqueta, inmediatamente al occidente de Cali, al cual se tiene acceso por una carretera secundaria que se desvía en el km. 15 de la carretera Cali-Buenaventura (Fig. 1). El Cerro conserva aproximadamente unas 600 ha. de bosque. Las coordenadas del bosque son 76°38'W y 3°30' N y se encuentra entre los 1800 y 2200 msnm. Es área protegida por formar parte de la Zona de Reserva Forestal de la Cuenca Hidrográfica del Río Cali, por Resolución No. 9 de Diciembre 3 de 1938, del Ministerio de la Economía Nacional.

En el sistema Holdridge el bosque de San Antonio se clasifica como bosque muy húmedo montano bajo (bmh-MB), con los siguientes límites climáticos: biotemperatura anual media entre 12° y 18°C y promedio anual de lluvias de 2000-4000 mm. (Espinal 1968). Existen dos picos de lluvia en los meses de abril - mayo y octubre - noviembre (Fig. 2). Característicamente en las tardes el bosque se cubre de niebla y nubes bajas, que descienden al enfriarse el aire cargado de humedad proveniente del Pacífico. En el sistema de Grubb **et al.** (1963) se clasifica como bosque pluvial montano bajo.

Aparentemente el bosque de San Antonio y las áreas vecinas fueron sometidas hace algunas décadas a la tala para obtener maderas de aserrío y carbón. En la actualidad la región se dedica principalmente a fincas de recreo que permanecen desocupadas buena parte del año. Las principales actividades son el cultivo de hortalizas y la ganadería en pequeña escala. La explotación del bosque aparentemente se limita a la extracción de leña y tierra de capote. San Antonio forma parte de pequeños remanentes de un bosque que antiguamente cubría en su totalidad las cuchillas de la cordillera y en los cuales era abundante y diversa la fauna silvestre.

Para realizar el estudio de la flora se delimitó, con ayuda de decámetro y brújula, una parcela de 28 x 52 m. a 2150 m.snm. Cada planta se numeraba con una etiqueta de cartulina embebida en parafina y se medía su perímetro a la altura del pecho (PAP) y su altura de copa. La altura se estimó a ojo, habiéndose entrenado primero los observadores con alturas conocidas. La identificación de las plantas se hizo en el campo hasta donde era posible (en general fue posible conocer los géneros, pero en algunos casos tan sólo la familia). Inicialmente se marcaban todas las plantas que tuvieran más de dos metros de altura. Posteriormente, debido a la complejidad del trabajo, sólo se numeraron detalladamente en el 60% de la parcela. En el 40% restante se incluyeron sólo las plantas de más de 2 m. y PAP 21 cm. Para el estudio del sotobosque se delimitaron tres parcelas de 2 x 2 m. en las que se registraron los individuos de menos de 2 m. de altura.

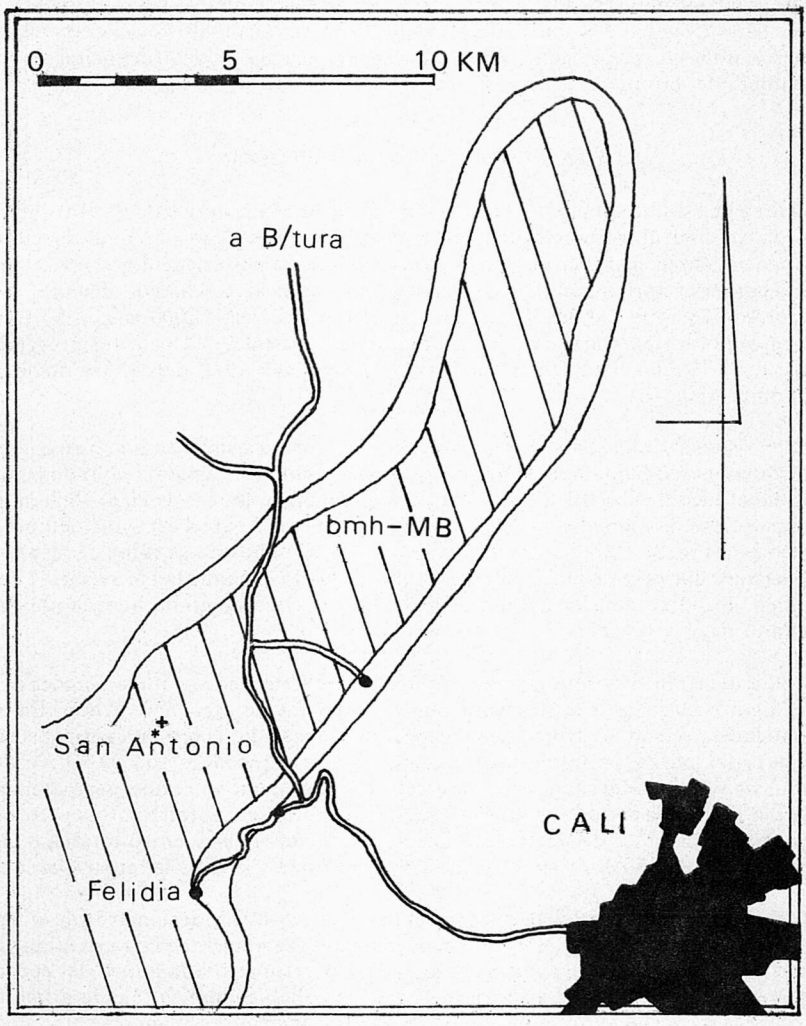

Fig. 1. Franja de bosque muy húmedo montano bajo (bmh-MB) y localización del Cerro de San Antonio, o de La Horqueta. El asterisco muestra la localización aproximada del área de trabajo. Tomado del mapa de Formaciones Vegetales del Valle del Cauca (Espinal 1968).

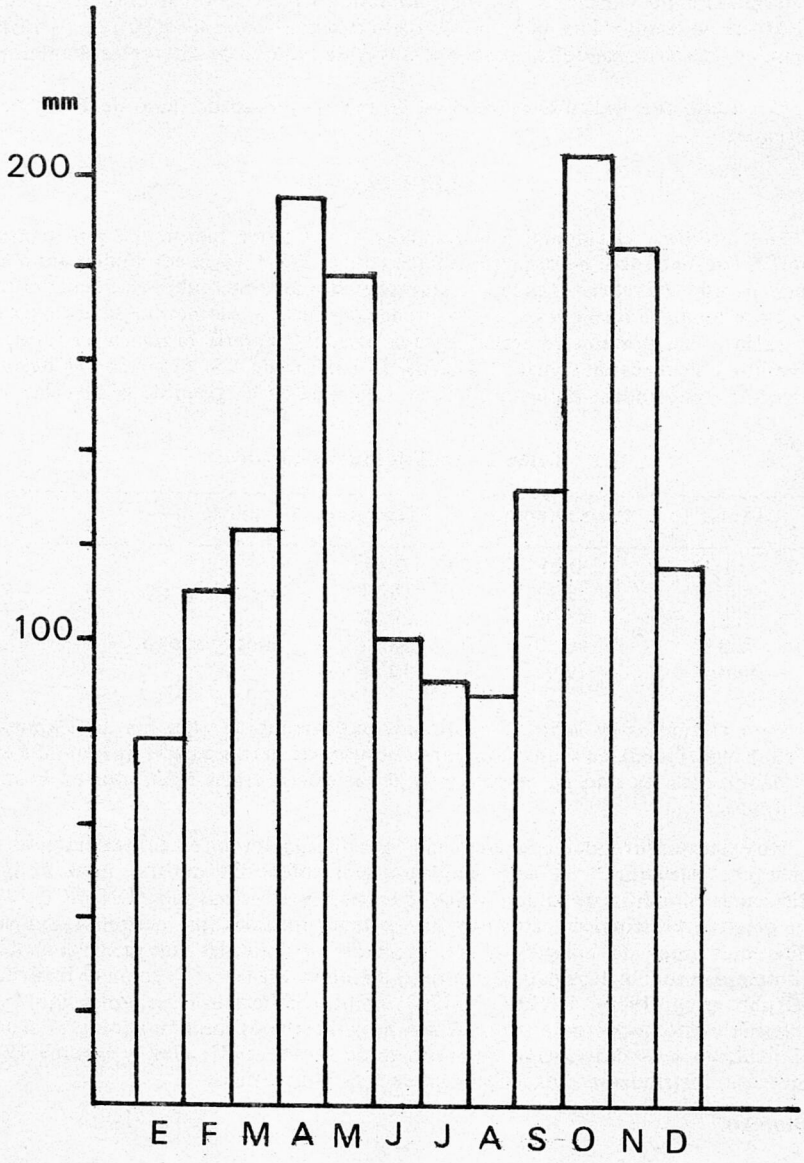

Fig. 2. Datos pluviométricos de la Estación San Pablo (76°27' W, 3°30' N), 1871 msnm, hoya hidrográfica del Río Aguacatal, años 1970-1982 (CVC, Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca).

Se tomaron cinco muestras de suelo, libres en lo posible de hojarasca, para determinar el pH y hacer un análisis granulométrico. El pH se calculó con un equipo LaMotte de campo. Las muestras de suelo fueron secadas a 300°C por 12 horas y pesadas. Posteriormente se pasaron a través de tamices de diferentes diámetros.

El estudio fue realizado entre el 30 de marzo y el 23 de junio de 1982, en 10 jornadas.

RESULTADOS

La Cordillera Occidental está formada en su parte más joven por el grupo porfirítico-diabásico, de origen cretácico (Burgl 1961), en la actualidad altamente meteorizado. Al retirar la capa de hojarasca y humus se descubre el suelo laterítico, de color amarillo o rojo. Los resultados del análisis granulométrico se presentan en la tabla 2. La porción de arena y grava presenta materia orgánica en forma de semillas y pedazos de ramas y raicillas. El pH fue de 5.4. El terreno es bastante inclinado, habiéndose descendido 28 m. en los 52 de longitud de la parcela.

Tabla 2. Análisis granulométrico

Tamiz	Peso retenido	% retenido	partículas
10	0.25	0.16	
40	29.16	18.81	arena y grava
100	45.39	29.28	
200	60.10	38.77	limo y arcilla
fondo	19.92	12.85	

Para el análisis de la flora seguiremos básicamente el esquema del trabajo de Grubb **et al.** (1963), en el cual comparan bosques de tierras bajas y de montaña en el Ecuador. Este es uno de los pocos estudios estructurales realizados en bosques andinos.

No existe uniformidad en relación a lo que debe incluir un estudio estructural, y la palabra "estructura" ha sido empleada por diferentes autores para designar diferentes conjuntos de características que describen los bosques (UNESCO 1978). El objetivo principal de estos estudios es tener medidas que permitan comparar diferentes tipos de bosques, y los aspectos estructurales que generalmente se contemplan son: la densidad, la altura, el diámetro y la estratificación de los árboles (Grubb **et al.** 1963). UNESCO (1978) emplea el término "organización" para referirse a estos aspectos, además de algunos adicionales como morfología (en parte equivalente a la descripción fisionómica de Grubb 1977; Hall y Swaine 1976), biomasa. distribución espacial de las especies y diversidad.

Biomasa

Una de las características más importantes en un bosque es la biomasa. La única manera de medirla directamente es derribando toda la vegetación en un área determinada y pesándola. Por obvias razones este método no se justifica, a menos que se tengan propósitos muy precisos que requieran este dato. Una alternativa es la posibilidad de hacer estimados de biomasa. En general, para cada tipo de bosque

existe una correlación entre diámetro y altura de los árboles (UNESCO 1978) y entre biomasa y diámetro (Edwards y Grubb 1977; Tanner 1980). La principal proporción de biomasa está representada por la madera de los árboles de 7 cm. de diámetro en adelante (PAP $\geq$ 21 cm.) (Edwards y Grubb 1977). En varios tipos de bosque de tierras bajas y montanos en Nueva Guinea, Edwards y Grubb (1977) encontraron que los arbustos de 7 cm. de diámetro, las plántulas, plantas herbáceas, trepadoras y epifitas representaban menos del 5% de la biomasa total. Las hojas de los árboles grandes sumaron el 2.2% de la biomasa total. En varios tipos de bosques montanos en Jamaica, también por el método destructivo, Tanner (1980) encontró que hojas, plántulas, plantas herbáceas, trepadoras, epífitas y arbustos de menos de 1.6 cm. de radio sumaban el 5% de la biomasa.

Edwards y Grubb (1977) dan una fórmula para estimar biomasa. Para una gran variedad de árboles de diferentes tamaños, el volumen de madera para diámetros mayores de 7 cm. se puede calcular como:

$$\text{Altura} \times \text{área basal} \times 0.5 \qquad (1)$$

La gravedad específica promedio (masa seca por unidad de volumen) es de 0.6 g/cm^3. Si el valor así obtenido se multiplica por un factor de corrección, que está entre 1.1. y 1.2, se obtiene un estimado de biomasa total sobre el suelo (excluye raíces, que pueden llegar a ser cerca del 20% del total; (Tanner 1980)). Este método da estimados de biomasa con error de ± 10%.

$$\text{Area basal (DAP} \geq 7 \text{ cm.)} = 63.968.85 \text{ cm2}$$

lo cual equivale a 43.9 m2/ha. La altura de la ecuación (1) es referida por Edwards y Grubb como "altura media del dosel", la cual, multiplicada por el factor 0.5 da una "altura promedio sopesada". El volumen así calculado es de 340 m3/ha.

$$\text{Biomasa} = V \times GE \times f = 234.7 \pm 10.2 \text{ ton/ha.}$$

en donde GE es la gravedad específica y f el factor de corrección. En la tabla 4 se presentan estos datos, comparados con otros bosques montanos.

Tabla 4. Datos estructurales de varios bosques pluviales montanos. Sensu Grubb 1977 — Biomasa total (sobre el suelo): DAP $\geq$ 7 cm.

Bosque pluvial montano bajo	Area basal m2 ha-1	Altura promedio del dosel m.	Volumen m3 ha-1	Masa t ha-1	Biomasa total t ha-1
Estimado bajo *	50	15	375	225	250
Estimado alto *	40	25	500	300	360
San Antonio (2150 m.)	43.9	15.5	340	204.13	234.7±10.2
Borja† (Ecuador 1800 m.)	35.1	21.3	373.8	224.28	257.9±5.6
Jamaica ††	46-48	12-16			230

* Edwards y Grubb (1977)
† Grubb **et al.** (1963)
†† Tanner (1980)

Estratificación y Florística.

La estratificación vertical de las comunidades boscosas ha sido un concepto básico en la ecología vegetal (Smith 1973) y ha sido reconocida como una característica de los bosques tropicales (Richards 1952). La estratificación vertical lleva a la estratificación de los recursos alimenticios y microclima, y por tanto de las comunidades animales (Smith 1973). Sin embargo, el término estratificación ha sido empleado para describir 3 fenómenos relacionados: la estratificación vertical de individuos, la estratificación vertical de especies (Grubb **et al.** 1963) y la estratificación vertical de la masa de hojas (Smith 1973). En la estratificación vertical de la masa de las hojas no se tiene en cuenta la composición ni la distribución específica de los árboles individuales y se establece que el follaje del bosque está agregado en estratos verticales distintivos (e.g. Odum **et al.** 1963; MacArthur y MacArthur 1961). Cuando no se toma en cuenta ni la distribución de la masa de hojas ni la composición específica, pero sí la altura de los individuos maduros e inmaduros, se habla de la estratificación vertical de los individuos (Grubb **et al.** 1963). Si no se tienen en cuenta ni la distribución de la masa de hojas ni la distribución de alturas de los árboles inmaduros, pero sí la altura promedio de las especies arbóreas maduras o en estado de reproducción, se habla de la estratificación de especies (Sawyer y Lindsey 1971, citado por Smith 1973).

Para determinar el número de estratos en un bosque se ha empleado principalmente el método de los perfiles, y pocos han sido los trabajos en los cuales se emplean las medidas de altura total o de altura hasta la base de la copa (UNESCO 1978). La Fig. 3 muestra un perfil del bosque de San Antonio, donde se observa que existe algún tipo de estratificación, aunque resulta difícil establecer cuáles son los estratos: se alcanza a percibir uno que va hasta los 6 m., otro hasta los 10 m., y un tercero hasta los 16 m., el cual conformaría el dosel del bosque. En este perfil no cayó ningún árbol emergente.

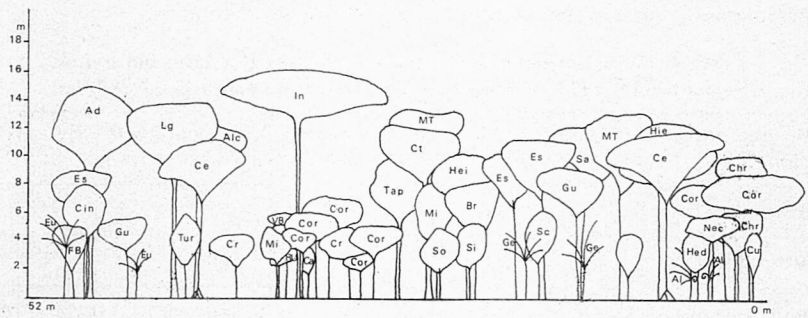

Fig. 3. Perfil de la parcela estudiada en el bosque de San Antonio. Ancho 8 m. Clave: FB Fabaceae, Cin *Cinchona.* Es *Eschweilera,* Ad *Andira,* Gu *Guarea,* Ct *Calatola,* So *Solanum,* Hie *Hieronyma,* Tur *Turpinia,* Lg *Ladenbergia,* Ce *Cecropia,* Alc *Alchornea,* MT Myrtaceae, Si *Siparuna,* Chr *Chrysochlamys,* Al *Alsophila,* Cr *Croton,* In *Inga,* Mi *Miconia,* Cor *Cordia,* Hei *Heisteria,* Sc *Schefflera,* Nec *Nectandra,* Ca *Carica,* VB Verbenaceae, RU Rubiaceae, Tap *Tapirira,* Br *Brunellia,* Sa *Saurauia,* Hed *Hedyosmum,* Cu *Cupania,* Eu *Euterpe.*

Un método que permite evidenciar más claramente los estratos es el de agrupar en clases o intervalos de altura de la copa a los individuos, tanto maduros como inmaduros, de las diferentes especies, y que sería una combinación de los tres tipos de estratificación descritos anteriormente.

Si bien es cierto que en el presente trabajo no se llegó nunca a nivel específico, por lo menos para la mayoría de los individuos se obtuvo el género y/o familia. En el trabajo de Grubb **et al.** (1963) en bosques del Ecuador se empleó parcialmente este método aunque sin tener en cuenta la composición por especies o géneros. Se partió en este trabajo de las plantas que presentaban una altura de copa mayor o igual a los 2 m. de altura, los cuales se agruparon en clases o intervalos de amplitud tres. Las plantas entre 0 y 2 m. se consideran en el sotobosque. A continuación se describen los intervalos-estratos.

Sotobosque

La vegetación del sotobosque (Fig. 4) se puede dividir en dos grupos: las plantas herbáceas, es decir aquellas que alcanzan su madurez reproductiva en este estrato, y las plántulas de arbustos y árboles, las cuales son pasajeras. De un total de 347 individuos, el 59.7% son plántulas. Las palmas y rubiáceas son los principales componentes con 28.5 y 21.6%, respectivamente. Las demás plántulas son de árboles de más de 10 m. de altura: *Ficus, Nectandra, Ocotea, Hieronyma, Siparuna, Inga, Oreopanax, Andira* y *Panopsis* contribuyen cada una con menos del 2%.

Las plantas herbáceas constituyen el 32.2% y están compuestas principalmente por helechos (varias familias) 10.6%, Gesneriaceae 8.4% y en menor grado Araceae (principalmente *Anthurium*) 4.9%. Las otras familias contribuyen menos del 2% cada una. Encontramos 29 individuos (8.4%) que no fue posible identificar y no sabemos a qué grupo pertenecen. (Ver pág. 33).

Intervalo 2-5 (Fig. 5). (Ver pág. 34)

En este intervalo cayeron 375 individuos de un total de 519, de más de dos metros, en toda la parcela y está dominado por individuos pertenecientes a la familia Rubiaceae, contribuyendo el género *Palicourea* en un 18.4% en todo el intervalo. Le sigue la familia Palmae representada casi por igual por palmas de los géneros *Geonoma* y *Euterpe* y en una proporción mucho menor por las palmitas *Bactris* y otra sin identificar, que a diferencia de las dos primeras maduran y fructifican a estas alturas y no alcanzan mayores tallas.

Las solanáceas (*Solanum* sp.) se encuentran principalmente en áreas abiertas por la caída de grandes árboles. La familia Lauraceae está representada por individuos del género *Ocotea* (0.26%) y *Nectandra* (0.53%) y otros sin identificar (3.2%). Estos pueden ser considerados como "arbolitos" pasajeros en este intervalo-estrato. Las piperáceas contribuyen con un 4% con el género *Piper* y se encuentran principalmente en áreas muy sombreadas, en donde se curvan y extienden horizontalmente.

El resto de las familias contribuye con menos del 3.46% cada una y en su mayoría corresponden a arbolitos que maduran a alturas mucho mayores: Flacourtiaceae (*Xylosma*), Icacinaceae (*Calatola*), Clusiaceae (*Chrysochlamys*), Euphorbiaceae

(*Sapium, Acalypha, Croton, Hieronyma, Alchornea*), Mimosaceae (*Inga*), Moraceae (*Ficus, Pseudolmedia, Cecropia*), Araliaceae (*Schefflera, Oreopanax*), Boraginaceae (*Cordia*), Monimiaceae (*Siparuna*), Lecythidaceae (*Eschweilera*), Sabiaceae (*Meliosma*), Saurauiaceae (*Saurauia*), Myrtaceae (*Myrcia*), Annonaceae (*Guatteria*), Brunelliaceae (*Brunellia*), Chloranthaceae (*Hedyosmum*), Myrsinaceae (*Ardisia*), Elaeocarpaceae (*Sloanea*), Meliaceae (*Guarea*), Compositae, Staphyleaceae (*Turpinia*), Rosaceae (*Prunus*) y Proteaceae.

Como determinantes de este intervalo-estrato se tendrían entonces a especies de los géneros *Palicourea, Bactris, Solanum, Carica, Piper, Miconia, Alsophila* y gesneriáceas. Los individuos restantes que contribuyen al estrato son pasajeros.

Intervalo 6-9 (Fig. 6). (Ver pág. 35).

Un total de 92 individuos cayeron en este intervalo de altura, correspondiendo el 15.2% a la familia Palmae (*Geonoma* y *Euterpe*). Le siguen las familias Rubiaceae (*Palicourea, Cinchona* y una serie de individuos no identificados) y Boraginaceae (*Cordia*).

Las siguientes familias contribuyen cada una con 5.43%: Icacinaceae (*Calatola*), Melastomataceae (*Miconia*), Lecythidaceae (*Eschweilera*) y las familias Moraceae (*Pseudolmedia, Cecropia, Clarisia*) y Saurauiaceae (*Saurauia*) con un 4.34%. Las familias Clusiaceae (*Chrysochlamys*), Araliaceae (*Oreopanax*), Myrtaceae (*Myrcia*), contribuyen cada una con 3.26%. Les siguen con un porcentaje menor o igual al 2.17% las siguientes familias: Piperaceae (*Piper*), Mimosaceae (*Inga*), Meliaceae (*Guarea*), Brunelliaceae (*Brunellia*), Verbenaceae (*Aegiphila*), Annonaceae (*Guatteria*), Flacourtiaceae, Cyatheaceae (*Alsophila*), Sabiaceae (*Meliosma*), Myrsinaceae (*Ardisia*), Staphyleaceae (*Turpinia*), Anacardiaceae (*Tapirira*), Rosaceae (*Licania*), Hippocastanaceae (*Billia*), Proteaceae (*Panopsis*) y Fabaceae.

De todos estos géneros, aquellos que florecen y fructifican o esporulan a estas alturas y no alcanzan tallas mayores son: *Geonoma, Euterpe, Palicourea, Cordia, Miconia, Oreopanax, Panopsis, Piper* y *Saurauia*. Los restantes son individuos pasajeros en este intervalo-estrato.

Intervalo 10-13 (Fig. 7). (Ver pág. 36)

Un total de 43 individuos cayeron en este intervalo, de los cuales el 16.28% corresponden a *Chrysochlamys*. El 11.62% está representado por lecitidáceas (*Eschweilera*) y lauráceas (*Ocotea* y *Nectandra*); el 9.3% por euforbiáceas (*Sapium, Hieronyma* y *Alchornea*); el 6.97% por moráceas (*Ficus* y *Cecropia*) y mirtáceas no identificadas; el 4.65% por rubiáceas (géneros no identificados), icacináceas (*Calatola*), olacáceas (*Heisteria*), mimosáceas (*Inga*) y anacardiáceas (*Tapirira*), y finalmente el 2.32% por sapindáceas (géneros no identificados), anonáceas (*Guatteria*), eleocarpáceas (*Sloanea*), bruneliáceas (*Brunellia*) y rosáceas no identificadas.

De estos, los géneros *Calatola, Heisteria, Sloanea* y *Brunellia* florecen y fructifican a estas alturas y los restantes son árboles que maduran a mayores tallas.

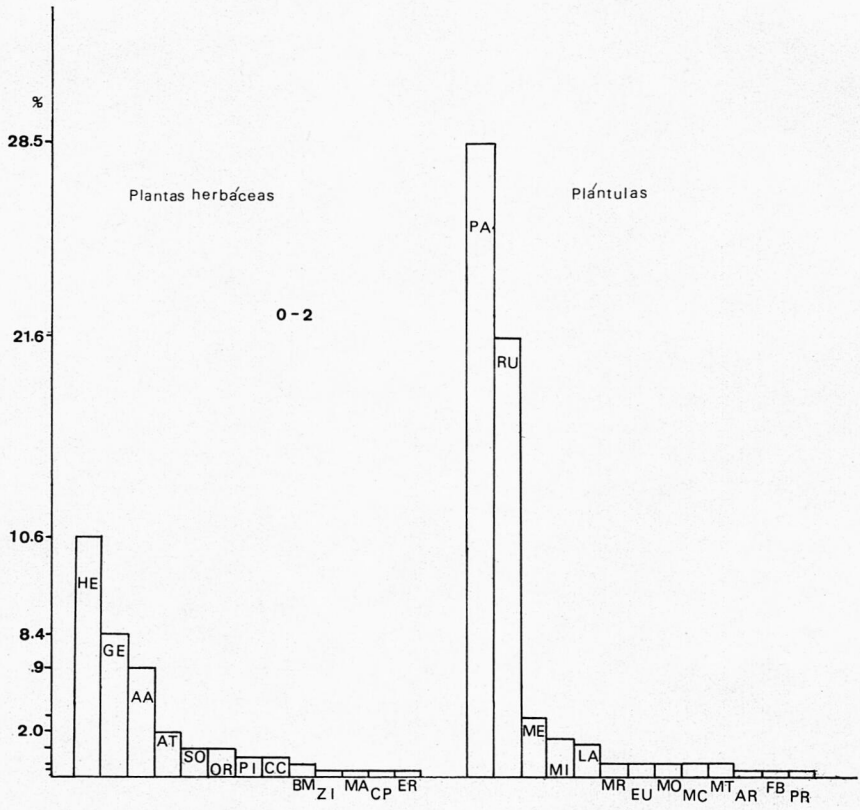

Fig. 4. Frecuencia por familias en el sotobosque (0-2 m.). Clave: Plantas herbáceas, HE helechos, GE Gesneriaceae, AA Araceae, AT Acanthaceae, SO Solanaceae, OR Orchidiaceae, PI Piperaceae, CC Cyclanthaceae, BM Bromeliaceae, ZI Zingiberaceae, MA Malphigiaceae, CP Cyperaceae, ER Ericaceae. Arbustos y arbolitos, PA Palmae, RU Rubiaceae, ME Melastomataceae, MI Mimosaceae, LA Lauraceae, MR Moraceae, EU Euphorbiaceae, MO Monimiaceae, MC Myrsinaceae, MT Myrtaceae, AR Araliaceae, FB Fabaceae, PR Proteaceae.

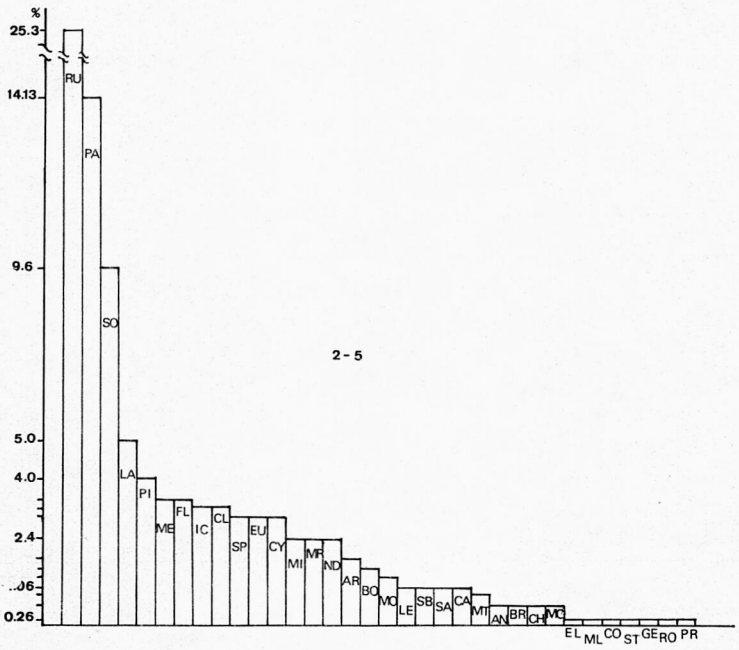

Fig. 5. Frecuencias de familias en el intervalo 2-5 m. Clave: RU Rubiaceae, PA Palmae, SO Solanaceae, LA Lauraceae, PI Piperaceae, ME Melastomataceae, FL Flacourtiaceae, IC Icacinaceae, CL Clusiaceae, SP Sapindaceae, EU Euphorbiaceae, CY Cyatheaceae, MI Mimosaceae, MR Moraceae, ND familias no determinadas, AR Araliaceae, BO Boraginaceae, MO Monimiaceae, LE Lecythidaceae, SB Sabiaceae, SA Saurauiaceae, CA Caricaceae, MY Myrtaceae, AN Anonnaceae, BR Brunelliaceae, CH Chloranthaceae, MC Myrsinaceae, EL Elaeocarpaceae, ML Meliaceae, CO Compositae, ST Staphyleaceae, GE Gesneriaceae, RO Rosaceae, PR Proteaceae.

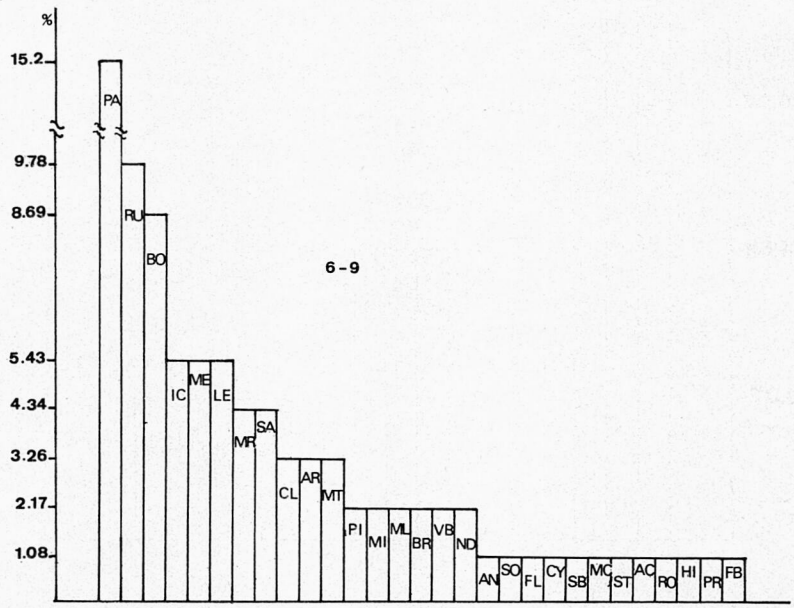

Fig. 6. Frecuencias por familias en el intervalo 6-9. Clave: PA Palmae, RU Rubiaceae, BO Boraginaceae, IC Icacinaceae, ME Melastomataceae, LE Lecythidaceae, MR Moraceae, SA Saurauiaceae, CL Clusiaceae, AR Araliaceae, MT Myrtaceae, PI Piperaceae, MI Mimosaceae, ML Meliaceae, BR Brunelliaceae, VB Verbenaceae, ND familias no determinadas, AN Annonaceae, SO Solanaceae, FL Flacourtiaceae, CY Cyatheaceae, SB Sabiaceae, MC Myrsinaceae, ST Staphyleaceae, AC Anacardiaceae, RO Rosaceae, HI Hippocastanaceae, PR Proteaceae, FB Fabaceae.

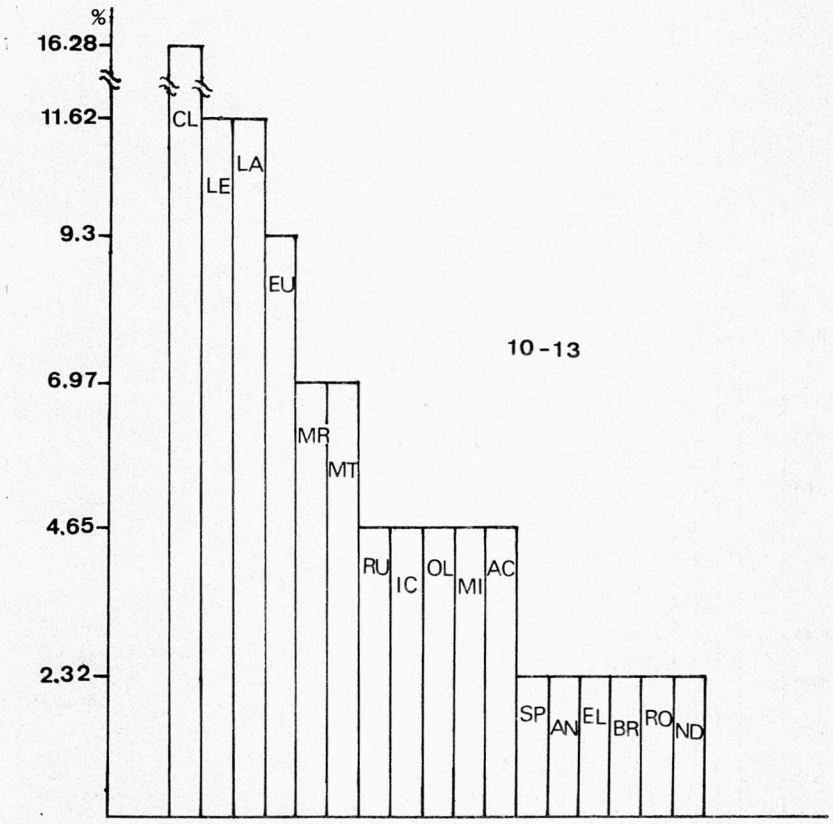

Fig. 7. Frecuencias por familias en el intervalo 10-13. Clave: CL Clusiaceae, LE Lecythidaceae, LA Lauraceae, EU Euphorbiaceae, MR Moraceae, MT Myrtaceae, RU Rubiaceae, IC Icacinaceae, OL Olacaceae, MI Mimosaceae, AC Anacardiaceae, SP Sapindaceae, AN Annonaceae, EL Elaeocarpaceae, BE Brunelliaceae, RO Rosaceae, ND familias no determinadas.

Intervalo 14-17 (Fig. 8).

Los siete árboles que cayeron en este intervalo constituyen el llamado dosel del bosque y cada familia está representada por un individuo de los siguientes géneros: *Ladenbergia, Chrysochlamys, Miconia, Guatteria, Inga* y *Andira,* los cuales alcanzan su madurez a estas alturas.

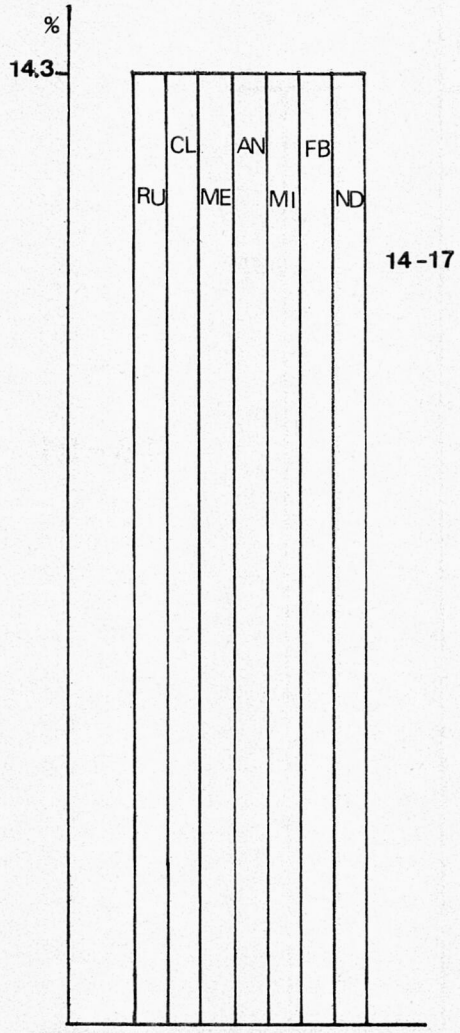

Fig. 8. Frecuencia por familias en el intervalo 14-17 m. Clave: RU Rubiaceae, CL Clusiaceae, ME Melastomataceae, AN Annonaceae, MI Mimosaceae, FB Fabaceae, ND familia no determinada.

Intervalo 18-21 (Fig. 9).

Este intervalo no constituye un estrato en sí y los árboles pueden ser considerados como emergentes. Sólo dos individuos de la parcela presentaron estas alturas: una Lecythidaceae (*Eschweilera*) y una Moraceae.

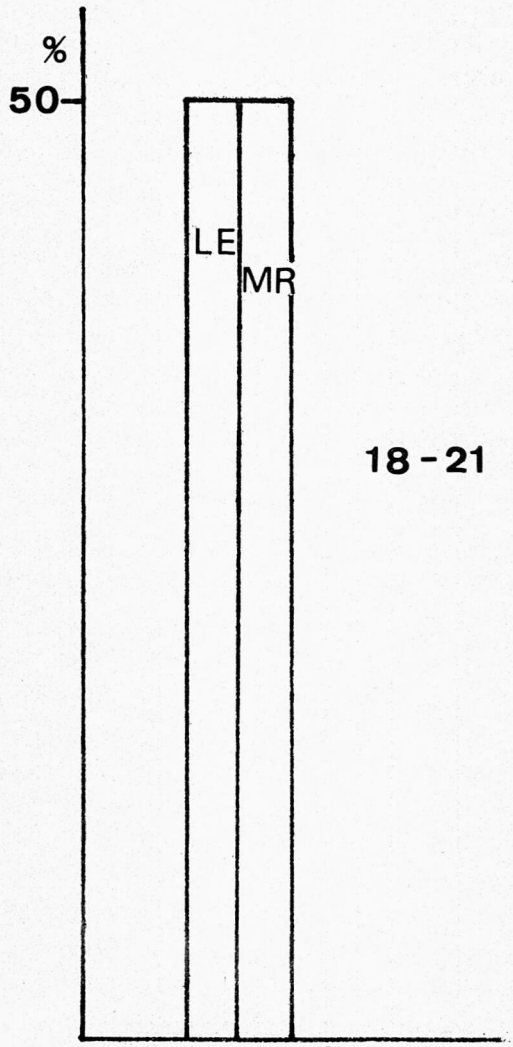

Fig. 9. Frecuencia de familias en el intervalo 18-21 m. Clave: LE Lecythidaceae, MR Moraceae.

Epífitas

Las epífitas vasculares representan una de las formas biológicas más típicas de los bosques tropicales, especialmente en los bosques de niebla, los cuales presentan la mayor abundancia y diversidad. En el bosque de San Antonio no hicimos observaciones cuantitativas de epífitas. En general están presentes, aunque no muy abundantes, orquídeas, bromeliáceas y helechos. Estos tres grupos constituyen la mayoría de las epífitas en el neotrópico (Sugden y Robins 1979; Grubb **et al.** 1963). Estas plantas son de crecimiento lento y requieren tiempo para colonizar los árboles, por lo que su presencia dependerá de la edad del bosque. En bosques maduros en el Ecuador, el 96% de los árboles en bosque montano presentaban epífitas (Grubb **et al.** 1963). Según Sugden y Robins (1979), los principales factores que afectan la distribución de epífitas son la existencia de ramas horizontales o inclinadas y la permanencia de la cobertura de niebla. La mayoría de los árboles en San Antonio presentaban también colchones de musgo, los cuales pueden conformar un sustrato para la fijación de epífitas vasculares. Entre las plantas trepadoras encontramos Araceae, *Carludovica* (Cyclanthaceae) y *Cupania* (Sapindaceae).

Regeneración

En 1938, Aubreville (citado en Knight 1975) notó que diferentes parcelas en un bosque presentaban diferente composición específica en los árboles del dosel, y que la composición en un área relativamente pequeña cambiaba continuamente en el espacio y en el tiempo. Richards (1952) observó que "... el bosque puede ser tomado como una asociación de composición fluctuante". Tratándose de bosques maduros, no es muy claro por qué cambia la composición del dosel (Janzen (1970) propone una hipótesis muy discutida). Cuando el bosque se encuentra en procesos de sucesión, la composición está cambiando, aunque en etapas tardías este cambio puede ser muy lento. Sin embargo, para períodos de estudio cortos se puede inferir si se esperan cambios en la composición, observando 1) si las especies del dosel presentan regeneración en los estratos bajos y 2) la composición específica de las plántulas presentes.

La tabla 3 muestra la composición por intervalos-estratos de los árboles del dosel y permite visualizar la representación de cada género en los distintos estratos.

Tabla 3 - Número de individuos por estratos de los árboles del dosel

	0-2	2-5	6-9	10-13	14-17	18-21
Rubiaceae						
Cinchona			1			
Ladenbergia					1	
Icacinaceae						
Calatola		11	5	2		
Clusiaceae						
Chrysochlamys		12	3	7	1	
Annonaceae						
Guatteria		1	1	1	1	

	0-2	2-5	6-9	10-13	14-17	18-21
Lecythidaceae						
Eschweilera		4	4	5		1
Mimosaceae						
Inga	6	9	2	2	1	
Elaeocarpaceae						
Sloanea		1		1		
Lauraceae						
Ocotea	3	1		2		
Nectandra	2	2	2	1		
Moraceae						
Ficus	2	4		1		
Pseudolmedia		2	1			
Cecropia		2	1	2		
Clarisia			1			
Brunelliaceae						
Brunellia		2	2	1		
Euphorbiaceae						
Sapium				1		
Croton		3				
Hieronyma	2	2		3		
Anacardiaceae						
Tapirira			1	2		
Rosaceae						
Prunus		1				
Hippocastanaceae						
Billia			1			
Fabaceae						
Andira	1				1	

DISCUSION

En la tabla 4 se presenta una comparación de datos estructurales entre diferentes bosques pluviales montanos. Los rangos dados por Edwards y Grubb (1977) para área basal y altura promedio, son obtenidos por los autores de la literatura. Con estos rangos, ellos calcularon el rango para biomasa utilizando los factores 1.1 y 1.2. Los datos de biomasa para Ecuador los calculamos a partir de los datos dados por Grubb **et al.** (1963) de altura, área basal promedio y densidad. La menor área basal y mayor altura del bosque del Ecuador probablemente se debe a que éste se encuentra a menor elevación y a menor latitud.

El bosque de San Antonio tiene un área basal que cae dentro del rango de Edwards y Grubb, aunque cercano al límite que corresponde al bosque más alto. La altura promedio del dosel de este bosque está en el límite inferior del rango, por lo cual al multiplicar por el área basal, se obtiene un volumen, masa y biomasa inferiores al estimado bajo de Edwards y Grubb. Estos valores bajos son probablemente debidos a que el bosque de San Antonio está en regeneración (véase más adelante). Es posible que por causas naturales el bosque se vea sometido a perturbaciones que lo mantienen en diferentes etapas de sucesión. Los bosques montanos en Jamaica (Tanner 1980) son maduros, pero poco desarrollados debido al terreno abrupto, y paralelamente su biomasa es baja.

La estratificación de los bosques lluviosos montanos es a menudo más obvia que la de los bosques de tierras bajas, pudiéndose desarrollar ésta cuando los árboles caen (Leigh 1975). En el caso del bosque de San Antonio, el método empleado nos permite definir, a partir de los intervalos de altura, estratos caracterizados por su composición florística, altura de copas y número de individuos. Un primer estrato arbustivo de 2 a 5 m. dominado por *Palicourea, Bactris, Solanum, Piper, Carica, Miconia* y *Alsophila.* Un segundo estrato hasta los 9 m. dominado por *Geonoma, Euterpe, Palicourea, Cordia, Miconia, Oreopanax, Panopsis, Piper* y *Saurauia.* Ambos estratos presentan numerosos árboles juveniles que con el tiempo alcanzan tallas mayores. El tercer estrato iría hasta los 13 m. y serían característicos de él los géneros *Calatola, Heisteria, Sloanea* y *Brunellia.* Nuevamente aparecen una serie de árboles que probablemente empiezan a madurar a estas alturas, pero que aun son pasajeros aquí.

El dosel del bosque o cuarto estrato iría hasta los 17 m. y se espera que con el tiempo cambie en 1) composición y 2) altura promedio. En la tabla 3 es posible observar la composición del dosel: *Inga, Guatteria* y *Andira,* que son típicos de bosques "maduros", mientras que los restantes (*Ladenbergia* y *Chrysochlamys*) son especies de crecimiento secundario. Con el tiempo estas especies estarán acompañadas por *Eschweilera, Ocotea, Nectandra, Ficus, Pseudolmedia, Clarisia, Hieronyma, Tapirira, Billia, Prunus,* que se reconocen como típicos de crecimiento primario y por *Croton, Sapium, Cecropia,* que se reconocen como de crecimiento secundario. Todos estos se sabe que alcanzan mayores tallas, aunque por ahora contribuyen únicamente a estratos más bajos.

Podemos inferir entonces que esta parcela se encuentra en un estado de sucesión que podríamos considerar secundario tardío, pues el dosel está conformado por especies "primarias" y "secundarias". Hay además abundancia de plántulas de especies reconocidas como características de bosque maduro, y que conformarán un dosel de composición diferente y de mayor altura. Brown (1919, citado en Leigh 1975) notó que en bosques bajos dipterocarpos la mayoría de las plantas del estrato herbáceo, correspondían a plántulas que con el tiempo entrarían a formar estratos superiores del bosque, mientras que en los bosques de tierras más altas y menos productivas el suelo estaba cubierto principalmente por hierbas específicas al estrato herbáceo. En nuestro caso podríamos extrapolar esto a otros estratos dentro del bosque (e.g. el estrato de 2 a 5 m. y el que va hasta los 9 m.), que presentan plantas específicas de ellos.

La altura promedio del dosel del bosque de San Antonio es baja en relación a la de otros bosques semejantes (tabla 4), y la presencia de "arbolitos" de los mismos géneros de los árboles emergentes en estratos inferiores, más el conocimiento que se tiene de que algunos árboles de los que se encuentran en el dosel y en el estrato inmediatamente inferior alcanzan tallas de más de 20 m. (Cuatrecasas 1958), nos hace pensar que con el tiempo la altura promedio del bosque, y por tanto la biomasa, aumentarán.

Un dosel conformado por más individuos y que proyecte una sombra más uniforme, va a influir sobre la estratificación inferior del bosque, haciéndola probablemente menos compleja, lo que incidiría sobre las comunidades animales. Sin embargo, Leigh (1975) menciona que la estratificación de los bosques montanos refleja también la influencia que ejercen los musgos sobre ellos. En áreas donde la neblina es frecuente (e.g. en la localidad del presente estudio), se favorece el desarrollo de colchones de musgo sobre las ramas de los árboles del dosel del bosque.

Estos musgos atrapan el agua de la neblina y mantienen la atmósfera del interior del bosque siempre húmeda, lo que a su vez limita el crecimiento de la vegetación "...creando una obvia estratificación".

AGRADECIMIENTOS

Queremos expresar nuestros más sinceros agradecimientos al profesor Isidoro Cabrera por su ayuda en la identificación de las plantas en el campo. Al profesor Héctor Jairo Martínez por sus sugerencias en el manejo de los datos. A María Dolores Heredia por la lectura del manuscrito y sus valiosas críticas. Por último al profesor Henry von Prahl por su estímulo constante.

Este trabajo fue realizado durante un curso de Manejo de Vida Silvestre, Departamento de Biología, Universidad del Valle, dictado por el profesor Fernando Castro.

REFERENCIAS CITADAS

Aubreville, A. 1938. La forêt coloniale: les forêts de l'Afrique Occidentale Francaise. Ann. Acad. Sci., Paris, 9: 1-245. (citado en Knight 1975).

Bazzaz, F.A. y S.T.A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. Ann. Rev. Ecol. Syst., 11: 287-310.

Brown, W. H. 1919. The vegetation of Philippine Mountains. Manila: Bur. Sci. 433 pp. (citado en Leigh 1975).

Burgl, H. 1961. Historia geológica de Colombia. Rev. Acad. Col. Cienc. Exact. Fís. y Nat., 11: 141-183.

Cuatrecasas, J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. Rev. Acad. Col. Cienc. Exact. Fís. y Nat., 10: 221-264.

Edwards, P. J. y P. J. Grubb. 1977. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. I. The distribution of organic matter in the vegetation and soil. J. Ecol., 65: 943-969.

Espinal, L. S. 1968. Visión ecológica del Valle del Cauca. 103 pp. Universidad del Valle, Cali.

Gómez-Pompa, A., C. Vásquez-Yanes y S. Guevara. 1972. The tropical rain forest: A nonrenewable resource. Science, 177: 762-765.

Grubb, P. J. 1977. Control forest growth and distribution on wet tropical mountains. Ann. Rev. Ecol. Syst., 8: 83-107.

Grubb, P. J., J. R. Lloyd, T. D. Pennington y T.C. Whitmore. 1963. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. I. The forest structure, physiognomy and floristics. J. Ecol., 51: 567-601.

Grubb, P. J. y T. C. Whitmore. 1966. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. II. The climate and its effects on the distribution and physiognomy of the forests. J. Ecol., 54: 303-333.

Hall, J. B. y M. D. Swaine. 1976. Classification and ecology of closed-canopy forest in Ghana. J. Ecol., 64: 913-951.

Hartshorn, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. Tropical Succession (suppl. Biotropica); 23-30.

IGAC. 1977. Zonas de vida o formaciones vegetales de Colombia. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, vol. XII, No. 11, 283 pp., Bogotá.

Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. Am. Nat., 104: 501-528.

Knight, D. H. 1975. A phytosociological analysis of species -rich tropical forest on Barro Colorado Island, Panama. Ecol. Monogr., 45: 259-284.

Leigh, E. G. 1975. Structure and climate in tropical rain forest. Ann. Rev. Ecol. Syst., 6: 67-86.

MacArthur, R. H. y J. W. MacArthur. 1961. On bird species diversity. Ecology, 42: 594-598.

Odum, H.T., B.J. Copeland y R.Z. Brown. 1963. Direct and optical assay of leaf mass of the lower rain forest of Puerto Rico., Proc. Nat. Acad. Sci., 49: 429-434.

Richards, P. W. 1952. The tropical rain forest. Cambridge University Press. 450 pp.

Sawyer, J. O. y A.A. Lindsey. 1971. Vegetation of the life zones in Costa Rica. Indiana Aca. Sci. Monogr., 2, 214 pp. (citado en Smith 1973).

Smith, A. P. 1973. Stratification of temperate and tropical forests. Am. Nat., 107: 671-683.

Sugden, A. M. y R. J. Robins. 1979. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian cloud forests, I. The distribution of the epiphytic flora. Biotropica, 11: 173-188.

Tanner, E. V. J. 1980. Studies on the biomass and productivity in a series of montane rain forests in Jamaica. J. Ecol., 68: 573-588.

UNESCO. 1978. Tropical forests ecosystems: A state of knowledge report. Natural Resources Research XIV, UNESCO, Paris, 683 pp. (Capítulo V: Organización, pp. 126-162).