

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/326681183>

GRADIENTES AMBIENTALES EN LOS BOSQUES DE ROBLE (QUERCUS HUMBOLDTII BONPL.) DE COLOMBIA: INFLUENCIA DE LA ALTITUD Y LA PRECIPITACIÓN EN LA COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y LA ESTRUCTURA DE...

Chapter · December 2017

CITATIONS

0

READS

31

5 authors, including:



[Andres Avella M.](#)

Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt

47 PUBLICATIONS 77 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



"MORPHOECOLOGICAL PATTERNS OF LEAVES IN REPRESENTATIVES ENVIRONMENTS OF THE HYDRIC AND ALTITUDINAL ECOLOGICAL SERIES OF COLOMBIA". [View project](#)



Plan Piloto de Restauración Ecológica de Bosque Seco Tropical [View project](#)

COLOMBIA

DIVERSIDAD BIÓTICA XV

Los bosques de robles (Fagaceae) en
Colombia. Composición florística, estructura,
diversidad y conservación

COLOMBIA

DIVERSIDAD BIÓTICA XV

Los bosques de robles (Fagaceae) en Colombia. Composición florística, estructura, diversidad y conservación

J. Orlando Rangel-Ch.
Editor



+30
años

Apoyo
publicación

Facultad de Ciencias
Sede Bogotá



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Bogotá, D.C.
2017

Catalogación en la publicación Universidad Nacional de Colombia

Colombia Diversidad Biótica XV. Los bosques de robles (Fagaceae) en Colombia composición florística, estructura, diversidad y conservación / editor, J. Orlando Rangel-Ch. . -- Primera edición. -- Bogotá : Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales, 2017.
311 páginas.

Incluye referencias bibliográficas e índices de tablas y figuras
ISBN 978-958-783-242-6 (rústica). -- ISBN 978-958-783-239-6 (e-book). -- ISBN 978-958-783-240-2 (impresión bajo demanda).

1. Robles 2. Fagaceae 3. Composición botánica 4. Conservación de la diversidad biológica 5. Silvicultura 6. Arboricultura 7. Agrobiodiversidad 8. Anatomía vegetal 9. Colombia I. Rangel Churio, Jesús Orlando, 1950-, editor II. Serie

CDD-23 574.509861 / 2017

EDITOR: J. Orlando Rangel-Ch.

REVISIÓN INTEGRAL DE TEXTOS:

Diego Giraldo Cañas

J. Orlando Rangel-Ch.

DISEÑO Y DIAGRAMACIÓN:

Ing. Ana Milena García M.

CARÁTULA:

Ana Milena García M.

Colombia Diversidad Biótica XV. Los bosques de robles (Fagaceae) en Colombia. Composición florística, estructura, diversidad y conservación.

© Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá, Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales

© J.O. Rangel-Ch. (ed.) 2017

© Autores varios

Prohibida la reproducción total o parcial por cualquier medio sin la autorización escrita del titular de los derechos patrimoniales

COMITÉ CIENTÍFICO

Dr. Diego Giraldo Cañas. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia.

Dr. Jaime Aguirre-C. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia.

Dr. José Luis Fernández-A. Real Jardín Botánico de Madrid. España.

Prof. Dr. Antoine M. Cleef. Universidad de Ámsterdam. Holanda.

Dr. Otto Huber. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Venezuela.

Dr. Alejandro Velásquez. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Prof. Dr. Manuel Costa. Jardín Botánico. Universidad de Valencia. España.

Primera edición, 2017

Bogotá, D.C., Colombia

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

| | |
|--------------------------------|-------------------------------|
| Rector: | Ignacio Mantilla Prada |
| Vicerrector general: | Carlos Alberto Garzón |
| Vicerrector académico: | Juan Manuel Tejeiro |
| Vicerrectora de investigación: | Carmen María Romero |
| Secretaria general: | Catalina Ramírez |
| Vicerrector de Sede-Bogotá: | Jaime Franky Rodríguez |

FACULTAD DE CIENCIAS

| | |
|------------------------------|--------------------------------|
| Decano: | Jaime Aguirre Ceballos |
| Vicedecano académico: | Giovanny Garavito |
| Vicedecano de investigación: | Álvaro Mariño Camargo |
| Secretario: | Helber de Jesús Barbosa |

INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES

| | |
|-----------|-----------------------------|
| Director: | José Carmelo Murillo |
|-----------|-----------------------------|

FUNDACIÓN NATURA

| | |
|---|-----------------------------|
| Directora ejecutiva: | Elsa Matilde Escobar |
| Subdirectora de conservación e investigación: | Clara Ligia Solano |
| Subdirector de desarrollo local y cambio global: | Roberto León Gómez |
| Subdirectora administrativa y financiera: | Catalina Espinosa |

REVISIÓN Y EVALUACIÓN DE LOS CAPÍTULOS

Profesor Dr. Antonio Galán de Mera
 Universidad CEU San Pablo
 Madrid, España

Doctor Edgar Ernesto Cantillo
 Universidad Distrital Francisco José de Caldas
 Bogotá, Colombia

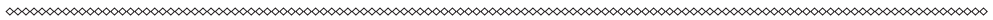
Doctor Daniel C. Dey
 USDA Forest Service Northern Research Station
 Estados Unidos

REVISIÓN Y EVALUACIÓN INTEGRAL DE TODA LA OBRA

Profesor Dr. Diego Giraldo
 Instituto de Ciencias Naturales, Universidad
 Nacional de Colombia

Profesor Dr. J. Orlando Rangel-Ch.
 Instituto de Ciencias Naturales, Universidad
 Nacional de Colombia

Cítese como: Rangel-Ch., J.O. (ed.). 2017. Colombia Diversidad Biótica XV. Los bosques de robles (Fagaceae) en Colombia. Composición florística, estructura, diversidad y conservación. Universidad Nacional de Colombia - Instituto de Ciencias Naturales. 311 pp. Bogotá D.C.

**AGRADECIMIENTOS**

A mi familia que siempre me animó. A mi madre, a mi padre y hermanos por su ejemplo, sus sabias palabras, su apoyo constante, sus palabras de aliento y por siempre querer lo mejor para mí. A Paola por su constante apoyo. A las familias y amigos campesinos con quienes tuve la oportunidad de compartir varias jornadas de trabajo y de reflexión. A mis amigos y compañeros de trabajo de la Universidad Nacional de Colombia y de la Fundación Natura, con quienes he conocido y recorrido hermosas selvas, paisajes, y personas; ellos me han ayudado a formarme y a continuar en la hermosa misión de la conservación de la vida. (Andrés Avella Muñoz).

Al grupo de investigación Biodiversidad y Conservación, al Instituto de Ciencias Naturales y a la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional de Colombia que me ha acogido durante las últimas tres décadas. A la directora de la Fundación Natura, Dra. Elsa Matilde Escobar por su gran apoyo; al señor decano de la Facultad de Ciencias, Dr. Jaime Aguirre-C., por la confianza y apoyo al grupo de investigación y su interés en la divulgación de los resultados. A los colegas del grupo Ecoandes. A la ingeniera Ana Milena García y a Mónica Alejandra Parra por su apoyo en las fases de preparación, revisión y edición de los textos. A los colegas evaluadores por su excelente labor que mejoró la presentación final.

LISTA DE AUTORES

Avella M., Andrés

Instituto de Ciencias Naturales
Universidad Nacional de Colombia
Fundación Natura
eaavella@yahoo.com

Ávila, Fabio A.

Jardín Botánico Guillermo Piñeres
Turbaco, Bolívar, Colombia
fabio.botaniske@gmail.com

Dey, Daniel C.

USDA-United States Department of Agriculture
Forest Service
Northern Research Station
ddey@fs.fed.us

Kabrick, John M.

USDA-United States Department of Agriculture
Forest Service
Northern Research Station
jkabrick@fs.fed.us

Lazaro Toro, Juan

Corporación Autónoma Regional de Antioquia
(Corantioquia)
jtoro@corantioquia.gov.co

Parra, Cesar

Universidad Nacional de Colombia, Sede
Medellín.
cparraal74@gmail.com

Rangel-Ch., J. Orlando

Instituto de Ciencias Naturales
Universidad Nacional de Colombia
jorangelc@unal.edu.co

Solano, Clara

Fundación Natura
Subdirección de investigación y Conservación
csolano@natura.org.co

Stambaugh, Mike

Department of Forestry
University of Missouri
StambaughM@missouri.edu

1-9

RESUMEN AMPLIADO

11-122

**LOS BOSQUES DE ROBLE (*QUERCUS HUMBOLDTII* BONPL.) EN COLOMBIA:
ASPECTOS FLORÍSTICOS, ESTRUCTURALES Y SINTAXONÓMICOS**
**Oak forests (*Quercus humboldtii* Bonpl.) in Colombia: floristic, structural and syntaxonomic
aspects**

Andrés Avella M., J. Orlando Rangel-Ch. & Juan Lázaro Toro

123-148

**GRADIENTES AMBIENTALES EN LOS BOSQUES DE ROBLE (*QUERCUS
HUMBOLDTII* BONPL.) DE COLOMBIA: INFLUENCIA DE LA ALTITUD Y LA
PRECIPITACIÓN EN LA COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y LA ESTRUCTURA DE LOS
ROBLEDALES**

**Environmental gradients in the oak forests (*Quercus humboldtii* Bonpl.) of Colombia:
influence of altitude and rainfall on the floristic composition and the structure of the oak
forests**

Andrés Avella M., Daniel C. Dey, Mike Stambaugh & John M. Kabrick

149-214

**BOSQUES DE ROBLE NEGRO *COLOMBOBALANUS EXCELSA* (LOZANO,
HERN. CAM. & HENAO) NIXON & CREPET EN COLOMBIA: SINTAXONOMÍA,
COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y ESTRUCTURA**
**Black oak forests *Colombobalanus excelsa* (Lozano, Hern. Cam. & Henao) Nixon & Crepet
in Colombia: syntaxonomy, floristic composition and structure**

Andrés Avella M., J. Orlando Rangel-Ch. & Cesar Parra

215-259

**LA FLORA VASCULAR DE LOS BOSQUES DE ROBLE (FAGACEAE) EN COLOMBIA:
APROXIMACIÓN INICIAL**

The vascular flora of oak forests (Fagaceae) in Colombia: a preliminary approach

Andrés Avella M. & Fabio A. Ávila

261-286

**CONSERVACIÓN, MANEJO Y RESTAURACIÓN DE LOS BOSQUES DE ROBLES
(*QUERCUS HUMBOLDTII* BONPL.) EN EL CORREDOR DE CONSERVACIÓN
GUANTIVA - LA RUSIA - IGUAQUE GRI (SANTANDER - BOYACÁ, COLOMBIA)**
**Conservation, sustainable managing and restoration of the oak forests (*Quercus humboldtii*
Bonpl.) along the Guantiva - La Rusia - Iguaque conservation corridor GRI (Santander-
Boyacá, Colombia)**

Andrés Avella M., J. Orlando Rangel-Ch. & Clara Solano

287

ANEXO FOTOGRÁFICO

GRADIENTES AMBIENTALES EN LOS BOSQUES DE ROBLE (*QUERCUS HUMBERTII* BONPL.) DE COLOMBIA: INFLUENCIA DE LA ALTITUD Y LA PRECIPITACIÓN EN LA COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y LA ESTRUCTURA DE LOS ROBLEDALES

Environmental gradients in the oak forests (*Quercus humboldtii* Bonpl.) of Colombia: influence of altitude and rainfall on the floristic composition and the structure of the oak forests

Andrés Avella M.¹, Daniel C. Dey², Mike Stambaugh³ & John M. Kabrick²

¹Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495. Bogotá, D.C., Colombia. – Fundación Natura. eaavella@yahoo.com

²USDA Forest Service Northern Research Station

³Department of Forestry University of Missouri

RESUMEN

Se evaluó la influencia de la altitud (temperatura), de la precipitación y el efecto combinado de las dos variables sobre la distribución de los bosques de roble en Colombia. Con base en 52 levantamientos de 1000 m² realizados en la vertiente Occidental de la cordillera Oriental entre los 1820 y 3257 m de altitud, se definieron dos grupos segregados según la altitud: los bosques subandinos (< 2500 m de altitud) y los bosques andinos (> 2500 m de altitud). Con base en 22 levantamientos de 500 m² realizados en dos sectores situados en el mismo nivel altitudinal, se definieron bosques en sitios con montos anuales de precipitación inferiores a 2000 mm que se incluyeron en la provincia subhúmeda y bosques en sitios con montos superiores a 2000 mm que se asignaron a la provincia húmeda. Para evaluar el efecto combinado de los dos factores (altitud-precipitación) se utilizaron 41 levantamientos de 0.1 ha realizados en diferentes sectores de los Andes colombianos. Se definieron cuatro grupos, los robledales subandinos (altitud menor a 2500 m) en zonas con precipitaciones promedio anual mayor a 2000 mm (provincia muy húmeda); los robledales subandinos en zonas con precipitaciones promedio anual menores a 2000 mm (provincia subhúme-

da). El tercer grupo incluye a los robledales andinos (altitud mayor a 2500 m) en zonas con precipitaciones promedio anual mayor a 1000 mm (provincia muy húmeda) y el cuarto corresponde a los robledales andinos en zonas con precipitaciones promedio anual menores a 1000 mm (provincia subhúmeda). Todos los análisis multivariados se realizaron utilizando el programa PC-ORD versión 6.0 y como medida se utilizó el coeficiente de Sørensen. Se analizó el procedimiento de multi-respuesta por permutación (MRPP); se hizo una ordenación ecológica a través del método de escalamiento no-métrico multidimensional (NMS) y finalmente, se realizó un dendrograma a partir del análisis de conglomerados, el cual proporciona una medida adicional de variabilidad relativa. Los resultados encontrados permitieron establecer que entre los robledales andinos y subandinos existen diferencias significativas en aspectos florísticos y estructurales. En la región subandina, se presentan claras diferencias en aspectos de riqueza florística y de la estructura de robledales en localidades donde los montos de precipitación son contrastantes. De esta manera se sustentan y explican las consideraciones sobre el área de distribución de los robledales de la clase *Billio roseae-Quercetea humboldtii* en la región subandina en climas húmedos a muy húmedos, mientras

que la clase *Myrsino coriaceae-Quercetea humboldtii* caracteriza a los robledales de la región andina en climas menos húmedos que los de la otra clase fitosociológica. Es posible interpretar que la altitud como expresión directamente relacionada con la temperatura del ambiente, ejerce una influencia marcada en la composición y en la estructura de los robledales en Colombia, seguido por el régimen de humedad (precipitación). Un comportamiento similar en la influencia de estas variables se ha encontrado en Costa Rica. La definición de los diferentes tipos de bosques de robles en Colombia basados en aspectos florísticos y estructurales y su relación con factores climáticos son insumos apropiados para la gestión y conservación de los robledales. Bosques con similar patrón florístico en áreas con condiciones ambientales y ecológicas relativamente similares, pueden ser objeto de manera adecuada de prescripciones silviculturales orientadas a su uso sostenible y su restauración ecológica.

ABSTRACT

The influence of altitude (temperature), rainfall and the combined effect of both variables on the distribution of oak forest in Colombia were evaluated. Based on 52 surveys of 1000 m² carried out between 1820 m and 3257 m altitude on the west slope of the Cordillera Oriental, two altitudinal groups were defined: sub Andean forests (<2500 m altitude) and Andean forests (>2500 m altitude). Based on 22 surveys of 500 m² carried out in two sectors located on the same altitudinal level, forests in sites with yearly rainfall under 2000 mm were included to the sub humid province and forests in sites with yearly rainfall above 2000 m were assigned to the humid province. Forty-one (41) 0.1 ha plot surveys were used to evaluate the combined effect of both (altitude-rainfall) factors on different sectors of Colombian Andes. Four groups were defined, sub Andean “robledales” (altitude lower than

2500 m) on zones with average yearly rainfall higher than 2000 mm (very humid province); sub Andean “robledales” on zones with average yearly rainfall lower than 2000 mm. The third group includes Andean *robledales* (altitude higher than 2500 m) on zones with average yearly rainfall higher than 1000 mm (very humid province) and the fourth group belongs to Andean *robledales* on zones with average yearly rainfall lower than 1000 mm (sub humid province). All multivariate analyses were carried out using PC-ORD version 6.0 and Sørensen coefficient was used as measurement. The multi-response permutation procedure (MRPP) was analyzed; an ecological ordination was performed by means of the non-metric multidimensional scaling method (NMS) and finally, a dendrogram was built reached through conglomerate analysis, which provides an additional measurement of the relative variability. Results allowed to establish significant floristic and structural differences between Andean and sub Andean *robledales*. In the sub Andean region, there are clear differences in floristic richness and structure of *robledales* in locations where rainfall values are contrasting. This support and explains the considerations about the distribution area of *robledales* belonging to the class *Billio roseae-Quercetea humboldtii* on the sub Andean region with humid and very humid climate, meanwhile the class *Myrsino coriaceae-Quercetea humboldtii* characterizes to *robledales* on the Andean region on less humid climate than on the other phytosociological class. It is possible to interpret that altitude, as an expression related to environmental temperature, influences markedly on floristic composition and structure of *robledales* in Colombia, followed by the humidity regime (precipitation). A similar behavior on the influence of these variables has been found in Costa Rica. The definition of the different types of oak forest in Colombia based on floristic and structural aspects and its relationships with

climatic factors are appropriate inputs to management and conservation of *robledales*. Forests with similar floristic patterns on areas with relatively equivalent environmental and ecological conditions could be subject of adequate silvicultural prescriptions directed to its sustainable use and ecological restoration.

INTRODUCCIÓN

La distribución de la vegetación a lo largo de gradientes ambientales en las cordilleras andinas de Colombia ha sido objeto de varios estudios ecológicos desde principios del siglo XIX con los trabajos de Humboldt y Bonpland (1808) y Caldas (Caldas, 1951; Díaz, 1991) que continuaron en el siglo XX con los trabajos de Cuatrecasas (1934, 1958), con un énfasis en características florísticas y fitogeográficas, las cuales sentaron las bases del conocimiento sobre la zonación de la vegetación en los Andes colombianos. Luego, con los trabajos de Van der Hammen (1984), Cleef (1981), Sturm & Rangel (1985) y Rangel (1991) se ha facilitado asociar la distribución de la vegetación del sistema montañoso con las variaciones en la precipitación, la temperatura y con las características geomorfológicas. Durante los últimos 30 años, el proyecto EcoAndes (Van der Hammen, 1984, 2003, 2005) y los trabajos del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (Rangel, 1995, 2000, 2009, 2011; Rangel *et al.*, 1995) han contribuido considerablemente a entender de manera más detallada los efectos de los gradientes ambientales en la distribución de la vegetación y la biota en las cordilleras andinas y en otros macizos montañosos extrandinos de Colombia.

La relación entre los factores ambientales y los bosques de roble en Colombia fue abordada de manera inicial en los trabajos de Cuatrecasas (1934), Van der Hammen & González (1963) y Lozano & Torres (1974),

en donde se indica que los bosques de robles pueden presentarse en las regiones subandinas y andinas en vertientes húmedas con valores de precipitación elevados. Cleef & Rangel (1984), Rangel & Franco (1985) y Van der Hammen *et al.* (1995) asociaron la presencia de robledales a las vertientes con menor humedad ambiental en las cuales, sin embargo, era frecuente la formación de cinturones de condensación. Van der Hammen *et al.* (2008) y Avella & Rangel (2014) definieron varios tipos de robledales en función del gradiente altitudinal y del gradiente de humedad (precipitación) para áreas de la cordillera Oriental. Rangel & Avella (2011), compararon los atributos estructurales y florísticos de varias comunidades vegetales de roble (*Q. humboldtii*) en Colombia y no encontraron relaciones directas entre la altitud y la precipitación con la riqueza, la diversidad y aspectos de la estructura; solamente mencionaron que el índice de importancia ecológica IVI de *Q. humboldtii* tiene una tendencia a aumentar a mayores altitudes. Con el ánimo de continuar aportando en el estudio de la influencia de los gradientes ambientales sobre los robledales, en el presente manuscrito se trata de analizar la influencia de la altitud y la precipitación en la composición florística y los aspectos de la estructura de bosques de robles (*Q. humboldtii*) en Colombia con el apoyo de herramientas modernas de la estadística multivariada. El gradiente altitudinal se evaluó como factor que incide directamente en la temperatura del ambiente en razón de una disminución de aproximadamente 0.6°C cada 100 m (Walter, 1985; Witte, 1995; Kappelle *et al.*, 1995); el cual, a su vez, influye en la composición y la estructura de varios bosques montanos tropicales (Van der Hammen *et al.*, 1983; Rangel, 1991; Kappelle *et al.*, 1995). De igual manera, la precipitación ha sido mencionada como un factor decisivo en la zonación de los cinturones de vegetación en los Andes colombianos (Rangel, 1991, Witte, 1995).

METODOLOGÍA

Para la evaluación de la influencia de la altitud, la precipitación y su efecto combinado sobre los bosques de roble, se seleccionaron tres diferentes bases de datos de levantamientos de vegetación influenciados principalmente por cada gradiente a analizar. Con cada conjunto de levantamientos lo primero que se realizó fue una categorización de los mismos a partir de una clasificación realizada a priori. Para la clasificación del gradiente altitudinal se utilizó la propuesta de Cuatrecasas (1958), ajustada por Rangel (1991) y Cleef *et al.* (2003), la cual concuerda con la realizada por Kappelle (2006) para los bosques de roble de Costa Rica. Se utilizaron 52 levantamientos de 0.1 ha realizados en la vertiente occidental de la cordillera Oriental, en el sector central del corredor de conservación Guantiva La Rusia Iguaque. Con el fin de identificar principalmente la influencia de la altitud, se evitó seleccionar localidades afectadas por el fenómeno de sombra de lluvias. Se definieron a priori dos grupos de bosques de robles segregados según la altitud, el primero correspondiente a los bosques subandinos (< 2500 m de altitud) y el segundo correspondiente a bosques andinos (> 2500 m de altitud).

Para la clasificación del gradiente de precipitación se tuvo en la cuenta la propuesta Holdridge (1967), en la cual sitios ubicados en los pisos altitudinales premontano y montano bajo con precipitaciones entre 1000 y 2000 mm son considerados como sitios húmedos (*moist*) mientras que si se tienen precipitaciones superiores a 2000 mm se catalogan como sitios muy húmedos o lluviosos (*wet*). En el presente manuscrito, los sitios con precipitaciones anuales inferiores a 2000 mm se denominarán de provincia subhúmeda y aquellos con precipitaciones superiores a 2000 mm se denominarán de provincia húmeda. Se utilizaron 22 levantamientos de 500 m² realizados en dos sectores con dife-

rencias marcadas en precipitación pero que se encontrarán en el mismo nivel altitudinal. Se utilizaron los levantamientos realizados en los municipios de Apía (Risaralda), Santa Rosa del Sur (Bolívar), Abriaquí (Antioquia), Guaduas (Cundinamarca) y Chachagüí (Nariño), que se encuentran ubicados en la región subandina entre 1800 y 2500 m de altitud. Se definieron a priori dos grupos de bosques de robles influenciados por la precipitación, el primero correspondiente a los robledales en zonas con precipitaciones promedio anual mayor a 2000 mm (provincia húmeda) y el segundo correspondiente los robledales en zonas con una precipitación promedio anual menor a 2000 mm (provincia subhúmeda).

Para la evaluación del efecto combinado entre los factores de altitud y precipitación (altitud-precipitación) se utilizaron 41 levantamientos de 0.1 ha realizados en diferentes sectores de los Andes colombianos. Se definieron a priori cuatro grupos de bosques de robles influenciados por la precipitación y la altitud, el primero corresponde a los robledales subandinos (altitud menor a 2500 m) en zonas con precipitaciones promedio anual mayor a 2000 mm (provincia muy húmeda) y el segundo correspondiente los robledales subandinos en zonas con precipitaciones promedio anual menores a 2000 mm (provincia subhúmeda). El tercer grupo a los robledales andinos (altitud mayor a 2500 m) en zonas con precipitaciones promedio anual mayor a 1000 mm (provincia muy húmeda) y el cuarto grupo corresponde a los robledales andinos en zonas con precipitaciones promedio anual menores a 1000 mm (provincia subhúmeda).

Todos los análisis multivariados se realizaron utilizando el programa PC-ORD versión 6.0 (McCune & Mefford, 2011). El coeficiente de Sørensen se utilizó como medida, ya que permite obtener mejores resultados en matrices de datos heterogéneas en com-

paración con la distancia Euclidiana (Peck, 2010). Luego de clasificar cada levantamiento de acuerdo con el grupo predefinido por los factores de altitud y precipitación, se procedió a realizar el análisis de procedimiento de multi-respuesta por permutación (MRPP) que es una técnica multivariada de análisis no paramétrico que está siendo ampliamente utilizada con el fin de identificar si los grupos definidos a priori presentan una nivel de significancia aceptable, $p < 0.05$ (Robbins & Matthews, 2010). De acuerdo con Peck (2010), se trata de un procedimiento no paramétrico que evalúa la significancia (estadística) de un grupo observado de muestras usando un test de permutación. Se evalúa la probabilidad de que el grupo de muestras pertenezcan al grupo definido a priori por el investigador debido a que presentan más similitud entre ellos que las esperadas por azar. Adicionalmente al valor de p , este análisis cuenta con un coeficiente adicional denominado “*A value*”, el cual evalúa el grado absoluto de similitud al interior de los grupos. De acuerdo con McCune & Grace (2002), en ecología de comunidades los valores de “*A value*” están comúnmente por debajo de 0.1.

También se realizó una ordenación ecológica a través del método de escalamiento no-métrico multidimensional (NMS), el cual pertenece a la familia de los análisis multivariados libres, donde se construyen variables sintéticas que reflejan los patrones de redundancia en los datos en ausencia de la identificación de factores ambientales directos que determinan dichos patrones (Peck, 2010). De acuerdo con Robbins & Matthews (2010), es un método de análisis de gradiente indirecto en el cual los levantamientos se asignan en reducido espacio de ordenación de acuerdo con el orden de las distancias de disimilitud entre ellos. Este análisis NMS por lo tanto tiene la ventaja, con respecto a otros métodos de ordenación, de utilizar la posición de la distancia en lugar del valor absoluto de la

distancia, lo que mejora su capacidad para extraer información de relaciones no lineales. Clarke (1993), Legendre & Legendre (1998), Cox & Cox (2001) y McCune & Grace (2002) presentan muchos argumentos en favor del análisis NMS, y lo proponen como el mejor método de ordenación indirecta. El NMS se realizó con 250 corridas con datos reales, 250 corridas con datos “aleatorizados” y un máximo de 500 iteraciones; el criterio de inestabilidad fue de 10^{-4} . La “aleatorización” de los datos con una prueba de Monte Carlo permitió evaluar si los ejes de ordenación tenían un estrés menor de lo esperado por azar. Los niveles de estrés por debajo de aproximadamente el 20% se considera que proporcionan una solución satisfactoria cuantitativa (McCune & Grace, 2002). Luego de obtener los resultados del análisis NMS, se realizaron gráficas de los valores obtenidos para los levantamientos en el espacio de ordenación. Con el fin de relacionar estos resultados con las clasificaciones previamente propuestas, se utilizó una matriz secundaria que contenía la membresía de cada levantamiento. La utilización de esta matriz secundaria no modifica para nada los resultados obtenidos por el análisis NMS, solamente se realiza para identificar la relación que existe entre los resultados de la ordenación ecológica y las clasificaciones previamente propuestas.

Finalmente, se realizó un dendrograma a partir del análisis de conglomerados, el cual proporciona una medida adicional de variabilidad relativa. Una clasificación jerárquica, politética y aglomerativa como los análisis jerárquicos de conglomerados es un complemento muy útil para la ordenación con la técnica de NMS porque, a diferencia de otros métodos de clasificación, éste se puede basar en cualquier medida de distancia, es decir que puede ser realizado utilizando el mismo coeficiente de proporción para que los resultados sean directamente comparables con los de la ordenación NMS (Robbins &

Matthews, 2010). El método de enlace utilizado fue el de la media del grupo (Group Average Method), ya que es el más recomendado cuando se utiliza el índice de Sørensen (Peck 2010). Al igual que con los resultados del análisis NMS, los dendrogramas se relacionaron con una matriz secundaria en donde se relacionaban los levantamientos con las clasificaciones propuestas previamente para cada gradiente, de esta manera fue posible visualizar la relación que existe entre las categorías definidas a priori para los diferentes gradientes y las similitudes encontradas entre los levantamientos a partir del coeficiente de Sørensen y los análisis de conglomerados. Finalmente, para cada uno de los grupos analizados y comprobados a partir de las técnicas multivariadas se determinaron algunos parámetros estructurales y de diversidad para evidenciar las diferencias en composición y estructura que existen entre los grupos.

RESULTADOS

Gradiente altitudinal

En la Tabla 17 se relacionan los levantamientos seleccionados para el análisis del gradiente altitudinal y se presentan sus principales características de diversidad y estructura. Como bosques andinos (altitud > 2500 m) 21 levantamientos fueron categorizados y 31 como bosques subandinos (altitud < 2500 m).

El análisis del MRPP identificó que existen diferencias significativas ($p < 0.001$ y $T = -21.93$) entre los grupos de bosques andinos y bosques subandinos (la hipótesis nula estadística fue rechazada). El efecto de tamaño (A value) fue de 0.0714 el cual es un valor cercano a los comúnmente registrados en estudios de ecología de comunidades (McCune & Grace, 2002). El número de dimensiones en la solución final del análisis NMS, fue de tres (3), el coeficiente de correlación r^2 presentó valores importantes de 0.66 con estos tres ejes. El valor de estrés para la ordena-

ción NMS con tres (3) ejes fue de 14.9% ($p = 0.04$), con una inestabilidad de 10^{-4} después de 58 iteraciones. Es claro que el resultado de la ordenación NMS, no estuvo restringido por un factor ambiental específico debido a que es un método de ordenación libre. En general, se evidencia la formación de dos grandes grupos a partir de la separación que se presenta a lo largo del eje 1 (sentido horizontal) los cuales tienen relación con la clasificación de bosques subandinos (triángulos negros, convención 1) y bosques andinos (triángulos grises, convención 2), solamente los levantamientos 43 y 41 pertenecientes a los bosques andinos se encuentran un poco alejados de los demás levantamientos de esta categoría, aunque no están cercanos al grupo de bosques subandinos. También es importante tener en cuenta que en el eje 2 (sentido vertical) los levantamientos categorizados como bosques subandinos se encuentran más dispersos a lo largo de este eje en comparación con los levantamientos de bosques andinos, inclusive es posible identificar subgrupos de bosques subandinos, que corresponden a levantamientos de diferentes localidades (figura 13).

El análisis de conglomerados se realizó con el fin de complementar la ordenación NMS e identificar a través de éste método la relación que existe entre la clasificación altitudinal (bosques andinos y subandinos) y los resultados de métodos multivariados de ordenación y clasificación. De igual manera que se realizó con el análisis NMS, al relacionar los resultados del dendrograma con la clasificación a priori de bosques andinos y subandinos (figura 14), es posible identificar que cuando se utiliza más del 80% de la información de la matriz, es decir a un nivel de 20% de pérdida de información (Eje Information Remaining %, escala horizontal superior de la figura 14), la clasificación por tipos de bosques según la altitud es un factor diferenciador, aunque el nivel de variabilidad dentro de estos grupos es alto, debido a que el va-

Tabla 17. Descripción general de los levantamientos utilizados para el análisis del gradiente altitudinal.

Información de levantamientos de 0.1 ha para individuos con DAP ≥ 10 cm. **No. Ind:** Número total de individuos. **A.B.:** Área basal total (m²). **No spp:** Número total de especies. **No Ind Q.h:** Número total de individuos de *Q. humboldtii*. **A.B. Q.h:** Área basal total de *Q. humboldtii* (m²).

| Código Lev | Nombre Levantamiento | Altitud (m) | Región de vida | No Ind | A.B. (m ²) | No. spp | No Ind Q.h | % | A.B. Q.h | % |
|------------|-------------------------------|-------------|----------------|--------|------------------------|---------|------------|------|----------|------|
| Lev 2 | Boy_Duita_Lev_36 | 3257 | Andina | 43 | 5.6 | 9 | 12 | 27.9 | 3.1 | 54.9 |
| Lev 3 | Boy_Duita_Lev_37 | 3220 | Andina | 73 | 4.8 | 4 | 66 | 90.4 | 4.4 | 92.4 |
| Lev 10 | Sant_Belén_Guacha_Lev_1 | 3215 | Andina | 63 | 2.9 | 13 | 39 | 61.9 | 2.5 | 84.8 |
| Lev 11 | Sant_Belén_Guacha_Lev_2 | 3211 | Andina | 51 | 4.0 | 9 | 36 | 70.6 | 3.8 | 94.7 |
| Lev 12 | Sant_Belén_Guacha_Lev_3 | 3206 | Andina | 54 | 3.2 | 5 | 50 | 92.6 | 3.2 | 97.9 |
| Lev 13 | Sant_Belén_Guacha_Lev_4 | 3182 | Andina | 45 | 3.2 | 3 | 41 | 91.1 | 3.1 | 97.3 |
| Lev 1 | Boy_Belén_Lev_51 | 3155 | Andina | 87 | 5.5 | 11 | 53 | 60.9 | 4.7 | 86.5 |
| Lev 9 | Boy_Tipac_Natura_P4 | 3150 | Andina | 63 | 3.6 | 6 | 37 | 58.7 | 2.7 | 73.5 |
| Lev 36 | Sant_Encino_Lev_52 | 3105 | Andina | 40 | 2.9 | 11 | 24 | 60.0 | 2.2 | 78.2 |
| Lev 8 | Boy_Tipac_Natura_P3 | 3100 | Andina | 88 | 4.1 | 6 | 54 | 61.4 | 3.0 | 72.8 |
| Lev 37 | Sant_Encino_Lev_53 | 3093 | Andina | 28 | 2.0 | 9 | 18 | 64.3 | 1.5 | 75.7 |
| Lev 14 | Sant_Belén_Guacha_Lev_5 | 3087 | Andina | 41 | 2.6 | 5 | 36 | 87.8 | 2.5 | 96.5 |
| Lev 7 | Boy_Tipac_Natura_P2 | 3050 | Andina | 46 | 4.3 | 6 | 20 | 43.5 | 3.3 | 77.1 |
| Lev 15 | Sant_Belén_Guacha_Lev_6 | 3011 | Andina | 74 | 2.4 | 4 | 69 | 93.2 | 2.4 | 96.7 |
| Lev 6 | Boy_Tipac_Natura_P1 | 3000 | Andina | 84 | 2.7 | 6 | 48 | 57.1 | 1.8 | 67.2 |
| Lev 38 | Sant_Encino_Lev_54 | 2811 | Andina | 35 | 3.3 | 12 | 18 | 51.4 | 3.0 | 91.6 |
| Lev 4 | Boy_Duita_Lev_38 | 2767 | Andina | 67 | 3.2 | 3 | 65 | 97.0 | 3.2 | 97.8 |
| Lev 5 | Boy_Duita_Lev_74 | 2767 | Andina | 49 | 2.6 | 6 | 44 | 89.8 | 2.5 | 94.1 |
| Lev 41 | Sant_Encino_Guacha_Lev_7 | 2760 | Andina | 46 | 3.2 | 7 | 39 | 84.8 | 3.1 | 95.9 |
| Lev 42 | Sant_Encino_Guacha_Lev_8 | 2730 | Andina | 96 | 3.6 | 3 | 93 | 96.9 | 3.5 | 98.0 |
| Lev 43 | Sant_Encino_Guacha_Lev_9 | 2709 | Andina | 53 | 3.7 | 9 | 40 | 75.5 | 3.6 | 95.2 |
| Lev 39 | Sant_Encino_Guacha_Lev_10 | 2460 | Subandina | 81 | 2.1 | 24 | 7 | 8.6 | 0.3 | 14.4 |
| Lev 49 | Sant_Gambi_Lev_73 | 2316 | Subandina | 56 | 6.3 | 21 | 5 | 8.9 | 2.3 | 36.1 |
| Lev 46 | Sant_Gambi_Lev_34 | 2308 | Subandina | 30 | 2.6 | 18 | 4 | 13.3 | 0.8 | 30.7 |
| Lev 40 | Sant_Encino_Guacha_Lev_11 | 2258 | Subandina | 102 | 4.3 | 21 | 24 | 23.5 | 2.9 | 68.0 |
| Lev 51 | Sant_RBCachalú_Colciencias_1 | 2255 | Subandina | 54 | 1.4 | 13 | 16 | 29.6 | 0.8 | 54.7 |
| Lev 47 | Sant_Gambi_Lev_35 | 2234 | Subandina | 98 | 3.0 | 14 | 2 | 2.0 | 0.0 | 1.0 |
| Lev 52 | Sant_RBCachalú_Colciencias_10 | 2214 | Subandina | 73 | 1.8 | 21 | 13 | 17.8 | 0.7 | 40.0 |
| Lev 45 | Sant_Gambi_Lev_33 | 2210 | Subandina | 70 | 5.4 | 29 | 8 | 11.4 | 1.4 | 26.5 |
| Lev 53 | Sant_RBCachalú_Colciencias_2 | 2210 | Subandina | 38 | 1.7 | 7 | 17 | 44.7 | 1.3 | 80.6 |
| Lev 20 | Sant_Chara_Lev_15 | 2178 | Subandina | 100 | 6.0 | 20 | 1 | 1.0 | 0.1 | 2.1 |
| Lev 23 | Sant_Chara_Lev_18 | 2178 | Subandina | 92 | 5.2 | 24 | 9 | 9.8 | 1.3 | 24.9 |
| Lev 75 | Sant_RBCachalú_PPM_Pedregal_I | 2170 | Subandina | 28 | 0.9 | 7 | 19 | 67.9 | 0.8 | 90.3 |
| Lev 16 | Sant_Chara_Lev_10 | 2166 | Subandina | 52 | 2.8 | 18 | 13 | 25.0 | 1.9 | 69.5 |
| Lev 24 | Sant_Chara_Lev_19 | 2161 | Subandina | 74 | 4.0 | 16 | 12 | 16.2 | 1.2 | 30.2 |
| Lev 35 | Sant_Chara_Lev_9 | 2151 | Subandina | 55 | 2.5 | 23 | 4 | 7.3 | 0.6 | 25.0 |
| Lev 19 | Sant_Chara_Lev_14 | 2128 | Subandina | 113 | 3.7 | 19 | 55 | 48.7 | 2.3 | 63.2 |
| Lev 22 | Sant_Chara_Lev_17 | 2100 | Subandina | 93 | 4.2 | 21 | 12 | 12.9 | 1.7 | 39.8 |
| Lev 50 | Sant_Oiba_Lev_13 | 2100 | Subandina | 59 | 5.4 | 20 | 9 | 15.3 | 2.9 | 54.6 |
| Lev 34 | Sant_Chara_Lev_8 | 2050 | Subandina | 84 | 2.9 | 29 | 7 | 8.3 | 0.3 | 8.7 |
| Lev 21 | Sant_Chara_Lev_16 | 2047 | Subandina | 79 | 2.3 | 17 | 4 | 5.1 | 0.1 | 5.8 |
| Lev 33 | Sant_Chara_Lev_7 | 2042 | Subandina | 84 | 3.7 | 27 | 6 | 7.1 | 0.3 | 8.4 |

Continuación Tabla 17. Descripción general de los levantamientos utilizados para el análisis del gradiente altitudinal.

| Código Lev | Nombre Levantamiento | Altitud (m) | Región de vida | No Ind | A.B. (m ²) | No. spp | No Ind Q.h | % | A.B. Q.h | % |
|------------|--------------------------------|-------------|----------------|--------|------------------------|---------|------------|------|----------|------|
| Lev 56 | Sant_RBCachalú_Colciencias_9 | 2040 | Subandina | 53 | 1.6 | 20 | 9 | 17.0 | 0.8 | 49.2 |
| Lev 54 | Sant_RBCachalú_Colciencias_5 | 1992 | Subandina | 117 | 2.7 | 20 | 11 | 9.4 | 0.7 | 25.0 |
| Lev 57 | Sant_RBCachalú_PPM_Fenologia_A | 1970 | Subandina | 106 | 3.7 | 33 | 1 | 0.9 | 0.0 | 0.2 |
| Lev 32 | Sant_Chara_Lev_6 | 1955 | Subandina | 74 | 4.0 | 22 | 15 | 20.3 | 2.5 | 63.4 |
| Lev 18 | Sant_Chara_Lev_12 | 1920 | Subandina | 118 | 5.6 | 23 | 11 | 9.3 | 3.1 | 55.4 |
| Lev 31 | Sant_Chara_Lev_5 | 1873 | Subandina | 45 | 3.4 | 14 | 14 | 31.1 | 2.4 | 68.6 |
| Lev 27 | Sant_Chara_Lev_21 | 1869 | Subandina | 111 | 3.4 | 23 | 2 | 1.8 | 0.1 | 3.7 |
| Lev 29 | Sant_Chara_Lev_4 | 1863 | Subandina | 74 | 4.5 | 17 | 18 | 24.3 | 2.7 | 61.3 |
| Lev 26 | Sant_Chara_Lev_20 | 1825 | Subandina | 111 | 3.8 | 17 | 8 | 7.2 | 1.1 | 29.4 |
| Lev 28 | Sant_Chara_Lev_3 | 1821 | Subandina | 61 | 2.5 | 20 | 7 | 11.5 | 1.0 | 41.6 |

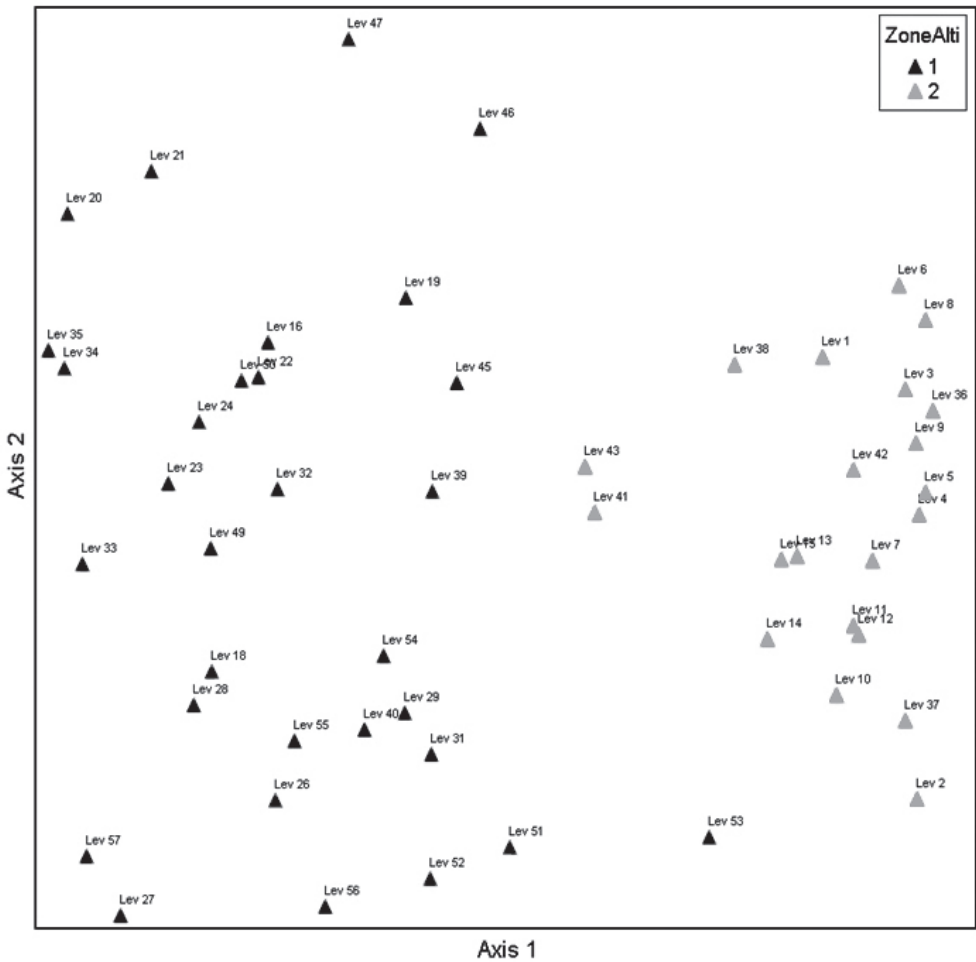


Figura 13. NMS gradiente altitudinal.

lor de la función objetivo es mayor. Algunas recomendaciones para la conformación de grupos a partir de dendrogramas, sugieren que un nivel de corte adecuado debe partir de leer el dendrograma de derecha a izquierda, tener en cuenta sus objetivos del análisis, ver la longitud de las líneas horizontales de los grupos formados y tener un balance entre el número de grupos definidos y el nivel de información no incorporada al análisis (Peck, 2010; McCune & Grace, 2002). En este orden de ideas, en el dendrograma de la figura 14, a un nivel de corte del 25% de pérdida de información (25 information remaining %) se pueden definir dos (2) subgrupos para los bosques andinos (L1 a L43) levantamientos en la parte superior del diagrama y seis (6)

para los bosques subandinos (levantamientos en la parte inferior L16 a L75).

Finalmente, se presenta un resumen de algunos aspectos de composición y estructura de los bosques andinos y subandinos con el fin de complementar la información respecto a las diferencias que existen en los bosques de roble a partir del gradiente altitudinal (Tabla 18). Los robledales subandinos presentan en promedio un mayor número de especies (20), comparado con los robledales andinos (7), aunque el área basal total es relativamente la misma. Sin embargo, el número de individuos de *Q. humboldtii* y el área basal de esta especie es mucho mayor en los robledales andinos (3 m²/0.1 ha),

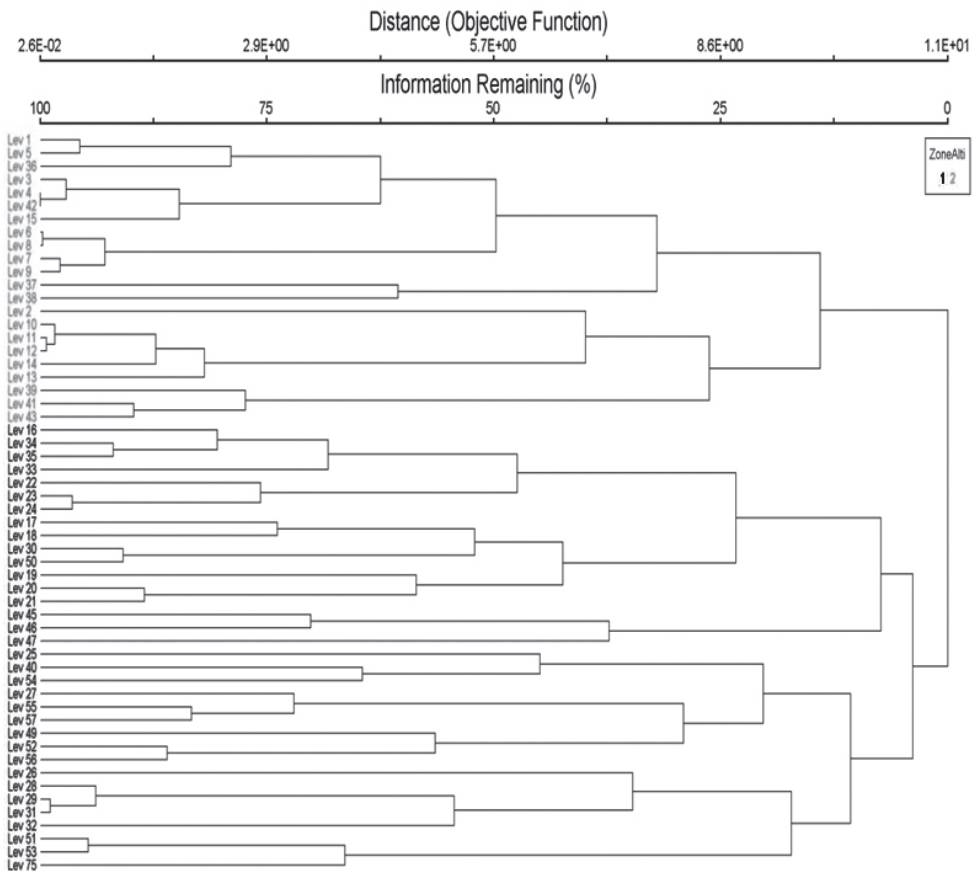


Figura 14. Dendrograma del gradiente altitudinal.

representando el 74% del total de individuos y el 88 % del área basal total, mientras que en los robledales subandinos los individuos de *Q. humboldtii* (11 individuos) con 1.3 m²/0.1 ha de área basal representan tan sólo el 17% del total de individuos y el 38% del área basal total.

Gradiente de humedad (precipitación)

En la Tabla 19 se relacionan los levantamientos seleccionados para el análisis del gradiente de humedad (precipitación) al igual que se presentan sus principales características de diversidad y estructura. Once (11) levantamientos fueron categorizados como bosques de robles en provincia húmeda (p.p > 2000 mm) y 11 como bosques de roble en provincia subhúmeda (p.p < 2000 mm).

El análisis del MRPP muestra que existen diferencias significativas ($p < 0.002$ y $T = -6.93$) entre los grupos de bosques de roble en provincia húmeda y los de provincia subhúmeda. El efecto de tamaño (A value) fue de 0.09 el cual se encuentra entre los rangos sugeridos como aceptables para estudios en ecología de comunidades (McCune & Grace 2002). El número de dimensiones en la solución final del análisis NMS fue de tres (3), el coeficiente de correlación r^2 presentó valores importantes de 0.79 con estos tres ejes. El valor de stress para la ordenación NMS con

tres (3) ejes fue de 9.6% ($p = 0.04$), con una inestabilidad de 10^{-4} después de 56 iteraciones. En la figura 15 es posible identificar la relación que existe entre los resultados de la ordenación NMS y la clasificación a priori de bosques de roble en provincia húmeda y bosques de roble en provincia subhúmeda, en el espacio de ordenación la clasificación de bosques húmedos corresponde a la convención de triángulos negros (convención número 1) y los bosques subhúmedos corresponden a triángulos grises (convención número 2). En general, se evidencia que los ejes de ordenación tienen relación parcial con la precipitación; el eje 1 (en sentido horizontal) permite diferenciar dos grandes grupos, uno conformado por levantamientos en bosques de provincia subhúmeda (triángulos grises en el extremo derecho del eje 1), mientras que el otro grupo está compuesto por bosques de ambas provincias; el eje 2 (en sentido vertical) es el que permite separar el grupo mixto y diferenciarlos entre bosques subhúmedos, triángulos grises en el extremo inferior izquierdo de la figura 15, y bosques húmedos en el extremo superior izquierdo de la figura 15. De esta manera el resultado final de la ordenación permite identificar que efectivamente hay diferencias entre bosques de roble de provincia húmeda y bosques de roble de provincia subhúmedas, pero al interior de los bosques subhúmedos también existen diferencias entre las diferentes loca-

Tabla 18. Estadísticos de las principales características estructurales de los bosques andinos y subandinos.

Información para individuos con $DAP \geq 10$ cm en 0.1 ha. **No spp:** Número total de especies. **No. Ind:** Número total de individuos. **No Ind Q.h:** Número total de individuos de *Q. humboldtii*. **A.B. Total:** Área basal total (m²). **A.B. Q.h:** Área basal total de *Q. humboldtii* (m²).

| Tipo de bosque de roble | Estadísticos | No. Spp | No Ind | No Ind Q.h | A.B. Total | A.B. Q.h |
|-----------------------------|-------------------------------|---------|--------|------------|------------|-----------|
| Bosques de roble subandinos | Promedio | 20 | 77 | 11 (17%) | 3.5 | 1.3 (38%) |
| | Desviación estándar | 6 | 26 | 10 | 1.4 | 1.0 |
| | Coefficiente de variación (%) | 28 | 34 | 90 | 40.8 | 77.9 |
| Altitud: < 2500 m | | | | | | |
| Bosques de roble andinos | Promedio | 7 | 59 | 45 (74%) | 3.4 | 3.0 (88%) |
| | Desviación estándar | 3 | 19 | 19 | 0.8 | 0.8 |
| | Coefficiente de variación (%) | 45 | 33 | 42 | 24.8 | 26.6 |
| Altitud: > 2500 m | | | | | | |

lidades, ya que en un extremo del espacio de ordenación se ubicaron los bosques de roble localizados en el municipio de Guaduas (Cundinamarca) y en el otro extremo se encuentran los bosques subandinos del municipio de Chachagüi (Nariño).

El dendrograma obtenido a partir del análisis de conglomerados se relacionó con la clasificación a priori de bosques de roble en provincia húmeda y bosques de roble en provincia subhúmeda (figura 16). Cuando se utiliza más del 80% de la información de la matriz, es decir a un nivel de 20% de pérdida de información (eje Information Remaining %, escala horizontal superior de la figura 16), la

clasificación por tipos de bosques según la precipitación es un factor diferenciador, aunque el nivel de variabilidad dentro de estos grupos es alto, debido a que el valor de la función objetivo es mayor. A pesar de que el objetivo del análisis de conglomerados realizado en este manuscrito no es el de definir grupos sino el de complementar la información obtenida con los métodos de ordenación e identificar la importancia del gradiente de humedad (precipitación) en los bosques de robles, al tener en cuenta las recomendaciones de Peck (2010) y McCune & Grace (2002) sobre los resultados del dendrograma y la definición de grupos, es posible identificar a un nivel de corte del 25% de pérdida de

Tabla 19. Descripción general de los levantamientos utilizados para el análisis del gradiente de precipitación.

Información de levantamientos de 0.1 ha para individuos con DAP \geq 10 cm. **P.P.:** Precipitación promedio anual. **No spp:** Número total de especies. **No. Ind:** Número total de individuos. **No Ind Q.h:** Número total de individuos de *Q. humboldtii*. **A.B. Total:** Área basal total (m²). **A.B. Q.h:** Área basal total de *Q. humboldtii* (m²).

| Lev | Cov Lev | Departamento | Altitud (m) | P.P. mm/año | Provincia según p.p. | No spp. | No Ind | No Ind Q. h | % | A.B. Total | AB Q.h | % |
|--------|-----------------|-----------------------|-------------|-------------|----------------------|---------|--------|-------------|----|------------|--------|----|
| Lev 4 | Bol_SL-3 | Bolívar, Santa Rosa | 1638 | 2391 | Húmeda | 33 | 64 | 5 | 8 | 2.49 | 0.355 | 14 |
| Lev 6 | Bol_SL-5 | Bolívar, Santa Rosa | 1740 | 2391 | Húmeda | 25 | 46 | 4 | 9 | 1.87 | 0.271 | 14 |
| Lev 3 | Bol_SL-2 | Bolívar, Santa Rosa | 1772 | 2391 | Húmeda | 25 | 35 | 5 | 14 | 1.98 | 0.775 | 39 |
| Lev 5 | Bol_SL-4 | Bolívar, Santa Rosa | 1788 | 2391 | Húmeda | 31 | 43 | 4 | 9 | 2.95 | 0.290 | 10 |
| Lev 22 | Risaral_Tat_5 | Risaralda, Santuario | 2016 | 2296 | Húmeda | 18 | 25 | 9 | 36 | 2.01 | 1.152 | 57 |
| Lev 21 | Risaral_Tat_4 | Risaralda, Santuario | 2037 | 2296 | Húmeda | 32 | 44 | 8 | 18 | 2.44 | 0.922 | 38 |
| Lev 2 | Ant_Abri_L2 | Antioquia, Abriaquí | 2290 | 2200 | Húmeda | 25 | 44 | 17 | 39 | 2.48 | 1.279 | 52 |
| Lev 18 | Risaral_Tat_1 | Risaralda, Santuario | 2400 | 2296 | Húmeda | 33 | 51 | 8 | 16 | 2.57 | 1.134 | 44 |
| Lev 1 | Ant_Abri_L1 | Antioquia, Abriaquí | 2427 | 2200 | Húmeda | 30 | 46 | 14 | 30 | 2.83 | 1.689 | 60 |
| Lev 19 | Risaral_Tat_2 | Risaralda, Santuario | 2534 | 2296 | Húmeda | 33 | 53 | 9 | 17 | 2.22 | 0.552 | 25 |
| Lev 20 | Risaral_Tat_3 | Risaralda, Santuario | 2536 | 2296 | Húmeda | 35 | 53 | 7 | 13 | 3.55 | 1.506 | 42 |
| Lev 10 | Cundi_Gua_Lev_5 | Cundinamarca, Guaduas | 1958 | 1600 | Subhúmeda | 32 | 33 | 7 | 21 | 3.17 | 0.374 | 12 |
| Lev 7 | Cundi_Gua_Lev_1 | Cundinamarca, Guaduas | 1964 | 1600 | Subhúmeda | 37 | 39 | 9 | 23 | 4.42 | 0.904 | 20 |
| Lev 8 | Cundi_Gua_Lev_3 | Cundinamarca, Guaduas | 1965 | 1600 | Subhúmeda | 25 | 38 | 6 | 16 | 1.59 | 0.579 | 36 |
| Lev 9 | Cundi_Gua_Lev_4 | Cundinamarca, Guaduas | 1971 | 1600 | Subhúmeda | 30 | 26 | 3 | 12 | 3.24 | 1.841 | 57 |
| Lev 16 | Nari_Chac - L6 | Nariño, Chachagüi | 2290 | 1500 | Subhúmeda | 19 | 15 | 5 | 33 | 2.93 | 1.526 | 52 |
| Lev 11 | Nari_Chac - L1 | Nariño, Chachagüi | 2350 | 1500 | Subhúmeda | 9 | 23 | 17 | 74 | 3.08 | 2.919 | 95 |
| Lev 17 | Nari_Chac - L7 | Nariño, Chachagüi | 2390 | 1500 | Subhúmeda | 21 | 36 | 26 | 72 | 2.68 | 2.026 | 76 |
| Lev 14 | Nari_Chac - L4 | Nariño, Chachagüi | 2399 | 1500 | Subhúmeda | 16 | 26 | 21 | 81 | 1.55 | 1.332 | 86 |
| Lev 12 | Nari_Chac - L2 | Nariño, Chachagüi | 2484 | 1500 | Subhúmeda | 12 | 17 | 16 | 94 | 2.41 | 2.330 | 97 |
| Lev 13 | Nari_Chac - L3 | Nariño, Chachagüi | 2524 | 1500 | Subhúmeda | 12 | 31 | 28 | 90 | 1.32 | 1.157 | 88 |
| Lev 15 | Nari_Chac - L5 | Nariño, Chachagüi | 2530 | 1500 | Subhúmeda | 9 | 35 | 27 | 77 | 2.88 | 2.647 | 92 |

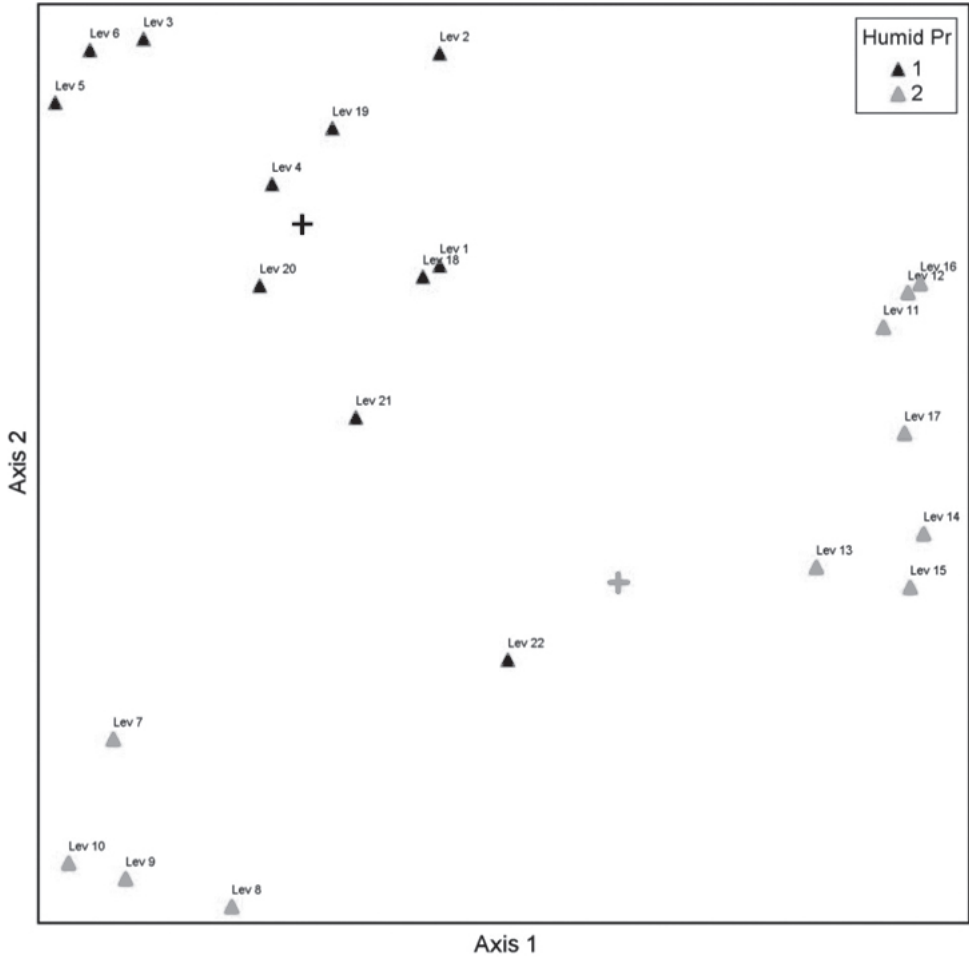


Figura 15. Escalonamiento no métrico multidimensional (NMS) gradiente de humedad (precipitación).

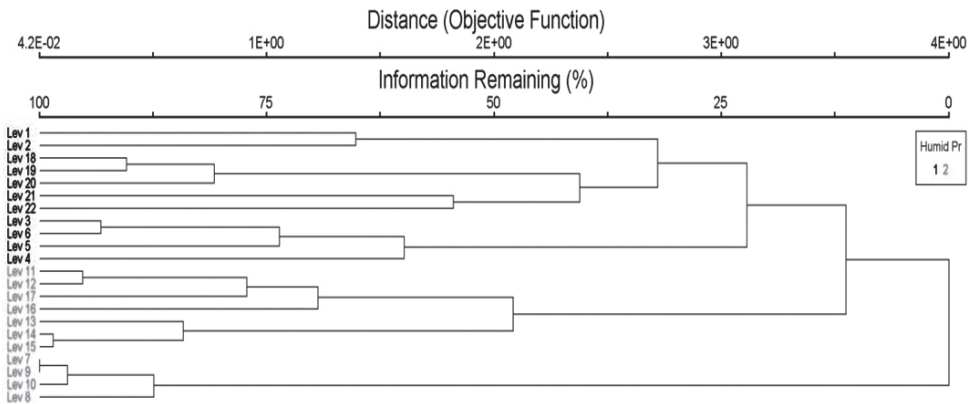


Figura 16. Dendrograma (similitud entre levantamientos) según el gradiente de humedad (precipitación).

información (25 information remaining %) un grupo formado por los bosques de roble en provincia húmeda (Lev 1-Lev 4, convención 1), y dos grupos pertenecientes a los bosques de roble en provincia subhúmeda (Lev 11-Lev 8, convención 2), uno perteneciente a los levantamientos de Chachagüi (Nariño) y otro a los levantamientos en guaduas (Cundinamarca); lo cual coincide con el mismo patrón que se evidenció con el análisis de ordenación NMS.

Finalmente, se presenta un resumen de algunos aspectos de composición y estructura de los robledales en provincia subhúmeda y húmeda con el fin de complementar la información respecto a las diferencias que existen en los bosques de roble a partir del gradiente de precipitación (Tabla 20). Los robledales de provincias húmedas presentan en promedio un mayor número de especies (19), comparado con los robledales de provincias subhúmedas (8). Aunque el área basal total es relativamente la misma para los dos tipos de robledales, el número de individuos de *Q. humboldtii* y el área basal de esta especie es mucho mayor en los robledales de provincias subhúmedas (1.6 m²/0.1 ha) representando el 54% del total de individuos y el 65% del área basal total,

mientras que en los robledales de provincias húmedas los individuos de *Q. humboldtii* (8 individuos) con 0.9 m²/0.1 ha de área basal representan tan solo el 19% del total de individuos y el 36% del área basal total.

Gradiente altitud – precipitación

En la Tabla 21 se relacionan los levantamientos seleccionados para el análisis de la relación altitud-precipitación con los valores de diversidad y estructura. Se categorizaron 18 levantamientos como robledales andinos en provincia húmeda (altitud mayor a 2550 m y precipitación mayor a 1000 mm), 15 levantamientos en robledales subandinos en provincia húmeda (altitud menor a 2550 m y precipitación mayor a 2000 mm), cinco (5) levantamientos corresponde a robledales subandinos subhúmedos (altitud menor a 2550 y precipitación menor a 2000 mm) adicionalmente en este grupo de incluyeron tres (3) levantamientos que se encuentran en un provincia subhúmeda pero que tiene altitudes entre 2600 y 2650, los cuales se encuentran en el límite inferior de la región andina pero por su composición florística y aspectos de la estructura se prefirió agruparlos con los robledales subandinos subhúmedos.

Tabla 20. Estadísticos de las principales características estructurales de los bosques de roble en provincia húmeda y los bosques de roble en provincia subhúmeda.

Información para individuos con DAP ≥ 10 cm en 0.1 ha. **No spp:** Número total de especies. **No. Ind:** Número total de individuos. **No Ind Q.h:** Número total de individuos de *Q. humboldtii*. **No Ind otras spp:** Número total de individuos de otras especies. **A.B. Total:** Área basal total (m²). **A.B. Q.h:** Área basal de *Q. humboldtii* (m²). **A.B. otras spp:** Área basal (m²) de las otras especies encontradas.

| Tipo de robledal según provincia de humedad | Estadísticos | No spp. | No Ind | No Ind Q. h | No Ind otras sp. | AB Total | A.B. Q.h (m ²) | A.B. Otras spp. (m ²) |
|--|-------------------------------|---------|--------|-------------|------------------|----------|----------------------------|-----------------------------------|
| Bosques de roble en provincia subhúmeda (p.p. < 2000 mm) | Promedio | 8 | 29 | 15 (54%) | 14 (46%) | 2.7 | 1.6 (65%) | 1.1 (35%) |
| | Desviación estándar | 5 | 8 | 9 | 11 | 0.9 | 0.8 | 1 |
| | Coefficiente de variación (%) | 60 | 28 | 63 | 82 | 34 | 52 | 90 |
| Bosques de roble en provincia húmeda (p.p. > 2000 mm) | Promedio | 19 | 46 | 8 (19%) | 38 (81%) | 2.5 | 0.9 (36%) | 1.6 (64%) |
| | Desviación estándar | 5 | 10 | 4 | 11 | 0.5 | 0.5 | 0.5 |
| | Coefficiente de variación (%) | 29 | 22 | 50 | 30 | 20 | 55 | 33 |

Tabla 21. Descripción general de los levantamientos utilizados para el análisis del gradiente altitud-precipitación.

Información de levantamientos de 0.1 ha para individuos con DAP \geq 10 cm. **P.P.:** Precipitación promedio anual. **No. Ind:** Número total de individuos. **No Ind Q.h:** Número total de individuos de *Q. humboldtii*. **A.B. Total:** Área basal total (m²). **A.B. Q.h:** Área basal total de *Q. humboldtii* (m²). **No spp:** Número total de especies.

| Unidad Ecológica | Plots | Cod Lev | Región de vida | Altitud (m) | P.P. (mm) | Provincia según p.p. | Fisiografía | Pendiente (%) | Macizo Montañoso | No. spp | No. Ind. | No. Ind. Q.h | A.B. Total | A.B. Q.h |
|--|---------|--------------------------|----------------|-------------|-----------|----------------------|-------------|---------------|------------------|---------|----------|--------------|------------|----------|
| Robledales andinos húmedos (Código 24) | Lev_117 | Boy_Duita_Lev_36 | Andina | 3257 | 1600 | Húmeda | Ladera | 70 | Oriental | 9 | 43 | 12 | 5.6 | 3.1 |
| | Lev_118 | Boy_Duita_Lev_37 | Andina | 3220 | 1600 | Húmeda | Ladera | 70 | Oriental | 4 | 73 | 66 | 4.8 | 4.4 |
| | Lev_185 | Sant_Belén_Guacha_Lev_1 | Andina | 3215 | 1550 | Húmeda | Cima | 50 | Oriental | 13 | 64 | 40 | 2.9 | 2.5 |
| | Lev_186 | Sant_Belén_Guacha_Lev_2 | Andina | 3211 | 1550 | Húmeda | Cima | 50 | Oriental | 10 | 55 | 37 | 4.1 | 3.8 |
| | Lev_187 | Sant_Belén_Guacha_Lev_3 | Andina | 3206 | 1550 | Húmeda | Cima | 90 | Oriental | 6 | 58 | 52 | 3.3 | 3.2 |
| | Lev_188 | Sant_Belén_Guacha_Lev_4 | Andina | 3182 | 1550 | Húmeda | Cima | 50 | Oriental | 4 | 49 | 43 | 3.2 | 3.1 |
| | Lev_116 | Boy_Belén_Lev_51 | Andina | 3155 | 1600 | Húmeda | Ladera | 70 | Oriental | 11 | 87 | 53 | 5.5 | 4.7 |
| | Lev_132 | Boy_Tipac_Natura_P4 | Andina | 3150 | 1200 | Húmeda | Cima | 60 | Oriental | 6 | 63 | 37 | 3.6 | 2.7 |
| | Lev_131 | Boy_Tipac_Natura_P3 | Andina | 3140 | 1200 | Húmeda | Cima | 60 | Oriental | 6 | 88 | 54 | 4.1 | 3.0 |
| Altitud: > 2500 m \pm 100 m | Lev_130 | Boy_Tipac_Natura_P2 | Andina | 3120 | 1200 | Húmeda | Cima | 60 | Oriental | 6 | 46 | 20 | 4.3 | 3.3 |
| | Lev_211 | Sant_Encin_Lev_52 | Andina | 3105 | 1550 | Húmeda | Cima | 50 | Oriental | 11 | 40 | 24 | 2.9 | 2.2 |
| | Lev_129 | Boy_Tipac_Natura_P1 | Andina | 3100 | 1200 | Húmeda | Cima | 60 | Oriental | 6 | 84 | 48 | 2.7 | 1.8 |
| | Lev_212 | Sant_Encin_Lev_53 | Andina | 3093 | 1550 | Húmeda | Cima | 50 | Oriental | 9 | 28 | 18 | 2.0 | 1.5 |
| | Lev_189 | Sant_Belén_Guacha_Lev_5 | Andina | 3087 | 1550 | Húmeda | Cima | 50 | Oriental | 5 | 41 | 36 | 2.6 | 2.5 |
| | Lev_190 | Sant_Belén_Guacha_Lev_6 | Andina | 3011 | 1550 | Húmeda | Cima | 50 | Oriental | 5 | 76 | 70 | 2.4 | 2.4 |
| | Lev_216 | Sant_Encino_Guacha_Lev_7 | Andina | 2760 | 2400 | Húmeda | Cima | 50 | Oriental | 7 | 46 | 39 | 3.2 | 3.1 |
| | Lev_217 | Sant_Encino_Guacha_Lev_8 | Andina | 2730 | 2000 | Húmeda | Cima | 40 | Oriental | 4 | 97 | 93 | 3.6 | 3.5 |
| | Lev_218 | Sant_Encino_Guacha_Lev_9 | Andina | 2709 | 2400 | Húmeda | Cima | 70 | Oriental | 10 | 59 | 41 | 3.8 | 3.6 |
| Precipitación media anual: > 1000 mm | | | | | | | | | | | | | | |

Continuación Tabla 21. Descripción general de los levantamientos utilizados para el análisis del gradiente altitud-precipitación.

| Unidad Ecológica | Plots | Cod Lev | Región de vida | Altitud (m) | P.P. (mm) | Provincia según p.p. | Fisiografía | Pendiente (%) | Macizo Montañoso | No. spp | No. Ind. | No. Ind. Q.h | A.B. Total | A.B. Q.h |
|--|----------------------------|--------------------------------|----------------|-------------|-----------|----------------------|-------------|---------------|------------------|---------|----------|--------------|------------|----------|
| Robledales subandinos y andinos subhúmedos (Código 13) Altitud: < 2500 m ± 100 m Precipitación media anual: > 1000 mm | Lev_127 | Boy_Gachant_7 | Andina | 2635 | 1500 | Subhúmeda | Ladera | 70 | Oriental | 12 | 52 | 29 | 2.5 | 2.0 |
| | Lev_121 | Boy_Gachant_1 | Andina | 2609 | 1500 | Subhúmeda | Ladera | 70 | Oriental | 9 | 42 | 20 | 1.8 | 1.5 |
| | Lev_123 | Boy_Gachant_3 | Andina | 2609 | 1500 | Subhúmeda | Ladera | 70 | Oriental | 9 | 54 | 32 | 2.4 | 1.9 |
| | Lev_174 | Nari_Chac - L5 | Subandina | 2530 | 1258 | Subhúmeda | Ladera | 100 | Macizo central | 10 | 71 | 53 | 5.3 | 4.7 |
| | Lev_172 | Nari_Chac - L3 | Subandina | 2524 | 1258 | Subhúmeda | Ladera | 80 | Macizo central | 8 | 60 | 50 | 2.6 | 2.5 |
| | Lev_170 | Nari_Chac - L1 | Subandina | 2350 | 1258 | Subhúmeda | Cima | 45 | Macizo central | 7 | 42 | 34 | 5.4 | 5.3 |
| | Lev_164 | Cundi_Gua Lev_1 | Subandina | 1964 | 1800 | Subhúmeda | Cima | 50 | Oriental | 27 | 95 | 15 | 5.7 | 1.5 |
| | Lev_167 | Cundi_Gua Lev_4 | Subandina | 1971 | 1800 | Subhúmeda | Cima | 65 | Oriental | 22 | 66 | 10 | 6.0 | 2.2 |
| | Lev_113 | BoI_SL-3 | Subandina | 1638 | 2200 | Húmeda | Cima | 60 | Caribe macizos | 37 | 121 | 10 | 4.6 | 1.1 |
| | Lev_114 | BoI_SL-4 | Subandina | 1788 | 2200 | Húmeda | Cima | 60 | Caribe macizos | 34 | 95 | 8 | 4.8 | 0.6 |
| Robledales subandinos húmedos (Código 14) Altitud: < 2500 m ± 50 m Precipitación media anual: > 2000 mm | Lev_232 | Sant_RBCachalú_PPM Fenología_A | Subandina | 1970 | 1814 | Húmeda | Ladera | 80 | Oriental | 33 | 107 | 1 | 3.7 | 0.0 |
| | Lev_233 | Sant_RBCachalú_PPM Fenología_B | Subandina | 1970 | 1814 | Húmeda | Ladera | 80 | Oriental | 29 | 96 | 3 | 2.9 | 0.7 |
| | Lev_240 | Sant_RBCachalú_PPM Fenología_I | Subandina | 1970 | 1814 | Húmeda | Ladera | 80 | Oriental | 35 | 85 | 3 | 3.1 | 0.4 |
| | Lev_241 | Sant_RBCachalú_PPM Fenología_J | Subandina | 1970 | 1814 | Húmeda | Ladera | 60 | Oriental | 32 | 87 | 2 | 2.4 | 0.4 |
| | Lev_183 | Risaral Tat 4 | Subandina | 2037 | 2181 | Húmeda | Ladera | 50 | Occidental | 24 | 69 | 17 | 4.4 | 2.1 |
| | Lev_242 | Sant_RBCachalú_PPM Pedregal_A | Subandina | 2170 | 1814 | Húmeda | Cima | 60 | Oriental | 17 | 46 | 8 | 1.2 | 0.4 |
| | Lev_243 | Sant_RBCachalú_PPM Pedregal_B | Subandina | 2170 | 1814 | Húmeda | Cima | 80 | Oriental | 19 | 46 | 13 | 1.6 | 1.0 |
| | Lev_250 | Sant_RBCachalú_PPM Pedregal_I | Subandina | 2170 | 1814 | Húmeda | Cima | 80 | Oriental | 7 | 29 | 19 | 0.9 | 0.8 |
| | Lev_251 | Sant_RBCachalú_PPM Pedregal_J | Subandina | 2170 | 1814 | Húmeda | Cima | 80 | Oriental | 9 | 51 | 25 | 1.6 | 1.3 |
| | Lev_215 | Sant_Encino_Guacha_ Lev_11 | Subandina | 2258 | 2400 | Húmeda | Ladera | 90 | Oriental | 27 | 118 | 24 | 4.4 | 2.9 |
| Lev_177 | Risaral Tat_1 | Subandina | 2400 | 2181 | Húmeda | Ladera | 75 | Occidental | 36 | 117 | 17 | 4.9 | 1.7 | |
| Lev_214 | Sant_Encino_Guacha_ Lev_10 | Subandina | 2460 | 2800 | Húmeda | Cima | 40 | Oriental | 26 | 86 | 8 | 2.1 | 0.3 | |
| Lev_182 | Risaral Tat_3 | Subandina | 2536 | 2181 | Húmeda | Ladera | 75 | Occidental | 37 | 139 | 43 | 9.3 | 5.4 | |

Como en este conjunto de levantamientos se presenta el efecto combinado de la altitud y la precipitación, se decidió realizar el análisis MRPP para las clasificaciones previas de altitud (bosques andino y bosques subandinos), precipitación (bosques en provincia húmeda o en provincia subhúmeda), y para el efecto combinado altitud-precipitación (robles andinos húmedos, robledales subandinos subhúmedos y robledales subandinos húmedos). En la Tabla 22 se presentan los resultados, se encontraron diferencias significativas para todas las propuestas de clasificación de acuerdo con los gradientes de altitud, de humedad y de altitud-humedad; sin embargo, el valor del efecto de tamaño (*A value*) presentó un comportamiento diferente, para la clasificación, según la relación altitud-humedad, se obtuvo el valor más alto (0.092), mientras que para los gradientes de altitud y de humedad los valores fueron muy inferiores (0.058 y 0.018 respectivamente) respecto a los recomendados McCune & Grace (2002), el cual debe estar cercano a 0.1. Por tal razón, se puede sugerir que la clasificación del gradiente altitud-humedad

es la más adecuada para identificar los diferentes tipos de robledales. De igual manera, al evaluar las comparaciones por parejas para los grupos definidos en el gradiente altitud-humedad, en todas se encontraron valores aceptables de p, A y T (Tabla 23).

En el análisis NMS, el número de dimensiones en la solución final fue de tres (3), el coeficiente de correlación r^2 presentó valores importantes de 0.69 con estos tres ejes. El valor de stress para la ordenación NMS con tres (3) ejes fue de 16.57% ($p=0.04$), con una inestabilidad de 10^{-4} después de 97 iteraciones. En las figuras 17, 18 y 19 es posible identificar la relación que existe entre los resultados de la ordenación NMS y la clasificación a priori del gradiente altitud-humedad. La categoría de robledales subandinos en provincia húmeda corresponde a la convención de triángulos grises (convención número 14), robledales subandinos en provincia subhúmeda a la convención de triángulos negros (convención número 13) y robledales andinos en provincia húmeda a la convención de triángulos blancos (24).

Tabla 22. Resumen de estadísticos para el análisis MRPP en los diferentes gradientes.

| Tipo de gradiente | Delta observado | Delta esperado | Sesgo | T | P | A |
|--------------------------------|-----------------|----------------|-------|-------|-------|-------|
| Altitud | 0.79 | 0.84 | -0.83 | -10.9 | 0.001 | 0.058 |
| Humedad (precipitación) | 0.83 | 0.84 | -0.96 | -3.4 | 0.005 | 0.019 |
| Altitud-Humedad | 0.77 | 0.84 | -0.64 | -12.0 | 0.001 | 0.092 |

Tabla 23. Resumen de estadísticos para MRPP en el gradiente altitud-precipitación resultado para todos los grupos y comparación por parejas.

| Múltiples comparaciones | T | A | P |
|---|---------|-------|-------|
| Todos los grupos | -12.020 | 0.092 | 0.001 |
| Robledales subandinos húmedos vs. Robledales andinos húmedos 14 vs. 24 | -13.115 | 0.092 | 0.001 |
| Robledales subandinos húmedos vs. Robledales subandinos subhúmedos 14 vs. 13 | -5.045 | 0.059 | 0.002 |
| Robledales andinos húmedos vs. Robledales subandinos subhúmedos 24 vs. 13 | -4.567 | 0.042 | 0.002 |

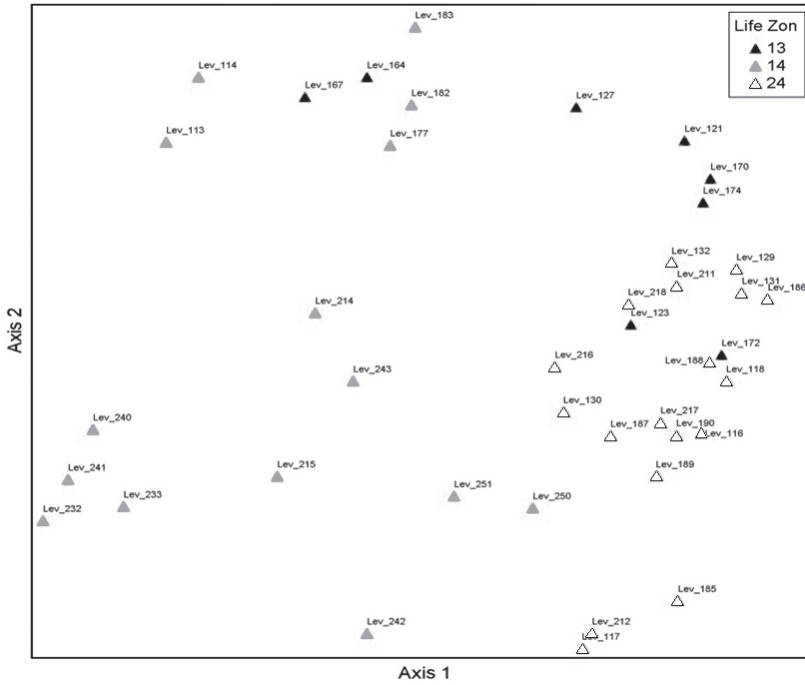


Figura 17. Escalonamiento no métrico multidimensional (NMS) gradiente altitud-precipitación (eje 1 vs eje 2).

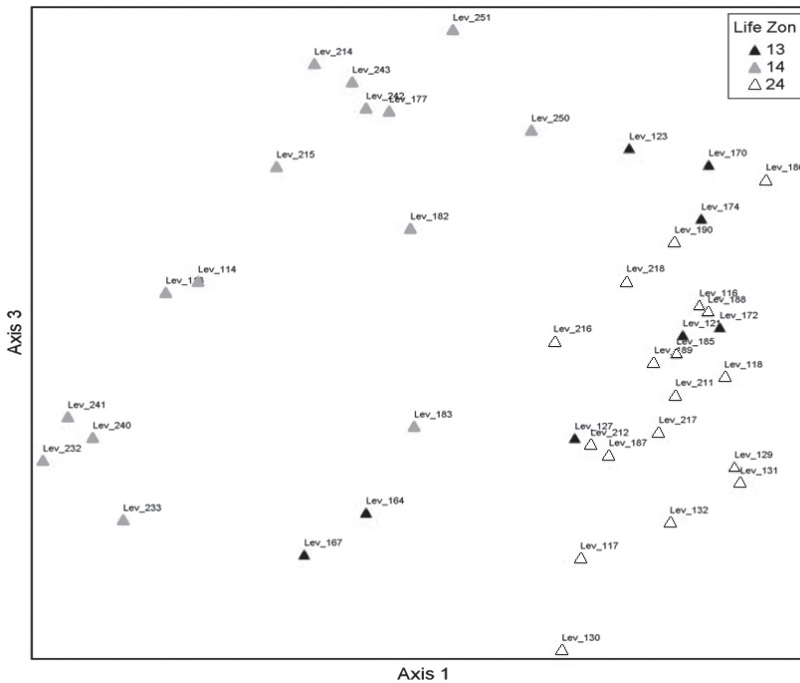


Figura 18. Escalonamiento no métrico multidimensional (NMS) gradiente altitud-precipitación (eje 1 vs eje 3).

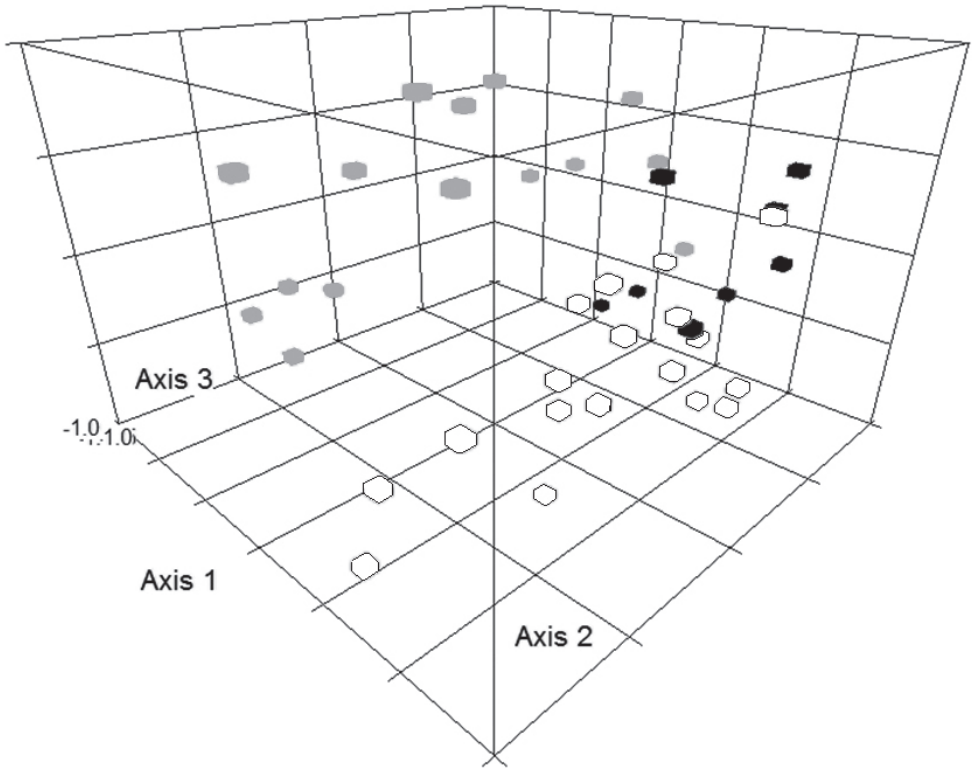


Figura 19. Escalonamiento no métrico multidimensional (NMS) gradiente altitud-precipitación, Figura en tres dimensiones donde se relacionan los ejes 1, 2 y 3.

En general, a lo largo del eje 1 (sentido horizontal) de las figuras 17 y 18 se identifica en la parte derecha un grupo conformado por los robledales andinos en provincia húmeda (triángulos blancos con código 24) y los robledales subandinos en provincia subhúmeda (triángulos negros con código 13), mientras que en la parte izquierda se ubican principalmente los robledales subandinos en provincia húmeda (triángulos grises con código 14), esta tendencia de separación también se puede observar en el diagrama tridimensional de los ejes de ordenación (figura 19). Los levantamientos pertenecientes a la categoría de robledales andinos en la provincia húmeda (triángulos blancos con código 24) presentan un patrón agregado de agrupamiento, los robledales subandinos en provincia húmeda (triángulos grises con código 14)

se encuentran dispersos a lo largo de los ejes 2 y 3 (sentido vertical de las figuras 17 y 18), de tal manera que es posible identificar al interior de esta categoría dos (2) subgrupos, el primero corresponde a un grupo homogéneo de robledales subandinos húmedos localizados en la cordillera Oriental, mientras que el segundo subgrupo incluye a robledales subandinos húmedos localizados en la Serranía de San Lucas y en la zona de amortiguación del PNN Tatamá e incluyen a un par de levantamientos de robledales subandinos y subhúmedos presentes en la cordillera oriental en el municipio de Guaduas (Cundinamarca). De igual manera es claro que en el espacio de ordenación (figuras 17,18 y 19) se presenta una sobreposición de las categorías de robledales subandinos en provincia subhúmeda (triángulos negros) y robledales andinos en

provincia húmeda (triángulos blancos), aunque como se mencionó anteriormente dos levantamientos clasificados como subandinos subhúmedos presentaron mayor afinidad con un subgrupo de los robledales húmedos.

El dendrograma obtenido a partir del análisis conglomerados se relacionó con la clasificación propuesta para el gradiente altitud-humedad (figura 20). Al tener en cuenta las recomendaciones de Peck (2010) y McCune & Grace (2002) sobre los resultados del dendrograma y la definición de grupos, es posible identificar a un nivel de corte del 25% de pérdida de información (25 information remaining %), tres grupos conformados únicamente por robledales subandinos húmedos (Lev 113-Lev 114, Lev 183, Lev 177-Lev 182, Lev 214-Lev 233, convención 14) y tres subgrupos mixtos, conformados por levantamientos pertenecientes a robledales subandinos en provincia subhúmeda (Lev 127, Lev 164-Lev 167, Lev 172, Lev 121-Lev 174, convención 13) y robledales andinos en provincia húmeda (Lev 116-Lev 217, Lev 188-Lev 130, Lev 186, Lev 117-Lev 212, convención 24); la variabilidad de estos grupos es alta debido a que el valor de la función objetivo es mayor. Teniendo en cuenta que

lo que se busca con el análisis de conglomerados no es el de definir grupos sino el de complementar la información obtenida con los otros análisis multivariados para identificar la importancia del gradiente de altitud-humedad en los bosques de robles, estos resultados presentan la misma tendencia encontrada en el análisis NMS de traslape o alta similitud entre los robledales subandinos subhúmedos y los robledales andinos húmedos y una marcada diferenciación de los robledales subandinos húmedos.

Finalmente, se presenta un resumen de algunos aspectos de composición y estructura de los robledales en provincia subhúmeda y húmeda con el fin de complementar la información respecto a las diferencias que existen en los bosques de roble a partir del gradiente de precipitación (Tabla 24). Los robledales subandinos húmedos presentan en promedio un mayor número de especies (26), comparado con los robledales subandinos subhúmedos (13) y los robledales andinos húmedos (7). El área basal total promedio es mayor en los robledales subandinos subhúmedos (4 m²/0.1 ha), seguido por los robledales andinos húmedos con 3.6 m², mientras que los robledales subandinos

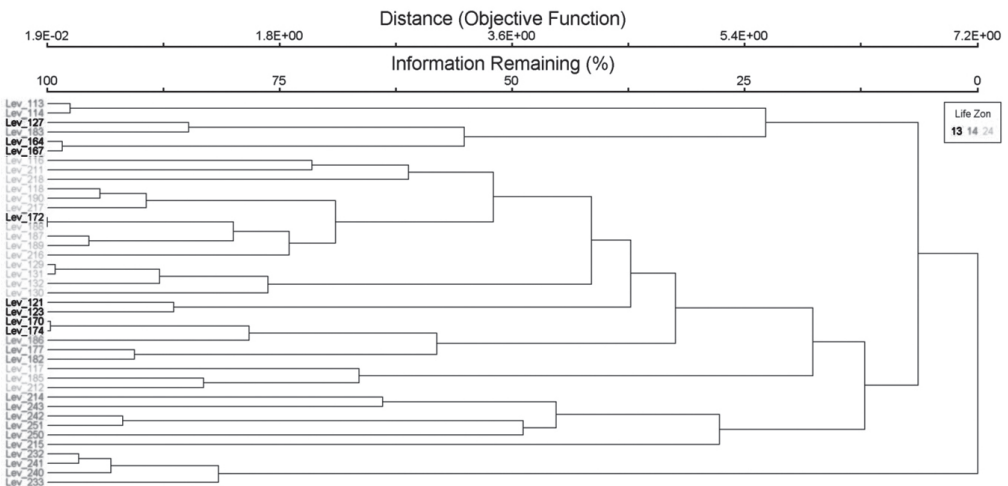


Figura 20. Dendrograma (similitud entre levantamientos) según el gradiente altitud-precipitación.

húmedos presentaron los menores valores (3.0 m²). El número de individuos de *Q. humboldtii* (44) y el área basal de esta especie fue mayor en los robledales andinos húmedos (3 m²/0.1 ha) representando el 71% del total de individuos y el 84% del área basal total, en los robledales subandinos subhúmedos el número de individuos fue de 30 que corresponde al 50% de la abundancia total, con un área basal de 2.7 m², 68% del área basal total. En los robledales subandinos húmedos se encontraron los menores valores de individuos de *Q. humboldtii* (11 individuos) con 1.1 m² de área basal representan el 14% del total de individuos y el 35% del área basal total.

DISCUSIÓN

A partir de herramientas estadísticas multivariadas fue posible identificar que la altitud, la humedad (precipitación) y su efecto combi-

nado se relacionan con la riqueza y la estructura de los bosques de roble en Colombia. En el gradiente altitudinal, el análisis MRPP permitió identificar que existen diferencias significativas entre los bosques de roble en altitudes superiores a 2500 m (± 100 m) denominados como robledales andinos, y aquellos localizados a altitudes inferiores de 2500 m (± 100 m) clasificados como robledales subandinos. El análisis de conglomerados (dendrograma de similitud) y la ordenación NMS permitió identificar este mismo patrón. También se encontraron diferencias en el número de especies, y en el número de individuos y el área basal de *Q. humboldtii* en cada tipo de robledal. La menor riqueza en bosques localizados a altitudes mayores de 2500 m ha sido mencionada por varios estudios para bosques de montañas tropicales (Rangel, 1991; Gentry, 1995; Cavelier, 1996; Kappelle & van Uffelen, 2006). La relación de mayor dominancia de especies del género

Tabla 24. Estadísticos de las principales características estructurales de los diferentes tipos de robledales definidos en el gradiente altitud-precipitación.

Información para individuos con DAP ≥ 10 cm en 0.1 ha. **No spp:** Número total de especies. **No. Ind:** Número total de individuos. **No Ind Q.h:** Número total de individuos de *Q. humboldtii*. **A.B. Total:** Área basal total (m²). **A.B. Q.h:** Área basal de *Q. humboldtii* (m²).

| Tipos de robledales | Estadísticos | No. spp | No. Ind. | No. Ind. Q. h | A.B. Total | A.B. Q. h |
|--|-------------------------------|---------|----------|---------------|------------|-----------|
| Robledales andinos húmedos | Promedio | 7 | 61 | 44 (71%) | 3.6 | 3.0 (84%) |
| | Desviación estándar | 3 | 19 | 20 | 0.7 | 0.6 |
| | Coefficiente de variación (%) | 38 | 31 | 46 | 19 | 21 |
| Altitud: > 2500 m \pm 100 m | Valor Máximo | 13 | 97 | 93 | 4.3 | 3.8 |
| | Valor mínimo | 4 | 28 | 18 | 2.0 | 1.5 |
| Precipitación media anual: > 1000 mm | | | | | | |
| Robledales subandinos subhúmedos | Promedio | 13 | 60 | 30 (50%) | 4.0 | 2.7 (68%) |
| | Desviación estándar | 7 | 16 | 14 | 1.7 | 1.4 |
| | Coefficiente de variación (%) | 53 | 27 | 48 | 42 | 50.6 |
| Altitud: < 2500 m \pm 100 m | Valor Máximo | 27 | 95 | 53 | 6.0 | 5.3 |
| | Valor mínimo | 7 | 42 | 10 | 1.8 | 1.5 |
| Precipitación media anual: < 2000 mm | | | | | | |
| Robledales subandinos húmedos | Promedio | 26 | 82 | 11 (14%) | 3.0 | 1.1 (35%) |
| | Desviación estándar | 10 | 30 | 8 | 1.4 | 0.8 |
| | Coefficiente de variación (%) | 38 | 36 | 71 | 47 | 74 |
| Altitud: < 2500 m \pm 50 m | Valor Máximo | 37 | 121 | 25 | 4.9 | 2.9 |
| | Valor mínimo | 7 | 29 | 1 | 0.9 | 0.3 |
| Precipitación media anual: > 2000 mm | | | | | | |

Quercus en altitudes mayores ha sido mencionada por Kappelle *et al.* (1995), para los robledales del Cerro Chiripó en Costa Rica, y por Nixon (2006) para algunos bosques montanos de México.

Para el gradiente de humedad (precipitación), el análisis MRPP permitió identificar que existen diferencias significativas entre los robledales de provincia húmeda (p.p > 2000 mm) y los robledales de provincia subhúmeda (p.p < 2000 mm). Con el análisis de conglomerados también se obtuvo este mismo patrón ya que se logran diferenciar los grupos de robledales en provincia húmeda de los de la provincia subhúmeda; sin embargo, la ordenación NMS permitió identificar que al interior de los robledales subhúmedos se presenta una división, la cual podría estar influenciada por aspectos geográficos. También se encontraron diferencias en el número de especies, y en el número de individuos y el área basal de *Q. humboldtii* en cada tipo de robledal, siendo más diversos los robledales en provincias húmedas y menos diversos los robledales de provincias subhúmedas. La mayor dominancia de *Q. humboldtii* se encontró en los robledales de provincias subhúmedas. Este fenómeno de mayor dominancia en bosques con menor precipitación o de provincias de humedad más secas, también se ha presentado en la vertiente seca del Pacífico en comparación con los robledales de la vertiente húmeda del atlántico en Costa Rica (Kappelle *et al.*, 1995; Nixon, 2006). Así mismo, Johnson *et al.* (2009), señalan que en general, las especies del género tienden a ser relativamente resistentes a las condiciones secas, lo cual las hace unas mejores competidoras en estos ambientes.

Al evaluar el gradiente altitud-precipitación, el análisis MRPP identificó que las mejores diferencias estadísticas se encuentran cuando se utiliza la clasificación de robledales andinos húmedos, robledales subandinos

subhúmedos y robledales subandinos húmedos. Sin embargo, con la ordenación NMS se identificó que esta clasificación explica parcialmente el patrón de agrupamiento encontrado en el espacio de ordenación para los valores promedio del coeficiente de Sørensen, debido a que se identifican claramente los grupos pertenecientes a los robledales subandinos subhúmedos y a los robledales andinos húmedos, mientras que el grupo de robledales subandinos subhúmedos se traslapa principalmente con los valores promedio de los robledales andinos húmedos y en menor medida (dos levantamientos) con algunos robledales subandinos húmedos. Es importante mencionar que entre los robledales subandinos húmedos existe una gran dispersión de los valores promedio del coeficiente de Sørensen, principalmente a lo largo del segundo eje de ordenación, e inclusive es posible dividirlos en dos subgrupos. En un subgrupo se ubican los robledales subandinos húmedos de la cordillera Oriental y en el otro subgrupo los de robledales subandinos húmedos de otros macizos montañosos como la serranía de San Lucas en el Caribe colombiano y los de la cordillera Occidental cercanos al Parque Nacional Natural Tatamá. En el caso de los levantamientos de Risaralda (Lev_182, lev_177, Lev_183) es posible que este influenciando la mayor altitud de estos levantamientos, porque se presenta una dominancia mayor de *Q. humboldtii* comparada con el promedio encontrado para los robledales subandinos húmedos, lo cual puede explicar su cercanía en el espacio de ordenación a los robledales subandinos subhúmedos de Guaduas Cundinamarca. Para el caso de los levantamientos de la Serranía de San Lucas (Lev_113, Lev_114), los altos valores de área basal y de número de individuos, y quizás el efecto “Massenerhebung” (Grubb, 1971; Schroter’s, 1926; Cuatrecasas, 1934, 1958) por la baja altura de este macizo montañoso (2100 m aprox.) pueden ser condiciones que hacen diferencias en estos robledales subandinos húmedos.

Se encontraron diferencias en el número de especies, en el número de individuos y en el área basal de *Q. humboldtii* en cada tipo de robleal; son más diversos los robleales subandinos húmedos (26 especies), le siguen los robleales subandinos subhúmedos (13 especies) y los robleales andinos húmedos (siete especies). En los robleales andinos húmedos se presenta una mayor dominancia de *Q. humboldtii* en términos de número de individuos y área basal, mientras que en los robleales subandinos húmedos se presenta la menor dominancia. Con estos resultados pareciera ser que existan dos óptimos ecológicos para la distribución de *Q. humboldtii* en los andes de Colombia, el primero en la región andina, a altitudes mayores de 2600 m en regiones húmedas con precipitaciones superiores a 1000 mm anuales, donde se presentan los mayores valores de dominancia con el 71% de la abundancia total y el 84% del área basal total. El otro óptimo ecológico se presenta en la región subandina (1800 - 2400 m) en condiciones de humedad menores a 2000 mm o afectadas por condiciones microclimáticas como sombra de lluvias o por el efecto de sotavento; es decir, en provincias subhúmedas donde la abundancia de *Q. humboldtii* es también importante (50% del total), al igual que su área basal (68% del total), aunque no iguala los valores alcanzados en la región andina. La menor dominancia y abundancia de *Q. humboldtii* se encuentra definitivamente en la región subandina en localidades con precipitaciones anuales superiores a 2000 mm en donde en promedio la abundancia de *Q. humboldtii* es del 11% y su área basal representa el 35% del total. Este comportamiento bimodal en la distribución de una especie ha sido mencionado por diversos autores (Whittaker, 1956, 1960; Whittaker *et al.*, 1973; Austin, 1989, 2013; Kent, 2012). La mayor abundancia y dominancia de *Q. humboldtii* en las zonas con menor temperatura como es el caso de la región andina o en regiones subandinas don-

de el déficit hídrico puede ser mayor, coinciden con lo mencionado por Whittaker *et al.* (1973), quienes indicaban que podía existir más de un óptimo de la población de una especie debido a la existencia de diferentes ecotipos derivados de factores ambientales, o como lo sugiere Austin (2013), basado en la teoría de Ellenberg (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974), que las curvas bimodales pueden presentarse por factores de competencia cuando el nicho real de una especie (óptimo ecológico) es desplazado de su óptimo fisiológico (nicho potencial) por un competidor superior. En varios trabajos se ha encontrado que algunas especies del género *Quercus* son influenciadas de manera clara por el gradiente altitudinal y el de humedad (Whittaker, 1956; Kappelle *et al.*, 1995; Nixon, 2006; Johnson *et al.*, 2009) e inclusive como *Q. humboldtii*, especies del género *Quercus* (*Q. chrysolepis*, *Q. borealis*) presentan este patrón de distribución bimodal.

CONSIDERACIONES FINALES

Los resultados encontrados a través de los métodos de análisis multivariados de clasificación y ordenación ecológica ayudan a explicar y corroborar las conclusiones que se obtuvieron en el capítulo de sintaxonomía de los bosques de roble (*Q. humboldtii*) en Colombia, debido a que en esa contribución se lograron definir dos categorías sintaxonómicas superiores que se diferencian claramente, la clase *Billio roseae-Quercetea humboldtii* caracteriza a los robleales subandinos en climas húmedos a muy húmedos, mientras que la clase *Myrsino coriacea-Quercetea humboldtii* caracteriza a los robleales de la región andina aunque en algunos sectores caracterizados por la presencia del fenómeno de sombra de lluvias o vertientes subhúmedas de las cordilleras se pueden encontrar asociaciones pertenecientes a esta clase en la región Subandina.

En este orden de ideas, es posible que la altitud, como factor directo de la temperatura del ambiente, ejerza una influencia marcada en la composición y la estructura de los robledales en Colombia, seguido por el régimen de humedad (precipitación). Un comportamiento similar en la influencia de estas variables se encontró en Costa Rica (Kappelle *et al.*, 1995, Kapelle, 1996; Kappelle, 2006). La temperatura, acorde con las variaciones topográficas, parece ser el principal factor que controla la distribución de las comunidades de bosques de robles en Costa Rica, aunque también los diferentes regímenes hidrológicos, el vapor de agua y el régimen de radiación influyen de manera importante (Kapelle & Ufflen, 2006). La definición de estos subtipos de bosques de robles en Colombia basados en aspectos climáticos, florísticos y estructurales se constituyen en insumos fundamentales para la gestión y conservación de estos bosques, ya que reúnen a robledales con condiciones ambientales y ecológicas relativamente similares que permiten orientar de manera más adecuada prescripciones silviculturales orientadas a su uso sostenible y su restauración ecológica.

LITERATURA CITADA

- AVELLA-M., A. & RANGEL-CH., J.O. 2014.** Oak forests types of *Quercus humboldtii* in the Guantiva-La Rusia-Iguaque corridor (Santander-Boyacá, Colombia): Their conservation and sustainable use. *Colombia Forestal* 17 (1): 100-116.
- AUSTIN, M.P. 2013.** Vegetation and Environment: Discontinuities and Continuities. En: E. Van der Maarel & J. Frankiln (eds.). *Vegetation Ecology, Second Edition*: 71-103. Wiley-Blackwell (John Wiley & Sons, Ltd.), Chichester.
- AUSTIN, M.P. & T.M. SMITH. 1989.** A new model for the continuum concept. *Vegetatio* 83: 35-47.
- CALDAS, F.J. 1951.** Memoria sobre la nivelación de las plantas que se cultivan en la vecindad del Ecuador. *Rev. Ac. Col. Cs. Ex. Fis. Nat.* 8: 168-172.
- CAVELIER, J. 1996.** Environmental factors and ecophysiological processes along altitudinal gradients in wet tropical mountains. En: S.S. Mulkey, R.L. Chazdon, A.P. Smith (eds.). *Tropical forest plant ecophysiology*: 399-439. Chapman and Hall, Nueva York.
- CLARKE, K.R. 1993.** Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18: 117-143.
- CLEEF, A.M. 1981.** The vegetation of páramos of Colombia cordillera oriental. *Disertationes Botanicae* 61. Cramer, Vaduz. 321 p.
- CLEEF, A.M., J.O. RANGEL-CH. & S. SALAMANCA. 2003.** The Andean rain forests of the Parque Los Nevados Transect, Cordillera Central, Colombia. En: T. van der Hammen & A.G. Dos Santos. (eds). *La Cordillera Central Colombiana Transecto Parque de los Nevados. Estudios de Ecosistemas Tropandinos* 5: 79-142. J. Cramer, (Borntraeger) Berlín-Stuttgart.
- COX, T.F. & M.A. COX. 2001.** *Multidimensional scaling. Second edition.* Chapman and Hall. Boca Raton, Florida. 294 p.
- CUATRECASAS, J. 1934.** Observaciones geobotánicas en Colombia. *Trab. Mus. Nac. Cienc. Nat. Ser. Bot.* 27. Madrid. 144 p.
- CUATRECASAS, J. 1958.** Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* 10 (40): 221-268. Bogotá D.C.
- DÍAZ-P., S. 1991.** La botánica en Colombia, hechos notables en su desarrollo. *Rev. Ac. Col. Cs. Ex. Fis., Nat. Colección Enrique Pérez Arbeláez.* No. 6. Bogotá.
- GENTRY, A.H. 1995.** Paterns of biodiversity and floristic composition in neotropical

- montane forests. En: S.P. Churchill, H. Baslev, E. Forero, J.L. Luteyn (eds). Biodiversity and conservation of neotropical montane forests: 103-126. New York Botanical Garden. Bronx, Nueva York.
- GRUB, P.J. 1971.** Interpretation of the “Massenerhebung” effect of tropical mountains. *Nature* 229: 44-45.
- HOLDRIDGE L.R. 1967.** Life zone ecology. Tropical Science Center. San Jose, Costa Rica. 206 p.
- JOHNSON, P., SHIFLEY, S. & R. ROGERS. 2009.** The ecology and silviculture of oaks. Second Edition. CABI Publishing, Oxon. 566 p.
- KAPPELLE M., J.G. VAN UFFELEN & A.M. CLEEF. 1995.** Altitudinal zonation of montane *Quercus* forests along two transects in Chirripó National Park, Costa Rica. *Vegetatio* 119:119–153
- KAPPELLE, M. 2006.** Neotropical montane oak forest: overview and outlook. En: M. Kapelle (ed.). Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests. *Ecological Studies* 185: 449-463.
- KENT, M. 2012.** Vegetation description and data analysis: A practical approach. Second edition. Wiley-Blackwell (John Wiley & Sons, Ltd.), Chichester. 414 p.
- LEGENDRE, P. & L. LEGENDRE. 1998.** Numerical Ecology. *Developments Environmental Modelling* 20: 1-853. Elsevier Science B. V. Amsterdam.
- LOZANO, G. & J.H. TORRES. 1974.** Aspectos generales sobre la distribución, sistemática fitosociológica y clasificación ecológica de los bosques de robles (*Quercus*) en Colombia. *Ecología Tropical* 1 (2):45-79.
- MCCUNE, B. & GRACE, J.B. 2002.** Analysis of Ecological Communities. Glendeden Beach, Oregon: MjM Software Design. 307 p.
- MCCUNE, B. & J.M. MEFFORD. 2011.** PC-ORD Version 6: Multivariate Analysis of Ecological Data. User’s Guide. Glendeden Beach, Oregon: MjM Software.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & H. ELLENBERG. 1974.** Aims and Methods of Vegetation Ecology. John Wiley & Sons, Ltd, Nueva York. 547 p.
- NIXON, K.C. 2006.** Global and Neotropical Distribution and Diversity of Oak (Genus *Quercus*) and Oak Forests. En: M. Kapelle (ed.). Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests. *Ecological Studies* 185: 3-12.
- PECK, J. 2010.** Multivariate Analysis for Community Ecologists: Step-by-Step using PC-ORD. Glendeden Beach, Oregon: MjM Software. 162 p.
- RANGEL-CH., J.O. 1991.** Vegetación y ambiente en tres gradientes montañosos de Colombia. Tesis de doctor. Universidad de Ámsterdam, Ámsterdam.
- RANGEL-CH., J.O. 1995.** (ed.) Colombia Diversidad Biótica I. Clima, Centros de concentración de especies, fauna. Instituto de Ciencias Naturales - Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D.C. 442 p.
- RANGEL-CH., J.O., LOWY-C., P., AGUILAR-P., M. & A. GARZÓN-C. 1997.** Tipos de vegetación en Colombia. En: J.O. Rangel-Ch., P.Lowy-C. & M. Aguilar-P. Colombia Diversidad Biótica II. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia & IDEAM: 367-389 pp. Bogotá D.C.
- RANGEL-CH., J.O. 2000a.** (ed.) Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna. Instituto de Ciencias Naturales – Instituto Alexander von Humboldt. Bogotá D.C. 902 p.
- RANGEL-CH., J.O. 2009.** (ed.) Colombia Diversidad Biótica VIII. Media y baja montaña de la serranía de Perijá. Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá. 708 p.
- RANGEL-CH., J.O. 2011.** (ed.) Colombia Diversidad Biótica XI. Patrones de la Estructura y de la Riqueza de la Vegetación en Colombia. Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá D.C. 461 p.

- RANGEL-CH J.O. & P. FRANCO-R. 1985.** Observaciones fitoecológicas en varias regiones de vida de la Cordillera Central de Colombia. *Caldasia* 14: 211-249.
- RANGEL-CH., J.O. & A. AVELLA. 2011.** Oak forests (*Quercus humboldtii*) at the Caribbean region and distribution patterns related with environmental factors in Colombia. *Plant Biosystem* 145: 186-198.
- ROBBINS, J. & J.A. MATTHEWS. 2009.** Pioneer vegetation on glacier forelands in southern Norway: emerging communities?. *Journal of Vegetation Science* 20: 889-902.
- ROBBINS, J. & J.A. MATTHEWS. 2010.** Regional Variation in Successional Trajectories and Rates of Vegetation Change on Glacier Forelands in South-Central Norway. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 42 (3): 351-361.
- SCHRÖTER, C. 1926.** Das pflanzenleben der Alpen. Albert Raustein. Zürich.
- STURM, H. & O. RANGEL. 1985.** Ecología de los páramos andinos, una visión preliminar integrada. Biblioteca J.J. Triana. Inst. de Ciencias Naturales 9: Bogotá. 292 p.
- VAN DER HAMMEN, T. & E. GONZÁLEZ. 1963.** Historia de clima y vegetación del Pleistoceno superior y del Holoceno de la Sabana de Bogotá. *Boletín Geológico* 12(1-3): 189-206.
- VAN DER HAMMEN, T.A. PÉREZ & P. PINTO. 1983.** (eds.). La cordillera Central colombiana. Transecto parque de los Nevados (Introducción y datos iniciales). *Studies on Tropical Andean Ecosystem*, vol 1. 345 p. J. Cramer, Vaduz.
- VAN DER HAMMEN, T. 1984.** Ecosistemas zonales en el flanco Norte de la Sierra Nevada de Santa Marta (transecto Buritaca-La Cumbre). En: T. Van der Hammen & P.M. Ruiz (eds). *La Sierra Nevada de Santa Marta (transecto Buritaca-La Cumbre)*. Estudio de ecosistemas tropandinos 2: 589-603. J. Cramer. Berlín-Stuttgart.
- VAN DER HAMMEN, T. 2003.** Ecosistemas zonales en los flancos oeste y este de la cordillera Central (transecto Parque los Nevados). En: T. Van der Hammen & Alice G. Dos Santos (eds). *La Cordillera Central Colombiana Transecto Parque los Nevados*. Estudio de ecosistemas tropandinos 5: 503-545. J. Cramer. Berlín-Stuttgart.
- VAN DER HAMMEN, T. 2005.** Zonal ecosystems of the west and east flanks of the Colombian Western Cordillera (Tatamá transect). En: T. Van der Hammen., J. Orlando Rangel & A.M. Cleef. (eds). *La Cordillera Occidental Colombiana Transecto Tatamá*. Estudio de ecosistemas tropandinos 6: 935-972. J. Cramer. Berlín-Stuttgart.
- VAN DER HAMMEN, T. 2008.** Zonal ecosystems of the west and east flanks of the Colombian eastern Cordillera (Sumapaz transect). En: T. Van der Hammen (ed.). *Estudios de Ecosistemas Tropandinos-Ecoandes 7*. La cordillera Oriental, transecto de Sumapaz: 961-1009. J. Cramer. Berlín-Stuttgart.
- VAN DER HAMMEN T., R. JARAMILLO-M. & M.T. MURILLO. 2008.** Oak forests of the Andean forest zone of Colombian Eastern cordillera. En: T. Van der Hammen (ed.). *Estudios de Ecosistemas Tropandinos-Ecoandes 7*. La cordillera Oriental, transecto de Sumapaz: 595-614. J. Cramer. Berlín-Stuttgart.
- VON HUMBOLDT, A. & A. BONPLAND. 1808.** Personal narrative of travels to the equinoctial regions of the new continent during the years 1799-1804, vols 1-6. Longman Hurst and Rees. Londres.
- WITTE, H. J. L. 1995.** Seasonal and altitudinal distribution of precipitation, temperature and humidity in the Parque Los Nevados transect (Central Cordillera, Colombia). En: T. Van der Hammen & A.G. Dos Santos (eds.). *La cordillera central Colombiana transecto Parque Los Nevados*. *Studies on tropical andean ecosystems* 4: 279-328. J. Cramer, Berlín-Stuttgart.
- WALTER, H. 1985.** Vegetation of the earth and ecological systems of the geobiosphere.

- Springer, Berlin Heildenberg. Nueva York. 319 p.
- WHITTAKER, R.H. 1956.** Vegetation of the Great Smoky Mountains. – Ecol. Monogr. 26: 1–80.
- WHITTAKER R. H. 1960.** Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. – Ecol. Monogr. 30: 279–338.
- WHITTAKER R. H., S.A. LEVIN & ROOT R. B. 1973.** Niche, habitat, and ecotope. – Am. Nat. 107: 321–338.