

Patrones de diversidad y estructura de bosques amazónicos colombianos en gradiente altitudinal

Sebastián Emilio Díaz-C.¹, Derly Johana Londoño-Hernández², y William Ariza-Cortés³

Resumen

El estudio de la vegetación en gradientes ecológicos es útil como indicador de su función ecosistémica y para orientar acciones de manejo. Esta investigación analizó los patrones de riqueza, diversidad y estructura de bosques húmedos de la Amazonía colombiana. Se realizaron 18 parcelas de 0,1 ha en la vegetación arbórea, recolectando la información de individuos con DAP ≥ 10 cm, en 5 localidades de 3 departamentos de Colombia, y abarcando las zonas de vida bh-T, bmh-PM y bmh-MB (69-2225 msnm). Se encontró que la riqueza ($\alpha < 0.01$), la diversidad ($\alpha < 0,05$) y el área basal -AB- ($\alpha < 0,05$) decrece a medida que aumenta el gradiente altitudinal. El AB se asoció a individuos de categorías diamétricas entre 30-40 cm y > 40 cm, y de altura total de 20-30 m y > 30 m. Se encontraron diferencias significativas solo a nivel de diversidad y riqueza ($\alpha < 0,1$) entre las dos localidades con más baja y más alta elevación altitudinal. La diversidad beta presentó una disimilitud muy alta ($> 85\%$) y no se encontraron superposiciones en las elipses del diagrama de ordenación ($\alpha < 0,05$). Lo anterior, está relacionado con un conjunto de especies característico de cada localidad, las cuales no se distribuyen de manera uniforme a lo largo del gradiente.

Palabras Clave: bosques amazónicos, diversidad forestal, ecología de comunidades arbóreas, gradientes ecológicos.

*FR: 23-I-2025. FA: 30-VII-2025.

¹ Magister en Manejo, Uso y Conservación del Bosque, e Ingeniero Forestal de la Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Department of Marine, Earth, and Atmospheric Sciences, North Carolina State University, Raleigh, Estados Unidos; Grupo de Investigación en Uso y Conservación de la Diversidad Forestal. Correo electrónico: sdiazco@ncsu.edu

 orcid.org/0000-0002-7387-5073 **Google Scholar**

² Especialista en Gerencia de Proyectos de la Corporación Universitaria Minuto de Dios, e Ingeniera Forestal, Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, Bogotá D.C., Colombia. Correo electrónico: djlondonoh@gmail.com

 orcid.org/0000-0002-8733-5852 **Google Scholar**

³ Magister en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional de Colombia, e Ingeniero Forestal de la Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Proyecto Curricular de Ingeniería Forestal, Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá D.C., Colombia; Grupo de Investigación en Uso y Conservación de la Diversidad Forestal. Correo electrónico: wgarizac@udistrital.edu.co

 orcid.org/0000-0002-8423-8256 **Google Scholar**



CÓMO CITAR:

Díaz-C., S.E., Londoño-Hernández, D.J., y Ariza-Cortés, W. (2025). Patrones de diversidad y estructura de bosques amazónicos colombianos en gradiente altitudinal. *Bol. Cient. Mus. Hist. Nat. Univ. Caldas*, 29(2), 85-104. <https://doi.org/10.17151/bccm.2025.29.2.4>



Diversity and Structural Patterns in Colombian Amazon Forests Along an Altitudinal Gradient

Abstract

Researching vegetation along ecological gradients is useful as an indicator of its ecosystem function and for forest management. In this study, we analyzed patterns of richness, diversity and structure in Colombian Amazon forests. We sampled 18 0.1-hectare plots, focusing on tree vegetation and collecting data on individuals with a diameter at breast height (DBH) of at least 10 cm across five localities in three departments of Colombia. The life zones included tropical moist forest, as well as premontane and lower montane wet forests (69–2,225 m a.s.l.). We found that richness, diversity and basal area decreased with altitude ($\alpha < 0.01$, $\alpha < 0.05$ and $\alpha < 0.05$, respectively). BA is associated with individuals in the diameter categories 30–40 cm and >40 cm, as well as total heights of 20–30 m and >30 m.

Beta diversity exhibited very high dissimilarity (>85%), with no overlap of ellipses on the ordination diagram ($p < 0.05$). This is related to a specific set of characteristic species in each locality that are not uniformly distributed along the gradient.

Keywords: Amazon rainforests, ecological gradients, forest diversity, tree community ecology.

Introducción

La Amazonía colombiana es una de las regiones biogeográficas con mayor riqueza y composición florística del país (Rangel, 2015) y abarca aproximadamente el 42,3 % del área continental de Colombia (Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas [SINCHI], 2020). En esta región, los bosques se caracterizan por presentar condiciones complejas en términos de estructura y diversidad de la vegetación (Gentry, 1988). Identificar estas características es fundamental para orientar acciones de manejo forestal y es útil como indicador de su función ecosistémica (Stropp et al., 2009).

Diferentes autores han analizado las condiciones estructurales y de composición de los bosques de la Amazonía colombiana (Duivenvoorden, 1994, 1995; Franco et al., 1997; Londoño y Álvarez, 1997; Rudas y Prieto, 1998; Rosales et al., 1999; Cantillo y Rangel, 2008; Cano y Stevenson, 2009). Sin embargo, el grado de variación de la diversidad y la estructura en función de gradientes ambientales y geográficos es poco conocida (Macia, 2011). No obstante, se ha recalado la importancia de estos estudios en la investigación en ecología de la vegetación (Whittaker, 1960; Körner, 2007).

En este contexto, la altitud ha sido uno de los gradientes que ha generado patrones explicativos de cambios en los bosques (Gentry, 1995). Investigaciones en diferentes

latitudes han mostrado consistentemente variaciones en los patrones de composición y estructura relacionadas con los cambios altitudinales (Sharma et al., 2017; Soboleski et al., 2017). Por consiguiente, esta variable ha sido considerada de alta importancia en el estudio de las respuestas de la vegetación al cambio climático (Liang et al., 2019). En los bosques tropicales, las tendencias de cambio en variables estructurales con el aumento de la altitud han mostrado resultados diversos en cuanto al área basal y la densidad de individuos: indiferente (Duque et al., 2008), disminución (Homeier et al., 2010) y aumento (Giraldo-Pamplona et al., 2012; Aiba et al., 2015; Sawada et al., 2015). Debido a lo anterior, no es claro si el área basal se soporta en una alta densidad de individuos de bajo porte, en un número promedio de árboles en categorías intermedias o en una baja cantidad de grandes individuos. Por otra parte, en la riqueza y la diversidad se ha demostrado una reducción a medida que aumenta la altitud en bosques premontanos a montanos (Gentry, 1995; Malizia et al., 2020). Sin embargo, se requiere definir patrones paralelos de las variables de diversidad y estructura en gradientes ecológicos para orientar acciones de manejo forestal.

A pesar de lo anterior, estos patrones no han sido analizados a profundidad en los bosques amazónicos colombianos, dado que los estudios de gradiente se han enfocado en la distribución de especies a escala local (Barreto-Silva et al., 2014) o en diferentes condiciones edáficas (Duque et al., 2003; Duivenvoorden et al., 2005). En este contexto, este estudio presenta un análisis de la siguiente pregunta de investigación: ¿cuáles son los patrones de riqueza, diversidad y estructura en bosques de la Amazonía colombiana, a lo largo de gradientes altitudinales? Se plantean dos hipótesis: se reducirá la riqueza y la diversidad a medida que aumenta la altitud, e incrementará la densidad y el área basal con el crecimiento del gradiente.

Materiales y métodos

Se realizó un muestreo simple al azar de 18 parcelas de 10 x 100 m, recolectando la información de todos los individuos que presentaran diámetro a la altura del pecho -DAP- mayor o igual a 10 cm (Rangel y Velásquez, 1997) en cinco localidades de tres departamentos de la Amazonía colombiana, donde se encontraron tres zonas de vida (Holdridge, 1967) (Tabla 1). Se registraron las siguientes variables (Carrera, 1996): nombre común; nombre científico; circunferencia a la altura del pecho (cm), calculado a DAP; altura total (m); altura fustal (m). Cabe aclarar que los datos de altura fueron recolectados a partir de estimación visual por la misma persona en todas las parcelas, tomando como referencia la altura de los corta-ramas (Duque et al., 2001).

Tabla 1. Ubicación de puntos de muestreo

Parcela	Departamento	Municipio	Localidad	Zona de Vida	Altitud (msnm)	Coordenadas	
ALA1	Amazonas	Leticia	La Arenosa	bh-T	69	4° 6' 25,6" S	69° 55' 22,6" W
ALA2					75	4° 3' 17,2" S	69° 54' 17,1" W
ALA3					92	4° 7' 30,5" S	69° 56' 35,7" W
ALA4					97	4° 7' 12,6" S	69° 57' 26,7" W
APV1		Puerto Nariño	Valencia	bh-T	76	3° 47' 38,7" S	70° 19' 6" W
APV2	Caquetá	Belén de Los Andaquíes	La Resaca	bmh-PM	114	3° 47' 53,3" S	70° 18' 50,9" W
CBR1					514	1° 25' 27,3" N	75° 53' 42" W
CBR2					619	1° 25' 32,7" N	75° 53' 54" W
CBR3					630	1° 26' 6" N	75° 53' 22,7" W
CBR4					730	1° 25' 57,2" N	75° 53' 43,3" W
CBR5					734	1° 26' 1,1" N	75° 53' 50,4" W
PMC1	Putumayo	Mocoa	Campucana	bmh-PM	1310	1° 12' 36,3" N	76° 42' 12,9" W
PMC2					1580	1° 12' 35,2" N	76° 41' 56,9" W
PMC3					1624	1° 12' 30,5" N	76° 41' 50,2" W
PMC4					1643	1° 12' 0,38" N	76° 42' 11,1" W
CFR1	Caquetá	Florencia	La Ruidosa	bmh-MB	2110	1° 51' 56,2" N	75° 40' 12,7" W
CFR2					2125	1° 50' 14,1" N	75° 40' 14,1" W
CFR3					2215	1° 52' 8,8" N	75° 40' 27,6" W

Nota. Siglas: bh, bosque húmedo; bmh, bosque muy húmedo; T, tropical; PM, premontano; MB, montano bajo; ALA, La Arenosa, APV, Valencia; PMC, Campucana; CBR, La Resaca; CFR, La Ruidosa; números representan secuencia de parcelas.

Fuente: elaboración propia.

Paralelamente, por cada morfoespecie, se colectó un espécimen botánico de un individuo que presentara la mayor cantidad de rasgos morfológicos y reproductivos para el proceso de determinación taxonómica. Adicionalmente, se realizaron colectas generales con el objetivo de recolectar mayor número de muestras fértiles y aumentar la certeza taxonómica (Ariza-Cortés et al., 2009). Posterior a esto, se identificó y se hizo ingreso de los especímenes botánicos en el Herbario Forestal “Gilberto Emilio Mahecha Vega” -UDBC- de la Universidad Distrital “Francisco José de Caldas”. Además, se confirmaron y actualizaron las determinaciones empleando las plataformas Tropicos, GBIF y JStor Global Plants (Ryan, 2018).

Los datos de los inventarios fueron procesados en el software R (R Development Core Team, 2019) con apoyo de los paquetes vegan y car. Se incluyeron índices de diversidad alfa y riqueza (Fisher et al., 1943; Hulbert, 1971). La diversidad beta se determinó en función de la distancia de Bray-Curtis (Bray y Curtis, 1957); a partir de este índice, se construyó un diagrama de ordenación multidimensional no métrico -NMDS- (Minchin, 1987). Además, se agregó un análisis de varianza usando matrices de distancia

–ADONIS– (Anderson, 2001), apoyado de una prueba pareada para comparar las diferencias entre unidades geográficas, ejecutada con la librería Pairwise ADONIS. Por cada unidad se generaron elipses, bajo una distribución normal multivariada, a un nivel de significancia de 70 % (Friendly et al., 2013).

Por otra parte, la caracterización estructural se realizó mediante análisis de componentes principales –ACP–, empleando el número de individuos presentes en las categorías diamétricas (10-20, 20-30, 30-40, > 40 cm) y de altura (< 10, 10-20, 20-30, > 30 m) propuestas por Duque et al. (2003); así como la densidad (número de individuos por unidad de área) y el área basal. Adicionalmente, se definieron agrupaciones con análisis de clúster jerárquico del método de Ward, utilizando las librerías FactoMineR, factoextra y ggplot2; la cantidad óptima de grupos se confirmó a partir de la verificación de repetición en el resultado de índices de agrupación, empleando la librería NbClust. Por cada grupo se generaron elipses, bajo una distribución normal multivariada, a un nivel de significancia de 95 % (Fox y Weisberg, 2011).

Se analizó el cambio en el gradiente altitudinal definiendo regresiones lineales, mediante el método de mínimos cuadrados (Chambers, 1992), para identificar la tendencia de variación en las variables de riqueza, diversidad y estructura. Finalmente, se realizó una prueba de Kruskal-Wallis y el test de Nemenyi (Nemenyi, 1963), como prueba post-hoc entre unidades geográficas, con el fin de comparar si se encontraban diferencias significativas; para esta etapa, se utilizó la librería PMCMR.

Resultados

Se registraron 1600 individuos, distribuidos en 72 familias, 227 géneros y 491 especies. Lo anterior, es una tasa representativa, dado que del total de material colectado se identificó en 88,5 % a nivel de especie –sp.–. No obstante, 14 muestras se determinaron hasta el nivel de familia, 34 a género y 16 se encuentran indeterminadas. Adicionalmente, las colectas generales incrementaron los registros en 36,9 % (205 sp.).

Las familias mejor representadas fueron Lauraceae y Leguminosae (50 sp.); Melastomataceae y Rubiaceae (30 sp.); Moraceae, Euphorbiaceae y Sapotaceae (24 sp.); Annonaceae (20 sp.); Burseraceae y Malvaceae (17 sp.); y Lecythidaceae (15 sp.). Las especies *Compsoeura* cf. *diazii* Janovec (Myristicaceae) y *Parkia nitida* Miq. (Leguminosae) fueron las únicas que se encontraron distribuidas a lo largo del gradiente, en cuatro de cinco localidades (desde La Arenosa a Campucana). La mayoría de taxones se encontró en una o dos zonas; para el segundo caso, regularmente entre La Arenosa y Valencia (bh-T) o entre La Resaca y Campucana (bmh-PM).

En cuanto a la riqueza, se muestra una tendencia de reducción respecto al incremento del gradiente de altitud, a un nivel de significancia de 99 % (Figura 1). Este mismo

patrón se encontró al comparar las unidades geográficas (Tabla 2). No obstante, el valor medio de Valencia, que es inferior al de La Arenosa, se desvía de dicha tendencia. Sin embargo, cabe resaltar que corresponde a una de las áreas de muestreo con mayor desviación estándar.

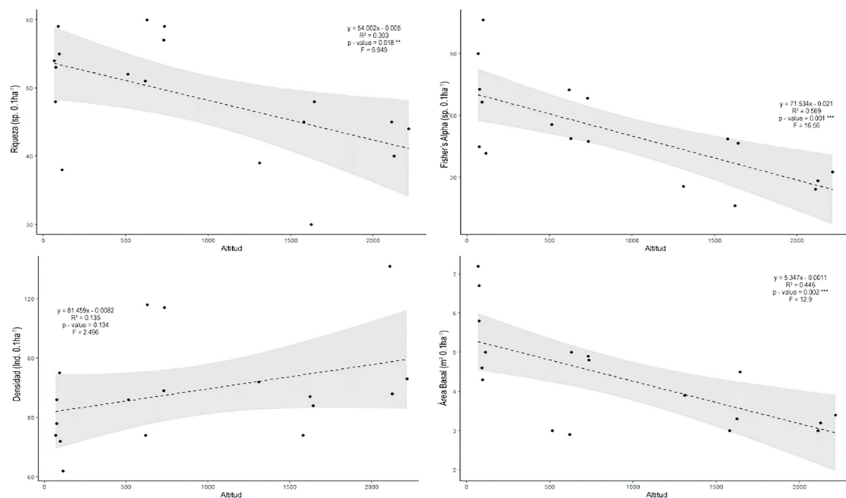


Figura 1. Regresiones lineales de variables de riqueza, diversidad y estructura en gradiente altitudinal.

Nota. Donde: ** $\alpha < 0.05$, *** $\alpha < 0.01$.

Fuente: elaboración propia.

Respecto a la diversidad alfa, se encontraron diferencias significativas en el índice Alfa de Fisher, a un nivel de confianza del 95 %, entre los muestreos realizados en La Arenosa (69-97 msnm) y La Ruidosa (2110-2215 msnm) (Tabla 2). Asimismo, es evidente la tendencia de reducción de la diversidad alfa, a medida que aumenta el gradiente; para este resultado, se registra un nivel de significancia del 99 % (Figura 1).

Tabla 2. Variables de densidad de individuos.

Departamento	Municipio	Localidad	Zona de Vida	n	Densidad (ind 0.1ha ⁻¹)	Área Basal (m ² 0.1ha ⁻¹)	Riqueza (sp 0.1ha ⁻¹)	Fisher's Alpha (sp 0.1ha ⁻¹)
Amazonas	Leticia	La Arenosa	bh-T	4	81,8 ± 10,8	5,5 ± 1,3	54,0 ± 4,5 ab	76,9 ± 27,0 a
	Puerto Nariño	Valencia	bmh-T	2	70,0 ± 11,3	5,8 ± 1,2	45,5 ± 10,6 ab	57,2 ± 21,9 ab
Caquetá	Belén de Los Andaquíes	La Resaca	bmh-PM	5	96,8 ± 19,7	4,2 ± 1,1	55,8 ± 6,4 a	58,6 ± 11,4 ab
Putumayo	Mocoa	Campucana	bmh-PM	4	84,3 ± 7,6	3,7 ± 0,7	40,5 ± 7,9 b	34,2 ± 15,9 ab
Caquetá	Florencia	La Ruidosa	bmh-MB	3	104,0 ± 23,5	3,2 ± 0,2	43,0 ± 2,6 ab	28,4 ± 4,2 b
Test de Kruskal-Wallis					p-value=0,165 □ ² =6,495	p-value=0,080* □ ² =8,335	p-value=0,026** □ ² =11,048 / Nemenyis p-value=0,068*	p-value=0,044** □ ² =9,799 / Nemenyis p-value=0,097*

Nota. Área basal, riqueza y diversidad por unidad geográfica y zona de vida. Los resultados corresponden a la media y la desviación estándar. Cambio en las letras indica diferencias significativas entre los grupos de análisis (* $\alpha < 0,1$, ** $\alpha < 0,05$). Siglas: bh, bosque húmedo; bmh, bosque muy húmedo; T, tropical; PM, premontano; MB, montano bajo; n, cantidad de parcelas; ind, número de individuos; sp, especies; □², chi cuadrado. Fuente: elaboración propia.

En cuanto a la diversidad beta, se encontró una proporción alta de disimilitud ($> 85 \%$) entre todas las unidades de análisis. La disimilitud media de especies, acorde a la distancia de Bray-Curtis, fue muy alta ($> 95 \%$) entre las parcelas de bosques muy húmedo premontano y montano bajo en comparación con las demás unidades geográficas (Tabla 3). Por otra parte, fue alta entre los muestreos de bosque húmedo tropical (85-95 %).

Tabla 3. Valor medio de la distancia de Bray-Curtis por unidades geográficas. Los valores entre paréntesis corresponden a la desviación estándar

Disimilitud (%)	APV	CBR	PMC	CFR
ALA	85,1 (4,2)	93,1 (3,0)	97,1 (2,6)	99,9 (0,3)
	$R^2 = 0,203$ p-value = 0,467	$R^2 = 0,238$ p-value = 0,011**	$R^2 = 0,244$ p-value = 0,031**	$R^2 = 0,330$ p-value = 0,032**
APV		89,5 (3,6)	96,1 (4,5)	100 (0,0)
		$R^2 = 0,284$ p-value = 0,064*	$R^2 = 0,320$ p-value = 0,067*	$R^2 = 0,470$ p-value = 0,010**
CBR			96,0 (2,6)	99,5 (0,6)
			$R^2 = 0,280$ p-value = 0,009***	$R^2 = 0,368$ p-value = 0,023**
PMC				93,6 (1,9)
				$R^2 = 0,289$ p-value = 0,056*

Nota. Dónde: * $\alpha < 0,1$, ** $\alpha < 0,05$, *** $\alpha < 0,01$. Siglas: ALA, La Arenosa; APV, Valencia; PMC, Campucana; CBR, La Resaca; CFR, La Ruidosa.
Fuente: elaboración propia

De la misma manera, el análisis de ordenación respalda las diferencias encontradas en la diversidad beta entre las unidades muestrales. No se detectaron superposiciones entre las elipses (Figura 2), lo que indica un conjunto de especies particular para cada localidad y sin distribución a lo largo del gradiente. Así mismo, se evidencia tendencia de cambio de composición de derecha a izquierda (eje 1), o a nivel de altitud, y mayores abundancias para pocos taxones compartidos de abajo a arriba (eje 2).

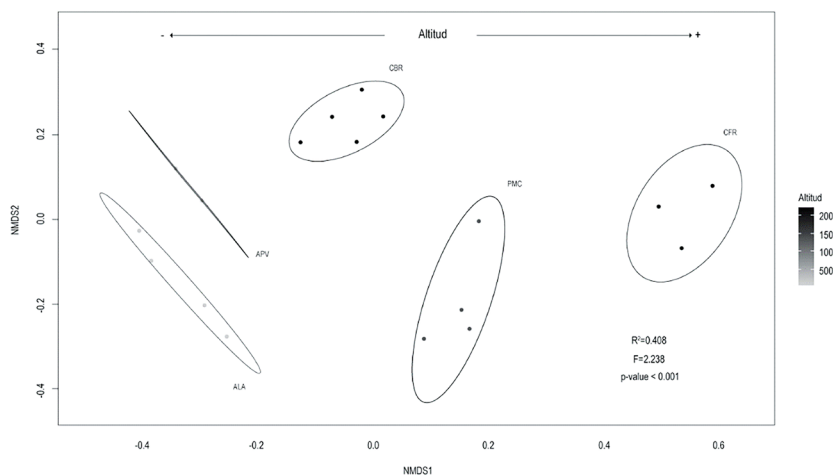


Figura 2. Diagrama de ordenación multidimensional no métrico acorde a distancia de Bray-Curtis.

Nota. Siglas: ALA, La Arenosa, APV, Valencia; PMC, Campucana; CBR, La Resaca; CFR, La Ruidosa; números son secuencia de parcela.
Fuente: elaboración propia.

Por otro lado, las variables estructurales tienen comportamientos heterogéneos. En primer lugar, la cantidad de individuos en 0,1 hectáreas se ubicó en un rango intermedio de 70 a 104. En contraste, el área basal se redujo a lo largo del gradiente, a un nivel de confianza del 99 % (Figura 1); se registraron valores de 5,8 a 3,2 m² en 0,1 ha. Aun así, no se encontraron diferencias significativas entre las unidades geográficas (Tabla 2).

Complementariamente, el ACP explicó el 65 % de la varianza de las variables estructurales (Figura 3). El primer componente se encuentra asociado a la densidad de individuos (14,4 % de contribución a la Dimensión 1); el segundo componente se relaciona al área basal (12,6 % de contribución a la Dimensión 2). A partir del análisis de clúster jerárquico, se identificaron tres grupos diferenciados, siendo esta solución respaldada por 12 de los 24 índices evaluados como el número óptimo de agrupaciones (Charrad et al., 2014).

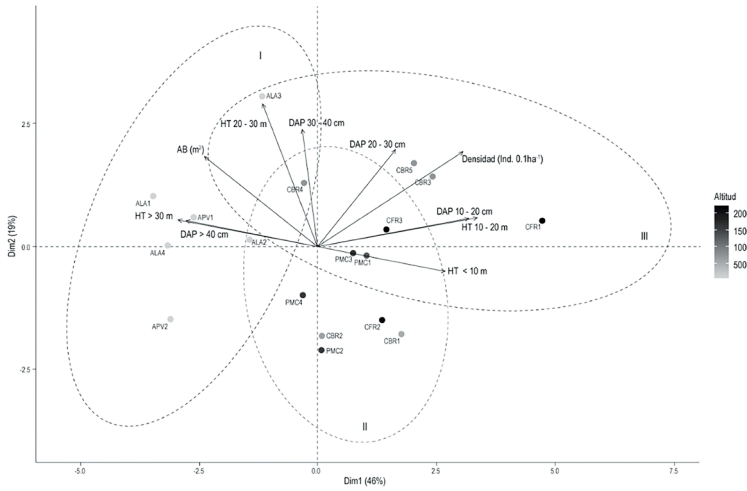


Figura 3. Análisis de componentes principales de variables estructurales.

Nota. Siglas: ALA, La Arenosa, APV, Valencia; PMC, Campucana; CBR, La Resaca; CFR, La Ruidosa; números son secuencia de parcela.

Fuente: elaboración propia.

Los grupos definidos fueron: I (sección superior izquierda), caracterizado por parcelas con alta proporción de individuos de gran porte, con alturas entre 20-30 y > 30 m, diámetros entre 30-40 y > 40 cm y altos valores en área basal; II (sección inferior), compuesto por parcelas dominadas por individuos con alturas inferiores a 10 m; y III (sección superior derecha), integrado por parcelas con alta cantidad de individuos en las primeras categorías diamétricas (10-20 y 20-30 cm), intermedias en altura (10-20 m) y alta densidad total. Los resultados anteriores evidencian que el área basal se encuentra asociada a los individuos de mayor porte y no a una alta cantidad de individuos de las clases diamétricas inferiores.

Discusión

En relación con las hipótesis planteadas, se observó que los patrones de riqueza y diversidad coinciden con lo esperado, mostrando una reducción a medida que incrementa el gradiente altitudinal. De manera similar, la densidad de individuos presentó un comportamiento directamente proporcional a la altitud. Sin embargo, los patrones estructurales muestran resultados contrastantes respecto a la tendencia del área basal, la cual disminuyó con el incremento de la altitud. Para la densidad,

los individuos de gran porte son reemplazados por árboles de clases diamétricas inferiores a medida que aumenta el gradiente (Giraldo-Pamplona et al., 2012). Lo anterior, puede atribuirse a la reducción de la actividad fotosintética por la restricción lumínica en el incremento de la elevación (Wittich et al., 2012), así como al trade-off de acumulación de biomasa aérea y de biomasa subterránea con el aumento de la altitud (Girardin et al., 2010). De esta forma, los resultados encontrados en esta investigación concuerdan con este planteamiento, dado que se presentó un mayor número de individuos a medida que aumentó el gradiente.

Sin embargo, la variación del área basal puede interpretarse como resultado de su acumulación en árboles de alta densidad en las primeras categorías diamétricas (Castro-Marín et al., 2009) o en individuos de gran tamaño (Lindner y Sattler, 2012). En nuestro caso, el análisis de componentes principales reveló que el área basal está asociada a individuos de clases diamétricas y alturas superiores, este mismo patrón ha sido encontrado en investigaciones recientes en la Amazonía brasilera (Fontoura-Caron et al., 2020). Con base en lo anterior, la reducción del área basal puede explicarse por la disminución de la densidad de árboles de gran porte a medida que aumenta el gradiente (Gonmadje et al., 2017). Este patrón coincide con lo reportado para bosques andinos en un transecto que abarca Bolivia, Perú y Ecuador (Girardin et al., 2014). Del mismo modo, se ha evidenciado esta tendencia en bosques tropicales montanos del norte de Sudamérica (Moser et al., 2008).

Cabe aclarar que dicho patrón de estructura se encuentra representado en mayor proporción, por los individuos correspondientes a las especies mostradas en el Anexo 1. Los taxones dominantes coinciden con los reportados para la región biogeográfica de la Amazonía (Baker et al., 2025). No obstante, la abundancia se encuentra limitada a la presencia en únicas unidades geográficas y no distribuida a lo largo del gradiente; las excepciones se encuentran en *Brosimum utile* (Kunth) Oken y *Chrysophyllum sanguinolentum* (Pierre) Baehni (510-1640 msnm). En el contexto del cambio climático, la restricción del gradiente de distribución de especies plantea retos importantes para la aplicación de estrategias de manejo en estos taxones, ante bajas tasas de migración (Feeley et al., 2011) y reclutamiento (Aguirre-Gutiérrez et al., 2025). Investigaciones recientes han evaluado la respuesta de la vegetación amazónica de tierra firme en Colombia ante eventos de sequía (Zuleta et al., 2017), pero es poco conocido el comportamiento a diferentes altitudes.

Los patrones de diversidad alfa, valores medios del índice de Fisher de los muestreos realizados en el departamento de Amazonas, coinciden con los estimados por Duque et al. (2016) en subunidades de 0,1 ha. Así mismo, los niveles de riqueza de las parcelas de La Resaca son similares a los reportadas en áreas de terrazas altas del medio Caquetá para individuos con DAP > 10 cm (Duque et al. 2001). Sin embargo, en las parcelas de Campucana, se encuentra una cifra reducida respecto a las 76 especies

mencionadas por Franco-Rossellii et al. (1997) en la misma localidad. Igualmente, la riqueza de La Ruidosa fue similar a la de bosques montanos neotropicales del piedemonte andino-amazónico del Perú (Gentry, 1995).

Por otro lado, los altos niveles de diversidad beta entre las unidades de muestreo sugieren que la variación se debe principalmente a un conjunto específico de especies característico de cada zona más que a diferencias en los mecanismos de ensamblaje de las comunidades (Kraft et al., 2011), lo cual coincide con la teoría ecológica de nicho fundamental (Hutchinson, 1957). Por lo anterior, se reconoce la influencia de la distancia geográfica entre las localidades en el recambio de especies por segregación de nicho y dispersión limitada (Vega et al., 2020), variable que no fue tomada en cuenta en este estudio y que debería ser incluida en futuras investigaciones para la zona. Cabe recalcar que proporciones equivalentes de disimilitud fueron encontrados en los bosques amazónicos ecuatorianos (Quizhpe et al., 2019). Asimismo, la disminución en el porcentaje de similitud a lo largo del gradiente ha sido reportado en estudios de vegetación de bosques tropicales de los andes en Antioquia (Martínez-Villa et al., 2020). Adicionalmente, la ausencia de superposición entre las elipses indica la prevalencia de un conjunto específico de especies característico de cada unidad de análisis.

Con respecto a la composición, tanto las familias como los géneros más ricos coinciden con los reportes de Cardoso et al. (2017). Nuestros resultados concuerdan con los procesos de alta diversificación reportados para la familia Lecythidaceae, particularmente para el género *Eschweilera* sensu lato (Vargas et al., 2024). También, aplica para la familia Leguminosae, en *Inga*; Annonaceae, en *Guatteria*; y Burseraceae, en *Protium* (Dexter et al., 2017). La presencia de una alta riqueza de la familia Lauraceae, puede estar relacionada con la cercanía de los Andes y su incidencia sobre el ensamblaje de las comunidades (Gentry, 1995). Cabe destacar que las condiciones fenológicas de las especies y las dificultades en labores de campo hacen más complejo conseguir material botánico con las características suficientes para obtener una identificación taxonómica total. Sin embargo, los análisis de Pos et al. (2014) indican que este factor no afecta significativamente los resultados de índices ecológicos empleados en investigaciones en bosques tropicales, esta afirmación se refuerza considerando que nuestras colectas presentaron una proporción del 1,1 % de especímenes no determinados.

Conclusiones

La alta disimilitud en la diversidad beta y la estructura asociada a individuos de gran porte (DAP > 30 cm y HT > 20 m) sugiere la necesidad de monitorear un conjunto específico de especies en cada zona, capaz de sostener las condiciones ecológicas de la vegetación arbórea en bosques de la Amazonía colombiana. Lo anterior, se fundamenta en los patrones observados: a mayor altitud, se registra una menor área basal, riqueza y diversidad.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la Universidad Distrital Francisco José de Caldas y a la Corporación para el Desarrollo Sostenible del Sur de la Amazonía; especialmente a Abelardo Rodríguez, quien propició el desarrollo del estudio. Asimismo, se destaca el apoyo del Herbario Forestal (UDBC) y de David Gutiérrez, quien brindó aportes en la colecta e identificación de muestras. Finalmente, se reconoce la contribución de los conocedores locales de cada zona y de los pares evaluadores por sus enriquecedoras observaciones.

Referencias

- Aguirre-Gutiérrez, J., Díaz, S., Rifai, S.W., Corral-Rivas, J.J., Nava-Miranda, M.G., González-M, R., Hurtado, A.B., Revilla, N.S., Vilanova, E., Almeida, E., De Oliveira, E.A., Álvarez-Davila, E., Alves, L.F., De Andrade, A.C., Lola Da Costa, A.C., Vieira, S.A., Aragão, L., Arets, E., Aymard C., G.A., Baccaro, F., ..., y Malhi, Y. (2025). Tropical forests in the Americas are changing too slowly to track climate change. *Science*, 387. <https://doi.org/10.1126/science.adl5414>
- Aiba, S., Sawada, Y., Takyu, M., Seino, T., Kitayama, K. y Repin, M. (2015). Structure, floristics and diversity of tropical montane rain forests over ultramafic soils on Mount Kinabalu (Borneo) compared with those on non-ultramafic soils. *Australian Journal of Botany*, 63(4), 191-203. <https://doi.org/10.1071/bt14238>
- Anderson, M.J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26, 32-46. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>
- Ariza-Cortés, W., Toro-Murillo, J.L. y Lores-Medina, A. (2009). Análisis florístico y estructural de los bosques premontanos en el municipio de Amalfi (Antioquia, Colombia). *Colombia Forestal*, 12(1), 81-102. http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0120-07392009000100007
- Baker, T.R., Adu-Bredu, S., Affum-Baffoe, K., Aiba, S., Akite, P., Alexiades, M., Almeida, E., De Oliveira, E.A., Davila, E.A., Amani, C., Andrade, A., Aragao, L., Araujo-Murakami, A., Arets, E., Arroyo, L., Ashton, P., Ifo, S.A., Aymard, G.A., Baisie, M., Balee, W., ... y Zemagho, L. (2025). Large range sizes link fast life histories with high species richness across wet tropical tree floras. *Nature: Scientific Reports*, 15(4695).
- Barreto-Silva, J.S., Cárdenas-López, D. y Duque-Montoya, Á.J. (2014). Patrones de distribución de especies arbóreas de dosel y sotobosque a escala local en bosques de tierra firme, Amazonía colombiana. *Revista de Biología Tropical*, 62(1), 373-383. http://ctfs.si.edu/Public/pdfs/Barreto-SilvaEtAl_RevBiolTrop2014.pdf
- Bray, J., y Curtis, J. (1957). An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27, 325-349. https://www.pelagicos.net/MARS6300/readings/Bray_&_Curtis_1957.pdf
- Cano, A. y Stevenson, P.R. (2009). Diversidad y composición florística de tres tipos de bosque en la estación biológica Caparú, Vaupés. *Colombia Forestal*, 12(1), 63-80. http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0120-07392009000100006
- Cantillo, E. y Rangel, O. (2008). Aspectos de la estructura y del patrón de riqueza de la vegetación arbórea del trapezio amazónico. En O. Rangel (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica VII: Vegetación, palinología y paleoecología de la amazonia colombiana* (pp. 55-87). Universidad Nacional de Colombia.
- Cardoso, D., Särkinen, T., Alexander, S., Amorim, A.M., Bittrich, V., Celis, M., Daly, D.C., Fiaschi, P., Funk, V.A., Giacomini, L.L., Goldenberg, R., Heiden, G., Iganci, J., Kelloff, C.L., Knapp, S., Cavalcante de Lima, H., Machado, A.F., dos Santos, R.M., Mello-Silva, R., y Forzza, R.C. (2017). Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 10695-10700.
- Carrera, F. (1996). *Guía para la planificación de inventarios forestales en la zona de usos múltiples de la Reserva de la Biosfera Maya, Peten, Guatemala*. CATIE.
- Castro-Marín, G., Tigabu, M., González-Rivas, B. y Odén, P.C. (2009). A chronosequence analysis of forest recovery on abandoned agricultural fields in Nicaragua. *Journal of Forestry Research*, 20, 213-222. <https://link.springer.com/article/10.1007/s11676-009-0034-y>
- Chambers, J.M. (1992). Chapter 4: Linear models. En J.M. Chambers y T.J. Hastie (Eds.), *Statistical models in S* (pp. 95-145). Routledge.
- Charrad, M., Ghazzali, N., Boiteau, V. y Niknafs, A. (2014). NbClust: An R Package for determining the relevant number of clusters in a data set. *Journal of Statistical Software*, 61(6), 1-36. <https://www.jstatsoft.org/article/view/v61i06>
- Dexter, K.G., Lavin, M., Torke, B.M., Twyford, A.D., Kursar, T.A., Coley, P.D., Drake, C., Hollands, R. y Pennington, R.T. (2017). Dispersal assembly of rain forest tree communities across the Amazon basin. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 2645-2650. [10.1073/pnas.1613655114](https://doi.org/10.1073/pnas.1613655114)
- Duivenvoorden, J.F. (1994). Vascular plants species counts in the rain forests of the middle Caquetá area, Colombian Amazonia. *Biodiversity and Conservation*, 3, 685-715.
- Duivenvoorden, J.F. (1995). Tree species composition and rain forest-environment relationships in the middle Caquetá area, Colombia, NW Amazonia. *Vegetatio*, 120, 91-113.
- Duivenvoorden, J.F., Duque, A., Cavelier, J., García, A., Grandez, C., Macia, M.J., Romero-Saltos, H., Sánchez, M. y Valencia, R. (2005). Density and diversity of plants in relation to soil nutrient reserves in well-drained upland forests in the north-western

- Amazon basin. En I. Friss y H. Balslev (Eds.), *Plant diversity and complexity patterns: local, regional and global dimensions* (pp. 25-35). Royal Danish Academy of Sciences and Letters.
- Duque, A., Cárdenas, D. y Rodríguez, N. (2003). Dominancia florística y variabilidad estructural en bosques de tierra firme en el noroccidente de la Amazonia colombiana. *Caldasia*, 25(1), 139-152. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/view/39405/0>
- Duque, A., López, W., Moreno, F. y Toro, J.L. (2008). Variabilidad estructural y ambiental en remanentes de bosques andinos. En J.D. León (Ed.), *Ecosistemas de bosques andinos* (pp.17-33). Universidad Nacional de Colombia.
- Duque, A., Muller-Landau, H.C., Valencia, R., Cardenas, D., Davies, S., de Oliveira, A., Pérez, Á.J., Romero-Saltos, H. y Vicentini, A. (2016). Insights into regional patterns of Amazonian forest structure, diversity, and dominance from three large terra-firme forest dynamics plots. *Biodiversity and Conservation*, 26, 669–686.
- Duque, A., Sánchez, M., Cavelier, J., Duivenvoorden, J.F., Miraña, M. y Matapí, A. (2001). Relación bosque-ambiente en el medio Caquetá, Amazonia Colombiana. En J.F. Duivenvoorden (Ed.), *Evaluación de recursos vegetales no maderables en la Amazonia Noroccidental* (pp. 99-129). Universidad de Amsterdam.
- Feeley, K.J., Silman, M.R., Bush, M.B., Farfán, W., Cabrera, K.G., Malhi, Y., Meir, P., Revilla, N.S., Quisiyupanqui, M.N.R. y Saatchi, S. (2011). Upslope migration of Andean trees: Andean trees migrate upslope. *Journal of Biogeography*, 38, 783–791. <https://www.research.ed.ac.uk/en/publications/upslope-migration-of-andean-trees/>
- Fisher, R., Corbet, A. y Williams, C. (1943). The relation between the number of individuals and the number of species in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology*, 12, 42-58. <https://www.math.mcgill.ca/dstephens/556-2008/Papers/Fisher1943.pdf>
- Fontoura-Caron, T.M., Rodríguez-Chuma, V.J., Arévalo-Sandi, A. y Norris, D. (2021). Big trees drive forest structure patterns across a lowland Amazon regrowth gradient. *Nature: Scientific Reports*, 11, 3380. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-83030-5>
- Fox, J. y Weisberg, S. (2011). *An R companion to applied regression*. Sage.
- Franco-Rosselli, P., Betancur, J. y Fernández-Alonso, J.L. (1997). Diversidad florística en dos bosques subandinos del sur de Colombia. *Caldasia*, 19(1-2), 205-234. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/view/17416>
- Friendly, M., Monette, G. y Fox, J. (2013). Elliptical insights: Understanding statistical methods through elliptical geometry. *Statistical Science*, 28, 1-39. <https://doi.org/10.1214/12-STS402>
- Gentry A.H. (1988). Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 85, 156-159. https://www.uvm.edu/~dbarring/241/241_PUBS/gentry1988-1.pdf
- Gentry, A.H. (1995). Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forests. En S. Churchill, H. Balslev, E. Forero y J. Luteyn (Eds.), *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests: Proceedings of the Neotropical montane forest biodiversity and conservation symposium* (pp. 103-126). The New York Botanical Garden.
- Giraldo-Pamplona, W., Corrales-Osorio, A., Yepes-Quintero, A. y Duque-Montoya, A.J. (2012). Caracterización estructural de bosques tropicales a lo largo de un gradiente altitudinal en el departamento de Antioquia, Colombia. *Actualidades Biológicas*, 34(97), 187-197. <https://revistas.udea.edu.co/index.php/actbio/article/view/14261>
- Girardin, C.A., Malhi, Y., Aragão, L.E., Mamani, M., Huaraca-Huasco, W., Durand, L., Feeley, K.J., Rapp, J., Silva-Espejo, J.E., Silman, M., Salinas, N. y Whittaker, R.J. (2010). Net primary productivity allocation and cycling of carbon along a tropical forest elevational transect in the Peruvian Andes. *Global Change Biology*, 16, 3176–3192. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02235.x>
- Girardin, C.A., Farfan-Rios, W., García, K., Feeley, K.J., Jørgensen, P.M., Murakami, A.A., Cayola-Pérez, L., Seidel, R., Paniagua, N., Fuentes-Claros, A.F., Maldonado, C., Silman, M., Salinas, N., Reynel, C., Neill, D.A., Serrano, M., Caballero, C.J., la Torre, M., Macía, M.J., y Killeen, T.J. (2014). Spatial patterns of above-ground structure, biomass and composition in a network of six Andean elevation transects. *Plant, Ecology and Diversity*, 7(1-2), 161–171. <https://cris.pucp.edu.pe/es/publications/spatial-patterns-of-above-ground-structure-biomass-and-compositio/>
- Gonmadje, C., Picard, N., Gourelt-Fleury, S., Réjou-Méchain, M., Freycon, V., Sunderland, T., McKey, D., y Doumenge, C. (2017). Altitudinal filtering of large-tree species explains above-ground biomass variation in an Atlantic Central African rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 33, 143–154.
- Holdridge, L. (1967). *Life zone ecology*. Tropical Science Center.
- Homeier, J., Breckle, S., Günter, S., Rollenbeck, R. y Leuschner, C. (2010). Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species-rich Ecuadorian montane rain forest. *Biotropica*, 42, 140-148. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00547.x>
- Hulbert, S. (1971). The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52(4), 577-586. <https://doi.org/10.2307/1934145>
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks on animal ecology and demography. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427. <https://symposium.cshlp.org/content/22/415.extract>
- Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas. (Agosto de 2020). *Región Amazónica Colombiana. SINCHI*. <https://sinchi.org.co/region-amazonica-colombiana>
- Körner, C. (2007). The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(11), 569-574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- Kraft, N.J., Comita, L.S., Chase, J.M., Sanders, N.J., Swenson, N.G., Crist, T.O., Stegen, J.C., Vellend, M., Boyle, B., Anderson, M.J., Cornell, H.V., Davies, K.F., Freestone, A.L., Inouye, B.D., Harrison, S.P. y Myers JA. (2011). Disentangling the drivers of diversity along latitudinal and elevational gradients. *Science*, 333(6050), 1755–1758. <https://doi.org/10.1126/science.1208584>
- Liang, P., Wang, X., Sun, H., Fan, Y., Wu, Y., Lin, X., Chang, J. (2019). Forest type and height are important in shaping the altitudinal change of radial growth response to climate change. *Nature: Scientific Reports*, 9.
- Lindner, A. y Sattler, D. (2012). Biomass estimations in forests of different disturbance history in the Atlantic Forest of Rio de Janeiro, Brazil. *New Forests*, 43, 287–301. <https://doi.org/10.1007/s11056-011-9281-9>
- Londoño-Vega, A.C. y Álvarez-Dávila, E. (1997). Composición florística de dos bosques (tierra firme y várzea) en la región de Aracua, Amazonia Colombiana. *Caldasia*, 19, 431-463. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/view/17444>
- Macía, M.J. (2011). Spatial distribution and floristic composition of trees and lianas in different forest types of an Amazonian rainforest. *Plant Ecology*, 212, 1159-1177.

- Magurran, A. (2004). Measuring biological diversity. Blackwell Science.
- Malizia, A., Blundo, C., Carilla, J., Osinaga-Acosta, O., Cuesta, F., Duque, A., Aguirre, N., Aguirre, Z., Ataroff, M., Báez, S., Calderón-Loor, M., Cayola, L., Cayuela, L., Ceballos, S., Cedillo, H., Farfán-Ríos, W., Feeley, K.J., Fuentes, A.F.,... y Young, K.R. (2020). Elevation and latitude drive structure and tree species composition in Andean forests: Results from a large-scale plot network. *PLoS One*, 15, e0231553. [10.1371/journal.pone.0231553](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231553).
- Martínez-Villa, J.A., González-Caro, S. y Duque, Á. (2020). The importance of grain and cut-off size in shaping tree beta diversity along an elevational gradient in the northwest of Colombia. *Forest Ecosystems*, 7, 1-12. <https://doi.org/10.1186/s40663-020-0214-y>
- Minchin, P.R. (1987). An evaluation of relative robustness of techniques for ecological ordinations. *Vegetatio*, 69, 89-107.
- Moser, G., Röderstein, M., Soethe, N., Hertel, D. y Leuschner, C. (2008). Altitudinal changes in stand structure and biomass allocation of tropical mountain forests in relation to microclimate and soil chemistry. En E. Beck, J. Bendix, I. Kottke, F. Makeschin, R. Mosandl (Eds.), *Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador* (pp. 229-242). Springer.
- Nemenyi, P.B. (1963). *Distribution-free multiple comparisons* [Tesis de doctorado, Princeton University Press].
- Pos, E., Guevara-Andino, J.E., Sabatier, D., Molino, J.F., Pitman, N., Mogollón, H., Neill, D., Cerón, C., Rivas, G., di Fiore, A., Thomas, R., Tirado, M., Young, K.R., Wang, O., Sierra, R., García-Villacorta, R., Zagt, R., Palacios, W., Aulestia, M. y ter Steege, H. (2014). Are all species necessary to reveal ecologically important patterns? *Ecology and Evolution*, 4, 4626-4636. <https://research.usfq.edu.ec/en/publications/estimating-and-interpreting-migration-of-amazonian-forests-using-/>
- Quizhpe, W., Benítez, Á., Cuenca, K., Uvidia, H., Huamantupa, I., Muñoz, J. y Cabrera, O. (2019). Forest diversity and structure in the Amazonian mountain ranges of Southeastern Ecuador. *Diversity*, 11(10). <https://doi.org/10.3390/d11100196>
- R Development Core Team. (Agosto de 2020). R: A Language and Environment for Statistical Computing. *R Foundation for Statistical Computing*. <http://www.r-project.org>
- Rangel, J. O. (2015). La biodiversidad en Colombia: significado y distribución regional. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 39(151), 176-200. <http://www.scielo.org.co/pdf/racefn/v39n151/v39n151a05.pdf>
- Rangel, O. y Velázquez, A. (1997). Métodos de estudio de la vegetación. En O. Rangel, P. Lowry y M. Aguilar (Eds.), *Colombia Diversidad Biótica II: Tipos de vegetación en Colombia* (pp. 59-87). Universidad Nacional de Colombia.
- Rosales-Godoy, J., Petts, G. y Salo, J. (1999). Riparian flooded forests of the Orinoco and Amazon basins: a comparative review. *Biodiversity and Conservation*, 8, 551-586.
- Rudas-L., A. y Prieto-C., A. (1998). Análisis florístico del parque nacional natural Amacayacu e Isla Mocagua, Amazonas (Colombia). *Caldasia*, 20(2), 142-172. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/view/17476>
- Ryan, D. (2018). Global Plants: A model of international collaboration. *Biodiversity Informatio Science and Standards*, 2, e28233. <https://doi.org/10.3897/biss.2.28233>
- Sawada, Y., Aiba, S., Seino, T. y Kitayama, K. (2015). Size structure, growth and regeneration of tropical conifers along a soil gradient related to altitude and geological substrates on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant and Soil*, 403, 103-114. <https://link.springer.com/article/10.1007/s11104-015-2722-z>
- Sharma, C.M., Mishra, A.K., Tiwari, O.P., Krishan, R., y Rana, Y.S. (2017). Effect of altitudinal gradients on forest structure and composition on ridges tops in Garhwal Himalaya. *Energy, Ecology and Environment*, 2, 404-417.
- Soboleski, V.F., Higuachi, P., da Silva, A.C., da Silva, M.A.F., Nunes, A.S., Loebens, R., de Souza, K., Ferrari, J., Lima, C.L., y Kilca, R.V. (2017). Floristic-functional variation of tree component along an altitudinal gradient in araucaria forest areas, in Southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 89, 2219-2228. <https://dx.doi.org/10.1590/0001-376520172016-0794>
- Stropp, J., ter Steege, H. y Malhi, Y. (2009). Disentangling regional and local tree diversity in the Amazon. *Ecography*, 32(1), 46-54.
- Vargas, O.M., Larson, D.A., Batista, J., Cornejo, X., Luize, B.G., Medellín-Zabala, D., Ribeiro, M., Smith, N.P., Smith, S.A., Vicentini, A., y Dick, C.W. (2024). Reclassification of the Bertholletia Clade of the Brazil Nut Family (Lecythidaceae) based on a phylogenetic analysis of plastome and target sequence capture data. *Harvard Papers in Botany*, 29, 159-180. <https://oscarvmvargas.com/publications/>
- Vega, E., Martínez-Ramos, M., García-Oliva, F. y Oyama, K. (2020). Influence of environmental heterogeneity and geographic distance on beta-diversity of woody communities. *Plant Ecology*, 221, 595-614.
- Whittaker, R.H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 3(3), 279-338. <https://ricottalab.com/wp-content/uploads/2015/10/whittaker-1960.pdf>
- Wittich, B., Horna, V., Homeier, J. y Leuschner, C. (2012). Altitudinal change in the photosynthetic capacity of tropical trees: A case study from Ecuador and a Pan-tropical literature analysis. *Ecosystems*, 15(2), 958-973. <https://www.jstor.org/stable/23253736>
- Zuleta, D., Duque, A., Cárdenas, D., Muller-Landau, H.C. y Davies, S.J. (2017). Drought-induced mortality patterns and rapid biomass recovery in a terra firme forest in the Colombian Amazon. *Ecology*, 98, 2538-2546. https://stri-sites.si.edu/docs/publications/pdfs/Zuleta-et-al_2017_Ecology.pdf

Anexo 1. Abundancia de taxones respecto a variables estructurales asociadas al área basal

Familias	Taxones		DAP 30-40 (cm)		DAP > 40 (cm)		Unidad Geográfica
	Géneros	Especies	HT 20-30 (m)	HT > 30 (m)	HT 20-30 (m)	HT > 30 (m)	
Anacardiaceae	Tapirira	T. guianensis	1		1		PMC
	Thyrsoedium	T. spruceanum			1		APV
	Guatteria	G. modesta	1				CBR
Annonaceae	Unonopsis	U. floribunda			1		PMC
	Xylopia	X. micans	1				ALA
	Aspidosperma	A. spruceanum	1				CBR
Apocynaceae	Couma	C. macrocarpa			1		ALA
	Iriarte	I. deltoidea	1		2		PMC
	Bignoniaceae	Handroanthus	1				CBR
Bursaceae	Protium	P. stevensonii	1				ALA
	Caraipa	C. ampla*, C. densifolia**	1*		2**		ALA
	Marila	M. laxiflora	1				PMC
Caryocaraceae	Caryocar	C. glabrum			1		ALA
Celastraceae	Salacia	S. gigantea*, S. juruana**	1**	1*			ALA
Chrysobalanaceae	Leptobalanus	L. latus*, L. ocrandrus**		1*	1**		ALA**, CBR*
	Licania	L. micrantha	1			1	ALA
	Chrysochlamys	C. dependens	1				ALA
Clusiaceae	Clusia	C. dixonii*, C. ducu**	4*, 1**		2**		PMC*, CFR**
	Moronobea	M. coccinea	2				CBR
	Tovomita	T. longifolia			1		ALA
Combretaceae	Terminalia	T. grandis*, T. oxycarpa**	1**			1*	ALA
Elaeocarpaceae	Sloanea	S. durissima*, S. steyermarkii**, S. tuerckheimii***	1**, 1***			1*	ALA**, PMC**

Euphorbiaceae	Alchorneopsis		A. floribunda		1		ALA	
	Hevea		H. benthamiana*, H. guianensis**	1*	1*, 1**	2**	APV*, CBR**	
	Indet. 4		N/A			1	ALA	
Goupiaceae	Goupia		G. glabra			4	APV	
Humiriaceae	Sacoglottis		S. ceratocarpa	1			ALA	
Hypericaceae	Vismia		V. indet.	1			CFR	
	Indet. 2		N/A		1		APV	
	Indet. 9		N/A	1			CFR	
Indeterminado	Indet. 15		N/A	1			CFR	
	Indet. 16		N/A	1			APV	
	Indet. 1		N/A	1			ALA	
Lamiaceae	Aegiphila		A. anomala		1		ALA	
	Aniba		A. panurensis	1	1		PMC	
	Endlicheria		E. metallica	1			ALA	
Lauraceae	Licaria		L. indet. 4		1	1	ALA	
	Ocotea		O. amazonica	1			ALA	
	Rhodostemonodaphne		R. sordida		1		PMC	
	Allantoma		A. decandra			1	ALA	
			E. albiflora*, E. coriacea**, E. itayensis***, E. parvifolia****, E. punctata*****, E. tenuifolia*****, E. tessmannii*****	2**, 2***, 1*****	1*, 1**, 2****, 1*****, 1*****	1****	ALA*, **, ***, ***, *****, *****, CBR*****	
Lecythidaceae	Eschweilera							
	Scottnoria		S. sessilis	1			PMC	

	Andira	A. micrantha	1		APV
	Cedrelinga	C. cateniformis	1		CBR
	Cabari	C. macrocarpa	1		APV
	Dialium	D. guianense	1*	4***	1**
	Hymenolobium	H. pulcherrimum			ALA*, APV**, CBR***
	Inga	I. leiocalycina	1	1	ALA
Leguminosae	Machaerium	M. leiophyllum	1		CBR
	Monopteryx	M. uauco	2*, 2**		2*, 1**
	Ormosia	O. amazonica	1		ALA*, APV**
	Parkia	P. nitida***, P. pendula***	1*	1***	2**, 1****
	Pterocarpus	P. officinalis			ALA
	Swartzia	S. polyphylla	1		ALA
	Tachigali	T. guianensis	1		APV
	Byrsonima	B. crispa*, B. kruckhoffii**	1**	1*, 1**	CBR
	Apeiba	A. membranacea	1		CBR
	Matisia	M. ochrocalyx	1		PMC
Malvaceae	Scleronema	S. micranthum		1	PMC
	Sterculia	S. colombiana*, S. killipiana**		1*	ALA
					1**
Melastomataceae	Miconia	M. appendiculata*, M. caudata*, M. minutiflora***	2*, 1**	1**, 1***	CBR*, PMC**, ***
	Guarea	G. silvatica		1	PMC

Moraceae	Brosimum	B. parinorioides*, B. rubescens**, B. utile****, *****, *****, *****	1*****	1**	1**, 1***, 2*****	1*, 1****	ALA**, ***, APV*, **, ****, CBR*****, PMC*****
	Clarisia	C. racemosa	1				APV
	Ficus	F. maxima	1				PMC
	Helicostylis	H. scabra	1				ALA
	Perebea	P. longipedunculata	1		1		PMC
	Pseudolmedia	P. rigida		1			ALA
	Compsonera	C. diazii	1				PMC
	Iryanthera	I. lancifolia	1				APV
	Osteophloeum	O. platyspermum	1*, 1**		1**	1*	ALA*, CBR**
	Otoba	O. parvifolia		1			APV
Myristicaceae	Virola	V. calophylla***, V. sebifera*, V. surinamensis**	1**, 1***	1*			CBR*, **, PMC***
	Myrcia	M. splendens	1				CBR
	Neea	N. floribunda			1		CBR
	Dulacia	D. candida	1				CBR
	Heisteria	H. maytenoides	1				CBR
	Minquartia	M. guianensis				1	ALA
	Hieronyma	H. asperifolia*, H. oblonga**	1*		1**		PMC
	Picramnia	P. sellowii			1		CBR
	Myrsine	M. coriacea			1		PMC

Rubiaceae	Chimarrhis	C. gentryana	1*, 1**	1**	ALA*, **, APV****
	Warszewiczia	W. coccinea		1	CBR
Salicaceae	Casearia	C. arborea	2	1	PMC
Sapotaceae	Chrysophyllum	C. bombycinum*, C. prieurii**, C. sanguinolentum****, *****	1**, 4***, 2****	1*, 2***, 2****	ALA*, CBR**, ***, PMC****
	Micropholis	M. guyanensis	3	1	PMC
Simaroubaceae	Pouteria	P. ephedrantha*, P. gabrielensis**, P. laevigata***, P. lucuma*****, P. indet.	1**	1****	1*, 1***
	Simarouba	S. amara		1	APV
Urticaceae	Cecropia	C. distachya*, ***, C. telenitida**	1*	1***	ALA****, CFR**
	Pourouma	P. ovata*, P. tomentosa**	1**		1* APV*, PMC**
Violaceae	Leonia	L. glycycarpa		1	ALA
	Rinorea	R. viridifolia		1	APV
Vochysiaceae	Erismia	E. uncinatum		1	CBR
	Qualea	Q. brevipedicellata		1	CBR
	Vochysia	V. ferruginea	1		CBR

Nota. Siglas: ALA, La Arenosa, APV, Valencia; PMC, Campucana; CBR, La Resaca; CFR, La Ruidosa. Número de asteriscos se asocian a la presencia de la especie en las categorías de altura y unidades geográficas.
Fuente: elaboración propia.