



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

**Influencia de la heterogeneidad  
ambiental en la relación riqueza de  
especies arbóreas - biomasa aérea  
en la Amazonia colombiana**

**Influence of the environmental  
heterogeneity on the tree species  
richness – above ground biomass  
relationship in the Colombian Amazon**

**Carlos Alberto Posada Hernández**

Universidad Nacional de Colombia  
Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Ciencias Forestales  
Medellín, Colombia  
2013

# **Influencia de la heterogeneidad ambiental en la relación riqueza de especies arbóreas - biomasa aérea en la Amazonia colombiana**

## **Influence of the environmental heterogeneity on the tree species richness – above ground biomass relationship in the Colombian Amazon**

**Carlos Alberto Posada Hernández**

Trabajo de investigación presentado como requisito parcial para optar al título de:  
**Magister en Bosques y Conservación Ambiental**

Director:

Ph.D. Álvaro Javier Duque Montoya

Línea de Investigación:

Ecología de Ecosistemas Terrestres, Ecología de Bosques Tropicales

Universidad Nacional de Colombia  
Facultad, Departamento de Ciencias Forestales  
Medellín, Colombia

2013

*A mis padres y a mi director. Gracias a ellos  
por la paciencia en tiempos difíciles.*

## Agradecimientos

El autor y el director agradecen a los herbarios COAH, HUA, COL, AAU, MO y NY el haber permitido la identificación de las colecciones botánicas. Alberto Posada agradece al profesor, Ph. D. Flavio Humberto Moreno Hurtado, del Departamento de Ciencias Forestales, Facultad de Ciencias Agrarias, Sede de Medellín, del proyecto de investigación "Diversidad y Dinámica de los Bosques Tropicales del norte de los Andes" (Dirección Nacional de Investigaciones - Universidad Nacional de Colombia) por el apoyo financiero parcial prestado para el desarrollo de esta investigación. A. Posada agradece al profesor de la Faculteit der Natuurwetenschappen, Wiskunde en Informatica, IBED. Universiteit van Amsterdam, The Netherlands, Ph. D. Joost Duivenvoorden por haber facilitado un conjunto de datos que fue fundamental para la ejecución del trabajo, así como por sus comentarios respecto al texto final de la investigación. A. Posada agradece al biólogo Dairon Cárdenas López, Director - Curador del Herbario COAH del Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas, SINCHI, Bogotá, Colombia, por su colaboración en la homologación de las colecciones. Álvaro Duque fue parcialmente apoyado por Convocatoria Nacional de Investigación y Creación Artística de la Universidad Nacional de Colombia 2010 - 2012. Este trabajo forma parte del Proyecto BM WOTRO 85-385 "Estudio unificador de la diversidad de especies de árboles en la Amazonia colombiana".

## Resumen

Los objetivos en este estudio fueron identificar la forma y los determinantes ambientales de la relación riqueza de especies (SR) - biomasa aérea con rarefacción (RAGB) entre y dentro de las comunidades arbóreas en la Amazonia colombiana. Usamos una serie de 130 parcelas, cada una de 0.1 hectárea, para responder a las siguientes preguntas: 1) ¿cuál es la forma de la relación SR - RAGB entre y dentro de las comunidades arbóreas en la Amazonia colombiana? 2) ¿hasta qué punto controla la heterogeneidad ambiental la forma de la relación SR - RAGB entre y dentro de las comunidades arbóreas?

Nuestros resultados apoyan la idea de que en estudios con plantas que cruzan las fronteras de las comunidades, la forma de joroba es la dominante para la relación SR-RAGB. Dentro de las comunidades, por el contrario, la forma monótona creciente de la relación SR-RAGB predomina respecto a las esperadas en forma de joroba o sin forma. Entre las comunidades, las bases totales y P tuvieron una correlación significativa con la variación de la relación SR-RAGB. Entre comunidades arbóreas de la Amazonía colombiana, el contenido de P (RMANTEl = 0,45) parece determinar una gran parte de la variación conjunta en SR y RAGB. Dentro de las comunidades, en cambio, ninguna variable del suelo jugó un papel importante en la estructuración de la relación SR-RAGB, y el estrés ambiental junto con la tasa de perturbación asociada a las inundaciones y al mal drenaje de los suelos tiene que desempeñar un papel importante en la definición de la forma de la relación SR-RAGB. En general, la forma de joroba de la relación SR-RAGB encontrada entre comunidades espacialmente distribuidas en la Amazonia colombiana mostró provenir de la suma de los modelos dentro de los paisajes. Por lo tanto, entre comunidades, no hay un único mecanismo que estructure este patrón, y la acción combinada de la tasa de perturbación junto con la fertilidad de los suelos parecen determinar en gran medida las pendientes ascendente (primera fase) y descendente (tercera fase) de la curva, respectivamente. Sin embargo, en la segunda fase de la curva, de neutralidad de las especies, que significa la falta de influencia de la competencia entre las especies, parece ser el principal mecanismo en la determinación de la meseta de la curva, donde tanto SR como AGB alcanzan sus máximos.

**Palabras clave:** unidad de paisaje, análisis de rarefacción, densidad de especies, fertilidad de los suelos, modelo cuadrático.

## Abstract

In this study, we aimed to identify the shape and environmental drivers of the species richness (SR) –rarefied above ground biomass (RAGB) relationship across and within tree communities in the Colombian Amazon. We used a series of 130 0.1 ha plots to answer the next questions: 1) what is the shape of the SR - RAGB relationship both across and within tree communities in the Colombian Amazon? 2) At what extent does environmental heterogeneity drives the shape of the SR - RAGB relationship both across and within tree communities? Our results support the idea that in plant studies that cross community boundaries, the hump-shape will be the dominant form of the SR–RAGB relationship. Within communities, on the contrary, the monotonic shape of the SR–RAGB relationship dominated over the expected no shape or the hump-shaped model. Across communities, total bases and P contents were significantly correlated with the SR–RAGB variation. /Across tree communities in the Colombian Amazon, P contents ( $R_{MANTEL}=0.45$ ) seem to determine a big portion of the coupled variation in SR and RAGB./ Within communities, in contrast, no soil variable played any significant role on structuring the SR–RAGB relationship, and the environmental stress along with the rate of disturbance associated to flooding and bad drainage of soils must play an important role on defining the shape of the SR–RAGB relationship. Overall, the hump-shape of the SR–RAGB relationship found across spatially distributed communities in the Colombian Amazon, showed to come from adding up the within landscape models. Hence, across communities, there is not any single mechanism structuring this pattern, and the combined action of the rate of disturbance along with soil fertility seem to largely determine the up and down slope of the first and third phases of the curve. However, in the second phase of the curve, species neutrality, which means a lack of influence from species competition, seems to be the main mechanism that controls the plateau of the curve where SR becomes the highest.

**Key words:** landscape unit, rarefaction analysis, species density, soils fertility, quadratic model.

# Contenido

	Pág.
<b>Resumen .....</b>	<b>V</b>
<b>Lista de figuras.....</b>	<b>IX</b>
<b>Lista de tablas .....</b>	<b>XI</b>
<b>Introducción .....</b>	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
<b>1. Métodos .....</b>	<b>4</b>
1.1 Área de estudio	
1.2 Muestreo de campo	
1.3 Datos del suelo	
1.4 Análisis de datos	
1.5 Determinantes ambientales de la relación SR-AGB a diferentes escalas espaciales	
<b>2. Resultados .....</b>	<b>10</b>
2.1 Variación estructural y del suelo entre las unidades de paisaje	
2.2 Forma de la relación SR-AGB	
2.3 Forma de las relaciones riqueza de especies –biomasa aérea bajo rarefacción	
2.4 Determinantes ambientales de la relación SR-AGB	
<b>3. Discusión .....</b>	<b>13</b>
3.1 Forma de la relación SR-RAGB	
3.2 Determinantes ambientales de la relación SR-AGB	
3.2.1 Fertilidad de los suelos y la variación en SR y RAGB	
3.2.2 Fertilidad de los suelos como determinante de la variación de la relación SR-RAGB	

<b>A. Anexo: Figura A1</b> Gráfico de cajas que muestra la tendencia de la variación de la densidad de especies (SD, izquierda) y de la biomasa aérea bajo rarefacción (RAGB, derecha). Las diferencias significativas están de acuerdo con la Tabla 1. Unidades de paisaje: FP: Plano Inundable, SW: Pantanos, TF: Tierra Firme y WS: Arenas Blancas. La línea horizontal gruesa representa la mediana.....	<b>21</b>
<b>B. Anexo: Figura A2</b> Relación densidad de especies (SD) – biomasa arbórea aérea (AGB) entre comunidades representada por el modelo cuadrático. FP:Plano Inundable; SW: Pantanos; TF: Tierra Firme; y WS: Arenas Blancas. ....	<b>22</b>
<b>C. Anexo: Figura A3</b> Relación densidad de especies (SD) – biomasa arbórea aérea (AGB) dentro de comunidades. FP: Plano Inundable; SW: Pantanos; TF: Tierra Firme; y WS: Arenas Blancas. ....	<b>23</b>
<b>D. Anexo: Figura A4</b> Valores observados vs. valores predichos de densidad de especies (SD) y biomasa arbórea aérea (AGB) para la fertilidad de los suelos. A. El mejor modelo de regresión para la relación SR- suelos. B. El mejor modelo de regresión para la relación RAGB – suelos. TF: Tierra Firme, FP: Plano Inundable, SW: Pantanos, y WS: Arenas Blancas.....	<b>24</b>
<b>E. Anexo: Tabla A1</b> Modelos probados para la relación densidad de especies (SD) - biomasa arbórea aérea (AGB) entre comunidades arbóreas en la Amazonia colombiana. R <sup>2</sup> : coeficiente de determinación; Adj. R <sup>2</sup> : R <sup>2</sup> ajustado; RSE: Error Estándar Residual; AIC: Criterio de Información de Akaike; Shapiro-Wilk (prueba para la normalidad de los residuales) Niveles de significancia: *P ≤ 0.05, ** P ≤ 0.01, *** P ≤ 0.001, ns: no significativo. ....	<b>25</b>
<b>Bibliografía</b> .....	<b>25</b>



## Lista de figuras

	Pág.
<b>Figura 1.</b> Localización del área de estudio en la región del Caquetá medio en la Amazonia NW colombiana. Adaptada de Duque et al. 2005 .....	5
<b>Figura 2.</b> Gráfico de cajas que muestra la tendencia de la variación de la riqueza de especies (SR, izquierda) y de la biomasa aérea bajo rarefacción (RAGB, derecha). Las diferencias significativas están de acuerdo con la Tabla 1. Unidades de paisaje: FP: Plano Inundable, SW: Pantanos, TF: Tierra Firme y WS: Arenas Blancas. La línea horizontal gruesa representa la mediana .....	10
<b>Figura 3.</b> Relación riqueza de especies (SR) - biomasa aérea bajo rarefacción (RAGB) para el modelo cuadrático. Donde: FP: Plano Inundable, SW: Pantanos, TF: Tierra Firme, y WS: Arenas Blancas .....	13
<b>Figura 4.</b> Modelos con variables independientes significativas, dentro de las comunidades, que mejor describieron la relación SR - RAGB. Donde: FP: Plano Inundable, SW: Pantanos, TF: Tierra Firme, y WS: Arenas Blancas .....	15
<b>Figura 5.</b> Valores observados vs. predichos de la riqueza de especies (SR) y la biomasa aérea bajo rarefacción (RAGB) con base en la fertilidad de los suelos. A. El mejor modelo de regresión para la relación SR-suelos fue: $\log(\text{SR}) = 2.61 + 0.44 \log(K) - 0,21 \log(\text{Mg}) + 0.20 \log(P) - 0,10 C + 0,22 N - 0,06 (\log(K))^2 + 0,03 (\log(\text{Mg}))^2 + 0,002 (C)^2$ B. El mejor modelo de regresión para la relación RAGB - suelos fue: $\log(\text{RAGB}) = 4,32 + 0,40 \log(K) - 0,08 (\log(K))^2 + 0,05 (\log(\text{Mg}))^2$ . Donde: TF: Tierra Firme, FP: Plano Inundable, SW: Pantanos, TF, y WS: Arenas Blancas .....	16
<b>Figura 6.</b> Disminución de la correlación entre la matriz de distancias de la relación SR log-transformada - RAGB log-transformada y la distancia de la concentración de P log-transformada entre parcelas. La línea continua muestra la tendencia lineal representada	

por la correlación de Mantel (0,45). La línea punteada representa la tendencia de la proyección basada en cinco segmentos ..... **19**

## Lista de tablas

	Pág.
<p><b>Tabla 1.</b> ANOVA de una vía para identificar diferencias estadísticas entre las variables estructurales de las unidades de paisaje, fertilidad de suelos y altitud (msnm). Letras diferentes en una fila representan que existen diferencias estadísticamente significativas entre las unidades de paisaje de acuerdo con la prueba de Tukey HSD (<math>\alpha = 0,05</math>). Niveles de significancia: * <math>P \leq 0,05</math>, ** <math>P \leq 0,01</math>, *** <math>P \leq 0,001</math>, ns: no significativo. Valores para parcelas de 0,1 hectárea. Unidades de paisaje: FP: Plano inundable, SW: Pantanos, TF: Tierra Firme y WS: Arenas blancas. SD: densidad de especies; NI: número de individuos; AGB: biomasa aérea (Mg/0.1 ha). SR: riqueza de especies; RAGB: biomasa aérea bajo rarefacción (Mg/40 individuos), n = tamaño de muestra. Altitud: altitud de la parcela (msnm) .....</p>	11
<p><b>Tabla 2.</b> Modelos probados para la relación riqueza de especies (SR) - biomasa aérea bajo rarefacción (RAGB) a través de las comunidades arbóreas en la Amazonia colombiana. R<sup>2</sup>: coeficiente de determinación; Adj. R<sup>2</sup>: coeficiente de determinación ajustado; RSE: Error estándar residual; AIC: Criterio de Información de Akaike; Shapiro-Wilk (prueba de normalidad de los residuales). Niveles de significancia: * <math>P \leq 0,05</math>, ** <math>P \leq 0,01</math>, *** <math>P \leq 0,001</math>, ns: no significativo .....</p>	12
<p><b>Tabla 3.</b> Modelos con variables independientes significativas, dentro de las comunidades, que mejor describen la relación riqueza de especies (SR) - biomasa aérea bajo rarefacción (RAGB). Donde: R<sup>2</sup>: coeficiente de determinación; Adj. R<sup>2</sup>: coeficiente de determinación ajustado; RSE: Error residual estándar; AIC: Criterio de Información de Akaike; Shapiro-Wilk (prueba de normalidad de los residuales). Niveles de significancia: * <math>P \leq 0,05</math>, ** <math>P \leq 0,01</math>, *** <math>P \leq 0,001</math>, ns: no significativo .....</p>	15
<p><b>Tabla 4.</b> Valores del coeficiente de correlación de Mantel entre comunidades entre las matrices de distancias de SR log-transformada y de RAGB log-transformada (columna X de distancias) y cada una de las matrices de distancias de los contenidos de cationes log-transformados, las distancias geográficas log-transformadas y la posición altitudinal de las parcelas (columna Y de distancias). Los análisis se basaron en 999 permutaciones. El más alto valor estadístico de Mantel (r) en <b>negrita</b>. Todas las correlaciones significativas en <i>cursivas</i> (<math>\alpha = 0,05</math>) .....</p>	17

**Tabla 5.** Valores de correlación de Mantel dentro de las comunidades entre la matriz de distancia log-transformada de SR-y la matriz de distancia log-transformada de RAGB (columna X de distancias) y cada una de las matrices de distancia de los contenidos, log-transformados, de cationes, la distancia geográfica log-transformada y la posición altitudinal de las parcelas (columna Y de distancias). Análisis con base en 999 permutaciones. No hubo ninguna correlación significativa al nivel 0,05 de significancia ( $\alpha = 0,05$ ) ..... **18**

## Introducción

Desentrañar los principales determinantes de la relación entre el número de especies (NS) y la biomasa aérea (AGB) tiene implicaciones profundas para el desarrollo de nuevas herramientas y estrategias para la gestión y conservación de los bosques (Strassburg et al. 2010, Adler et al. 2011, Siikamäki y Newbold 2012, Thomas et al., 2012). Por una parte, el número de especies ha sido considerado una de los parámetros más útiles para definir áreas de conservación (Myers et al. 2000). Por otro lado, las reservas de carbono en la AGB representan una función de los ecosistemas que en la actualidad se presenta como la piedra angular de uno de los proyectos más importantes para la mitigación del cambio climático, y que se conoce como Reducción de Emisiones por Deforestación y Degradación (REDD +, ONU-REDD 2012). Puesto que la importancia de la biodiversidad en la resiliencia de los ecosistemas ha sido reconocida aun para los ecosistemas con baja AGB (Chapin et al. 1998), mejorar nuestro entendimiento de los determinantes de la relación NS - AGB en los bosques tropicales ayudará a maximizar los beneficios colaterales del almacenamiento de carbono al tiempo que se preserva el máximo número posible de especies (Venter et al. 2009, Thomas et al., 2012).

Aunque muchos estudios realizados en distintos ecosistemas y con organismos de distinto tipo han referido muchos tipos de formas para la relación NS - AGB (U, monótona positiva, monótona negativa, unimodal y sin forma), se ha encontrado que la unimodal es la forma dominante para plantas a escalas locales y regionales (Mittelbach et al. 2001). Sin embargo, los cambios en la forma de la relación NS - AGB debidos a los efectos de muestreo, el grano, el foco y la extensión de la escala geográfica de estudio han sido sugeridos tras abundantes estudios teóricos y empíricos (Chase y Leibold 2002, Guo y Berry 1998, Rosenzweig 1995, Whittaker 2010). El uso de la densidad de especies (SD: número de especies por unidad de área), el cual se ha confundido con el uso de la riqueza de especies (SR: número de especies asociadas a un determinado número de individuos), introduce efectos de muestreo debido a la sensibilidad de SD frente al tamaño de la muestra (Gotelli y Colwell 2001). Ya que el efecto de muestreo proveniente de la utilización de SD puede distorsionar la forma de la relación NS - AGB (Oksanen

1996, McGlinn y Palmer 2010), se recomienda utilizar la medida no distorsionada de la "verdadera" SR (Gotelli y Colwell 2001, 2011).

La forma de la relación SR - AGB también depende de la extensión de la escala geográfica dentro de la que están comprendidos los datos. Por lo tanto, para poder cuantificar el grado al cual los filtros ambientales moldean la relación SR - AGB en bosques maduros distribuidos a lo largo de gradientes ambientales pronunciados, necesitamos analizar el grado de diversidad al que se realiza el estudio. En otras palabras, hay que identificar si el estudio se lleva a cabo dentro de las comunidades (diversidad alfa) o entre comunidades (diversidad gamma) para determinar su influencia en la determinación de la forma de la relación SR - AGB (Whittaker 2010).

En este estudio, nuestro objetivo fue identificar la forma y los determinantes ambientales de la relación SR - AGB entre y dentro de las comunidades de árboles en la Amazonia colombiana. Esta área abarca diferentes tipos de bosques asociados a las principales unidades de paisaje (Duivenvoorden 1995, Duque et al. 2005). La longitud del gradiente ambiental a través de las principales unidades de paisaje se define jerárquicamente en términos de inundación, drenaje y fertilidad de los suelos (Duivenvoorden y Lips 1995). Manteniendo constante el tipo de ecosistema (bosque húmedo tropical), los organismos (árboles), el clima y el estado de desarrollo del bosque, pero reconociendo que la relación SR - AGB es un problema multifactorial que no debe ser estudiado como un fenómeno simple de causa - efecto (Grace 1999) , usamos el análisis de rarefacción para una serie de 130 parcelas de una hectárea 0,1 para responder a las siguientes preguntas: 1) ¿Cuál es la forma de la relación SR - AGB entre y dentro de las comunidades arbóreas en la Amazonia colombiana?, 2) ¿En qué medida determina la heterogeneidad ambiental la forma de la relación SR - AGB entre y dentro de las comunidades arbóreas? Esta información ayudará a identificar estrategias para la conservación y el manejo de las reservas de carbono y de la diversidad de especies en la Amazonia colombiana. Con base en los conocimientos actuales sobre la relación SR - AGB, dentro de cada unidad de paisaje ecológicamente homogénea (comunidad arbórea), predecimos que: 1. Entre comunidades, esperamos que la forma de la relación SR - AGB sea unimodal y esté considerablemente determinada por la variación en la fertilidad de los suelos. 2. Que la relación SR - AGB dentro de las comunidades arbóreas maduras y no perturbadas en la Amazonía occidental podría no tener una forma

dominante y no estaría relacionada con la, relativamente constante, fertilidad de los suelos.

## **1. Métodos**

### **1.1 Área de estudio**

El área de estudio cubre aproximadamente 6000 km<sup>2</sup> y está situada entre la región del Caquetá medio y el río Mesay en la Amazonia colombiana, aproximadamente entre 72 ° 37,2 'y 70 ° 48' de longitud W, y 0° 4,8 ' y 1° 31,8' de latitud S (Figura 1). La posición altitudinal de cada parcela se calculó utilizando el Modelo Digital de Elevación a una escala de 30 m (DEM30, Asner et al. 2009). Las principales unidades de paisaje en esta área son tierra firme (nunca inundada por agua del río y que incluye terrazas fluviales bajas y altas y un plano sedimentario terciario, TF), llanura aluvial bien drenada (FP), pantanos (incluyendo pantanos permanentemente inundados y cuencas en llanuras aluviales y terrazas fluviales, SW) y áreas cubiertas por suelos con arenas blancas (en las terrazas altas del río Caquetá y en partes menos disectadas del plano sedimentario terciario, WS) (Duivenvoorden y Lips 1995, Lips y Duivenvoorden 1996) . Los suelos y los paisajes son considerados bien drenados cuando el drenaje del suelo (según la FAO 1977) es imperfecto a bien drenado (clase de drenaje  $\geq 2$  según FAO), y mal drenados cuando los suelos están mal o muy mal drenados (clase de drenaje  $<2$  según FAO). El área recibe una precipitación media anual de alrededor de 3060 mm (1979-1990) y una precipitación mensual nunca menor de 100 mm (Duivenvoorden y Lips 1995). La



temperatura media anual es de 25,7 ° C (1980-1989) (Duivenvoorden y Lips 1995).



**Figura 1.** Localización del área de estudio en la región del Caquetá medio en la Amazonia NW colombiana. Adaptada de Duque et al. 2005.

## 1.2 Muestreo de campo

Se realizó un muestreo de 130 parcelas de 0.1 ha, las que se ubicaron en las cuatro unidades de paisaje mencionadas anteriormente (véase Duivenvoorden 1996, Duque et al. 2005). Seguimos un diseño de muestreo estratificado proporcional al tamaño de las principales unidades de paisaje. Por lo tanto, 60 parcelas se ubicaron en tierra firme (TF), 30 en la llanura aluvial bien drenada (FP), 25 en los pantanos (SW) y 15 en arenas blancas (WS). Para establecer las parcelas, se planearon puntos de partida a lo largo de los ríos Caquetá, Cahuinari, Mesay y Cuñare y la direcciones de los caminos por los que se ingresó a los bosques con base en la interpretación de fotografías aéreas y de imágenes de satélite (Duivenvoorden y Lips 1993, Duivenvoorden et al. 2001). La topografía se describió rápidamente y los bosques fueron examinados visualmente para

identificar unidades de terreno más o menos unidades homogéneas. En estas unidades, se ubicaron parcelas rectangulares (20 m de ancho x 50 m de largo), y se delimitaron mediante brújula, cinta y estacas. Todas las parcelas fueron mapeadas mediante geoposicionador global (GPS) y se establecieron en los bosques maduros que no presentaban signos recientes de intervención humana, a una distancia mínima de 500 m entre sí. En cada parcela todos los árboles y palmeras DAP  $\geq$  10 cm se midieron y se recogieron muestras botánicas de ellas.

La identificación de las colecciones botánicas se adelantó en los herbarios el COAH, COL, MO, y AAU. Dentro de las familias o grupos de familias muy afines, las muestras que no pudieron ser identificadas hasta especie debido a la falta de suficientes características diagnósticas fueron agrupadas en morfoespecies con base de comparaciones morfológicas simultáneas con las muestras de todos los otros ejemplares. En lo sucesivo el término especie se refiere tanto a morfoespecies como a especies botánicas.

### **1.3 Datos del Suelo**

Aproximadamente en la parte central de 93 (55 en TF, 18 en FP, 10 en WS, y 10 IN SW) de las 130 parcelas, se tomó una muestra de suelo a 1,20 m de profundidad para describir los horizontes de suelo mineral (en términos de color, moteado, límites de horizontes, presencia de concreciones y textura) y definir el drenaje del suelo (según las clases de la FAO 1977). En cada sitio de barrenado se tomó una muestra de suelo a una profundidad de 65-75 cm (Lips y Duivenvoorden 1996). Para los análisis, las muestras de suelo se secaron a temperaturas inferiores a 40 ° C, siendo previamente desmenuzadas y pasadas a través de un tamiz de 2-mm. En el laboratorio de suelos del Instituto de Biodiversidad y Dinámica de los Ecosistemas (IBED) en la Universidad de Amsterdam, se determinaron los contenidos totales de Ca, Mg, K, Na y P mediante espectrometría de emisión atómica de una submuestra de 100-200 mg de la fracción tamizada, que había sido digerida en una solución de HF al 48% y 2 M H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> (de acuerdo con Lim y Jackson, 1982). Se determinó el contenido total de C y N para la fracción tamizada por medio de un analizador elemental Carlo Erba 1106.

### **1.4 Análisis de datos**

Debido a que la densidad de especies (SD), que se define como el número de especies por unidad de área, ha demostrado ser muy sensible al tamaño de muestra y por tanto a la densidad de individuos (Condit et al. 1996, Gotelli y Colwell 2001), usamos la riqueza de especies sometida a rarefacción (SR), definida como el número de especies representadas por algún número particular de individuos, para evaluar su relación con la AGB. SR se calculó como el número de especies representadas sometido a rarefacción mediante 1000 extracciones, al azar y sin reemplazo, de 40 individuos en cada parcela (Gotelli y Colwell 2011). Asimismo, se definió la AGB bajo rarefacción (RAGB) como el promedio de 1000 extracciones, al azar y sin reemplazo, de 40 individuos tomados de cada parcela de 0,1 hectárea. En adelante haremos la diferencia entre AGB, que definirá la biomasa aérea viva de cada parcela de 0,1 ha, y RAGB, que definirá la AGB promedio de 40 individuos al azar tomadas de la misma parcela.

Para calcular la AGB de cada individuo, utilizamos el modelo alométrico para el bosque tropical húmedo (Tm) desarrollado por Álvarez et al. (2012), definido por:  $\ln(AGB) = 2,406 + 1,289 * \ln(DAP) + 1,169 * \ln(DAP)^2 - 0,122 * \ln(DAP)^3 + 0,445 * \ln(WD)$ , donde: AGB se expresa en Mg, DBH en centímetros, y WD es la gravedad específica de la madera (DM), expresada en g cm<sup>-3</sup> (Álvarez et al. 2012). Asignamos valores de WD a todos los individuos de acuerdo con el nivel taxonómico de identificación de acuerdo con las bases de datos disponibles (Chave et al. 2006, Zane et al. 2009). Para todos aquellos individuos no identificados que le asigna el valor promedio de la estimación de WD, no ponderado por AGB, de todos los individuos en la parcela a la que pertenecía cada uno de ellos.

Se utilizó un análisis de varianza (ANOVA) de una vía para evaluar las diferencias en SD, SR, AGB, RAGB, el número de individuos por parcela, y los contenidos de Ca, Mg, K, Na, P, C y N entre las unidades de paisaje. Los contenidos de cationes fueron log-transformados antes del análisis. Cuando las medias fueron significativamente diferentes, se aplicó la prueba de diferencias significativas verdaderas de Tukey (HSD). Se utilizaron las 130 parcelas muestreadas para la evaluación de las propiedades estructurales de las masas forestales y 93 parcelas para evaluar las diferencias en las variables del suelo.

Utilizamos las 130 parcelas muestreadas para evaluar la forma de la relación SR-RAGB log-transformada entre las comunidades, de acuerdo con cuatro modelos teóricos: el modelo monótono lineal simple, el modelo cuadrático, el modelo de Michaelis-Menten, y el modelo exponencial asintótico de dos parámetros. Ambos modelos de regresión no lineal y el modelo de cuadrático de regresión fueron utilizados para ajustar los datos con protuberancias, distribuidos unimodalmente o con asíntotas (Crawley 2007). Para seleccionar el mejor modelo, se utilizó el criterio de Información de Akaike (AIC), el cual penaliza según el número de datos y parámetros incluidos en el modelo (Burnham y Anderson 2004). Dentro de las comunidades, probamos solamente los modelos monótono y cuadrático y usamos el AIC para seleccionar el modelo que mejor se ajustaba a la relación SR-RAGB. En aquellos casos en los que el término cuadrático era no significativo, el modelo lineal fue elegido como el mejor. Todos los análisis se realizaron con el paquete R, versión 2.15.1 (R Development Core Team 2012).

### **1.5 Determinantes ambientales de la relación SR-AGB a diferentes escalas espaciales**

En primer lugar, probamos si la SR y la RAGB estaban asociadas de forma independiente con la fertilidad de los suelos. Usamos la regresión por pasos (stepwise regression) para seleccionar las variables explicativas que mejor explican tanto la SR como la variación en la RAGB entre las comunidades. Las variables del suelo fueron incluidas en sus formas simple y cuadrática, antes de la transformación logarítmica de todas ellas, excepto N y C. Utilizamos una la aproximación mediante matrices de distancia para identificar los principales factores del suelo que determinan la relación SR-RAGB para datos previamente log-transformados. Para la construcción de las matrices de distancia empleamos, en todos los casos, la distancia euclidiana. Luego, utilizamos una prueba de Mantel (Legendre y Legendre, 1998) para evaluar la importancia de la correlación entre la distancia SR-RAGB log-transformada y las distancias log-transformadas de los contenidos de cationes del suelo. Construimos la matriz SR - RAGB con base en la distancia euclidiana de cada par de coordenadas X (RAGB) e Y (SR) para la posición de cada parcela en el plano cartesiano. Realizamos los mismos análisis para toda la región (a través de las comunidades) y dentro de cada unidad de paisaje (en las comunidades). Las pruebas de Mantel la realizamos con Vegan 17.2 en R (Oksanen 2010).

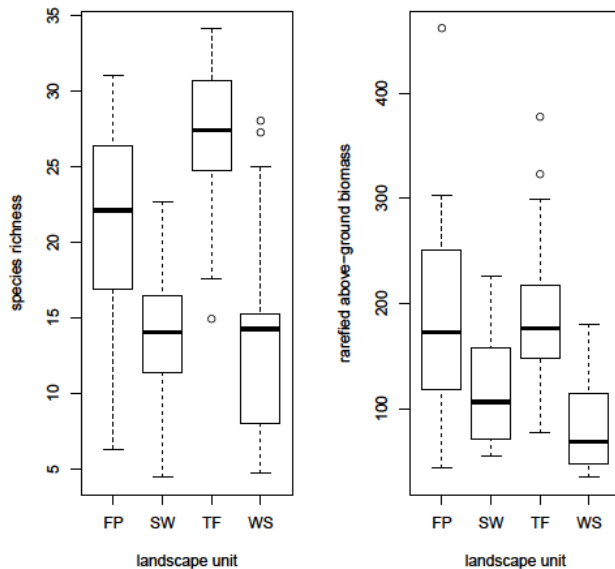
La variable que mejor explicó la relación SR - RAGB fue descrita gráficamente utilizando la disminución de la similitud en la composición florística con base en el aumento de la distancia geográfica entre parcelas (distance decay) bajo dos enfoques diferentes. En primer lugar, trazamos la tendencia lineal representada por la correlación de Mantel. En segundo lugar, usamos una spline para presentar los datos interpolados de acuerdo con cuatro segmentos (cinco puntos), que fue que se ajustó mejor a los datos. La distancia SR - RAGB fue convertida a la similitud al restar a uno (1) la distancia estandarizada dividida por la distancia máxima observada:

Los análisis y las figuras fueron hechas con el paquete R, versión 2.15.1 (R Development Core Team 2012).

## 2. Resultados

### 2.1 Variación estructural y del suelo entre las unidades de paisaje

Todas las variables estructurales del bosque y las variables del suelo, excepto N, fueron estadísticamente significativas. Con base en SD, TF tuvo el mayor número de especies; con base en SR, el número de especies en TF no fue diferente de aquel en FP. Del mismo modo, la AGB en TF fue significativamente mayor únicamente que la encontrada en WS; con base en RAGB, TF y FP fueron diferentes de WS y SW (Figura 2). Las bases totales (y por lo tanto la fertilidad del suelo) fueron significativamente mayores en FP, pero los contenidos de C fueron significativamente mayores en SW (Tabla 1).



**Figura 2.** Gráfico de cajas que muestra la tendencia de la variación de la riqueza de especies (SR, izquierda) y de la biomasa aérea bajo rarefacción (RAGB, derecha). Las diferencias significativas están de acuerdo con la Tabla 1. Unidades de paisaje: FP: Flood Plain, SW: Pantanos, TF: Tierra Firme y WS: White Sands. La línea horizontal gruesa representa la mediana.

### 2.2 Forma de la relación SR-AGB

En toda la región, el modelo de regresión cuadrático log-transformado fue el que mejor se ajustó a la relación RSR - RAGB entre las comunidades arbóreas en la Amazonía

colombiana (Tabla 2, Figura 3). El cálculo del modelo de Michaelis - Menten requirió 14 repeticiones hasta alcanzar la convergencia y alcanzó un valor de tolerancia de 5.905e-07, el cálculo del modelo asintótico requirió 14 repeticiones hasta alcanzar la convergencia y alcanzó un valor de tolerancia de 2.735e-06.

**Tabla 1.** ANOVA de una vía para identificar diferencias estadísticas entre las variables estructurales de las unidades de paisaje, fertilidad de suelos y altitud (msnm). Letras diferentes en una fila representan que existen diferencias estadísticamente significativas entre las unidades de paisaje de acuerdo con la prueba de Tukey HSD ( $\alpha = 0,05$ ). Niveles de significancia: \*  $P \leq 0,05$ , \*\*  $P \leq 0,01$ , \*\*\*  $P \leq 0,001$ , ns: no significativo. Valores para parcelas de 0,1 hectárea. Unidades de paisaje: FP: Plano inundable, SW: Pantanos, TF: Tierra Firme y WS: Arenas blancas. SD: densidad de especies; NI: número de individuos; AGB: biomasa aérea (Mg/0.1 ha). SR: riqueza de especies; RAGB: biomasa aérea bajo rarefacción (Mg/40 individuos), n = tamaño de muestra. Altitud: altitud de la parcela (msnm)

Variable	n	TF	FP	WS	SW	F value
SD	130	41.9 ± 10.5	27.1 ± 10.7 <sup>a,b</sup>	20.7 ± 12.1 <sup>b,c</sup>	20.6 ± 8.1 <sup>a,c</sup>	36.6***
NI	130	73.1 ± 14.9 <sup>a,d</sup>	68.9 ± 22.8 <sup>a,b</sup>	88.6 ± 33.8 <sup>b,c,d</sup>	108.0 ± 65.4 <sup>c</sup>	7.8***
AGB	130	324.3 ± 84.5 <sup>b,c</sup>	302.5 ± 146.3 <sup>a,b</sup>	189.1 ± 112.8 <sup>d</sup>	270.2 ± 112.4 <sup>a,c,d</sup>	6.5***
SR	130	27.3 ± 4.0	20.71 ± 7.0	14.38 ± 7.4 <sup>a</sup>	13.7 ± 4.7 <sup>a</sup>	49.3***
RAGB	130	183.8 ± 58.5 <sup>a</sup>	186.4 ± 88.8 <sup>a</sup>	86.8 ± 51.5 <sup>b</sup>	112.5 ± 45.9 <sup>b</sup>	15.5***
Na	93	19.0 ± 19.5 <sup>a,c</sup>	198.2 ± 225.6	2.2 ± 2.9 <sup>b,c</sup>	22.4 ± 11.7 <sup>a,b</sup>	16.0***
K	93	97.4 ± 97.3 <sup>a,c</sup>	275.1 ± 155.4	8.0 ± 21.3 <sup>b,c</sup>	128.6 ± 74.9 <sup>a,b</sup>	17.8***
Ca	93	2.7 ± 3.8 <sup>a,c</sup>	98.0 ± 131.2	1.5 ± 0.9 <sup>b,c</sup>	10.7 ± 22.9 <sup>a,b</sup>	12.9***
Mg	93	49.8 ± 46.3 <sup>a,c</sup>	212.1 ± 169.3	4.7 ± 11.5 <sup>b,c</sup>	60.0 ± 35.9 <sup>a,b</sup>	20.5***
P	93	6.1 ± 2.4	10.4 ± 6.1 <sup>a</sup>	0.9 ± 1.1	10.4 ± 8.8 <sup>a</sup>	13.5***
C	93	0.4 ± 0.2 <sup>a,c</sup>	0.5 ± 0.2 <sup>a,b</sup>	0.9 ± 1.2 <sup>b,c</sup>	7.6 ± 12.7	9.2***
N	93	0.1 ± 0.3 <sup>b,d,f</sup>	0.1 ± 0.0 <sup>a,b,c</sup>	0.0 ± 0.0 <sup>c,e,f</sup>	0.1 ± 0.0 <sup>a,d,e</sup>	0.9 n.s.
Altitude	130	128.2 ± 27.4 <sup>b</sup>	111.7 ± 17.1 <sup>a</sup>	153.1 ± 441.9	112.2 ± 17.7 <sup>a,b</sup>	10.8***

Dentro de las comunidades, ningún modelo se ajustó a la relación SR - RAGB dentro del bosque.

### 2.3 Forma de las relaciones riqueza de especies –biomasa aérea bajo rarefacción

En toda la región, el modelo de regresión cuadrático log-transformado fue el que mejor se ajustó a la relación SR - RAGB entre las comunidades arbóreas en la Amazonía colombiana (Tabla 2, Figura 3).

**Tabla 2.** Modelos probados para la relación riqueza de especies (SR) - biomasa aérea bajo rarefacción (RAGB) a través de las comunidades arbóreas en la Amazonia colombiana. R<sup>2</sup>: coeficiente de determinación; Adj. R<sup>2</sup>: coeficiente de determinación ajustado; RSE: Error estándar residual; AIC: Criterio de Información de Akaike; Shapiro-Wilk (prueba de normalidad de los residuales). Niveles de significancia: \* P ≤ 0,05, \*\* P ≤ 0,01, \*\*\* P ≤ 0,001, ns: no significativo.

Model name	Model	R <sup>2</sup>	Adj. R <sup>2</sup>	RSE	D.f.	AIC	F-statistic	Shapiro-Wilk
Log (Linear regression)	$\log(\text{SR}) = 0.13 + 0.58 * \log(\text{RAGB})$	0.41	0.41	0.36	128	106.27	89.05 ***	0.99 <sup>ns</sup>
Log (Quadratic regression)	$\log(\text{SR}) = - 8.27 + 4.13 * \log(\text{RAGB}) - 0.37 * ((\log(\text{RAGB}))^2)$	0.49	0.48	0.34	127	89.93	60.5 ***	0.97 <sup>ns</sup>
Michaelis-Menten model	$\log(\text{SR}) = 0.67 \log(\text{RAGB}) / (1 + 0.02 * \log(\text{RAGB}))$			0.36	128	105.51		0.98 <sup>ns</sup>
Asymptotic exponential model	$\log(\text{SR}) = 3.44 - 90.54 \exp(-1.11 * \log(\text{RAGB}))$			0.34	127	91.76		0.97 <sup>ns</sup>

Dentro de las comunidades no hubo un único modelo que se ajustara a la relación SR - RAGB dentro de los tipos de bosque. Los bosques de FP y WS se ajustaron al modelo monótono creciente, los de SW al unimodal y los de TF no se ajustaron a ningún modelo (Tabla 3, Figura 4).

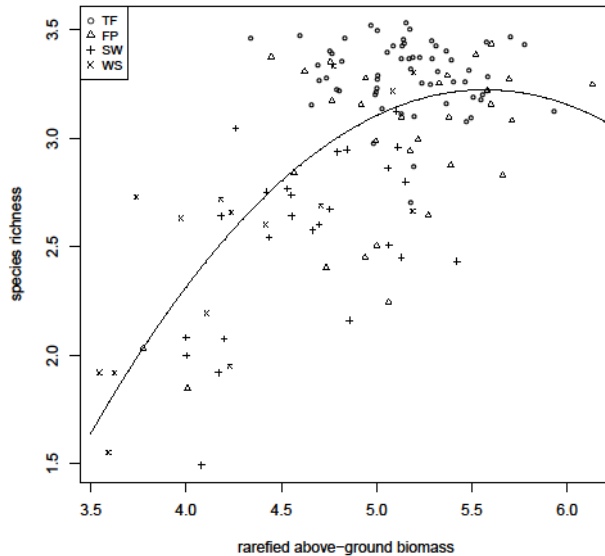
## 2.4 Determinantes ambientales de la relación SR-AGB

Entre comunidades, tanto SR como RAGB se asociaron significativamente con la fertilidad del suelo (Figura 5). Después de remover la influencia de las variables del suelo en la determinación de la variación de la SR o de la RAGB, se halló que la altitud no se asoció significativamente ni con SR ni con RAGB. De acuerdo con la prueba de Mantel, a través de las comunidades, la relación SR - RAGB se asoció significativamente con K, Mg y P, siendo máxima con P (Tabla 4). La distancia geográfica entre parcelas no tuvo



influencia significativa en la estructuración de la relación SR - RAGB. Dentro de las comunidades no hubo correlación significativa entre la relación SR-RAGB y cualquiera de las variables ambientales (variables del suelo) o geográficas (coordenadas y altitud) evaluadas (Tabla 5).

**Figura 3.** Relación riqueza de especies (SR) - biomasa aérea bajo rarefacción (RAGB) para el modelo cuadrático. Donde: FP: Plano Inundable, SW: Pantanos, TF: Tierra Firme, y WS: Arenas Blancas.



### 3. Discusión

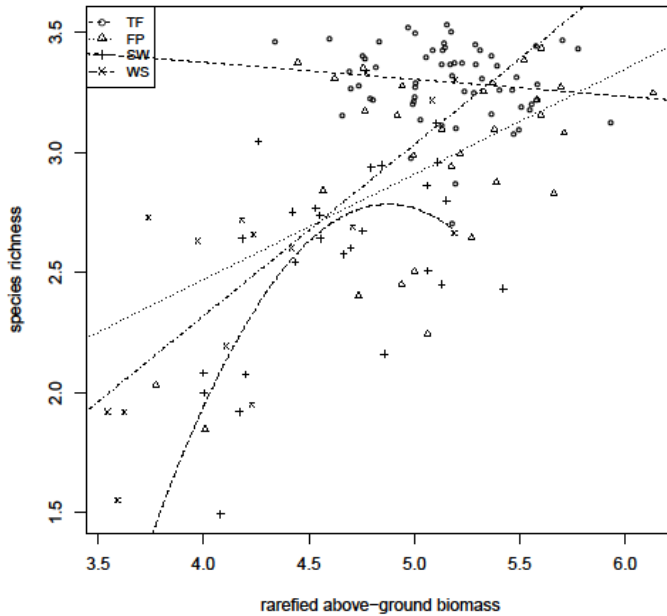
#### 3.1 Forma de la relación SR-RAGB

De acuerdo con nuestras expectativas, a través de las comunidades arbóreas, el modelo unimodal (con forma de joroba) fue el que mejor describió la relación SR - RAGB en las comunidades arbóreas en la Amazonia colombiana. Por lo tanto, nuestros resultados apoyan la idea general de que para plantas en estudios a escala de paisaje que cruzan las fronteras de las comunidades, la forma unimodal es la dominante para la relación SR - RAGB (Rosenzweig 1995, Guo y Berry 1998, Grace 1999, Mittelbach et al. 2001). Como se ha referido en estudios previos a escala de paisaje (Mittelbach et al 2001), la forma de joroba de la relación SR - RAGB fue determinada, en gran medida, por la magnitud de los

cambios en los gradientes ambientales entre unidades de paisaje (ver Lips y Duivenvoorden 1996). La primera curva con forma de joroba de la relación SR - RAGB mostró una pendiente positiva creciendo desde WS y SW, atravesando la meseta dominada por los bosques TF, para terminar con una tendencia a disminuir en los bosques de FP. Debido a que SW es la segunda unidad de paisaje respecto a la fertilidad de los suelos (después de FP), no podemos afirmar que las tres fases que estructuran la relación SR - RAGB sigan completamente un gradiente de fertilidad del suelo.

La curva en forma de joroba también correspondió con el mejor modelo cuando se evaluó la relación SD - AGB (Figura A3). Sin embargo, la relación general SD - AGB fue más débil que la relación SR - RAGB ( $R^2$  ajustado disminuyó de 0,48 a 0,25), e incluso es difícil diferenciarla de la monótona creciente o de los modelos asintóticos (cuadro A1). Este análisis comparativo ilustra el efecto de muestreo introducido mediante el aumento de la densidad de tallos o el tamaño de la parcela (grano del muestreo) en la inestabilidad en el dominio de la forma de joroba en la relación SD - AGB predicha para las comunidades vegetales (Whittaker 2010, Adler et al. 2011). Aunque la longitud del gradiente y el tamaño de la muestra considerados en este estudio fueron suficientemente grandes como para esperar que se hubiera identificado la forma real de la relación SR - RAGB (Mittelbach et al. 2001, Whittaker 2010), la falta clara de una tercera fase de descenso de la curva de la relación SR - RAGB en la Amazonia colombiana genera dudas respecto a si una ampliación del tamaño de la muestra sería corroborar la forma de joroba de la relación unimodal o promovería un monótona creciente (Chisholm et al., en preparación).

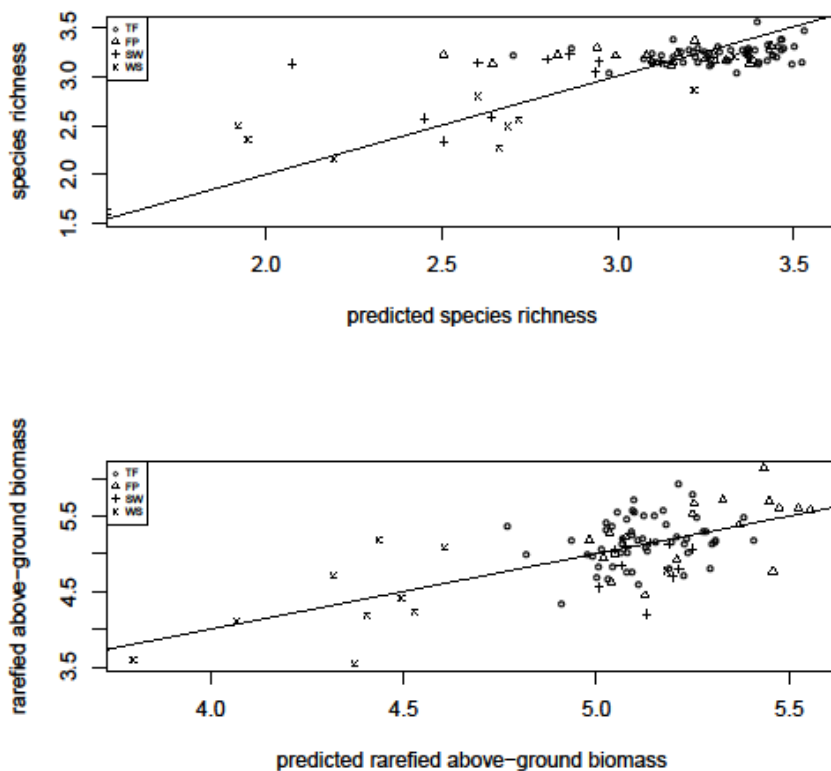
**Figura 4.** Modelos con variables independientes significativas, dentro de las comunidades, que mejor describieron la relación SR - RAGB. Donde: FP: Plano Inundable, SW: Pantanos, TF: Tierra Firme, y WS: Arenas Blancas.



Unidad de paisaje	Mejor modelo de regresión	D.f.	R <sup>2</sup>	Adj. R <sup>2</sup>	RSE	AIC	F-estadísti	Shapiro-Wilk
FP	$\log(\text{SR}) = 0.72 + 0.44 * \log(\text{RAGB})$	28	0.29	0.27	0.36	27.65	11.51 **	0.98ns
WS	$\log(\text{SR}) = -0.54 + 0.71 * \log(\text{RAGB})$	13	0.59	0.55	0.36	15.58	18.41 ***	0.96ns
SW	$\log(\text{SR}) = -23.31 + 10.70 * \log(\text{RAGB}) - 1.10 * (\log(\text{RAGB}))^2$	22	0.46	0.41	0.31	16.38	9.49 *	0.97ns

**Tabla 3.** Modelos con variables independientes significativas, dentro de las comunidades, que mejor describen la relación riqueza de especies (SR) - biomasa aérea bajo rarefacción (RAGB). Donde: R<sup>2</sup>: coeficiente de determinación; Adj. R<sup>2</sup>: coeficiente de determinación ajustado; RSE: Error residual estándar; AIC: Criterio de Información de Akaike; Shapiro-Wilk (prueba de normalidad de los residuales). Niveles de significancia: \*: P ≤ 0,05, \*\*: P ≤ 0,01, \*\*\*: P ≤ 0,001, ns: no significativo.

**Figura 5.** Valores observados vs. predichos de la riqueza de especies (SR) y la biomasa aérea bajo rarefacción (RAGB) con base en la fertilidad de los suelos. A. El mejor modelo de regresión para la relación SR-suelos fue:  $\log(\text{SR}) = 2.61 + 0.44 \log(K) - 0.21 \log(\text{Mg}) + 0.20 \log(P) - 0.10 C + 0.22 N - 0.06 (\log(K))^2 + 0.03 (\log(\text{Mg}))^2 + 0.002 (C)^2$ . B. El mejor modelo de regresión para la relación RAGB - suelos fue:  $\log(\text{RAGB}) = 4.32 + 0.40 \log(K) - 0.08 (\log(K))^2 + 0.05 (\log(\text{Mg}))^2$ . Donde: TF: Tierra Firme, FP: Plano Inundable, SW: Pantanos, TF, y WS: Arenas Blancas.



Dentro de las comunidades, por el contrario, la forma monótona creciente de la relación SR - RAGB (FP y WS) dominó respecto a la sin forma (TF) o al modelo en forma de joroba (SW), en contraste con nuestras expectativas. El estrés ambiental asociado a las inundaciones y al mal drenaje de los suelos parece jugar un papel importante en la definición de la forma de la relación SR-RAGB dentro de las comunidades. No haber hallado un modelo que se ajustara a los datos de TF propone que la falta de un factor de perturbación permanente, tal como la causada por las inundaciones, excluye la

competencia especies y crea un mosaico aleatorio de la variación de la relación SR - RAGB en este tipo de bosque. Dado que en TF tanto RAGB como AGB alcanzan sus valores máximos, nuestro estudio contradice la idea generalizada de que la competencia aumenta en hábitats con AGB alta (Grime 1973, Abrams 1995, Rosenzweig 1995). El hecho de que en FP las medias de SR y RAGB fueron similares a las observadas en TF, aunque la relación fue monótona, sustentan el que la tasa de perturbación sobrepasa la influencia de las altas reservas de stocks de biomasa en el moldeado de la relación SR - RAGB.

**Tabla 4.** Valores del coeficiente de correlación de Mantel entre comunidades entre las matrices de distancias de SR log-transformada y de RAGB log-transformada (columna X de distancias) y cada una de las matrices de distancias de los contenidos de cationes log-transformados, las distancias geográficas log-transformadas y la posición altitudinal de las parcelas (columna Y de distancias). Los análisis se basaron en 999 permutaciones. El más alto valor estadístico de Mantel (r) en **negrita**. Todas las correlaciones significativas en *cursivas* ( $\alpha = 0,05$ ).

X distance	Y distance	Mantel statistic (r)	Significance
SR - RAGB	Soils	0.19	<i>0.035</i>
	Geographical space	-0.11	0.998
	Mg	0.34	<i>0.001</i>
	Na	0.18	0.006
	K	0.35	<i>0.001</i>
	Ca	0.06	0.21
	P	<b>0.45</b>	<i>0.001</i>
	C	0.10	0.104
	N	-0.01	0.417
	Altitude	-0.01	0.483

Se ha hallado que procesos biológicos espacialmente estructurados, como la limitación de la dispersión, son los determinantes principales de la composición arbórea en TF en la Amazonía colombiana (Duivenvoorden 1995, Duque et al. 2002, Duivenvoorden y Duque 2010), lo que refuerza la falta de influencia de la competencia entre especies en la determinación del patrón aleatorio de variación de la relación SR - RAGB en esta unidad de paisaje. Así mismo, nuestros resultados dentro de las comunidades no apoyan la idea generalizada de que en hábitats con poca biomasa la competencia entre especie es débil (Reader et al. 1994, Guo y Berry, 1998). La dominancia elevada de un pequeño número

de especies que en teoría pueden inhibir el establecimiento de especies coexistentes (Huston, 1994), es exactamente lo que encontramos en WS y SW, que son las unidades de paisaje con la menor RAGB. Por lo tanto, dentro de las comunidades, la perturbación, y no la competencia, parece ser el principal determinante de la relación SR - RAGB en los bosques húmedos tropicales de la Amazonia.

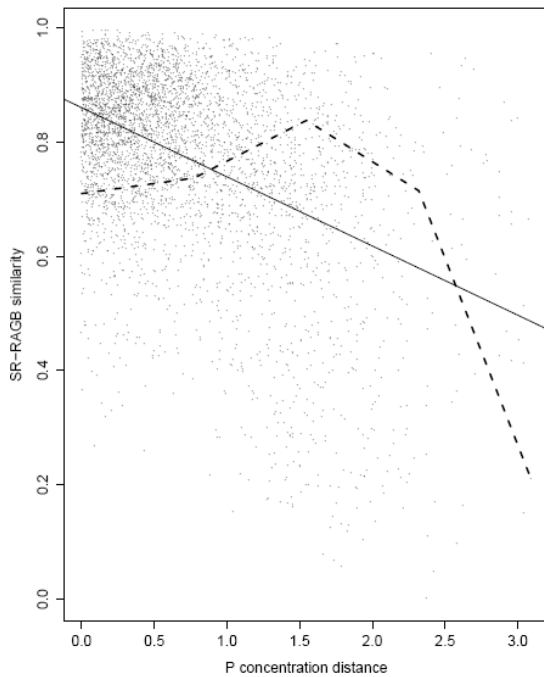
### 3.2 Determinantes ambientales de la relación SR-AGB

#### 3.2.1 Fertilidad de los suelos y la variación en SR y RAGB

En este estudio, la SR o punto de diversidad en TF (sensu Whittaker 1977) no fue diferente de la de FP, lo que contrasta con la mayoría de los estudios centrados en la variación de SD entre comunidades en la cuenca del Amazonas (Gentry 1988, Duivenvoorden 1996). La posición altitudinal de las parcelas no fue significativa después de eliminar el efecto de los suelos en la RAGB. Este resultado contradice las afirmaciones principales de un estudio reciente llevado a cabo en la misma región y en el que se usaron herramientas monitoreadas remotamente para evaluar la AGB de la región (Asner et al. 2011) donde se halló que la posición altitudinal de las parcelas era el factor determinante de la variación en la AGB.

**Tabla 5.** Valores de correlación de Mantel dentro de las comunidades entre la matriz de distancia log-transformada de SR-y la matriz de distancia log-transformada de RAGB (columna X de distancias) y cada una de las matrices de distancia de los contenidos, log-transformados, de cationes, la distancia geográfica log-transformada y la posición altitudinal de las parcelas (columna Y de distancias). Análisis con base en 999 permutaciones. No hubo ninguna correlación significativa al nivel 0,05 de significancia ( $\alpha = 0,05$ ).

Distancia X	Distancia Y	Coeficiente de correlación de Mantel			
		TF	FP	WS	SW
SR - RAGB	Suelos	0.06	0.07	0.14	0.03
	Espacio geográfico	-0.05	0.04	-0.08	-0.05
	Mg	0.04	0.06	0.09	0.07
	Na	0.05	0.02	0.27	0.31
	K	0.06	-0.06	0.19	0.16
	Ca	0.06	0.16	0.01	-0.09
	P	-0.05	-0.03	0.11	-0.01
	C	0.06	0.03	0	0.02
	N	0.08	-0.06	-0.1	-0.02
	Altitud	-0.05	-0.12	0.04	-0.04



**Figura 6.** Disminución de la correlación entre la matriz de distancias de la relación SR log-transformada - RAGB log-transformada y la distancia de la concentración de P log-transformada entre parcelas. La línea continua muestra la tendencia lineal representada por la correlación de Mantel (0,45). La línea punteada representa la tendencia de la proyección basada en cinco segmentos.

Tanto SR como RAGB se estuvieron independientemente asociados con la fertilidad del suelo. En ambos casos, las variables explicativas incluyeron términos cuadráticos que reflejan el comportamiento en forma de joroba de las variables independientes en relación con la variación en la fertilidad de los suelos (Figura 5). Dado que la forma independiente de la SR y RAGB refleja la forma de joroba de la relación SR - RAGB anteriormente referida entre las comunidades, ella introduce directamente una influencia esperada de la fertilidad del suelo en la determinación de la forma de la relación SR - RAGB.

### *3.2.2 Fertilidad de los suelos como determinante de la variación de la relación SR-RAGB*

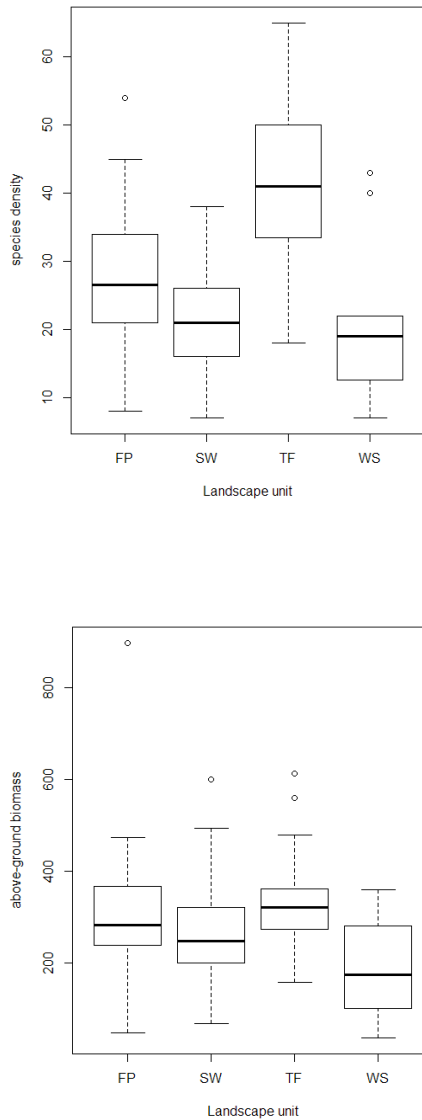
Entre comunidades, las bases totales y P estuvieron significativamente correlacionadas con la variación de la relación SR - RAGB (Tabla 4). En particular, las concentraciones de P mostraron la correlación más alta ( $RMANTEL = 0,45$ ) o influencia en la determinación de la forma de joroba de la relación SR - RAGB. Han sido referidas relaciones positivas y significativas entre la fertilidad del suelo tanto con AGB (Quesada et al. 2009) como con SR (Gentry 1988, Duivenvoorden 1996, Duque et al. 2009) para los bosques de la Amazonia. El fósforo es un nutriente principal, activamente involucrado en la fotosíntesis de las plantas, que promueve el crecimiento de las plantas y, por lo tanto, su aumento en AGB. Sin embargo, la influencia de los contenidos de P en el suelo en la SR se presta para más controversia. En Borneo (Asia), donde la concentración de P en el suelo es mucho más alta que la referida en nuestro estudio (Duivenvoorden 1996), la densidad de especies de árboles disminuyó con el aumento de las concentraciones de P en el suelo (Ashton y Hall 1992).

Entre comunidades arbóreas en los bosques amazónicos colombianos, los contenidos de P aumentan el rendimiento del bosque de tal manera que facilita la probabilidad de determinar una gran porción de la variación conjunta en SR y RAGB (Figura 6). Dentro de las comunidades, en cambio, ninguna de las variables del suelo jugó un papel importante en la estructuración de la relación SR - RAGB. Este resultado es evidente en los bosques de TF debido al patrón aleatorio encontrado en la relación SR - RAGB. Sin embargo, en las otras unidades de paisaje, donde fueron ajustados los modelos monótono creciente y cuadrático, factores distintos a la fertilidad de los suelos, tal como la velocidad de perturbación, determinan la variación conjunta entre SR y AGB.

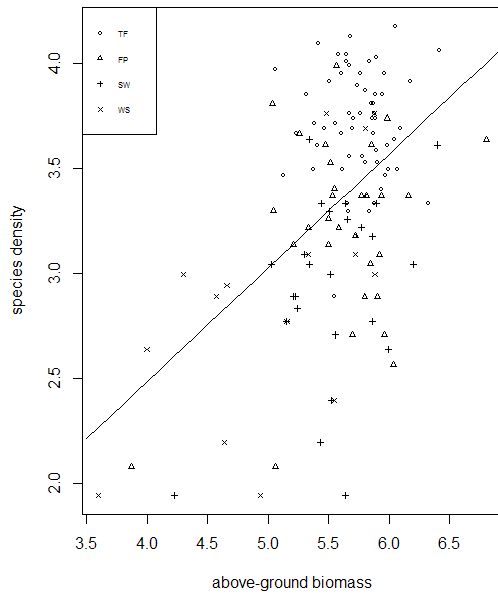
En general, en los estudios temporales, el aumento de la competencia entre plantas asociado al aumento en la AGB durante el desarrollo de los bosques (Tilman 1982, Huston 1994) ha sido propuesto como el mecanismo principal en la determinación de la fase de exclusión de especies a un nivel intermedio de perturbación (Sheil y Burslem, 2003).



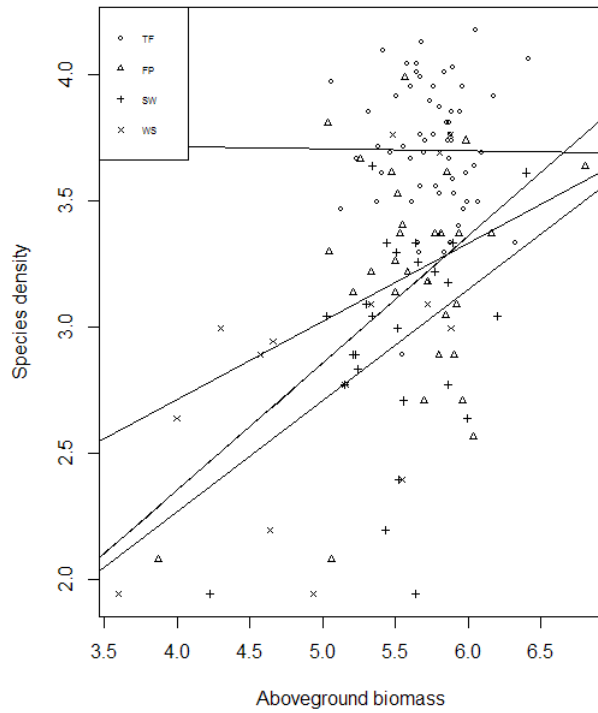
## Lista de anexos



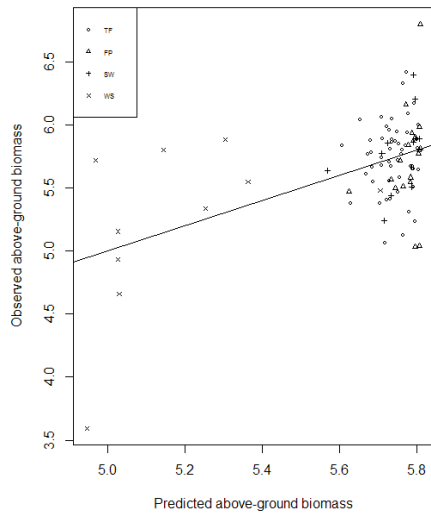
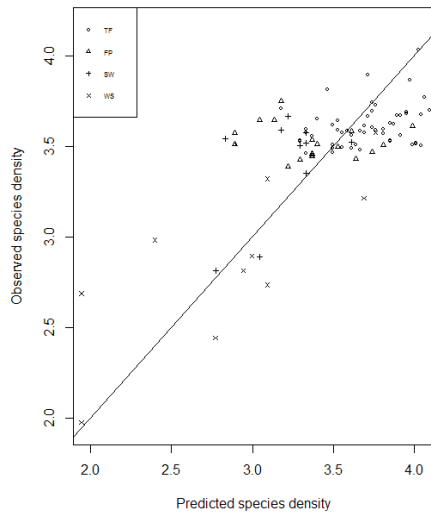
- A. **Figura A1** Gráfico de cajas que muestra la tendencia de la variación de la densidad de especies (SD, izquierda) y de la biomasa aérea bajo rarefacción (RAGB, derecha). Las diferencias significativas están de acuerdo con la Tabla 1. Unidades de paisaje: FP: Plano Inundable, SW: Pantanos, TF: Tierra Firme y WS: Arenas Blancas. La línea horizontal gruesa representa la mediana.



B. **Figura A2** Relación densidad de especies (SD) – biomasa arbórea aérea (AGB) entre comunidades representada por el modelo cuadrático. FP:Plano Inundable; SW: Pantanos; TF: Tierra Firme; y WS: Arenas Blancas.



C. **Figura A3** Relación densidad de especies (SD) – biomasa arbórea aérea (AGB) dentro de comunidades. FP: Plano Inundable; SW: Pantanos; TF: Tierra Firme; y WS: Arenas Blancas.



D. **Figura A4** Valores observados vs. valores predichos de densidad de especies (SD) y biomasa arbórea aérea (AGB) para la fertilidad de los suelos. A. El mejor modelo de regresión para la relación SR- suelos. B. El mejor modelo de regresión para la relación RAGB – suelos. TF: Tierra Firme, FP: Plano Inundable, SW: Pantanos, y WS: Arenas Blancas.

E. **Tabla A1** Modelos probados para la relación densidad de especies (SD) - biomasa arbórea aérea (AGB) entre comunidades arbóreas en la Amazonia colombiana. R<sup>2</sup>: coeficiente de determinación; Adj. R<sup>2</sup>: R<sup>2</sup> ajustado; RSE: Error Estándar Residual; AIC: Criterio de Información de Akaike; Shapiro-Wilk (prueba para la normalidad de los residuales) Niveles de significancia: \*P ≤ 0.05, \*\* P ≤ 0.01, \*\*\* P ≤ 0.001, ns: no significativo.

Model name	Model	R <sup>2</sup>	Adj.R <sup>2</sup>	RSE	AIC	F-statistic	Shapiro Wilk
Log (Linear regression)	$\log(\text{SR}) = 0.32 + 0.54 \cdot \log(\text{AGB})$	0.24	0.23	0.46	170.11	40.52 ***	0.98*
Log (Quadratic regression)	$\log(\text{SR}) = - 4.47 + 2.40 \cdot \log(\text{AGB}) - 0.18 \cdot (\log(\text{AGB}))^2$	0.26	0.25	0.45	168.44	22.49	0.97***
Michaelis-Menten model	$\log(\text{SR}) = 0.70 \log(\text{AGB}) / (1 + 0.03 \log(\text{AGB}))$			0.46	169.62		0.97*
Asymptotic exponential model	$\log(\text{SR}) = 4.11 - 17.38 \exp(-0.57 \log(\text{AGB}))$			0.45	168.84		0.97***

## Bibliografía

Abrams, P. A. (1995) Monotonic or unimodal diversity-productivity gradient: what does competition theory predict? *Ecology* 76: 2019-2027.

Adler, P., Seabloom, E., Borer, E., Hillebrand, H., Hautier, Y., Hector, A., Harpole, W. S., O'Halloran, L., Grace, J., Anderson, T. M., Bakker, J. D., Biederman, L. A., Brown, C. S., Buckley, Y. M., Calabrese, L. B., Chu, Ch.-J., Cleland, E. E., Collins, S. L., Cottingham, K. L., Crawley, M. J., Damschen, E. I., Davies, K. F., DeCrappeo, N. M., Fay, P. A., Firn, J., Frater, P., Gasarch, E. I., Gruner, D. S., Hagenah, N., Ris Lambers, J. H., Humphries, H., Jin, V. L., Kay, A.D., Kirkman, K. P., Klein, J. A., Knops, J. M. H., La Pierre, K. J., Lambrinos, J. G., Li, W., MacDougall, A. S., McCulley, R. L., Melbourne, B. A., Mitchell,

Ch. E., Moore, J. L., Morgan, J. W., Mortensen, B., Orrock, J. L., Prober, S. M., Pyke, D. A., Risch, A. C., Schuetz, M., Smith, M. D., Stevens, C. J., Sullivan, L. L., Wang, G., Wragg, P. D., Wright, J. P. and Yang, L. H. (2011) Productivity is a poor predictor of plant species richness. *Science*, 333 (6050): 1750-1753.

Álvarez, E., Duque, Á., Saldarriaga, J., Cabrera, K., de las Salas, G, del Valle, I. , Lema, Á., Moreno, F., Orrego, S. and Rodríguez, L. (2012) Tree above-ground biomass allometries for carbon stocks estimation in the natural forests of Colombia. *Forest Ecology and Management* 267: 297–308.

Ashton, P. S. and Hall, P. (1992) Comparisons of structure among mixed dipterocarp forests of north-western Borneo. *Journal of Ecology*, 60: 305–324.

Asner, G. P., Knapp, D. E., Balaji, A. and Páez-Acosta, G. (2009) Automated mapping of tropical deforestation and forest degradation: CLASlite, *J. Appl. Remote Sens.* 3, 033543.

Asner, G. P., Clark, J. K., Mascaró, J., Galindo García, G. A., Chadwick, K. D., Navarrete Encinales, D. A., Paez-Acosta, G., Cabrera Montenegro, E., Kennedy-Bowdoin, T., Duque, A., Balaji, A., von Hildebrand, P., Maatoug, L., Phillips Bernal, J. F., Knapp, D. E., García Dávila, M. C., Jacobson, J. and Ordóñez, M. F. (2012) High-resolution Mapping of Forest Carbon Stocks in the Colombian Amazon. *Biogeosciences Discussions*9: 2445–2479. [www.biogeosciences-Discuss.net/9/2445/2012/](http://www.biogeosciences-Discuss.net/9/2445/2012/).

Burnham, K. P. and Anderson, D. R. (2004) Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research* 33 (2): 261-304.

Chapin, F. S. III, Sala, O.E., Burke, I. C., Grime, J. P., Hooper, D.U., Lauenroth, W.K., Lombard, A., Mooney, H.A., Mosier, A. R., Naeem, S., Pacala, S. W., Roy, J., Steffen, W. L. and Tilman, D. (1998) Ecosystem consequences of changing biodiversity. *Bioscience* 48 (1): 45-52.

Chase, J. M. and Leibold, M. A. (2002) Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature* 416: 427-430.

Chave, J., Muller-Landau, H. C., Baker, T. R., Easdale, T. A., ter Steege, H. and Webb Campbell O. (2006) Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16: 2356–2367.

Chisholm et al. In preparation.

Condit, R., Hubbell, S. P. , Lafrankie, J. V., Sukumar, R., Manokaran, N., Foster, R. B. and Ashton, P. S. 1996. Species area and species individual relationships for tropical trees: A comparison of a three 50-ha plots. *Journal of Ecology* 84 (4): 549 – 562.

Crawley, M. J. (2007) *The R Book*. John Wiley & Sons Ltd., The Atrium, Southern Gate, Chichester, West Sussex PO19 8SQ, England.

Duivenvoorden, J. F. and Lips, J. M. (1993) *Ecología del paisaje del Medio Caquetá. Memoria explicativa de los mapas. Tropenbos-Colombia, SantaFé de Bogotá.*

Duivenvoorden, J.F. (1995) Tree species composition and rain forest-environment relationships in the middle Caquetá area, Colombia, NW Amazonía. *Vegetatio* 120: 91-113.

Duivenvoorden, J. F. and Lips, J. M. (1995) A land-ecological study of soils, vegetation and plant diversity in Colombian Amazonia (The Quaternary of Colombia, 20). Wageningen: The Tropenbos Foundation.

Duivenvoorden, J. F. (1996) [Patterns of tree species richness in rain forests of the Middle Caqueta Area, Colombia, NW Amazonia](#). *Biotropica* 28: 142-158.

[Duivenvoorden](#), J.F., [Balsev](#), H., [Cavelier](#), J., [Grandez](#), C., [Tuomisto](#), H. and [Valencia](#), R. (1999) Non-timber forest plant resource assessment in NW Amazonia. In: NTFP Research in the Tropenbos programme: results and perspectives. Pp. 81-93. The Tropenbos Foundation.

Duivenvoorden, J. F., Balslev, H., Cavalier, J., Grández, C., Tuomisto, H. and Valencia, R. (2001) Evaluación de recursos vegetales no maderables en la Amazonia noroccidental. Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics, Universiteit van Amsterdam, Amsterdam.

Duivenvoorden J. F. and Duque, A. J. (2010) Composition and diversity of northwestern Amazonian rainforests in a geoecological context. In: *Amazonia: Landscape and Species Evolution: A look into the past*. Editirs: Hoorn, C. and Wesselingh, F. P. Blackwell Publishing Ltd. DOI: 10.1002/9781444306408.ch22

- Duque, A. J., Cavelier, J., Sanchez S., M., Duivenvoorden, J. F. (2002) Different floristic patterns of woody understorey and canopy plants in Colombian Amazonian. *Journal of Tropical Ecology* 18 (4): 499-525.
- Duque, A. J., Duivenvoorden, J. F., Cavelier, J., Sánchez, M., Polanía, C. and León, A. (2005) Ferns and Melastomataceae as Indicators of Vascular Plant Composition in Rain Forests of Colombian Amazonia. *Plant Ecology* 178 (1): 1-13.
- Duque, A. J., Phillips, J. F. von Hildebrand, P., Posada, C. A. Prieto, A., Rudas, A., Suescún, M. and Stevenson, P.. (2009). Distance Decay of Tree Species Similarity in Protected Areas on Terra Firme Forests in Colombian Amazonia. *Biotropica* 41: 599–607.
- FAO (1977) Guidelines for soil profile description. FAO, Rome, Italy.
- Gentry, A. H. (1988) Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75 (1): 1-34.
- Gotelli, N. J. and Colwell, R. K. (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.
- Gotelli, N. J. and Colwell R. K. (2011) Estimating species richness. Pages 39-54 *In* A. E. Magurran and B. J. McGill, editors. *Frontiers in measuring biodiversity*. Oxford University Press, New York.
- Grace, J. B. (1999) The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 2: 1–28.
- Grime, J. P. (1973) Control of species density in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management* 1:151–167.
- Guo, Q. and Berry, W. L. (1998) Species richness and biomass: dissection of the hump-shaped relationships. *Ecology* 79 (7): 2555-2559.
- Hubbell, S. P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Huston, M. A. (1994) *Biological diversity*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Legendre P. and Legendre L. (1998) *Numerical Ecology*. Elsevier Science, Amsterdam.



Lim, C. H. and Jackson, M. L. (1982) Dissolution for total analysis. Pp. 1–12 in: *Methods of Soil Analyses Part 2*, 2<sup>nd</sup> edition. (A.L. Page, editor). Soil Science Society of America, Madison Wisconsin.

Lips, J. M. and Duivenvoorden, J. F. (1996) Regional patterns of well drained upland soil differentiation in the middle Caquetá basin of Colombian Amazonia. *Geoderma* 72 (3–4): 219–257.

McGlinn, D. J. and Palmer, M. W. (2010) Spatial Structure Alters the Shape of the Unimodal Species Richness-Biomass Relationship in a Neutral Model. *Diversity* 2: 550-560.

Mittelbach, G. G., Steiner, C. F., Scheiner, S. M., Gross, K. L., Reynolds, H. L., Waide, R. B., Willig, M. R., Dodson, S. I. and Gough, L. (2001) What Is the Observed Relationship between Species Richness and Productivity? *Ecology* 82 (9): 2381-2396.

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G. A. B. and Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.

Oksanen, J. (1996) Is the Humped Relationship between species Richness and Biomass an Artefact due to Plot Size? *The Journal of Ecology* 84 (2): 293-295.

Oksanen, J. (2010) Community Ecology Package project! In: <http://vegan.r-forge.r-project.org/>.

Quesada, C. A., Lloyd, J., Schwarz, M., Baker, T. R., Phillips, O. L., Patiño, S., Czimczik, C., Hodnett, M. G., Herrera, R., Arneeth, A., Lloyd, G., Malhi, Y., Dezzee, N., Luizão, F. J., Santos, A. J. B., Schmerier, J., Arroyo, L., Silveira, M., Priante Filho, N., Jimenez, E. M., Paiva, R., Vieira, I., Neill, D. A., Silva, N., Peñuela, M. C., Monteagudo, A., Vásquez, R., Prieto, A., Rudas, A., Almeida, S., Higuchi, N., Lezama, A. T., López-González, G., Peacock, J., Fyllas, N. M., Alvarez Dávila, E., Erwin, T., di Fiore, A., Chao, K. J., Honorio, E., Killeen, T., Peña Cruz, A., Pitman, N., Núñez Vargas, P., Salomão, R., Terborgh, J. and Ramírez, H. (2009) Regional and large-scale patterns in Amazon forest structure and function are mediated by variations in soil physical and chemical properties. *Biogeosciences Discussions* 6(2): 3993-4057.

R Development Core Team (2012) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

Reader, R. J., Wilson, S. D., Belcher, J. W., Wisheu, I., Keddy, P. A., Tilman, D., Morris, E. C., Grace, J. B., McGraw, J. B., Olf, H., Turkington, R., Klein, E., Leung, Y., Shipley, B., van Hulst, R., Johansson, M. E., Nilsson, C., Gurevitch, J., Grigulis, K. and Beisner, B. E. (1994) Plant competition in relation to neighbor biomass: an intercontinental study with *Poa pratensis*. *Ecology* 75:1753-1760.

Rosenzweig, M. L. (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Sheil, D. and Burslem, D. F.R.P. (2003) Disturbing hypotheses in tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution* 18 (1): 18-26.

Siikamäki J. and Newbold, S. (2012) Potential Biodiversity Benefits from International Programs to Reduce Carbon Emissions from Deforestation. *Ambio* 41, Supplement 1: 78-89.

Strassburg, B. B. N., Rodrigues, A. S. L., Gusti, Mykola, A. Balmford, A., Fritz, S., Obersteiner, M., Turner, R. K. and Brooks Th. M. (2012) Impacts of incentives to reduce emissions from deforestation on global species extinctions. *Nature Climate Change* 2: 350–355.

Thomas, C. D., Anderson, B. J., Moilanen, A., Eigenbrod, F., Heinemeyer, A., Quaipe, T., Roy, D. B., Gillings, S., Armsworth, P. R. and Gaston, K. J. (2012) Reconciling biodiversity and carbon conservation. *Ecology Letters*. doi: 10.1111/ele.12054.

Tilman, D. (1982) *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

UN-REDD (2012). UN-REDD Programme Partner Countries. <http://www.un-redd.org/>. Last accessed 25 January 2013.

Venter, O., Laurance, W. F., Iwamura, T., Wilson, K. A., Fuller, R. A. and Possingham, H. P. (2009) Harnessing Carbon Payments to Protect Biodiversity. *Supporting Online Material for Science* **326**: 1368. DOI: 10.1126/science.1180289.

[www.sciencemag.org/cgi/content/full/326/5958/1368/DC1](http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/326/5958/1368/DC1)

Whittaker, R. H. (1977) Evolution of species diversity in land communities. *Evolutionary Biology* 10: 1–67.

Whittaker, R. J. (2010) Meta-analyses and mega-mistakes: calling time on meta-analysis of the species richness-productivity relationship. *Ecology* 91 (9): 2522-2533.

Zanne, A. E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D. A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S. L., Miller, R. B., Swenson, N. G., Wiemann, M. C. and Chave, J. (2009) Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum. Dryad Digital Repository.