



ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN / RESEARCH ARTICLE

FACTORES ASOCIADOS AL INCREMENTO EN VOLUMEN DE ESPECIES NATIVAS EN UN PROCESO DE RESTAURACIÓN ECOLÓGICA EN COLOMBIA

Factors Associated with the Increase in Volume of Native Species in a Process of Ecological Restoration in Colombia

Guillermo Luis GÓMEZ-JIMÉNEZ^{1*}, Flavio Humberto MORENO-HURTADO¹, Luis Fernando OSORIO-VÉLEZ¹

¹. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia.

* For correspondence: glgomezj@unal.edu.co

Recibido: 15 de febrero de 2023. **Revisado:** 05 de enero de 2024. **Aceptado:** 17 de marzo de 2024

Editor asociado: Rosa Angélica Plata Rueda

Citation/ citar este artículo como: Gómez-Jiménez, G.L., Moreno-Hurtado, F.H. y Osorio-Vélez, L.F. . (2024). Factores asociados al incremento en volumen de especies nativas en un proceso de restauración ecológica en Colombia. *Acta Biol Colomb.*, 29(3), 117-128 <https://doi.org/10.15446/abc.v29n3.107000>

RESUMEN

La restauración ecológica de áreas degradadas por actividades agrícolas y ganaderas es una necesidad creciente. El presente estudio se realizó con el objetivo de evaluar el desempeño de 29 especies nativas plantadas y su relación con algunas variables edáficas y topográficas en áreas del programa “Más Bosques para Medellín”. Este implementa un modelo de restauración ecológica con especies nativas en zonas rurales del municipio de Medellín. Se tomaron las variables dasométricas diámetro a la base del cuello (DBC), diámetro a la altura de pecho (DAP) y altura total (HT) en 30 parcelas circulares permanentes. Se analizó la relación entre el incremento en volumen de las especies con las variables edáficas y se calculó el índice de plasticidad fenotípica (principal medio de aclimatación a la heterogeneidad ambiental). Los mayores incrementos en volumen estuvieron relacionados con los sitios que presentaron mayor pH, mayor contenido de macronutrientes y alto contenido de materia orgánica. La tasa de crecimiento de las especies no mostró relación significativa con la plasticidad. Especies como *Alnus acuminata*, *Montanoa quadrangularis* y *Croton magdalenensis*, mostraron los mayores valores de incremento en volumen, lo cual sugiere que tienen alto potencial en las primeras etapas del proceso de restauración ecológica. Mientras que especies con índices de plasticidad altos y medios y con tasas de crecimiento bajas, como *Weinmannia pubescens*, *Cecropia angustifolia*, *Meriania nobilis*, *Vismia* sp., *Turpinia occidentalis* y *Myrcia* sp., se podrían introducir en etapas más avanzadas del proceso, una vez se haya controlado la competencia con las pasturas y otras condiciones.

Palabras clave: biodiversidad, ecosistemas, factores edáficos, plasticidad fenotípica, tasa de crecimiento

ABSTRACT

The ecological restoration of degraded areas due to agricultural and livestock activities is an increasing need in. The present study was carried out to evaluate the performance of 29 native species planted and their relationship with several edaphic and topographic variables in areas of the “Más Bosques para Medellín” program. This program is implementing an ecological restoration model with native species in rural areas of the municipality of Medellín. Data of the dasometric variables diameter at neck base (DNB), diameter at breast height (DBH), and total height (HT) were taken in 30 circular plots. The relationship between the increase in species volume and the edaphic variables was analyzed, and the phenotypic plasticity index (main means of acclimatization to environmental heterogeneity) was calculated for each species evaluated. In general, the largest volume increases were related to the sites with the highest pH, highest macronutrient content, and high organic matter content. The growth rate of the species did not show a significant relationship with plasticity. Species such as *Alnus acuminata*, *Montanoa quadrangularis*, and *Croton magdalenensis*, showed the highest values of volume increase, which suggests that they have high potential in the early stages of the ecological restoration process in degraded areas. Whereas species with high and medium plasticity indices and low growth rates, such as *Weinmannia pubescens*,

Cecropia angustifolia, *Meriania nobilis*, *Vismia* sp., *Turpinia occidentalis*, and *Myrcia* sp., could be introduced in a second stage of the process, once competition with pastures has been controlled and other conditions.

Keywords: biodiversity, ecosystems, edaphic factors, growth rate, phenotypic plasticity.

INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales han atraído la atención de científicos, gobernantes y del público, tanto por su importancia en los procesos globales, como por su impresionante diversidad de especies (Hernández Benalcázar *et al.*, 2015). No obstante, vienen siendo destruidos a tasas sin precedentes; ello ha conducido a una profunda transformación del paisaje relacionada con cambios en el uso de la tierra para actividades agropecuarias como la ganadería, la cual requiere grandes extensiones con cobertura de pastos (Armenteras *et al.*, 2013). De igual manera, los ecosistemas naturales tropicales que aún presentan coberturas boscosas están bajo presión antrópica constante por causa de la expansión urbana y cambio de uso de suelos para cultivos y ganadería, entre otros, lo cual contribuye a su degradación y disminuye su capacidad de prestar servicios ambientales (González-Caro y Vásquez, 2017). La degradación y destrucción de los bosques tropicales también afecta severamente sus mecanismos de regeneración natural, por lo cual es necesario ayudarles o asistirlos en su recuperación; a estas acciones se las denomina restauración activa o asistida (Vargas *et al.*, 2012).

Las actividades de restauración asistida se presentan cuando existen intervenciones directas de manejo como enriquecimiento, remoción o traslado del material vegetal, entre otros (Ospina *et al.*, 2015). En estos casos, se espera que las especies arbóreas se aclimaten a las nuevas condiciones bióticas y abióticas, y aporten a la biodiversidad del entorno (Tang *et al.*, 2007). Para ello es necesario conocer las condiciones medioambientales óptimas requeridas por las especies para su regeneración y establecimiento (por ejemplo, humedad, temperatura, nutrientes, materia orgánica del suelo, posibilidades de distribución, de germinación y competencia, etc.), la reacción de las plantas a nivel bioquímico, fisiológico o morfológico y las limitaciones en esos mismos parámetros (Hernández Benalcázar *et al.*, 2015). La mayoría de las investigaciones asociadas a este tema se basan en la caracterización general de las especies y del suelo en el que crecen, pero existe poca información acerca de las respuestas específicas a nivel individual (Condit *et al.*, 2013). La estrategia de una planta individual con un genotipo dado para reaccionar a diferentes condiciones ambientales es el ajuste fenotípico. La magnitud potencial de este ajuste se define como plasticidad (Böhnke y Bruelheide, 2013). Esto supone que las especies plásticas (o con alto nivel de plasticidad fenotípica) tienen una ventaja selectiva decisiva a nivel comunitario, ya que pueden tolerar amplios rangos de condiciones ecológicas (Sánchez-Gómez *et al.*, 2006).

Para evaluar la capacidad de ajuste de las plantas en los sitios de siembra se utilizan como parámetros los rasgos

funcionales asociados al incremento en volumen de las especies, altura total y diámetro en la base del cuello. Los rasgos funcionales son características de las especies que determinan sus estrategias ecológicas para adquirir y usar los recursos, lo cual determina su influencia sobre las propiedades de los ecosistemas y sus respuestas a las condiciones ambientales (de Bello *et al.*, 2010). El volumen ha sido ampliamente utilizado como un factor importante en la selección de individuos o especies superiores de una población (Balcorta-Martínez y Vargas-Hernández, 2004; Vallejos *et al.*, 2010). Así mismo, el volumen es un rasgo con gran potencial para guiar las prácticas de restauración ecológica (Burylo *et al.*, 2014).

Este estudio se realizó con el objetivo de evaluar el efecto de los factores de sitio sobre el crecimiento de las especies de árboles nativos en proyectos de restauración ecológica en las montañas del neotrópico. Para ello se evaluó la relación entre los factores edáficos y topográficos de los sitios de plantación con el incremento en volumen de 29 especies establecidas en un proceso de restauración ecológica. Este proceso hace parte del programa “Más Bosques para Medellín”, el cual se viene implementando en las áreas degradadas por pastoreo y cultivos agrícolas transitorios en las montañas que circundan el área urbana de la ciudad de Medellín (Gutiérrez-Vásquez y Osorio-Vélez, 2014).

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA ESTUDIO

El área de estudio se localizó en zonas rurales de cinco corregimientos: Altavista (AV), San Antonio de Prado (SA), San Cristóbal (SC), San Sebastián de Palmitas (SS) y Santa Elena (SE), del municipio de Medellín, departamento de Antioquia, en el centro occidente de Colombia. En esta área se viene adelantando un proyecto de restauración ecológica denominado “Más Bosques para Medellín” desde el año 2008, liderado por la Alcaldía de Medellín. Este estudio se realizó con base en la información obtenida en el correspondiente muestreo de suelos, realizado durante el año 2016 de 32 parcelas circulares permanentes de 700 m² establecidas en las áreas de restauración. Datos de cinco parcelas en AV, seis en SS, siete en SA, seis en SC y seis en SE fueron empleados en este estudio.

CARACTERÍSTICAS DASOMÉTRICAS Y CRECIMIENTO

Puesto que el número de individuos plantados por especie y por sitio fue variable, para el este estudio se seleccionaron las 29 especies de mayor abundancia en las parcelas. En

todos los casos se colectaron datos relacionados con el crecimiento de los individuos. El diámetro en la base del tronco (DB) a 10 cm de altura respecto al suelo se midió con pie de rey, mientras que el diámetro a la altura del pecho (DAP) para árboles cuya altura superó los 1,3 m se midió con forcípula; el punto de medición de estas dos variables se marcó con pintura para facilitar la medición posterior. La altura total (HT) de todos los individuos se midió de la siguiente manera: los árboles con alturas inferiores a 2 m se midieron con cinta métrica y los árboles que superaron los 2 m se midieron con hipsómetro Haglőf Vertex IV. Se verificaron las coordenadas de cada parcela en el punto central con GPS. La variable topográfica altitud se midió con un altímetro y para el cálculo de la pendiente se utilizó un hipsómetro Haglőf Vertex IV.

Se seleccionó el diámetro en la base del cuello (DBC) y la altura total (HT) como rasgos funcionales clave (pues de estas variables se disponía de datos para todos los individuos). A partir de estas dos variables se calculó tanto el área basal ($AB = \pi \cdot DB^2 / 4$) como el volumen ($Vol = AB \cdot HT \cdot f$), siendo f el factor mórfoico (0,6) (West, 2004). El incremento en volumen (Ivol) se obtuvo así: $Ivol = Vol / edad$; siendo Vol el volumen en la medición en el año 2016. Puesto que al momento de la plantación el material vegetal contaba con alturas entre 8 cm y 25 cm, el volumen inicial era muy bajo y se consideró equivalente a cero. Para evaluar el crecimiento de las especies se utilizó el volumen (Vol), pues según Cancino (2012) es la variable más útil y empleada en estudios de crecimiento al ser dependiente del diámetro y de la altura de los árboles.

MUESTREO Y CARACTERIZACIÓN DE LOS SUELOS

El muestreo de suelos se realizó de manera simultánea a la medición de las características dasométricas de los árboles plantados en cada parcela. Para evaluar la fertilidad del suelo se siguió la metodología descrita por Peña y Duque (2013). Muestras compuestas tomadas entre 0 cm – 20 cm de profundidad en cada parcela se enviaron al laboratorio de Análisis Biogeoquímico de la Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín. Se analizaron las variables Ca, Mg y K intercambiables (extracción con acetato de amonio 1 M y determinación mediante absorción atómica); Cu, Fe, Mn, Zn (Olsen, absorción atómica. NTC 5526); P disponible (extracción con ácido L-ascórbico y espectrofotómetro UV-VIS); pH (en agua con una parte de suelo por dos partes de agua); Al intercambiable (extracción con solución de KCl 1M y determinación mediante titulación con NaOH 0,1 M); capacidad de intercambio catiónico (CICe, calculado como la suma de las concentraciones de bases); contenido de materia orgánica (MO, método volumétrico de Walkley y Black); y textura (arena, limo y arcilla, usando el método del hidrómetro). Para interpretar los análisis químicos de suelos, se usaron los valores de referencias propuestos por Castro y Gómez (2010).

RELACIÓN ENTRE EL CRECIMIENTO DE LAS ESPECIES Y LAS CONDICIONES FISICOQUÍMICAS DEL SITIO

Se realizó un análisis de correspondencia canónica (ACC) para estudiar la relación entre el Ivol y los factores edáficos y topográficos (altitud y pendiente de la parcela). Este análisis permite cuantificar la validez de la relación entre dos conjuntos de variables (independientes y dependientes) (Castillo *et al.*, 2007). Además, se realizó un análisis de correlación por rangos de Spearman para evaluar la relación lineal entre las variables edáficas y topográficas con respecto al Ivol y corroborar el resultado del ACC. Todas las variables edáficas y topográficas fueron estandarizadas. Los análisis estadísticos se realizaron usando R (RStudio Team, 2017) y Canoco 5 (ter Braak y Smilauer, 2012).

ÍNDICE DE PLASTICIDAD FENOTÍPICA DE LAS ESPECIES

Las pendientes de las regresiones lineales simples entre los valores promedio del Ivol para cada especie y las variables edáficas y topográficas se utilizaron como una medida representativa para el cálculo del índice de plasticidad fenotípica (IP) de la especie. La pendiente es una medida de la inclinación de una recta o el cambio en una función a través de una razón o tasa (Flores y Dolores, 2020). En este estudio, la pendiente representa el cambio promedio del Ivol de la especie como respuesta a las variables edáficas y topográficas. Según Cújar *et al.* (2012), una mayor pendiente de la trayectoria fenotípica indica una mayor plasticidad. Para este estudio se utilizó el planteamiento de Thompson (1991), quien indica que la forma más inmediata de explorar la plasticidad fenotípica es mediante la representación de una norma de reacción, es decir, mediante una curva que describa la respuesta de un genotipo a una variación cuantitativa en un parámetro ambiental, el cual se representa en el eje X. De esta norma de reacción se puede cuantificar la plasticidad como la pendiente máxima o como el rango de variación fenotípica total observada que explica el ambiente (Valladares *et al.*, 2004).

RESULTADOS

CARACTERIZACIÓN DE LA FERTILIDAD

Los resultados obtenidos de las propiedades químicas del suelo (Tabla 1) indican que los suelos evaluados son fuertemente ácidos, con contenidos altos de materia orgánica en SS, SA, SE y contenidos medios en AV y SC. Con base en los valores de referencia (Castro y Gómez 2010), los valores de Ca fueron muy bajos en la mayoría de los sitios y en SE fueron bajos. Los valores de Mg fueron bajos en AV, SS, SA y SE y medios en SC. Los valores de K fueron medios en AV, SS, SE y bajos en SA y SC. Los contenidos de P fueron

muy bajos en todos los sitios, lo mismo que los Al. Los valores de Fe fueron altos en la mayoría de los sitios, excepto en AV, lugar donde los valores fueron medios. El Mn presentó valores altos en AV y SC, y medios en el resto de las localidades. Los valores de Cu fueron medios en SA, SC y SE, bajos en AV y altos en SS; Zn presentó valores bajos en AV, SC y SE, medios en SA y altos en SS.

RELACIÓN ENTRE LAS CONDICIONES DE SITIO Y EL INCREMENTO EN VOLUMEN DE LAS ESPECIES

Se seleccionaron trece variables edáficas y topográficas para el ACC (MO, Al, Ca, Mg, K, CICE, L, Cu, Fe, Mn, Zn, altitud, pendiente). Dos variables correspondientes a la composición química del suelo (pH y P) y dos correspondientes

Tabla 1 Características de las variables edáficas y topográficas de las parcelas en el área de estudio.

Variables edáficas	Altavista (AV)		San Sebastián de Palmitas (SS)		San Antonio de Prado (SA)		San Cristóbal (SC)		Santa Elena (SE)	
	Prom. ± D. E.	Rango	Prom. ± D. E.	Rango	Prom. ± D. E.	Rango	Prom. ± D. E.	Rango	Prom. ± D. E.	Rango
pH	5,32 ± 0,31	5,0 – 5,7	5,27 ± 0,18	5,1–5,6	5,13 ± 0,31	4,8–5,7	5,23 ± 0,29	4,8–5,6	5,77 ± 0,34	5,1–6
MO (%)	8,78 ± 6,16	2,1–15,1	11,82 ± 5,14	7,7–19,9	16,91 ± 7,79	8,4–25,2	8,1 ± 5,61	2,2–18	12,68 ± 5,16	5,8–19,6
P (ppm)	3,88 ± 4,95	1,2 – 12,7	9,45 ± 6,6	1,7–18,6	3,01 ± 3,44	0,9–10,6	3,27 ± 2,08	1,1–6	5,83 ± 3,83	0,8–11,7
Al (meq/100 g de suelo)	0,4 ± 0,42	0–1	0,58 ± 0,38	0–1	0,71 ± 0,39	0–1	0,67 ± 0,52	0–1,5	0,08 ± 0,2	0–0,5
Ca (meq/100 g de suelo)	1,82 ± 1,98	0,3 – 5,2	1,45 ± 1,11	0,2–3,4	1,26 ± 1,7	0,1–5	1,58 ± 1,09	0,2–3,3	2,62 ± 1,88	0,9–5,9
Mg (meq/100 g de suelo)	0,86 ± 1,07	0,2 – 2,7	0,75 ± 0,58	0,2–1,8	0,67 ± 0,91	0,2–2,7	1,33 ± 1,63	0,2–4,6	0,72 ± 0,43	0,2–1,4
K (meq/100 g de suelo)	0,46 ± 0,75	0,1–1,8	0,58 ± 0,44	0,1–1,2	0,37 ± 0,13	0,2–0,5	0,33 ± 0,24	0,2–0,8	0,57 ± 0,27	0,2 – 1
CICE (meq/100 g de suelo)	3,54 ± 3,65	0,6 – 9,7	3,37 ± 2,14	1,7–7,4	3,01 ± 2,40	1–8,1	3,92 ± 2,18	1,8–8,1	3,98 ± 2,14	1,8–7,1
A (%)	51,2 ± 26,48	30–84	76,33 ± 6,86	64–82	68,86 ± 10,88	52–84	58 ± 15,9	32–78	73 ± 14,68	44–86
L (%)	30,8 ± 13,97	12–44	18,33 ± 3,88	12–20	24,57 ± 7,81	12–34	24 ± 7,48	16–34	20 ± 5,37	14–30
Ar (%)	18 ± 13,11	4–32	5,33 ± 4,5	2–14	6,57 ± 3,78	4–14	18 ± 16,1	4–44	7 ± 9,44	0–26
Cu (ppm)	1,4 ± 0,37	0,8–1,8	4,62 ± 2,53	1,5–7,5	2,37 ± 1,61	0,5–5	3,1 ± 1,91	0,8–5,4	2,53 ± 1,45	1,3–5,2
Fe (ppm)	84,06 ± 34,40	46,7 – 138	268,17 ± 107,63	100–410	131,17 ± 83,18	50,2–247	145,95 ± 119,69	15–350	220,33 ± 74,25	130–330
Mn (ppm)	10,6 ± 6,96	1,8–19,3	9,52 ± 8,87	1,7–25,2	6,8 ± 3,76	1–12,8	12,43 ± 5,65	5,7–20	9,3 ± 6,13	2,6–20
Zn (ppm)	1,48 ± 0,83	0,6–2,8	6,97 ± 6,14	2–17,5	4,76 ± 6,79	1,5–20,1	1,53 ± 0,71	0,9–2,8	2,87 ± 2,39	0,8–7,6
Altitud (m. s. n. m.)	2100,4 ± 113,8	1951–2259	2498,5 ± 145,28	2291–2669	2336,43 ± 189,32	2003–2570	2387,83 ± 183,53	2188–2594	2635,5 ± 27,33	2590–2673
Pendiente (%)	43,86 ± 21,69	7–64,8	47,38 ± 25,69	16,8–77	39,46 ± 22,99	7,7–80,1	29,49 ± 6,43	20–37,75	9,23 ± 6,39	2–17

a las condiciones físicas del suelo (A y Ar) se excluyeron debido a que presentaron un factor de inflación de varianza (FIV) ≥ 10 . De acuerdo con Neter *et al.* (1996), un valor de FIV mayor a diez indica que la multicolinealidad pudiera estar afectando adversamente el coeficiente de la ecuación de regresión asociado con la variable dependiente. Las variables que fueron excluidas se correlacionaron de manera positiva y negativa con las variables seleccionadas, resultados que se corroboraron con el análisis de correlación por rangos de Spearman.

Según los valores de correlación por rangos Spearman (Tabla 2), el pH presentó correlaciones significativas y positivas con Ca y Mg, y negativa con Al; P se correlacionó positivamente con K, Cu, Fe y Zn. La arena (A) se correlacionó positivamente con la MO y negativamente con el limo (L) y Ar. Esta última se correlacionó positivamente con L y con Mn, y negativamente con MO. Ivól no mostró correlación significativa con la mayoría de las variables de sitio. La correlación de Ivól con Al del suelo fue negativa pero no significativa, mientras que con la pendiente del terreno fue negativa y significativa.

En el ACC, realizado entre el Ivól de las 29 especies arbóreas y las condiciones de sitio (edáficas y topográficas), se encontró que las proporciones de varianza explicada de todos los ejes canónicos fue 77,6 % ($p = 0,004$), los dos primeros ejes explicaron el 45,7 % de la variación. El primer eje presentó un valor propio de 0,29 y explicó el 26 % de la variación, mientras que el segundo presentó un valor propio de 0,22 y explicó el 19,7 % de la variación, el tercer eje presentó un valor propio de 0,19 y explicó el 17,7 % de la variación y el cuarto eje presentó un valor propio de 0,16 y explicó el 14,1 % de la variación.

Los resultados obtenidos muestran que la variación de Ivól de las especies explicada por las variables edáficas y topográficas fue significativa. El primer eje se relacionó en mayor proporción y en sentido positivo con MO, Ca, Mg y Fe, y en sentido negativo con Al y Cu. P y pH (eliminadas del CCA) también presentaron correlación positiva con el primer eje, aunque de menor valor. Las variables L, Cu, Fe, Mn presentaron alta correlación positiva con el segundo eje. K y Zn también presentaron relación positiva pero más débil con el segundo eje, mientras que la relación fue negativa con Al y altitud (Fig. 1).

Se encontró que las respuestas del Ivól de las especies estuvieron influenciadas por las condiciones de sitio. Fue notorio que la mayoría de las especies se asociaron al primer eje en sentido positivo; lo que significa que el Ivól de las especies se correlacionó con sitios que presentaron mayor contenido de MO, Ca, Mg, Fe y P (mayor fertilidad) y menor acidez del suelo (mayor pH y menor contenido de Al). Mientras que los sitios con menores contenidos de macronutrientes, menores valores de pH, mayores concentraciones de Al, Cu, L y altos valores de pendiente no presentaron condiciones favorables para el Ivól de la mayoría

de las especies. El ACC de las 29 especies mostró asociación entre *Senna pistaciifolia*, *Myrsine* sp., *Vismia* sp. y *Citharexylum subflavescens* con el Mn, Fe y K del suelo. Las especies *Lafoensia acuminata*, *Meriania nobilis*, *Weinmannia pubescens* se asociaron con Fe y Mg. *Quercus humboldtii*, *Inga* sp., *Myrsine coriácea*, *Retrophyllum rospigliosii*, *Viburnum* sp. y *Croton magdalenensis* presentaron asociación con Mg, Ca y ClCe. *Persea caerulea* y *Calophyllum brasiliense* se asociaron con la MO. *Dendropanax* sp., *Oreopanax incisus*, *Viburnum anabaptista*, *Turpinia occidentalis*, *Vismia baccifera*, *Myrcia popayanensis*, *Myrcia* sp. y *Alnus acuminata* se asociaron con la MO y la altitud. *Prunus integrifolia* y *Cecropia angustifolia* se relacionaron con altitud, pendiente y Al del suelo. *Montanoa quadrangularis*, *Senna* sp. y *Tecoma stans* se relacionaron con la presencia del Cu y la especie *Cedrela montana* se asoció con el limo y Zn (¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.).

Con base en el gráfico del ACC (Fig. 1) se conformaron agrupaciones de las especies. Se identificó un grupo conformado por *Q. humboldtii*, *Inga* sp., *Viburnum* sp., *C. brasiliense*, *P. caerulea* y *M. coriácea*, ubicado a la derecha del primer eje. En la parte superior derecha se encontró un segundo grupo de especies conformado por *Myrsine* sp., *Vismia* sp., *L. acuminata*, *M. nobilis*, *W. pubescens*. En la parte central del gráfico se ubicó un grupo de especies conformado por *P. integrifolia*, *M. popayanensis*, *V. anabaptista*, *Myrcia* sp., *C. magdalenensis*, *R. rospigliosii*, *C. subflavescens*, *C. montana* y *T. stans*. En la parte inferior derecha se hallaron dos grupos de especies, uno conformado por *A. acuminata*, *V. baccifera* y *T. occidentalis* y el otro conformado por *O. incisus* y *Dendropanax* sp. A la izquierda del gráfico se localizaron especies distantes de los grupos y ubicadas de manera individual tales como, *Senna* sp., *M. quadrangularis* y *C. angustifolia*.

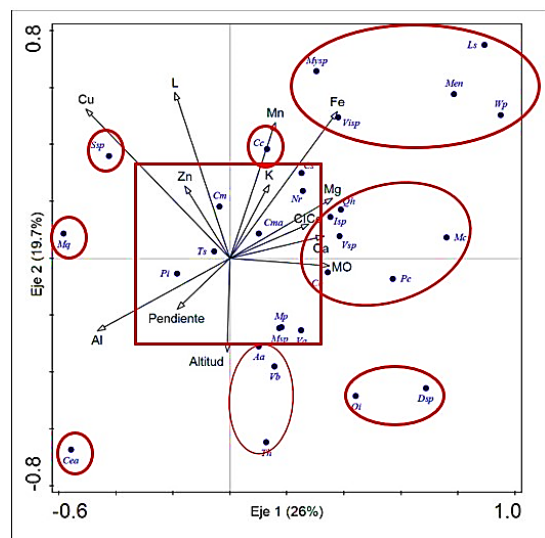


Figura 1. Análisis de correspondencia canónica (ACC) para variables de condiciones de sitio e incremento en volumen de las 29 especies más abundantes de parcelas en zonas rurales de los corregimientos de Medellín, Colombia, las líneas rojas definen grupos de especies con características similares.

Tabla 2. Valores de correlación por rangos Spearman entre las variables edáficas y topográficas con respecto al Ivol

	pH		MO		P		Al		Ca		Mg		K		ClCe	
	F	P-value	F	P-value	F	P-value	F	P-value	F	P-value	F	P-value	F	P-value	F	P-value
pH			-0,057	0,759	0,128	0,4907	-0,9017	0,0000	0,5178	0,0053	0,3881	0,0366	0,2836	0,1267	0,3322	0,0736
MO	-0,0570	0,7590			0,0146	0,9374	0,0953	0,6076	-0,2394	0,1972	-0,2697	0,1464	0,2661	0,1519	-0,2034	0,2733
P	0,1280	0,4907	0,0146	0,9374			-0,0954	0,6076	0,4796	0,0098	0,4452	0,0165	0,5440	0,0034	0,4954	0,0076
Al	-0,9017	0,0000	0,0953	0,6076	-0,0954	0,6076			-0,4597	0,0133	-0,3286	0,0768	-0,2179	0,2406	-0,2640	0,1552
Ca	0,5178	0,0053	-0,2394	0,1972	0,4796	0,0098	-0,4597	0,0133			0,8869	0,0000	0,4378	0,0184	0,9333	0,0000
Mg	0,3881	0,0366	-0,2697	0,1464	0,4452	0,0165	-0,3286	0,0768	0,8869	0,0000			0,3655	0,0490	0,9326	0,0000
K	0,2836	0,1267	0,2661	0,1519	0,5440	0,0034	-0,2179	0,2406	0,4378	0,0184	0,3655	0,0490			0,5079	0,0062
ClCe	0,3322	0,0736	-0,2034	0,2733	0,4954	0,0076	-0,2640	0,1552	0,9333	0,0000	0,9326	0,0000	0,5079	0,0062		
A	0,1337	0,4717	0,5587	0,0026	-0,0972	0,6007	0,0006	0,9975	-0,1843	0,3209	-0,2516	0,1754	0,3310	0,0747	-0,2200	0,2361
L	-0,1627	0,3809	-0,3199	0,0849	0,1144	0,5379	0,0808	0,6636	0,0809	0,6632	0,1322	0,4764	-0,4015	0,0306	0,0939	0,6129
Ar	-0,1298	0,4844	-0,6753	0,0003	-0,03	0,8717	-0,0670	0,7182	0,1806	0,3308	0,2890	0,1197	-0,3134	0,0915	0,2119	0,2538
Cu	-0,1173	0,5275	-0,2204	0,2353	0,6443	0,0005	0,1643	0,3763	0,2143	0,2485	0,2759	0,1374	0,3076	0,0976	0,2801	0,1314
Fe	0,1364	0,4627	0,0766	0,6801	0,5879	0,0015	-0,0081	0,9651	0,3900	0,0357	0,2848	0,1251	0,4334	0,0196	0,3460	0,0624
Mn	-0,0515	0,7815	-0,4376	0,0185	0,3329	0,0730	0,0594	0,7492	0,4906	0,0082	0,5245	0,0047	0,2337	0,2082	0,5605	0,0025
Zn	-0,0811	0,6622	0,3631	0,0505	0,6131	0,0010	0,1181	0,5247	0,2275	0,2205	0,2681	0,1488	0,4191	0,0240	0,2769	0,1359
Altitud	0,2489	0,1801	0,2559	0,1681	0,3339	0,0722	-0,1426	0,4426	0,0620	0,7384	-0,0198	0,9150	0,2438	0,1891	0,0017	0,9928
Pendiente	-0,3152	0,0896	-0,1883	0,3106	-0,3875	0,0369	0,2877	0,1213	-0,3134	0,0915	-0,2519	0,1749	-0,5669	0,0023	-0,3376	0,0691
Ivol	-0,0069	0,9702	0,1382	0,4568	0,5916	0,0014	-0,0299	0,8723	0,1617	0,3839	0,2605	0,1606	0,4305	0,0204	0,2494	0,1793

ÍNDICE DE PLASTICIDAD FENOTÍPICA DE LAS ESPECIES Y RELACIÓN CON SU INCREMENTO EN VOLUMEN

El IP promedio evaluado para todas las especies y las condiciones de sitio fue de 0,28. Las especies *Inga* sp. (0,04), *C. brasiliense* (0,06), *A. acuminata* (0,07) y *V. baccifera* (0,10), presentaron los valores más bajos, mientras que *W. pubescens* (0,65), *C. angustifolia* (0,64), *Myrsine* sp. (0,58) y *M. nobilis* (0,57) presentaron los valores más altos. El valor promedio en Ivol para las especies evaluadas fue de 0,005 m3/año. Las especies con mayor Ivol fueron *A. acuminata*, *M. quadrangularis* y *C. magdalenensis*, con valores de 0,047, 0,032 y 0,013 m3/año, respectivamente. Caso contrario ocurrió con las especies *T. occidentalis* y *C. brasiliense*, las cuales presentaron los valores de Ivol más bajos, cercanos a cero, 0,00032 y 0,00010 m3/año, respectivamente (Fig. 2).

DISCUSIÓN

Autores como Shono *et al.* (2007) plantean que la interacción entre la especie y el sitio de establecimiento afecta la tasa de crecimiento de especies plantadas. En efecto, los

resultados encontrados en este estudio muestran que el Ivol de la mayoría de las especies presentó mejor comportamiento en los sitios con mayor pH (más cercanos al valor máximo registrado de 5,7) y menor contenido de Al, mayor contenido de macronutrientes y alto contenido de materia orgánica. De otro lado, los sitios con condiciones topográficas de alta pendiente (>40 %), niveles bajos de pH (entre 4,8–5) y contenidos altos de Cu (7,5 ppm) no fueron favorables para el crecimiento de la mayoría de las especies (Tabla 2). Autores como Valencia *et al.* (2004), Silva *et al.* (2010), y Laurance *et al.* (2010) han encontrado resultados similares a los de este estudio, en donde las condiciones topográficas y baja fertilidad del suelo afectaron el desarrollo de muchas especies.

Autores como Menalled *et al.* (1998) y Zalamea *et al.* (2016) han reportado que algunas especies forestales nativas presentan bajas tasas de crecimiento y desarrollo heterogéneo, son sensibles a las condiciones de estrés imperantes durante la fase de establecimiento y son de rendimiento tardío. Especies como *C. brasiliense*, *T. occidentalis* y *P. caerulea* presentaron este comportamiento, con crecimientos promedios bajos (inferiores a 0,0045 m3/año) (Fig. 2), por lo cual pueden no ser idóneas en programas de restauración

A		L		Ar		Cu		Fe		Mn		Zn		Altitud		Pendiente		IVol	
F	P-value	F	P-value	F	P-value	F	P-value	F	P-value	F	P-value	F	P-value	F	P-value	F	P-value	F	P-value
0,1337	0,4717	-0,1627	0,3809	-0,1298	0,4844	-0,1173	0,5275	0,1364	0,4627	-0,0515	0,7815	-0,0811	0,6622	0,2489	0,1801	-0,3152	0,0896	-0,0069	0,9702
0,5587	0,0026	-0,3199	0,0849	-0,6753	0,0003	-0,2204	0,2353	0,0766	0,6801	-0,4376	0,0185	0,3631	0,0505	0,2559	0,1681	-0,1883	0,3106	0,1382	0,4568
-0,0972	0,6007	0,1144	0,5379	-0,0300	0,8717	0,6443	0,0005	0,5879	0,0015	0,3329	0,0730	0,6131	0,0010	0,3339	0,0722	-0,3875	0,0369	0,5916	0,0014
0,0006	0,9975	0,0808	0,6636	-0,0670	0,7182	0,1643	0,3763	-0,0081	0,9651	0,0594	0,7492	0,1181	0,5247	-0,1426	0,4426	0,2877	0,1213	-0,0299	0,8723
-0,1843	0,3209	0,0809	0,6632	0,1806	0,3308	0,2143	0,2485	0,3900	0,0357	0,4906	0,0082	0,2275	0,2205	0,0620	0,7384	-0,3134	0,0915	0,1617	0,3839
-0,2516	0,1754	0,1322	0,4764	0,2890	0,1197	0,2759	0,1374	0,2848	0,1251	0,5245	0,0047	0,2681	0,1488	-0,0198	0,9150	-0,2519	0,1749	0,2605	0,1606
0,3310	0,0747	-0,4015	0,0306	-0,3134	0,0915	0,3076	0,0976	0,4334	0,0196	0,2337	0,2082	0,4191	0,0240	0,2438	0,1891	-0,5669	0,0023	0,4305	0,0204
-0,2200	0,2361	0,0939	0,6129	0,2119	0,2538	0,2801	0,1314	0,3460	0,0624	0,5605	0,0025	0,2769	0,1359	0,0017	0,9928	-0,3376	0,0691	0,2494	0,1793
		-0,8728	0,0000	-0,8755	0,0000	-0,0034	0,9856	0,1822	0,3265	-0,4767	0,0103	0,1732	0,3510	0,3125	0,0923	-0,1940	0,2962	0,2447	0,1876
-0,8728	0,0000			0,6180	0,0009	0,0046	0,9803	-0,1115	0,5483	0,3094	0,0957	-0,0093	0,9601	-0,1740	0,3487	0,2181	0,2402	-0,1813	0,3290
-0,8755	0,0000	0,6180	0,0009			-0,0345	0,8524	-0,1687	0,3636	0,4724	0,0110	-0,2805	0,1309	-0,3750	0,0434	0,2878	0,1212	-0,1956	0,2922
-0,0034	0,9856	0,0046	0,9803	-0,0345	0,8524			0,5247	0,0047	0,2882	0,1206	0,4401	0,0178	0,1479	0,4257	-0,1181	0,5248	0,4023	0,0303
0,1822	0,3265	-0,1115	0,5483	-0,1687	0,3636	0,5247	0,0047			0,1627	0,3809	0,4529	0,0147	0,4678	0,0118	-0,0936	0,6142	0,3022	0,1036
-0,4767	0,0103	0,3094	0,0957	0,4724	0,0110	0,2882	0,1206	0,1627	0,3809			0,1630	0,3802		-0,2815	0,1295	-0,1814	0,3287	0,0870
0,1732	0,3510	-0,0093	0,9601	-0,2805	0,1309	0,4401	0,0178	0,4529	0,0147	0,1630	0,3802			0,3937	0,0340	-0,2414	0,1937	0,4753	0,0105
0,3125	0,0923	-0,1740	0,3487	-0,3750	0,0434	0,1479	0,4257	0,4678	0,0118	-0,2815	0,1295	0,3937	0,0340			-0,3774	0,0421	0,4207	0,0235
-0,1940	0,2962	0,2181	0,2402	0,2878	0,1212	-0,1181	0,5248	-0,0936	0,6142	-0,1814	0,3287	-0,2414	0,1937	-0,3774	0,0421			-0,3747	0,0436
0,2447	0,1876	-0,1813	0,3290	-0,1956	0,2922	0,4023	0,0303	0,3022	0,1036	0,0870	0,6394	0,4753	0,0105	0,4207	0,0235	-0,3747	0,0436		

ecológica, pues los individuos difícilmente competirán con los pastos y arvenses, y tardara mucho tiempo en configurarse un dosel forestal.

La correlación entre Ivol y las variables edáficas y topográficas individuales no fue significativa para la mayoría de ellas. Solo fue significativa con P, K, Cu, Zn, altitud y pendiente, positiva en todos los casos, excepto con la última (Tabla 2). Esto significa que los crecimientos fueron mayores en los sitios de mayor altitud, con mayores contenidos de estos nutrientes y menos pendientes de la zona de estudio. Este resultado no obedece necesariamente a la falta de relación entre las variables, pues el CCA mostró que tal relación si existe, sino a las limitaciones de los métodos univariados como el la correlación de Spearman para detectar relaciones en experimentos no planeados como el de este estudio, donde no existe control sobre el rango y magnitud de variación de las variables en estudio.

Especies como *A. acuminata*, *M. quadrangularis*, *C. magdalenensis*, *S. pistaciifolia* y *Senna* sp. Presentaron valores de IP inferiores a 0,15, lo que indica bajos valores de plasticidad, pero a su vez, estas especies presentaron altos niveles de producción en volumen. De otro lado, algunas especies que tuvieron valores de Ivol por debajo del promedio, como *C.*

brasiliense, *Inga* sp. y *P. caerulea*, también tuvieron valores de IP por debajo del promedio. Un tercer grupo, constituido por especies como *W. pubescens*, *C. angustifolia*, *M. nobilis*, *Vismia* sp., *T. occidentalis* y *Myrcia* sp., presentaron valores de IP por encima del promedio e Ivol por debajo del promedio (Fig. 2). Fue inusual encontrar especies de rápido crecimiento (alto Ivol) y alta plasticidad (alto IP), y la única especie en este grupo fue *Myrsine* sp.

Los resultados de este estudio indican que tener altos valores de IP no garantiza altos valores de Ivol, sino que, por el contrario, altos valores de plasticidad se asocian con menores tasas de crecimiento. De acuerdo con Pigliucci (2001), el costo de la alta plasticidad se refleja en la disminución de las tasas de crecimiento, por lo cual es apenas lógico que las especies más plásticas no sean las de mayor crecimiento. Así mismo, muchas respuestas fenotípicas a diferentes condiciones ambientales son simplemente la consecuencia de disminuciones pasivas en el crecimiento debido a la falta de recursos más que a una respuesta activa (Dorn *et al.*, 2000; van Kleunen *et al.*, 2000), lo cual también podría estar ocurriendo en el presente estudio, pero no es posible demostrarlo con la información disponible.

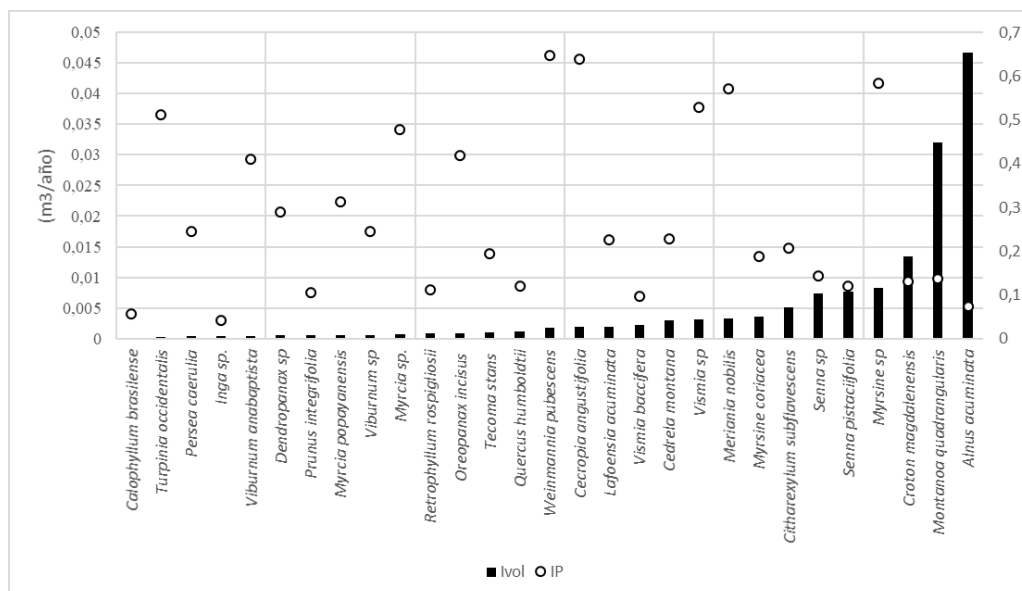


Figura 2 Incremento en volumen promedio anual (m³/año) y plasticidad media para las 29 especies estudiadas

La plasticidad fenotípica es la capacidad de un genotipo de producir variación de sus rasgos en respuesta a cambios en el ambiente, lo que puede originar diferenciación en los patrones de plasticidad entre poblaciones de una especie (o entre los genotipos que constituyen cada población), o entre diferentes especies (Pigliucci, 2001; Matesanz *et al.*, 2010). La interacción genotipo-ambiente tiene implicaciones evolutivas ya que muestra una respuesta diferencial de las poblaciones al ambiente (Nicotra *et al.* 2010). En el presente estudio, las especies mostraron distinta plasticidad en la tasa de crecimiento, lo que sugiere que unas son capaces de aprovechar las condiciones benignas y/o tolerar las más estresantes en mayor medida que otras (Matesanz *et al.*, 2019). Otras especies evidenciaron baja plasticidad frente a los cambios en las condiciones edáficas, mostrando bajas tasas de crecimiento, lo cual sugiere que poseen baja capacidad de respuesta a los cambios del ambiente y que sus mecanismos fisiológicos son conservativos.

Alnus acuminata es la especie que presentó los mayores valores de crecimiento y desarrollo, no solo por su condición de pionera, sino también por su alta capacidad de desarrollo en suelos de alta montaña de baja a mediana fertilidad, se ha reportado que las raíces de esta especie se relaciona simbioticamente con un actinomiceto del género *Frankia*, lo cual le permite la captura de N atmosférico (Ospina *et al.*, 2005), así como con especies de hongos micorrízicos (Becerra *et al.*, 2005), lo cual facilita la absorción de P. Estas características traen ventajas tanto para la especie como para las pasturas o sotobosque asociados con la misma (Beer, 1980). Cabezas *et al.* (2008) también reporta un mayor crecimiento en altura de *A. acuminata* en el departamento de Boyacá (Colombia), comparado con las especies

Escallonia pendula y *Q. humboldtii*, lo cual atribuyen a su facilidad para capturar N atmosférico.

La segunda especie con mayores rendimientos de Ivól fue *M. quadrangularis*. Esta especie se ha recomendado para zonas degradadas debido a su rusticidad y a su condición de pionera (Tamayo-Rincón *et al.*, 2010). Plantada en masas puras, puede generar condiciones deseables para el reclutamiento de otras especies provenientes de relictos de vegetación cercanos; y además de su rápido crecimiento, tiene alto potencial de rebrote y capacidad de crecer en suelos moderadamente compactados o degradados (Restrepo de Fraume y Alvarado, 1977). Lo anterior se confirmó con los resultados obtenidos en este estudio, pues esta especie tuvo éxito en suelos con altos contenidos de aluminio y cobre, caso contrario a la mayoría de las especies que necesitaron suelos fértiles para su desarrollo. Su alta tasa de crecimiento y los efectos benéficos sobre los suelos como resultado de la producción de hojarasca de rápida descomposición, la perfilan como una especie con alto potencial en programas de restauración de ecosistemas degradados (Calle, 2003; Barrera Cataño *et al.*, 2008).

Knowles y Parrotta (1995) calificaron a las especies de los géneros *Croton* y *Vismia* como altamente deseables en estrategias de restauración y reforestación, dada su alta tolerancia a la libre exposición y a la baja calidad de los suelos, lo cual concuerda con los resultados del presente estudio, donde mostraron alta rusticidad, además de que tuvieron Ivól superior al de la mayoría de las especies evaluadas. *Croton* sp., junto con otras especies como *Myrsine guianensis*, *M. quadrangularis*, *Tibouchina lepidota*, *Alnus* sp., y *Cecropia* sp., han sido recomendadas para recuperar áreas degradadas en la región andina (Calle, 2003).

Tabla 3. Correlaciones entre las variables edáficas y las especies en los Eje 1 y Eje 2, requerimientos de las especies con respecto a las condiciones de sitio, valores de incremento e índice de plasticidad.

Código Especie*	Res-puesta Primer eje	Res-puesta Segundo eje	Primer eje	Segundo eje	Ivol (m3/año)	IP
Wp	1,574	0,834	Sitios más fértiles	Sitios con mayor contenido de micronutrientes y limo-arcillosos	0,0018	0,6467
Ls	1,479	1,244	Sitios más fértiles	Sitios con mayor contenido de micronutrientes y limo-arcillosos	0,0020	0,2256
Men	1,303	0,956	Sitios más fértiles	Sitios con mayor contenido de micronutrientes y limo-arcillosos	0,0034	0,5703
Mc	1,259	0,120	Sitios más fértiles	Sitios con mayor contenido de micronutrientes y limo-arcillosos	0,0035	0,1878
Dsp	1,139	-0,757	Sitios más fértiles	Sitios con menor contenido de micronutrientes y arenosos	0,0005	0,2886
Mq	-0,967	0,144	Sitios menos fértiles	Sitios con mayor contenido de micronutrientes y limo-arcillosos	0,0321	0,1380
Pc	0,948	-0,121	Sitios más fértiles	Sitios con menor contenido de micronutrientes y arenosos	0,0004	0,2454
Cea	-0,925	-1,115	Sitios menos fértiles	Sitios con menor contenido de micronutrientes y arenosos	0,0019	0,6390
Oi	0,731	-0,803	Sitios más fértiles	Sitios con menor contenido de micronutrientes y arenosos	0,0009	0,4193
Ssp	-0,702	0,596	Sitios menos fértiles	Sitios con mayor contenido de micronutrientes y limo-arcillosos	0,0074	0,1445
Qh	0,645	0,285	Sitios más fértiles	Sitios con mayor contenido de micronutrientes y limo-arcillosos	0,0011	0,1211
Vsp	0,638	0,129	Sitios más fértiles	Sitios con mayor contenido de micronutrientes y limo-arcillosos	0,0006	0,2454
Visp	0,629	0,821	Sitios más fértiles	Sitios con mayor contenido de micronutrientes y limo-arcillosos	0,0032	0,5281
Isp	0,583	0,241	Sitios más fértiles	Sitios con mayor contenido de micronutrientes y limo-arcillosos	0,0005	0,0421
Cb	0,570	-0,083	Sitios más fértiles	Sitios con menor contenido de micronutrientes y arenosos	0,0001	0,0563
Mysp	0,502	1,090	Sitios más fértiles	Sitios con mayor contenido de micronutrientes y limo-arcillosos	0,0083	0,1878
Nr	0,424	0,392	Sitios más fértiles	Sitios con mayor contenido de micronutrientes y limo-arcillosos	0,0009	0,1113
Cs	0,416	0,497	Sitios más fértiles	Sitios con mayor contenido de micronutrientes y limo-arcillosos	0,051	0,2062
Va	0,415	-0,420	Sitios más fértiles	Sitios con menor contenido de micronutrientes y arenosos	0,0005	0,4111
Pi	-0,307	-0,089	Sitios menos fértiles	Sitios con menor contenido de micronutrientes y arenosos	0,0005	0,1048
Mp	0,299	-0,401	Sitios más fértiles	Sitios con menor contenido de micronutrientes y arenosos	0,0006	0,3122
Msp	0,287	-0,408	Sitios más fértiles	Sitios con menor contenido de micronutrientes y arenosos	0,0008	0,4779
Vb	0,259	-0,630	Sitios más fértiles	Sitios con menor contenido de micronutrientes y arenosos	0,0023	0,0967
Cc	0,215	0,637	Sitios más fértiles	Sitios con mayor contenido de micronutrientes y limo-arcillosos	0,0078	0,1201
Th	0,211	-1,073	Sitios más fértiles	Sitios con menor contenido de micronutrientes y arenosos	0,0003	0,5120
Cma	0,168	0,145	Sitios más fértiles	Sitios con mayor contenido de micronutrientes y limo-arcillosos	0,134	0,1315
Aa	0,168	-0,513	Sitios más fértiles	Sitios con menor contenido de micronutrientes y arenosos	0,467	0,0733
Ts	-0,091	0,040	Sitios menos fértiles	Sitios con mayor contenido de micronutrientes y limo-arcillosos	0,0001	0,1951
Cm	-0,060	0,301	Sitios menos fértiles	Sitios con mayor contenido de micronutrientes y limo-arcillosos	0,0030	0,1315

*Códigos de las especies: *Alnus acuminata* (Aa), *Cecropia angustifolia* (Cea), *Senna pistaciifolia* (Cc), *Citharexylum subflavescens* (Cs), *Croton magdalenensis* (Cma), *Meriania nobilis* (Men), *Montanoa quadrangularis* (Mq), *Myrsine coriácea* (Mc), *Myrsine* sp. (Mysp), *Senna* sp. (Ssp), *Tecoma stans* (Ts), *Dendropanax* sp. (Dsp), *Inga* sp. (Isp), *Lafoensia acuminata* (Ls), *Myrcia popayanensis* (Mp), *Myrcia* sp. (Msp), *Oreopanax incisus* (Oi), *Viburnum anabaptista* (Va), *Viburnum* sp. (Vsp), *Vismia baccifera* (Vb), *Vismia* sp. (Visp), *Weinmannia pubescens* (Wp), *Calophyllum brasiliense* (Cb), *Cedrela montana* (Cm), *Retrophyllum rospigliosii* (Nr), *Persea caerulea* (Pc), *Prunus integrifolia* (Pi), *Turpinia occidentalis* (Th), *Quercus humboldtii* (Qh)

En este estudio *Q. humboldtii* presentó valores de Ivól por debajo del promedio. Sin embargo, si se tiene presente que dos especies que crecieron muy por encima de todas las demás inflaron el promedio, se podría considerar que el crecimiento de *Q. humboldtii* es medio. Como consecuencia de su crecimiento moderado esta especie forma parte de sucesiones secundarias, normalmente asociada a arbustos y plantas de sotobosque durante sus primeros años de vida, que le brindan protección de la radiación directa, proveen sombra a sus estructuras y facilitan su establecimiento hasta que la planta tiene capacidad para alcanzar altura y dominar el dosel (López-Barrera y Newton, 2005).

Las estrategias de restauración generalmente buscan aumentar la abundancia de especies nativas, no obstante, la falta de información sobre las respuestas individuales de las especies a las condiciones de los sitios es una limitante para la selección de especies en estos proyectos. Por ello, se ha sugerido usar especies con rasgos de historia de vida similares a los de la especie de interés (Funk *et al.*, 2008). Puesto que especies como *A. acuminata*, *M. quadrangularis*, *C. magdalenensis*, *Myrsine* sp. y *Senna* sp. mostraron alta habilidad de colonización y rápida tasa de crecimiento en volumen, estas especies podrían emplearse como prototipo para orientar los esfuerzos de restauración.

La mayoría de los trabajos publicados evalúan la variación en la composición de especies de las comunidades vegetales en respuesta a categorías amplias como tipo de suelo, nutrientes u otra característica local, pero ofrecen poca información sobre las respuestas de especies individuales (Condit *et al.*, 2013; Mosquera y Moreno, 2014). Es decir, la literatura disponible sobre los requerimientos particulares de las especies nativas en plantaciones es prácticamente nula. Este trabajo presenta información valiosa sobre los requerimientos de sitio y tasas de crecimiento de 29 especies de los bosques altoandinos del neotrópico, la cual sin duda podrá ser de gran utilidad para reforestadores, restauradores y conservacionistas. Por esta razón, estudios como este contribuyen a la discusión y comprensión de cómo los factores ambientales y del micrositio actúan sobre la distribución, crecimiento y desarrollo de las especies manera individual, constituyéndose en una herramienta valiosa para orientar los esfuerzos de restauración forestal.

CONCLUSIONES

Los mayores crecimientos en volumen (Ivól) se presentaron en los sitios más fértiles (suelos con mayor pH, mayor contenido de macronutrientes y alto contenido de materia orgánica), mientras que condiciones de alta pendiente (> 40%), bajo pH, altas concentraciones de Al y Cu, y altos contenidos de L, fueron menos favorables para el incremento en volumen de las especies.

Especies como *Alnus acuminata*, *Montanoa quadrangularis*, *Croton magdalenensis*, *Senna pistaciifolia*, *Senna* sp. y *Citharexylum subflavescens*, presentaron altas tasas de crecimiento poco

afectadas por los niveles de fertilidad del sitio, por lo cual comparten rasgos funcionales que las hacen exitosas para ser utilizadas en las primeras etapas de proyectos de restauración ecológica en áreas degradadas de tradición ganadera de las zonas de vida Bosque Húmedo Montano Bajo (Bh-MB) y Bosque muy húmedo Montano Bajo (bmh-MB).

Especies con respuestas altas y medias a las condiciones de fertilidad del sitio y con tasas de crecimiento bajas, como *Weinmania pubescens*, *Cecropia angustifolia*, *Meriania nobilis*, *Vismia* sp., *Thuja occidentalis* y *Myrcia* sp., se podrían introducir en una segunda etapa del proceso de restauración, una vez se haya controlado la competencia con las pasturas y se hayan mejorado las condiciones ecológicas y microclimáticas del sitio, para facilitar su éxito.

PARTICIPACIÓN DE AUTORES

GLG toma de datos, análisis estadístico y escritura del documento, LFO supervisó la investigación y escritura del documento y FHM diseño, análisis, redacción, revisión y correcciones del documento. Todos los autores aprobaron la versión final del documento.

AGRADECIMIENTOS

A la Alcaldía de Medellín, específicamente a la Secretaría de Medio Ambiente, quien en conjunto con el Proyecto “Más Bosques para Medellín” fueron pieza clave para la colecta de la información que sirvió como insumo para la realización de este trabajo. A mis compañeros de equipo en campo por su gran esfuerzo. Especialmente al profesor y codirector de esta tesis Flavio Humberto Moreno quien con mucha paciencia y dedicación me ayudó a ser un mejor investigador, y al profesor y director de esta tesis Luis Fernando Osorio, quien desde la distancia mostró un apoyo incondicional.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

REFERENCIAS

- Armenteras, D., Cabrera, E., Rodríguez, N. and Retana, J. (2013). National and regional determinants of tropical deforestation in Colombia. *Regional Environmental Change*, 13(6), 1181-1193. <https://doi.org/10.1007/s10113-013-0433-7>
- Balcorta-Martínez, H. C. y Vargas-Hernández, J. J. (2004). Variación fenotípica y selección de árboles en una plantación de melina (*Gmelina arborea* Linn., Roxb.) de tres años de edad. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y Del Ambiente*, 10, 13-19.
- Barrera Cataño, J. L., Aguilar Garavito, M. y Rondón Camacho, D. C. (2008). *Experiencias de Restauración Ecológica en Colombia*. Pontificia Universidad Javeriana.

- Becerra, A., Zak, M. R., Horton, T. R. and Micolini, J. (2005). Ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal colonization of *Alnus acuminata* from Calilegua National Park (Argentina). *Mycorrhiza*, 15(7), 525-531. <https://doi.org/10.1007/s00572-005-0360-7>
- Beer, J. (1980). *Alnus acuminata con pasto* (p. 7). Centro Agronomico Tropical de Investigación y Enseñanza.
- Böhnke, M. and Bruelheide, H. (2013). How do evergreen and deciduous species respond to shade?-Tolerance and plasticity of subtropical tree and shrub species of South-East China. *Environmental and Experimental Botany*, 87, 179-190. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2012.09.010>
- Burylo, M., Dutoit, T. and Rey, F. (2014). Species traits as practical tools for ecological restoration of marly eroded lands. *Restoration Ecology*, 22(5), 633-640. <https://doi.org/10.1111/rec.12113>
- Cabezas Gutiérrez, M., Peña Baracaldo, F., Díaz, C. J. y Moreno, A. F. (2008). Dosel de tres especies forestales y su relación con la adaptación a suelos degradados por la erosión. *Revista U.D.C.A Actualidad y Divulgación Científica*, 11(2), 175-185. <https://doi.org/10.31910/rudca.v11.n2.2008.634>
- Calle, D. Z. (2003). *Restauración de suelos y vegetación nativa: ideas para una ganadería andina sostenible*. Fundación Centro para la Investigación en Sistemas Sostenibles de Producción Agropecuaria CIPAV.
- Cancino, J. (2012). *Dendrometría Básica*. 1-171. <https://bibliotecadigital.infor.cl/handle/20.500.12220/31143>
- Castillo, J., Cortez, K., Wong, A. y Villalpando, P. (2007). Análisis de correlación canónica (ACC) e investigación científica (Canonical correlation analysis and scientific research). *Innovaciones de Negocios*, 4(8), 405-422.
- Castro, H. E. y Gómez, M. I. (2010). *Fertilidad de Suelos y Fertilizantes*. En: *Ciencia Del Suelo: Principios Básicos*. (S. C. D. L. C. del Suelo, Ed.).
- Condit, R., Engelbrecht, B. M. J., Pino, D., Pérez, R. and Turner, B. L. (2013). Species distributions in response to individual soil nutrients and seasonal drought across a community of tropical trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(13), 5064-5068. <https://doi.org/10.1073/pnas.1218042110>
- Cújar, J. M. V., López, N. F. R. y Fernández, W. T. (2012). Plasticidad fenotípica en plantas de *Lippia dulcis* (Verbenaceae) sometidas a déficit hídrico. *Acta Biologica Colombiana*, 17(2), 363-378.
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J. H. C., Bardgett, R. D., Berg, M. P., Cipriotti, P., Feld, C. K., Hering, D., da Silva, P. M., Potts, S. G., Sandin, L., Sousa, J. P., Storkey, J., Wardle, D. A. and Harrison, P. A. (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19(10), 2873-2893. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9850-9>
- Dorn, L. A., Pyle, E. H. and Schmitt, J. (2000). Plasticity to light cues and resources in *Arabidopsis thaliana*: Testing for adaptive value and costs. *Evolution*, 54(6), 1982-1994. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb01242.x>
- Flores, C. D. y Dolores, G. I. (2020). Conceptualizaciones de la Pendiente en Libros de Texto de Matemáticas. *Bolema: Boletim de Educação Matemática*, 34(67), 825-846. <https://doi.org/10.1590/1980-4415v34n67a22>
- Funk, J. L., Cleland, E. E., Suding, K. N. and Zavaleta, E. S. (2008). Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(12), 695-703. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.07.013>
- González-Caro, S. y Vásquez, Á. (2017). Estado de los bosques de Antioquia entre 1990-2015. *Bosques Andinos: Estado Actual y Retos Para Su Conservación En Antioquia*, January, 63-80.
- Gutiérrez-Vásquez, C. A. y Osorio-Vélez, L. F. (2014). *Más bosques para Medellín Sembrando árboles para la vida*. Alcaldía de Medellín.
- Hernández Benalcázar, H., Gagnon, D. y Davidson, R. (2015). Crecimiento y producción inicial de 15 especies de árboles tropicales de la Amazonía ecuatoriana de estados sucesionales diferentes. *Siembra*, 2(1), 69-75. <https://doi.org/10.29166/siembra.v2i1.1439>
- Knowles, O. H. and Parrotta, J. A. (1995). Amazonian forest restoration: an innovative system for native species selection based on phenological data and field performance indices. *The Commonwealth Forestry*, 74(3), 230-243.
- Laurance, S. G. W., Laurance, W. F., Andrade, A., Fearnside, P. M., Harms, K. E., Vicentini, A. and Luizão, R. C. C. (2010). Influence of soils and topography on Amazonian tree diversity: A landscape-scale study. *Journal of Vegetation Science*, 21(1), 96-106. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01122.x>
- López-Barrera, F. and Newton, A. (2005). Edge type effect on germination of oak tree species in the Highlands of Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 217(1), 67-79. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.05.048>
- Matesanz, S., Gianoli, E. and Valladares, F. (2010). Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1206(1), 35-55. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05704.x>
- Matesanz, S., Ramos-Muñoz, M., Blanco-Sánchez, M., García-Fernández, A., Sánchez, A. M. y Escudero, A. (2019). Migración, variabilidad genética y plasticidad fenotípica en especies de plantas de yesos y su papel en la respuesta al cambio climático. *Ecosistemas*, 28(1), 48-59. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05704.x>
- Menalled, F. D., Kelty, M. J. and Ewel, J. J. (1998). Canopy development in tropical tree plantations: A comparison of species mixtures and monocultures. *Forest Ecology and Management*, 104(1-3), 249-263. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00255-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00255-7)
- Mosquera, H. Q. y Moreno, F. (2014). Diversidad florística arbórea y su relación con el suelo en un bosque pluvial tropical del chocó biogeográfico. *Revista Árvore*,

- 38(6), 1123-1132. <https://doi.org/10.1590/s0100-67622014000600017>
- Neter, J., Kutner, M. H., Nachtsheim, C. J. and Wasserman, W. (1996). *Applied Linear Regression Models*. McGraw-Hill Companies, 3, 720.
- Nicotra, A. B., Atkin, O. K., Bonser, S. P., Davidson, A. M., Finnegan, E. J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M. D., Richards, C. L., Valladares, F. and van Kleunen, M. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 15(12), 684-692. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.09.008>
- Ospina, C. M., Hernández, R., Gómez, D., Godoy, J., Aristizabal, F., Patiño, J. y Medina, J. (2005). *El aliso o cerezo *Alnus acuminata*. Guías silviculturales para el manejo de especies forestales con miras a la producción de madera en la zona andina colombiana*. (FNC-Cenicafé, Ed.).
- Ospina, O., Vanegas, S., Escobar, G., Ramírez, W. y Sánchez, J. (2015). *Plan Nacional de Restauración Ecológica, Rehabilitación y Recuperación de Áreas Disturbadas*. Ministerio de Medio Ambiente y Desarrollo Sostenible de Colombia.
- Peña, M. A. and Duque, A. (2013). Patterns of stocks of aboveground tree biomass, dynamics, and their determinants in secondary Andean forests. *Forest Ecology and Management*, 302, 54-61. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.03.025>
- Pigliucci, M. (2001). *Phenotypic Plasticity Beyond Nature and Nurture*. JHU Press. <https://doi.org/10.56021/9780801867880>
- Restrepo de Fraume, M. y Alvarado, A. B. (1977). *Arboloco Aspectos Eco-Culturales* (p. 34). Gobernación de Risaralda, CIAO.
- RStudio Team. (2017). *RStudio: Integrated Development for R*. RStudio, PBC. <http://www.rstudio.com/>
- Sánchez-Gómez, D., Valladares, F. and Zavala, M. A. (2006). Functional traits and plasticity in response to light in seedlings of four Iberian forest tree species. *Tree Physiology*, 26(11), 1425-1433. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.11.1425>
- Shono, K., Davies, S. J. and Chua, Y. K. (2007). Performance of 45 native tree species on degraded lands in Singapore. *Journal of Tropical Forest Science*, 19(1), 25-34.
- Silva, J. S., Montoya, Á. J., López, D. and Moreno-Hurtado, F. H. (2010). Floristic variation of canopy tree species at a local scale on tierra firme forests in colombian Amazonia. *Acta Amazonica*, 40(1), 179-188. <https://doi.org/10.1590/s0044-59672010000100023>
- Tamayo-Rincón, M., Rodríguez-Perez, L. y Escobar-Torres, W. (2010). Estudio de la propagación sexual del arboloco *Montanoa quadrangularis* Schultz Bipontianus Asteraceae. *Universitas Scientiarum*, 15(1), 37-48. <https://doi.org/10.11144/javeriana.sc15-1.spoa>
- Tang, C. Q., Hou, X., Gao, K., Xia, T., Duan, C. and Fu, D. (2007). Man-made versus natural forests in Mid-Yunnan, southwestern China: Plant diversity and initial data on water and soil conservation. *Mountain Research and Development*, 27(3), 242-249. <https://doi.org/10.1659/mrd.0732>
- ter Braak, C. J. and Smilauer, P. (2012). *Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.0*.
- Thompson, J. D. (1991). Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *Trends in Ecology and Evolution*, 6(8), 246-249. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(91\)90070-E](https://doi.org/10.1016/0169-5347(91)90070-E)
- Valencia, R., Foster, R. B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J. C., Hernández, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magård, E. and Balslev, H. (2004). Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: Large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology*, 92(2), 214-229. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00876.x>
- Valladares, F., Aranda, I. and Sánchez-Gómez, D. (2004). *Cap 12. Valladares et al 2004. La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua* (pp. 335-370). Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A.
- Vallejos, J., Badilla, Y., Picado, F. y Murillo, O. (2010). Metodología para la selección e incorporación de árboles plus en programas de mejoramiento genético forestal. *Agronomía Costarricense*, 34(1), 105-119. <https://doi.org/10.15517/rac.v34i1.6704>
- Van Kleunen, M., Fischer, M. and Schmid, B. (2000). Clonal integration in *Ranunculus reptans*: By-product or adaptation? *Journal of Evolutionary Biology*, 13(2), 237-248. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2000.00161.x>
- Vargas, O., Díaz, J., Reyes, S. y Gómez, P. (2012). *Guías técnicas para la restauración ecológica de los ecosistemas de Colombia*. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Universidad Nacional de Colombia, Grupo de Restauración Ecológica GREUNAL. <https://www.ptonline.com/articles/how-to-get-better-mfi-results>
- West, P. W. (2004). *Tree and Forest Measurement*. Springer Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-05436-9>
- Zalamea, P. C., Turner, B. L., Winter, K., Jones, F. A., Sarmiento C, and Dalling, J. W. 2016. Seedling growth responses to phosphorus reflect adult distribution patterns of tropical trees. *New Phytologist*, 212(2), 400-408. <https://doi.org/10.1111/nph.14045>