

GUILLERMO RESTREPO-URIBE
Université Laval du Québec

PIERRE BELLEFLEUR
Université Laval du Québec

L'AULNE DES ANDES DE COLOMBIE

Écologie et identification



Forêt naturelle d'aulnes associés à des palmiers à cire ou « palma de cera », *Ceroxylon quindiuense* (Karst) Wendl., l'arbre national de Colombie, sur les flancs de la cordillère centrale (2 300 à 2 650 m d'altitude, Pijao, Colombie).
Natural forest of alders associated with wax palms or « palma de cera », Ceroxylon quindiuense (Karst) Wendl., Colombia's national tree, on the flanks of the central cordillera (2,300 to 2,650 m altitude, Pijao, Colombia).



Cette étude vise à définir l'environnement géographique, climatique, végétal et édaphique de l'aulne dans les cordillères centrale et orientale des Andes de la Colombie et, suivant l'altitude, à déterminer si *Alnus* correspond à un ou plusieurs taxons.

L'aulne est l'espèce indigène qui a la croissance la plus rapide dans les hautes montagnes des Andes ; espèce à usage multiple, il sert principalement à la conservation des bassins versants pour les réservoirs d'eau urbains, à l'approvisionnement de bois de feu pour les paysans et comme composante fixatrice d'azote dans des associations agroforestières (BAUER *et al.*, 1987).

Il existe peu d'études écologiques approfondies sur des forêts d'aulnes latino-américains (CAMACHO, 1983 ; GRAU, 1985 ; CRUZ et VALDÉS, 1990). Il y a encore beaucoup de confusion dans la littérature technique et scientifique sur l'identification des taxons d'*Alnus* présents dans la région et sur la taxonomie des différentes provenances d'*Alnus acuminata* H.B.K. *spp. acuminata*. La seule étude systématique sur le complexe *Alnus* de l'Amérique Latine est celui de FURLOW (1979), dont les taxons sont utilisés ici.

Dans cet article, les deux hypothèses qui seront testées sont les suivantes :

- **L'existence de conditions écologiques différentes** en Colombie dans les aires naturelles de l'aulne entre la cordillère centrale et la cordillère orientale et, selon l'altitude, à l'intérieur de chaque bassin versant.
- **Les variations phénotypiques observées** et, particulièrement, le port arboré dans la cordillère centrale et arbustif dans une partie de la cordillère orientale, correspondent à un ensemble de caractéristiques morphologiques suffisamment différentes pour penser qu'il s'agit de deux taxons du genre *Alnus*.

REVUE DE LITTÉRATURE

CADRE ÉCOLOGIQUE DES AULNES EN AMÉRIQUE LATINE

L'aire de distribution naturelle du genre *Alnus* couvre une très grande

partie de l'hémisphère nord et dépasse l'équateur vers le sud, se poursuivant le long des Andes (HOLDRIDGE, 1951 ; FURLOW, 1979). Il existe 35 espèces et sous-espèces d'*Alnus* (HALL, MAYNARD, 1979). D'après FURLOW (1979), la distribution des trois sous-espèces d'*Alnus acuminata* est la suivante : *Alnus acuminata* H.B.K. *spp. acuminata* se trouve le long des Andes, entre l'ouest du Venezuela et le nord-ouest de l'Argentine ; *Alnus acuminata* *spp. arguta* (Schlechtendal) Furlow, le long de la Sierra Madre occidentale et de la Sierra Madre du Sud au Mexique, dans le sud-est du Guatemala, dans l'ouest de El Salvador, dans le centre du Costa Rica et dans le sud-ouest du Panama ; *Alnus acuminata* *spp. glabrata* (Fernald) Furlow, dans le centre du Mexique principalement, mais aussi au nord-ouest et au sud. En Colombie, l'aulne est distribué sur les chaînes montagneuses centrale et orientale (SMIT, 1971 ; VALLE, GONZÁLEZ, 1988).

Alnus acuminata H.B.K. est un composant naturel des formations de forêts hygrophytes des bandes tropicales montagnardes basses et montagnardes (LAMB *et al.*, 1960). Il se trouve aussi dans les formations plus sèches de ces bandes, seulement s'il y a de l'humidité édaphique additionnelle (HOLDRIDGE, 1951). Dans la cordillère centrale colombienne, l'aulne est présent dans la zone des nuages et de la brume, donc sous haute humidité atmosphérique (environ 90 %) et basse évapotranspiration (MUÑOZ, 1971). Dans les microclimats avec des vents secs ou forts, il n'existe pas. Il peut résister temporairement jusqu'à un minimum de 0 °C. La durée du rayonnement solaire annuel peut varier largement selon la station de 640 à 1 930 heures (SMIT, 1971).

Dans cette même cordillère, l'aulne pousse autant sur des pentes bien drainées, dépassant parfois 40 %

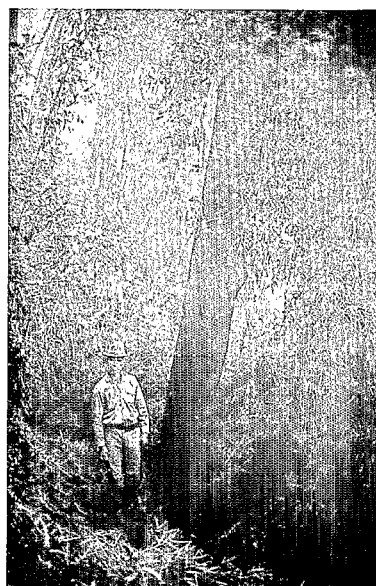
d'inclinaison, que dans des marécages. Les sols y sont en général d'origine volcanique, de fertilité moyenne, à texture de loam sableux et de pH 4,5-6,0 (MUÑOZ, 1971 ; SMIT, 1971). On le trouve aussi dans des sols alluviaux sablonneux avec cendres volcaniques et dans des sols rocheux (MUÑOZ, 1971). Dans la cordillère orientale, seulement quelques zones sont couvertes de cendres volcaniques et, sur les plateaux, on y trouve des sols d'origine organique (CORTÉS *et al.*, 1982).

L'aulne est considéré comme une espèce de la forêt-galerie (GRAU, 1985 ; LAMPRECHT, 1989), héliophile et pionnière (MUÑOZ, 1971 ; SMIT, 1971). Dans la cordillère centrale colombienne, il pousse autant en peuplements purs qu'associé à *Podocarpus*, *Quercus*, *Montanoa*, *Oreopanax*, *Miconia*, *Weinmannia*, *Rapanea*, *Juglans*, *Cedrela*, *Saurauia*, *Buddleja*, *Tibouchina*, *Cecropia*, *Chusquea*, *Croton*, *Myrtus*, *Datura*, *Mimosopsis*, *Euphorbia*, *Delostoma*, *Phyllanthus*, *Bocconia*, *Pteridium* et *Clusia* (BÉGUÉ, 1965 ; ESPINAL, 1982). Il est souvent accompagné de *Pennisetum*

clandestinum Hochst. (SMIT, 1971), une herbe introduite du Kenya (PÉREZ, 1990). Dans la cordillère orientale, il s'associe à *Quercus*, *Escallonia*, *Chusquea*, *Pteridium*, *Dicsonia*, *Paragynoxys*, *Cedrela*, *Juglans*, *Tabebuia*, *Nectandra*, *Ocotea*, *Duranta* et *Salix* (ESPINAL, 1965 ; LEYVA, CESCAS, 1980). Dans le massif du sud de la Colombie (« Nudo de Los Pastos »), l'aulne se trouve dans des forêts presque pures, dont le genre associé le plus important est *Weinmannia* (SALAS, 1987). Au Venezuela, l'aulne se retrouve dans les associations avec *Podocarpus* et *Citharexylon* (EWEL, MADRIZ, 1968).

CROISSANCE ET SYLVICULTURE

Dans les plantations de la cordillère centrale, l'aulne peut atteindre 40 m de hauteur et 60 cm de diamètre. Les croissances les plus fortes se trouvent aux altitudes moyennes pour l'espèce, soit entre 2 500 et 2 700 m (VALLE, GONZÁLEZ, 1988), dans les sols les plus profonds et les mieux drainés (CARLSON, DAWSON, 1985). Il présente une croissance rapide, des tiges droites, des branches minces et un élagage na-



Tronc d'un aulne dans la cordillère centrale (3 120 m d'altitude, Manizales, Colombie). Hauteur : 25 m ; diamètre : 43 cm.
Stem of dominant alder tree in the central cordillera (3,120 m altitude, Manizales, Colombia). Height : 25 m ; diameter : 43 cm.

tural, même chez les arbres isolés. Néanmoins, l'espacement plus petit des plantations favorise une forme

Forêt naturelle d'aulnes sur le plateau de la cordillère orientale (2 950 m d'altitude, Arcabuco, Colombie).
Natural alder forest on the eastern cordillera plateau (2,950 m altitude, Arcabuco, Colombia).



ellipsoïdale des houppiers et un élagage naturel (MUÑOZ, 1971 ; SMIT, 1971). Sur le plateau de la cordillère orientale, par contre, l'aulne peut atteindre au maximum 10 à 15 m de hauteur (LEYVA, CESCAS, 1980).

CONCEPTS TAXONOMIQUES CHEZ *ALNUS*

Le terme « sous-espèce » est employé par FURLOW (1979) pour des taxons présentant des distributions géographiques relativement larges et des différences morphologiques et d'habitat. C'est le cas des aulnes de l'Amérique Latine parmi lesquels, malgré des rapports très nets au niveau des espèces, il existe un certain degré de différenciation.

En Amérique du Sud, il existerait deux variétés d'*Alnus acuminata* H.B.K. : la première plus haute, dressée et à fût rectiligne « aliso blanco » et la seconde basse, prostrée et à fût flexueux « aliso colorado » (HUECK, 1966). En Argentine, « aliso blanco », synonyme de « aliso del río », se trouve en bordure de rivières et de ruisseaux ; « aliso colorado » synonyme de « aliso montano » se trouve sur les pentes plus exposées au vent (TORTORELLI, 1956). Il existe également deux écotypes d'*Alnus* en Colombie : le premier de forme arborée haute, avec très peu de pubescence, qui ressemble à *A. acuminata* ssp. *arguta* (Schlechtendal) Furlow du Costa Rica, distribué sur la cordillère centrale et appelé « cerezo » dans la région ; et le second, d'une croissance moindre, avec plusieurs tiges et plus de pubescence, qui se trouve sur le plateau de la cordillère orientale et à Mérida au Venezuela, en conditions climatiques plus sèches, appelé « aliso » (SMIT, 1971 ; VALLE, GONZÁLEZ, 1988).

ÉVOLUTION ET PHYLOGÉNIE

Toutes les espèces latino-américaines d'*Alnus* sont très étroitement reliées et ne sont pas très fortement différenciées, ce qui indique une spéciation relativement récente. *Alnus jorullensis* H.B.K. et les trois sous-espèces d'*A. acuminata* ont eu une divergence originelle à cause de la variabilité du climat sous les diverses altitudes (FURLOW, 1979).

D'après MURAI (1964), les espèces d'*Alnus* de l'Amérique Latine sont très proches de quelques espèces de l'est de l'Asie. Les deux groupes sont placés dans la section *Japonicae* du sous-genre *Gymnothyrsus*. Selon FURLOW (1979), les espèces latino-américaines sont plus proches des espèces de l'ouest de l'Amérique du Nord, à l'intérieur du sous-genre *Alnus*. Ce sous-genre habite plutôt les environnements tempérés, mais le groupe d'espèces latino-américaines s'adapte aux régions plus chaudes avec des saisons humides et sèches.

MORPHOLOGIE ET BIOLOGIE REPRODUCTIVE

Les membres du genre *Alnus* sont des plantes ligneuses, à partir de petits arbustes jusqu'aux grands arbres. En général, les espèces de climats chauds sont arborescentes, tandis que celles de climats froids ont une forme arbustive (FURLOW, 1979). En Colombie, le port de l'aulne est monopodique et la forme est à peu près pyramidale en plantations et irrégulière en forêt naturelle (VALLE, GONZÁLEZ, 1988 ; LAMPRECHT, 1989).

Les aulnes sont anémophiles, bien que des insectes soient quelquefois attirés par les inflorescences. La reproduction des espèces américaines les plus grandes d'*Alnus* (comme *A. acuminata* H.B.K. et *A. jorullensis* H.B.K.) a été observée en général lorsque les individus atteignent une certaine hauteur. Les fruits d'*Alnus*

sont petits et souvent ailés (FURLOW, 1979). Dans la plupart des cas, leur dispersion se fait par le vent (GRAU, 1985). Beaucoup d'espèces d'*Alnus* s'hybrident de façon naturelle (MURAI, 1964) mais l'hybridation parmi les taxons latino-américains n'est pas évidente. Toutefois, la magnitude de la variation à l'intérieur des espèces suggère l'existence d'hybrides (FURLOW, 1979).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

De juin à août 1990, on a réalisé un échantillonnage de type aléatoire stratifié sur 11 peuplements naturels comprenant *Alnus* dans autant de bassins versants le long des cordillères, en Colombie et au Venezuela (fig. 1, p. 57). A l'intérieur de chaque bassin (station), on a fait trois placettes d'échantillonnage de 20 m sur 20 m, situées tout en bas, à mi-pente et tout en haut du bassin. La dimension de la surface des placettes a été déterminée selon le concept de surface minimale pour les relevés de végétation (MATTEUCCI, COLMA, 1982).

ÉTUDE ÉCOLOGIQUE D'*ALNUS*

□ Classification climatique

Dans chacune des placettes on a fait la description générale de la station et on a enregistré les données géographiques, physiographiques et climatiques suivantes : latitude, longitude et altitude, pente, exposition, relief, position topographique, profil vertical, profil horizontal, précipitation totale annuelle et température moyenne annuelle ; à partir de ces deux dernières, on a identifié les zones de vie d'après HOLDRIDGE (1967).

□ Etude de sols

A l'intérieur de chaque placette on a effectué l'étude d'un profil du sol

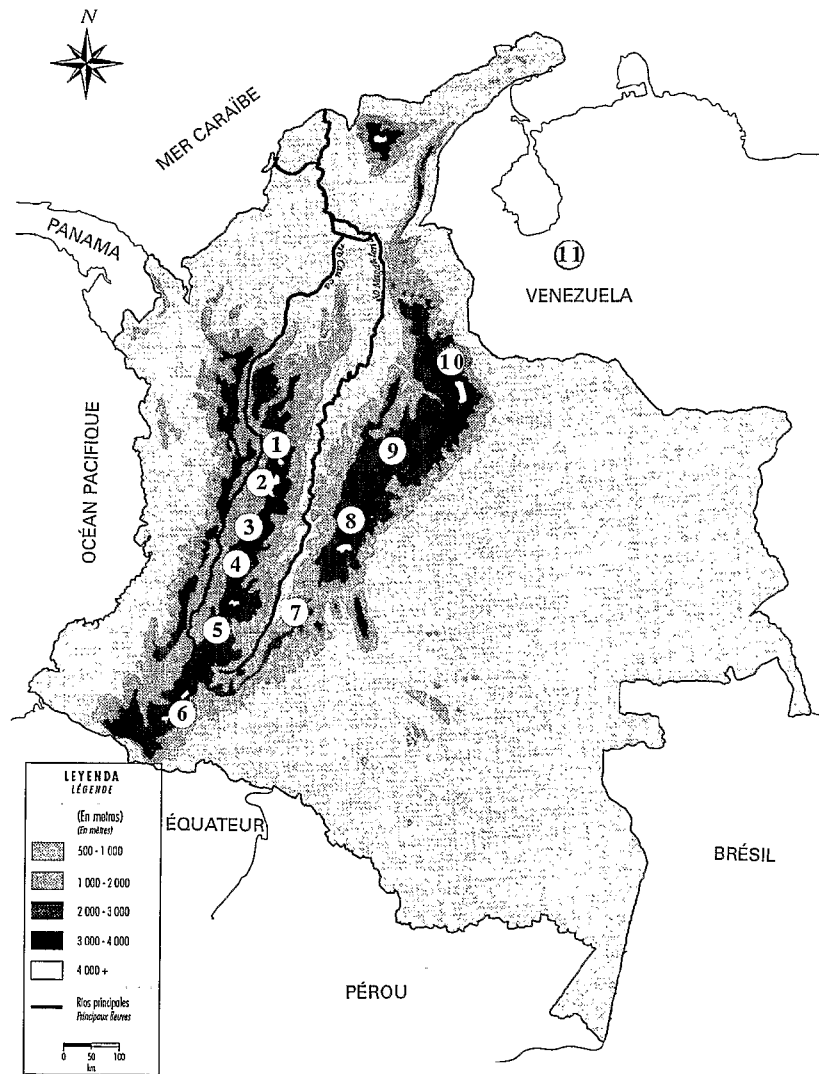


Figure 1. Localisation des stations d'échantillonnage en Colombie et au Venezuela.
Location of sampling stations in Colombia and Venezuela.

(SCHLATTER *et al.*, 1981) et le prélèvement des échantillons des principaux horizons. Au total, 92 échantillons de sol ont été analysés au laboratoire. L'étude du profil du sol a considéré le type d'humus, le drainage externe, le drainage interne, la profondeur effective, la profondeur de la nappe phréatique, la profondeur de la roche-mère et, pour chaque horizon, les aspects suivants : l'épaisseur, la couleur (avec la charte de Munsell), le pH, la texture, la structure, le type de dépôt et

la présence de cailloux, de racines, d'humidité et de gley.

Pour l'horizon A (présent dans tous les 33 profils) et pour l'humus (présent seulement dans quelques profils), on a fait des analyses physiques et chimiques plus complètes (texture, pH, matière organique, P, K, Ca, Mg, CEC, B, Cu, Fe, Mn et Zn). La quantité d'azote de ces mêmes horizons a été estimée à partir de la matière organique. Pour l'horizon B (présent dans 29 profils),

on a analysé la texture, le pH, la matière organique, les oligoéléments Al et Fe. Pour l'horizon C (présent dans 21 profils), on a analysé seulement la texture. Les analyses effectuées sont décrites dans SALINAS et GARCÍA (1985) et I.C.A. (1989). Les sols ont été ensuite classifiés suivant le système américain (U.S.D.A., 1975), en usage en Colombie.

Les données de toutes les variables abiotiques ont été soumises à une analyse en composantes principales



(HAIR *et al.*, 1992) à l'aide du logiciel SAS (SAS Institute, 1990) pour sélectionner les variables abiotiques qui expliquent le mieux les variations entre les placettes. Avec les variables choisies, on a appliqué la méthode d'analyse de groupement à liens de Ward (HAIR *et al.*, 1992), pour établir les groupes de placettes qui ont une similarité du point de vue géographique, climatique, physiographique et édaphique.

□ Etude de la végétation

Dans le but de connaître l'environnement naturel des peuplements d'aulne, on a effectué dans chaque placette le relevé de la végétation (abondance-dominance et sociabilité) d'après BRAUN-BLANQUET (1964, *in* : MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG, 1974), en stratifiant la végétation verticalement selon l'échelle de Payette et Gauthier (1972). Ce type de stratification verticale est très valable dans les forêts tropicales avec dominance d'une ou deux espèces (SALAS, 1987), comme c'est le cas des forêts d'aulnes. A partir des données de fréquence et de recouvrement des espèces présentes dans chacune des strates, on a fait les analyses de groupement à liens intermédiaires (LEGENDRE, LEGENDRE, 1984).

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

On a effectué les mesures de hauteur et de D.H.P. et la récolte des spécimens botaniques sur trois arbres d'aulne de la strate dominante, choisis de façon aléatoire dans chaque placette. Dans chacun des 99 spécimens botaniques récoltés, on a mesuré les variables des clés taxonomiques de FURLOW (1979), soit la longueur et la largeur des feuilles, la longueur et le diamètre des pétioles, la longueur et le diamètre des strobiles, la longueur et le diamètre des pédoncules ; on a compté ensuite le nombre de nervures latérales par feuille et de dents principales par

centimètre de bordure. Pour sélectionner les variables qui expliquent le mieux les variations entre les provenances, on a effectué l'analyse en composantes principales à l'aide du logiciel SAS (SAS Institute, 1990) sur les variables morphologiques, la variable strate, la hauteur et le diamètre, la densité basale et le coefficient de déformation du bois. Avec les variables retenues, on a appliqué la méthode d'analyse de groupement à liens de Ward (HAIR *et al.*, 1992).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

ZONES DE VIE

D'après la classification de zones de vie de HOLDRIDGE (1967), l'aulne a été trouvé dans cinq formations végétales (tableau I), les mêmes que celles énumérées par PARENT (1989), à l'exception de la forêt pluviale montagnarde (fp-M), absente dans notre étude. En général, la cordillère centrale (stations 1 à 5) s'est avérée humide alors que le massif du sud (station 6) est assez sec. Dans la cordillère orientale, les zones sèches prédominent (stations 8, 9, 10 et 11). L'extrême-sud de la même cordillère (station 7) est plus humide, semblable à la cordillère centrale.

UNITÉS PÉDOLOGIQUES

Il y a trois types principaux de sols dans les zones échantillonnées : sols dérivés de cendres volcaniques, sols originaires de dépôts alluviaux-colluviaux et sols d'origine organique (tableau II).

Les sols dérivés de cendres volcaniques andésitiques se trouvent sur des pentes d'inclinaison variable, en relief montagnard, aux altitudes intermédiaires et hautes de la cordillère centrale (stations 1 à 5) et des stations 7 et 10 de la cordillère orientale. Ces sols se sont développés à partir de roches pyroplastiques composées de cendres volcaniques, elles-mêmes couvertes de cendres volcaniques (LUNA, CARLHOUN, 1973 ; I.G.A.C., 1979). D'après la classification américaine (U.S.D.A., 1975), ils appartiennent à l'ordre taxonomique des Inceptisols, sous-ordre des Tropepts (sous-groupes Andic Dystropepts, Andic Humitropepts et Typic Humitropepts) et sous-ordre des Andepts (sous-groupes Typic Vitrandepts et Typic Dystrandeps). Selon la classification française (DUCHAUFOR, 1977), ils sont dans la classe des sols faiblement ferralitiques, fortement désaturés en B, humifères ou peu humifères, rajeunis par des apports de cendres volcaniques et de sols peu évolués d'ablation.

TABLEAU I
RÉPARTITION DES PLACETTES D'ÉCHANTILLONNAGE
DANS LES ZONES DE VIE DE HOLDRIDGE (1967)

Zones de vie	Station (Placettes)
Forêt sèche - montagnarde basse (fs-MB)	8 (20-21) + 10 (23)
Forêt humide - montagnarde (fh-M)	8 (19) + 10 (22) + 11 (25)
Forêt humide - montagnarde basse (fh-MB)	2 (5-6) + 6 (16-17-18) + 7 (13-14-15) + 11 (26-27) + 9 (28-30) + 5 (31-32-33)
Forêt mouilleuse - montagnarde (fm-M)	2 (4) + 10 (24) + 9 (29)
Forêt mouilleuse - montagnarde basse (fm-MB)	1 (1-2-3) + 3 (7-8-9) + 4 (10-11-12)

TABEAU II
RÉPARTITION DES PLACETTES D'ÉCHANTILLONNAGE
DANS LES TYPES DE SOL

Type de sol (Ordre/Sous-ordres)	Station (Placettes)
Sols dérivés de cendres volcaniques (Inceptisols : Tropepts/Andepts)	1 (1-2-3) + 2 (4-5) + 3 (11-12) + 4 (8-9) + 5 (31-32-33) + 7 (13-14-15) + 8 (21) + 10 (22-23-24) + 11 (25)
Sols originaires de dépôts alluviaux-colluviaux (Entisols : Fluvents/Orthents)	2 (6) + 3 (10) + 4 (7) + 6 (16-17) + 9 (28-30) + 11 (26-27)
Sols d'origine organique lacustre (Histosols : Saprists/Folists)	6 (18) + 8 (19-20) + 9 (29)

La bonne adaptation de l'aulne de Colombie à ces types de sols avait déjà été rapportée par divers auteurs (MUÑOZ, 1971 ; SMIT, 1971). VALLE et GONZÁLEZ (1988) les ont définis comme Andepts récents. Autant en Amérique Centrale qu'au Mexique, toutes les espèces d'aulne présentes poussent sur des sols volcaniques (Dystrandeps et autres) peu développés (WADSWORTH, 1960 ; CRUZ, VALDÉS, 1990).

Les sols originaires de dépôts alluviaux-colluviaux se sont développés à partir de dépôts alluviaux et colluviaux récents, quelquefois avec des écoulements fluvio-volcaniques, sur des pentes légères et un relief montagnard, aux altitudes intermédiaires des cordillères centrale et orientale (LUNA, CARLHOUN, 1973 ; CAMACHO *et al.*, 1975 ; I.G.A.C., 1984). Ils appartiennent à l'ordre taxonomique des Entisols, sous-ordre des Fluvents, sous-groupe Typic Tropofluvents et au sous-ordre des Orthents, sous-groupe Typic Troporthents (U.S.D.A., 1975). Selon la classification française (DUCHAUFOR, 1977), ils sont dans la classe de sols peu évolués, d'apport alluvial, à faible évolution hydromorphe, humifères ou peu humifères, et sols colluviaux humifères ou peu humifères.

WADSWORTH (1960) et MUÑOZ (1971) rapportent que l'aulne pousse aussi sur ces types de sols d'origine alluviale-colluviale, mais ils ne donnent pas le détail de leur classification.

Les sols d'origine organique se sont développés sur des dépôts organiques d'origine lacustre récente, avec pentes presque nulles, relief plat, sur le plateau central de la cordillère orientale (I.G.A.C., 1984) et sur le massif du sud de Colombie (CAMACHO *et al.*, 1975), quelquefois avec des apports fluvio-volcaniques (LUNA, CARLHOUN, 1973). Ces sols appartiennent à l'ordre taxonomique des Histosols, sous-ordre des Saprists, sous-groupe Typic Troposaprists, et au sous-ordre des Folists, sous-groupe Typic Tropofolists (U.S.D.A., 1975). Selon la classification française (DUCHAUFOR, 1977), ils sont dans la classe de sols hydromorphes apparentés, auxquels appartiennent les planosols humifères (molliques). Dans la même région de la station 6, SALAS (1987) a trouvé aussi de l'humus du type moder et des horizons organiques avec une moyenne d'environ 50 cm de profondeur.

D'après l'analyse en composantes principales (HAIR *et al.*, 1992) ap-

pliquée à 32 variables géographiques, climatiques et édaphiques, on peut retenir quatre facteurs pour expliquer au moins 50 % de la variance totale.

- **Le facteur 1**, celui qui exprime la relation la plus forte entre les variables environnementales, comprend des variables de type physiographique (relief et pente) et de type édaphique (drainages externe et interne et dépôt).
- **Le facteur 2**, le deuxième en importance, comprend aussi deux types de variables : d'une part, géo-

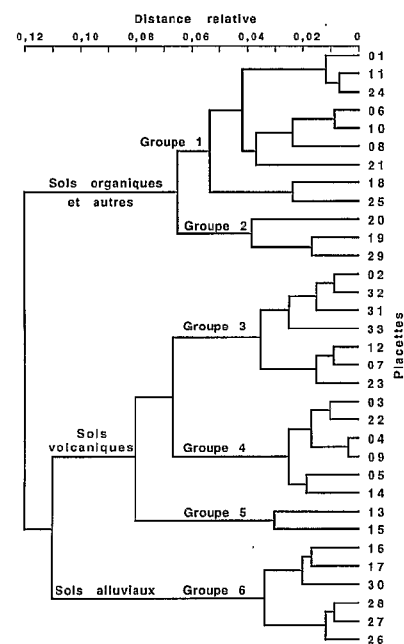


Figure 2. Groupement des placettes selon les variables édaphiques et physiographiques (groupement à liens de Ward). Voir le texte pour la définition des groupes de sols. La répartition des placettes dans les stations apparaît dans les tableaux I à III. *Grouping of sample plots according to edaphic and physiographic variables (Ward link cluster analysis). See the text for the definition of soil groups. The arrangement of sample plots in the stations is given in tables I to III.*

graphiques (latitude et longitude) et d'autre part édaphiques (pH et matière organique de l'horizon A, pH et Fe de l'horizon B).

- **Le facteur 3** comprend des cations (Ca et Mg) et la CEC.

- **Le facteur 4** comprend la texture et le K de l'horizon A, ainsi que la texture et l'Al de l'horizon B. Dans ce cas, la plupart des variables chimiques de sols ne sont pas importantes pour expliquer les différences entre les placettes.

La méthode d'analyse de groupement qui a réuni le mieux les placettes du point de vue des conditions édaphiques et physiographiques est la méthode à liens de Ward (HAIR *et al.*, 1992). Cette analyse, appliquée aux variables édaphiques et physiographiques sélectionnées à partir des quatre premiers facteurs de l'analyse en composantes principales, permet de distinguer trois groupes de placettes sur la base de niveaux de similarité de 25 % et plus (fig. 2) : le premier comportant les sols d'origine organique (Histosols), en plus des sols d'origines diverses, le deuxième comportant la plupart des sols d'origine volcanique (Inceptisols) et le troisième comportant la plupart de sols d'origine alluviale (Entisols). Sur la base de niveaux de similarité de 50 % et plus, on trouve six groupes de placettes :

- **Le groupe 1** réunit des placettes avec des sols de diverses origines, mais ce sont les sols les plus perturbés par l'érosion ou par des apports alluviaux ou colluviaux très récents.

- **Le groupe 2** comporte la plupart des sols organiques (Histosols).

- **Le groupe 3** comporte des sols volcaniques (Inceptisols), principalement localisés en moyenne altitude dans la cordillère centrale.

- **Le groupe 4** comporte des sols volcaniques (Inceptisols), la plupart localisés dans les plus hautes altitudes échantillonnées dans la cordillère centrale.

- **Le groupe 5** réunit deux placettes de la station 7 (sud de la cordillère orientale), qui ont des sols volcaniques (Inceptisols) très peu perturbés et avec de hauts pourcentages de matière organique sur les horizons superficiels.

Le groupe 6 comporte tous les sols alluviaux (Entisols) des stations 6 (massif du sud), 9 et 11 (cordillère orientale).

En conséquence, les groupements qui résultent de cette analyse sont presque identiques à ceux de la classification américaine (U.S.D.A., 1975).

ASSOCIATIONS VÉGÉTALES

Dans les peuplements d'aulnes échantillonnés, on a trouvé environ 200 espèces végétales. Au niveau des placettes, le nombre de taxons varie entre 8 et 30 et la densité d'aulnes entre 4 et 45 (soit entre 100 et 1 125 à l'hectare). Quant au nombre d'espèces par placette et à la densité d'aulnes, il n'y a pas eu de tendance particulière ni par rapport à l'altitude ou à la latitude, ni entre les cordillères. La régénération naturelle des aulnes est très abondante dans les placettes où l'évolution de la forêt est moins avancée et où il n'existe pas de pâturage par le bétail.

L'analyse de liens intermédiaires a permis de faire six groupes de placettes ou d'associations végétales (fig. 3) sur la base de niveaux de similarité de 25 % et plus. On peut regrouper ces associations en deux types de formations : les forêts ouvertes (groupes A, B, C) et les forêts fermées (groupes D, E, F). Les groupes A et B sont composés d'une strate herbacée basse à *Pennisetum*

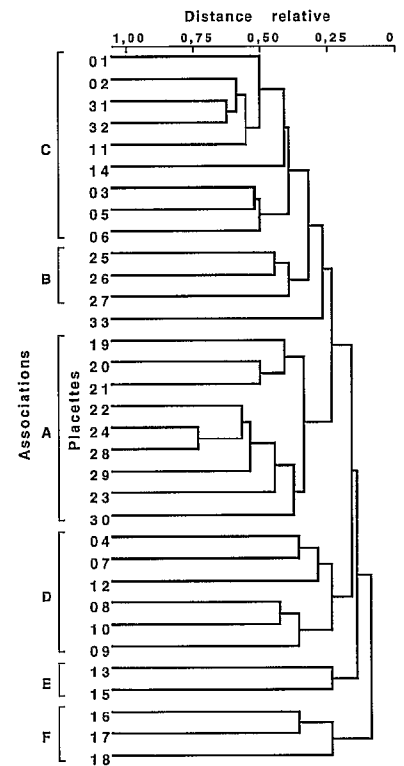


Figure 3. Groupement des placettes selon les relevés de végétation (groupement à liens intermédiaires). Voir le texte pour la définition des associations végétales. La répartition des placettes dans les stations apparaît dans les tableaux I, II et III.
Grouping of sample plots according to vegetation surveys (intermediate link cluster analysis). See the text for the definition of vegetal associations. The arrangement of sample plots in the stations is given in tables I, II and III.

clandestinum Hochst. et/ou à *Holcus lanatus* L., plus ou moins abondante, des strates arbustive basse et arbustive haute et, parfois, d'une strate arborée basse. Les groupes C, D, E et F comprennent en général des strates arbustive basse et arbustive haute, en plus des strates arborée basse, arborée moyenne et souvent arborée haute, où l'aulne occupe aussi une position dominante ou co-dominante. On observe, en plus, que l'aulne se trouve dans des

TABLEAU III
RÉPARTITION DES PLACETTES D'ÉCHANTILLONNAGE
DANS LES ASSOCIATIONS VÉGÉTALES
CHEZ L'AULNE DE COLOMBIE

Groupe	Aulnaie acuminée	Station (Placettes)
A	à <i>Pennisetum</i> et/ou <i>Holcus</i>	10 (22-23-24) + 9 (28-29-30) + 8 (19-20-21)
B	à <i>Pennisetum</i> et <i>Bryophyllum</i>	11 (25-26-27)
C	à <i>Pennisetum</i> et <i>Miconia</i>	1 (1-2-3) + 2 (5-6) + 3 (11) + 7 (14) + 5 (31-32-33)
D	à <i>Chusquea</i> et/ou <i>Salvia</i>	4 (7-8-9) + 3 (10-12) + 2 (4)
E	à <i>Tibouchina</i>	7 (13-15)
F	à <i>Weinmannia</i>	6 (16-17-18)

conditions où la végétation est très perturbée. On le constate par la présence fréquente des espèces exotiques *Pennisetum clandestinum* Hochst. et *Holcus lanatus* L. ou parfois d'*Eucalyptus globulus* Labill. L. et *Fraxinus chinensis* Roxb. parmi d'autres, aussi bien que par la présence d'espèces indigènes typiques de la végétation secondaire, telles que *Chusquea scandens* Kunth.

On n'a pas trouvé de relation entre l'altitude et les associations végétales d'*Alnus*, aux étages altitudinaux étudiés, sauf dans un cas. Même s'il y a plusieurs taxons différents entre les étages altitudinaux montagnard-bas et montagnard (divisés par la limite de 3 000 m d'après HOLDRIDGE, 1967), l'importance relative de la plupart de ces espèces est très basse. Les différences entre les cordillères et entre les stations, dues principalement aux effets des sols et de la précipitation, sont plus importantes au niveau de la composition floristique. Les associations A, C et D sont les plus fréquentes et les plus répandues. Les trois autres associa-

tions sont exclusives du même nombre de stations :

□ **Aulnaie acuminée à *Pennisetum* et/ou *Holcus***

Cette association se trouve dans les trois stations intermédiaires de la cordillère orientale. Les zones de vie existantes sont les plus sèches chez l'aulne, soit fs-MB, fh-MB et fh-M (cf. tableau I pour les sigles). Elle se trouve sur des sols d'origine organique et alluviale, imparfaitement drainés et avec des pentes légères, excepté pour les placettes de la station 10. Il s'agit de forêts d'*Alnus acuminata* H.B.K. très ouvertes, dans lesquelles la principale espèce associée est *Pennisetum clandestinum* Hochst., au-dessous de 2 900 m. Au-dessus de cette altitude, cet herbage est remplacé par *Holcus lanatus* L. C'est la seule association dans laquelle l'altitude a influencé significativement la composition des espèces végétales.

□ **Aulnaie acuminée à *Pennisetum* et *Bryophyllum***

Cette association se trouve exclusivement sur les sols alluviaux et collu-

viaux, imparfaitement drainés et avec pentes légères de la seule station échantillonnée au Venezuela. Elle se localise aussi dans des zones de vie relativement sèches, soit fh-MB et fh-M. Il s'agit de forêts d'aulnes ouvertes, associées à l'espèce arbustive *Bryophyllum pinnatum* (Lam.) S. Kurz, en plus de *Pennisetum clandestinum* Hochst., et en état d'évolution vers des aulnaies pures. La vitesse de cette évolution dépend probablement de l'intensité du pâturage par le bétail, celui-ci étant un facteur à considérer dans l'expansion des forêts d'aulnes selon GRAU (1985).

□ **Aulnaie acuminée à *Pennisetum* et *Miconia***

C'est l'association la plus fréquente dans plusieurs stations de moyenne altitude de la cordillère centrale. Les zones de vie sont plus humides pour cette association, toutes les placettes se situant dans fh-MB (avec des précipitations > 1 500 mm) et dans fm-MB. Elle se trouve exclusivement sur des sols d'origine volcanique, la plupart modérément bien drainés et avec des pentes variant de légères à très fortes. Il s'agit aussi de forêts d'aulnes ouvertes, mais avec une proportion plus importante d'autres espèces arborées et arbustives, dont *Miconia spp.*, particulièrement *M. theaezans* (Bonpl.) Cogn. Le pâturage par le bétail est moins fréquent dans cette association.

□ **Aulnaie acuminée à *Chusquea* et/ou *Salvia***

C'est une association très fréquente dans les stations intermédiaires de la cordillère centrale, autant dans les sols d'origine volcanique bien drainés et à pentes très fortes que d'origine alluviale-colluviale, modérément bien drainés et à pentes légères ou fortes. Elle se trouve presque exclusivement dans la zone de vie fm-MB. Il s'agit de forêts d'aulnes très fermées avec la présence abondante de *Chusquea*

scandens Kunth. (graminée haute indicatrice d'intervention humaine récente) ou de *Salvia* sp. en certains cas, due à l'humidité élevée du site.

□ **Aulnaie acuminée à *Tibouchina***

Cette association se trouve exclusivement dans les sols d'origine volcanique, bien drainés et à pentes très fortes de la station la plus au sud de la cordillère orientale. On y trouve la zone de vie fh-MB. Il s'agit aussi de forêts d'aulnes très fermées, associées principalement à *Tibouchina grossa* (L. f.) Cogn. et en état d'évolution vers des aulnaies pures.

□ **Aulnaie acuminée à *Weinmannia***

Cette association se trouve exclusivement dans les sols d'apports alluviaux-colluviaux de la station échantillonnée dans le massif du sud et dans les sols organiques d'origine lacustre de la même station. Ces sols sont imparfaitement drainés, les pentes sont très légères et la zone de vie présente est fh-MB. Il s'agit de forêts d'aulnes fermées, associées principalement à l'espèce arborée *Weinmannia sibundoya* et en état avancé d'évolution vers des forêts mixtes. SALAS (1987) avait déjà rapporté des forêts presque pures de l'association *Alnus-Weinmannia* dans la même région.

Pour ce qui est de la sociabilité d'*Alnus acuminata* H.B.K. en Colombie, d'après les données obtenues dans les relevés de végétation, cette espèce présente un comportement grégaire, particulièrement dans les strates dominantes de chaque placette. En général, l'aulne forme des couples ou des groupes petits ou grands dans toutes les strates arborées existantes (haute, moyenne et basse). Par contre, dans les strates sous-dominantes, surtout dans les strates arbustives (haute et basse), mais parfois aussi dans la strate arborée basse, il y a des individus isolés.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

D'après l'analyse en composantes principales appliquée à 17 variables morphologiques, il est suffisant de retenir deux facteurs pour tenir compte d'au moins 50 % de la variance totale.

• **Le facteur 1** comprend les variables qui expliquent le mieux les différences morphologiques entre placettes et entre individus. Ces variables sont relatives à la grandeur des feuilles (longueur et largeur des feuilles et longueur des pétioles), en

plus de la variable décrivant le port arbre/arbuste.

• **Le facteur 2**, le deuxième en importance, comprend les variables relatives à la dimension de l'arbre (diamètre, hauteur et strate), en plus de la variable densité stationnelle d'aulnes.

L'analyse de groupement à liens de Ward a permis de distinguer deux groupes de placettes (fig. 4) :

– **Le groupe 1** comporte presque la totalité des placettes des stations 8,

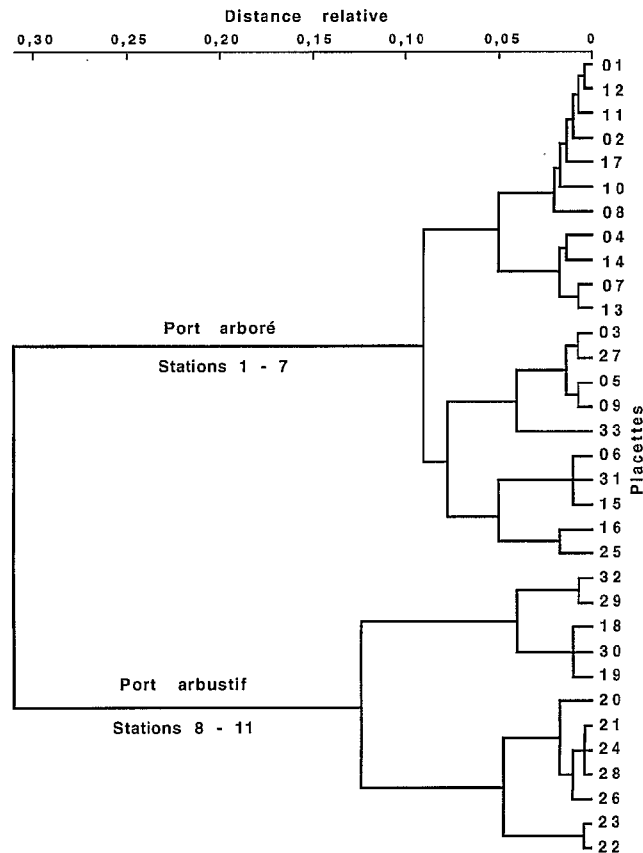


Figure 4. Groupement des placettes selon les variables morphologiques (groupement à liens de Ward). Voir le texte pour la définition du port arboré et du port arbustif. La répartition des placettes dans les stations apparaît dans les tableaux I, II et III.
Grouping of sample plots according to morphological variables (Ward link cluster analysis). See the text for the definition of the tree growth habit and the shrub growth habit. The arrangement of sampling plots in the stations is given in tables I, II and III.

9, 10 et 11 de la cordillère orientale. Les aulnes de ce groupe ont des tiges multiples, tordues et avec des branches abondantes et dépassent rarement 10 m de hauteur, tout comme dans les régions sèches du Guatemala (CELADA, 1985).

– **Le groupe 2** comporte la plupart des placettes des stations 1, 2, 3, 4 et 5 de la cordillère centrale, la station 6 du massif du sud et la station 7 de la cordillère orientale. Les aulnes de ce groupe ont des tiges simples et rectilignes, à embranchement haut et peuvent atteindre 40 m de hauteur et 70 cm de D.H.P.

D'après ces résultats, les aulnes de la cordillère orientale, au nord de l'équateur climatique (environ 4° N : GUHL, 1968), présentent des caractéristiques morphologiques différentes du reste de l'espèce en Colombie. Ces différences sont suffisantes pour les séparer en deux taxons. Plusieurs auteurs se sont prononcés en faveur de l'existence de sous-espèces ou variétés différentes entre les deux régions. Notamment SMIT (1971), ainsi que VALLE et GONZÁLEZ (1988) ont fait référence

à un écotype de port arboré haut, avec très peu de pubescence, distribué sur la cordillère centrale, qu'on appelle à tort « *Alnus jorullensis* », et à un autre d'une croissance moindre, avec port arbustif et plus de pubescence, qui se trouve sur le plateau de la cordillère orientale et à Mérida au Venezuela qu'ils appelaient *Alnus ferruginea* [= *Alnus acuminata* H.B.K. ssp. *acuminata* (de Furlow)]. En fait, FURLOW (1979), pour son étude systématique, a examiné plusieurs spécimens de la cordillère orientale mais seulement un échantillon de la cordillère centrale et un autre du massif du sud. Ce dernier auteur laisse ouverte la possibilité que d'autres sous-espèces ou variétés pourraient apparaître en plus d'*Alnus acuminata* H.B.K. ssp. *acuminata* en Amérique du Sud, étant donné sa grande étendue le long des Andes et leurs variations morphologiques presque continues.

CONCLUSIONS

Le port arbustif d'*Alnus* se trouve dans les zones de vie fs-MB, fh-MB et fh-M, où la précipitation est la

moins abondante (< 1 500 mm), sur des sols organiques et alluviaux à la topographie plane et à drainage très lent, à nappe phréatique superficielle, et principalement dans l'association aulnaie acuminée à *Pennisetum* et/ou *Holcus* et dans une seule station d'aulnaie acuminée à *Pennisetum* et *Bryophyllum*. Pour sa part, le port arboré se retrouve dans les zones de vie fh-MB, fm-MB et fm-M, sous des précipitations de 1 500 à 2 500 mm, sur des sols d'origine volcanique et alluviaux-colluviaux à pentes variables, à drainage rapide et nappe phréatique profonde (avec quelques exceptions), et principalement dans les associations aulnaie acuminée à *Pennisetum* et *Miconia*, aulnaie acuminée à *Chusquea* et/ou *Salvia*, aulnaie acuminée à *Tibouchina* et aulnaie acuminée à *Weinmannia*.

Par rapport aux caractères morphologiques de l'aulne menant à son identification, l'analyse en composantes principales a permis de trouver les variables qui expliquent le mieux les différences morphologiques entre placettes et entre individus. En gros, le premier grou-

Aulnes du type arbustif dans la cordillère orientale (3 030 m d'altitude, Guasca, Colombie). Dans cette station, la hauteur maximale des aulnes est de 9 m et le diamètre de 11 cm.
Shrub-habit alders in the eastern cordillera (3,030 m altitude, Guasca, Colombia). In this station, the maximum alder height is 9 m and the diameter 11 cm.





Aulnes du type arboré dans la cordillère centrale (2 350 m d'altitude, Pijao, Colombie). Dans cette station, on y trouve des aulnes jusqu'à 22,5 m de hauteur et 70 cm de diamètre.

Tree-habit alders in the central cordillera (2 350 m altitude, Pijao, Colombia). In the station, there are alders up to 22.5 m tall and 70 cm in diameter.

pe de variables est relatif à la grandeur des feuilles et le second à la dimension de l'arbre. L'analyse de groupement a établi deux groupes de populations qui sont différentes du point de vue morphologique. D'une part, on trouve les aulnes de port arboré au long de la cordillère centrale, le massif du sud et le sud de la cordillère orientale qui sont appelés à tort « *Alnus jorullensis* ». D'autre part, on trouve les aulnes de port arbustif dans la cordillère orientale (entre 4° et 9° N) qui seraient *Alnus acuminata* H.B.K. ssp. *acuminata*.

Ces observations et analyses portent à conclure qu'il y a soit deux écotypes du même taxon, soit deux taxons différents d'*Alnus* en Colombie, le premier caractérisé par un port arbustif et le second par un port arboré. □

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier la « *Compañía Fosforera Colombiana* » et « *Servicios y Consultoría Ltda.* » pour leur appui financier et logistique pendant l'échantillonnage et la récolte des données en Colombie. Ils remercient aussi le Dr. MIROSLAV

M. GRANDTNER pour ses recommandations au début de la recherche, Mme María Elena GARCÍA pour son aide sur le terrain et M. Sylvain BOISCLAIR pour son assistance statistique.

▷ G. RESTREPO-URIBE
Apartado Aéreo 1515
MEDELLIN
Colombie

▷ P. BELLEFLEUR
Centre de recherche en biologie forestière
Faculté de foresterie et de géomatique
Université, Laval
Ste-Foy, QUÉBEC,
Canada, G1K 7P4

R E F E R E N C E S B I B L I O G R A P H I Q U E S

- BAUER J., JON-LLAP R., RESTREPO G., WEBB D. B., 1987.
Investigación de apoyo a programas de plantación con especies leñosas de uso múltiple en la zona alta-andina, 55 p. In : IUFRO (ed.). Taller sobre planificación de la investigación forestal en América Latina tropical. Huaraz (Perú) julio 1-9, 1987.
- BÉGUÉ L., 1965.
Chronique phytogéographique. Les formations végétales de la Colombie. Bois Forêts Tropiques n° 102, p. 63-70.
- CAMACHO P., 1983.
The effect of major environmental factors of growth rates of five important tree species in Costa Rica. M. Sc. thesis. Corvallis, USA, Oregon State Univ., 127 p.
- CAMACHO J., CORTÉS (M. A.), LÓPEZ A., 1975.
Estudio general de suelos de los municipios de El Tambo, Pupiales, Pasto, Túquerres y otros del centro y sur (Depto. de Nariño). Tomo 3. Bogotá, Colombia, I.G.A.C.
- CARLSON P.J., DAWSON J. O., 1985.
Soil nitrogen changes, early growth, and response to soil internal drainage of a plantation of *Alnus jorullensis* in the Colombian highlands. Turrialba, vol. 35, n° 2, p. 141-150.
- CELADA A., 1985.
Crecimiento de *Alnus acuminata* H.B.K. (aliso) en Palestina de Los Altos, Quetzaltenango, Guatemala. C'Chilaj Rxin Sii, n° 7, p. 2-3.
- CORTÉS A., CORTÉS M. A., PALACINO A. M., 1982.
Los suelos de las cordilleras andinas y su aptitud de uso. Bogotá, Colombia, I.G.A.C., 48 p.
- CRUZ R., VALDÉS M., 1990.
Ecological aspects of the actinorhizal plants growing in the basin of Mexico. Nitrogen Fixing Tree Res. Rep., n° 8, p. 42-47.
- DUCHAUFOR P., 1977.
Pédologie 1. Pédogénèse et classification. Tome 1. Paris, France, Masson, 477 p.
- ESPINAL L. S., 1965.
Notas sobre la vegetación del Depto. de Boyacá. Bogotá, Colombia, I.G.A.C., 131 p.
- ESPINAL L. S., 1982.
Páramo de Guanacas de Totoró a Inza (Depto. del Cauca). Crónica For. Medio Ambiente, vol. 2, n° 1-2, p. 79-85.
- EWEL J. J., MADRIZ A., 1968.
Zonas de vida de Venezuela. Caracas, Venezuela, Ministerio de Agricultura y Cria, 265 p.
- FURLOW J. J., 1979.
The systematics of the American species of *Alnus* (Betulaceae). Rhodora, vol. 81, n° 825-826, p. 1-121, 151-248.
- GRAU A., 1985.
La expansión de los bosques de aliso del cerro [*Alnus acuminata* ssp. *acuminata*] en el noroeste de Argentina. Lilloa, vol. 36, n° 2, p. 237-248.
- GUHL E., 1968.
Los páramos circundantes de la Sabana de Bogotá, su ecología y su importancia para el régimen hidrológico de la misma. Colloquium Geogr., n° 9, p. 195-212.
- HAIR J. F. Jr., ANDERSON R. E., TATHAM R. L., BLACK W. C., 1992.
Multivariate data analysis with readings. New York, USA, 3rd ed. MacMillan, 544 p.
- HALL R. B., MAYNARD C. A., 1979.
Considerations in the genetic improvement of alder. In : Gordon, J. C., C. T. Wheeler and D. A. Perry (eds.). Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests. Corvallis, USA, Oregon State Univ., p. 95-110.
- HOLDRIDGE L. R., 1951.
The alder, *Alnus acuminata*, as a farm timber tree in Costa Rica. Caribbean For., vol. 12, n° 2, p. 47-53.
- HOLDRIDGE L. R., 1967.
Life zone ecology. Rev. ed. San José, Costa Rica, Tropical Science Center, 206 p.
- HUECK K., 1966.
Die Wälder Südamerikas. Ökologie, Zusammensetzung und wirtschaftliche Bedeutung. Stuttgart, Deutschland, Gustav Fischer Verlag, 424 p.
- I.C.A., 1989.
El análisis de suelos, plantas y aguas para riego. I.C.A., Bogotá (Colombia), 253 p.
- I.G.A.C., 1979.
Estudio general de suelos de los municipios de Manizales, Aranzazu, Neira, Palestina, La Merced y Villamaría (Depto. de Caldas). Bogotá, Colombia, I.G.A.C., 229 p.
- I.G.A.C., 1984.
Suelos del Depto. de Boyacá. Bogotá, Colombia, I.G.A.C., 70 p.
- LAMB F. B., BRISCOE C. B., ENGLERTH G. H., 1960.
Recent observations on forestry in tropical America. Caribbean For., vol. 21, n° 1-2, p. 46-59.
- LAMPRECHT H., 1989.
Silviculture in the tropics. Tropical forest ecosystems and their tree species. Possibilities and methods for their long-term utilization. Transl. of the German by J. Brose, S. Conn and G.G. Woods-Schank. Eschborn, Germany, G.T.Z., 296 p.
- LEGENDRE L., LEGENDRE P., 1984.
Ecologie numérique. 2. La structure des données écologiques. Masson, Paris, France, 335 p.
- LEYVA A., CESCAS M., 1980.
Árboles de la Sabana de Bogotá. Bogotá, Colombia, Uniandes, s.p.
- LUNA C., CARLHOUN F. G., 1973.
Suelos derivados de ceniza volcánica del Depto. de Nariño. Bogotá, Colombia, I.G.A.C., 159 p.
- MATTEUCCI S. D., COLMA A. 1982.
Metodología para el estudio de la vegetación. Washington, USA, O.E.A., 168 p.



- MUELLER-DOMBOIS D., ELLENBERG H., 1974.
Aims and methods of vegetation ecology. New York, USA, Willey & Sons, 547 p.
- MUÑOZ V. M., 1971.
Apuntes sobre generalidades y manejo de plantaciones de *Alnus jorullensis* H.B.K., 7 p. In : Foro de corporaciones forestales, 3. Seminario sobre el *Alnus jorullensis*. Manizales (Colombia), septiembre 23-26, 1971.
- MURAI S., 1964.
Phytotaxonomical and geobotanical studies on gen. *Alnus* in Japan. 3. Taxonomy of whole world species and distribution of each section. Bull. Govt. Forest Exp. Sin. (Tokyo), n° 171, p. 1-107.
- PARENT G., 1989.
Guía de reforestación. Bucaramanga, Colombia, C.D.M.B./A.C.D.I./Roche, 214 p.
- PAYETTE S., GAUTHIER L., 1972.
Les structures de végétation : interprétation géographique et écologique, classification et application. Naturaliste Can., vol. 99, n° 1, p. 1-26.
- PÉREZ E., 1990.
Plantas útiles de Colombia. 14e ed. Medellín, Colombia, Victor Hugo, 831 p.
- SALAS G. de las, 1987.
Suelos y ecosistemas forestales, con énfasis en América tropical. San José, Costa Rica, I.I.C.A., 447 p.
- SALINAS J. G., GARCÍA R., 1985.
Métodos químicos para el análisis de suelos ácidos y plantas forrajeras. Palmira, Colombia, C.I.A.T., 83 p.
- SAS INSTITUTE, 1990.
SAS/STAT user's guide, version 6. 4th ed. Cary, USA, SAS Institute, 2 vol., 1 686 p.
- SCHLATTER J. E., GREZ R., GERDING V., 1981.
Manual para el reconocimiento de suelos. Valdivia, Chile, Universidad Austral de Chile, 81 p.
- SMIT G. S., 1971.
Notas silviculturales sobre el *Alnus jorullensis* de Caldas, Colombia. Turrialba, vol. 21, n° 1, p. 83-88.
- TORTORELLI L. A., 1956.
Maderas y bosques argentinos. Buenos Aires, Argentina, A.C.M.E./S.A.C.I., 910 p.
- U.S.D.A., 1975.
Soil taxonomy. A basic system of soil classification for making and interpreting Soil Surveys. Washington, USA, U.S.D.A., 754 p.
- VALLE J. I. del, GONZÁLEZ H., 1988.
Rendimiento y crecimiento del cerezo (*Alnus jorullensis*) en la región central andina, Colombia. Revta. Fac. Nac. Agron., vol. 41, n° 1, p. 61-91.
- WADSWORTH F. H., 1960.
Records of forest plantations growth in Mexico, the West Indies, and Central and South America. Caribbean For., vol. 21, suppl., p. 1-170.

R É S U M É

LES AULNES DES ANDES DE COLOMBIE : ÉCOLOGIE ET IDENTIFICATION

Cette étude vise à définir l'environnement des aulnes de Colombie et à déterminer si les variations phénotypiques correspondent à un ou plusieurs taxons. D'après les résultats obtenus, les peuplements naturels d'*Alnus* dans les cordillères centrale et orientale sont localisés entre 2 000 et 3 300 m d'altitude, dans les zones de vie de Holdridge fs-MB, fh-MB, fm-MB, fh-M et fm-M, sur des sols d'origine volcanique, alluviale-colluviale et organique, associés principalement aux genres *Pennisetum*, *Holcus*, *Chusquea*, *Salvia*, *Bryophyllum*, *Miconia*, *Tibouchina* et *Weinmannia*, autant dans des forêts ouvertes que dans des forêts fermées. Il existe deux groupes morphologiquement différents : les aulnes de port arboré le long de la cordillère centrale, du massif du sud et du sud de la cordillère orientale, qui sont appelés à tort « *Alnus jorullensis* » et les aulnes de port arbustif dans la cordillère orientale (entre 4° et 9° N) qui seraient *Alnus acuminata* H.B.K. ssp. *acuminata*.

Mots-clés : Ecologie forestière. Taxonomie. Altitude. *Alnus acuminata*. Colombie.

A B S T R A C T

THE ANDEAN ALDERS OF COLOMBIA : ECOLOGY AND IDENTIFICATION

The aim of our study is to define the environment of alders of Colombia and to determine whether phenotypical variations reflect one or more taxa. The natural populations of *Alnus* in the central and eastern Cordilleras are located between 2,000 and 3,300 m. According to Holdridge's (1967) classification system, alder occurs in the following life zones : df-LM, mf-LM, wf-LM, mf-M, and wf-M. It grows in three soil types : volcanic, alluvial-colluvial, and organic. It is mainly associated with *Pennisetum*, *Holcus*, *Chusquea*, *Salvia*, *Bryophyllum*, *Miconia*, *Tibouchina*, and *Weinmannia*. There are two morphologically different groups : the tree-habit alders in the central Cordillera, southern highlands and southern eastern Cordillera, which are named erroneously « *Alnus jorullensis* » and the shrub-habit alders in the eastern Cordillera (between 4° and 9° N), which would be *Alnus acuminata* H.B.K. ssp. *acuminata*.

Key words : Forest ecology. Taxonomy. Altitude. *Alnus acuminata*. Colombia.

R E S U M E N

LOS ALISOS ANDINOS EN COLOMBIA : ECOLOGÍA E IDENTIFICACIÓN

Este estudio busca definir las condiciones ecológicas de los alisos de Colombia y determinar si las variaciones fenotípicas corresponden a uno o varios taxones. Según los resultados obtenidos, las poblaciones naturales de *Alnus* en las cordilleras Central y Oriental están localizadas entre 2 000 y 3 300 m, en las zonas de vida de Holdridge bs-MB, bh-MB, bmh-MB, bh-M y bmh-M, sobre suelos de origen volcánico, aluvial-coluvial y orgánico, asociados principalmente a los géneros *Pennisetum*, *Holcus*, *Chusquea*, *Salvia*, *Bryophyllum*, *Miconia*, *Tibouchina* y *Weinmannia*, tanto en bosques abiertos como en bosques cerrados. Existen dos grupos morfológicamente diferentes : los alisos de porte arbóreo a lo largo de la cordillera central, del Nudo de los Pastos y del sur de la cordillera oriental, llamados erróneamente « *Alnus jorullensis* » y los alisos de porte arbustivo en la cordillera oriental (entre 4° y 9° N), los cuales serían *Alnus acuminata* H.B.K. ssp. *acuminata*.

Palabras clave : Ecología forestal. Taxonomía. Altitud. *Alnus acuminata*. Colombia.



SYNOPSIS

THE ANDEAN ALDERS IN COLOMBIA :
ECOLOGY AND IDENTIFICATION

GUILLERMO RESTREPO-URIBE, PIERRE BELLEFLEUR

The alder is the fastest growing indigenous species with multipurpose use in the high mountains of the Andes. Its main use is the conservation of hydrographic basins for urban water, fuelwood supply for farmers, and nitrogen fixer in agroforestry communities (BAUER *et al.*, 1987). There are very few in-depth studies on alder forests of Latin America and the identification of the taxa is very confusing. The only systematic study on the *Alnus* complex in Latin America is the one by FURLOW (1979). The aim of our study is to define the environment of alder in Colombia and to determine whether phenotypical variations reflect one or more taxa.

MATERIAL AND METHODS

We took a stratified randomized sampling on 11 natural communities of *Alnus* in as many hydrographic basins in the Cordilleras, both in Colombia and in Venezuela. In each basin (station), we established three 20 m x 20 m sample plots on the lowest, intermediate and highest elevations.

In each sample plot, the general description of the station was made, and geographic, physiographic and climatic data were recorded. Holdridge's (1967) life zones were determined from total annual

rainfall and average temperature data. A soil profile was made (14 variables measured) and major horizons sampled. Up to 15 laboratory analyses were carried out on each sample. Factor analysis and Ward's method cluster analysis (HAIR *et al.*, 1992) were run on abiotic variable data. We conducted a vegetation survey (BRAUN-BLANQUET, 1964 in : MUELLER-DOMBOIS and ELLENBERG, 1974), with vertical stratification of vegetation according to PAYETTE et GAUTHIER (1972). From frequency and species cover data of each strata, we ran intermediate link cluster analysis (LEGENDRE, LEGENDRE, 1984).

We measured the height and DBH of three randomly chosen trees of the dominant strata in each sample plot, and collected specimens for identification. We measured all variables of Furlow's (1979) taxonomical keys on each of the 99 botanical specimens collected. Factor analysis and Ward's method cluster analysis (HAIR *et al.*, 1992) were run on morphological data.

RESULTS

The natural communities of *Alnus* in the central and eastern Cordilleras are located between 2,000 and 3,300 m. According to Holdridge's (1967) classifi-

cation system, alder occurs in the following life zones : dry forest-lower montane (df-LM), moist forest-lower montane (mf-LM), wet forest-lower montane (wf-LM), moist forest-montane (mf-M), and wet forest-montane (wf-M). It grows in 3 soil types : volcanic (Inceptisols : Tropepts and Andepts), alluvial-colluvial (Entisols : Fluvents and Orthents), and organic (Histosols : Saprists and Folists). Alder is found in 6 plant associations within 2 plant formations : open forests (with the following associations : acuminate alder stands with *Pennisetum* and/or *Holcus*, acuminate alder stands with *Pennisetum* and *Bryophyllum* and acuminate alder stands with *Pennisetum* and *Miconia*) and closed forests (with the following associations : acuminate alder stands with *Chusquea* and/or *Salvia*, acuminate alder stands with *Tibouchina* and acuminate alder stands with *Weinmannia*). There are two morphologically different groups : the tree-habit alders in the central Cordillera, southern highlands and southern eastern Cordillera, which are named erroneously « *Alnus jorullensis* » (which can grow up to a height of 40 m with a diameter of 70 cm) and the shrub-habit alders in the eastern Cordillera (between 4° and 9° N), which would be *Alnus acuminata* H.B.K. ssp. *acuminata* (of which only a few trees in certain habitats exceed 10 m).