

**VARIACIÓN DE LA CAÍDA DE LA HOJARASCA FINA A TRAVÉS DE
DIFERENTES TIPOS DE SUELOS Y REGIONES EN LA AMAZONIA**

Por:

DIEGO ALEJANDRO NAVARRETE ENCINALES

Tesis presentada para optar por el grado de:

MAGÍSTER EN ESTUDIOS AMAZÓNICOS

Línea de investigación: Ecosistemas, Biodiversidad y Conservación

Maestría en Estudios Amazónicos
Universidad Nacional de Colombia
Sede Amazonia
Instituto Amazónico de Investigaciones - Imani

Escrita bajo la dirección de:
JÉRÔME CHAVE
MARIA CRISTINA PEÑUELA MORA

Leticia, Amazonas, Colombia
Julio de 2006

A Silvia

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a María Cristina Peñuela Mora por su participación, apoyo y revisión de las múltiples versiones de este trabajo, así como por permitirme conocer y trabajar en el Campamento Zafire. Al doctor Jerome Chave por darme la oportunidad de vincularme al proyecto PAN-AMAZONIA con todas las cosas buenas que éste representó para mí, al igual que por la ayuda de sus opiniones críticas en la elaboración del documento y por facilitarme los datos de caída de hojarasca de la Estación de los Nouragues. A Patricio von Hildebrand por sus valiosos y oportunos consejos sobre el trabajo y sobre la vida. A la Fundación Puerto Rastrojo por facilitarme los datos de caída de hojarasca de la Estación Puerto Abeja del PNN Chiribiquete y por darme su completo respaldo. Quiero agradecer de manera especial a Carlos Machoa por su entrega desinteresada al trabajo de laboratorio y por sus enormes ganas de aprender. De igual manera quiero hacer un reconocimiento a Arcesio Pijachi, Eugenio Sánchez, Eufrasia Cuyuedo, Angel Pijachi, Edilberto (Mono), Silverio Tera-Akami (Meche) y Alfredo Andoke (Cuña) por su gran colaboración y entrega en el trabajo de campo, y porque de ellos aprendí una nueva forma de ver la vida. Agradezco, a su vez, Eliana Jiménez por su compañía en las jornadas de campo y a todos mis amig@s en Leticia y a mi familia en Bogotá por su apoyo. Desde el fondo de mi corazón agradezco a Silvia López Casas porque ha sido mi refugio en los momentos difíciles, mi consejera cuando las dudas sobre el trabajo y sobre la vida surgieron y la persona que me ha apoyado incondicionalmente en los últimos años. Por último, agradezco al proyecto PAN-AMAZONIA y al CNRS (Francia) por brindarme el apoyo económico para desarrollar este trabajo, y a la Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonia (profesores, estudiantes y personal administrativo y no administrativo) por darme el respaldo institucional.

ABSTRACT

Litterfall is an important component of Aboveground Net Primary Productivity because it is a very dynamic carbon pool, and because trees invest a high proportion of the carbon they fix through photosynthesis to produce leaves and reproductive structures. We measured the fine litterfall in forests in different soils in Amazonia (Podsol, Oxisol, Ultisol and Histosol) at the Chiribiquete and Amacayacu National Natural Parks, the Río Calderón Forest Reserve (Western Amazonia, Colombia), and the Nouragues Research Station (Eastern Amazonia, French Guiana). Eight 1ha plots were previously established on the different soils and 25 0.5m² litter traps were setup in each plot. Litter was collected twice monthly during an interval of at least 1 year. I found significant differences in litterfall among the plots, exhibiting a rank of litter production between 4.05 and 9.49 Mg ha⁻¹ y⁻¹ (or 2.03 and 4.75 Mg C ha⁻¹ y⁻¹). The lower values were found in Podsol sites and the higher ones in Oxisol sites. Litter production tended to increase as rainfall decreased and temperature increased. I found a wide range of values in neighboring plots and in plots belonging to distant regions. Hence, in Amazonian forests, litterfall is strongly influenced by local climatic and edaphic properties, more than by regional ones.

Keywords: Litterfall, Amazonia, carbon cycling, PNN Chiribiquete, PNN Amacayacu, Station des Nouragues, Campamento El Zafire.

TABLA DE CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN.....	10
2. MARCO TEÓRICO.....	13
2.1 PRODUCTIVIDAD PRIMARIA NETA (PPN).....	13
2.2. CAÍDA DE LA HOJARASCA FINA.....	17
3. LOCALIZACIÓN Y DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO.....	22
3.1. PARQUE NACIONAL NATURAL AMACAYACU.....	22
3.2. CAMPAMENTO ZAFIRE.....	24
3.3. ESTACIÓN DE LOS NOURAGUES.....	26
3.4. PARQUE NACIONAL NATURAL CHIRIBIQUETE. ESTACIÓN PUERTO ABEJA.....	27
3.5. CLASIFICACIÓN DE LOS SUELOS.....	28
Complejos de planos anegables (rebalse).....	29
Mesetas de rocas areniscas (tepuy).....	29
Planos arenosos (varillal).....	29
Tierras altas del escudo.....	30
Tierras sedimentarias del occidente.....	30
4. SITUACIÓN PROBLEMA E HIPÓTESIS.....	34
5. OBJETIVOS.....	35
Objetivo General.....	35
Objetivos Específicos.....	35
6. METODOLOGÍA.....	36
6.1. FASE DE CAMPO.....	36
6.2. ANÁLISIS DE LOS DATOS.....	39
7. RESULTADOS.....	40
7.1. PRODUCCIÓN DE HOJARASCA Y ENTRADA DE CARBONO.....	40
7.2. CARBONO INVERTIDO EN ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS DE LA HOJARASCA.....	48
7.3. COMPORTAMIENTO TEMPORAL DE LA CAÍDA DE LA HOJARASCA.....	50
7.4. INFLUENCIA DE VARIABLES AMBIENTALES SOBRE LA CAÍDA DE LA HOJARASCA Y SOBRE SUS COMPONENTES.....	59
8. DISCUSIÓN.....	62
8.1. PRODUCCIÓN DE HOJARASCA.....	62
8.1.1. Influencia de las palmas sobre la caída de la hojarasca fina.....	65
8.1.2. Consumo de hojas por herbivoría.....	67

8.2. CARBONO INVERTIDO EN ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS DE LA HOJARASCA.....	68
8.3. VARIACIÓN TEMPORAL DE LA CAÍDA DE LA HOJARASCA E INFLUENCIA DE LAS VARIABLES AMBIENTALES.....	70
8.3.1. Precipitación, temperatura y la relación T/P	70
8.3.2. Suelos vs. Hojarasca.....	74
9. CONCLUSIONES.....	77
10. REFERENCIAS	79

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Producción Primaria Neta de los bosques (material fijado al final de un intervalo de tiempo), y la Producción Primaria Neta del material cuantificable (cantidad de materia orgánica producida y perdida por las plantas en un intervalo de tiempo). Clark et al. (2001a)..... 15
- Figura 2. Localización de los lugares de estudio. CH: Parque Nacional Natural Chiribiquete; AM: Parque Nacional Natural Amacayacu; ZF: Campamento El Zafire; NO: Estación de los Nouragues. 31
- Figura 3. Precipitación (mm), temperatura (°C), y nivel del río Mesay (m) durante el período de muestreo de la caída de la hojarasca en las parcelas estudiadas. 33
- Figura 4. Producción de hojarasca fina (g/m^2) ($X \pm \text{E.E.}$) en diferentes bosques de la Amazonia con suelos contrastantes. Los lugares encerrados en óvalos de distinto color presentan una producción significativamente diferente (Tukey, $P < 0.05$). Pod-ZF: Podsol-ZF; Ult-A1: Ultisol-A1; Ult-A2: Ultisol-A2; Oxi-N: Oxisol-N; His-C: Histosol-C; Oxi-C1: Oxisol-C1; Oxi-C2: Oxisol-C2; Pod-C: Podsol-C. 41
- Figura 5. Producción de hojas (g/m^2) ($X \pm \text{E.E.}$) en diferentes bosques de la Amazonia con suelos contrastantes. Los lugares encerrados en óvalos de distinto color presentan una producción significativamente diferente (Tukey, $P < 0.05$). Pod-ZF: Podsol-ZF; Ult-A1: Ultisol-A1; Ult-A2: Ultisol-A2; Oxi-N: Oxisol-N; His-C: Histosol-C; Oxi-C1: Oxisol-C1; Oxi-C2: Oxisol-C2; Pod-C: Podsol-C. 42
- Figura 6. Producción de flores (g/m^2) ($X \pm \text{E.E.}$) en diferentes bosques de la Amazonia con suelos contrastantes. Los lugares encerrados en óvalos de distinto color presentan una producción significativamente diferente (Tukey, $P < 0.05$). Pod-ZF: Podsol-ZF; Ult-A1: Ultisol-A1; Ult-A2: Ultisol-A2; Oxi-N: Oxisol-N; His-C: Histosol-C; Oxi-C1: Oxisol-C1; Oxi-C2: Oxisol-C2; Pod-C: Podsol-C. 43
- Figura 7. Producción de frutos (g/m^2) ($X \pm \text{E.E.}$) en diferentes bosques de la Amazonia con suelos contrastantes. Los lugares encerrados en óvalos de distinto color presentan una producción significativamente diferente (Tukey, $P < 0.05$). Pod-ZF: Podsol-ZF; Ult-A1: Ultisol-A1; Ult-A2: Ultisol-A2; Oxi-N: Oxisol-N; His-C: Histosol-C; Oxi-C1: Oxisol-C1; Oxi-C2: Oxisol-C2; Pod-C: Podsol-C. 44
- Figura 8. Producción de ramas (g/m^2) ($X \pm \text{E.E.}$) en diferentes bosques de la Amazonia con suelos contrastantes. Los lugares encerrados en óvalos de distinto color presentan una producción significativamente diferente (Tukey, $P < 0.05$). Pod-ZF: Podsol-ZF; Ult-A1: Ultisol-A1; Ult-A2: Ultisol-A2; Oxi-N: Oxisol-N; His-C: Histosol-C; Oxi-C1: Oxisol-C1; Oxi-C2: Oxisol-C2; Pod-C: Podsol-C. 45

Figura 9. Índice de la cantidad de carbono invertido en la construcción de estructuras reproductivas de la hojarasca [(Flores(g)+Frutos(g))/Hojarasca(g)] en diferentes bosques de la Amazonia con suelos contrastantes.	49
Figura 10. Caída de hojarasca fina total y de sus componentes en la parcela Podsol-ZF a lo largo del tiempo.	51
Figura 11. Caída de hojarasca fina total y de sus componentes en la parcela Ultisol-A1 a lo largo del tiempo.	52
Figura 12. Caída de hojarasca fina total y de sus componentes en la parcela Ultisol-A2 a lo largo del tiempo.	53
Figura 13. Caída de hojarasca fina total y de sus componentes en la parcela Oxisol-N a lo largo del tiempo.	54
Figura 14. Caída de hojarasca fina total y de sus componentes en la parcela Histosol-C a lo largo del tiempo.	55
Figura 15. Caída de hojarasca fina total y de sus componentes en la parcela Oxisol-C1 a lo largo del tiempo.	56
Figura 16. Caída de hojarasca fina total y de sus componentes en la parcela Oxisol-C2 a lo largo del tiempo.	57
Figura 17. Caída de hojarasca fina total y de sus componentes en la parcela Podsol-C a lo largo del tiempo.	58
Figura 18. Variabilidad espacial de la productividad de la hojarasca fina en 16 parcelas de la cuenca del Amazonas superpuesta sobre la Fig. 3 de Malhi et al. (2004). El tamaño de los puntos hace referencia al valor en $t\ ha^{-1}\ año^{-1}$ de carbono. Las parcelas encerradas fueron evaluadas en este estudio.	75

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Características climáticas, físicas y químicas de los suelos, en ocho parcelas de la Amazonia. La textura del suelo se clasifica en FL: Franco Limoso, FAR: Franco Arenoso, AR: Arenoso, A: Arcilloso, AA: Arcilla Arenoso.....	32
Tabla 2. Producción de hojarasca fina total y de cada uno de cada uno de sus componentes ($t\ ha^{-1}\ año^{-1}$), cantidad de carbono que ingresa al suelo del bosque a través de ésta ($t\ C\ ha^{-1}\ año^{-1}$) y porcentaje de aporte de cada componente (%) en diferentes bosques de la Amazonia con suelos contrastantes.....	47
Tabla 3. Correlación de Rangos de Spearman entre hojarasca, hojas, flores, frutos y ramitas vs. las variables ambientales precipitación, temperatura, el cociente T/P y el nivel del río Mesay. La correlación es significativa al nivel de $p<0.05$	61
Tabla 4. Cantidad de carbono ($t\ C\ ha^{-1}\ año^{-1}$) presente en la hojarasca capturada en siete parcelas de la Amazonia colombiana y una parcela de la Guyana Francesa evaluadas en este estudio (resaltado), y en ocho parcelas del trabajo de Malhi et al. (2004).....	64

1. INTRODUCCIÓN

La Amazonia constituye uno de los ecosistemas más importantes del planeta conformando casi el 45% de los bosques tropicales del mundo y almacenando cerca del 20% del carbono terrestre en la vegetación (Malhi et al. 1999, Malhi & Grace 2000). La extensa superficie de la cuenca amazónica (cerca de 7'000.000 de Km²) alberga un gran número de ecosistemas que están regidos por condiciones topográficas (Valencia et al. 2004), edáficas y climáticas variables (Malhi & Grace 2000). A lo largo y ancho de la cuenca pueden encontrarse áreas con diferente composición florística, densidad de individuos, suelos y otras características que desempeñan un papel importante en el establecimiento de la enorme diversidad del lugar (Phillips et al. 1994, Ter Steege et al. 2003, Laurance et al. 2004).

Al interior de la Amazonia, los bosques lluviosos ocupan la mayor parte del territorio y su biomasa excede ampliamente cualquier otro tipo de bosque en Sur América (Brown 1987). De estos, los bosques de tierra firme sobre oxisoles y ultisoles son los más comunes llegando a conformar cerca del 65% del área total de la cuenca (Medina et al. 1990, Malhi & Grace 2000), aunque bosques de este tipo también pueden ser hallados sobre zonas de arenas blancas (podsoles) pero en menor proporción (Anderson 1981). Otros tipos de bosques frecuentemente encontrados dentro de la cuenca del Amazonas se encuentran influenciados por los pulsos de inundación de los ríos que drenan la cuenca (e.g. várzeas e igapós), generalmente ubicados sobre histosoles (Prance 1979, Junk 1989).

El estudio de la dinámica del carbono al interior de la cuenca del Amazonas es una pieza clave para el entendimiento del funcionamiento de los bosques que la conforman y

podría ser usado para desarrollar mejores decisiones políticas relacionadas con la producción del bosque y su conservación (Clark et al. 2001a). Estudios recientes sobre la estructura y la dinámica de los bosques tropicales sin intervención humana directa, sugieren que las poblaciones de especies de árboles que conforman los bosques están incrementando su tasa de recambio (i.e. su tasa de mortalidad y reclutamiento) (Phillips & Gentry 1994), su área basal y su biomasa en los últimos 50 años (Phillips et al. 1998, Phillips et al. 2003). Este aumento en la biomasa podría estar relacionado con el incremento de la emisión de CO₂ a la atmósfera a través de la combustión de productos fósiles, o puede deberse a la recuperación de un gran disturbio pasado (natural o antropogénico), o quizás puede ser producto de un cambio climático secular que favorecería el incremento en la disponibilidad de nutrientes (Phillips et al. 1998).

Un claro ejemplo del desenlace adverso del incremento de la biomasa en los bosques tropicales del mundo lo representan las lianas, ya que se ha determinado que la probabilidad de muerte de los árboles que soportan lianas aumenta con el incremento de la biomasa y abundancia de éstas (Phillips et al. 2005). A partir del desarrollo de modelos predictivos, basados en el intercambio gaseoso entre la vegetación y la atmósfera, se concluye que a finales del siglo XXI los bosques tropicales colapsarán a raíz de los cambios climáticos globales (Cox et al. 2000).

Durante los últimos años, la Red Amazónica de Inventarios Forestales (RAINFOR) ha venido monitoreando la estructura y la dinámica de los bosques de la Amazonia. RAINFOR fue establecida como parte de CARBONSINK, la contribución europea al experimento de gran escala de la biosfera y la atmósfera en Amazonia (LBA), con el fin de agrupar a

investigadores que mantengan parcelas permanentes en bosques amazónicos. Al compilar y comparar esos estudios sobre una escala regional se obtendrá un amplio y nuevo nivel de información que puede aclarar aspectos claves acerca del mecanismo subyacente a las actuales respuestas de los ecosistemas amazónicos al clima y contribuir a precisar perspectivas sobre la Amazonia bajo los escenarios del cambio climático global. De manera general, RAINFOR busca cuantificar cambios en la productividad, biomasa, estructura, dinámica y diversidad de los bosques amazónicos y su relación con los suelos, el clima y el cambio climático global, compilando y comparando diferentes estudios sobre una escala regional. Mayor información puede ser obtenida en el sitio <http://www.geog.leeds.ac.uk/projects/rainfor.html>.

El Proyecto para el Avance de las Redes Científicas en Amazonia (PAN-AMAZONIA), ligado a RAINFOR, promueve la colaboración y el intercambio de ideas, experiencias y protocolos vinculando jóvenes investigadores provenientes de los países amazónicos con investigadores europeos. De esta manera se busca construir redes de trabajo entre Amazonia y Europa para conocer y monitorear la estructura, dinámica, composición y fisiología de los bosques de Amazonia. Información complementaria puede ser localizada en el sitio <http://www.eci.ox.ac.uk/projects/panamazonia/>. Específicamente para el sur de la Amazonia colombiana, RAINFOR y PAN-AMAZONIA apoyan investigaciones encaminadas a determinar la biomasa, estructura funcionamiento y composición de estos bosques.

En algunos resultados obtenidos por RAINFOR se han encontrado variaciones en la productividad primaria neta (PPN) a lo largo de la cuenca, mostrando, de manera general, que hacia el extremo oriental de la Amazonia los bosques tienden a exhibir valores más bajos de productividad y de densidad de la madera comparado con la parte occidental, cercana a la

cordillera de los Andes (Phillips & Gentry 1994, Malhi et al. 2003, Baker et al. 2004a, Malhi et al. 2004). Una de las posibles explicaciones a este fenómeno puede residir en que el mayor crecimiento de la biomasa y la mayor productividad primaria neta (PPN) estarían relacionados con las características químicas y físicas del suelo (Laurance et al. 1999, Malhi et al. 2003, Malhi et al. 2004). La mayoría de estos estudios, sin embargo, han sido realizados en la parte central y oriental de la cuenca, mientras que en el sector occidental son mucho menos abundantes los trabajos, y específicamente en Colombia los datos publicados son escasos.

El presente trabajo busca establecer la variación de la caída de la hojarasca fina y la dinámica del carbono a través ésta en bosques amazónicos sobre suelos contrastantes como uno de los componentes para medición de la Productividad Primaria Neta de los bosques de la cuenca del Amazonas. En algunos de los lugares donde se realizó este estudio y en otros lugares de la cuenca se están desarrollando estudios paralelos que buscan establecer la dinámica del carbono a través de los diferentes componentes de la PPN, incluyendo la producción de hojarasca fina, bajo los protocolos establecidos por RAINFOR y PANAMAZONIA.

2. MARCO TEÓRICO

2.1 PRODUCTIVIDAD PRIMARIA NETA (PPN)

La productividad primaria neta (PPN) de un ecosistema se ha definido como la diferencia entre la fotosíntesis total (Producción Primaria Bruta, PPB) y la respiración total de

las plantas en un ecosistema (UNESCO/CIFCA 1978, Begon et al., Clark et al. 2001a), es decir, la cantidad neta de carbono que es fijada de la atmósfera en la producción de nueva materia orgánica por unidad de tiempo (Roy et al. 2001). Esta diferencia tenderá a aproximarse a cero en un sistema que se encuentre en su clímax sucesional y en equilibrio (UNESCO/CIFCA 1978). En campo no es posible medir directamente la PPN de los bosques en términos de ésta diferencia (Waring & Schesinger 1985), ya que la PPB es difícil de calcular *in situ* y la estimación total de la respiración de las plantas involucra grandes incertidumbres (Ryan et al. 1996, Clark et al. 2001a). La PPN puede ser estimada en campo basada en un conjunto de mediciones de la producción y la pérdida de materia orgánica en un intervalo de tiempo específico de sus componentes aéreos y subterráneos, y algunas suposiciones subyacentes (UNESCO/CIFCA 1978, Clark et al. 2001a).

Dentro de la nueva materia orgánica retenida al final del intervalo de tiempo se tiene, en el componente aéreo, la producción de nueva biomasa como hojas, material reproductivo (i.e. flores, frutos y néctar) y madera, además de la producción de reservas de carbohidratos no estructurales y de compuestos orgánicos volátiles y lixiviables. En el componente subterráneo se tiene la nueva producción de biomasa de raíces finas y gruesas, de sus exudados y de nuevos carbohidratos exportados a simbiontes. Por otro lado, la materia orgánica producida en el componente aéreo incluye el incremento de la biomasa (i.e. incremento neto de la madera en tronco, ramas y follaje), mientras que el subterráneo incluye el incremento neto de las raíces gruesa y finas. La pérdida de la materia orgánica incluye, en el componente aéreo, la caída de hojarasca fina, las pérdidas por consumidores, y los compuestos orgánicos volátiles y lixiviables; mientras que el componente subterráneo incluye la muerte de raíces finas y

gruesas, la pérdida de raíces por herbivoría, los exudados de las raíces y los carbohidratos exportados a simbiontes (Clark et al. 2001a, Malhi et al. 2004) (Figura 1).

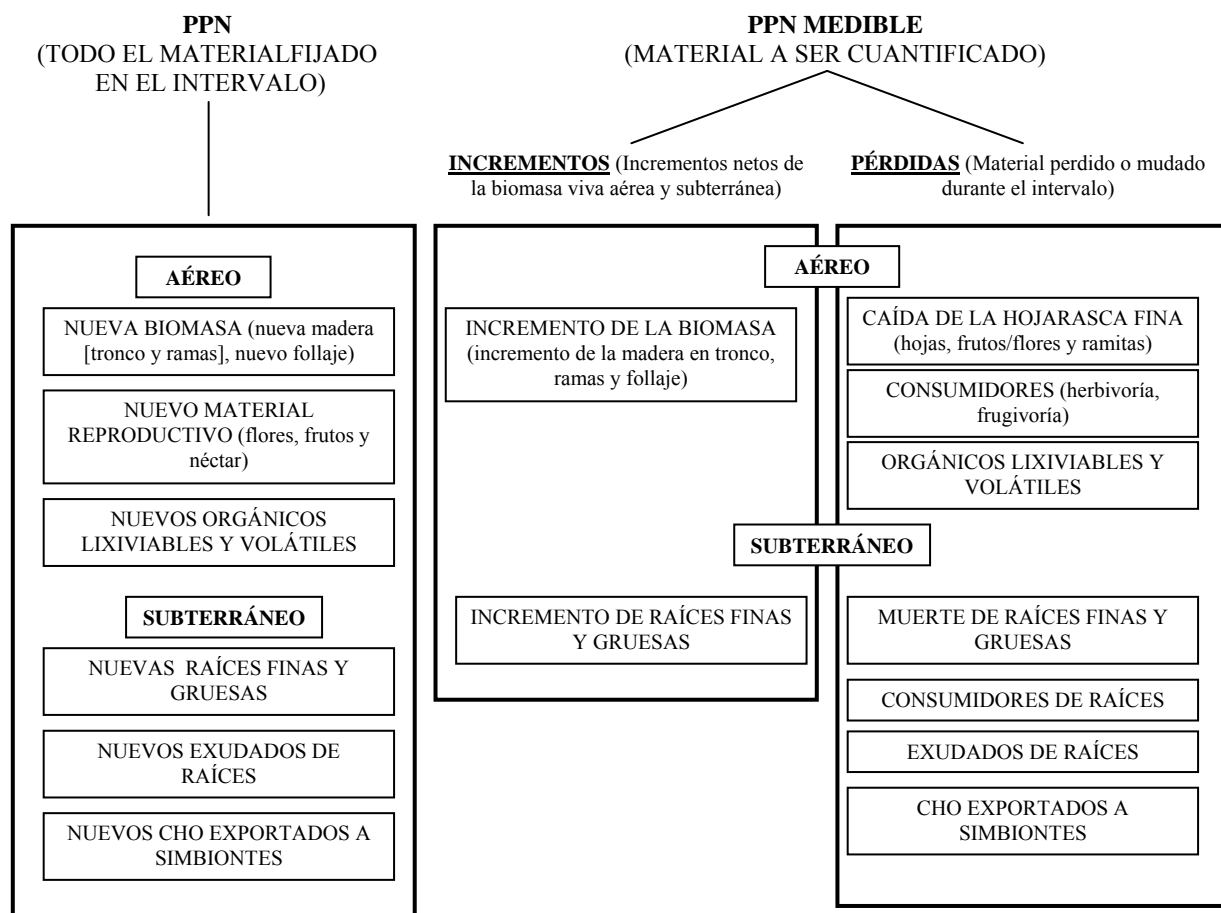


Figura 1. Producción Primaria Neta de los bosques (material fijado al final de un intervalo de tiempo), y la Producción Primaria Neta del material cuantificable (cantidad de materia orgánica producida y perdida por las plantas en un intervalo de tiempo). Clark et al. (2001a).

El entendimiento de la magnitud relativa y de la variación espacial y temporal de los procesos relacionados a estos componentes es de gran importancia para la comprensión del funcionamiento de los ecosistemas, del papel de la biosfera en los ciclos biogeoquímicos

globales y la respuesta de los ecosistemas a las perturbaciones locales y globales (Malhi et al. 2004).

De todos los componentes de la PPN, la caída de la hojarasca fina ha sido el más comúnmente medido en los bosques tropicales, llegando a ser el único, en estudios pasados, a partir del cual se estimaba la productividad de un bosque (Clark et al. 2001b). Claramente, estos resultados subestiman los valores reales de productividad ya que no tienen en cuenta la asignación de carbono a otros componentes aéreos y subterráneos de las plantas (Clark et al. 2001a). Mientras que la cuantificación de la productividad primaria neta de la parte subterránea se encuentra en un estado básico, un número considerablemente alto de trabajos ha sido realizado sobre la evaluación de los componentes aéreos de la PPN (producción de hojas, flores, frutos y madera) en un gran número de ecosistemas y a lo largo de muchos años (Malhi et al. 2004).

Factores como la temperatura y la precipitación (Brown & Lugo 1982), el pulso de inundación de los ríos (Frangi & Lugo 1985, Schöngart et al. 2004), las características físicas y químicas de los suelos (Malhi et al. 2004), han sido postulados como agentes controladores de la PPN en los bosques de Amazonia. Estudios sobre algunos componentes de la PPN aérea, tales como la productividad de la madera (Malhi et al. 2004), la variación en la densidad de la madera (Baker et al. 2004a) y el incremento de la biomasa en algunas parcelas de bosques amazónicos (Baker et al. 2004b) muestran tener relación con características ambientales a escala regional.

Una de las hipótesis que algunos investigadores han planteado acerca de la relación entre la Producción Primaria Neta y el contenido de nutrientes de los suelos de Amazonia afirma que, en suelos pobres, el componente aéreo de la PPN varía sustancialmente como consecuencia de la gran variación en la asignación de raíces finas debido a la baja disponibilidad de nutrientes del suelo. En suelos que presentan un bajo contenido de nutrientes la inversión de carbono para la producción de raíces finas, exudados y asociaciones simbióticas con micorrizas es mayor con el fin de maximizar la adquisición de nutrientes (Anderson 1989).

2.2. CAÍDA DE LA HOJARASCA FINA

El término “producción de hojarasca fina” (Klinge 1978, Vitousek 1984) hace referencia a la producción de hojas, material reproductivo (flores y frutos) y a las pequeñas ramas (i.e. con diámetro <2cm), generada en un intervalo de tiempo específico (Edwards 1977, UNESCO/CIFCA 1978, Proctor 1983, Villela & Proctor 1999, Clark et al. 2001a). La caída de la hojarasca fina y su posterior descomposición han sido consideradas como la vía principal para el retorno de la materia orgánica y los nutrientes de las porciones aéreas de la comunidad de plantas hacia la superficie del suelo (Swift & Anderson 1983, Spain 1984, Vitousek 1984, Villela & Proctor 1999), siendo importante en la circulación del carbono y el nitrógeno dentro del ecosistema (Vitousek & Sanford 1986). El retorno de la materia orgánica y los nutrientes a la capa superior del suelo es importante en la restauración de la fertilidad del bosque, en donde la caída de la hojarasca y su acumulación en la superficie del suelo actúa como un sistema de entrada de energía, y la descomposición de la materia orgánica como uno de salida (Ewel 1976).

El bajo costo y la fácil evaluación de la caída de hojarasca fina hace que sea el componente de la PPN más importante y más frecuentemente medido en los estudios de muchos tipos de bosques, además de no representar retos especiales y de hacerse de manera directa (Clark et al. 2001a y 2001b, Finotti et al. 2003). La metodología más utilizada en el estudio de la caída de la hojarasca fina ha sido la implementación de trampas de captura (Proctor 1983, Villela & Proctor 1999, Finotti et al. 2003). Uno de los problemas más comunes en este tipo de trabajos es determinar el número de trampas que deben ser colocadas en las zonas estudiadas y la forma y el tamaño de las mismas. Proctor (1983) recomienda un número mínimo de 20 trampas por hectárea, aunque en el estudio realizado por UNESCO/CIFCA (1978) recomiendan utilizar entre 6 y 10 trampas y Finotti et al. (2003) afirman que tan solo con la utilización de 5 trampas de captura es suficiente para detectar variaciones estacionales en la caída de la hojarasca de una hectárea.

Los datos de producción de hojarasca han sido usados como base para estimar la PPN en algunos bosques (Bray & Gorham 1964, Klinge 1978, Lim 1978, Proctor 1983, Dantas & Phillipson 1989), como un indicador de la estacionalidad de los bosques relacionados a la fenología de las plantas (Klinge 1978, Proctor 1983), como un indicador del funcionamiento del ecosistema (Klinge 1978, Lim 1978) y en la elaboración de modelos predictivos de caída y descomposición de materia orgánica (Ezcurra & Becerra 1986).

La producción de hojarasca fina en los bosques húmedos tropicales está influenciada por diferentes factores bióticos, tales como la estructura y composición florística del lugar, y los patrones fenológicos de las especies de plantas que lo habitan (Alvarez-Sanchez & Guevara 1999), y abióticos que regulan el proceso a lo largo del tiempo. Dentro de los factores

abióticos que tienen una influencia importante dentro de la caída de la hojarasca, el estrés hídrico ha sido considerado como un factor que ejerce presión selectiva (Richards 1952, Longman y Jenik 1987) y como una causa próxima de la elevada caída de hojas en la estación seca (Klinge & Rodrigues 1968, Borchert 1980, 1983, Reich & Borchert 1982, 1984, Borchert et al. 2002, Elliot et al. 2006). En muchos estudios, la distribución de la caída de la hojarasca es marcadamente estacional, con picos de producción que coinciden con el inicio de las lluvias y el final de la época seca (Edwards 1977, Vasconcelos & Luizão, 2004). La diferencia de la caída de la hojarasca en distintos lugares podría estar relacionada con la severidad de la estación seca. Por ejemplo, en el estudio de Klinge & Rodrigues (1968) en un bosque cercano a Manaus, la estación seca fue muy marcada y el pico de la caída de la hojarasca fue el doble que el pico de caída de hojarasca en la época de lluvias. Borchert et al. (2002) plantean que la interacción entre el estrés hídrico y la edad de las hojas es el agente principal que induce la abscisión de las hojas en algunos bosques tropicales, y en este sentido, la disponibilidad de agua del suelo se convierte en un factor determinante de la producción de hojarasca.

Una aproximación de la cantidad de agua disponible en el suelo para las plantas en un ecosistema se puede obtener a partir de la división de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$) sobre la precipitación (mm) T/P. El cociente obtenido de la división de la evapotranspiración potencial y la precipitación (ETP/P) es un índice más preciso de la disponibilidad de agua para las plantas que muestra la cantidad real de agua perdida por las plantas como resultado de las adaptaciones de éstas al medio, mientras que el cociente T/P proporciona un indicativo de las condiciones del medio al cual las plantas se adaptaron (Brown & Lugo 1982). En el trabajo anteriormente citado, se encontró una dependencia altamente significativa entre la caída de la hojarasca y la biomasa total, y el cociente T/P en una amplia gama de lugares en el trópico.

Otro factor de gran importancia en la PPN y por ende en la caída de hojarasca es la cantidad de nutrientes almacenados en el suelo, de los cuales depende la eficiencia con la cual la mayoría de los árboles los utilizan (Vitousek 1984). El ciclo de nutrientes dentro de los bosques tropicales podría ser eficiente si la mayoría de los nutrientes liberados desde los árboles son rápidamente tomados por las raíces, micorrizas y organismos descomponedores, y retenidos dentro del sistema (Vitousek 1984). En este trabajo el investigador definió la Economía Eficiente de Nutrientes dentro de un bosque como una medida en la cual una cantidad relativamente grande de MO es producida por unidad de nutrientes, y se usó la relación Masa Seca / Nutriente de la Hojarasca, como un índice de esa eficiencia. La economía eficiente de nutrientes dentro de un bosque refuerza la posibilidad de limitación de nutrientes para la Producción Primaria, mientras que una ineficiente economía de nutrientes indica que el requerimiento de nutrientes para los árboles es adecuado (Grubb 1977, Vitousek 1984).

En la mayoría de los bosques tropicales de tierras bajas sobre oxisoles la circulación de nitrógeno es alta y la eficiencia del mismo baja, sugiriendo que el nitrógeno no es un factor limitante debido a las altas tasas de mineralización y a una abundancia relativamente alta de leguminosas que lo fijan de la atmósfera (Vitousek 1984). Por otro lado, el uso de fósforo en estos mismos bosques ocurre de manera más eficiente, y la limitación del mismo para la producción primaria es de mucha importancia. Las bajas concentraciones de fósforo encontrados en la hojarasca (<0.04%) están correlacionadas con una baja caída de hojarasca fina en los bosques bajos tropicales (Vitousek 1984). La única excepción a este patrón general son los bosques sobre arenas blancas en Amazonia (podsoles), en los cuales el nitrógeno es limitante debido a bajas concentraciones (Proctor et al. 1983, Vitousek 1984, Anderson 1989).

Vitousek (1984) plantea una manera de predecir la cantidad de hojarasca de un lugar, basado en la relación de la concentración de fósforo, la temperatura, la precipitación y la ubicación latitudinal y altitudinal del lugar. El modelo de regresión que mejor se ajusta a la relación entre los datos climáticos y la concentración de fósforo es $MASA = 9.63 + 0.42*BET - 5.37*PPT + 9.06*P$, en donde P es la concentración de fósforo del lugar, PPT es la precipitación media anual, BET relaciona la temperatura media anual, la altitud y la latitud.

A diferencia del nitrógeno, el fósforo no puede ser readquirido a través de la fijación atmosférica, por lo que es de esperarse que tanto la cantidad total de fósforo como su disponibilidad declinen con la edad del suelo. Los sitios de Tierra Firme en Amazonia generalmente se encuentran sobre suelos viejos que presentan un alto grado de lixiviación, por lo que es esperada una deficiencia de la concentración de fósforo. Por el contrario, los lugares de América Central y la zona andina por lo general tienen una mayor concentración de fósforo, más hojarasca fina y los suelos son más jóvenes (Vitousek 1984).

La asignación de carbono a la construcción de estructuras reproductivas, la variación de la producción de estas a lo largo del tiempo y los factores ambientales que las influyen, son un punto importante dentro de la evaluación de la caída de la hojarasca debido a que permiten establecer la manera en la cual las plantas dividen sus recursos en actividades reproductivas y vegetativas (Reekie & Bazzaz 1986). La producción y caída del material reproductivo está influenciado por factores ambientales (disponibilidad de agua y nutrientes, temperatura, fotoperíodo) y endógenos, similares a los que los regulan la producción de hojarasca (Rivera & Borchert 2001, Chapman et al. 2005, Wright & Calderón 2006).

3. LOCALIZACIÓN Y DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

3.1. PARQUE NACIONAL NATURAL AMACAYACU

El Parque Nacional Natural (PNN) Amacayacu fue creado en el año de 1975 con el fin de conservar la biodiversidad y los recursos naturales del trapecio amazónico (PNN Amacayacu 2005). En 1987, con el fin de conseguir una mayor auto regulación y debido a aspectos geolimitrofes, se delimitó nuevamente a su extensión actual de 293500 ha (PNN Amacayacu 2005).

El parque está localizado en el trapecio amazónico, en el extremo sur de la Amazonia colombiana (Amazonas, Colombia), entre 3° 02' y los 3° 47' de latitud sur, y entre los 69° 54' y 70° 25' de longitud oeste (Figura 2), y presenta un gradiente entre los 80 y los 200 metros sobre el nivel del mar. El parque se caracteriza por presentar un ambiente boscoso de planicie aluvial inundable, bosques de tierra firme y algunos sectores de pantano. La temperatura promedio anual es de 25°C, presentando temperaturas máximas anuales promedio de 33°C y mínimas anuales promedio de 20°C. La precipitación exhibe un comportamiento unimodal, en donde el período de mayor cantidad de lluvia ocurre entre los meses de octubre y mayo, y el período de menos lluvias entre los meses de junio y septiembre. El valor promedio anual de precipitación es de 3200 mm y el valor promedio de humedad relativa es de 86%. La textura de los suelos encontrados en el PNN Amacayacu va desde arcillosas, franco-arcillosa, hasta franco-arcillo-limosas (Rudas & Prieto 2005).

Dentro de las principales unidades geológicas del PNN Amacayacu se encuentran las planicies sedimentarias del Terciario inferior, hacia la parte norte, con arcillas de tipo caolinítico de origen marino o lacustre de agua salobre, y sedimentos plioleostocénicos y aluviones recientes del Cuaternario, con arenas eólicas y terrazas fluviales. La apariencia de relieve colinado se debe, en algunas partes, a la acción erosiva de las corrientes de agua sobre las planicies del Terciario que cortan la planicie y forman pequeñas vegas inundables (Rudas & Prieto 2005).

La zona del PNN está compuesta por sedimentos provenientes de los Andes, donde los suelos son recientes o tienen un desarrollo de tan solo 1 – 2 millones de años, y donde se pueden distinguir las zonas de plano inundable y la zona de tierra firme. Los suelos de los planos inundables varían en su estructura y fertilidad, y dependen del tipo de material parental de la región que es drenada por el sistema de ríos, de los cuales se diferencian dos tipos: ríos de aguas negras y ríos de aguas blancas. Estos últimos tienden a ser alcalinos, turbios, transportan partículas pesadas y sus planos anegables contienen suelos relativamente arcillosos y con alta disponibilidad de nutrientes. Los ríos de aguas negras tienden a ser ácidos, transportan menos partículas y sus planos inundables presentan suelos menos fértiles (Rudas & Prieto 2005).

En el año de 1996 Rudas-Lleras y Prieto establecieron dos parcelas dentro del bosque del PNN Amacayacu, de dimensiones de 20 m x 500 m (2 ha), con el fin de adelantar un estudio sobre la caracterización de la vegetación del lugar. A comienzos del año 2004, estas parcelas fueron nuevamente utilizadas para adelantar un estudio sobre la productividad del

bosque dentro del cual se incluye, entre otros estudios, el estudio de la de la caída de la hojarasca.

3.2. CAMPAMENTO ZAFIRE

El campamento Zafire se encuentra localizado sobre la línea limítrofe oriental que separa a Colombia y Brasil en el trapecio amazónico (Amazonas, Colombia), a los 4° 0' 21'' de latitud sur y 69° 53' 55'' de longitud oeste, a una altitud de 76 msnm, y se encuentra dentro de la Reserva Forestal del Río Calderón (Figura 2). En la zona se pueden encontrar cuatro tipos de bosques dentro de los cuales el Grupo de Ecología de Ecosistemas Terrestres Tropicales de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonia se encuentra adelantando estudios de monitoreo de la vegetación y el ciclo del carbono desde septiembre de 2004 (Peñuela & Álvarez 2006) en parcelas de 1ha (40 x 250 m) en cuatro tipos de bosques: bosque de tierra firme bajo que no se inunda, bosque de rebalse que se inunda esporádicamente (influenciado por los pulsos de inundación de la quebrada Sufragio), bosque de tierra firme alto y bosque de varillal.

Los varillales se encuentran ampliamente dispersos dentro de la cuenca del Amazonas y reciben diferentes nombres según la región: caatinga, campina y campinarana en la Amazonia brasilera, muri y wallabi en Guyana, y varillal en Perú (Anderson 1981). Se limitan a suelos compuestos enteramente por arenas blancas, generalmente halladas en pequeñas y aisladas zonas de tierra firme no inundables, aunque en ocasiones se pueden encontrar en lugares sujetos a inundaciones (Anderson 1981). Los varillales presentan diferentes fases estructurales (i.e. sabana, arbustivo, arbóreo y alto) que forman un continuo con características en común: biomasa relativamente baja, alta penetración de luz, poca o ausente presencia de

bambas, bejucos y plantas trepadoras, y alta diversidad de orquídeas epifíticas, bromelias y briófitos (Anderson 1981, Machado et al. 1997). En los lugares en donde dominan las plantas leñosas, los varillales pueden ser caracterizados por presentar una gruesa capa producto de la acumulación de humus y hojarasca (Stark 1970). La mayoría de las especies que componen este tipo de bosque son perennes (Anderson 1981), aunque también se encuentran especies deciduas (Medina et al. 1990, Machado et al. 1997).

La estructura y fisionomía de la caatinga es un reflejo de las condiciones edáficas, las cuales pueden resultar de una escasez de nutrientes y /o deficiencias periódicas de agua en los suelos arenosos. La naturaleza oligotrófica de los suelos de arenas blancas ha producido efectos sobre el ciclo de nutrientes, tal como el pronunciado desarrollo de un tapete de raíces debido a la acumulación de hojarasca que se descompone lentamente (Anderson 1981). Esta gruesa capa de raíces conforma un poco más del 60% del total de la biomasa en los varillales amazónicos, mientras que en bosques sobre Oxisoles ocupa tan solo el 20% (Klinge & Herrera 1977).

La característica insular de los varillales hace que la recolonización por la biota original en un área donde se ha presentado un disturbio sea imposible debido a las bajas probabilidades de dispersión desde lugares sin disturbio (Anderson 1981). A esto se suma el hecho de que la biomasa aérea y la hojarasca almacenan una gran proporción del total de los nutrientes en estos ecosistemas (Herrera et al. 1978), dificultando aún más el establecimiento de la vegetación debido a la pobreza de los suelos.

3.3. ESTACIÓN DE LOS NOURAGUES

La estación de los Nouragues está localizada a los 4° 5' de latitud norte y 52° 41' de longitud oeste dentro de las Montañas Balenfois, al sur occidente de la ciudad de Regina en la Guyana Francesa (Figura 2). El paisaje montañoso cubierto por un bosque tropical lluvioso está dominado por un Inselberg granítico parcialmente desnudo que se eleva a una altura de 430 msnm. La quebrada Nouragues, tributaria del río Arouague, fluye por la parte baja del Inselberg formando el límite entre dos tipos generales de substrato: el granito de tipo Caribeño y las rocas metavolcánicas de la serie Paramaca. La litología de estos lugares tiene una influencia sobre el relieve y sobre los suelos. La Guyana Francesa está situada en la parte nororiental del Escudo de Guayana, el cual está compuesto, en general, de terrenos Paleoproterozoicos. Son particularmente abundantes las rocas volcánicas y sedimentarias en el norte del país, en donde se forman los cinturones de roca verde de la orogénesis transamazónica. Los suelos desarrollados sobre el granito son muy pobres químicamente, siendo más ácidos que los suelos metavolcánicos.

El clima de la Guyana Francesa es de tipo ecuatorial, y la región se ve influenciada por vientos provenientes del nororiente y suroriente que están controlados por los Azores y por los Anticiclones de Santa Helena, respectivamente. La precipitación anual se encuentra entre los 3000 a 3250 mm. En la Estación de los Nouragues se presenta una época seca que tiene una duración de tres meses y una época lluviosa que tiene una duración de nueve meses. Los meses más secos son septiembre y octubre, y el más lluvioso es mayo. El promedio anual de la temperatura es 26.3°C.

En la zona se puede encontrar un tipo de bosque maduro alto con un sotobosque relativamente abierto, dividido en dos subgrupos de acuerdo con la altura del dosel: el primero presenta una altura estimada entre los 30 – 35 m, y el segundo entre los 20 – 25 m. El primero de estos bosques es denominado Grand Plateau, y se encuentra ubicado sobre el substrato de granito. El segundo tipo de bosque es denominado Petit Plateau y se ubica sobre el substrato de rocas metavolcánicas.

3.4. PARQUE NACIONAL NATURAL CHIRIBIQUETE. ESTACIÓN PUERTO ABEJA

La cuenca de la quebrada de Puerto Abeja se localiza en el extremo sur oriental del Parque Nacional Natural Chiribiquete (Caquetá, Colombia), a 0°04'16'' de latitud norte y 72°26'48'' de longitud oeste, en donde se ubica la estación de investigaciones Puerto Abeja manejada por la Fundación Puerto Rastrojo, organización no gubernamental dedicada a la investigación en biología y ecología desde 1984 (Figura 2). La cuenca de Puerto Abeja tiene una extensión de cerca de 150 ha e incluye cuatro tipos generales de vegetación (Phillips & von Hildebrand 2002): un bosque estacionalmente inundable que cubre la planicie de inundación del río Mesay; un bosque de tierra firme baja que se extiende sobre terrazas recientes y subrecientes; un bosque de tierra firme alta que cubre los coluvios arenosos de la falda de un afloramiento rocoso, y una sabana arbustiva de vegetación casmófito que crece en la cima del afloramiento rocoso. Este último tipo de vegetación incluye la sabana arbustiva propiamente dicha y un varillal de tepuy, algo más alto y más denso.

Los suelos, en general, presentan un alto contenido de arenas cuarcíticas provenientes de la erosión de las rocas areniscas del Paleozoico que afloran extensamente en toda la región (IGAC, 1998). Sin embargo, desde la orilla del río Mesay hasta la cima del afloramiento rocoso (Tepuy) se observa un gradiente de suelos franco limosos, en la parte inferior, franco-arenosos en el área media de la cuenca, y arenosos en el área cubierta por sabanas casmófitas. La profundidad efectiva del suelo disminuye según el mismo gradiente anterior. El drenaje natural es de moderado a bueno en toda la cuenca, salvo en el plano inundable en donde es imperfecto. El drenaje interno de todos los tipos de suelos es rápido (Montoya et al. 2002).

La temperatura ambiente media mensual es de 25° y poco variable a través del año. La temperatura diaria oscila entre 22°C y 32°C. La precipitación anual promedio es de 3300mm con variaciones entre 3000mm y 3500mm (6 años de registros) y la lluvia mensual presenta variaciones importantes que permite identificar un periodo relativamente seco entre finales de diciembre e inicios de marzo y un periodo más lluvioso a mitad del año (mayo – agosto). El nivel mensual del río Mesay presenta un nivel mínimo en la época seca y un nivel máximo hacia mitad de año, con una amplitud máxima de 9m a 11m.

3.5. CLASIFICACIÓN DE LOS SUELOS

La clasificación de los suelos de las parcelas en este estudio se basó en la descripción de las unidades de paisaje y del contexto geográfico expuesto por Sombroek (2000), utilizada, a su vez, por Malhi et al. (2004) en su estudio de productividad de madera en la cuenca del Amazonas.

Complejos de planos anegables (rebalse)

Los suelos de estos lugares se caracterizan por presentar un bajo contenido de sedimentos y un alto contenido de ácidos húmicos (Histosoles). Son predominantemente ácidos, con arcillas de baja actividad de intercambio catiónico, y la cobertura del bosque no es tan abundante (categoría *Fa*, Sombroek 2000). Presentes en la Estación Puerto Abeja del PNN Chiribiquete.

Mesetas de rocas areniscas (tepuy)

Predominan los suelos poco profundos, arenosos y podsolizados geomorfológicamente estables desde el Cretáceo (Podsoles), aunque el proceso de afloramiento duró hasta el Pleistoceno tardío. Sobre estos suelos se presenta una vegetación de sabanas o de bosques achaparrados (categoría *T*, Sombroek 2000). Presentes en la Estación Puerto Abeja del PNN Chiribiquete.

Planos arenosos (varillal)

Los suelos de estos lugares se formaron en el Pleistoceno tardío, y se caracterizan por presentar un horizonte sub superficial compuesto por arena blanca o gris (Podsoles). Estos suelos son predominantemente ácidos y podsolizados. La vegetación presente en estos lugares es de sabana con lugares de arena desnuda, o puede ocurrir un bosque

bajo con dosel cerrado denominado “varillal” o *caatinga* (categoría *Pa*, Sombroek 2000). Presentes en el Campamento Zafire.

Tierras altas del escudo

Oxisoles recientes y sub recientes profundos y bien drenados. Sobre estos suelos ocurren con frecuencia bosques con dosel abierto, pero con un sotobosque cerrado. Estas tres parcelas se encuentran sobre el escudo cristalino de Guayana (categoría *Uc*, Sombroek 2000). Presentes en la Estación Puerto Abeja del PNN Chiribiquete y en la Estación de los Nouragues.

Tierras sedimentarias del occidente

En estos lugares se presentan suelos de tierras bajas (ultisoles), predominantes en el sector occidental de la Amazonia. Están compuestos por sedimentos derivados de la cordillera de los Andes, debido a la acción de la deposición fluvial durante el Pleistoceno (categoría *Ua*, Sombroek 2000). Presentes en el PNN Amacayacu.



Figura 2. Localización de los lugares de estudio. CH: Parque Nacional Natural Chiribiquete; AM: Parque Nacional Natural Amacayacu; ZF: Campamento El Zafire; NO: Estación de los Nouragues.

Algunas características climáticas, físicas y químicas de los suelos de cada lugar fueron obtenidas en trabajos anteriores a este (Tabla 1). Durante el período de estudio se registró la precipitación y la temperatura en los lugares de muestreo y el nivel del Río Mesay (Figura 3).

Tabla 1. Características climáticas, físicas y químicas de los suelos, en ocho parcelas de la Amazonia. La textura del suelo se clasifica en FL: Franco Limoso, FAR: Franco Arenoso, AR: Arenoso, A: Arcilloso, AA: Arcilla Arenoso.

Parcela	Arena (%)	Limo (%)	Arcilla (%)	Textura	pH	C (%)	P ppm	*Precipitación (mm)	*Temperatura (°C)
REB	49	36	15	FL	4.01	0.7	0.89	3300	25
TFB	63	21	16	FAR	3.43	3.38	2.65	3300	25
TFA	74	13	13	FAR	3.62	0.57	0.7	3300	25
TEP	86	5	9	AR	3.98	1.77	1.35	3300	25
AME	20	35	45	A	4.34	1.42	2.75	3241	25
AMU	17	37	46	A	4.32	1.62	3.89	3241	25
NOU	45	11	44	AA	4.45	--	--	3959	26.3
VAR	83	10	7	AR	4.39	1.14	<1.00	3241	25

* Promedio interanual

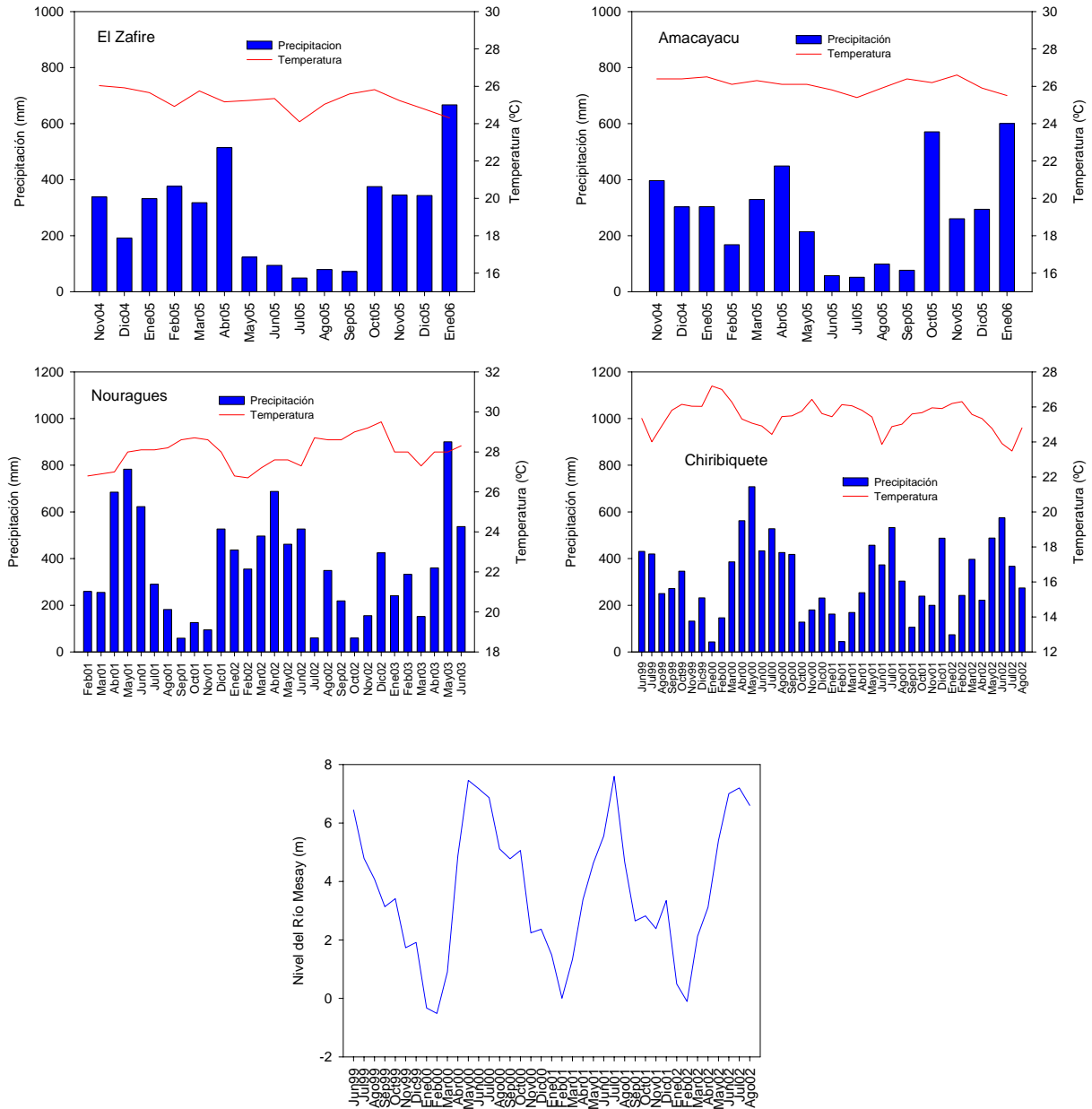


Figura 3. Precipitación (mm), temperatura (°C), y nivel del río Mesay (m) durante el período de muestreo de la caída de la hojarasca en las parcelas estudiadas.

4. SITUACIÓN PROBLEMA E HIPÓTESIS

La medición de la caída de hojarasca en diferentes parcelas ubicadas en Colombia y la comparación con la producción de hojarasca en otros lugares de la cuenca del Amazonas, como la Guyana francesa, es clave para la comprensión de la dinámica y el funcionamiento de los bosques amazónicos y para establecer la manera en la cual varía la PPN a través de la cuenca. Es necesario realizar estudios complementarios de los componentes aéreos y subterráneos de la PPN para poder entender los patrones espaciales y temporales de la dinámica de la biomasa y el ciclo del carbono, y su relación con variables ambientales como el clima y las características edáficas, con el fin de establecer la manera en la cual los bosques amazónicos están respondiendo al cambio climático global.

En este trabajo me formulé las siguientes preguntas:

- ¿Existen diferencias en la caída de la hojarasca fina y en la entrada de carbono a través de ésta entre bosques ubicados sobre diferentes tipos de suelos dentro de la Amazonia?
- ¿Cuál es el grado de influencia de variables ambientales como la precipitación, la temperatura y las características edáficas sobre la producción de hojarasca fina en diferentes bosques de la Amazonia?

La hipótesis de este trabajo se basa en la idea que en bosques con mayor disponibilidad de nutrientes en el suelo (e.g. ultisoles y oxisoles) se presenta una mayor asignación de carbono

para la construcción de las partes aéreas de las plantas, por lo cual se esperaría que la caída de la hojarasca fina fuera mayor que en bosques con menor disponibilidad de nutrientes en el suelo (e.g. Podsoles), en donde las plantas asignan una mayor cantidad de carbono para la construcción de estructuras subterráneas. Si esta premisa se cumple, yo esperaría encontrar bajos valores de producción de hojarasca fina en las parcelas Podsol-C y ZF comparadas con las demás parcelas.

5. OBJETIVOS

Objetivo General

Estimar la producción de hojarasca fina (hojas, flores, frutos y ramas con diámetro ≤ 2 cm) y la entrada de carbono al suelo del bosque a través de ésta en diferentes tipos de bosques amazónicos con suelos contrastantes y la influencia de la precipitación, la temperatura, y las características edáficas de cada tipo de bosque sobre el proceso.

Objetivos Específicos

- Establecer si existen diferencias significativas en la tasa de producción de hojarasca fina (hojas, flores, frutos y ramas con diámetro ≤ 2 cm) en diferentes tipos de bosques de la Amazonia con suelos contrastantes.

- Estimar el contenido de carbono de la hojarasca en diferentes tipos de bosques de la Amazonia con suelos contrastantes.
- Establecer la proporción de la biomasa destinada a la construcción de estructuras reproductivas en cada tipo de bosque.
- Establecer la influencia de la precipitación, la temperatura y la disponibilidad de agua del suelo sobre la producción de hojarasca fina a lo largo del tiempo

6. METODOLOGÍA

6.1. FASE DE CAMPO

Las parcelas utilizadas en este estudio fueron previamente establecidas por diferentes investigadores:

- Rudas-Lleras y Prieto establecieron en 1994 dos parcelas de 1ha cada una sobre suelos de tipo Ultisol en el PNN Amacayacu, separadas por cerca de 100m. Las dos parcelas de este lugar las denominé Ultisol-A1 y Ultisol-A2 con el fin de distinguirlas entre sí y para resaltar el tipo de suelo característico. En octubre de 2004 instalamos las trampas de hojarasca en este lugar.
- La Fundación Puerto Rastrojo estableció en 1998 cuatro parcelas de 1ha cada una sobre los diferentes tipos de suelos presentes en la Estación Puerto Abeja del PNN

Chiribiquete: una parcela sobre suelos de tipo Histosol (influenciada por el pulso de inundación del río Mesay), una parcela sobre suelos de tipo Podsol, y dos parcelas sobre lugares con suelos tipo Oxisol. Las parcelas establecidas en Puerto Abeja siguen un gradiente altitudinal de *ca.* 200m que inicia en el plano inundable del río Mesay y finaliza en la cima del tepuy, con una distancia aproximada de 2 Km. Para este trabajo denominé a las parcelas de este lugar como Histosol-C, Oxisol-C1, Oxisol-C2 y Podsol-C. Las trampas de hojarasca fueron establecidas por ellos en mayo de 1999

- En 1992 el CNRS estableció una parcela en la Estación de los Nouragues sobre un suelo de tipo Oxisol, la cual denominé Oxisol-N para este estudio. Las trampas de hojarasca fueron instaladas en diciembre de 2000.

Finalmente, Peñuela y Álvarez en 2004 establecieron 4 parcelas de 1ha, una de ellas sobre un suelo de tipo Podsol en el Campamento Zafire a la cual le asigné el nombre Podsol-ZF. Las trampas de hojarasca fueron establecidas por estos investigadores en octubre de 2004.

La fecha de iniciación y la duración de la colecta de hojarasca fueron diferentes entre los lugares. En el PNN Chiribiquete, la hojarasca fue colectada entre el 15 de junio de 1999 y el 31 de agosto de 2002; en la estación de los Nouragues el período de recolección de la hojarasca inició el 14 de febrero de 2001 y se extendió hasta el 30 de junio de 2003. Por otro lado, la recolección de la hojarasca fina en el PNN Amacayacu y en el campamento Zafire ocurrió entre el 1 de noviembre de 2004 y el 15 de enero de 2006. En todas las parcelas, con excepción de la ubicada en la estación de los Nouragues, la hojarasca se colectó en trampas de 1 x 0.5 m (0.5 m²) construidas con tubos de PVC que formaron un marco rectangular. A cada

marco se sujetó una bolsa de captura de malla plástica que tiene un ojo de 1 mm y una profundidad de 10 cm aproximadamente, y cada trampa se elevó *ca.* 1 m por encima del suelo. Las trampas de hojarasca utilizadas en Nouragues tenían la misma área, pero la bolsa de captura tenía una forma cuadrada y se sujetó con cuerdas a cuatro varas verticales y no a un marco de PVC.

Dentro de las parcelas del Zafire, Amacayacu y Nouragues fueron instaladas 25 trampas de hojarasca fina y se ubicaron de manera equidistante con el fin de homogenizar la captura, mientras que en las parcelas de Chiribiquete se instalaron 24 trampas. En todos los casos el número de trampas utilizadas excedió el mínimo establecido por algunos investigadores (UNESCO/CIFCA 1978, Finotti et al. 2003), y permite realizar futuras comparaciones con los otros lugares de la cuenca del Amazonas donde RAINFOR adelanta estudios. A partir de la fecha de instalación de las trampas se realizaron colectas quincenales de la hojarasca capturada en cada parcela. En el caso del Zafire y Amacayacu el material colectado fue llevado al laboratorio de la Universidad Nacional de Colombia Sede Amazonia, empacado en bolsas de papel y secado durante 48 horas a una temperatura de 70° C en un horno eléctrico marca Lab Line. En Nouragues el material se secó en campo con el mismo procedimiento descrito anteriormente. En Chiribiquete el material fue secado en campo en un horno tipo invernadero hasta peso constante (aproximadamente 8 días). Una vez seca, la hojarasca fue separada en hojas, flores, frutos, ramas con diámetro ≤ 2 cm y material indeterminado, con el fin de pesar cada componente por separado (Balanza Ohaus Adventurer, precisión 0,01g). No se tuvieron en cuenta las ramas grandes (> 2 cm), debido a que éstas pudieron ser producidas antes del intervalo considerado (Clark et al. 2001).

En la misma época de la instalación de las trampas de hojarasca en Amacayacu fue instalada una estación meteorológica marca HOBO en la comunidad de Palmeras a *ca.* 10Km de las parcelas, con el fin de medir los valores de precipitación y temperatura que tienen influencia sobre las parcelas del PNN Amacayacu. La estación climática presentó problemas, por lo que se incluyeron los datos climáticos obtenidos por el IDEAM en la ciudad de Leticia. Tanto en el campamento Zafire como en la estación Puerto Abeja se instalaron un pluviómetro y un termómetro de máximas y mínimas a mediados de octubre de 2004.

6.2. ANÁLISIS DE LOS DATOS

Con el fin de determinar si los datos obtenidos de la caída de la hojarasca fina a lo largo del tiempo y de las variables ambientales presentan una distribución normal y homogeneidad de varianza, realicé la prueba de Normalidad de Shapiro – Wilk y la prueba de Bartlett de Homogeneidad de Varianza, respectivamente (Zar 1999). Las diferencias en la caída de la hojarasca fina y de las hojas a lo largo del tiempo entre las parcelas estudiadas se evaluaron a partir de la prueba de análisis de varianza (ANOVA), tomando a las parcelas como variables independientes y el peso como variable dependiente (Zar 1999, Guisande 2006). Realicé la prueba de Tukey para determinar entre cuáles parcelas existían diferencias (Zar 1999). Las diferencias en la caída de flores, frutos y ramitas entre las parcelas fueron determinadas a partir de la prueba de análisis de varianza de Kruskal – Wallis (Zar 1999). En ambas pruebas de comparación de medias se probó la hipótesis nula $h_0: \mu_{AME} = \mu_{AMU} = \mu_{VAR} = \mu_{NOU} = \mu_{REB} = \mu_{TFB} = \mu_{TFA} = \mu_{TEP}$.

La estimación del contenido de carbono de la hojarasca la obtuve usando un factor de 0.5 basado en el postulado de Clark et al. (2001b), en el cual asumen que el carbono representa el 50% del peso seco total.

A partir de los datos del peso de las flores, de los frutos y de la hojarasca total capturados en las trampas de hojarasca a lo largo del muestreo se determinó la relación:

$$[(\text{flores}(\text{g}) + \text{frutos}(\text{g})) / \text{hojarasca total}(\text{g})]$$

con el fin de establecer la proporción de la biomasa destinada a la producción de estructuras reproductivas.

Utilicé los datos de temperatura y precipitación de cada lugar para hallar el cociente T/P ($^{\circ}\text{C}/\text{mm}$), como un indicativo de la disponibilidad de agua del bosque (Brown & Lugo 1982). Para determinar el grado de asociación entre la temperatura, la precipitación, el nivel del río (en el caso de Histosol-C) y el cociente T/P (medida de la disponibilidad de agua en el suelo), sobre la caída de la hojarasca fina y sobre la caída de las hojas, las flores, los frutos y las ramitas realicé la prueba de correlación de rangos de Spearman (Zar 1999).

7. RESULTADOS

7.1. PRODUCCIÓN DE HOJARASCA Y ENTRADA DE CARBONO

La producción total de hojarasca presentó diferencias significativas entre las parcelas estudiadas ($F_{7,495}=21.52$, $p<0.001$). La prueba de Tukey produjo tres grupos (Figura 4), indicando que los valores más altos de producción total de hojarasca fueron registrados en las

parcelas Oxisol-N, Histosol-C and Oxisol-C1, mientras que los valores más bajos fueron registrados en las parcelas Podsol-C y ZF, exhibiendo un rango de producción de hojarasca entre 4.05 a 9.49 t ha⁻¹ año⁻¹, lo cual representa una entrada de carbono al suelo del bosque de 2.03 a 4.75 t C ha⁻¹ año⁻¹. Valores intermedios de producción fueron obtenidos en las parcelas Ultisol-A1 y A2, y en Oxisol-C2 (Tabla 2).

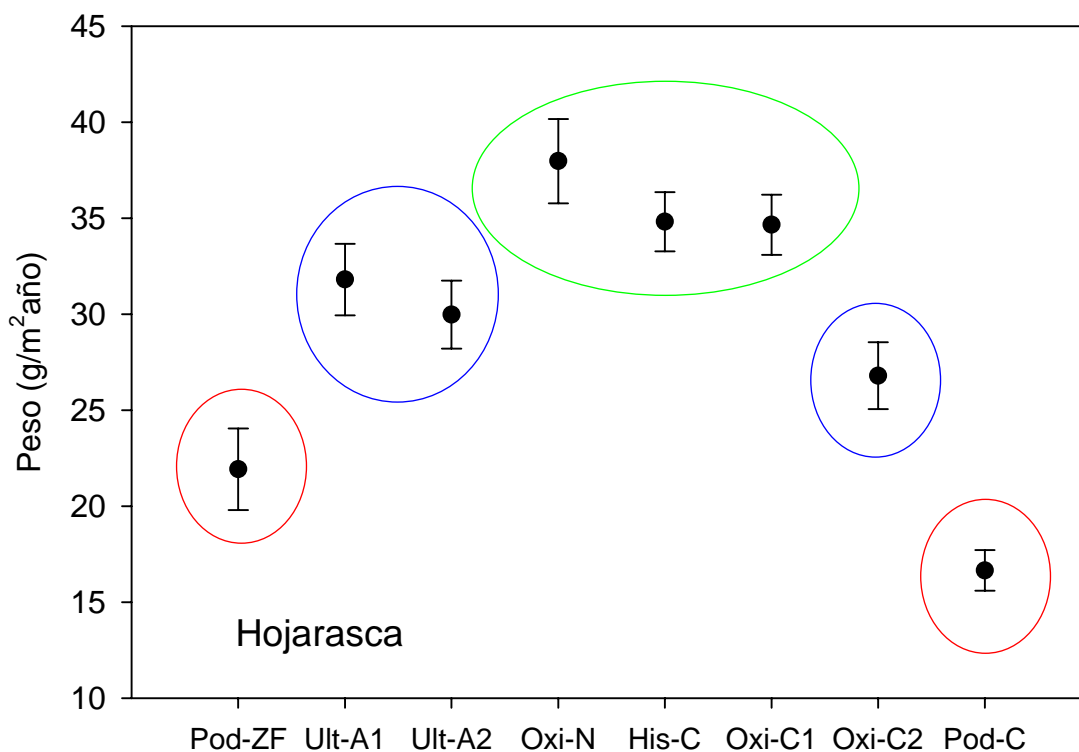


Figura 4. Producción de hojarasca fina (g/m²) ($X \pm E.E.$) en diferentes bosques de la Amazonia con suelos contrastantes. Los lugares encerrados en óvalos de distinto color presentan una producción significativamente diferente (Tukey, $P < 0.05$). Pod-ZF: Podsol-ZF; Ult-A1: Ultisol-A1; Ult-A2: Ultisol-A2; Oxi-N: Oxisol-N; His-C: Histosol-C; Oxi-C1: Oxisol-C1; Oxi-C2: Oxisol-C2; Pod-C: Podsol-C.

En todos los lugares el componente de la hojarasca fina que más aportó a la hojarasca total fue el de las hojas, contribuyendo con el 69.01 – 77.58%, ejerciendo una fuerte influencia

sobre la misma (Tabla 2). La caída de las hojas presentó un rango de producción de 3.14 a 6.48 t ha⁻¹ año⁻¹, lo cual representa una entrada de carbono al suelo del bosque de 1.57 a 3.23 t C ha⁻¹ año⁻¹ (Tabla 2). La caída de las hojas fue diferente significativamente entre las parcelas ($F_{7,495}=11.55$, $p<0.001$), y a la prueba de Tukey separó dos grupos diferenciados significativamente el uno del otro (Figura 5); el primer grupo lo conforman las parcelas Podsol-C y ZF, y Oxisol-C2, con una baja producción de hoja comparada con la alta producción del grupo conformado por las parcelas Ultisol-A1 y A2, Oxisol-C1, Histosol-C y Oxisol-N (Tabla 2).

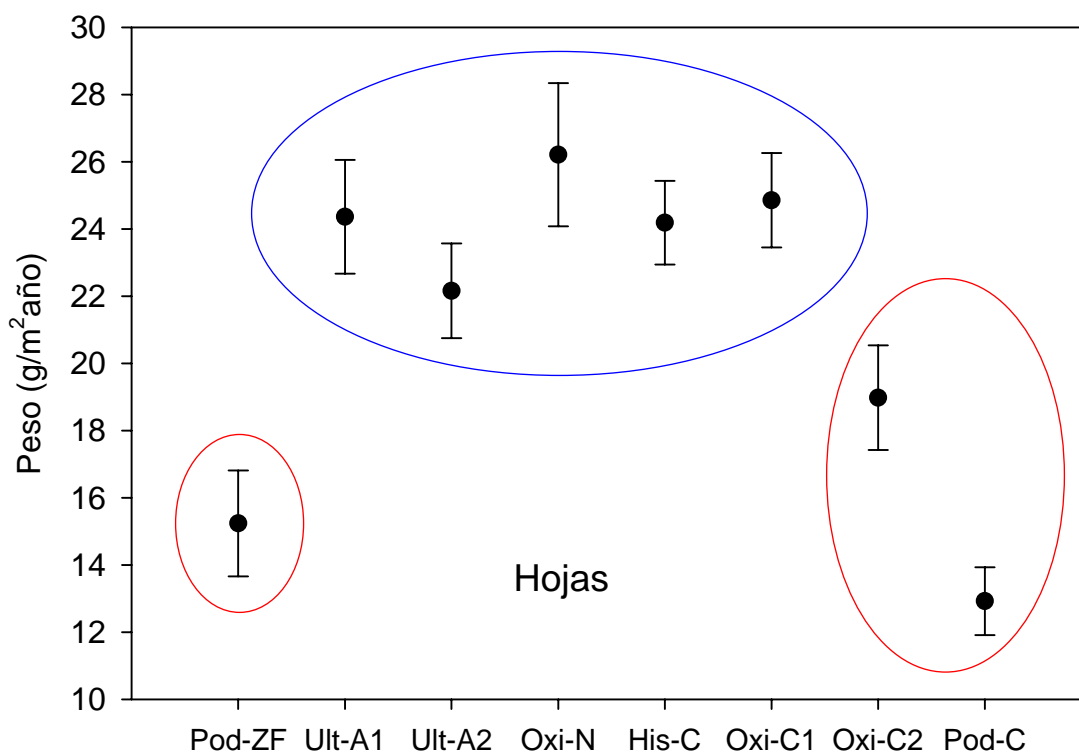


Figura 5. Producción de hojas (g/m²) ($X \pm E.E.$) en diferentes bosques de la Amazonia con suelos contrastantes. Los lugares encerrados en óvalos de distinto color presentan una producción significativamente diferente (Tukey, $P<0.05$). Pod-ZF: Podsol-ZF; Ult-A1: Ultisol-A1; Ult-A2: Ultisol-A2; Oxi-N: Oxisol-N; His-C: Histosol-C; Oxi-C1: Oxisol-C1; Oxi-C2: Oxisol-C2; Pod-C: Podsol-C.

El aporte de flores a la hojarasca total fue de 12.94 – 4.35%, presentando un rango de producción entre 0.18 y 0.68 t ha⁻¹ año⁻¹, lo cual representa una entrada de carbono al suelo del bosque de 0.09 a 0.33 t C ha⁻¹ año⁻¹ (Tabla 2). La caída de flores fue significativamente diferente entre los bosques ($H_{7,495}=56.05$, $p<0.001$), en donde las parcelas Podsol-ZF y Oxisol-C1 exhibieron una alta contribución a la hojarasca total (*ca.* 12%) comparadas con las demás parcelas (Figura 6).

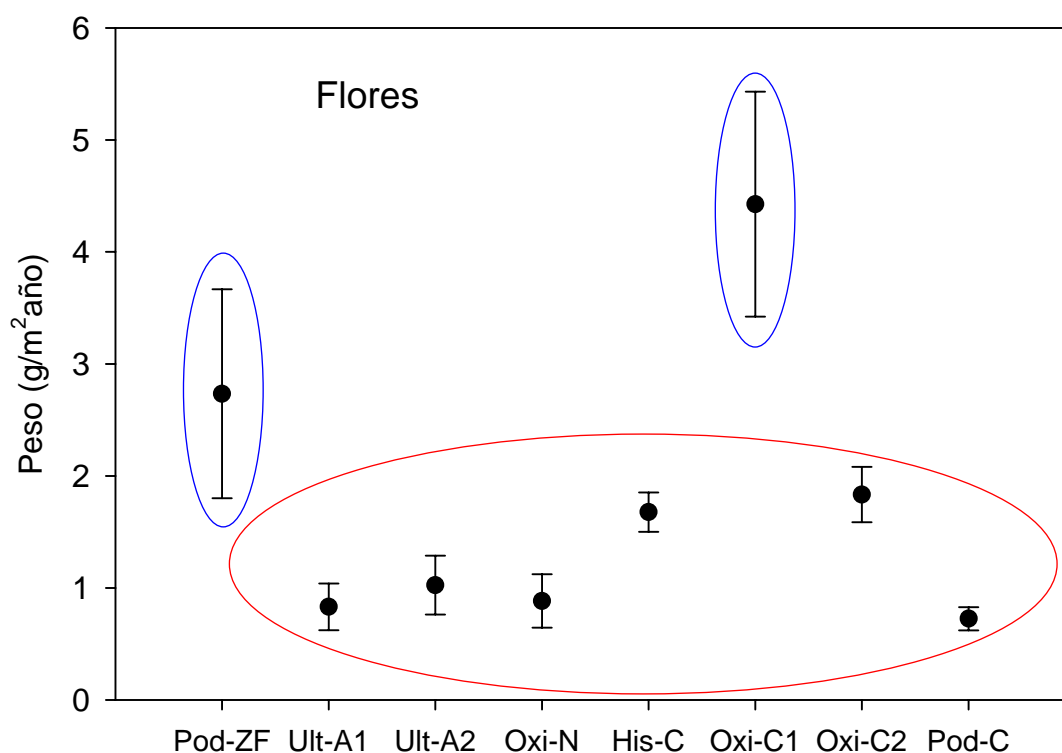


Figura 6. Producción de flores (g/m²) ($X \pm E.E.$) en diferentes bosques de la Amazonia con suelos contrastantes. Los lugares encerrados en óvalos de distinto color presentan una producción significativamente diferente (Tukey, $P<0.05$). Pod-ZF: Podsol-ZF; Ult-A1: Ultisol-A1; Ult-A2: Ultisol-A2; Oxi-N: Oxisol-N; His-C: Histosol-C; Oxi-C1: Oxisol-C1; Oxi-C2: Oxisol-C2; Pod-C: Podsol-C.

El aporte de frutos a la hojarasca total fue de 1.32 a 9.06%, presentando un rango de producción entre 0.07 y 0.66 t ha⁻¹ año⁻¹, lo cual representa una entrada de carbono al suelo del

bosque de 0.04 a 0.33 t C ha⁻¹ año⁻¹ (Tabla 2). La caída de los frutos presentó diferencias significativas entre las parcelas ($H_{7,495}=113.33$, $p<0.001$), en donde los valores más bajos de producción fueron registrados en las parcelas Podsol-ZF y C, y valores altos en las demás parcelas (Figura 7).

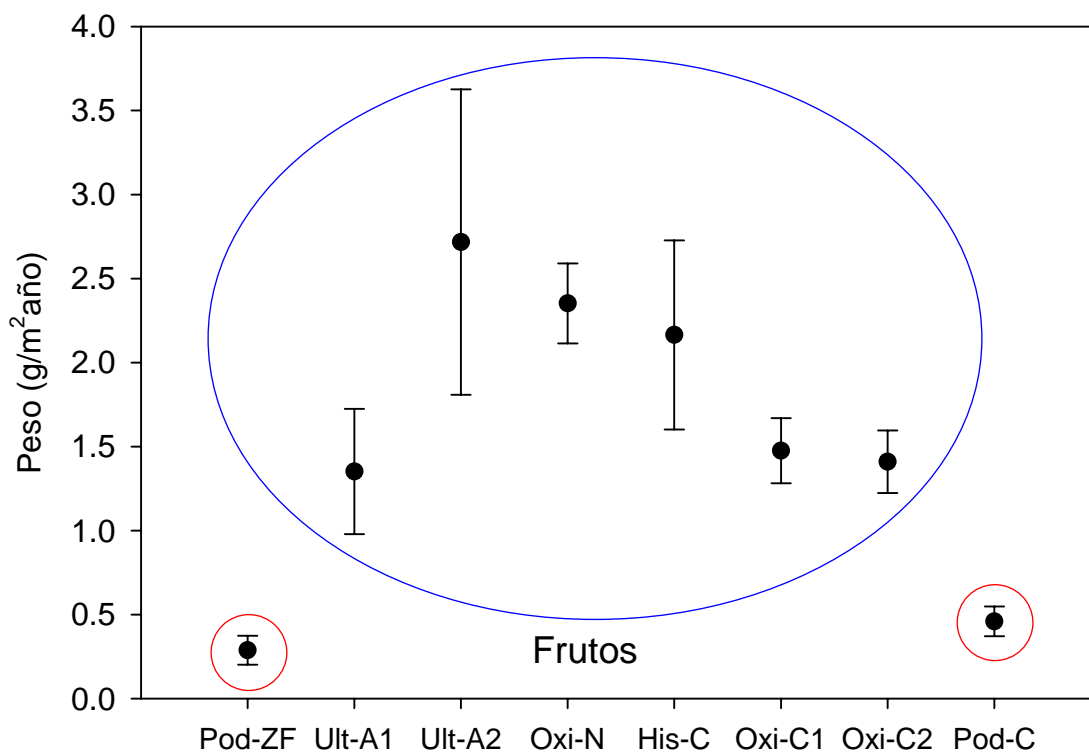


Figura 7. Producción de frutos (g/m^2) ($X \pm \text{E.E.}$) en diferentes bosques de la Amazonia con suelos contrastantes. Los lugares encerrados en óvalos de distinto color presentan una producción significativamente diferente (Tukey, $P<0.05$). Pod-ZF: Podsol-ZF; Ult-A1: Ultisol-A1; Ult-A2: Ultisol-A2; Oxi-N: Oxisol-N; His-C: Histisol-C; Oxi-C1: Oxisol-C1; Oxi-C2: Oxisol-C2; Pod-C: Podsol-C.

El último de los componentes de la hojarasca, las ramitas, contribuyó con un porcentaje de 13.22 a 26.2% a la hojarasca total en las parcelas. El componente ramitas

exhibió un rango de producción de 0.62 a 2.46 t ha⁻¹ año⁻¹, lo cual representa una entrada de carbono al suelo del bosque de 0.31 a 1.14 t C ha⁻¹ año⁻¹ (Tabla 2). La caída de las ramitas fue significativamente diferentes entre las parcelas ($H_{7,495}=125.25$, $p<0.001$), en donde Oxisol-N mostró una producción alta, Histosol-C y Oxisol-C1 exhibieron una producción intermedia y las demás parcelas una baja producción (Figura 8).

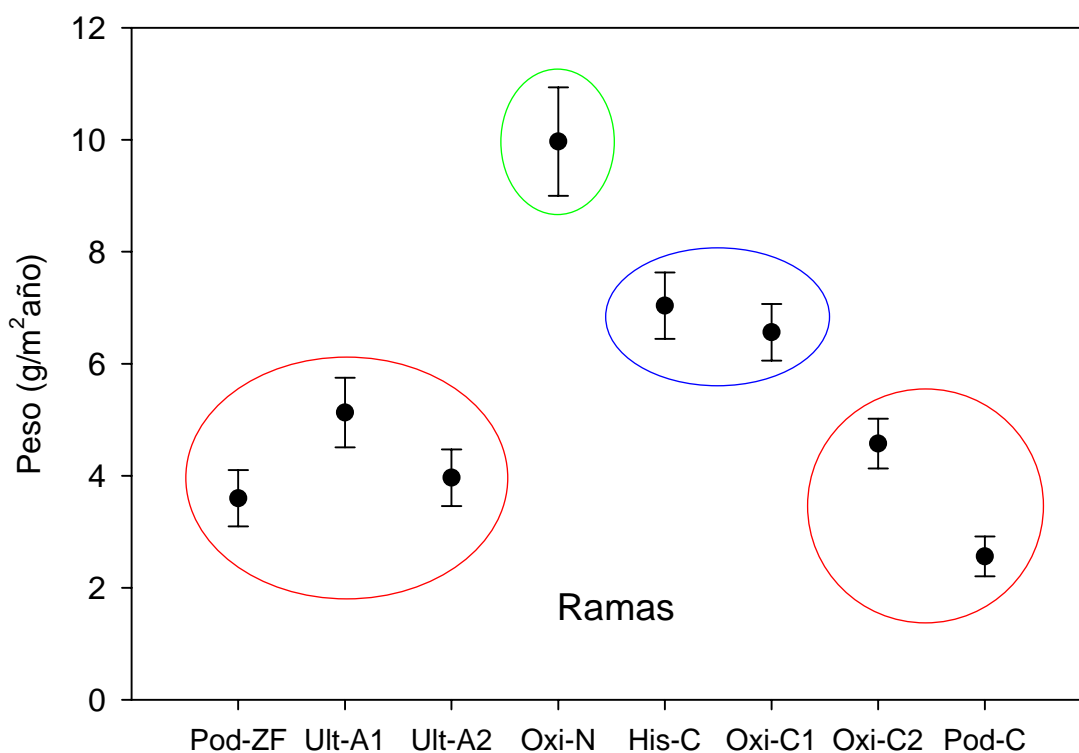


Figura 8. Producción de ramas (g/m^2) ($X \pm \text{E.E.}$) en diferentes bosques de la Amazonia con suelos contrastantes. Los lugares encerrados en óvalos de distinto color presentan una producción significativamente diferente (Tukey, $P<0.05$). Pod-ZF: Podsol-ZF; Ult-A1: Ultisol-A1; Ult-A2: Ultisol-A2; Oxi-N: Oxisol-N; His-C: Histosol-C; Oxi-C1: Oxisol-C1; Oxi-C2: Oxisol-C2; Pod-C: Podsol-C.

Durante todo el muestreo el material indeterminado presentó el aporte más bajo comparado con los demás componentes de la hojarasca fina (Tabla 2), indicando que el material colectado de las trampas de hojarasca no presentaba un alto grado de descomposición y pudo ser reconocido e incluido en el peso de los demás componentes.

Tabla 2. Producción de hojarasca fina total y de cada uno de cada uno de sus componentes ($t\ ha^{-1}\ año^{-1}$), cantidad de carbono que ingresa al suelo del bosque a través de ésta ($t\ C\ ha^{-1}\ año^{-1}$) y porcentaje de aporte de cada componente (%) en diferentes bosques de la Amazonia con suelos contrastantes.

Componentes	Podsol-ZF	Ultisol-A1	Ultisol-A2	Oxisol-N	Histosol-C	Oxisol-C1	Oxisol-C2	Podzol-C
<i>Hojarasca</i>								
Total	5.33	7.74	7.29	9.39	8.47	8.20	6.52	4.05
C	2.67	3.87	3.65	4.75	4.24	4.10	3.26	2.03
%	100	100	100	100	100	100	100	100
<i>Hojas</i>								
Total	3.78	5.93	5.39	6.48	5.89	5.88	4.62	3.14
C	1.85	2.96	2.70	3.23	2.94	2.94	2.31	1.57
%	70.80	76.62	73.93	69.01	69.47	71.65	70.82	77.58
<i>Flores</i>								
Total	0.68	0.20	0.25	0.21	0.41	1.06	0.45	0.18
C	0.33	0.10	0.12	0.12	0.20	0.53	0.22	0.09
%	12.84	2.62	3.42	2.24	4.82	12.94	6.84	4.35
<i>Frutos</i>								
Total	0.07	0.33	0.66	0.58	0.53	0.35	0.34	0.11
C	0.04	0.16	0.33	0.26	0.26	0.17	0.17	0.06
%	1.32	4.25	9.06	6.17	6.22	4.25	5.26	2.75
<i>Ramitas</i>								
Total	0.88	1.25	0.96	2.46	1.71	1.57	1.11	0.62
C	0.44	0.62	0.48	1.14	0.86	0.78	0.56	0.31
%	16.42	16.13	13.22	26.2	20.21	19.09	17.07	15.37

7.2. CARBONO INVERTIDO EN ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS DE LA HOJARASCA

La producción de estructuras reproductivas de las plantas, y por ende la inversión de carbono a la reproducción, en las parcelas estudiadas presentó diferencias entre sí comparado los resultados obtenidos de la relación $[(\text{flores}(\text{g})+\text{frutos}(\text{g}))/\text{hojarasca}(\text{g})]$. En Oxisol-C1 y Podsol-ZF se presentaron los valores más altos de ésta relación (0.17 y 0.14, respectivamente), indicando que en estas parcelas las plantas destinan una gran cantidad de carbono a la elaboración de material reproductivo. En Ultisol-A1, Oxisol-N y Podsol-C se presentaron valores bajos (0.07, 0.08 y 0.07, respectivamente), mientras que en Ultisol-A2, Oxisol-C2 e Histosol-C exhibieron valores intermedios (0.12, 0.12 y 0,11, respectivamente) comparados con las demás parcelas (Figura 9).

En la relación $[(\text{flores}(\text{g})+\text{frutos}(\text{g}))/\text{hojarasca}(\text{g})]$ puede suceder que alguna de las dos estructuras reproductivas tenga una mayor influencia sobre el valor total. En el caso de Podsol-ZF esta relación está fuertemente influenciada por la caída de las flores pero débilmente influenciada por la caída de frutos. Por otro lado, en Oxisol-C1 ocurre una situación similar aunque en este caso la caída de los frutos es mayor que en Podsol-ZF, y en Ultisol-A2 ocurre una mayor influencia de la caída de frutos que de la caída de flores (Tabla 2). La asignación de carbono tanto a las flores como a los frutos en las demás parcelas tiende a ser semejante.

La asignación de carbono a los órganos reproductivos de las plantas presenta variaciones a lo largo del tiempo debido a las fluctuaciones en la producción y posterior caída de los diferentes componentes de la hojarasca fina (Figuras 10-17).

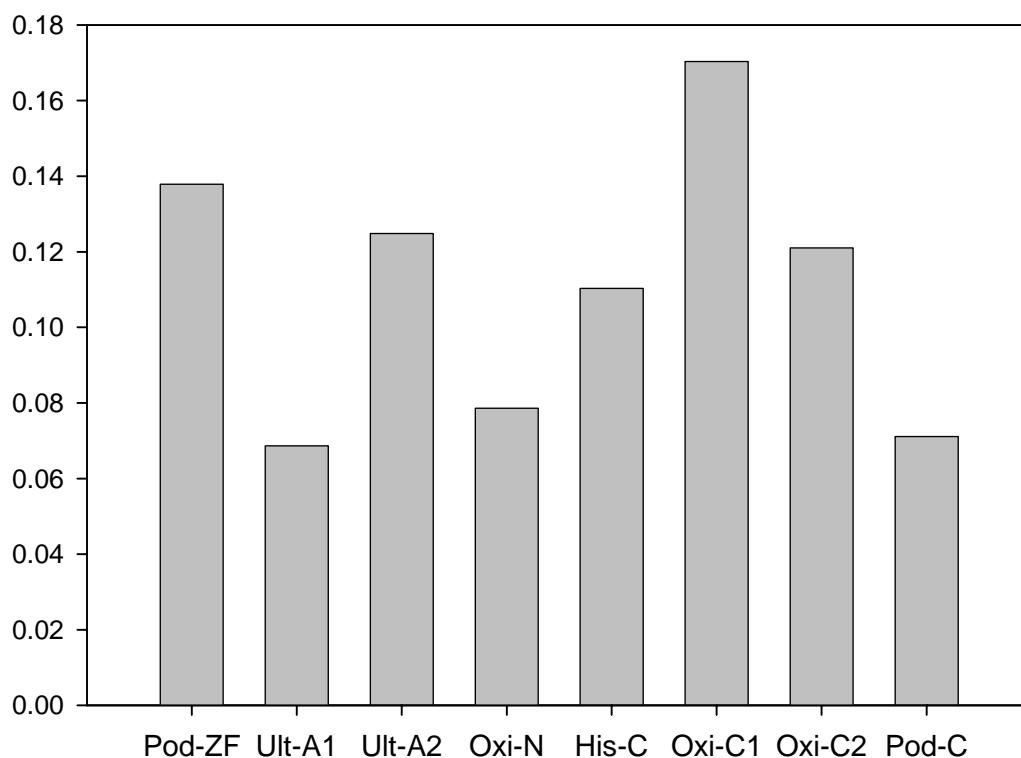


Figura 9. Índice de la cantidad de carbono invertido en la construcción de estructuras reproductivas de la hojarasca $[(\text{Flores}(\text{g})+\text{Frutos}(\text{g}))/\text{Hojarasca}(\text{g})]$ en diferentes bosques de la Amazonia con suelos contrastantes.

7.3. COMPORTAMIENTO TEMPORAL DE LA CAÍDA DE LA HOJARASCA

El resultado del aporte en toneladas de la hojarasca fina total en las ocho parcelas es un único valor que describe la cantidad de hojarasca producida en cada bosque al final de un intervalo de tiempo específico (un año) sobre un área determinada (una hectárea). Sin embargo, a lo largo del tiempo se presentan variaciones en la producción de hojarasca total debido a fluctuaciones en la producción de los diferentes componentes. En cada uno de los tipos de bosques evaluados en este trabajo es notorio que la producción total de hojarasca está fuertemente influenciada por la caída de las hojas, a pesar del significativo aporte de los demás componentes a lo largo del muestreo.

En Podsol-ZF la caída de la hojarasca presentó dos grandes picos de producción separados por un período de casi un año entre sí (noviembre-diciembre de 2004 y octubre-noviembre de 2005). En cada uno de los picos de producción de hojarasca ocurrió una elevada caída de hojas, seguida de un sobresaliente pico de caída de flores (Figura 10). Cuando los picos de flores ocurrieron, la caída de las hojas tendió a declinar, aunque no necesariamente aumentó con la posterior disminución de la caída de flores. Un pico de hojarasca de menor magnitud, comparado con los otros dos, ocurrió durante los meses de junio-julio de 2005, en el cual se presentó, además, un pequeño evento de caída de frutos (Figura 10). La caída de ramas presentó cinco picos de producción que no siguieron ningún patrón aparente y que aportaron una cantidad significativa a la hojarasca total (Figura 10).

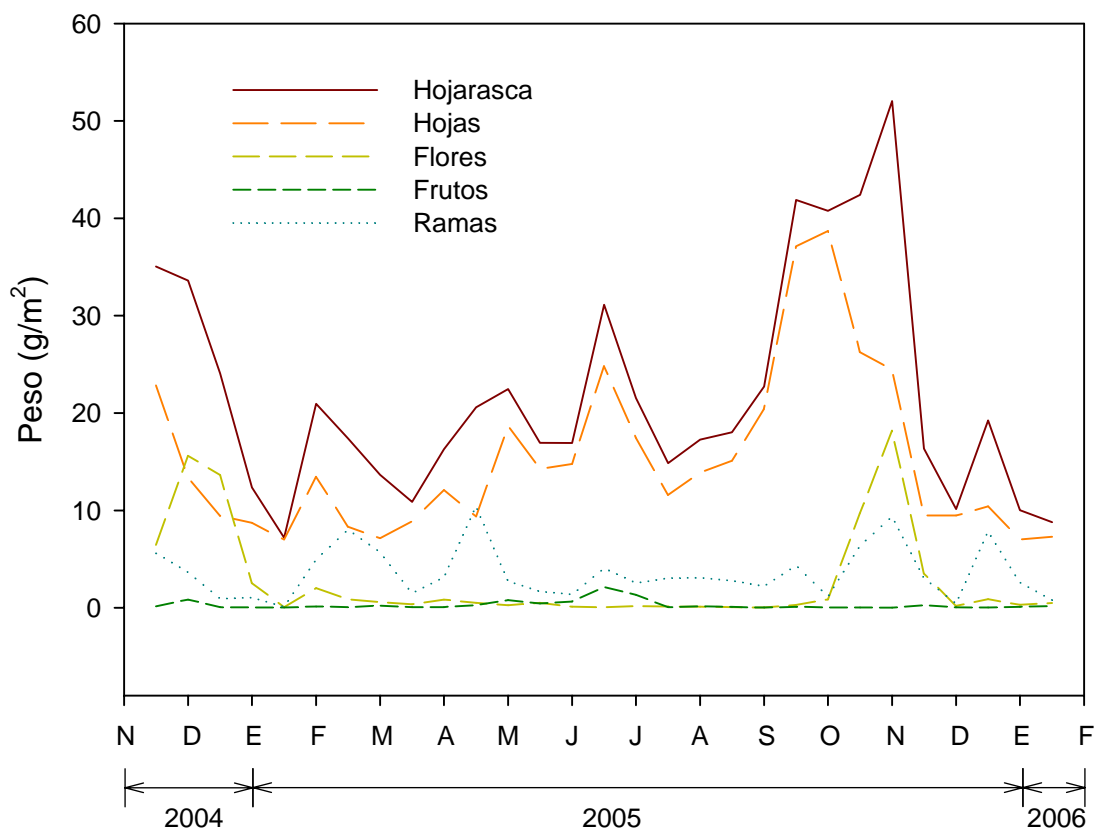


Figura 10. Caída de hojarasca fina total y de sus componentes en la parcela Podsol-ZF a lo largo del tiempo.

Un patrón estacional menos claro de producción de hojarasca fina ocurrió en las parcelas Ultisol-A1 y A2, en donde se presentaron picos de producción de hojarasca en diciembre de 2004, febrero, junio y octubre de 2005 en Ultisol-A1, y en diciembre de 2004, mayo, julio de 2005, y enero de 2006 en Ultisol-A2 (Figuras 11 y 12). En la parcela Ultisol-A2 ocurrió, además, un notorio pico de caída de frutos en enero de 2006 producto de la caída de frutos carnosos de gran tamaño de una sola especie (Figura 12). La caída de ramitas en estas dos parcelas aportó una cantidad apreciablemente grande y presentó un comportamiento no estacional (Figuras 11 y 12).

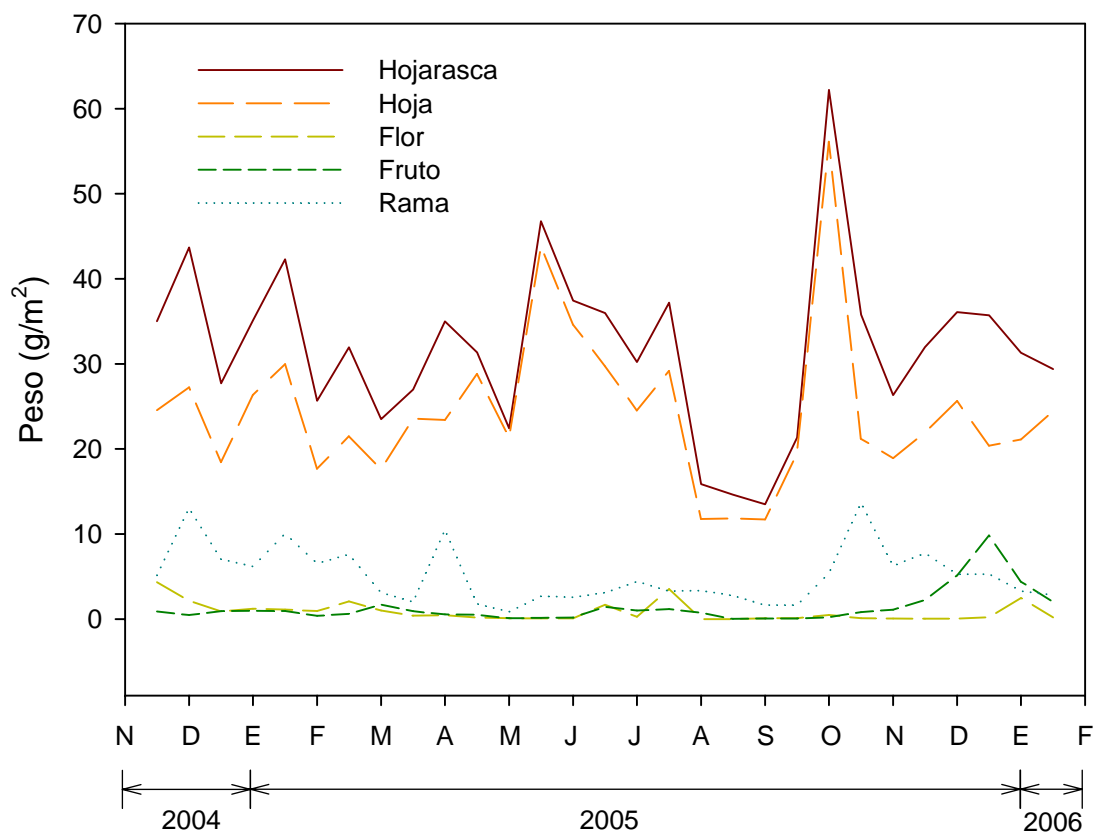


Figura 11. Caída de hojarasca fina total y de sus componentes en la parcela Ultisol-A1 a lo largo del tiempo.

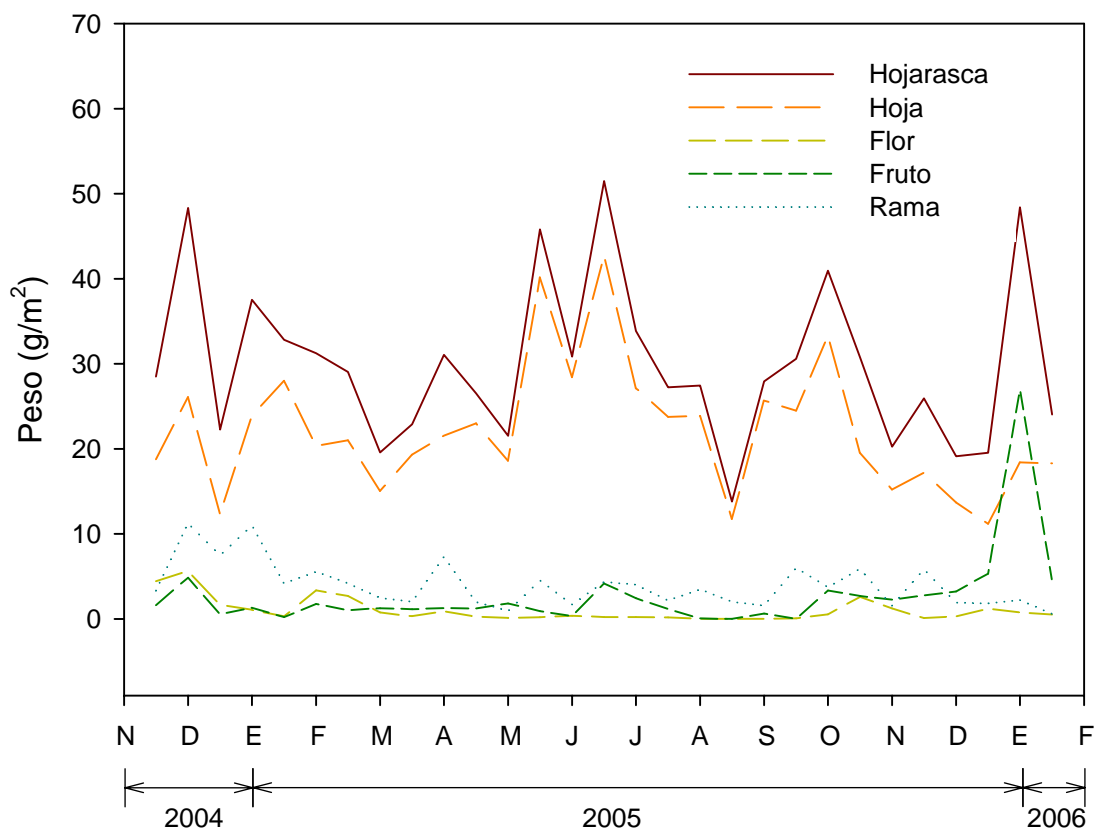


Figura 12. Caída de hojarasca fina total y de sus componentes en la parcela Ultisol-A2 a lo largo del tiempo.

Dos picos de producción de hojarasca fina ocurrieron durante agosto-septiembre de 2001 y agosto-septiembre de 2002 en Oxisol-N indicando un comportamiento anual de producción, reforzado por el incremento de la caída de la hojarasca ocurrido en agosto de 2003 que muy posiblemente derivó en la aparición de un tercer pico (Figura 13). La caída de flores en esta parcela exhibió un único pico sobresaliente entre durante septiembre de 2001, seguido de una elevada caída de frutos ocurrida entre febrero-marzo de 2002 (Figura 13).

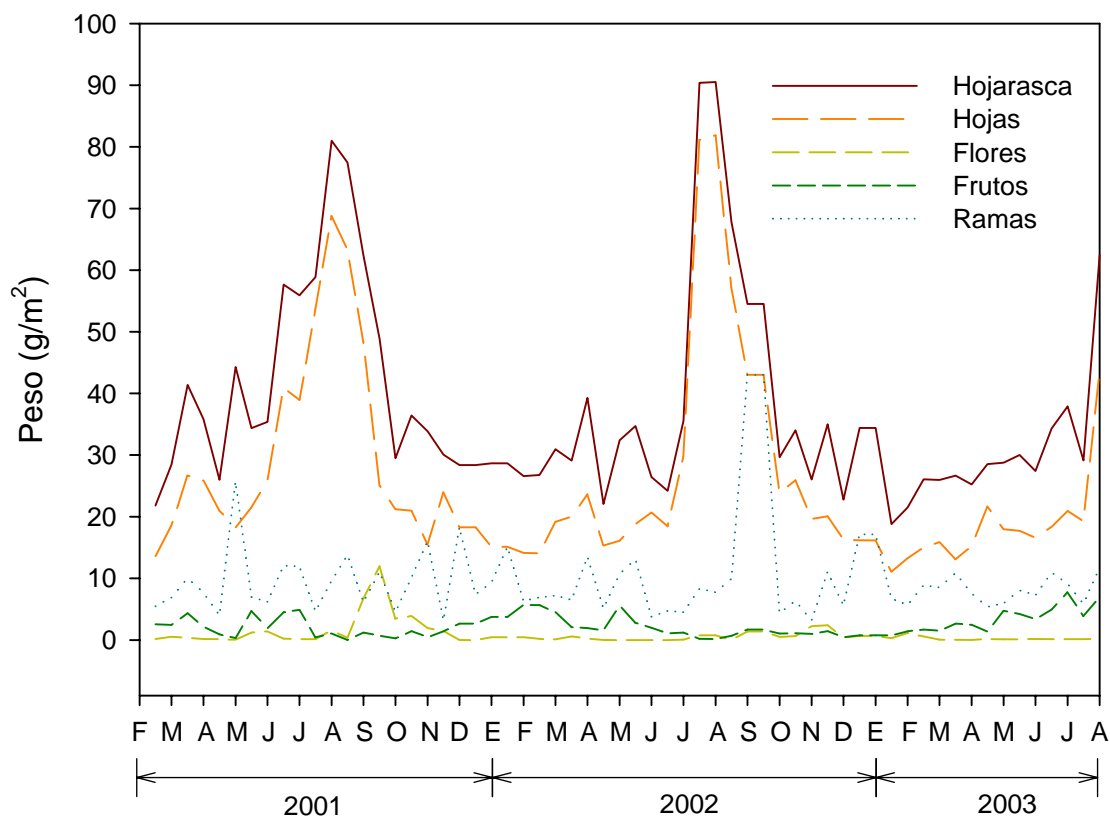


Figura 13. Caída de hojarasca fina total y de sus componentes en la parcela Oxisol-N a lo largo del tiempo.

Las parcelas Histosol-C y Oxisol-C1 no presentaron un claro patrón estacional de producción de hojarasca fina, exhibiendo muchos picos de caída de hojarasca que aparecen en diferentes meses a lo largo de los distintos años de muestreo (Figura 14 y 15). En estos dos lugares, sin embargo, la caída de frutos (junio-julio de 2001 en la parcela Histosol-C) y la caída de flores (octubre de 2001-enero de 2002 en la parcela Oxisol-C1) presentaron un patrón de producción supra-anual debido a que la fenología reproductiva de muchas de las especies que habitan en estas dos parcelas sigue este patrón (Navarrete & von Hildebrand 2004) (Figura 14 y 15). En ambos lugares la caída de las ramitas siguió un patrón de caída no estacional (Figura 14 y 15).

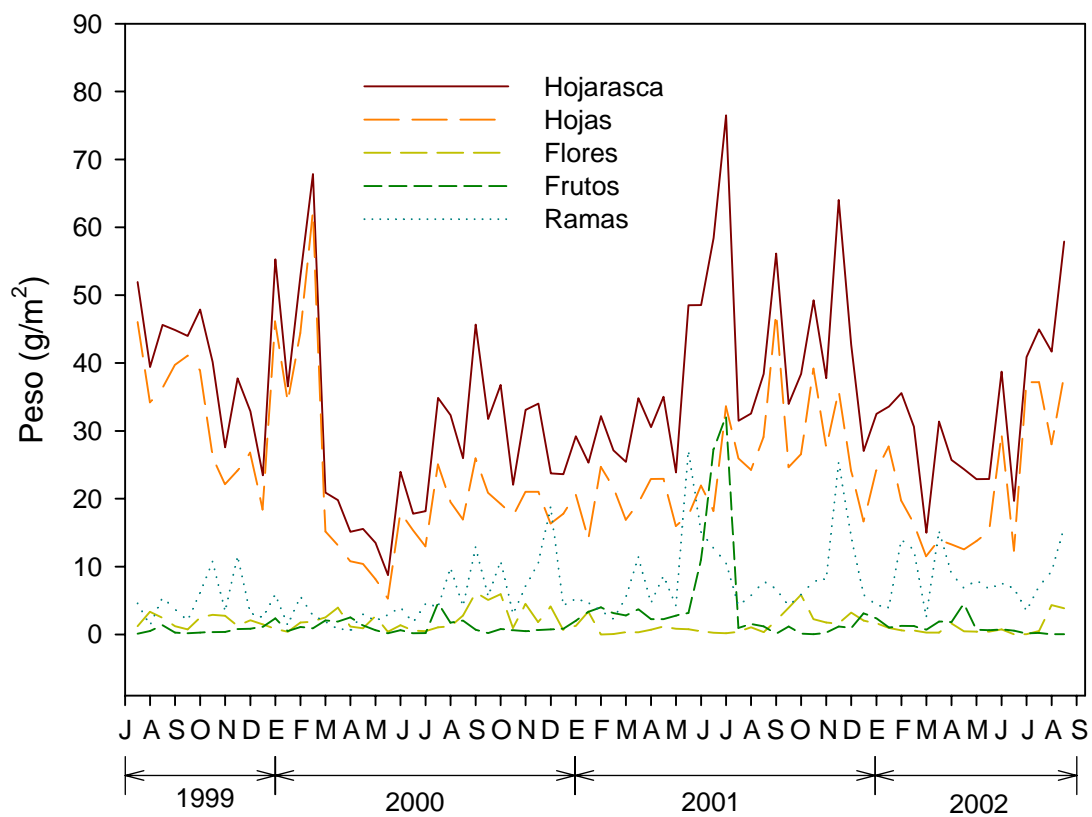


Figura 14. Caída de hojarasca fina total y de sus componentes en la parcela Histosol-C a lo largo del tiempo.

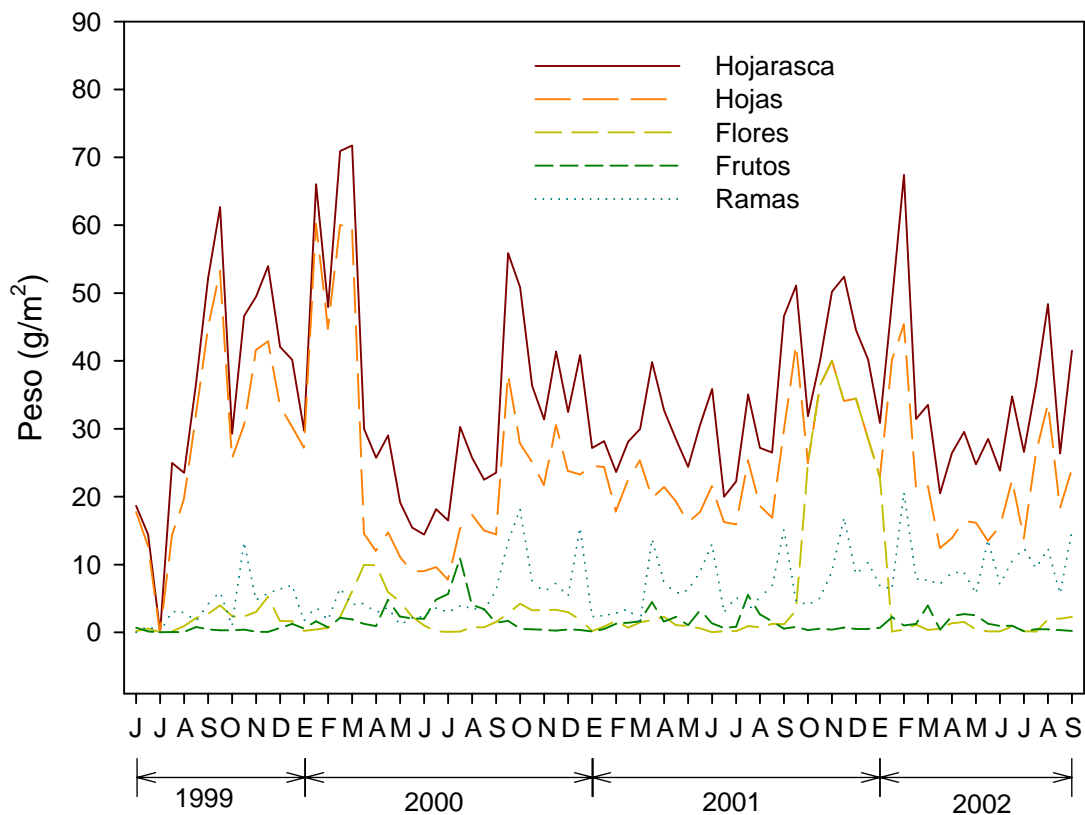


Figura 15. Caída de hojarasca fina total y de sus componentes en la parcela Oxisol-C1 a lo largo del tiempo.

A pesar de que no se presentaron meses semejantes de aparición de picos de caída de hojarasca fina a lo largo de los años en las parcelas Oxisol-C2 y Podsol-C, es notoria la aparición de períodos de baja producción de hojarasca durante los mismos meses en años diferentes (desde abril hasta agosto-septiembre) en los dos lugares (Figuras 16 y 17). En ambos casos, y al igual que en los demás bosques, la caída de hojas influye fuertemente la producción de hojarasca

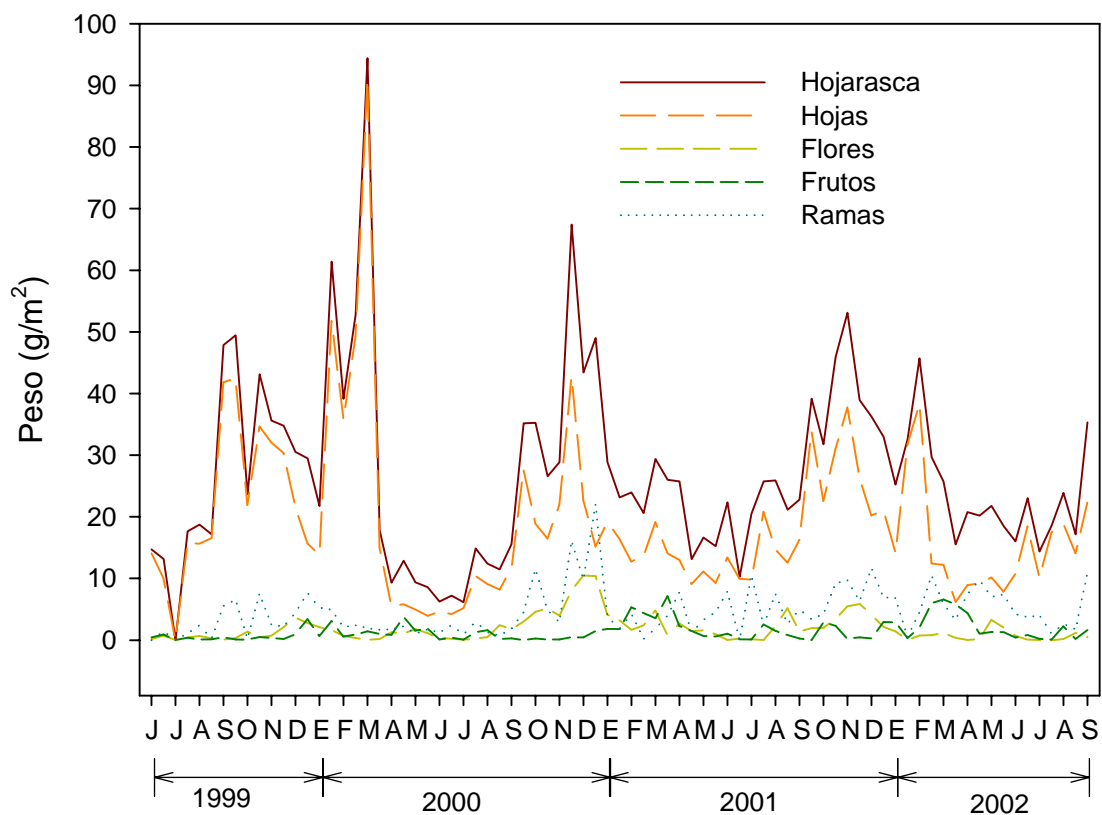


Figura 16. Caída de hojarasca fina total y de sus componentes en la parcela Oxisol-C2 a lo largo del tiempo.

La caída de la hoja en el caso de Oxisol-C2 presentó un primer gran pico durante febrero de 2000, producido dentro de un período de alta producción que inició en julio de 1999 y se extendió hasta marzo de 2000 (Figura 16). Después de esto se presentó un período de baja producción en la caída de hojas de aproximadamente 8 meses, que finalizó en septiembre de 2000. A partir de este punto se originó un nuevo período de alta producción, con un pico en diciembre de 2000, que se extendió hasta abril de 2001. El último período de producción alta en la caída de hojas ocurrió a partir de septiembre de 2001 y culminó en marzo de 2002 (Figura 16).

La caída de las flores y frutos en este lugar no presentó un patrón claro, exhibiendo distintos picos en meses diferentes a lo largo del muestreo, y la caída de ramas en esta parcela presenta un comportamiento variable en cantidad y duración a lo largo del muestreo (Figura 16).

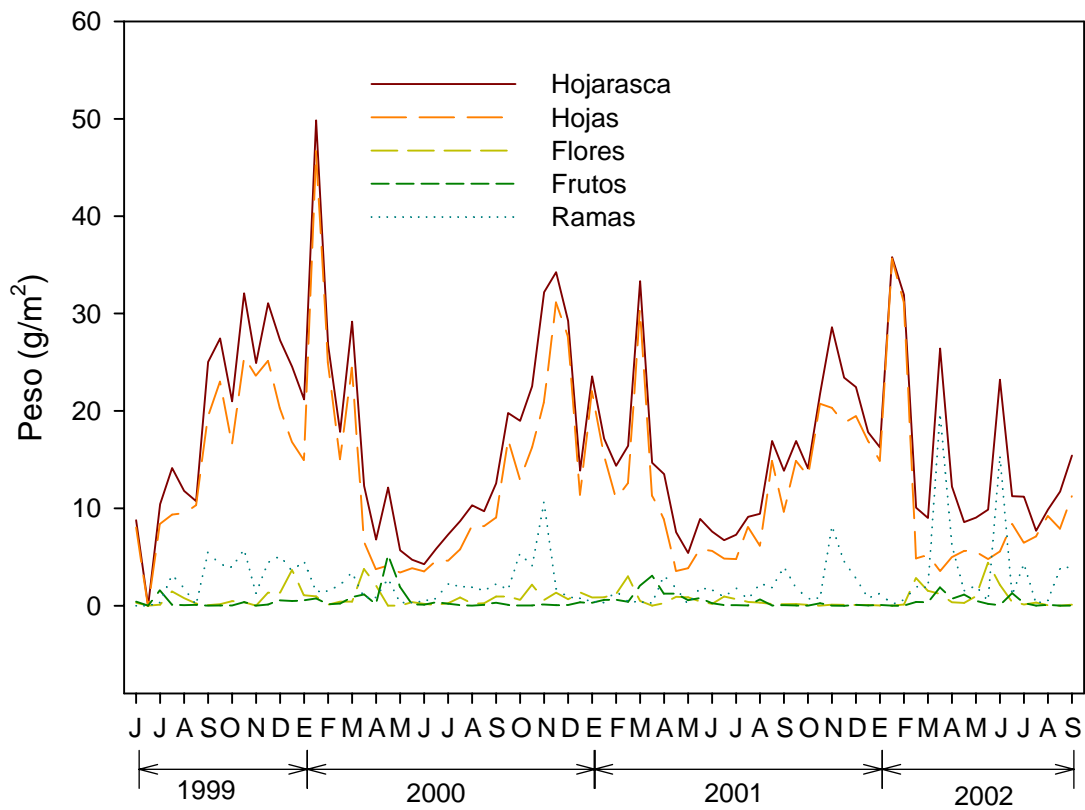


Figura 17. Caída de hojarasca fina total y de sus componentes en la parcela Podsol-C a lo largo del tiempo.

Tres períodos de alta caída de hoja se distinguen fácilmente en Podsol-C, separados por grandes épocas de baja producción (Figura 17). El primero de estos ocurrió desde agosto de 1999 hasta febrero de 2000, exhibiendo un gran pico de producción en noviembre de 1999. El

siguiente período de alta caída de hojas, ocurrido entre octubre de 2000 y noviembre de 2000, está separado del anterior por un período de baja producción de casi cinco meses (desde abril a agosto de 2000). El último período de alta producción ocurrió desde noviembre de 2001 hasta enero de 2002, con un pico de producción ocurrido en diciembre de 2001, y separado del período anterior por una época de baja producción de cinco meses (desde abril hasta junio de 2001) (Figura 17).

En la caída de flores en este lugar sobresalen cuatro picos en especial: los dos primeros ocurrieron durante diciembre de 1999 y marzo de 2000, y los otros dos durante febrero de 2002 y marzo de 2002 (Figura 17). Por otro lado, la caída de frutos presentó tres picos sobresalientes, siendo el primero de estos el mayor, durante marzo de 2000, marzo de 2001, y marzo de 2002, siguiendo un patrón de producción anual (Figura 17). La caída de ramas en esta parcela presentó un comportamiento mucho más errático que el resto de los componentes de la hojarasca, exhibiendo dos grandes pico de caída al final de la época de muestreo: en marzo de 2002 y en mayo de 2002 (Figura 17).

7.4. INFLUENCIA DE VARIABLES AMBIENTALES SOBRE LA CAÍDA DE LA HOJARASCA Y SOBRE SUS COMPONENTES

En las parcelas Oxisol-C1, Oxisol-C2 y Podsol-C la caída de la hojarasca fina y la caída de las hojas presentaron una correlación inversa con la precipitación y directa con la temperatura y con el cociente T/P, altamente significativas, indicando que tanto la caída de hojarasca como la de hojas se incrementan cuando la precipitación y la disponibilidad de agua en el suelo disminuye, y cuando la temperatura aumenta (Tabla 3). En las parcelas restantes,

ninguna de las dos variables (hojarasca y hojas) se correlacionó significativamente con las variables ambientales, con excepción de Ultisol-A2 en donde la caída de las hojas se correlacionó débil pero significativamente, de manera inversa (Tabla 3). La caída de las hojas y la caída de flores en la parcela Histosol-C se correlacionaron con el nivel del río Mesay desfasado un mes (Tabla 3).

La caída de las flores se correlacionó de manera directa y significativa con la precipitación en las parcelas Podsol-ZF y Ultisol-A2, e inversa en la parcela Oxisol-N (Tabla 3). Además de esto, este componente de la hojarasca presentó una correlación significativa con la temperatura en Podsol-ZF, Oxisol-N y Oxisol-C1, mientras que se correlacionó de manera inversa con el cociente T/P en Podsol-ZF y Ultisol-A2 y directa en Oxisol-N y Oxisol-C2 (Tabla 3). La caída de frutos, por otro lado, se correlacionó significativamente con la precipitación en Oxisol-N y Oxisol-C1 y con la temperatura en Oxisol-N, aunque de manera inversa. Este mismo componente se correlacionó de manera inversa con el cociente T/P en Oxisol-N y en Oxisol-C1, y de manera directa en Histosol-C (Tabla 3).

El último de los componentes de la hojarasca fina, las ramitas, se correlacionó significativamente y de manera directa con la precipitación y de manera inversa con el cociente T/P en Podsol-ZF. Con la temperatura, éste componente se correlacionó en Ultisol-A1 y Ultisol-A2 (Tabla 3).

Tabla 3. Correlación de Rangos de Spearman entre hojarasca, hojas, flores, frutos y ramitas vs. las variables ambientales precipitación, temperatura, el cociente T/P y el nivel del río Mesay. La correlación es significativa al nivel de $p < 0.05$.

	Podzol-ZF		Ultisol-A1		Ultisol-A2		Oxisol-N		Histosol-C		Oxisol-C1		Oxisol-C2		Podzol-C	
	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
<i>Precipitación</i>																
Hojarasca	-0.023	0.906	0.069	0.720	-0.204	0.288	-0.069	0.721	-0.220	0.191	-0.547	0.000	-0.539	0.000	-0.638	0.000
Hojas	-0.360	0.055	-0.040	0.836	-0.384	0.040	-0.165	0.394	-0.302	0.070	-0.598	0.000	-0.474	0.002	-0.688	0.000
Flores	0.510	0.005	0.022	0.908	0.623	0.000	-0.571	0.001	-0.087	0.608	-0.276	0.089	-0.308	0.056	-0.013	0.937
Frutos	0.067	0.728	0.184	0.341	0.269	0.159	0.574	0.001	0.057	0.738	0.327	0.020	-0.152	0.355	0.192	0.242
Ramitas	0.450	0.014	0.258	0.177	-0.056	0.774	0.089	0.646	-0.032	0.851	-0.182	0.268	-0.224	0.170	-0.033	0.842
<i>Temperatura</i>																
Hojarasca	0.302	0.112	-0.067	0.732	0.082	0.672	0.261	0.189	-0.178	0.292	0.639	0.000	0.694	0.000	0.710	0.000
Hojas	0.182	0.346	-0.200	0.297	-0.011	0.953	0.221	0.269	-0.047	0.782	0.672	0.000	0.632	0.000	0.726	0.000
Flores	0.539	0.003	0.137	0.478	0.252	0.188	0.611	0.001	0.139	0.413	0.532	0.000	0.289	0.074	0.121	0.462
Frutos	-0.237	0.217	0.032	0.869	-0.160	0.409	-0.486	0.010	-0.277	0.097	-0.113	0.492	0.291	0.072	0.051	0.756
Ramitas	-0.076	0.695	0.392	0.036	0.558	0.002	0.256	0.197	-0.029	0.866	0.008	0.962	0.245	0.133	0.064	0.698
<i>T/P</i>																
Hojarasca	0.090	0.741	0.020	0.592	0.060	0.407	0.06	0.199	0.000	0.998	0.280	0.003	0.270	0.004	0.410	0.000
Hojas	0.176	0.135	0.050	0.814	0.272	0.050	0.07	0.167	0.010	0.615	0.350	0.000	0.220	0.010	0.480	0.000
Flores	-0.565	0.035	0.090	0.759	-0.578	0.030	0.579	0.001	0.011	0.951	0.294	0.070	0.383	0.016	0.021	0.897
Frutos	-0.116	0.692	0.068	0.817	-0.257	0.375	-0.551	0.002	0.356	0.031	-0.335	0.037	0.110	0.507	-0.202	0.217
Ramitas	-0.543	0.045	-0.516	0.059	-0.178	0.543	-0.067	0.73	-0.058	0.734	0.147	0.373	0.284	0.079	0.153	0.352
<i>Nivel del Río</i>																
Hojarasca	--	--	--	--	--	--	--	--	-0.013	0.941	--	--	--	--	--	--
Hojas	--	--	--	--	--	--	--	--	0.339*	0.046	--	--	--	--	--	--
Flores	--	--	--	--	--	--	--	--	0.510*	0.002	--	--	--	--	--	--
Frutos	--	--	--	--	--	--	--	--	0.091	0.592	--	--	--	--	--	--
Ramitas	--	--	--	--	--	--	--	--	0.020	0.907	--	--	--	--	--	--

*Análisis realizado entre el componente de la hojarasca vs. la variable ambiental ocurrida un mes antes

8. DISCUSIÓN

8.1. PRODUCCIÓN DE HOJARASCA

Los valores de caída de hojarasca obtenidos en este trabajo se encuentran dentro del rango de valores reportados en otros estudios realizados en diferentes bosques tropicales alrededor del mundo. Jenny, Gessel & Bingham (1949) reportaron valores de caída de hojarasca de 8.5, 10.1 y 12.1 ($t\ ha^{-1}\ año^{-1}$) en tres bosques de Colombia. Mitchel (citado por Bray & Gorham 1964) reportó valores entre 8.3 y 14.4 ($t\ ha^{-1}\ año^{-1}$) para tres bosques secundarios de Malasia, y valores entre 5.5 y 7.2 ($t\ ha^{-1}\ año^{-1}$) para bosques maduros del mismo lugar. Ewel (1976) reportó un valor de 9.0 ($t\ ha^{-1}\ año^{-1}$) en un bosque de Guatemala, y Edwards (1977) reportó un valor de 7.55 ($t\ ha^{-1}\ año^{-1}$) en un bosque montano de Nueva Guinea.

Al comparar los resultados obtenidos en este trabajo con reportes de caída de hojarasca dentro de la cuenca amazónica, los valores de producción de hojarasca registrados en los lugares Podsol-C y Podsol-ZF se asemejan a aquellos reportados por Cuevas & Medina (1986) en un bosque de *caatinga* en Venezuela ($5.6\ t\ ha^{-1}\ año^{-1}$). Las demás parcelas estudiadas en este trabajo (Histosol-C, Ultisol-A1 y A2, Oxisol-C1, C2 y N) presentan valores semejantes a los reportados por Luizao et al. (1989) de un bosque cercano a Manaos ($7.4\ t\ ha^{-1}\ año^{-1}$), Klinge & Rodrigues (1968) para un bosque de tierra firme cercano a Manaos ($7.3\ t\ ha^{-1}\ año^{-1}$), Almeida (datos sin publicar) de un bosque ubicado en la Reserva Forestal Caxiuana, cercana a Belén ($9.6\ t\ ha^{-1}\ año^{-1}$), y Nepstad et al. (2002) de una zona cercana al río Tapajos ($7.86\ t\ ha^{-1}\ año^{-1}$). Los datos anteriores están citados en Malhi et al. (2004), con excepción de Klinge &

Rodrigues (1968). Por otro lado, Vasconcelos & Luizao (2004) reportan altos valores de caída de hojarasca (9.5 y 8.8 t ha⁻¹ año⁻¹) en parcelas cercanas a zonas intervenidas e influenciadas por el efecto borde (Chen et al. 1992, Murcia 1995, Laurance et al. 2002. En: Vasconcelos & Luizao (2004)), sugiriendo que la producción de hojarasca fina es significativamente elevada en cercanías de los bordes de bosques amazónicos fragmentados.

Las diferencias en la producción de hojarasca fina encontradas en las parcelas evaluadas son el reflejo de las diferencias en la caída de sus componentes. Tanto Podsol-C como Podsol-ZF presentaron los valores de producción de hojarasca más bajos, debido a la baja producción de flores, frutos y ramitas a lo largo del tiempo (con excepción de flores en Podsol-ZF). De igual manera, la alta producción de hojarasca en Oxisol-N se debe a una alta producción de hojas, las cuales representan cerca del 75% de la hojarasca fina en todos los casos y ejerce una enorme influencia sobre el peso total, y a una elevada producción de ramitas.

La Tabla 4 muestra los valores de carbono total presente en la hojarasca capturada en los bosques estudiados en este trabajo, y los valores reportados por Malhi et al. (2004) en bosques ubicados en la cuenca del Amazonas y en una parcela de la Isla de Barro Colorado, Panamá. Una primera interpretación que surge al comparar los valores de asignación de carbono a la hojarasca fina en diferentes parcelas ubicadas dentro de la cuenca del Amazonas mostrados en la tabla 4 es que no existe una tendencia clara de mayor o menor asignación de carbono que dependa de un gradiente regional (i.e. región occidental-central-oriental de la Amazonia); valores altos, medios y bajos ocurren en diferentes lugares de la cuenca,

presentándose algunas veces similitudes entre puntos localizados en los extremos (e.g. Oxisol-N e Histosol-C).

Tabla 4. Cantidad de carbono ($t\ C\ ha^{-1}\ año^{-1}$) presente en la hojarasca capturada en siete parcelas de la Amazonia colombiana y una parcela de la Guyana Francesa evaluadas en este estudio (resaltado), y en ocho parcelas del trabajo de Malhi et al. (2004)

Lugar	Código de la parcela	Hojarasca total ($t\ C\ ha^{-1}\ año^{-1}$)	Referencia
Trapezión amazónico, varillal, Colombia	Podsol-ZF	2.67	
PNN Amacayacu, Amacayacu E, Colombia	Ultisol-A1	3.87	
PNN Amacayacu, Amacayacu U, Colombia	Ultisol-A2	3.65	
Los Nouragues, Guyana Francesa	Oxisol-N	4.69	
PNN Chiribiquete, rebalse, Colombia	Histosol-C	4.24	
PNN Chiribiquete, tierra firme baja, Colombia	Oxisol-C1	4.10	
PNN Chiribiquete, tierra firme alta, Colombia	Oxisol-C2	3.26	
PNN Chiribiquete, tepuy, Colombia	Podsol-C	2.03	
<i>Extraído de Malhi et al. (2004)</i>			
BCI Plateau, Panamá	BCI-50	6.07	Foster (1982), citado en Leigh (1999)
San Carlos, tierra firme	SCR-01	2.93	Jordan (1989, p. 74), sin caída de ramitas
San Carlos, caatinga	SCR-03	2.81	Cuevas & Medina (1986)
Bionte, Brasil	BNT-01, 02, 04	3.70	Luizao et al.
BDFFP Fazenda Dimona	BDF-01	4.20	citado en Clark et al. (2001a)
Tapajos, Brasil	TAP-01, 02, 03	3.93	Nepstad et al. (2002)
Caxiuanã, Brasil	CAX-01, 02	4.83	S. Almeida (datos sin publicar)
Mocambo, Brasil	MBO-01	4.95	citado en Clark et al. (2001a)

Incluso si se comparan lugares muy cercanos dentro de una misma región, por ejemplo las siete parcelas de la Amazonia colombiana (parte noroccidental de la Amazonia), es notorio que se presentan lugares en donde la asignación de carbono es alta (e.g. Histosol-C y Oxisol-C1), comparados con otros lugares donde ocurre una asignación media (Ultisol-A1, Ultisol-A2 y Oxisol-C2) y baja (e.g. Podsol-C y Podsol-ZF).

Malhi et al. (2004) encontraron que la productividad de la madera en diferentes sitios del neotrópico, con especial énfasis en la Amazonia, está fuertemente influenciada por la

variación de factores ambientales que operan a nivel regional. En su estudio, ellos determinaron que todos los lugares ubicados en la parte oriental y central de la Amazonia tienen una relativamente baja productividad, mientras que los lugares ubicados sobre la parte occidental de la Amazonia presentan los valores más altos. Los valores más bajos fueron hallados sobre un bosque de arenas blancas (*caatinga*) en Venezuela y un bosque ubicado en el medio río Caquetá, en Colombia; algunos valores intermedios se encontraron en lugares cercanos a los escudos de Guyana y de Brasil; y los valores más altos se presentaron en bosques de Perú y Ecuador, ubicados cerca de la cordillera de los Andes. El factor ambiental regional que ejerce mayor influencia sobre la productividad de la madera en la cuenca del Amazonas es la fertilidad de los suelos, según Malhi et al. (2004), y sustenta las diferencias encontradas sobre la idea de que los suelos más pobres se encuentran en la parte central y oriental de la Amazonia, y los suelos más ricos se encuentran en la parte occidental de la cuenca.

Yo encontré, sin embargo, que la caída de la hojarasca fina y la asignación de carbono a la misma no obedece a un patrón regional y que, por el contrario, características ambientales locales tales como precipitación, temperatura y la composición física y química de los suelos ejercen una gran influencia sobre los patrones de caída de hojarasca dentro de la cuenca. De la influencia de las variables ambientales sobre la caída de la hojarasca en nuestro estudio trataremos más adelante.

8.1.1. Influencia de las palmas sobre la caída de la hojarasca fina

A pesar de la amplia utilización de la metodología de trampas para detectar la cantidad y la variabilidad de la producción de hojarasca fina a lo largo del tiempo, no se ha establecido

una metodología estandarizada para evaluar la producción de hojarasca producida por las palmas (Clark et al. 2001a). En bosques en los que las especies de palmas exhiben una abundancia alta, el aporte de hojarasca fina debe ser mayor al valor producido por las trampas de hojarasca fina convencionales. En el estudio de Villela & Proctor (1999) realizado en la isla de Maracá en Brasil, se demostró que la metodología implementada para evaluar la caída de hojarasca fina subestima el valor de la caída de hojas de palmas, sugiriendo la utilización de trampas con áreas mayores (e.g. 25 m²). En este mismo trabajo se cita el estudio realizado por Nascimento (1994), en el cual se reportan valores de la masa de hojas de palmas capturadas por trampas de 25 m² en tres tipos de bosques del mismo lugar. Los resultados varían desde 0.91 t ha⁻¹ año⁻¹, hasta 5.12 t ha⁻¹ año⁻¹, reflejando valores de densidad de palmas en los diferentes bosques.

En este estudio no se determinó la producción de hojarasca de palmas en ninguna de las parcelas evaluadas, ni se cuenta con los datos necesarios para realizar una corrección confiable que estime el valor aproximado de la caída de la hojarasca de las palmas y de sus componentes. Sin embargo, el porcentaje de individuos de diferentes especies de palmas de gran tamaño (e.g. *Iriartea deltoidea*, *Astrocaryum chambira*, *Socratea exorrhiza* y *Oenocarpus bataua*, entre otras) tanto en Ultisol-A1 como en Ultioso-A2 (Rudas-Lleras & Prieto 2005) es relativamente alto (8.6% y 10.8%, respectivamente) y su aporte de hojarasca a la hojarasca total podría aumentar considerablemente el resultado de la producción dentro de las parcelas. Los individuos de especies de palmas de Oxisol-C1 y Oxisol-C2 (*Oenocarpus bataua* en su mayoría) presentan un porcentaje más bajo que las parcelas de Amacayacu (4.6% y 5.1%, respectivamente). Por último, Histosol-C y Podsol-ZF presentan un porcentaje de presencia de individuos de palmas muy bajo (2.0% y 1.6%, respectivamente), o nulo en el

caso de Podsol-C (Peñuela & Álvarez, en prep, Phillips & von Hildebrand 2002). Con miras a establecer los valores de Productividad Primaria Neta en estas parcelas en un futuro es necesario determinar la producción de hojarasca de palmas, o por lo menos contar con los datos necesarios para realizar correcciones que permitan establecer valores aproximados.

Las palmas no solo son un factor importante en el aporte a la biomasa aérea de muchos bosques neotropicales. En el bosque tropical de Los Tuxtlas, en México, parte de la hojarasca fina producida es retenida sobre la base de las hojas de *Astrocaryum mexicanum* debido a la arquitectura y morfología de la especie (Alvarez-Sanchez & Guevara 1999). La presencia de espinas en los pecíolos y la forma de embudo de la corona de esta especie (y de otras especies agrupadas dentro de las Plantas Terrestres Captadoras de Hojarasca) facilitan la captura de hojarasca y la adquisición de nutrientes a través de la descomposición de la materia orgánica (Weissenhofer & Wanek, en prep.). En su estudio, Alvarez-Sanchez & Guevara (1999) resaltan la subestimación de los cálculos de PPN a partir del matillo, debido a los altos valores de hojarasca interceptada por *A. mexicanum*.

8.1.2. Consumo de hojas por herbivoría

La producción de la biomasa aérea puede estar sujeta a pérdidas substanciales por consumidores. La medición de la herbivoría de las hojas y la depredación de los frutos es clave para no subestimar la Productividad Primaria Neta (Clark et al. 2001a). El método más indicado para determinar el consumo de hojas por herbivoría es a través de la medición del área de hojas extraídas directamente de los árboles. Éste método está siendo desarrollado por Patiño et al. (en prep.) en las parcelas Podsol-ZF, Ultisol-A1 y Ultisol A2, entre otras.

Basados en la anterior metodología, Clark et al. (2001b) estimaron la pérdida por herbivoría como $[0.10 * \text{hojarasca}]$. Considerando que el componente hojas es casi igual al 75% de la hojarasca total en todos los lugares, y que existe una pérdida por herbivoría del 12% de este material, al aplicar el factor de corrección por herbivoría a los resultados obtenidos en nuestro trabajo, obtendríamos que la producción de hojarasca fina en las diferentes parcelas sería de $5.86 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en Podsol-ZF, $8.52 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en Ultisol-A1, $8.02 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en Ultisol-A2, $10.44 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en Oxisol-N, $9.32 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en Histosol-C, $9.02 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en Oxisol-C1, $7.17 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en Oxisol-C2 y $4.46 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en Podsol-C. Los valores reales de pérdida de material por herbivoría de las hojas seguramente serán diferentes a los anteriormente estimados (debido a las diversas estrategias de defensa exhibidas por las plantas en diferentes ambientes), pero la corrección utilizada podría darnos una idea de la cantidad perdida en cada parcela.

8.2. CARBONO INVERTIDO EN ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS DE LA HOJARASCA.

Con frecuencia, el esfuerzo reproductivo se define como la proporción de la biomasa total destinada a la construcción de estructuras reproductivas tales como flores, frutos y semillas, e interpretada como la representación de la asignación de la energía o el carbono a la reproducción (Reekie & Bazzaz 1986). Este planteamiento ha sido cuestionado en algunas ocasiones debido a que la reproducción no sólo involucra la producción de flores y frutos, sino también la producción de algunas estructuras de soporte, la pérdida de carbono vía respiración, y, en algunos casos, la ganancia de carbono a través de la fotosíntesis de estructuras

reproductivas (Reekie & Bazzaz 1986, Obeso 2002). No obstante este cuestionamiento, la medición del esfuerzo reproductivo basado en la relación estructuras reproductivas / biomasa total ha sido ampliamente utilizada y arroja estimativos globales confiables.

La relación entre el peso de las estructuras reproductivas (flores y frutos), y el peso de la hojarasca total capturada en las diferentes parcelas estudiadas, nos da una idea de la cantidad de carbono que el bosque está asignando a la reproducción. Los valores más altos fueron hallados en Oxisol-C1 y Podsol-ZF, seguido de Ultiso-A2, Oxisol-C2 e Histosol-C, y por último Ultisol-A1, Oxisol-N y Podsol-C. En la mayoría de las parcelas, el aporte de flores y de frutos a lo largo del tiempo fue relativamente similar (Tabla 2). Sin embargo, en Podsol-ZF y en Oxisol-C1, la producción de flores fue mucho mayor que la producción de frutos, mientras que en Ultisol-A2 la producción de frutos fue mayor que la de flores. En el caso de Podsol-ZFy Oxisol-C1, los picos de caída de flores ocurren en períodos específicos, exhibiendo un patrón casi sincrónico entre las especies de plantas. Las especies de Podsol-ZF presentan picos de producción alrededor de los meses de octubre-noviembre de 2004 y 2005 (Figura 10), exhibiendo un patrón anual. Por otro lado, el pico de caída de flores encontrado en Oxisol-C1 (Figura 15) es producto del comportamiento supra anual de la fenología reproductiva de la mayoría de las especies de esta parcela (Navarrete & von Hildebrand 2005).

La alta producción de flores y la baja producción de frutos podrían estar relacionadas con estrategias adaptativas que optimizan el éxito reproductivo de las especies de plantas, debido a que una masiva producción de flores de bajo costo energético en épocas específicas (i.e. patrones sincrónicos de floración de las especies en coincidencia con agentes polinizadores) aumentaría la probabilidad de alcanzar el éxito reproductivo. El caso de Podsol-

ZF, sin embargo, es especial debido a las características del bosque que esta parcela representa. El área y el grado de aislamiento de las *caatingas* (“varillales”) influyen sobre la composición y los mecanismos de dispersión de las especies de plantas que allí se encuentran (Anderson 1981). Una alta proporción de especies de plantas que habitan los varillales poseen mecanismos de dispersión de larga distancia (Anderson 1981). Debido a lo anterior, una posible explicación de la baja producción de frutos en Podsol-ZF estaría relacionada con una subestimación del valor real, producto de la metodología implementada y de la estrategia de dispersión de semillas (p.e. anemocoria). Sin embargo, no se puede descartar que en este bosque el éxito reproductivo sea bajo.

Los altos valores de caída de frutos en Ultisol-A2 están influenciados por la producción de frutos de gran tamaño de algunas especies en épocas determinadas del tiempo que elevan el valor promedio de la hojarasca fina total y le dan un alto valor a la relación $[(\text{flores}(\text{g})+\text{frutos}(\text{g}))/\text{hojarasca total}(\text{g})]$.

8.3. VARIACIÓN TEMPORAL DE LA CAÍDA DE LA HOJARASCA E INFLUENCIA DE LAS VARIABLES AMBIENTALES

8.3.1. Precipitación, temperatura y la relación T/P

A lo largo del tiempo, la producción de hojarasca fina y de cada uno de sus componentes en las parcelas estudiadas presentó variaciones representadas en picos y períodos de menor producción, que ocurrieron en respuesta al comportamiento de la fenología vegetativa y reproductiva de las especies de plantas, la cual está controlada por mecanismos

endógenos, por la influencia de las variables ambientales, o por la interacción de estas dos (Borchert et al. 2002). Los bosques neotropicales, y en especial los bosques amazónicos, están compuestos por especies de plantas que exhiben patrones fenológicos variados, que van desde la producción intra anual, anual, bienal y supra anual (Frankie et al. 1974, Newstrom et al. 1994, Navarrete & von Hildebrand 2004).

La caída de la hojarasca fina y la caída de las hojas exhiben una tendencia a disminuir en respuesta al aumento de la precipitación, y a aumentar a medida que la temperatura se eleva, siendo mucho más obvia en las parcelas de tierra firme del PNN Chiribiquete. Estos resultados concuerdan con algunos otros en los cuales se determinó que se presentan picos de producción de hojarasca fina al final de los períodos de sequía. Borchert et al. (2002) proponen que en bosques secos tropicales, la abscisión de las hojas ocurre bajo la compleja interacción entre la edad de las hojas y la disponibilidad de agua del suelo. A pesar de que en los bosques húmedos tropicales no se presenta una estación seca que se pueda distinguir claramente, existen evidencias que demuestran que en los períodos de menor precipitación aumenta la caída de hojarasca, tendencia que se corrobora en este estudio.

El cociente T/P fue utilizado por Brown & Lugo (1982) como un índice de la disponibilidad potencial de agua para las plantas en un ecosistema, debido a que la evapotranspiración es proporcional a la temperatura del aire. De esta manera, ellos encontraron una relación significativa entre la producción total de hojarasca y T/P, en la que los valores más altos de producción se registran en los bosques tropicales húmedos, y decrece en lugares muy húmedos y en bosques tropicales secos. Los valores de T/P que registré en las parcelas estudiadas se encuentran dentro del rango 0.0 (°C/mm) a 0.6 (°C/mm), el cual

corresponde a los primeros valores de T/P reportados por Brown & Lugo, indicando que existe una tendencia a aumentar la producción de hojarasca y de caída de hojas a medida que disminuye la disponibilidad de agua. En el caso de Oxisol-C1, Oxisol-C2 y Podsl-C es notoria la influencia de la disponibilidad de agua del suelo, mostrando que el aumento del valor resultante del cociente T/P (lo cual indica una disminución de la disponibilidad de agua en el suelo) influye en incremento de la producción de hojarasca y hojas. Aunque aparentemente los resultados pueden ser contradictorios, el rango de disponibilidad de agua estudiado por Brown & Lugo va desde 0.0 (°C/mm) hasta 4.0 (°C/mm), siendo este último valor característico de bosques tropicales secos, por lo cual, las parcelas evaluadas en este estudio se podrían considerar como tropicales húmedas. Los resultados de mi trabajo indican que cuando los ecosistemas presentan una elevada disponibilidad de agua en el suelo (p.e. durante los meses más lluviosos), la caída de hojarasca y de hojas es baja.

En muchos estudios realizados en bosques secos tropicales, la producción y caída de flores ocurre al final de la estación seca o de menos lluvia (Frankie et al. 1974, Rivera & Borchert 2001), mientras que la producción y caída de frutos coincide con el inicio de las lluvias (Chapman et al. 2005). Como se mencionó anteriormente, la fenología reproductiva de las especies de plantas de los bosques húmedos tropicales presenta una amplia gama de patrones (Newstrom et al. 1994), que responden a diferentes factores ambientales o endógenos. La caída de flores y de frutos en Oxisol-N se comporta como la de un bosque seco tropical en el sentido en que la producción de flores aumenta cuando las lluvias disminuyen, mientras que la caída de frutos se incrementa con el aumento de las lluvias. La correlación entre ambas variables y el cociente T/P refuerza esta idea, debido a que cuando la disponibilidad de agua del suelo es alta, la producción de frutos también lo es, y disminuye a

medida que hay menos agua disponible; el patrón de caída de flores se comporta de manera inversa. La correlación directa entre la temperatura y la caída de las flores puede estar relacionada, a su vez, con la lluvia debido al aumento de la temperatura en los meses de menor precipitación. En Podsol-ZF, por otro lado, los mayores valores de caída de flores coinciden con el incremento de las lluvias y con el aumento de la temperatura. Este hecho se corrobora con el resultado de la correlación entre la caída de flores y T/P, en donde se podría llegar a concluir que a mayor disponibilidad de agua en el suelo, mayor producción de flores. Este mismo patrón se presenta en Ultisol-A2. Aunque no fue significativa la correlación entre la caída de frutos y la precipitación, la comparación gráfica de ambas variables indica que hubo un pico caída de este componente durante el período seco, hecho que apoya firmemente la idea de que en Podsol-ZF existe una alta producción de frutos secos (i.e. no carnosos), con síndrome de dispersión anemocórico. Los frutos secos no requieren que exista una alta disponibilidad de agua del suelo para su producción, madurando durante la estación seca cuando los vientos son más fuertes y la dispersión a largas distancias se ve favorecida (Newstrom et al. 1994). En Oxisol-C1 se presenta un patrón de caída de flores y de frutos similar al ocurrido en Oxisol-N

El caso de Histosol-C es especial debido al pulso de inundación del río Mesay que ocurre anualmente. Únicamente se presentó una correlación significativa entre la caída de frutos y el cociente T/P, indicando que la caída de frutos en esta parcela se intensifica cuando la disponibilidad de agua disminuye (i.e. cuando los valores de T/P aumentan). Ninguna otra regresión o correlación entre la caída de la hojarasca fina y cada uno de sus componentes, y las variables ambientales consideradas en este estudio resultaron tener significancia estadística. Sin embargo, al desfazar la serie de datos del nivel del río Mesay con la serie de datos de la

caída de hojarasca fina y sus componentes, encontramos una influencia significativa del pulso de inundación que explica el 11 por ciento de la variación total de los datos de caída de las hojas (en esta parcela, las hojas representan ca. 70% de la hojarasca total). En este sentido, la progresiva inundación del bosque afecta la abscisión de las hojas que ocurre un par de semanas más adelante. Estos resultados coinciden con los obtenidos en otros estudios, en los cuales se reportan coincidencias en la ocurrencia de picos de caída de hojas y períodos de inundación (Worbes 1999, Nebel et al. 2001). Se ha demostrado que la inundación del bosque causa dormancia en el desarrollo de las hojas nuevas en los árboles (Junk 1989, Worbes 1999, Nebel et al. 2001), e inhibición del crecimiento de los troncos (Worbes 1999, Schöngart et al. 2005). Estos hallazgos señalan a la época en la que el bosque no está inundado como el período general vegetativo, en el cual ocurre crecimiento de los troncos y producción de nuevas hojas (Schöngart et al. 2005).

8.3.2. Suelos vs. Hojarasca

A diferencia de la productividad de la madera, la cual exhibe un fuerte patrón regional (Malhi 2004), la productividad de la hojarasca fina muestra un patrón claramente local, demostrado por las grandes diferencias ocurridas entre bosques muy cercanos como los hallados en el sector sur oriental del PNN Chiribiquete separados por una distancia de menos de 2 Km, o entre las parcelas del PNN Amacayacu y el Varillal separadas por una distancia de 50 Km (Figura 18). El hecho de que en las parcelas ubicadas en la parte oriental de la Amazonia se presentaran los mayores valores de caída de hojarasca, comparativamente con parcelas las ubicadas en la parte occidental, demuestra que la variación regional de la disponibilidad de nutrientes a través de la cuenca (i.e. mayor disponibilidad en el sector

occidental, cercano a los Andes) no tiene una influencia evidente sobre la producción de hojarasca, a diferencia de la productividad de la madera (Malhi et al. 2004), y que factores ambientales locales tales como precipitación, temperatura y características físicas y químicas de los suelos son determinantes en el proceso.

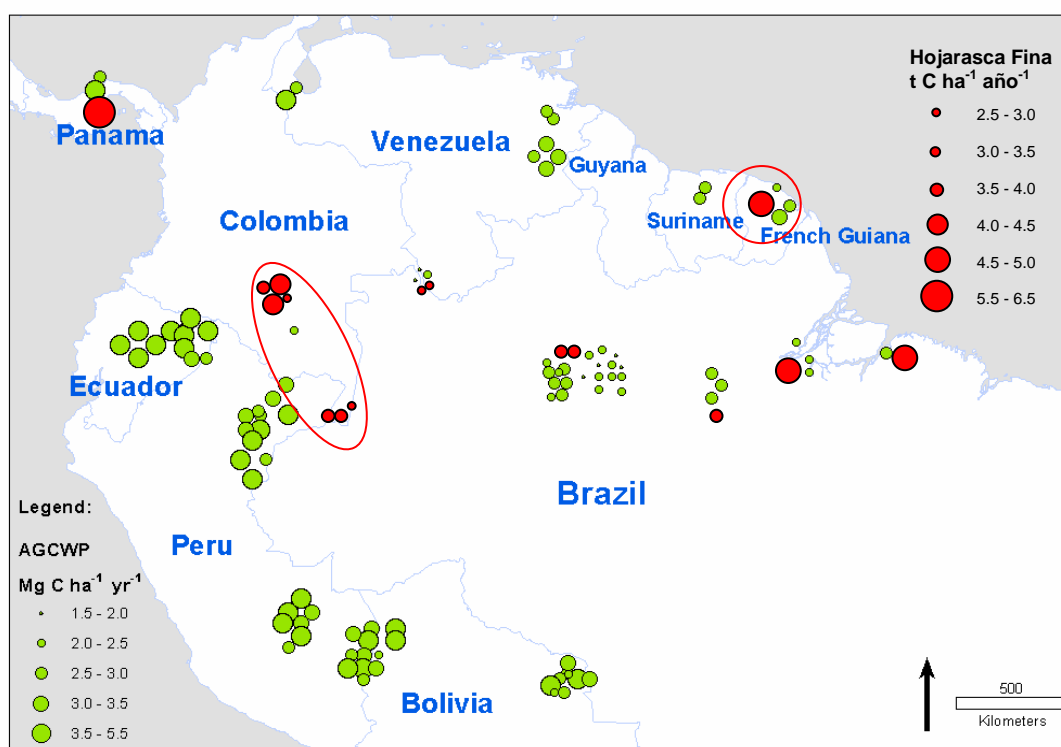


Figura 18. Variabilidad espacial de la productividad de la hojarasca fina en 16 parcelas de la cuenca del Amazonas superpuesta sobre la Fig. 3 de Malhi et al. (2004). El tamaño de los puntos hace referencia al valor en t ha⁻¹ año⁻¹ de carbono. Las parcelas encerradas fueron evaluadas en este estudio.

Los valores de caída de hojarasca fina más bajos registrados en este trabajo fueron obtenidos en Podsol-ZF y en Podsol-C, los cuales se ubican sobre suelos podzolizados con un alto contenido de arena y un muy bajo contenido de arcillas (ver Tabla 1). Estos suelos tienen una excepcionalmente baja capacidad de intercambio catiónico debido al bajo contenido de

arcillas y al alto grado de lixiviación producto del rápido drenaje, de lo cual resulta una baja disponibilidad de nutrientes (Anderson 1981, Brady & Weil 1996). Las hojas de los árboles que crecen sobre suelos con baja disponibilidad de nutrientes tienen un tiempo de vida promedio largo, debido al incremento de la inversión de defensas contra la herbivoría (Malhi et al. 2004, Patiño et al. en prep.). Este hecho podría explicar en gran medida la baja captura de las hojas (el componente más grande de la hojarasca) en las parcelas Podsol-ZF y C. En el trabajo de Reich et al. (1991) citado en Malhi (2004), se encontró que las hojas de 23 especies de plantas tenían bajas concentraciones de nitrógeno y fósforo, un tiempo de vida promedio largo y bajos valores de área específica (i.e. hojas gruesas). La lenta descomposición de las hojas altamente esclerificadas (Navarrete 2002) produce una alta acumulación de hojarasca en suelos de los bosques sobre arenas blancas, lo cual provee un exclusivo sustrato para el pronunciado desarrollo de las raíces en estos ambientes. Klinge & Herrera (1977) encontraron que las raíces conforman un poco más del 60 % del total de la biomasa en los varillales o caatingas amazónicas, mientras que en bosques sobre oxisoles ocupan el 20 %.

Según Vitousek (1984), la disponibilidad del fósforo del suelo en los bosques de la Amazonia es un factor limitante en la caída de la hojarasca. Una alta concentración de fósforo está presente en los suelos de Oxisol-C1, lo cual podría estar relacionado con el alto valor de caída de hojarasca en esta parcela. A pesar de que en Ultisol-A1 y A2 se presentan los valores más altos de disponibilidad de fósforo en el suelo, el valor de caída de hojarasca en cada una se encuentra en un nivel intermedio comparado con las demás parcelas. No obstante estos resultados, se debe tener en cuenta que la producción de hojarasca en estas parcelas puede ser mucho mayor debido al alto número de individuos de especies de palmas. El mayor valor de caída de hojarasca fue registrado en Oxisol-N, y aunque la concentración de fósforo del suelo

se desconoce, el alto contenido de arcillas (similar al de Ultisol-A1 y A2) podría estar indicando una alta disponibilidad de nutrientes, incluyendo fósforo, debido a la alta capacidad de intercambio catiónico de las arcillas (Brady & Weil 1996).

9. CONCLUSIONES

Existen diferencias significativas en la caída de la hojarasca fina en diferentes bosques de la Amazonia que no responden necesariamente a un gradiente oriente-occidente dentro de la cuenca. Las parcelas ubicadas en lugares podsolizados de Chiribiquete y el Zafire (Podsol-C y ZF) presentan los valores más bajos de producción de hojarasca y de entrada de carbono a través de ésta, con $4.05 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y $5.33 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (2.03 y $2.67 \text{ t C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$), respectivamente. Valores intermedios de producción fueron obtenidos en las dos parcelas sobre Ultisoles de Amacayacu (Ultisol-A1 y A2) y en una de las parcelas sobre Oxisoles (Oxisol-C2) de Chiribiquete con $7.74 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, $7.29 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y $6.52 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (3.87 , 3.65 y $3.26 \text{ t C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$), respectivamente. Los valores más altos de producción de hojarasca fueron encontrados en la parcela sobre Oxisoles (Oxisol-N) de la estación de Los Nouragues, en el sitio sobre Histosoles y sobre Oxisoles (Histosol-C y Oxisol-C1) en Chiribiquete, con $9.49 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, $8.47 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y $8.20 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (4.75 , 4.24 y $4.1 \text{ t C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) respectivamente.

Futuras investigaciones sobre la estimación de la productividad primaria neta de los bosques deben incluir la determinación de la pérdida por herbivoría, y la producción de hojarasca de palmas en cada lugar en donde se realice el estudio.

De los componentes de la hojarasca fina, la caída de las hojas fue el que más aportó a la hojarasca total, con un valor cercano a 75% en todos los lugares. Este componente presentó diferencias significativas entre las diferentes parcelas evaluadas, presentándose un grupo de baja producción compuesto por el tepuy, el varillal y la tierra firme alta, y un grupo de alta producción compuesto por Nouragues, el rebalse, la tierra firme baja y las dos parcelas de Amacayacu.

La caída del material reproductivo presentó diferencias significativas entre los diferentes lugares, atribuibles a los diversos patrones de la fenología reproductiva de las especies de plantas de cada lugar.

Las especies de plantas invierten mucho más carbono para la producción de estructuras reproductivas en Podsol-ZF y en Oxisol-C1 que en los demás lugares. En Podsol-C, sin embargo, la inversión de carbono se destinó, en una alta proporción, a la producción de flores, aumentando la probabilidad de alcanzar una reproducción exitosa. La baja captura de frutos en las trampas de hojarasca en el varillal podría estar relacionada, de igual manera, con un síndrome de dispersión de semillas por aire (i.e. anemocórico) o al menor peso de estos por no ser carnosos.

A diferencia de la productividad de la madera, la cual tiene una aparentemente fuerte influencia regional (Malhi et al. 2004), la producción de hojarasca fina está influenciada por

las diferencias climáticas y edáficas que caracterizan a cada localidad dentro de la cuenca del Amazonas.

Existe una tendencia general a incrementar la producción de hojarasca a medida que la precipitación disminuye y aumenta la temperatura, en los lugares estudiados. Los bosques del Parque Nacional Natural Chiribiquete tienen una mayor influencia de la precipitación y la temperatura sobre la producción de hojarasca, y en especial sobre la caída de las hojas.

La disponibilidad de nutrientes de los suelos amazónicos determina la asignación de carbono para la construcción de las estructuras aéreas y subterráneas de las plantas, y determina el tiempo de vida promedio de las hojas. Por otro lado, la disponibilidad de agua del suelo, influenciada por la cantidad de agua que ingresa al bosque a través de la precipitación y por la pérdida de ésta debido a la evapotranspiración, escorrentía, o evaporación, determinan la variación temporal de la caída de la hojarasca fina. Por esto, la influencia combinada de la disponibilidad de agua y de nutrientes del suelo determina la productividad y fluctuaciones de la caída de la hojarasca en los diferentes bosques que componen la cuenca del Amazonas.

10. REFERENCIAS

ACEITUNO, P. (1988). On the functioning of the southern oscillation in the South American sector. *Monthly Weather Rev.* 116: 505 – 524.

ALVAREZ-SANCHEZ, J & S. GUEVARA. 1999. Litter interception on *Astrocarium mexicanum* Liebm. (Palmae) in a tropical rain forest. *Biotropica* 31(1): 89 – 92.

ANDERSON, A. B. 1981. White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica* 13(3): 199 – 210.

BAKER, T.R., O.L. PHILLIPS, Y. MALHI, S. ALMEIDA, L. ARROYO, A. DI FIORE, T. ERWIN, T. KILLEEN, S.G. LAURANCE, W.F. LAURANCE, S.L. LEWIS, J. LLOYD, A. MONTEAGUDO, D.A. NEILL, S. PATIÑO, N.C.A. PITMAN, J.S.M. SILVA & R. VÁSQUEZ-MARTINEZ. 2004a. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology* 10: 545 – 562.

BAKER, T.R., O.L. PHILLIPS, Y. MALHI, S. ALMEIDA, L. ARROYO, A. DI FIORE, T. ERWIN, N. HIGUCHI, T. KILLEEN, S.G. LAURANCE, W.F. LAURANCE, S.L. LEWIS, A. MONTEAGUDO, D.A. NEILL, P. NÚÑEZ-VARGAS, N.C.A. PITMAN, J.S.M. SILVA & R. VÁSQUEZ-MARTINEZ. 2004b. Increasing biomass in Amazonian forest plots. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 359: 353 – 365.

BEGON, M., J. L. HARPER & C. R. TOWNSEND. 1990. *Ecology*. Blackwell scientific publications.

BORCHERT, R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O. F. Cook. *Ecology* 61: 1065 – 1074.

BORCHERT, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15: 81 – 89.

BORCHERT, R., G. RIVERA & W. HAGNAUER. 2002. Modification of vegetative phenology in tropical semideciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica* 34: 381 – 393.

BRAY, J. R. & F. GORHAM. 1964. Litter production in forest of the world. *Advances in Ecological Research* 2: 101 – 157.

BROWN, K. S. 1987. Soil and vegetation. En: Withmore, T. C., Prance G. T. (Eds.). *Biogeography and quaternary history in tropical America*. Oxford Monographs in Biogeography 3, Oxford, UK, pág. 19 – 45.

BROWN, S & A. E. LUGO. 1982. The storage and production of organic matter in tropical forest and their role in global carbon cycle. *Biotropica* 14(3): 161 – 187.

CHAPMAN, C. A., L. J. CHAPMAN, T. T. STRUHSAKER, A. E. ZANNE, C. J. CLARK & J. R. PUOLSEN. 2005. A long-term evaluation of fruiting phenology: importance of climate change. *Journal of Tropical Ecology* 21: 1 – 14.

CLARK, D. A., S. BROWN, D. W. KICKLIGHTER, J. Q. CHAMBERS, J. R. THOMLINSON & J. NI. 2001a. Measuring Net Primary Production in forests: Concepts and field methods. *Ecological Applications* 11(2): 356 – 370.

CLARK, D. A., S. BROWN, D. W. KICKLIGHTER, J. Q. CHAMBERS, J. R. THOMLINSON, J. NI & E. A. HOLLAND. 2001b. Net Primary Production in tropical forests: An evaluation and synthesis of existing field data. *Ecological Applications* 11(2): 371 – 384.

COX, P. M., R. A. BETTS, C. D. JONES, S. A. SPALL & I. J. TOTTERDELL. 2000. Acceleration of global warming due to carbon cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature* 408: 184 – 187.

CUEVAS, E. & E. MEDINA. 1986. Nutrient dynamic within Amazonian forests. I. Nutrient flux in fine litter fall and efficiency of nutrient utilization. *Oecologia* 68: 466 – 472.

DANTAS, M. & J. PHILLIPSON. 1989. Litterfall and litter nutrient content in primary and secondary Amazonian “Tierra Firme” rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 5: 27 – 36.

EDWARDS, P. J. 1977. Studies of mineral cycling in a mountain rain forest in New Guinea: II. The production and disappearance of litter. *Journal of Ecology* 65: 971 – 992.

ELLIOTT, S., P. J. BAKER & R. BORCHERT. 2006. Leaf flushing during the dry season: the paradox of Asian monsoon forests. *Global Ecology and Biogeography*: 1 – 10.

EWEL, J. J. 1976. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. *Journal of Ecology*. 64: 293 – 308.

EZCURRA, E. & J. BECERRA. 1987. Experimental decomposition of litter from the Tamaulipan cloud forest: A comparison of four simple models. *Biotropica* 19(4): 290 – 296.

FINOTTI, R., S. RODRIGUES, R. CERQUEIRA & M. VIEIRA. 2003. A method to determine the minimum number of litter traps in litterfall studies. *Biotropica* 35(3): 419 – 421.

FRANKIE, G. W., H. G. BAKER & P. A. OPLER. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62(3): 881 – 919.

GRUBB, P. J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 8: 83 – 107.

GUISANDE, C., A. BARREIRO, I. MANEIRO, I. RIVEIRO & A. R. VERGARA. 2006. *Tratamiento de Datos*. Ediciones Días de Santos. España. 356p.

HERRERA, R., C. F. JORDAN, H. KLINGE & E. MEDINA. 1978. Amazon ecosystems. Their structure and functioning with particular emphasis on nutrients. *Interciencia* 3: 223 – 232.

HOPKIN, M. 2005. Amazon hit by worst drought for 40 years. Warming Atlantic linked to both hurricanes and rain forest drought. *Nature News Online*. En: <http://www.nature.com/news/2005/051010/full>

JENNY, H. S., P. GESSEL & F. T. BINGHAM. 1949. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Sci.* 68: 419 – 432.

- JUNK, W. J. 1989. Flood tolerance and trees distribution in Central Amazonian floodplains. Pp 47 – 64 en Nielsen, L. B., I. C. Nielsen & H. Baisley (eds). *Tropical forest: botanical dynamics, speciation and diversity*. Academic Press, London.
- KLING, H. & A. RODRIGUES. 1968. Litter production in an area of Amazon terra firme forest. *Amazoniana* 1: 287 – 310.
- KLINGE, H & R. HERRERA. 1977. Composite root mass in tropaquods under Amazon caatinga sands in southern Venezuela. IV Symp. Trop. Ecol. Panamá.
- KLING, H. 1978. Litter production in tropical ecosystems. *Malayan Nature Journal*. 30: 415 – 422.
- LAURANCE, F. W., P. M. FERANSIDE, S. G. LAURANCE, P. DELAMONICA, T. E. LOVEJOY, J. M. RANKIN DE MERONA, J. Q. CHAMBERS & C. GASCON. 1999. Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management* 118: 127 – 138.
- LIM, M. T. 1978. Litterfall and mineral nutrient content of litter in Pasoh Forest Reserve. *Malayan Nature Journal* 30: 375 – 380.
- LONGMAN, K. A. & J. JENIK. 1987. *Tropical forest and its environments*, 2ª Edición. Longman Scientific & Technical, Essex, Inglaterra.
- MACHADO, I. C., L. M. BARROS, E. V. SAMPAIO. 1997. Phenology of caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. *Biotropica* 29(1): 57 – 68.
- MALHI, Y., D. D. BALDOCCHI & P. G. JARVIS. 1999. The carbon balance of tropical, temperate and boreal forest. *Plant, Cell & Environment* 22: 715.
- MALHI, Y. & J. GRACE. 2000. Tropical forest and atmospheric carbon dioxide. *Tree* 15: 332 - 337.
- MALHI, Y., O. L. PHILLIPS, J. LLOYD, T. BAKER, J. WRIGHT, S. ALMEIDA, L. ARROYO, T. FREDERIKESSEN, J. GRACE, N. HIGUCHI, T. KILLEEN, W. F. LAURANCE, C. LEAO, S. L. LEWIS, P. MEIR, A. MONTEAGUDO, P. VARGAS, S. N. PANFIL, S. PATIÑO, N. C. A. PITMAN, C. QUESADA, A. RUDAS, R. SALOMAO, S. SALESKA, N. SILVA, M. SILVERIA, W. G. SOMBROEK, R. VALENCIA, R. VÁSQUEZ. 2003. An international network to monitor the structure, composition and dynamics of Amazonian forest. *Journal of Vegetation Science* 13: 439 – 450.
- MALHI, Y., T.R. BAKER, O.L. PHILLIPS, S. ALMEIDA, E. ALVAREZ, L.ARROYO, J. CHAVE, C. CZIMCZIK, A. DI FIORE, N. HIGUCHI, T.J. KILLEEN, S.G. LAURANCE, W.F. LAURANCE, S.L. LEWIS, L.M. MERCADO MONTOYA, A. MONTEAGUDO, D.A. NEILL, P. NÚÑEZ-VARGAS, S. PATIÑO, N. C. A. PITMAN, C. A. QUESADA, R.

SALOMAO, J. N. MASEDO-SILVA, A. TORRES-LEZAMA, R. VASQUEZ-MARTÍNEZ, J. TERBORGH, B. VINCETI & J. LLOYD. 2004. The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Global Change Biology* 10: 563 – 591.

MEDINA, E., V. GARCIA & E. CUEVAS. 1990. Sclerophylly and oligotrophic environments: Relationships between leaf structure, mineral nutrient content, and drought resistance in tropical rain forests of the upper Rio Negro region. *Biotropica* 22(1): 51 – 64.

MONTOYA, G. J. F. PHILLIPS & P. von HILDEBRAND. 2002. Características abióticas de la cuenca de Puerto Abeja, Parque Nacional Chiribiquete. En: Plan de manejo para el Parque Nacional Natural Serranía de Chiribiquete. (UAESPNN & Fundación Puerto Rastrojo Eds.). Bogotá, Colombia.

NEBEL, G., J. DRAGSTED & A. SALAZAR-VEGA. 2001. Litter fall, biomass and net primary production in floodplain forests in Peruvian Amazon. *Forest Ecology Management* 150: 93 – 102.

NAVARRETE, D. 2002. Descomposición de la hojarasca de cuatro especies de plantas en distintos bosques ubicados en la cuenca de la quebrada Puerto Abeja, Parque Nacional Natural Serranía de Chiribiquete (Caquetá, Colombia). Trabajo de grado, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes. Bogotá, Colombia. 67p.

NAVARRETE, D & P. von HILDEBRAND. 2005. Comportamiento fenológico de cuatro bosques heteroespecíficos de la region del Chiribiquete, Amazonia colombiana. Fundación Puerto Rastrojo. Bogotá, Colombia.

NEWSTROM, L. E., G. W. FRANKIE & H. G. BAKER. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26(2): 141 – 159.

OBESO, J. R. 2002. The cost of reproduction in plants. *New Phytologist* 155(3): 321 – 348.

PEÑUELA, M.C. & E. ÁLVAREZ, 2006. Monitoreo de la vegetación en cuatro bosques de suelos contrastantes del trapecio amazónico Colombia. Resultados presentados al IX Congreso Latinoamericano de Botánica, Santo Domingo, R.D.

PHILLIPS, J. F. & P. von HILDEBRAND. 2002. Distribución espacial y características de los bosques de la cuenca de Puerto Abeja, Parque Nacional Chiribiquete. En: Plan de manejo para el Parque Nacional Natural Serranía de Chiribiquete. (UAESPNN & Fundación Puerto Rastrojo Eds.). Bogotá, Colombia.

PHILLIPS, O. L. & A. H. GENTRY. 1994. Increasing turnover through time in tropical forest. *Science* 263: 683 – 714.

PHILLIPS, O. L., Y. MALHI, N. HIGUCHI, W. F. LAURANCE, P. NUÑEZ, R. M. VASQUEZ, S. G. LAURANCE, L. V. FERREIRA, M. STERN, S. BROWN & J. GRACE.

1998. Changes in the carbon balance of tropical forest: Evidence from long-term plots. *Science* 282: 439 – 442.

PHILLIPS O. L., P. NÚÑEZ, A. MONTEAGUDO, A. PEÑA, M-E. CHUSPE, W. GALIANO, M. YLI-HALLA and S. ROSE. 2003. Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology* 91: 757 – 775.

PHILLIPS O. L., R. VASQUEZ, A. MONTEAGUDO, T. BAKER & P. NÚÑEZ. 2005. Large lianas as hyperdynamic elements of the tropical forest canopy. *Ecology* 86(5): 1250 – 1258.

PRANCE, G. T. 1979. Notas sobre la vegetación de la Amazonia III. La terminología de los tipos de bosques Amazónicos sujetos a inundación. *Brittonia* 31(1): 26 – 38.

PROCTOR, J. 1983. Tropical forest litterfall. I. Problems of data comparison. En: S. L. Sutton & T. C. Whitmore (Eds.). *Tropical rain forest: ecology and management*. Pág. 267 – 273.

PROCTOR, J. J. M. ANDERSON, P. CHAI, & H. W. VALLACK. 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu Park. *Journal of Ecology* 71: 261 – 283.

REEKIE, E. G. & F. A. BAZZAZ. 1986. Reproductive effort in plants. 1. Carbon allocation to reproduction. *The American Naturalist* 129(6): 876 – 896.

REICH, P. B. & R. BORCHERT. 1982. Phenology and ecosphysiology of the tropical tree *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology* 63: 294 – 299.

REICH, P. B. & R. BORCHERT. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*: 72: 61 – 74.

RICHARDS, P. S. 1952. *The tropical rain forest*. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.

RIVERA, G. & R. BORCHERT. 2001. Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium collections. *Tree Physiology* 21: 201 – 212.

ROY, J., B. SAUGIER & H.A., MOONEY. (2001). *Terrestrial Global Productivity*. Academic Press, San Diego, CA.

RUDAS, A. & A. PRIETO. 2005. Flórua del Parque Nacional Natural Amacayacu, Amazonas, Colombia. C. M. Taylor & R. Ortiz (Eds.). *Missouri Botanical Garden Press*. St. Louis, Missouri, USA.

RYAN, M. G., R. M. HUBBARD, S. POGRACIC, R. J. RAISON & R. E. McMURTRIE. 1996. Foliage, fine-root, woody-tissue, and stand respiration in *Pinus radiata* relation to nitrogen status. *Tree Physiology* 16: 333 – 343.

SCHÖNGART, J., W. J. JUNK, M. T. F. PIEDADE, J. M. AYRES, A. HÜTTERMANN & M. WORBES. 2004. Teleconnection between tree growth in the Amazonian floodplains and the El Niño-Southern Oscillation effect. *Global Change Biology* 10: 683-692.

PARQUE NACIONAL NATURAL AMACAYACU. 2005. Línea base del Parque Nacional Natural Amacayacu. SISTEMA NACIONAL DE PARQUES NACIONALES. Leticia

SOMBROEK, W. G. 2000. Amazon land forms and soils in relation to biological diversity. *Acta Amazonica* 30: 81 – 100.

SPAIN, S. V. 1984. Litterfall and standing crop of litter three tropical Australian rain forests. *Journal of Ecology* 72(3): 947 – 961.

STARK, N. 1970. The nutrient content of plants and soils Brazil and Surinam. *Biotropica* 2: 51 – 60.

SWIFT M. J. & J. M. ANDERSON. 1983. Decomposition. En: Leith, H. & Wergwr, M. J. A. 1989. *Tropical rain forest ecosystems. Biogeographical and ecological studies.* Elsevier, New York. (Series ecosystems of the world, vol. 14b).

Ter STEEGE, H., B. LAUMANS, D. LAUMANS-BUS, G. ZONDERVAN, & F. BONGERS. 2003. Long-term effect of timber harvesting in north Suriname. Pp. 79-94 in: ter Steege, H. (ed.) *Long-term changes in tropical tree diversity: Studies from the Guiana Shield, Africa, Borneo and Melanesia.* Tropenbos Series 22. Tropenbos International, Wageningen, The Netherlands.

UNESCO/CIFCA. 1980. Ecosistemas de los bosques tropicales. Informe sobre el estado de conocimientos preparado por Unesco/PNUMA/FAO.

VALENCIA, R., R. B. FOSTER, G. VILLA, R. CONDIT, J-C. SVENNING, C. HERNÁNDEZ, K. ROMOLEROUX, E. LOSOS, E. MAGARD & H. BALSLEV. 2004. Tree species distribution and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology* 94: 214 – 229.

VASCONCELOS, H. L. & F. J. LUIZAO. 2004. Litter production and litter nutrient concentrations in a fragmented Amazonian landscape. *Ecological Applications* 14(3): 884 – 892.

VILLELA, D. M. & J. PROCTOR. 1999. Litterfall mass, chemistry and nutrients retranslocation in a monodominant forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. *Biotropica* 31(2): 198 – 211.

VITOUSEK, P. M. & R. L. SANFORD, 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 137-167

VITOUSEK, P. M. 1984. Litterfall, nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forest. *Ecology* 65(1): 285 – 298.

WORBES, M. 1999. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from Carapo Forest Reserve in Venezuela. *Journal of Ecology* 87: 391 – 403.

WARING, R. H. & W. H. SCHLESINGER. 1985. *Forest ecosystems: concepts and management*. Academic Press, New York, New York, USA.

WRIGHT, S. J. & O. CALDERÓN. 2006. Seasonal, El Niño and longer term changes in flower and seed production in a moist tropical forest. *Ecology Letters* 9: 35 – 44.

ZAR, J. 1999. *Biostatistical analysis*. 4th. Edition. Prentice Hall. New Jersey.