

**PRODUCCIÓN DE HOJARASCA Y DESCOMPOSICIÓN EN UNA
SELVA NUBLADA DEL RAMAL INTERIOR DE LA CORDILLERA
DE LA COSTA, VENEZUELA.**

**LITTERFALL AND DECOMPOSITION IN A CLOUD FOREST OF THE
CORDILLERA DE LA COSTA, VENEZUELA.**

Carlos Monedero¹ y Valois González²

¹ *Centro de Estudios Integrales del Ambiente (CENAMB). Universidad Central de Venezuela.
A.P. 17350. Caracas 101. Venezuela. E-mail: cmoned@dino.conicit.ve*

² *Instituto de Zoología Tropical. Universidad Central de Venezuela. A.P. 47058. Caracas 1041-A. Venezuela.*

RESUMEN

La dinámica foliar, analizada a través de la variabilidad temporal de su productividad y descomposición, refleja las características mesológicas que condicionan la comunidad arbórea; de ahí su empleo como indicador ambiental. Las 10,7 t ha⁻¹ año⁻¹ de hojarasca caída en la selva nublada de Loma de Hierro (Cordillera de la Costa, Venezuela) se aproximan al promedio señalado para diversas comunidades arbóreas tropicales, destacando su escasa variabilidad con la altitud. La tasa de descomposición (k) de 1,6 obtenida del modelo exponencial no se ajusta bien a los resultados obtenidos. Se discute como alternativa el empleo del modelo lineal. La estacionalidad en la caída de hojas y en el mantillo vegetal se manifiesta por su abundancia durante la estación seca, mientras que los restantes residuos vegetales (flores y frutos) aumentan durante el período de lluvias torrenciales. La respiración edáfica de 184 mg CO₂ m⁻² se encuentra dentro del rango señalado para selvas tropicales húmedas, presentando, una disminución durante los períodos secos e incrementando con la precipitación y la humedad edáfica, lo cual se correlaciona con la estacionalidad registrada en la desaparición del mantillo vegetal.

Palabras Clave: Dinámica foliar, hojarasca, producción, descomposición, respiración edáfica, selva nublada, Venezuela.

ABSTRACT

Leaf dynamics, analyzed by the temporal variability of productivity and decomposition, are some of the characteristics which determine the arboreal community. That's why it is used as an environmental indicator. The 10.7 t ha⁻¹ year⁻¹ of litter fall in the cloud forest of Loma de Hierro (Cordillera de La Costa, Venezuela) approaches the average reported for diverse arboreal tropical communities, pointing out their scarce variability towards altitude. The 1.6 decomposition rate (k) obtained with the exponential model doesn't adjust well to the results. The lineal model is being presented as an alternative. The litterfall and the soil's litter increases during the dry season, while other plant remains (flowers and fruits) increase during the torrential rainy season. The 184 mg CO₂ m⁻² soil respiration was within the range obtained for tropical humid forests, showing a reduction during the dry periods and an increment with the precipitation and soil humidity, which correlates with the seasonal soil's litter disappearance.

Key Words: Leaf dynamic, litterfall, productivity, decomposition, soil respiration, cloud forest, venezuela.

INTRODUCCIÓN

La estacionalidad del componente foliar, evaluada a través de su productividad y descomposición, dada su elevada sensibilidad a la variación de las características mesológicas que condicionan la comunidad arbórea, justifica el empleo de la dinámica foliar como indicador ambiental.

Las estimaciones de producción primaria, tanto neta como bruta, requieren de una inversión importante en tiempo y trabajo, resultando más práctico y sencillo estimar la caída de la hojarasca. Por otro lado, aún cuando no constituye una medida completa de la producción de la fitomasa, representa el componente de la vegetación de crecimiento más intenso (UNESCO 1980). No obstante, para su empleo se han de superar ciertas dificultades metodológicas (Proctor 1983). Olson (1963) confirma que una fracción substancial (1/3 a más de 1/2) de la energía y del carbono fijado anualmente en los ecosistemas forestales es aportado al suelo como hojarasca. Para comunidades vegetales primarias maduras se ha inferido la productividad primaria neta a partir de la respiración edáfica (Wanner 1970, Singh y Gupta 1977).

El estudio detallado de la descomposición comprende un proceso complicado y con frecuencia prolongado, sin embargo, existen aproximaciones más generales que permiten caracterizar su papel en el ecosistema, bien a través de sus efectos directos a partir de la desaparición del mantillo vegetal, o indirectamente por medio de procesos relacionados con el metabolismo del suelo (Lundergårdh 1927, Singh y Gupta 1977, Ewel 1976), a través de la respiración edáfica, parámetro indicador de la actividad biológica del suelo (Medina 1969) y del flujo de energía del ecosistema (Richards 1972).

AREA DE ESTUDIO

Loma de Hierro se sitúa en la Subregión Natural de la Serranía del Interior, Tramo Central de la Provincia Fisiográfica de la Cordillera de La Cos-

ta, entre las poblaciones de Las Tejerías y Tiara, límite de los estados Miranda y Aragua (10° 8' 20" N, 67° 8' 30" O). Se caracteriza por presentar un sustrato de rocas ígneas principalmente volcánicas de composición basáltica y ultrabásicas como la peridotita y básicas como el gabro y la diorita (Lavié 1967). El paisaje es considerado como tipo de montaña alpina (Zambrano 1970, Dengo 1951). El área de estudio ocupa una porción de selva nublada de una hectárea, ubicada sobre una cima a 1355 m, con pendientes suaves (0° a 25°), cuya flora y suelos han sido caracterizados por Colella (1986), quien explica el límite sabana-bosque por la presencia de una coraza ferruginosa en la sabana, mientras que para el bosque describe un suelo profundo, arcilloso y extremadamente ácido (pH 3,5, con un porcentaje de saturación de aluminio entre 68-77 %), con una relación Ca/Mg > 1, que permite descartar el "Efecto de la Serpentina" sobre la vegetación. Su estructura arbórea se ha analizado con detalle por Monedero y González (1994a, 1995a, 1995b), incluyendo además un estudio de su morfología foliar (Monedero y González 1994b).

MATERIALES Y MÉTODOS

La caracterización mesoclimática y meteorológica (noviembre 1985 - octubre 1986), representó la referencia básica para el estudio de la dinámica foliar. Efectuamos un muestreo mensual de la caída de hojarasca, del mantillo vegetal presente en el suelo y de su desaparición, en veinte puntos ubicados al azar dentro de un eje de coordenadas cartesianas, establecidas mediante pares de números aleatorios, dentro de una hectárea cuadrículada de selva nublada. La respiración edáfica evaluada cada doce horas (día y noche) fue medida en 11 de los 20 puntos de muestreo.

Para el procesamiento estadístico de los datos, empleamos un análisis de la varianza (ANOVA, a un nivel de $p = 0,01$), tanto para conocer la variabilidad espacial, en función de los 20 puntos de muestreo, como para evaluar la variabilidad temporal, a lo largo de los 12 meses de estudio. Contemplamos además, la aplicación de la correlación simple para determinadas variables (Noguera 1981).

Empleamos los registros meteorológicos del Campamento de Sanidad Rafael Rangel del Ministerio de Sanidad y Asistencia Social, situado en Loma de Hierro. Para la caracterización del mesoclima, seleccionamos los promedios mensuales, para nueve años (1963-1971), de la temperatura, precipitación y días de lluvia. El tiempo meteorológico se obtuvo a partir del análisis de los datos diarios de precipitación, temperatura máxima y mínima y de las horas de sol.

Para cuantificar el mantillo vegetal utilizamos un aro metálico de 50 cm de diámetro, recolectando todo el material vegetal hasta alcanzar la capa de humus intermezclada con el entramado de raíces finas superficiales. Tomamos muestras de los primeros 15-20 cm suelo con un barreno (luego de retirar el entramado de raíces finas). El mantillo vegetal fue separado en su fracción leñosa y no leñosa para sesenta muestras provenientes de distintos muestreos. La hojarasca caída fue recolectada de recipientes cilíndricos de 50 cm de diámetro, la cual fraccionamos en sus distintos componentes: hojas, ramas finas y demás restos vegetales.

Para estimar la desaparición mensual del mantillo vegetal, el material recolectado en distintos puntos de la selva nublada, previa mezcla en un saco plástico, fue pesado *in situ* con la balanza de campo e introducido en las bolsas de descomposición. Confeccionamos 20 bolsas de malla plástica con 2 mm de abertura y dimensiones 25 x 25 x 10 cm (volumen ocupado por los 200 g de peso fresco de mantillo vegetal retirado del suelo).

Para estimar la desaparición anual, y conocer el posible efecto del tamaño de los organismos del suelo, empleamos bolsas con mallas plásticas de diferentes tamaños de entramado: mosquitero, 2 mm, 5 mm, 7 mm y 1 cm de abertura (20 unidades de cada tipo), las cuales fueron colocadas sobre el entramado de raíces finas, y fueron retiradas al cabo de un año.

Las muestras de mantillo, hojarasca y suelo fueron pesadas en el campo, donde se determinó su peso fresco (empleando una balanza sencilla con una precisión de 0,1 g), luego de siete días de secado en la estufa a 48°C se determinó su peso seco. La relación

peso fresco / peso seco permitió conocer el porcentaje de agua retenida por cada tipo de muestra.

La respiración edáfica fue estimada aplicando el método de absorción química (Grisi 1978). Utilizamos cilindros de plástico con 16 cm de diámetro dentro de los cuales colocamos frascos de vidrio con 3,6 cm de diámetro conteniendo 10 ml de K(OH) 0,5 N. La relación de 19,7 entre la superficie emisora de CO₂ (suelo) y la de absorción (solución de K(OH)) posee la proporción de 20:1 sugerida por Medina y Zelwer (1972). La solución química fue titulada en el laboratorio siguiendo las instrucciones especificadas por Grisi (1978).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Mesoclima y Marco Meteorológico

La Cordillera de la Costa limita la influencia del frente intertropical meridional, constituyendo además, un obstáculo orográfico de cierta magnitud para los constantes vientos alisios noreste-suroeste, siendo así un importante condicionador del macroclima (Huber 1986). Vareschi (1986) señala que en la cadena de montañas bajas de la Serranía del Interior de la Cordillera de la Costa no se pueden producir los mismos efectos de nubosidad de la Serranía de la Costa, porque allí los vientos son forzados a subir a mayores alturas debido a las corrientes de aire seco ascendentes de los valles de Aragua, sin embargo, la selva nublada de Loma de Hierro, situada a 1355 m en la Serranía del Interior, plantea una contradicción o una excepción.

El balance hídrico según Thornthwaite para Loma de Hierro (Figura 1), muestra un periodo corto de sequía (enero-abril), frente a una prolongada estación superhúmeda (mayo-octubre); estacionalidad similar a la referida por Walter y Medina (1971) para las selvas nubladas de Rancho Grande; sin embargo, al considerar la capacidad de almacenamiento hídrico del suelo, estimada en 527 mm, se cubren las posibles pérdidas ocasionadas por la evapotranspiración potencial (199 mm). Esta situación unida a las bajas temperaturas y escasa evaporación generada por la alta frecuencia de nieblas

explicaría el desarrollo de una selva húmeda perennifolia, aún cuando la precipitación media anual no sea muy elevada (1590 mm). Lo cual se relaciona con el elevado índice de humedad obtenido (40), según Sánchez (1981), propio del grupo mesoclimático "superhúmedo"

La caracterización mesoclimática de Loma de Hierro, se estableció a partir de un conjunto de parámetros meteorológicos, tales como la temperatura promedio anual: 20,2° C (la cual no mostró diferencias significativas interanuales: $F = 2,8 < 2,9$), la amplitud térmica: 12° C, la temperatura mínima: 10,4° C y máxima: 30° C (apreciándose cierta oscilación estacional: $F = 5,4 > 3,7$, con máximas en abril y mínimas en enero), y el promedio anual de la precipitación: 1588 mm (con un potencial de evapotranspiración de 936 mm). El análisis de la varianza no acusa diferencias significativas interanuales para la precipitación ($F = 0,5 < 2,9$), ni tampoco para el número de días lluviosos ($F = 0,8 < 2,9$), por el contrario la variabilidad intermensual fue muy alta ($F = 28,2 > 3,7$), con promedios máximos en marzo y mínimos en octubre.

Durante el lapso estudiado se apreció una amplitud térmica de 7,7° C (15,0-22,7° C), menor que la registrada en promedio para 8 años con mínima absoluta de 9° C en enero, y máxima de 28° C en abril. El número promedio de horas de sol por día fue de 5 h 25' (ningún promedio mensual superó las 8 h, acusando la presencia de nubes durante todo el año), presentando diferencias intermensuales significativas ($F = 6,3 > 3,3$).

Durante el lapso de estudio fue la precipitación de 1730 mm anuales (valor superior al promedio anual), y presentó diferencias intermensuales sumamente significativas ($F = 23,5 > 3,7$), definiendo dos periodos, uno de baja pluviosidad entre noviembre y abril (< 150 mm/mes, mínimo en febrero: 16 mm) y otro de alta pluviosidad entre mayo y octubre (> 150 mm/mes, máximo en junio: 292 mm) (Figura 1). Dicha estacionalidad también se reflejó en la frecuencia de lluvias (con un total anual de 125 días lluviosos), siendo alta entre junio-octubre (> 15 días lluviosos) y baja entre noviembre-mayo. La intensidad de la lluvia permaneció similar de

mayo a octubre (12 mm/día), disminuyendo progresivamente a partir de noviembre hasta alcanzar un mínimo en abril (3,8 mm/día).

Según las características mesoclimáticas la comunidad vegetal estudiada se ubica dentro de la Zona de Vida de Holdridge: "Bosque Húmedo Premontano". Aplicando la fórmula climática de Koeppen $Gi^w'g'n$ se define un clima tropical isotérmico con lluvias en el verano astronómico y épocas secas en invierno, con alta frecuencia de nieblas (megatérmico húmedo) donde se encontraría un "Bosque Subhúmedo Tropófilo de Altura". Según Zambrano (1970) deberían denominarse "Bosque Tropical Perennifolio de Altura Húmedo Nublado", generalmente conocido como "Bosque o Selva Nublada".

La característica más importante del mesoclima la constituye la alta frecuencia de nubes bajas o nieblas (Huber 1986), dado su efecto sobre el marcado descenso del rango de temperaturas diarias y el aporte hídrico originado por la adsorción de las gotas de agua sobre las diversas estructuras vegetales aéreas (Grubb y Whitmore 1966). En contraste, se presentan días sin niebla con características muy similares al periodo seco de tierras bajas (Richards 1972). En conclusión, las características del medio físico (radiación, temperatura, régimen de humedad) están condicionadas por la nubosidad, donde la alternancia de días con o sin niebla, presumiblemente, ocasionen efectos considerables sobre los procesos fisiológicos y de morfogénesis de la vegetación (Roth y Mérida 1971, Vareschi 1966, 1992). No obstante una posición diferente fue esgrimida por distintos autores (Acosta-Solis 1947, Hedberg 1951, Richards 1972, Cuatrecasas 1958) quienes consideran la disminución de la temperatura como el factor ecológico determinante.

Producción de Hojarasca

Jordan (1971a, 1971b) propuso un patrón mundial de la productividad estrechamente vinculado con la radiación solar y la precipitación, indicando que a mayores latitudes y altitudes las comunidades producen leño más eficientemente, mientras que la producción de hojarasca permanece prácticamente

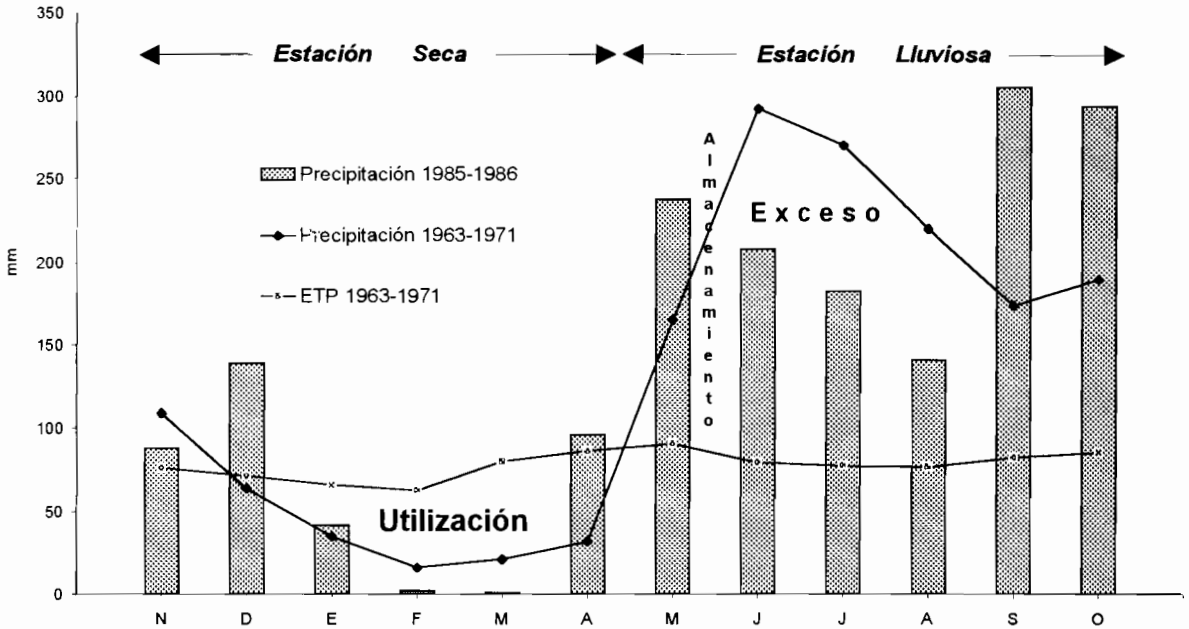


Figura 1: Balance hídrico de Thornthwaite para Loma de Hierro, Venezuela. Se indica la precipitación mensual durante el periodo de estudio noviembre 1985 - octubre 1986.

constante. Para el trópico, Gentry (1983) destaca a las lianas como responsables del exceso de producción de hojarasca. Por otro lado, Grubb (1977) señala que para los trópicos la producción de hojarasca, y en particular de hojas, no acusa una disminución tan marcada con la altitud como la biomasa leñosa. Tanner (1980a, 1980b) y Edwards y Grubb (1977), observan que la biomasa foliar presenta valores muy similares (7,8-9,3 t/ha) para distintos tipos de selvas tropicales de montaña y de tierra firme; explicado por Grubb (1977) como una consecuencia de la severa limitación creada por la naturaleza altamente costosa de sus hojas de corta duración "pachyphylls", lo cual reduciría la cantidad de biomasa a ser invertida en el leño.

En selva nublada de Loma de Hierro medimos un aporte anual de hojarasca de $10,7 \pm 5,3 \text{ t ha}^{-1}$ (Tabla 1), que representa una producción anual "muy alta", según el criterio obtenido por la revisión realizada a nivel mundial por Olson (1963) para distintos ecosistemas forestales. Sin embargo, la UNESCO (1980), considera una producción de hojarasca anual promedio de 10 t ha^{-1} , según datos de 42 selvas tropicales, valor que consideró como la

mitad de la producción primaria neta media estimada para 12 selvas tropicales. En nuestro caso se puede concluir que los valores de producción anual de hojarasca, así como los obtenidos en hojas ($7,7 \pm 3,2 \text{ t ha}^{-1}$: 72 %), ramas finas ($1,9 \pm 0,9 \text{ t ha}^{-1}$: 18 %) y residuos vegetales: flores, frutos, líquenes, musgos, etc. ($1,1 \pm 2,4 \text{ t ha}^{-1}$: 10 %), se pueden ubicar dentro del rango registrado en la literatura para selvas tropicales sosteniendo la hipótesis que apunta hacia una escasa variabilidad de la producción de la biomasa foliar con la altitud.

En relación con los resultados obtenidos, es preciso acotar que las diferencias entre los puntos de muestreo fueron significativas ($F = 3,1 > 2,4$); lo cual se pone de manifiesto con los elevados coeficientes de variación. Por otro lado, los valores registrados para un sólo año de muestreo, podrían representar las condiciones meteorológicas particulares acontecidas durante la realización del estudio, donde la alta pluviosidad durante la estación lluviosa (máxima caída de residuos y ramas finas) contrastó con un acusado periodo de sequía (máxima caída de hojas) (Figura 2).

PRODUCCIÓN DE HOJARASCA Y DESCOMPOSICIÓN

Tabla 1: Valores mensuales de los parámetros indicadores de la dinámica foliar. Selva Nublada en Loma de Hierro, Cordillera de la Costa, Venezuela.

Periodo de Estudio 1985-1986	Producción Hojarasca t ha ⁻¹	Producción Hojas t ha ⁻¹	Producción Leñosa t ha ⁻¹	Producción Residuos t ha ⁻¹	Mantillo Vegetal t ha ⁻¹	Porcentaje Desaparición del Mantillo	Respiración Edáfica Total mg CO ₂ m ⁻² h ⁻¹	Porcentaje de Agua en el Mantillo	Porcentaje de Agua en el Suelo
Nov. 1985	0,58±0,30	0,44±0,27	0,13±0,11	0,02±0,03	4,63±1,21	6,9 ± 4,7	175 ± 45	39 ± 5	27 ± 3
Dic. 1985	1,06±0,37	0,75±0,23	0,29±0,25	0,02±0,04	6,00±1,53	6,4 ± 3,0	251 ± 65	68 ± 2	33 ± 5
Enero 1986	0,82±0,55	0,65±0,48	0,17±0,24	0,004±0,01	6,63±1,36	5,0 ± 4,7	159 ± 84	67 ± 3	36 ± 6
Febrero 1986	0,57±0,23	0,55±0,24	0,01±0,02	0,009±0,01	7,56±1,96	3,5 ± 2,7	95 ± 21	41 ± 9	27 ± 3
Marzo 1986	1,05±0,41	0,92±0,35	0,07±0,11	0,07±0,13	8,46±2,44	3,7 ± 4,1	89 ± 18	35 ± 13	27 ± 8
Abril 1986	1,24±0,33	1,09±0,29	0,10±0,18	0,05±0,05	8,39±2,36	3,1 ± 1,1	89 ± 20	47 ± 4	27 ± 3
Mayo 1986	0,88±0,38	0,70±0,29	0,10±0,21	0,09±0,06	8,10±1,39	11,4 ± 6,5	182 ± 38	56 ± 4	30 ± 3
Junio 1986	1,14±0,46	0,62±0,26	0,37±0,27	0,15±0,15	7,79±2,39	8,0 ± 4,7	186 ± 78	67 ± 3	36 ± 6
Julio 1986	0,94±0,65	0,47±0,21	0,19±0,18	0,28±0,51	8,04±2,70	6,9 ± 2,8	227 ± 91	68 ± 3	39 ± 5
Agosto 1986	0,97±0,36	0,52±0,19	0,28±0,18	0,17±0,26	7,96±1,60	7,2 ± 4,4	209 ± 70	66 ± 2	35 ± 5
Sept. 1986	0,72±0,33	0,55±0,30	0,08±0,06	0,10±0,08	7,57±1,85	7,5 ± 3,4	305 ± 95	70 ± 3	35 ± 4
Oct. 1986	0,70±0,21	0,46±0,15	0,14±0,12	0,10±0,10	6,21±2,24	9,2 ± 3,6	246 ± 76	59 ± 3	35 ± 5

Desaparición del Mantillo Vegetal

El mantillo vegetal, con un promedio de $7,27 \pm 2,22 \text{ t ha}^{-1}$, se compone principalmente de hojas (75%), con una fracción menor de ramas finas (25%). Este promedio es similar al señalado por Edwards (1977) de 4,94 a $7,10 \text{ t ha}^{-1}$ en ecosistemas forestales montanos.

Utilizamos la desaparición del mantillo vegetal, y sus variables asociadas (cantidad de mantillo vegetal, porcentaje de agua en suelo y mantillo), como parámetros diagnóstico de la dinámica de la descomposición vegetal en la comunidad arbórea. Según la UNESCO (1980), los valores que se obtienen de medir directamente la pérdida del peso del material vegetal son más precisos; aún cuando su comparación es más difícil debido a la variedad de técnicas experimentales utilizadas.

La desaparición mensual promedio del peso seco del mantillo vegetal fue de $6,6 \pm 4,6 \%$, mientras que el porcentaje de desaparición del mantillo, obtenido de las bolsas que fueron retiradas al cabo del año, fue del $44,7 \pm 4,4 \%$ (estimándose de 26-27 meses para su desaparición total, suponiendo una tasa de descomposición constante). Tanner (1981) para distintas selvas tropicales lluviosas de montaña (Jamaica) calcula porcentajes de desaparición anual de la fracción de hojas de la hojarasca entre 44-68 %

En relación con la velocidad de la descomposición de los restos vegetales, se dispone de poca información para selvas tropicales, la existente se ha obtenido con técnicas muy diferentes, dificultando así su comparación (UNESCO 1980). Se supone que al alcanzar un estado estable o maduro, la comunidad vegetal produce anualmente una cantidad de hojarasca que iguala a la cantidad de mantillo vegetal que desaparece del ecosistema por descomposición, lo cual no implica que las velocidades de ambos procesos sean iguales (UNESCO 1980). Sobre el particular Jenny *et al.* (1949) y Olson (1963) han construido modelos matemáticos que describen el proceso de descomposición, el cual se ha expresado de diferentes formas, destacando el cálculo de la tasa de descomposición k , el cual parte de un modelo de descomposición del tipo logarítmico simple. Para selvas siempreverdes de

climas muy contrastantes los valores de k recopilados por la UNESCO (1980) se encuentran comprendidos entre 4 y 1,64, cuyos valores más elevados fueron registrados en climas tropicales, mientras los menores proceden de climas subalpinos.

El análisis cuantitativo de la estructura de la selva nublada de Loma de Hierro (Monedero y González 1994a, 1995a, 1995b) permite reconocer un estado estable o maduro de la comunidad arbórea (dentro del continuo proceso de regeneración natural), pudiéndose entonces estimar su tasa de descomposición $k = L/X_{ss}$, a partir de la relación entre la caída de hojarasca: L , y la cantidad de mantillo vegetal: X_{ss} . Si bien este valor de $k = 1,6$, está muy por debajo de los valores señalados para selvas tropicales ($k = 2,5 > 4$), es superior a las tasas señaladas por Olson (1963) para bosques de latitudes mayores ($k < 0,05$), superando además, la tasa k de 0,4 señalada por Fölster y De Las Salas (1976) en selvas siempreverdes tropicales de tierras bajas (Magdalena, Colombia). Por otro lado, Edwards (1977) estimó un promedio de k de 1,2 (1,18 en la fracción no-leñosa) para selvas tropicales lluviosas de montaña en Nueva Guinea, tasa relativamente baja para una selva tropical húmeda siempreverde, explicada en parte como resultado de la reducción de la temperatura con la altitud; efecto térmico que se ha relacionado directamente, en ecosistemas forestales tropicales, con un aumento del contenido de la materia orgánica en el suelo con la altitud (Jenny *et al.* 1948, Legarda *et al.* 1973, Alexander y Pichott 1979).

La selva nublada de Loma de Hierro posee una tasa de desaparición intermedia entre la selva tropical lluviosa montana baja y alta reportadas por Tanner (1981), quien destaca su marcado descenso con la altitud, explicada por la reducción de la temperatura, y en función a las características foliares particulares de cada selva (Bernhard-Reversat 1970, en Costa de Marfil). Edwards (1977) señala que la reducción en la descomposición puede ser también un reflejo de las condiciones de acidez del suelo. En la selva nublada de Loma de Hierro, el pH sumamente ácido del suelo podría tener gran peso entre las posibles causas de su baja tasa de

descomposición. El bajo índice de desaparición señalado por Fassbender y Grimm (1981) para la selva tropical montana andina de San Eusebio (Venezuela), es explicado por las características edáficas, vinculadas con la intensa lixiviación la cual genera un pH ácido que empobrece en bases y aumenta el aluminio en el sistema tampón, efecto que unido a la disminución de la temperatura con la altitud, traería como consecuencia una disminución de la actividad de los microorganismos saprófagos del suelo, explicando así la reducción de la intensidad de la descomposición de los residuos vegetales. La UNESCO (1980) destaca que la mayor parte de la hojarasca de las selvas tropicales desaparece en unos 6 meses (2,5 a 11 meses para su descomposición total, llegando a 19 meses si se incluyen los bosques subtropicales); estas velocidades tan elevadas la explican por la alta temperatura y humedad de las selvas tropicales, lo cual favorece una actividad biológica muy intensa.

Se ha señalado que el modelo exponencial simple no sea el más adecuado para describir el proceso de descomposición. Sin embargo, Bernhard-Reversat (1972) para una selva lluviosa en Costa de Marfil descarta el modelo exponencial, dado que después de un periodo inicial de aproximadamente ocho semanas donde se aprecia una rápida descomposición, el peso de las hojas contenidas dentro de las bolsas se reduce en forma más o menos lineal hasta desaparecer por completo. Por el contrario, Edwards (1977) en Nueva Guinea sugiere una tasa lineal de desaparición. Fassbender y Grimm (1981) en selvas nubladas de montaña de la región occidental de Los Andes venezolanos presentan curvas de descomposición lineal tanto para la desaparición de las hojas como de las ramas. En la selva nublada de Loma de Hierro se plantea una situación similar, calculándose una tasa de descomposición anual del 60.3 % y un tiempo para la desaparición total de 20 meses en función del modelo lineal; en el caso de las ramas finas la tasa fue del 8 % (desaparición total en 151 meses).

Una explicación del comportamiento exponencial y lineal en la desaparición del mantillo vegetal, se puede encontrar en Wieder y

Lang (1982), quienes diferencian dos fracciones, una lábil fácilmente degradable y otra recalcitrante que desaparece a una tasa muy lenta, justificando el empleo de un modelo doble exponencial de descomposición en sustitución del exponencial simple. Cuando la hojarasca esta empobrecida en compuestos de la fracción lábil, como es el caso del mantillo vegetal con un predominio de la fracción recalcitrante producto de su progresiva acumulación, se obtienen buenos ajustes con el modelo lineal, al menos en el primer año o incluso en el segundo; sin embargo, subestima los estadios tempranos de la descomposición y sobrestima los finales.

Algunos investigadores han establecido un claro paralelo entre la cantidad de fauna del suelo y la velocidad de desaparición del mantillo vegetal (Madge 1965, Bernhard-Reversat 1972). Singh y Gupta (1977), señalan la posibilidad de que se subestime la tasa de descomposición por limitar la entrada de los organismos del suelo que fragmentan el mantillo vegetal. Sin embargo, en el presente trabajo no se encontró diferencias significativas entre los distintos tipos de bolsas empleados ($F_{2,5} < 5,69$). Por lo tanto, no se notó el efecto particular de la microfauna edáfica, lo cual resalta el papel predominante de los microorganismos en el proceso de descomposición, frente a la fauna de invertebrados presentes en el suelo y en el mantillo vegetal.

La variabilidad espacial de este componente del ecosistema, así como de sus parámetros mesológicos asociados, se estableció en función de las diferencias entre los distintos puntos de muestreo, las cuales resultaron muy significativas para la cantidad de mantillo vegetal ($F = 6,8 > 2,5$), no significativas para la desaparición del mantillo ($F = 0,8 < 1,8$) y del porcentaje de agua, tanto en el mantillo vegetal ($F = 0,2 < 2,5$), como en el suelo ($F = 2,3 < 2,5$).

El porcentaje promedio de agua, a lo largo del año y para todos los puntos de muestreo, fue para el suelo del $32,3 \pm 6,2$ %, porcentaje inferior al del mantillo vegetal con $56,9 \pm 13,5$ %; parámetros altamente correlacionados entre sí ($r = 0,82$).

El análisis del porcentaje de agua contenida en el mantillo (recogido al cabo de un año) no presentó di-

ferencias significativas ($F = 12,7 < 13,6$) para los cinco tipos de bolsas empleados, descartando así el efecto de la bolsa sobre la humedad del mantillo vegetal.

Respiración Edáfica

La estrecha relación entre la actividad microbiana en la descomposición de la materia orgánica y la respiración edáfica radicular permite evaluar la capacidad productiva de comunidades arbórea de una forma no destructiva (Lieth 1962, Medina 1969).

Las medidas obtenidas por Schulze (1967) para diversos tipos de vegetación tropical detectan diferencias notables entre la sabana y los bosques deciduos ($300-400 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$), bosques de galería y selva húmeda ($1000-2000 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$), así como para la vegetación secundaria ($> 2000 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$). Schulze (1967) señala que las limitaciones climáticas relacionadas con la estación fría en zonas templadas es equiparable a la estación seca de los trópicos.

El valor promedio anual de la respiración edáfica de $369 \pm 180 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ (Tabla 1, Figura 3), registrado para la selva nublada de Loma de Hierro, posee una variabilidad espacial poco significativa ($F = 2,9 > 2,5$). Dicho promedio se encuentra dentro del rango señalado por Singh y Gupta (1977) para las selvas húmedas tropicales, y es semejante al registrado en Venezuela por Medina y Zelwer (1972) en la selva nublada de la Cumbre de Choroní ($346 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$), aún cuando supera el de la selva nublada de La Carbonera ($195 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) y de Rancho Grande ($195 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$). Dicho resultado, dada la ubicación de Loma de Hierro, se ajusta a la secuencia propuesta por Medina (1969) y Medina y Zelwer (1972), quienes señalan que la tasa de respiración edáfica esta gobernada directamente por la variación altitudinal de la temperatura y de la humedad.

La evaluación de la respiración edáfica se diferenció en diurna (42 %) y nocturna (58 %). Singh y Gupta (1972) señalan a los distintos autores que han encontrado variaciones diurnas y nocturnas en la tasa respiratoria. Medina y Zelwer (1972) plan-

tean que los mayores valores registrados durante la noche podrían ser explicados por un conjunto de factores interrelacionados en forma compleja, como la mayor humedad relativa que favorece la actividad microbiana, la mayor temperatura del suelo y de la capa de aire superficial al comienzo de la noche por propiciar la movilización del CO_2 , la mayor respiración radical debido a la llegada nocturna de los carbohidratos asimilados en las hojas durante el día, cuyo transporte puede requerir de varias horas para llegar a las raíces.

Considerando que la respiración edáfica en su mayoría es producto de la destrucción de celulosa, se puede calcular la cantidad total de materia orgánica que se descompone anualmente Medina y Zelwer (1972). De esta manera, para la selva nublada de Loma de Hierro se estimó una producción anual de $15,88 \pm 7,78 \text{ t CO}_2 \text{ ha}^{-1}$, implicando una destrucción anual de $9,5 \pm 4,6 \text{ t ha}^{-1}$ de materia orgánica (como celulosa), que se aproxima a las tasas anuales calculadas por Wanner (1970) para una selva lluviosa montana en Java ($8,1 \text{ t ha}^{-1}$) y de tierras bajas en Sarawak ($10,7 \text{ t ha}^{-1}$), ligeramente superior a la señalada por Medina y Zelwer (1972) para la selva de Rancho Grande ($7,8 \text{ t ha}^{-1}$).

Dinámica Foliar

En la literatura se destaca la periodicidad en la producción de hojarasca a lo largo del año para diversos tipos de selvas tropicales húmedas, lo cual se ha relacionado con la estacionalidad climática (Bernhard-Reversat 1970, Fölster y De Las Salas 1976, Edwards 1977, Franken *et al.* 1979, Tanner 1980b, Brown y Lugo 1982, Vitousek 1984, Stocker *et al.* 1995). Se ha mostrado una clara correspondencia de la caída de hojas durante la estación seca, y de las ramas finas durante la subsiguiente estación lluviosa, lo primero se ha interpretado como un reflejo de cierto estrés hídrico acusado por la vegetación (Edwards 1977; Tanner 1980b). Aún cuando Fassbender y Grimm (1981) registraron una producción de hojas muy constante a lo largo del año en una selva nublada de los Andes Occidentales venezolanos (San Eusebio), Medina (1986), para la selva nublada de Rancho Grande (Vene-

PRODUCCIÓN DE HOJARASCA Y DESCOMPOSICIÓN

zuela), mostro la clara estacionalidad de la precipitación como indicador de la caída de hojarasca.

En la selva nublada de Loma de Hierro se reconoce una periodicidad en la producción de la biomasa foliar (Tabla 1). Con diferencias significativas en la caída de la hojarasca a lo largo del año ($F > 3,60$). El análisis de sus distintos componen-

tes, no-leñoso: hojas y residuos vegetales (flores y frutos principalmente) y leñoso: ramas finas, permitió detectar aspectos resaltantes de la fluctuación estacional en relación con la estacionalidad de la precipitación (Figura 2). La precipitación durante el periodo de estudio (Figura 1) presentó un pico de lluvias extratemoral en diciembre de

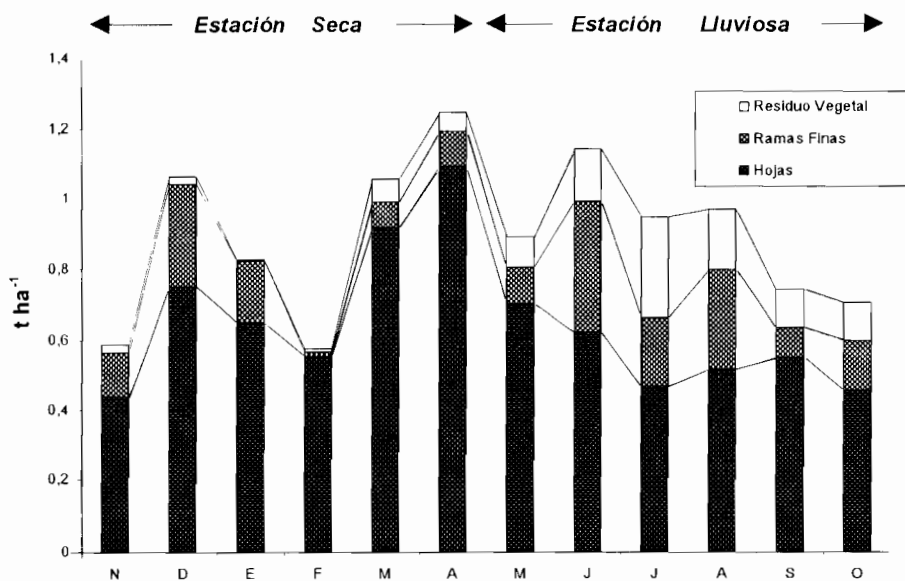


Figura 2: Caída de hojarasca en Loma de Hierro, Venezuela, durante el periodo de estudio noviembre 1985 - octubre 1986.

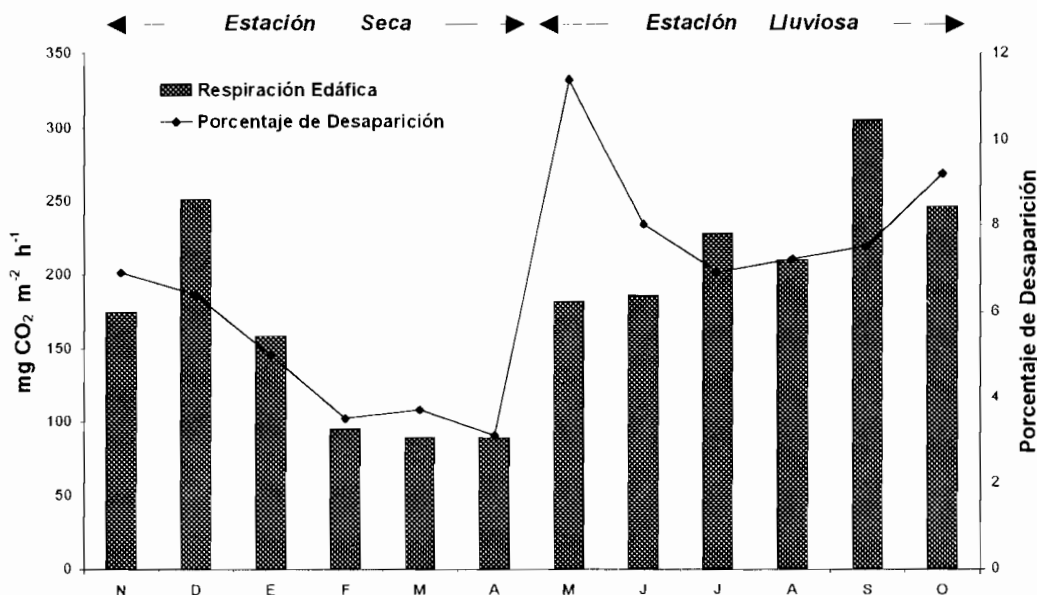


Figura 3: Desaparición del mantillo vegetal y respiración edáfica en Loma de Hierro, Venezuela, durante el periodo de estudio noviembre 1985 - octubre 1986.

Tabla 2: Producción de hojarasca en diferentes tipos de ecosistemas forestales tropicales

Ecosistema	Producción t ha ⁻¹ año ⁻¹	Comentario / Referencia
Selva Ombrofíla (Costa de Marfil)	7,2-13,4	Alta variabilidad temporal y espacial (Bernhard-Reversat 1970)
Selva de Tierra Firme (Amazonas Central)	6,0	Promedio inferior al señalado (Klinge y Rodrigues 1973) Explicado por la pobreza en nutrientes del suelo (Herrera <i>et al.</i> 1978)
Selvas Siempreverdes (Colombia)	8,7-12,0	Hojas: 6,5-6,6 t ha ⁻¹ año ⁻¹ (Folster y De Las Salas 1976)
Selva Siempreverde Secundaria (Colombia)	9,4	Valores similares al de las Selvas Primarias (Folster y De Las Salas 1976)
Selva Tropical (Guatemala)	10,0	Incremento en la producción de hojarasca con la edad de la vegetación (Ewel 1976)
Selva Tropical de Montaña (Nueva Guinea)	7,5	(84 % no-leñoso) Considerado como un valor alto (Edwards 1977). Explicado por la elevada fertilidad edáfica (Edwards y Grubb 1977)
Selva de Tierra Firme (Amazonas Central)	7,8-8,0	Selvas ubicadas a lo largo de un gradiente hídrico en el Amazonas Central (Franken <i>et al.</i> 1979)
Selva Riparina (Amazonas Central)	6,4	
Selva Inundable (Amazonas Central)	6,7	Aguas Negras: Igapo (Adis <i>et al.</i> 1979)
Selva Nublada (Andes Occidentales / Venezuela)	6,97	Discriminado por componentes: hojas: 48 %, ramas finas: 33 %, flores y frutos 16 % y epifitas 3 % (Fassbender y Grimm 1981)
Bosque Tropical de Tierras Bajas (Australia)	8,0	Discriminado por componentes Vegetativo: 85 %, Reproductivo: 15 % (Stocker <i>et al.</i> 1995)
Bosque Tropical "Tableland" (Australia)	11,0	Discriminado por componentes Vegetativo: 23 % Reproductivo: 75 % (Stocker <i>et al.</i> 1995)
Selva Nublada (Cordillera de La Costa/Venezuela)	10,7	Se encuentra dentro del rango de valores registrado en la literatura para ecosistemas forestales tropicales (este estudio, en Loma de Hierro)

1985 implicando un adelanto de la estación lluviosa (marzo 1986), así como, un pico extratemporal en septiembre de 1986. En el mismo periodo, se apreció la estacionalidad en la caída de hojas (Figura 2), con un incremento progresivo desde noviembre (inicio de la estación seca) hasta abril (final de la estación seca), cuando se inicia un descenso de forma más o menos continuo. Esta situación se explica como una respuesta fenológica, de las especies arbóreas, frente a características de la estación seca como menor nubosidad, reducción del aporte hídrico y de la humedad del aire, mayor irradiación y horas de sol, descartándose el papel causal del estrés hídrico (como puede inferirse el análisis del Balance Hídrico de Thornhwaite, Figura 1). La máxima caída de hojas al inicio de la estación lluviosa (abril) se explica por el efecto físico ejercido por las fuertes y torrenciales lluvias, precipitación que arrastraría el material vegetal muerto producido durante la estación seca. Esto último podría también explicar el pico de hojarasca caída en diciembre de 1985 asociado al pico de lluvias extratemporal (Figuras 1 y 2) respondiendo así a un fenómeno meteorológico más que fenológico.

La fracción de ramas finas en la hojarasca caída, presenta sus máximos en la estación lluviosa (Figura 2), sin embargo, se presentó un aporte particular durante la estación seca que coincidió con el pico extratemporal de lluvias (diciembre de 1985), lo cual expresa el efecto físico directo de los fuertes vientos y de las lluvias de alta intensidad sobre el ramaje seco. La fracción restante de residuos vegetales, constituida principalmente por flores y frutos, se relacionó con la fenología reproductiva de la comunidad vegetal, mostrando un aumento en la hojarasca durante la estación lluviosa, destacando un pico en el mes de julio coincidiendo con el aumento de la humedad y del fotoperiodo (Figura 2).

Las cantidades medidas de mantillo vegetal a lo largo del año (Tabla 1), presentaron diferencias muy significativas ($F = 7,0 > 3,6$), tendiendo a incrementar durante la estación seca (máximo en marzo) y a disminuir durante la estación lluviosa (mínimo en noviembre). La variabilidad temporal en la desapa-

rición del mantillo vegetal (Tabla 1, Figura 3), presenta diferencias significativas intermensuales ($F = 7,2 > 3,6$), disminuyendo durante la estación seca (mínimo en abril) y aumentando en la estación húmeda (máximo en mayo), fenómeno que refleja su elevada correlación con la precipitación ($r = 0,74$). La respiración edáfica presentó igualmente diferencias intermensuales (Tabla 1, Figura 3) muy marcadas ($F \gg 3,7$), reduciéndose durante la estación seca (mínimo en marzo y abril) e incrementando con la humedad (máximo en septiembre).

Hopkins (1966) en Olokemeji (Nigeria), Magde (1965) en Ibadan y Olokemeji (Nigeria), Odum y Pigeon (1970) en El Verde (Panamá), Tanner (1981) en selvas tropicales húmedas de montaña en Jamaica, observaron diferencias estacionales considerables, con una descomposición muy rápida durante la estación lluviosa, la cual disminuyó durante los meses secos. Según Tanner (1977), esto demuestra la importancia de la variación de la lluvia, a pesar de que se mantengan las condiciones permanentes de alta humedad relativa atmosférica y el alto contenido de agua en el suelo. El porcentaje de agua en el mantillo vegetal y en el suelo (Tabla 1), con una elevada correlación entre sí ($r = 0,82$), siguen el patrón general definido por las precipitaciones (aún cuando presentan cierto desfase con los picos de lluvia, lo cual se explicaría por la alta capacidad de retención del suelo arcilloso), correspondiendo con la elevada correlación entre la respiración edáfica y el porcentaje de agua contenido en el suelo y en el mantillo vegetal ($r = 0,66$ y $r = 0,7$ respectivamente). El análisis de la desaparición mensual del mantillo vegetal indicó, que si bien existe cierta correlación con el contenido de agua en el suelo ($r = 0,42$), es mayor su correlación con la precipitación ($r = 0,74$).

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas del Gobierno venezolano y al Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la Universidad Central de Venezuela, por el apoyo financiero otorgado a este estudio. A los revisores, cuyas acertadas observaciones permitieron mejorar la calidad del artículo.

LITERATURA CITADA

- ACOSTA-SOLIS, M. 1947. Commercial possibilities of the forests of Ecuador - mainly Esmeraldas province. *Tropical Woods* 89: 1-47.
- ADIS, J., K. FURCH, y U. IRMLER 1979. Litter production of a Central-Amazonian black water inundation forest. *Tropical Ecology* 20: 236-245.
- ALEXANDER, E. B. y J. PICHOTT 1979. Soil organic matter in relation to altitude in equatorial Colombia. *Turrialba* 29: 183-188.
- BERNHARD-REVERSAT, F. 1970. Etude de la litière et de sa contribution au cycle des éléments minéraux en forêt ombrophile de Cotê-d'Ivoire. *Oecologia Plantarum* 5: 247-266.
- BERNHARD-REVERSAT, F. 1972. Décomposition de la litière de feuilles en forêt ombrophile de Cotê-d'Ivoire. *Oecologia Plantarum* 7: 279-300.
- BROWN, S. y A. E. LUGO. 1982. The storage and production of organic matter in tropical forest and their role in the global cycle. *Biotropica* 14: 161-187.
- COLELLA, M. 1986. Análisis de los factores que determinan el límite sabana bosque en la región de Loma de Hierro (Edos Aragua y Miranda). Tesis de Grado Universidad Central de Venezuela. Caracas.
- CUATRECASAS, J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista Académica Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 10: 221-264.
- DENGO, G. 1951. Geología de la Región de Caracas. *Boletín Geológico del Ministerio de Minas e Hidrocarburos de Venezuela* 1 (1): 39-115.
- EDWARDS, P.J. 1977. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. II. The Production and disappearance of litter. *Journal of Ecology* 65: 971-992.
- EDWARDS, P.J. y P.J. GRUBB 1977. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. I. The distribution of organic matter in the vegetation and soil. *Journal of Ecology* 65: 943-969.
- EWEL, E.E. 1976. Litterfall and leaf decomposition in a tropical forest succession in Eastern Guatemala. *Journal of Ecology* 64: 293-308.
- FASSBENDER, H.W. y U. GRIMM. 1981. Ciclos bioquímicos en un ecosistema forestal de Los Andes Occidentales de Venezuela. II. Producción y descomposición de los residuos vegetales. *Turrialba* 31: 39-47.
- FRANKEN, M., U. ILMER y H. KLINGE. 1979. Litterfall in inundation, riverine and terra firme forests of Central Amazonia. *Tropical Ecology* 20: 225-235.
- FÖLSTER, H. y G. DE LAS SALAS. 1976. Litterfall and mineralization in three tropical evergreen forest stands, Colombia. *Acta Científica Venezolana* 27: 196-202.
- GENTRY, A.H. 1983. Lianas and the "paradox" of contrasting latitudinal gradients in wood and litter production. *Tropical Ecology* 1: 63-67.
- GRISI, B. M. 1978. Método químico de medição da respiração edáfica: alguns aspectos técnicos. *Ciência e Cultura* 30 (1): 81-88.
- GRUBB, P. J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 83-107.
- GRUBB, P. J. y WHITMORE, T. C. 1966. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. II. The climate and its effects on the distribution and physiognomy of the forests. *Journal of Ecology* 54: 303-333.
- HEDBERG, O. 1951. Vegetation belts on the East Africa mountains. *Svensk Bot. Tidskr.* 45: 140-202.
- HERRERA, R., C.F. JORDAN, H. KLINGE y E. MEDINA. 1978. Amazon ecosystems their structure and functioning with particular emphasis on nutrients. *Interiencia* 3: 223-231.
- HOPKINS, B. 1966. Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. IV. The litter and soil with special reference to their seasonal changes. *Journal of Ecology* 54: 687-703.
- HUBER, O. 1986. Las Selvas Nubladas de Rancho Grande: observaciones sobre su fisionomía, estructura y fenología. pp 131-170. En: O. Huber (ed.). *La Selva Nublada de Rancho Grande Parque Nacional "Henry Pittier"*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- JENNY, H., S.P. GESSEL y F.T. BINGHAM. 1949. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Science* 2: 419-432.
- JORDAN, C. F. 1971a. A world pattern in plants energetics. *American Scientist* 59: 425-433.
- JORDAN, C. F. 1971b. Productivity of a tropical forest and its relation to a world pattern of energy storage. *Journal of Ecology* 59: 127-142.
- KLINGE, H. y W.A. RODRIGUES. 1973. Biomass estimation in a Central Amazonian rain forest. *Acta Científica Venezolana* 24: 225-237.
- LAVIÉ, E. 1967. Evolución de los yacimientos de lateritas níquelíferas en Loma de Hierro, Edo. Aragua y Miranda. *Boletín Geológico del Ministerio de Energía y Minas de Venezuela* VIII (16): 209-214.
- LEGARDA, L., E. MORA y M. BLASCO. 1973. Relaciones entre algunas características de los suelos y los pisos altitudinales de Nariño, Colombia. *Turrialba* 23: 97-103.
- LIETH, H. 1962. Studies on the vegetation of the Gaspe Peninsula. II. The soil respiration of some plant communities. *Canadian Journal of Botany* 40: 127-140.
- LUNDEGARDH, H. 1927. CO₂ evolution of soil and crop growth. *Soil Science* 23: 417-454.
- MADGE, D.S. 1965. Leaf fall and litter disappearance in a tropical forest. *Pedobiologia*, 5: 273-288.
- MEDINA, E. 1969. Respiración edáfica de algunas comunidades vegetales. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 28: 211-230.

- MEDINA, E. 1986. Aspectos ecofisiológicos de plantas de bosques nublados tropicales: el bosque nublado de Rancho Grande. p. 288. En: O. Huber (ed.). La Selva Nublada de Rancho Grande Parque Nacional "Henry Pittier". Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- MEDINA, E. y M. ZELWER. 1972. Soil respiration in tropical plant communities. pp. 245-269. En: P.M. Golley y F.B. Golley (eds), Tropical ecology with an emphasis on organic production. University of Georgia, Athens.
- MONEDERO C. y V. GONZÁLEZ. 1994a. Análisis cuantitativo de la estructura arbórea en una Selva Nublada Tropical del Ramal Interior de la Cordillera Caribe. Loma de Hierro (Edo. Aragua). Venezuela. I. Características estructurales generales de la comunidad. Acta Biológica Venezolana 15 (1): 51-62.
- MONEDERO C. y V. GONZÁLEZ. 1994b. Características foliares de los árboles en una Selva Nublada Tropical del Ramal Interior de la Cordillera de la Costa. Loma de Hierro (Edo. Aragua). Venezuela. Ecotropicos 7 (1): 30-36.
- MONEDERO C. y V. GONZÁLEZ. 1995a. Análisis cuantitativo de la estructura arbórea en una Selva Nublada Tropical del Ramal Interior de la Cordillera Caribe. Loma de Hierro (Edo. Aragua). Venezuela. II. Estructura vertical de la comunidad arbórea. Acta Biológica Venezolana 15 (3-4): 29-39.
- MONEDERO C. y V. GONZÁLEZ. 1995b. Análisis cuantitativo de la estructura arbórea en una Selva Nublada Tropical del Ramal Interior de la Cordillera Caribe (Loma de Hierro, Venezuela). III. Estructura horizontal de la comunidad arbórea. Acta Biológica Venezolana 16 (1): 55-66.
- NOGUERA, C. 1981. BMDP Manual para usuarios. Escuela de Computación. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela.
- ODUM, H.T. y R.F. PIGEON. 1970. A Tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde. U.S. Atomic Energy Commission, Oak Ridge, Tennessee.
- OLSON, J.S. 1963. Energy storage and the balance producers and decomposers in ecological systems. Ecology 44: 322-331.
- PROCTOR, J. M. 1983. Tropical forest litterfall. I. Problems of data comparison. pp. 267-273. En: S. L. Sutton, T. C. Whitmore, y A. C. Chadwick (Eds.). Tropical rain forest: ecology and management, Blackwell, Oxford.
- RICHARDS, P.W. 1972. The tropical rain forest: an ecological study. 4th ed. Cambridge Univ., Cambridge.
- ROTH, I. y T. MÉRIDA. 1971. Morphological and anatomical studies of leaves of the plants of a Venezuelan cloud forest. I. Shape and size of the leaves. Acta Biológica Venezolana 7: 127-155.
- SÁNCHEZ, J. 1981. Mesoclimas en Venezuela. Ministerio de Agricultura y Cría. FONAIAP. Caracas.
- SCHULTZE, E. 1967. Soil respiration of tropical vegetation types. Ecology, 48: 652-653.
- SING, J. S. y GUPTA, S. R. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. The Botanical Review 43 (4): 447-528.
- STOCKER, G.C., W. A. THOMPSON, A.K. IRVINE, J.D. FITZSIMON y P.R. THOMAS. 1995. Annual patterns of litterfall in lowland and tableland rainforest in tropical Australia. Biotropica 27 (4): 412-420.
- TANNER, E.V.J. 1977. Four montane rain forest of Jamaica: A quantitative characterization of the floristics, the soils and the foliar mineral levels, and discussion of the interrelations. Journal of Ecology 65: 883-918.
- TANNER, E.V.J. 1980a. Studies on the biomass and productivity in a series of montane rain forest in Jamaica. Journal of Ecology 68: 573-588.
- TANNER, E.V.J. 1980b. Litterfall in montane rain forest of Jamaica and its relation to climate. Journal of Ecology 68: 833-848.
- TANNER, E.V.J. 1981. The decomposition of leaf litter in Jamaican montane rain forests. Journal of Ecology 69: 263-275.
- UNESCO/PNUMA/FAO. 1980. Ecosistemas de los bosques tropicales. Capítulo 5. Organización: 126-162 pp; Capítulo 10. Producción primaria bruta y neta, parámetros de crecimiento: 265-282. UNESCO-CIFCA, Madrid.
- VARESCHI, V. 1966. Sobre las formas biológicas de la vegetación tropical. Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales 26: 504-518.
- VARESCHI, V. 1986. Cinco breves ensayos ecológicos acerca de la selva virgen de Rancho Grande. pp. 171-187. En: O. Huber (ed.). La Selva Nublada de Rancho Grande Parque Nacional "Henry Pittier". Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- VARESCHI, V. 1992. Ecología de la vegetación tropical. Edición especial de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Caracas.
- WALTER, H. y E. MEDINA. 1971. Caracterización climática de Venezuela sobre la base de climadiagramas de estaciones particulares. Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales 29: 211-240.
- WANNER, H. 1970. Soil respiration, litterfall and productivity of tropical rain forest. Journal of Ecology 58: 543-547.
- VITOUSEK, P. M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. Ecology 65: 285-298.
- WIEDER, R. K. y G. E. LANG. 1982. A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bag. Ecology 63 (6): 1636-1642.
- ZAMBRANO, A. 1970. Estudio fitogeográfico regional de la cuenca del río Tuy. Boletín de Geología del Ministerio de Energía y Minas de Venezuela 11: 3-206.