

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL

ESTRUCTURA, BIOMASA E INVENTARIO DE NUTRIENTES DE LA
CAATINGA BAJA AMAZONICA Y SU COMPARACION CON
EL BOSQUE DE TIERRA FIRME
(DEPARTAMENTO DE VAUPES, COLOMBIA)

Tesis de Grado

Presentada por: María Magdalena Ballesteros Morales

Tutor: Doctor Guillermo Sarmiento

Requisito parcial para optar al
título de M. Sc en Ecología Tropical

Mérida, junio de 1995

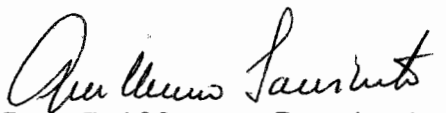
VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del Jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de Los Andes para conocer y emitir veredicto sobre la Tesis presentada por BALLESTEROS MORALES, MARIA MAGDALENA para optar al título de Magister Scientiae en Ecología Tropical y que se titula:

ESTRUCTURA, BIOMASA E INVENTARIO DE NUTRIENTES EN LA CAATINGA BAJA AMAZONICA Y SU COMPARACION CON EL BOSQUE DE TIERRA FIRME.

hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: Que hoy 27-06-95, a las 3:30 p.m., nos constituimos como Jurado en Salón de Reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo Presidente del Jurado el Dr. Guillermo Sarmiento. **SEGUNDO:** A continuación procedimos a discutir si se llevaba a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones y críticas de cada miembro del jurado acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 4:00 p.m. de este mismo día, el Jurado se reunió en el Salón de Postgrado en Ecología Tropical y se dió curso al acto público de sustentación de la Tesis presentado a requerimiento del Jurado. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el Jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente, el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación, el Jurado procedió a su deliberación final y concluyó que: **SE APRUEBA LA TESIS DE MAESTRIA PRESENTADA A NUESTRA CONSIDERACION, CON MENCION HONORIFICA.**


Dr. Guillermo Sarmiento
Tutor


Dra. Aura Azócar I.
Jurado

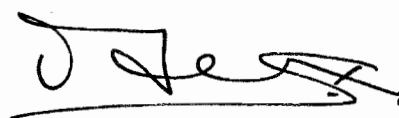

Dra. Michele Ataroff S.
Jurado

TABLA DE CONTENIDO

Pág.

AGRADECIMIENTOS

RESUMEN

1. INTRODUCCION	1
1.1. Objetivo general	3
1.2. Objetivos específicos	3
2. REVISION BIBLIOGRAFICA	5
2.1. Las caatingas dentro del cuadro de la vegetación de la Amazonia	5
2.2. Diferentes comunidades de la caatinga amazónica	13
2.3. Arenas blancas y espodosoles tropicales	20
2.4. Biomasa de bosques amazónicos	25
2.5. Nutrientes: inventarios y estrategias de conservación	28
2.6. Balance hídrico y entradas - salidas de nutrientes	33
3. DESCRIPCION DEL SITIO DE ESTUDIO	39
3.1. LOCALIZACION DEL AREA	39
3.2. GEOLOGIA	41
3.3. GEOMORFOLOGIA	41
3.4. CLIMA	45
3.5. SUELOS	46
3.6. VEGETACION	48
4. METODOLOGIA	49
4.1. AREA DE MUESTREO	49
4.2. ESTRUCTURA DE LA VEGETACION Y ASPECTOS MORFOECOLÓGICOS	49

	Pág.
4.3. CUANTIFICACION DE BIOMASA VEGETAL	50
4.3.1. Biomasa aérea	50
4.3.2. Biomasa subterránea	55
4.3.3. Mantillo	55
4.4. INVENTARIO DE NUTRIENTES	56
5. RESULTADOS Y DISCUSION	60
5.1. LA VEGETACION DE CAATINGA BAJA Y TIERRA FIRME	60
5.1.1. Estructura vertical y horizontal	60
5.1.2. Composición florística	65
5.1.3. Aspectos morfoecológicos	69
5.1.4. Suelos	74
5.2. BIOMASA	81
5.2.1. Biomasa Aérea	81
5.2.2. Biomasa Hipógea	95
5.2.3. Mantillo	99
5.3. NUTRIENTES	105
5.3.1. Nutrientes en la vegetación	105
5.3.1.1. Hojas	105
5.3.1.2. Troncos, ramas y ramillas	118
5.3.1.3. Raíces	119
5.3.1.4. Mantillo	123
5.3.2. Nutrientes en el suelo	124
5.3.3. Modelos para macronutrientes y aluminio	130
5.3.3.1. Calcio	131

	Pág.
5.3.3.2. Magnesio	134
5.3.3.3. Potasio	135
5.3.3.4. Nitrógeno	138
5.3.3.5 Fósforo	141
5.3.3.6 Aluminio	143
5.3.3.7. Micronutrientes	143
5.3.4. Mecanismos de conservación de nutrientes	147
CONCLUSIONES	153
BIBLIOGRAFIA	158
A N E X O S	169

LISTA DE TABLAS

	Pág.
TABLA 1. Denominaciones dadas al ecosistema sobre arenas blancas en la cuenca amazónica	11
TABLA 2. Aspectos morfoecológicos y químicos de algunas de las especies de la caatinga baja amazónica y de tierra firme	70
TABLA 3. Características geomorfológicas y tipos de suelos de los sitios de estudio	75
TABLA 4. Ecuaciones usadas para el cálculo de la biomasa aérea de los ecosistemas estudiados	82
TABLA 5. Fitomasa estimada del ecosistema de caatinga baja amazónica	84
TABLA 6. Fitomasa estimada para los ecosistemas de tierra firme ($t\ ha^{-1}$ y %)	86
TABLA 7. Contribución de biomasa por componente en cada uno de los estratos del ecosistema de caatinga baja amazónica. ($t\ ha^{-1}$ y %)	88
TABLA 8. Contribución de biomasa por componente en cada uno de los estratos de un ecosistema de tierra firme (Mitú). ($t\ ha^{-1}$ y %)	89
TABLA 9. Estimación de biomasa por clases diamétricas en el ecosistema de caatinga baja amazónica y tierra firme (Mitú). ($t\ ha^{-1}$ y %)	90
TABLA 10. Biomasa aérea por familias en el ecosistema de caatinga baja amazónica	92
TABLA 11. Biomasa aérea por familias del ecosistema de tierra firme (Mitu)	93
TABLA 12. Participación en biomasa de 20 sp. especies en la caatinga baja amazónica	96
TABLA 13. Variabilidad de las medias de biomasa hipógea en los ecosistemas estudiados	98
TABLA 14. Comparación de datos de biomasa para diferentes sitios del bosque de tierra firme y la caatinga amazónica	102

TABLA 15. Reservas orgánicas y minerales del ecosistema de caatinga baja amazónica (Kg ha ⁻¹)	106
TABLA 16. Reservas orgánicas y minerales del ecosistema de tierra firme (Kg ha ⁻¹)	107
TABLA 17. Concentración de nutrientes en hojas (% y P.P.M.) de diferentes ecosistemas de caatinga baja amazónica y tierra firme; cítricos, manzano y maíz	109
TABLA 18. Concentración de nutrientes en hojas (%) en los ecosistemas en estudio y en otros ecosistemas oligotróficos	116
TABLA 19. Contenido de bioelementos de la Bromeliaceae <u>Brocchinia hechtioides</u> , especie dominante del estrato herbáceo de la caatinga baja amazónica (Kg ha ⁻¹)	118
TABLA 20. Concentración de nutrientes en raíces finas (% y PPM) de diferentes sitios del ecosistema de caatinga baja amazónica y tierra firme.	121
TABLA 21. Contenido de elementos de los suelos arenosos en la Amazonía de Venezuela, Brasil y Colombia	127
TABLA 22. Contenido de elementos de los suelos de tierra firme en la Amazonía de Venezuela, Brasil y Colombia	127
TABLA 23. Entrada y salida de nutrientes, tiempo necesario para su acumulación y representación de la ganancia anual en el ecosistema de caatinga baja amazónica	133
TABLA 24. Entrada y salida de nutrientes, tiempo necesario para su acumulación y representación de la ganancia anual en el ecosistema de tierra firme	133

LISTA DE FOTOGRAFIAS

Pág.

- FOTOGRAFIA 1. Aspecto de la vegetación de la caatinga baja amazónica, con un estrato herbáceo importante, diámetros pequeños y dosel arbóreo abierto de 10 m de altura media. 63
- FOTOGRAFIA 2. Arbustos de fustes sinuosos son comunes en la caatinga baja amazónica; en áreas con suelos de horizonte organo-mineral delgado, el número de individuos de porte arbóreos es escaso. 63
- FOTOGRAFIA 3. Microrrelieve característico de la caatinga baja amazónica, con realces o montículos y depresiones o surcos por donde drena el agua. el estrato herbáceo está compuesto principalmente por la bromeliaceae Brocchinia hechtioides y el rasante por musgos y hepáticas. 68
- FOTOGRAFIA 4. La mayoría de las plantas crecen sobre los realces y éstos se hacen más altos alrededor de los árboles donde hay mayor cantidad de materia orgánica. 68
- FOTOGRAFIA 5. Perfil del suelo en la caatinga baja amazónica (Arenic alaquod) 78

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
FIGURA 1. Ubicación de los sitios de estudio	40
FIGURA 1A. Mapa geológico del departamento del Vaupés	42
FIGURA 1B. Mapa ecológico de la región amazónica	43
FIGURA 2. Perfiles de la vegetación de la caatinga baja amazónica	62
FIGURA 3. Área foliar, área foliar específica, contenido de N y P de las especies estudiadas en la caatinga baja y tierra firme.	72
FIGURA 4. Contribución de biomasa por componente en cada uno de los estratos	87
FIGURA 5. Estimación porcentual de biomasa por clases diamétricas	91
FIGURA 6. Datos de biomasa para diferentes sitios de la caatinga baja amazónica y tierra firme (t ha ⁻¹)	103
FIGURA 7. Contenido de Ca en los compartimientos de los ecosistemas (kg ha ⁻¹)	132
FIGURA 8. Contenido de Mg en los compartimientos de los ecosistemas (kg ha ⁻¹)	136
FIGURA 9. Contenido de K en los compartimientos de los ecosistemas (kg ha ⁻¹)	137
FIGURA 10. Contenido de N en los compartimientos de los ecosistemas (kg ha ⁻¹)	139
FIGURA 11. Contenido de P en los compartimientos de los ecosistemas (kg ha ⁻¹)	142
FIGURA 12. Contenido de Al en los compartimientos de los ecosistemas (kg ha ⁻¹)	144
FIGURA 13. Concentración de los macroelementos en los dos grandes compartimientos del ecosistema	145
FIGURA 14. Concentración de los microelementos en los dos grandes compartimientos del ecosistema	146

LISTA DE ANEXOS

TABLA 1.	Caracterización química de los suelos <u>Arenic</u> <u>Alaquods</u> , unidad cartográfica Complejo Karanall	170
TABLA 2.	Caracterización química de los suelos <u>Petroferric</u> <u>Acroperox</u> unidad cartográfica Complejo Mitú	170
TABLA 3.	Algunos aspectos físicos de los suelos en estudio (Pinzón, 1995)	171
TABLA 4.	Concentración promedio de bioelementos en el material vegetal del ecosistema de caatinga baja amazónica	172
TABLA 5.	Concentración promedio de bioelementos en el material vegetal del ecosistema de tierra firme	173
TABLA 6.	Concentración de bioelementos en las especies analizadas en el ecosistema de caatinga baja	174
TABLA 7.	Concentración de nutrientes en las hojas de <u>Brocchinia hecetioides</u>	176
TABLA 8.	Concentración de elementos en el suelo de la caatinga baja amazónica <u>Arenic</u> <u>alaquod</u>	176
TABLA 9.	Concentración de elementos en el suelo del bosque de tierra firme <u>Petroferric</u> <u>Acroperox</u>	177
TABLA 10.	Entrada y salida de elementos con el agua en los ecosistemas	178
TABLA 11.	Datos brutos para la construcción de las ecuaciones de regresión para el cálculo de biomasa de la caatinga baja amazónica	179

AGRADECIMIENTOS

- Al Instituto Geográfico Agustín Codazzi, por la financiación de este trabajo, el apoyo para su realización y la ayuda logística que recibí, a través de la Subdirección de Agrología. En particular, al Subdirector de Agrología, Dr. Dimas Malagón; al Coordinador del Proyecto INPA, Investigaciones para la Amazonia, Ingeniero Forestal, Delaskar Diazgranados; al Jefe del Laboratorio de Suelos, Agrólogo Daniel Ortega; al Coordinador del Area de Química, Agrólogo Carlos Pulido y al Coordinador José García.
- Muy especialmente a la Red Latinoamericana de Botánica quien, mediante una beca, financió mis estudios de Maestría y me concedió el apoyo de tesis.
- Al doctor Guillermo Sarmiento por su eficiente guía en el planteamiento y desarrollo de este trabajo.

- A Robert Leal, Ingeniero Forestal, por su apoyo en las salidas de campo y su colaboración con el aporte de la información necesaria de los inventarios florísticos.

- A Tropenbos, por su financiación para complementar los traslados al área de trabajo.

- En la Universidad de los Andes, de Mérida Venezuela, al Lic. Dimas Acevedo y a la Dra. Lina Sarmiento por sus enseñanzas en las determinaciones de laboratorio de biomasa microbiana y N en materiales ecológicos; a los técnicos Zulay Mendez y Jhonny Marquez por su eficiente colaboración en los análisis de laboratorio.

- Al doctor Mario Ricardi y la doctora Fresia de Ricardi de la Sección de Botánica, por la identificación de material vegetal y análisis morfológico de la hoja de una especie de interés.

RESUMEN

Con el inventario de la biomasa vegetal aérea, hipógea y del mantillo; el inventario de los nutrientes (Ca, Mg, K, Na, N, P, Al, Fe, Mn, Cu y Zn) en esos compartimientos y el suelo; la entrada de nutrientes por precipitación y la salida por drenaje; así como el análisis de los mecanismos de conservación y obtención de nutrientes, se hizo una aproximación al funcionamiento del ecosistema de caatinga baja amazónica y se comparó con un ecosistema de tierra firme.

Se concluyó que, en general, los ecosistemas amazónicos sobre suelos hiperdistróficos (suma de bases < 1meq/100gr) funcionan gracias al aporte de nutrientes por la precipitación (Ca 9.44-8.77; Mg 5.66-5.26; K 4.81-4.47; 16.66-15.40; P 0.53-0.50 Kg ha⁻¹ año⁻¹ respectivamente en la caatinga baja amazónica y bosque de tierra firme); a mecanismos para lograr un rápido reciclado de nutrientes, como la distribución de raíces cerca de la superficie del suelo y la presencia de endo y ectomicorrizas, mediante los cuales logra un ciclo cerrado de nutrientes; la presencia de epífilas, la fijación biológica de N por las leguminosas y el metabolismo del sílice. Otros mecanismos contribuyen a conservar los nutrientes que ya posee el ecosistema, como el escleromorfismo de las hojas y el ángulo de inserción de éstas en la caatinga baja amazónica y la retraslocación de nutrientes en los dos ecosistemas.

1. INTRODUCCION

Los ecosistemas amazónicos estructurados sobre suelos hiperdistróficos, poseen su mayor capital de nutrientes en la vegetación. Esto le da al ecosistema una alta fragilidad por cuanto la eliminación de la biomasa vegetal implica la pérdida de ese capital, por lo que es particularmente vulnerable a la intervención humana. Sin embargo, la disponibilidad de nutrientes no es uniformemente baja, dependiendo en primer lugar del suelo que es frecuentemente determinante en la diferenciación de los tipos de vegetación.

El funcionamiento de estos ecosistemas sobre suelos con tan baja cantidad de nutrientes recién comienza a ser conocido y ha sido muy debatido el origen de los suelos que hoy lo sustentan. En Colombia no existen estudios de este tipo para la Amazonia. Lo anterior nos llevó a justificar esta investigación que pretende contribuir al conocimiento del funcionamiento de un ecosistema severamente limitado por la

disponibilidad de nutrientes y poder establecer con este conocimiento, alternativas para manejarlo eficientemente.

El tener en cuenta los resultados de este estudio con fines de ordenamiento territorial en que hoy se ocupa el país, redundará indudablemente en beneficios tanto sociales como económicos, pues el detectar y diferenciar las áreas frágiles de las potencialmente productivas se traducirá en medidas sobre su manejo, que no sólo tendrán impacto sobre las poblaciones locales sino también sobre la estabilidad del ecosistema.

Dentro de los ecosistemas amazónicos la caatinga representa un tipo de vegetación restringido a áreas con arenas blancas. La altura y cobertura de los árboles se toma como criterio para diferenciar sus fases estructurales.

El bosque de tierra firme es un bosque ubicado en sitios altos, no inundados, que cubre el 85% de la Amazonia.

Este trabajo hace parte del Proyecto Investigaciones para la Amazonia -INPA- que adelanta el IGAC, iniciado en 1987 como respuesta a las recomendaciones dadas por el Proyecto Radargramétrico del Amazonas -PRORADAM- (1979), que estudió a nivel exploratorio los principales recursos de esta

región del país. Este último recomendó muy especialmente la realización de estudios interdisciplinarios a nivel más detallado en áreas polito con posibilidades de extrapolación a mayores extensiones. Entre 1987 y 1991 se estudió el occidente del departamento del Caquetá y entre 1992 y 1994 el Departamento del Vaupés; este último se consideró muy importante por cuanto presenta características diferentes al resto de la Amazonia en cuanto a suelo, al tipo de vegetación que soporta y a su escaso grado de intervención antrópica.

Los objetivos de esta investigación fueron:

1.1. Objetivo general

Describir algunas características estructurales de la vegetación, la biomasa, el inventario de nutrientes y el ciclo hidrológico como base para entender el funcionamiento del ecosistema de caatinga baja amazónica y hacer la comparación con el bosque de tierra firme.

1.2. Objetivos específicos

- Conocer la biomasa por estratos (herbáceo, arbustivo y arbóreo) y por compartimientos: aéreo (troncos, ramas,

ramillas, hojas), hipógeo (raíces finas, medianas, gruesas) y mantillo.

- Cuantificar los nutrientes en la biomasa de los compartimientos aéreo, hipógeo, mantillo y suelo; así como la entrada y salida de los mismos del ecosistema, para obtener una aproximación a la dinámica de nutrientes en los ecosistemas estudiados.
- Conocer la estructura de la vegetación y algunos aspectos morfoecológicos, como grado de escleromorfismo y área foliar.
- Con base en los resultados de investigaciones que se realizaron paralelamente a ésta, analizar la composición florística, las características del suelo y los factores ambientales (principalmente precipitación) de estos ecosistemas.
- Comparar los resultados obtenidos en la caatinga baja amazónica colombiana con un ecosistema de tierra firme y con los reportados para Venezuela y Brasil.

2. REVISION BIBLIOGRAFICA

2.1. Las caatingas dentro del cuadro de la vegetación de la Amazonia

De acuerdo a la descripción de Hueck (1978) en el Neotrópico se presenta una variada gama de condiciones climáticas como solo las hay en pocas partes de la tierra. El bosque pluvial tropical de la cuenca del Amazonas y en las márgenes occidentales de los Andes en Colombia es considerado como uno de los bosques más impresionantes y exuberantes de la tierra. El gran bosque pluvial del Amazonas y del Orinoco, designado por Humboldt y Bonpland como "Hilea", es el tipo de bosque pluvial por excelencia. Un bosque pluvial tropical solamente puede desarrollarse, donde las precipitaciones exceden los 1800 - 2000 mm sin que hayan períodos de sequía que interrumpen el desarrollo de la vegetación y donde además a través de todo el año se mantenga una temperatura relativamente uniforme de 25 - 28°C, o al menos 20 - 22°C sin grandes variaciones estacionales.

La distribución del bosque pluvial tropical en el mundo está restringida a la parte centro occidental de Africa, la región Indomalaya, Centro y Suramérica, pero es en este último continente donde se encuentra la mayor extensión.

La Cuenca Amazónica cubre 7.200.000 km², que equivalen al 41% de la extensión de Suramérica. El área amazónica colombiana está estimada en 399.183 km² que equivalen al 36% de la extensión del país y al 5.52% de la extensión de la cuenca amazónica (Datos del Tratado de Cooperación Amazónica, 1993).

Los estudios de la vegetación de la Amazonia, proponen varias subdivisiones de los tipos de vegetación básica dada la variación y diversidad de habitats dentro del ecosistema amazónico. De acuerdo a Prance (1978), sin considerar las variaciones dentro de cada uno, los tipos de vegetación básica se pueden resumir en:

Bosque de tierra firme: Este es un bosque en sitios altos, no inundados, que cubren aproximadamente el 85% de la Amazonia.

Bosques de áreas inundadas: Estos son periódica o permanentemente inundados.

Entre los bosques periódicamente inundados, debido al ciclo anual del caudal de los ríos están la **várzea estacional** que es un bosque inundado por aguas blancas y claras y el **igapó**, bosque inundado por aguas negras.

Entre los bosques periódicamente inundados por movimientos de marea, están los **manglares** inundados por agua salada y la **várzea** inundada por agua fresca de retorno.

También se incluyen en esta clasificación los inundados periódicamente por aguas de drenaje pluvial denominados **bosques de planos inundados**.

Los bosques permanentemente inundados son denominados **bosques cenagosos**.

Sabanas de tierra firme: Existen muchas sabanas de este tipo dispersas a través de la Amazonia. Es una vegetación herbácea con arbustos bajos esparcidos.

Sabanas de várzea: En áreas periódicamente inundadas, son escasas y muy localizadas en márgenes de ríos.

Campina: Es un tipo de vegetación restringido a áreas con arenas blancas (ver numeral 2.3.). La altura y cobertura

de los árboles se toma como criterio para diferenciar el **bosque campina o caatinga** con vegetación mayor de 10 m de altura y dosel cerrado, de la **campina**, un tipo de vegetación abierto y mucho más bajo que el bosque campina.

Vegetación de mesetas: Especialmente al norte del Escudo Guayanés. Se trata de mesetas arenosas que tienen un espectacular y único tipo de vegetación con abundantes endemismos.

Vegetación costera: Principalmente dunas arenosas de la costa Atlántica.

Vegetación de las playas de los ríos: Sobre playas arenosas y fangosas, los ríos pueden ser de aguas negras o blancas y la vegetación por lo general es de tipo herbáceo.

La distribución geográfica de los ecosistemas sobre arenas blancas se limita al suroeste de Venezuela, en la región del Río Negro (Estado Amazonas); Noroeste de Brasil, también en la región de Río Negro, en Sao Paulo de Olivenca (Estado Amazonas); en la margen Sur del Alto Amazonas y en el alto y medio Río Urubu afluente de la margen norte del Amazonas; en el norte de Guyana y Surinam (Rodríguez, 1961). También aparece en Cuba. En el continente

Africano, estos ecosistemas se limitan a localidades aisladas sobre la costa este y en algunas islas como Pemba y Madagascar. Areas semejantes se encuentran en las tierras bajas de Malasia, donde los suelos y comunidades vegetales han sido investigadas en detalle en Sarawak Brunei en la Isla de Borneo. Pequeñas áreas de este tipo también se presentan en Nueva Guinea y en el Noreste de Australia (Klinge y Medina, 1979).

En publicaciones internacionales, tan solo dos autores registran la existencia de caatingas en Colombia: Hueck, quien en 1966 reportó en su libro Bosques de Sudamérica (versión en alemán) para la región de Caquetá, Vaupés y Guainía la presencia de caatingas, aisladas en el bosque de tierra firme (Hueck, 1978) y relacionaba esta zona con la cuenca alta del Río Negro; también, Anderson (1981) cita la existencia de estos ecosistemas en Colombia, a manera de comunicación personal del Dr. Schultes. Estos dos últimos autores también son los únicos que la reportan en Perú.

Salamanca (1983) en un trabajo de bosques de la Amazonia y Orinoquía Colombiana basado en interpretación de imágenes Landsat escala 1:1.000.000 y revisión bibliográfica, ya se refiere a caatingas y campinas para nombrar estos tipos de vegetación en la Amazonia, que en definitiva fueron

identificados en visita de campo que realizamos con el Dr. Sarmiento en 1993, en el Departamento del Vaupés.

Estos ecosistemas sobre arenas blancas se han denominado de diferentes formas en la Amazonia, principalmente con base en su estructura vertical (Tabla 1).

Esta heterogeneidad en la nomenclatura se debe a que algunos autores prefieren no darle, a esos ecosistemas, el mismo nombre que identifica a un tipo de vegetación del Nordeste del Brasil, conocido también como caatinga, que es una formación deciduo-espínosa típica, en la cual el período de sequía es más largo que el de actividad vegetativa y difiere de las caatingas amazónicas no solo en cuanto a su ecología sino también en la flora, biología, estructura y fisonomía (Takeuchi, 1960; Rodríguez, 1961).

Para resolver la confusión en la terminología, Anderson (1981) presenta una descripción de los términos más usados en la bibliografía:

Campina: El término se usa en la Amazonia para referirse a sabanas y monte bajo sobre arena blanca; también es usado

Tabla 1. Denominaciones dadas al ecosistema sobre arenas blancas en la cuenca amazónica

DESCRIPCION DEL TIPO DE VEGETACION	AUTOR	Klinge y Medina (1979)	Rodriguez (1961)	Macedo y Prance (1978)	RADAMBRASIL (1976)	Salamanca (1983)	Revilla, citado por Anderson (1981)
Bosque cerrado esclerófilo		Venezuela Caatinga alta (20 - 30 m)	Brasil Campirana (15 m)	Brasil Bosque campina o campinarana (> 20)	Brasil Campinarana arbórea densa (20 m)	Colombia Caatinga	Perú Varillal alto
Matorral achaparrado esclerófilo y cerrado		bana Campina baja, bana (3 - 10 m)	Campirana (15 m)	Campina	Campinarana arbórea abierta (7 - 13 m)	Campina	Varillal bajo
Matorral esclerófilo y abierto		Campina baja, bana (1,5 - 3 m)	Campina (3 - 5 m)		Campinarana arbórea abierta (25 m)	Campinarana gramíneo - leñosa	

en otras regiones de Brasil para describir fases estructurales del cerrado y campo. En Amazonia el término campina significa "pequeño campo", apropiadamente describe fases reducidas de la vegetación en consideración, la cual típicamente ocupa áreas pequeñas y demasiado separadas en la región. La desventaja del término campina es que requiere otra palabra para describir las fases reducidas, en el rango de bajo a bosque moderadamente alto.

Campinarana: El significado de este término "falsa campina" provee poca información no descriptiva, y su aplicación es confusa. Los habitantes locales de la Amazonia Central, donde el término se originó, lo usan para referirse a una variedad de tipos de vegetación de tierra plana sobre suelos con un alto porcentaje de arena. Por ejemplo los bosques no esclerófilos sobre oxisoles arenosos, el cual tiene una alta diversidad y pocos endemismos son llamados campinarana; tales bosques no tienen relación con la vegetación bajo consideración. Ducke and Black (citado por Anderson, 1981) vagamente usan el término para referirse a vegetación "transicional" entre sabanas y bosques en Amazonia. Los botánicos del Proyecto Radambrasil (1976) usaron el término, con varios epítetos, para describir la vegetación esclerófila sobre arenas blancas, bosques planos no esclerófilos sobre oxisoles arenosos, y vegetación de

palmas sobre áreas inundadas en aluviones arenosos. La utilidad del término campinarana queda así reducida por su imprecisión y su aplicación variable.

Caatinga: El término se derivó de la lengua tupí: "caa" significa hoja, árbol o bosque; "tinga" significa blanco (Rodríguez, 1961), posiblemente se refiere a la alta penetración de la luz, aunque también puede referirse a que es un bosque sobre arenas blancas. La palabra Caatinga la han usado, tanto habitantes locales, como botánicos, para describir tal vegetación en la región de Río Negro. Por lo tanto, el término es etimológicamente apropiado y dentro de la Amazonia inequívoca su aplicación. Por lo tanto, Anderson (1981) propone que esta palabra sea usada con epítetos descriptivos y el término amazónica.

2.2. Diferentes comunidades de la caatinga amazónica

La composición florística de la vegetación de caatinga varía de una región a otra, pero existen elementos que la tipifican, sobre todo desde el punto de vista estructural. Anderson (1981) incluye como familias dominantes de la caatinga alta y la caatinga arbórea a las Leguminosae, Euphorbiaceae, Sapotaceae, Guttiferae, Rubiaceae y Myristicaceae. Las palmas pueden ser localmente abundantes

pero con baja diversidad. En fases estructurales reducidas aparecen Melastomataceae, Rubiaceae, Chrysobalanaceae, Myrtaceae, Malphigiaceae y Vochysiaceae. Los líquenes Cladonia sp. y Parmelia sp. son característicos de estas fases reducidas.

Anderson (1981) caracteriza los ecosistemas de caatinga como de alto endemismo. Este autor encontró en una caatinga de Amazonia Central (Brasil) que la mayoría (54.5%) de las especies vasculares terrestres eran exclusivas de este. Las epífitas, tales como orquídeas, generalmente se presentan en un amplio rango de habitats, por cuanto no son limitadas directamente por las condiciones del suelo.

Takeuchi (1960) describe la composición florística de una "mata de campina" ubicada en la cuenca alta del Río Negro, 29 km al noroeste de Manaus, con tres estratos de árboles, sotobosque, lianas y epífitas. En el estrato A (15 - 17 m de altura) aparece una sola especie, Aldina latifolia, Leguminosae; en el estrato B (6 - 12 m de altura) son abundantes Clusia insignis (Clusiaceae), Anona sp., y Eperua purpurea (Leguminosae). El estrato C (1- 6 m de altura) es arbustivo, constituido por Pagamea duckei, Cinchona sp. (Rubiaceae), Miconia sp. y Miconia tomentosa

(Melastomataceae), Croton sp. (Euphorbiaceae), Neea oppositifolia (Nyctaginaceae) y Amylocarpus inermis (Palmaceae).

En el sotobosque se encuentran: Psychotria melaneoides (Rubiaceae), Mabea occidentalis (Euphorbiaceae), Vernonia sp. (Compositae) y Calathea sp. (Maranthaceae). También las epífitas vasculares Aeschmea setigera (Bromeliaceae), Anthurium sp., Phylodendron sp., (Araceae), varios géneros de Orchidaceae, Acrosticum sp., Polypodium trichomanoides (Polypodiaceae) e Hymenophyllum ciliatum (Hymenophyllaceae). Es importante señalar que en este inventario se encontró un género de gramíneas, Panicum sp., y que no han sido registradas gramíneas en los demás ecosistemas de caatinga.

Rodríguez (1961) estudió dos comunidades de caatinga en la cuenca del Río Negro, en Brasil, en Taracua e Isla de Flores, concluyendo que la principal característica de estas es el número elevado de arbustos (densidad) y la baja diversidad del estrato arbóreo dominado por unas pocas especies que se diferencian en su frecuencia y abundancia. Las especies arbóreas dominantes en Isla de Flores (Caatinga alta) fueron: Eperua leucantha, Eperua purpurea, y Cunuria crassipes, y en Taracua (Caatinga baja) son

dominantes en el estrato arbóreo Aldina discolor, Lissocarpa benthami, Pradosia inophylla y Hevea rigidifolia. En los estratos subarborescente y estratos inferiores hay siempre una o más especies que sobresalen; en Taracua Sphaeradenia amazónica y Bactris cuspidata y en la Isla de Flores Anthurium preussi.

En las caatingas venezolanas, el cambio en estructura de la vegetación parece estar relacionado con un gradiente topográfico-hídrico (Klinge, 1978; Bongers, et al 1985; Medina y Cuevas, 1989; Franco y Dezzio, 1993; Moyersoen, 1993, entre otros). La secuencia topográfica se inicia con un bosque mixto ubicado en la cumbre de las colinas; luego un bosque de Eperua purpurea (Caesalpinaceae) ubicado en las vertientes; finalmente un bosque de Monopteryx uauco (Papilionaceae) en las zonas topográficas bajas. Los tres tipos anteriores son de tierra firme y, por lo tanto, no expuestas a anegamiento. La vegetación boscosa, generalmente en posiciones topográficas más bajas de los valles arenosos, comprende la caatinga alta y la caatinga baja (o bana, que puede ser bana alta, bana baja y bana abierta). La bana abierta ocupa las posiciones más altas, la bana baja se encuentra en pendientes suaves y la bana alta se encuentra en posiciones topográficas más bajas. Por lo tanto, la altura del nivel freático es muy constante

en la caatinga alta, se encuentra siempre cerca de la superficie del suelo, pues esta es un sumidero donde llega el agua proveniente de otras fases de la caatinga y de los bosques de tierra firme adyacentes; en el otro extremo del gradiente (en la caatinga baja o bana) el nivel freático oscila rápidamente en respuesta a la lluvia o sequía, de modo que el nivel freático puede bajar rápidamente después de un breve período seco, debido al fuerte drenaje que ocurre en estos suelos arenosos con baja capacidad de retención de agua.

Según Klinge (1978), en la caatinga alta, se reconocen dos comunidades boscosas: el bosque de Eperua leucantha (Caesalpinaceae) donde domina esta especie junto con Hevea sp. (Euphorbiaceae) y Manilkara sp. (Sapotaceae) y el bosque de Micrandra sprucei (Euphorbiaceae), Manilkara sp., y Eperua leucantha.

En la caatinga baja (o bana alta) se destacan Mauritia carana (Palmae), Aspidosperma album, Rodognaphalopsis sp. y Catostemma sp. (Bombacaceae), Clusia sp. (Clusiaceae), Mouriri uncithea (Melastomataceae), diferentes especies de Nyctaginaceae; Calycophyllum obovatum, Remijia involucrata y Retiniphyllum sp (Rubiaceae) (Medina y Cuevas, 1989).

Moyersoen (1993) indica, aún con más detalle, las especies características de los montículos y las depresiones del microrelieve característico de la bana alta.

Pocos investigadores le han dado importancia al estrato herbáceo y rastrero en esta vegetación de caatinga donde predominan el estrato arbustivo y arbóreo; sin embargo, Klinge (1978) también caracterizó como formas importantes en la caatinga, tanto alta como baja, a Selaginella sp., diferentes musgos, bromeliaceas, orquideas y hemiparásitas. Por su parte, Rodríguez (1961) hizo énfasis en que las bromeliaceae tienen una alta cobertura en el estrato herbáceo formando grupos puros mientras que Cladonia sp. aparece en forma de esponja cuando la humedad es alta. Hueck (1978) cita a Spruce (el primer investigador que describió en 1908 la caatinga amazónica de Río Negro) interpretando el exuberante desarrollo de musgos y helechos, que no tienen comparación con el bosque de tierra firme, como el efecto de un clima enteramente húmedo, en tanto que Hueck agrega que las caatingas amazónicas se han desarrollado precisamente en las partes con mayor precipitación de la Hilea.

La gran mayoría de autores se refieren a caatingas altas y bajas como fases sucesionales de un mismo ecosistema, pero

Klinge y Medina (1979) señalaron que la caatinga típica amazónica se presenta en la parte alta de la cuenca de Río Negro donde la precipitación no disminuye de 100 mm mensuales, y la campina se encuentra al sur, donde el clima se caracteriza por una corta estación seca. Así la caatinga de Río Negro se restringe a las cercanías de la región ecuatorial, mientras que las campinas son características del límite de la región ecuatorial.

Un trabajo que parece confirmar la hipótesis de que las caatingas alta, baja y abierta sean fases estructurales de un mismo tipo de vegetación, es el de Prance y Shubart (1978) quienes se apoyan en tres evidencias encontradas en los suelos de las campinas estudiadas en Brasil: la primera es el hallazgo de vasijas indígenas de la cultura guarita, la segunda es la presencia de carbón que data de 1150 +/- 30 años después de Cristo, y la tercera el bajo número de plantas endémicas. Esto indicaría que los indígenas disturbaron las arenas blancas en esa época cuando predominaba la cobertura del bosque campina. De esta forma los autores se explican la presencia de áreas abiertas de vegetación en la parte baja del Río Negro y no de bosque campina como sobre las arenas blancas en la parte alta del Río Negro. Klinge (1968), reportaba para la bana alta de Venezuela estudios que sugerían el origen natural de ésta,

puesto que allí no se habían encontrado muestras de carbón ni remanentes arqueológicos, lo que apoya lo reportado por Prance y Schubart (1978); las fases muy bajas y abiertas de las caatingas serían resultado de la intervención de la caatinga alta.

Algunos aspectos relacionados con el escleromorfismo de las hojas en especies de caatinga amazónica han sido estudiados por: Medina, et al (1990) quienes analizaron la relación de N, P y área foliar, entre otros aspectos; la significancia de la orientación de las hojas (Medina, et al, 1978); la morfología, estructura anatómica y el contenido de nutrientes (Sobrado y Medina, 1980), aspectos ecofisiológicos relacionados con la transpiración (Ferri, 1959) y adaptaciones fisiológicas al stress de agua (Medina, 1983).

2.3. Arenas blancas y esodosoles tropicales

Sobre el tipo de suelos de las caatingas y muy especialmente sobre su origen existe una gran controversia. Según Klinge, et al (1977) la gran extensión de esodosoles tropicales de tierras bajas en la región amazónica plantea la pregunta de la proveniencia de estos materiales arenosos dentro de la región. Según estos autores la arena no fue

formada in situ por alteración en el lugar. Sin embargo la escasa abrasión y poca redondez que muestran los granos de cuarzo, así como la presencia de grandes cristales de cuarzo en el suelo, no indican un largo transporte. Algunas explicaciones dadas por Gansser (citado por estos autores) acerca de la presencia de arenas blancas en varios sitios de la Amazonia sugieren como origen de las mismas a la formación Roraima del Escudo Guayanés, la que consiste principalmente de arena cuarcítica y rocas cuarcíticas y que una vez cubrió un área de $1.2 \times 10^5 \text{ km}^2$ (su volumen viene siendo un millón de km^3), hoy solamente 1/5 de esta formación permanece como remanente in situ; así que cerca de $5 \times 10^5 \text{ km}^3$ fueron transportados dentro de la cuenca del Orinoco y del Amazonas, durante la principal fase erosiva del Terciario. Posiblemente una gran cantidad de material restante, 2 a $3 \times 10^5 \text{ km}^3$, depositado en cuencas continentales, ahora es material parental de los espodosoles tropicales de tierras bajas en la región de la Guayana.

Las caatingas de Río Negro aparecen dispersas en la cuenca del medio y alto Río Negro sobre extensas peneplanicies labradas en el complejo granito-gneissico guayanense de edad precámbrica. Los suelos son podsoles tropicales (Rodríguez, 1961). Estos parecen haberse desarrollado

sobre sedimentos arenosos traídos por las aguas de los ríos durante sus crecidas. Otras veces parecen originarios de antiguos lechos de ríos o lagos. En esas caatingas se han encontrado suelos superpuestos formados en épocas diferentes, siendo el inferior de origen granítico.

Para Klinge y Medina (1979) las caatingas y campinas se desarrollan sobre suelos que muestran las características de un perfil de espodosol de la zona templada y están asociados con ríos de aguas negras. Para estos autores los mecanismos de la formación del espodosol no resultan claros.

Según Medina y Cuevas (1989), la caatinga alta y la baja aparecen sobre espodosoles (tropaguods) en las ondulaciones de las colinas; y citan a Schütgen y Bremer (1985), quienes suponen que la arena fue probablemente originada in situ por meteorización del granito local.

Moyersoén (1993) hace una interesante aclaración sobre el uso del término Podsol arenoso con el cual se caracterizan los suelos que mantienen una vegetación esclerófila de caatinga y que se localiza en las concavidades de las colinas; el término podsol es aquí usado para simplificar la terminología (podsol de zonas tropicales bajas según la

definición de Richards (1941) y Klinge, 1966, 1968). Sin embargo, estos suelos no corresponden exactamente a la definición de podsol debido a que no se desarrolla siempre un horizonte espódico. Estos suelos corresponden a una asociación de Tropaquods (Herrera, 1977, 1979; Dubroeuq y Sánchez, 1981) y de Aquic quartzipsamments (Zinck, com. pers.).

De acuerdo a lo anterior, las caatingas amazónicas no se presentan estrictamente en una sola posición topográfica; se han encontrado tanto en las concavidades de las colinas como en vastas zonas planas de la peneplanicie; esto fue confirmado en la Amazonia Colombiana, y el suelo, aunque se desarrolla siempre sobre arenas blancas, puede variar en cuanto a su clasificación taxonómica.

Prance y Shubart (1978) apoyan la teoría de Sombroek (1966) (citado por ellos) sobre el origen de las arenas blancas en la Amazonia, o sea que representan depósitos aluviales antiguos y tal vez de playas interiores marinas cuando el nivel del mar era más alto.

Anderson (1981) resume el punto de vista de los anteriores autores así: la naturaleza oligotrófica de estos suelos es debida a sus orígenes, los cuales pueden incluir:

- intemperismo in situ de materiales parentales empobrecidos, tales como arenisca, cuarcita o granitos;
- deposición aluvial de arenas cuarcíticas del Escudo Guayanés o de Brasil, o
- podzolización debida a la fluctuación de la lámina de agua la cual va eliminando la materia orgánica y los constituyentes de la arcilla (sesquióxidos) del perfil superior, dejando como remanente arenas degradadas.

Es posible que estas arenas tengan diferentes orígenes y los suelos diferentes clasificaciones taxonómicas; en Colombia también fue estudiado este tema en detalle por Pulido y Malagón (1994) resultando diferente la clasificación taxonómica de los suelos arenosos que aparecen en las concavidades de las colinas (Typic quartzipsamment) y las arenas de las partes planas en la peneplanicie (Arenic alaquod).

En lo que se refiere estrictamente a la clasificación taxonómica de los suelos, podemos resumir que en la cuenca amazónica, trátase de Brasil, Venezuela o Colombia, los suelos desarrollados sobre arenas blancas, sobre los cuales

se encuentra la vegetación de caatinga, han sido clasificadas como Entisoles (Aguents, Psamments) o Podsoles (Aquods, Humods); mientras que los suelos sobre los que se encuentra el bosque de tierra firme, que nos servirá en este trabajo de comparación, son Oxisoles o Ultisoles.

2.4. Biomasa de bosques amazónicos

La biomasa puede ser considerada como una medida de la producción de un ecosistema. La producción es, esencialmente un proceso fisiológico que implica la síntesis de materia orgánica mediante la fotosíntesis (UNESCO, PNUMA, FAO, 1980). Los estudios de biomasa realizados en los ecosistemas amazónicos se han referido principalmente a los bosques de tierra firme. La metodología para el estudio de estos varía desde la tala rasa de un área determinada, de uno o varios sitios, hasta la tala de la mínima cantidad de individuos representativa de las diferentes clases diamétricas, hasta cientos de estos, que son usados como patrones para la construcción de ecuaciones alométricas que pueden ser logarítmicas y generalmente de tipo lineal. Con estas ecuaciones y con el inventario de un área determinada se predice la biomasa en $t\ ha^{-1}$.

Aldred y Alemdag (1988) resumen la anterior metodología mientras que unos pocos investigadores como Overman, et al (1994) con su constante trabajo en este tema han intentado hacer de estos métodos una herramienta cada vez más exacta para la estimación de la biomasa de un bosque.

Rodin y Basilevic (1968), presentan un resumen de los estudios de biomasa en los grandes ecosistemas del mundo; la biomasa del bosque pluvial tropical reportada es mayor de 500 t ha^{-1} . Los estudios de biomasa realizados en la cuenca amazónica en el ecosistema de tierra firme, citan cantidades que oscilan entre 469 t ha^{-1} (Fittkau y Klinge, 1973), 500 t ha^{-1} (Klinge, 1973) para la Amazonia Central (calculado de los datos de estos autores que son dados en peso fresco, considerando aquí el peso seco como el 50% del fresco) y 226.3, 200.5 y 149.0 t ha^{-1} para la Amazonia Colombiana en el Departamento de Caquetá, el más intervenido del área (Ballesteros, 1993).

Saldarriaga et al (1988) estudiaron, en la parte alta del Río Negro entre Colombia y Venezuela, la biomasa en bosques de tierra firme en diferentes etapas sucesionales (entre 9 y más de 80 años después del disturbio), encontrando valores de biomasa aérea entre 44 y 326 t ha^{-1} . La biomasa hipógea varió entre 7 y 65 t ha^{-1} . La biomasa aérea es dada

por componente (troncos, ramas, ramillas y hojas). Con base en estos resultados se calculó en 190 años el tiempo que gasta un bosque en recuperarse después de haber sido tumbado, cultivado y abandonado.

En la caatinga alta de San Carlos de Río Negro (Venezuela), la biomasa aérea estimada varió entre 199 y 822 t ha⁻¹ (Klinge y Herrera, 1983); en la bana alta la biomasa total (aérea e hipógea) varió entre 300 y 320 t ha⁻¹; en la bana baja entre 90 y 140 y en la bana abierta entre 40 y 60 t ha⁻¹ (Bongers, et al, 1985).

La biomasa de raíces es muy alta en estos ecosistemas de caatinga amazónica, tanto que se ha encontrado una relación de 1: 2 de biomasa aérea a biomasa hipógea; en la bana alta el promedio de biomasa radicular es de 127.5 t ha⁻¹, en la baja 69 t ha⁻¹ y en la abierta 42 t ha⁻¹ (Bongers, et al, 1985).

En la caatinga alta el promedio de biomasa hipógea es de 132 t ha⁻¹ y varió entre 40 y 333 t ha⁻¹ (Klinge y Herrera, 1978), los autores concluyen que ésta es extraordinariamente alta y que la cantidad se relaciona inversamente con la biomasa aérea.

La biomasa aérea del bosque de tierra firme (Ballesteros, 1993) representa el 67.6 al 77.5% de la biomasa total, y dentro de ésta, los troncos presentan el mayor porcentaje con valores entre 45 y 49.2%; la biomasa de ramas está entre 7.5 y 15.4% y la equivalente a las hojas, entre el 4.4 y 6.9% de la biomasa total. La biomasa hipógea representa entre el 18.4 y 24.7% y el mantillo entre el 3.4 y 5.1% de la biomasa total; estos resultados concuerdan con los de Klinge (1973) para la Amazonia Central.

2.5. Nutrientes: inventarios y estrategias de conservación

Los estudios de biomasa son indispensables cuando se requiere un inventario de bioelementos. En el inventario del ecosistema es necesario cuantificar los bioelementos o reservas inorgánicas contenidas en la vegetación y en el suelo, con el objeto de identificar su fragilidad (status nutricional); controlar sus entradas y salidas si el objetivo es el manejo y comparar sus reservas con las de otros ecosistemas (De Las Salas, 1987).

Un modelo general sobre el ciclo de nutrientes es presentado por UNESCO, PNUMA, FAO (1980) así como cifras promedio de macronutrientes para el bosque tropical a manera de reservas, ganancias, pérdidas y flujos dentro del

ecosistema; trabajos de este mismo tipo son los de Jordan y Herrera (1981) y el de Vitousek y Sanford (1986), pero este último atiende más específicamente al tipo de suelos.

Entre muchos escritos de conceptos básicos sobre nutrientes vale la pena citar el de Jordan y Klinge (1972) y muy especialmente el libro de Harrison, et al (1990) por contener métodos de trabajo, aplicaciones e interpretaciones.

La más alta concentración de nutrientes en la vegetación está en las hojas, seguido por raíces, mantillo, corteza y madera (Stark, 1969); pero hay variación en la proporción de cada uno de los bioelementos en esos órganos. Ca, K, P y B se encontraron siempre en mayor proporción en la vegetación y N, Al, y Fe en el suelo en el ecosistema de tierra firme amazónico Colombiano en el Departamento del Caquetá (Ballesteros, 1993).

La vegetación de tierra firme del ecosistema amazónico siempre considerada como exuberante a pesar de la pobreza de sus suelos que no aportan nutrientes al ecosistema, ha sido objeto de unos cuantos estudios relacionados con las estrategias para la conservación de nutrientes. La explicación más conocida por la cual debe el bosque su

existencia se refiere al ciclo cerrado de nutrientes que pasan del mantillo directamente a las raíces finas, vía micorrizas; sobre este tema existen varios trabajos: Stark (1969), Stark y Jordan (1978), Stark y Spratt (1977) y Moyersoen (1993), quien encontró que además de endomicorrizas la vegetación, tanto de tierra firme como de caatinga, posee ectomicorrizas que hacen más eficiente el ciclo de nutrientes.

Pero existen otros mecanismos para la conservación de nutrientes, Chapin (1980); citamos aquí los resumidos por Herrera, et al (1978) por tratarse específicamente de la Amazonia:

- Formación de una densa capa de raíces que se encuentra sobre el suelo y que tiene una capacidad de retención de nutrientes relativamente elevada.
- Ciclaje directo de nutrientes de la hojarasca a las raíces a través de la simbiosis micorrizica de raíces-hongos.

- Conservación de nutrientes en las plantas por:
 1. reducción de la herbivoría mediante la acumulación de productos del metabolismo secundario en hojas y raíces
 2. recuperación de nutrientes antes de la abscisión foliar.

- Adaptación fisiológica de los árboles a suelos ácidos (deficientes en Ca y ricos en Al) y a veces inundables (resistencia a condiciones de anaerobiosis).

- La disposición de la hojarasca en el suelo, que reduce el tiempo de residencia del agua sobre ella, disminuyendo así la pérdida de nutrientes por lavado.

- La estratificación del bosque que funciona como un filtro que extrae nutrientes del agua que penetra al bosque. En este sentido, los organismos epifíticos (bacterias, algas, líquenes, briófitos) pueden jugar un papel muy importante, algunos de ellos pueden incluso fijar nitrógeno del aire.

En el trabajo de Herrera et al (1978) también se resume a varios autores que han investigado sobre la concentración

de nutrientes en el bosque tropical y su comparación con las de la zona templada.

Medina y Cuevas (1989) analizaron las reservas de nutrientes en la vegetación, los contenidos en el suelo, las entradas y flujos, tanto en tierra firme como en la caatinga amazónica venezolana; Golley, et al (1980)a. presentan información sobre el bosque de tierra firme en Venezuela; Golley, (1980)b. en tierra firme, Manaus, donde se reportan las concentraciones químicas de 17 elementos en 118 especies las que serán analizadas en detalle en la discusión de este trabajo por ser básicas para la comparación de nuestros resultados. Complementan los anteriores los trabajos de Cuevas y Medina (1986, 1988).

Por ser muy escasos los trabajos acerca de la disponibilidad en los suelos y absorción por las plantas de microelementos, fueron aquí consultados artículos generales de Loneragan (1975), Nambiar (1975), y Woolhouse (1983).

Jordan (1987) presenta evidencias de que los nutrientes son el factor más importante en la limitación de la producción en el trópico húmedo y discute las implicaciones de la escasez de nutrientes tanto en el ecosistema disturbado como no disturbado.

También existe alguna bibliografía referente al impacto del uso del bosque, como Jordan (1987), De Angelis (1980), Kauffman, et al (1988), Uhl et al (1982), Uhl y Jordan (1984) y Jordan (1980) entre otros, quienes hacen énfasis en la importancia de la conservación del bosque amazónico.

2.6. Balance hídrico y entradas - salidas de nutrientes

Diferentes aspectos del balance hídrico han sido estudiados en el bosque de tierra firme de la cuenca amazónica.

Franken et al (1982) midieron la intercepción de la vegetación del bosque en una cuenca modelo en la reserva forestal de INPA, concluyendo que el 22% del agua es interceptada, el 77% llega al suelo atravesando las hojas y el flujo de los tallos es igual al 0.3% del total. Como aspectos importantes en el análisis de la intercepción por la cobertura vegetal está la superficie foliar, la morfología de las hojas, el tipo de ramificación y la duración e intensidad de la lluvia.

Leopoldo, et al (1982) estimaron la evapotranspiración del bosque amazónico de tierra firme por el método del balance hídrico en la cuenca modelo del río Taruma - Acu, de un

área aproximada de 23.5 km². La transpiración fue calculada por la fórmula:

$$T = P - (I + Q + D)$$

donde:

T = Transpiración; P = precipitación total en mm;
Q = escurrimiento superficial en mm; I = pérdida por
intercepción; D = drenaje.

Los valores de P, I, Q fueron estrictamente medidos.

En este trabajo, la intercepción representa el 25.6%, el escurrimiento superficial el 25.9%, la transpiración el 48.5% y la evapotranspiración el 74.1%.

Los anteriores valores coinciden con los de Villa Nova et al (citado por Salati, 1987) obtenidos por el método de Penman que reportan 73% de evapotranspiración potencial.

Los cálculos hechos para evapotranspiración real son en promedio menores, del 40.35%, pues oscilan entre 43 y 80.7% de acuerdo al método mediante el cual fue calculado (Salati, 1987).

Existe gran diferencia entre los valores medidos para intercepción de la precipitación, escurrimiento a lo largo de troncos y por lo tanto en el balance hídrico calculado con estas cifras. Intercepción del 25.6% de Leopoldo, et al (1982) y la encontrada por Jordan y Heuveltop (1981) del 5%; el escurrimiento a lo largo del tronco de los árboles registrado por Franken et al (1982) que corresponde al 0.3% y el registrado por Jordan y Heuveltop (1981) del 8%. Aunque es entendible que la cobertura vegetal y el tipo de ramificación de ésta, entre otros, varía de un bosque a otro, la diferencia encontrada es muy grande, por lo tanto en este trabajo tomaremos como modelo el de Salati (1987), que retoma cifras de Leopoldo, et al (1982) quienes reportan datos calculados con base en mediciones de precipitación, intercepción y drenaje para una microcuenca amazónica.

Salati, et al (1978) y Salati (1987) analizan la distribución de la precipitación en la cuenca amazónica; aunque las precipitaciones oscilan entre 2000 y 2600 mm existen regímenes con períodos secos. El área de máxima precipitación se encuentra en el hemisferio Norte al oeste de la Amazonia entre el Territorio Brasileiro y la Amazonia de Perú y Colombia. Precisamente la isoyeta de

precipitación máxima en Colombia pasa por el sitio de estudio que aquí nos ocupa de caatinga baja amazónica.

Estos autores presentan evidencias por tres métodos diferentes de que el vapor de agua de la región amazónica sufre reciclaje. En conclusión el agua de precipitación de esta región proviene en un 50% de la evapotranspiración del bosque y el resto es traído a la región por los vientos que soplan del Océano Atlántico.

Las dos anteriores investigaciones cobran mayor importancia cuando autores como Jordan (1982) que ha trabajado en dinámica de nutrientes del bosque amazónico, concluye que aparentemente, el bosque se mantiene de nutrientes derivados de la atmósfera. Este tema será también discutido en detalle con base en los resultados de este trabajo.

En cuanto a la entrada y salida de nutrientes por precipitación y drenaje en la cuenca amazónica, Jordan (1982) encontró que el lixiviado de nutrientes es menor o igual a la entrada por precipitación. En esta área el promedio de meteorización del material parental no juega un papel importante como sí sucede en otros ecosistemas donde las pérdidas deben ser compensadas con ese aporte. Jordan

considera que sus resultados de entrada de nutrientes en las precipitaciones son demasiado altos, por cuanto incluyen la deposición seca, comparativamente con los de Galloway et al (1981), que no incluyen ésta, porque la muestra es almacenada por un equipo muy sofisticado en el momento mismo de la precipitación. Aquí consideraremos que en definitiva el total de bioelementos que ingresan al ecosistema es lo que deseamos conocer y por lo tanto usaremos datos que incluyan deposición seca, y si se necesita utilizar la composición química del agua de precipitación pura, tendremos como referencia precisamente los resultados de Galloway et al (1981).

Los datos de Jordan (1982) coinciden con los de Duivenvoorden y Lips (1993), UNESCO, PNUMA, FAO (1980) y Ungemach (1970) en términos generales, aunque debemos tener en cuenta que la entrada de nutrientes por precipitación es dada en $\text{Kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ y los cifras ya están afectadas por la precipitación anual que, como ya discutimos anteriormente, es variable aún en la misma Amazonia; Jordan (1982), reporta una entrada de $11.61 \text{ kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ de Ca, $11.55 \text{ kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ de K, $3.03 \text{ kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ de Mg y la entrada promedio para bosques tropicales por nosotros calculado de acuerdo a los registros de varios sitios de UNESCO, PNUMA, FAO (1980) es de $0.5 \text{ Kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ de P, $6 \text{ Kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ de K,

15 kg ha⁻¹ año⁻¹ de N, 16 kg ha⁻¹ año⁻¹ de Ca y 7 Kg ha⁻¹ año⁻¹ de Mg.

Según Furch (1984) y Furch, et al (1982) las aguas dulces de la Amazonia, tanto de precipitación como drenaje y dentro de las últimas aguas negras y aguas blancas, son las más pobres del mundo.

Ecosistemas igualmente oligotróficos donde se ha investigado la temática que aquí nos ocupa y servirán de comparación con el ecosistema de caatinga amazónica son la sabana estacional (Sarmiento, et al, 1985), el bosque denominado Walaba o Wallaba y el bosque de sabana sobre arenas blancas descritos por Cooper (1979) y estudiados en detalle por Poels (1987); el ecosistema de tepuy del macizo de Chimantá, en la Guayana venezolana con características similares a la caatinga amazónica (Huber, 1992) y la vegetación de las mesetas de areniscas próximas a Araracuara. (Cleef y Duivenvoorden, 1994; Duivenvoorden y Cleef, 1994).

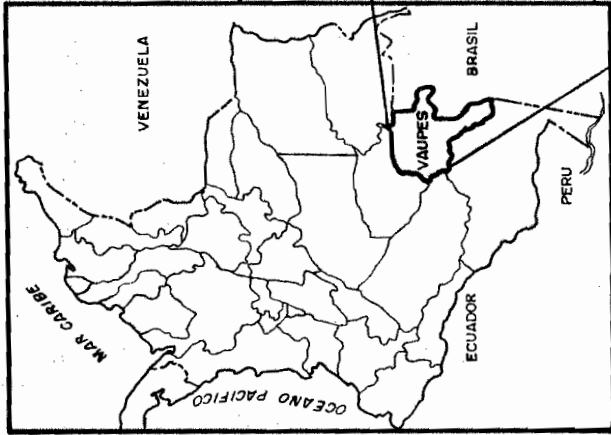
3. DESCRIPCION DEL SITIO DE ESTUDIO

3.1. LOCALIZACION DEL AREA

El sitio de estudio se encuentra al sureste del Departamento del Vaupés, hace parte de la hoya hidrográfica de la Amazonia y específicamente de la cuenca alta del Río Negro, del cual es afluente el Vaupés. Geográficamente se ubica dentro de los $0^{\circ}37'10''$ y $1^{\circ}43'10''$ latitud norte, $71^{\circ}06'30''$ y $69^{\circ}17'10''$ longitud oeste del meridiano de Greenwich (Figura 1).

El ecosistema de caatinga baja amazónica fue muestreado en la localidad de Timbó de Betania, municipio de Mitú, aproximadamente 50 km al sur de Mitú, sobre suelos Arenic Alaquod "Complejo Karanal"; el ecosistema de tierra firme a que más se hace aquí referencia está ubicado 4 km al sur de Mitú, en la localidad de Mituseño sobre suelos Petroferric Acroperox "Complejo Mitú".

LOCALIZACION DEL DEPARTAMENTO
EN EL MAPA DE COLOMBIA



DEPARTAMENTO DEL VAUPES

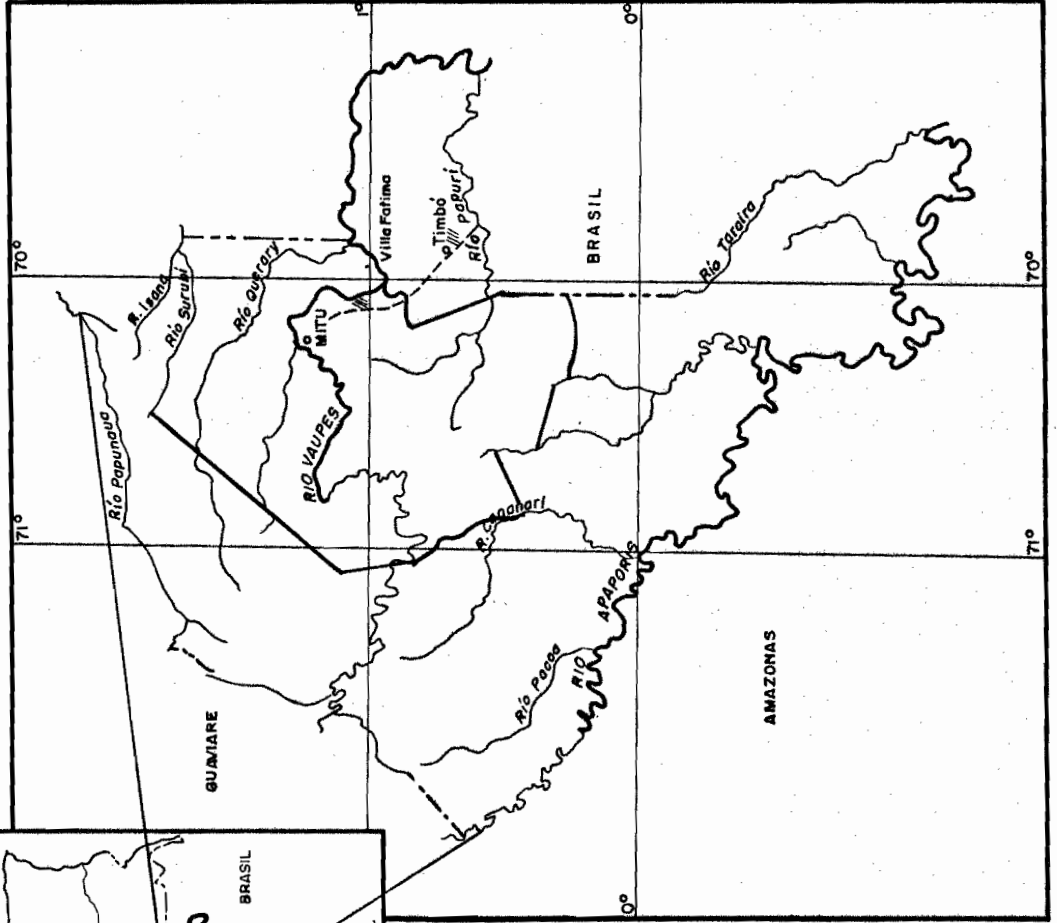


FIGURA 1

UBICACION DE LOS SITIOS
DE ESTUDIO

ESCALA APROX. 3'050.000

3.2. GEOLOGIA

En el área aflora el Complejo Migmatítico de Mitú (compuesto principalmente de neises y migmatitas) de edad Precámbrica y parte del Escudo de Guayanas; sobre éste se encuentra el bosque de tierra firme estudiado del "Complejo Mitú".

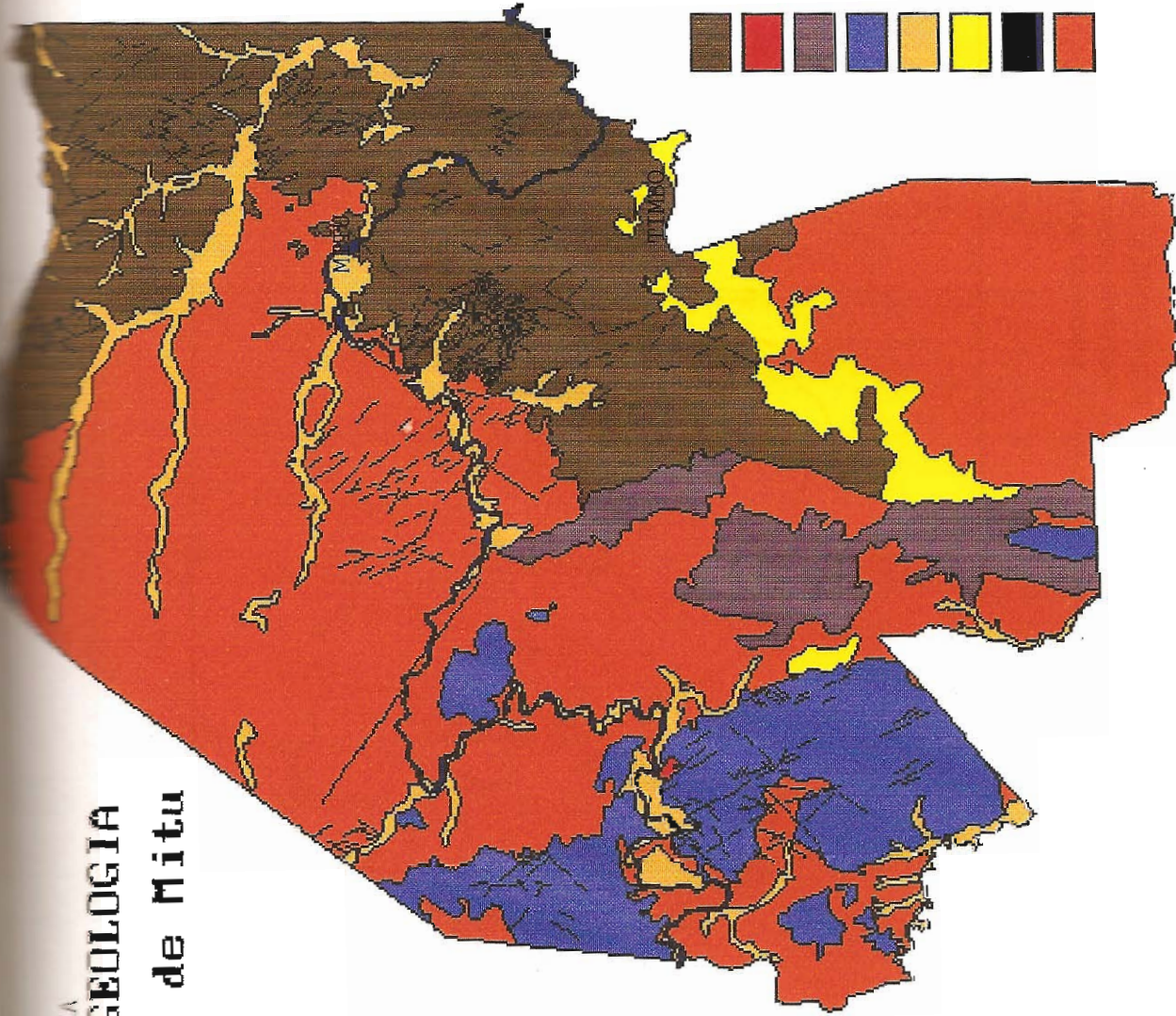
La caatinga baja amazónica pertenece a la unidad geológica del Cuaternario aluvial antiguo, con depósitos no consolidados de origen fluvial, limo, arcilla, grava y arena cuarzosa; esta unidad también hace parte del Escudo Guayanés. (IGAC, 1992).

3.3. GEOMORFOLOGIA









El ecosistema en estudio se ubica en un paisaje de peneplanicie, probablemente resultante de una denudación policíclica de territorios que en épocas pasadas comprendían una altillanura o un lomerío. Corresponde a una superficie amplia, caracterizada por un bajo relieve local y una baja altitud (50 - 100 m). El relieve varía de plano a quebrado. Las áreas de relieve plano se consideran llanuras, las de relieve ligeramente ondulado a quebrado, lomas. Es común encontrar en este paisaje cerros

FIGURA 1A
MAPA DE GEOLOGIA
Municipio de Mitu

ESCALA 1:1.000.000



LEYENDA

- | | |
|---|---|
|  | PEcm Complejo Migmatítico de Mitu |
|  | PEgt Formación Granofiro de Tijereto |
|  | Pep Formación Piraparana |
|  | Pza Formación Araracuara |
|  | Qa1 Cuaternario aluvial reciente |
|  | Qat Cuaternario aluvial antiguo |
|  | RIO Depósitos del cuat. tipo terraza |
|  | Isa Terciario superior amazonico |

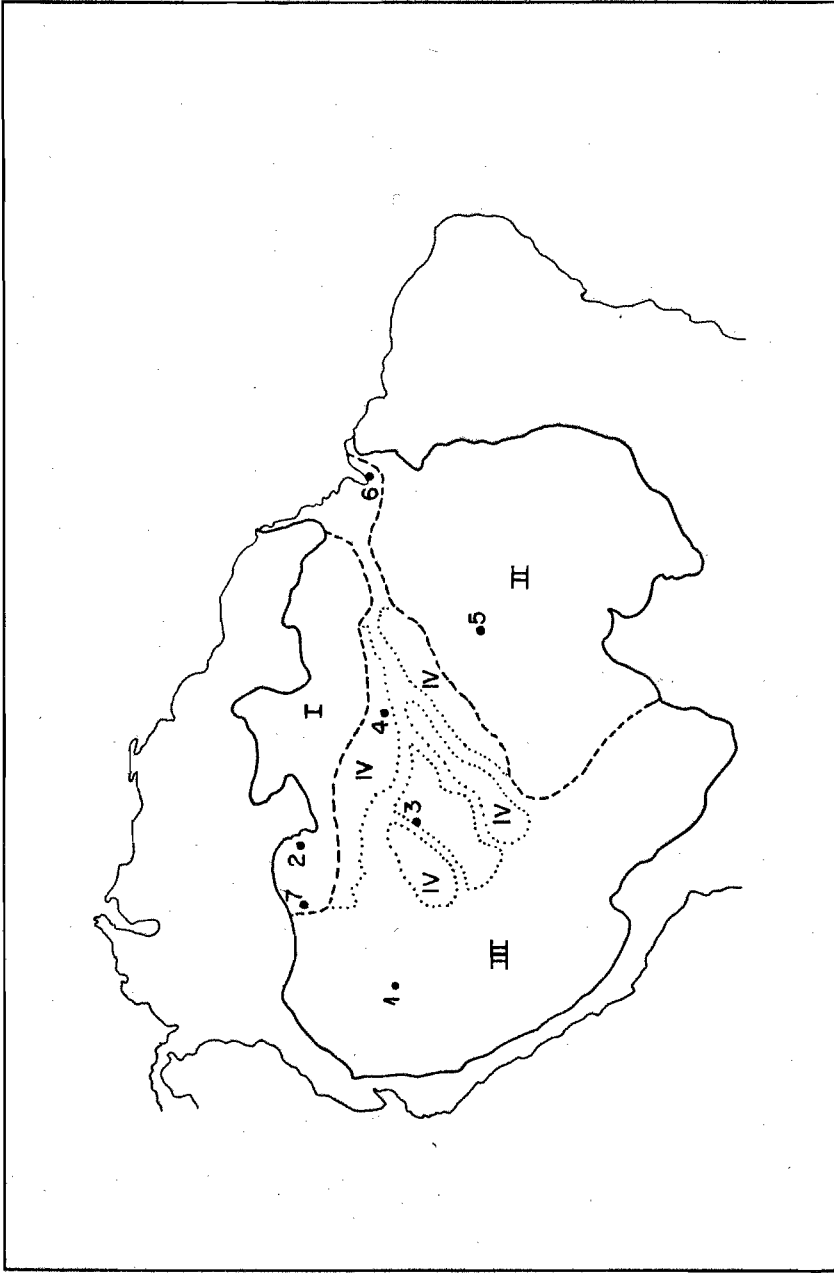


FIGURA 1B Subregiones ecológicas de la Amazonia: I Amazonia Norte ; II Amazonia sur ; III Amazonia Oeste ; IV Amazonia Central.
 1. Iquitos ; 2. San Carlos de Río Negro ; 3. Carauari ; 4. Manaus ;
 5. Misao São Francisco ; 6. Belém ; 7. Mitú. (Mapa tomado de Herrera *et al*, 1978).

aislados en forma de inselbergs o montes islas cuya altura no pasa de 100 m (IGAC, 1992).

De acuerdo con el análisis de los aspectos geológicos y geomorfológicos de la zona (Pulido y Malagón, 1994), los materiales arenosos a partir de los cuales se desarrollaron los suelos estudiados se originaron relación con los siguientes hechos:

- La formación, en el Terciario Superior, de una superficie disectada, a partir de una llanura, integrada por sedimentos finos, continentales y retrabajados, originados posiblemente por transformación de feldespatos y minerales ferromagnesianos de rocas del Escudo.
- Los procesos de denudación intensa y aplanamiento, generando una peneplanicie, parcialmente recubierta por aluviones arenosos Cuaternarios y recientes.
- Evidencias, en la zona de Timbó, de una paleollanura aluvial, asociada con cambios en los cursos de los ríos, posiblemente relacionados con la neotectónica o con la reactivación en el Terciario Superior de zonas debilitadas antiguas (la densidad del fracturamiento es

mayor en el Precámbrico que en el Paleozoico y mucho menor en el Terciario Superior).

3.4. CLIMA

El clima según la clasificación de Köepen pertenece al húmedo tropical y de acuerdo con Hurtado (1987) el clima de las zonas estudiadas es A, superhúmedo según el Índice Hídrico de Thornthwaite, con un exceso hídrico a través de todo el año ($I > 100$), con distribución monomodal, y un exceso total de 1926 mm.

La precipitación total promedio (Aeropuerto de Mitú) es de 3254 mm, con Enero como el mes más seco (154 mm) y los meses de Abril y Agosto con precipitaciones superiores a los 300 mm al mes. El número medio de días de lluvia al año es de 204.

La evapotranspiración anual promedio, calculada según la fórmula de Penmann, es de 1328 mm, con valores menores (97-92-99 mm) en los meses de Mayo a Julio respectivamente, y mayores (121-138 mm) en Diciembre y Enero.

La temperatura media anual es de 25.7°C, con variaciones entre las medias mensuales inferior a 2°C, constituyendo

por lo tanto un régimen isotermal. La oscilación térmica diaria es importante; la máxima absoluta registrada es de 36.5°C y la mínima absoluta de 16°C. La temperatura desciende considerablemente en las primeras horas de la mañana (de 2 a 4 a.m.); en estas condiciones hay condensación de vapor de agua, que produce una niebla densa.

La humedad relativa está entre 80 y 90%. De acuerdo a Pulido y Malagón (1994) en los suelos drenados del Terciario disectado se definen regímenes údicos - perúdicos, mientras que en los suelos arenosos se establecen regímenes ácuicos o integrados hacia él. El régimen de temperatura del suelo es isohipertérmico.

3.5. SUELOS

Los suelos de la caatinga son espodosoles, del grupo de los Alaquods, con horizontes orgánicos-minerales que presentan altos contenidos de carbono en los primeros 15 cm, disminuyendo, rápidamente, a partir de esta profundidad.

Son fuertemente ácidos, especialmente los horizontes ricos en materia orgánica (pH 3.5 - 3.6) disminuyendo la acidez en profundidad (pH cercanos a 4.5 - 5). La acidez

prevalente corresponde a contenidos altos de Al en el complejo de cambio, entre un 40 y 60% dependiendo de los horizontes.

La evaluación de la capacidad de intercambio de cationes en sus componentes de CICA, CICE y carga variable a pH 7 indica valores dependientes del contenido orgánico, en los alaquods los horizontes espódicos por su mayor contenido en compuestos húmicos y materiales amorfos minerales, incrementan considerablemente el contenido de la carga variable.

La CIC TEA, pH 8.2 es alta en los Alaquods y en especial donde abundan los materiales orgánicos, en algunos horizontes A y en los horizontes espódicos.

El contenido de nutrientes, salvo en las capas ricas en materia orgánica es muy bajo.

En las capas orgánicas (mantillo), elementos como calcio, magnesio, potasio y fósforo, adquieren valores mucho más altos que en los horizontes A. El horizonte espódico no muestra ningún incremento en nutrientes, como era de esperarse.

El acentuado grado de alteración, la acidez, el lavado y la naturaleza de los materiales parentales son las causas del bajo contenido de nutrientes que solo se incrementa por los aportes orgánicos de la vegetación existente, (Pulido y Malagón, 1994).

3.6. VEGETACION

Sobre las capas espesas de arenas, donde se han desarrollado los espodosoles, aparece una vegetación achaparrada con palmas (IGAC,1992). El dosel arbóreo es abierto, los árboles presentan fustes sinuosos, hay una gran cantidad de arbustos y un estrato herbáceo importante dominado por bromeliáceas, aráceas y musgos.

En nuestro sitio de estudio las palmas eran muy poco frecuentes.

4. METODOLOGIA

4.1. AREA DE MUESTREO

El área de muestreo del inventario florístico que sirvió como base para la predicción de la biomasa aérea fue de una hectárea. Dentro de esta misma área se llevaron a cabo todos los muestreos de este estudio.

El trabajo de campo se realizó en 1993. El inventario de nutrientes se realizó en dos épocas diferentes del año, una caracterizada como de alta (noviembre) y otra de baja precipitación (febrero). La biomasa fué medida solo para una época por considerar que en un mismo año los cambios no son significativos.

4.2. ESTRUCTURA DE LA VEGETACION Y ASPECTOS MORFOECOLOGICOS

Para complementar el inventario florístico se hicieron dos transectos de vegetación de 100 x 10 m y para relacionarla

con el suelo, se midió a cada metro de distancia, dentro del transecto, el espesor del horizonte orgánico-mineral.

Estos dos transectos también sirvieron para hacer la estratificación vertical de la vegetación, basados en la altura y volumen de las copas.

El análisis del grado de escleromorfismo se hizo teniendo en cuenta la relación área/peso de las hojas de 5 especies diferentes, con 5 a 7 réplicas cada una; también se relacionó con su contenido de N y P de acuerdo con Medina, García y Cuevas, 1990.

4.3. CUANTIFICACION DE BIOMASA VEGETAL

4.3.1. Biomasa aérea

El inventario de biomasa, para árboles y arbustos, se realizó atendiendo a la estratificación vertical y clase diamétrica; para el estrato inferior, con vegetación herbácea, se utilizó el método de la cosecha para el estudio de la biomasa aérea de Steubing (1965) ya probado por Rodríguez (1989) en el neotrópico, entre otros. Este método consiste en cortar a ras un área de vegetación, secar hasta peso constante y registrar ese último peso como

cantidad de biomasa presente en el área. Se muestrearon 7 parcelas de 1 m² cada una, escogidas al azar. El número lo determinó el coeficiente de variación, este fue considerado no significativo con valores menores de 15%.

Para la cuantificación de la biomasa en los individuos de los estratos medio y superior con clases diamétricas entre 1 y 9.9 cm, 10 y 60 cm, y mayor de 60 cm, se aplicó el método en el cual se cosechan árboles representativos y sus componentes se relacionan entre sí por medio de regresiones lineales simples (que pueden ser ecuaciones alométricas) para estimar la biomasa de un área previamente inventariada. Este método fue utilizado con éxito por muchos investigadores, entre ellos, Saldarriaga et al (1988) en la región Amazónica; y recomendado por Duvigneaud (1981) y De Las Salas (1987).

Se cortaron 11 individuos con DAP entre 1 y 9,9 cm y 11 individuos con DAP mayor o igual de 10 cm, escogidos de manera que estuvieran representadas diferentes clases diamétricas. Los troncos se cortaron en trozos y se pesó la totalidad de estos para determinar peso fresco, también se pesó la totalidad de las ramas, ramillas y hojas.

De cada uno de los troncos se extrajo un disco, para determinar el contenido de humedad, peso seco, densidad y volumen, parámetros indispensables para calcular la biomasa del tronco. Se llevaron al laboratorio aproximadamente 2 kilos de los demás componentes (ramas, ramillas y hojas) para cálculo de peso seco de cada uno de los individuos.

Los troncos se secaron a una temperatura de 105°C hasta peso seco constante, las ramas menores de 10 cm diamétricos y las hojas a 60°C y se registró el peso seco. La corrección del peso seco del disco del tronco se hizo teniendo en cuenta su densidad y volumen; conocido este dato se calculó el peso seco de todo el tronco.

Para ramas, ramillas y hojas se calculó el contenido de humedad por muestra, y el peso seco por individuo.

Los datos de biomasa por componente (tallos, ramas, ramillas, hojas) de los 11 individuos se relacionaron entre sí por medio de regresiones lineales simples de la forma:

$$y = a + b (x)$$

ó

$$\ln y = a + b (\ln x)$$

donde x corresponde al valor D^2H (diámetro, a la altura del pecho, al cuadrado por altura total) y la variable y corresponde al peso seco de troncos, ramas y ramillas.

De esta forma se relacionaron los componentes troncos, ramas y ramillas con el D^2H , metodología que ha sido ampliamente probada y aceptada; por presentar estos componentes una correlación muy elevada (UNESCO, PNUMA, FAO, 1980)

Para la estimación de la biomasa de las hojas, se probó la correlación entre el peso ya obtenido del tronco (variable x) y el peso de las hojas (variable y); y la correlación entre el volumen de copa (variable x) y el peso de las hojas (variable y). La primera forma es reportada por UNESCO, PNUMA, FAO (1980) como la relación más sencilla y estable donde la regresión no es lineal, sino que adopta la forma de una curva de tipo hiperbólico con un techo superior. La segunda forma ha sido utilizada con buenos resultados por Saldarriaga et al (1988); en esta el volumen de la copa es calculado con la fórmula de un modelo elipsoide:

$$\text{volumen} = 0,167 \cdot D_1 \cdot D_2 \cdot (H - H_{pr}) \cdot \pi$$

Donde D_1 y D_2 son los 2 diámetros de la copa, H la altura total del árbol y H_{pr} la altura de la primera rama.

Para predecir los valores de (y) , de cada uno de los individuos inventariados en una hectárea, se utilizó la ecuación obtenida con los valores de coeficiente de correlación (r) y coeficiente de determinación (r^2) más altos, analizando los resultados de probabilidad y calculando el nivel de significancia mediante la prueba de student (t).

Obtenidos así los valores de biomasa de troncos, ramas, ramillas y hojas de cada uno de los individuos presentes en una hectárea, la sumatoria de cada uno de estos componentes por aparte, es lo que se reporta como biomasa de troncos/ha, biomasa de ramas/ha, etc., atendiendo a su estratificación.

También se obtuvo la participación en biomasa por clase diamétrica y familia florística.

Se obtuvieron datos por separado de troncos, ramas, ramillas y hojas, finalmente el total de biomasa aérea y la participación por componentes en porcentaje.

4.3.2. Biomasa subterránea

Se extrajeron al azar 15 bloques de suelo de 50x50x50 cm, las muestras se pasaron por tamices (el menor de 0.5 mm) para ayudar a separar principalmente las raíces finas del suelo. A mano se colectó la totalidad de las raíces de todos los tamaños. (UNESCO, PNUMA, FAO, 1980; De Las Salas, 1987; Saldarriaga, G. recomendación personal).

Estas se separaron en gruesas (mayores de 2 cm diamétricos), medianas (entre 2 cm y 2 mm de diámetro) y finas (menores de 2 mm de diámetro); se lavaron con agua destilada y se secaron a 60°C hasta peso constante, determinando el peso seco.

Para raíces finas, medianas y gruesas se calculó promedio, desviación standar y coeficiente de variación de las muestras. Los datos se extrapolaron a $t \text{ ha}^{-1}$.

4.3.3. Mantillo

Se tomaron 30 muestras al azar, de 0.25 x 0.25 m (0.0625 m^2). Igualmente se registró el peso fresco y se llevó la totalidad del material para determinar el peso seco a 60°C (Grimm y Fassbender, 1981). Se extrapoló el valor a $t \text{ ha}^{-1}$.

Se calculó promedio, desviación standar y coeficiente de variación de las muestras.

4.4. INVENTARIO DE NUTRIENTES

Para el análisis químico del material vegetal, en la época de muestreo de alta precipitación se usó el mismo material de biomasa aérea, hipógea y mantillo llevado al laboratorio para la cuantificación de biomasa, 11 individuos de especies diferentes del estrato arbóreo y arbustivo se analizaron uno a uno por triplicado, se reportó aquí el promedio y el error standar. En la época de baja precipitación se tomaron muestras de las mismas especies, aproximadamente 2 kilos de cada uno de los componentes (troncos, ramas, ramillas, hojas), 15 muestras de mantillo y 5 de raíces. Se tomaron también en cada período 5 muestras compuestas de suelo, para análisis químico.

Este material se secó hasta peso constante; troncos a 105°C, ramas, hojas, raíces y mantillo a 60°C. Posteriormente se molió para reducirlo a partículas finas; se incineró a 500°C y con este material se preparó un extracto con HCl concentrado de acuerdo al método de análisis foliares IGAC (1990) para hacer la cuantificación por espectrofotometría de absorción atómica de los

elementos Ca, Mg, K, Na, Al, Mn, Fe, Zn y Cu; P se determinó por colorimetría (método Carolina del Norte), y N se determinó por el método de Kjeldahl de acuerdo con los métodos de laboratorio modificados por el CIELAT. (Acevedo, 1994).

Para medir la entrada y salida de nutrientes del ecosistema se tomaron 11 muestras de agua de los ríos o quebradas de los alrededores para caracterizarla como la de salida y 11 muestras de precipitación como la de entrada. Se cuantificó, de éstas, el contenido de nutrientes en unidades de concentración. Estos valores se multiplicaron por la precipitación caída en época de alta precipitación (78.9% del total) y en la de baja precipitación (21.1% del total). En la caatinga baja amazónica la precipitación total anual es de 3500 mm y en el bosque de tierra firme es de 3254 mm anuales.

El drenaje fue calculado como el 25.9% del total de la precipitación de acuerdo al modelo de Salati (1987).

El contenido de nutrientes del material vegetal fue obtenido en porcentaje para macronutrientes y en partes por millón para micronutrientes; conociendo la biomasa por

componente del ecosistema en estudio, se hizo la estimación en Kg ha^{-1} .

El análisis de nutrientes disponibles en el suelo se llevó a cabo de acuerdo con los métodos analíticos del Laboratorio de Suelos IGAC (1990). Las bases intercambiables Ca, Mg, Na y K se determinaron por el método de acetato de amonio 1 N y pH 7; P disponible por colorimetría (Bray II modificado); N mineral por extracción con KCl y determinación por semi-microkjeldahl; N total por el método de Kjeldahl; Mn, Fe, Cu y Zn por el método de DTPA (solución de Lindsay y Norvell) y valoración por espectrofotometría de absorción atómica.

El contenido de nutrientes del suelo se obtiene en diferentes unidades: bases en meq/100 gr; P, micronutrientes, nitratos y nitrógeno amoniacal (N disponible) en partes por millón; N total en porcentaje. Estos datos se extrapolaron a Kg ha^{-1} conociendo la densidad aparente de los suelos y la profundidad del horizonte muestreado.

Para cuantificar el posible lavado de nutrientes por parte de la precipitación, se tomaron muestras (entre 5 y 7) de las hojas de las especies vegetales más abundantes y se

lavaron con agua destilada por espacio de tres minutos, éstas se hicieron por triplicado, y se llevaron para análisis de laboratorio. Se leyó el contenido de potasio, por espectrofotometría de absorción atómica por ser este el elemento que más fácil sería lavado. A estas hojas se les midió su área foliar para hacer relación al área expuesta a lavado (Sarmiento, et al, 1985)

5. RESULTADOS Y DISCUSION

5.1. LA VEGETACION DE CAATINGA BAJA Y DE TIERRA FIRME

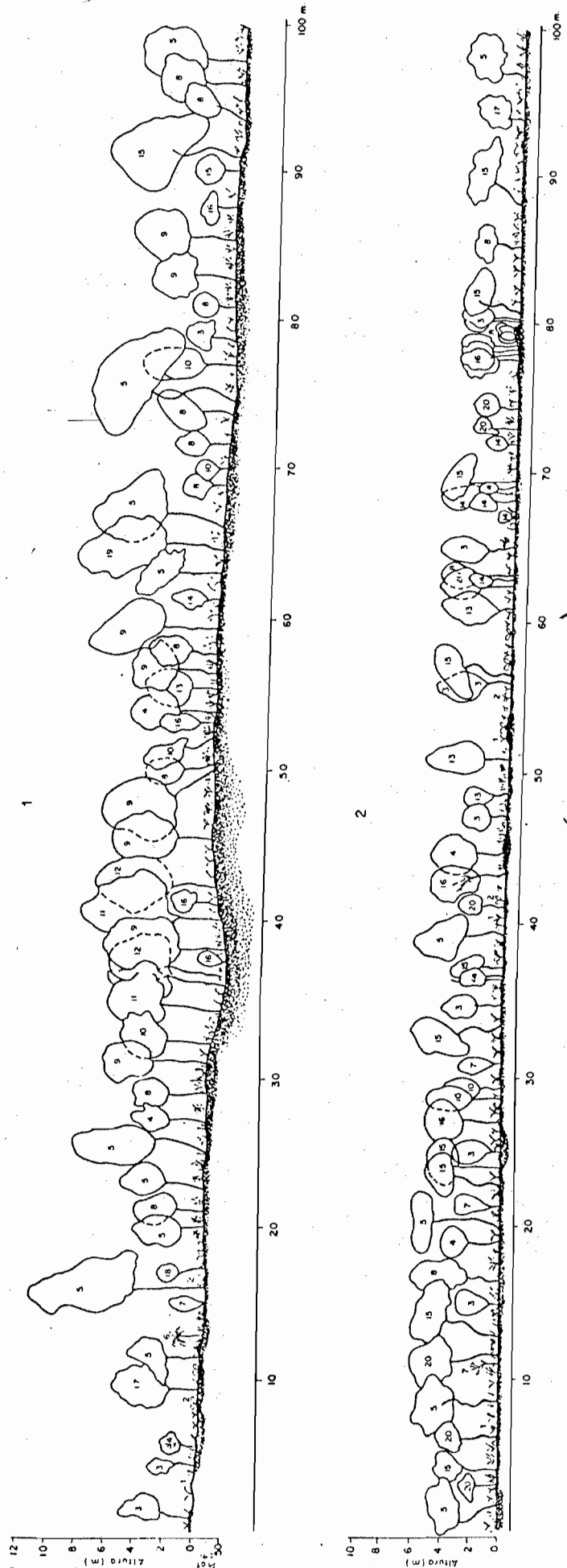
5.1.1. Estructura vertical y horizontal

La vegetación presenta un estructura horizontal muy característica formando un mosaico de bosques de diferente altura y densidad que reflejan la heterogeneidad del suelo, particularmente en el grado de desarrollo del horizonte orgánico-mineral.

La altura de la vegetación está relacionada con la profundidad del horizonte orgánico-mineral. En un parche vegetación donde el dosel sólo alcanza 5 a 7 metros de altura (figura 2, perfil de vegetación 2, fotografía 2), la profundidad del horizonte orgánico-mineral es en promedio de 7.8 cm, variando entre 1 y 19 cm. El dosel arbóreo es abierto, la densidad de individuos mayores de 10 cm en DAP es baja (45/ha).

En zonas donde el horizonte orgánico-mineral es más profundo, en promedio 23.48 cm, con variación entre 6 y 61 cm, se presenta un tipo de vegetación más alto, 8 a 10 m, con pocos emergentes de hasta 20 m; la densidad de árboles mayores de 10 cm DAP por hectárea es alta (568); sin embargo el dosel arbóreo aunque es más cerrado que el anterior, continúa siendo abierto. La densidad de individuos también está relacionada con la profundidad del horizonte orgánico-mineral, a mayor profundidad de éste, mayor número de individuos arbóreos y arbustivos por área, mientras que cuando el mencionado horizonte es más delgado, por lo general se presenta un menor número de individuos de menor porte. Este tipo de vegetación es denominado por Klinge y Medina (1979) como bosque campina o caatinga baja. Figura 2, perfil 1 (Fotografía 1).

Como ya se discutió ampliamente en la revisión bibliográfica, a este tipo de vegetación se le ha denominado de muchas formas; en el Vaupés, Colombia, los indígenas Tucanos de la región, la denominan tastaboa que significa sabaneta y los desanos la llaman parabcoha que significa miritizal; pero para unificar, atendiendo a las recomendaciones de Anderson (1981) decidimos llamarla aquí "Caatinga baja amazónica".



ESPECIES

- | | |
|--|--|
| 1. <i>Brocchia hecchioides</i> (Bromeliaceae) | 16. <i>Coriopa</i> sp. (Clusiaceae) |
| 2. <i>Phyllodesma discarpium</i> (Arecaceae) | 17. <i>Pachira brevipes</i> (Bombacaceae) |
| 3. <i>Dimorphandra vernicosa</i> (Cesalpiniaceae) | 18. <i>Retinophyllum nitidum</i> (Rubiaceae) |
| 4. <i>Pogonias plicata</i> (Rubiaceae) | 19. Meliphiaceae |
| 5. <i>Aspodosperma fendleri</i> (Apocynaceae) | 20. <i>Morenobia socchinea</i> (Clusiaceae) |
| 6. Cyathaceae | |
| 7. <i>Macrolebium angustifolium</i> (Cesalpiniaceae) | |
| 8. <i>Calophyllum lucidum</i> (Clusiaceae) | |
| 9. <i>Parahancornia surrogata</i> (Apocynaceae) | |
| 10. <i>Clusia aff. sessilis</i> (Clusiaceae) | |
| 11. <i>Coprosia decorticans</i> (Rubiaceae) | |
| 12. <i>Guatteria</i> sp. (Annonaceae) | |
| 13. <i>Clusia spathulosa</i> (Clusiaceae) | |
| 14. <i>Clusia insignis</i> (Clusiaceae) | |
| 15. <i>Aldina latifolia</i> (Fabaceae) | |

FIGURA 2: Perfiles de vegetación de la Coatinga baja amazónica.



FOTOGRAFIA 1. Aspecto de la vegetación de la caatinga baja amazónica, con un estrato herbáceo importante, diámetros pequeños y dosel arbóreo abierto de 10 m de altura media.



FOTOGRAFIA 2. Arbustos de fustes sinuosos son comunes en la caatinga baja amazónica; en áreas con suelos de horizonte orgánico-mineral delgado, el número de individuos de porte arbóreo es escaso.

Se identificaron seis estratos en la caatinga baja amazónica estudiada:

Estrato rasante: entre los 0 y 5 cm de altura.

Estrato herbáceo: hasta 1 m de altura.

Estrato arbustivo 1: 0 hasta 3.0 m de altura.

Estrato arbustivo 2: 0 hasta 6.0 m de altura.

Estrato arbóreo 1: 0 hasta 8 m de altura.

Estrato arbóreo 2: individuos entre 0 y \geq 8 m de altura.

En promedio, para el área estudiada (1 ha), el número de individuos mayores de 5 cm diamétricos es de 1652 y el área basal de 10.64 m². Los DAP tienen un rango entre 1 y 39.9 cm, aunque la clase entre 30 y 39.9 cm solo posee 8 individuos.

En el bosque de tierra firme se identificaron los siguientes estratos:

Estrato herbáceo: entre los 0 a 1 m de altura

Estrato arbustivo 1: entre 0 hasta 3.9 m de altura

Estrato arbustivo 2: entre 0 hasta 7.9 m de altura

Estrato arbóreo 1: entre 0 hasta 15.9 m de altura

Estrato arbóreo 2: entre 0 hasta 19.9 m de altura

Estrato arbóreo 3: entre 0 hasta \geq 20 m de altura

El número de árboles mayor de 5 cm de DAP fué de 1224 y el área basal de 23.37 m²ha⁻¹.

5.1.2. Composición florística

Los inventarios cuantitativos de este tipo de vegetación estuvieron a cargo de Useche et al (1995) y en orden de índice de valor de importancia se reportaron los valores que aparecen en la siguiente tabla:

Nombre científico	Familia	Abundancia relativa %	Dominancia relativa %	Frecuencia relativa %	IVI %
Aspidosperma fendleri	Apocynaceae	17.77	22.59	8.5	16.29
Aldina latifolia	Fabaceae	8.15	22.39	8.5	13.01
Calophyllum lucidum	Apocynaceae	15.48	13.11	7.08	11.89
Clusia spathulaefolia	Clusiaceae	10.12	5.84	4.53	6.83
Parahancornia surrogata	Apocynaceae	6.57	7.16	4.82	6.18
Dimorphandra sp.	Caesalpiniaceae	8.21	3.75	4.53	5.50
Malpighia sp.	Malpighiaceae	3.74	3.97	8.5	5.40
Clusia aff. nagueireana	Clusiaceae	4.47	4.48	5.38	4.78
Pochota brevipes	Bombacaceae	3.91	3.61	6.23	4.58
Neea sp.	Nyctaginaceae	5.83	2.72	3.40	3.98

Abundancia relativa: se refiere al porcentaje de individuos de esa especie, teniendo como 100% el número total de las especies.

Frecuencia relativa: Frecuencia absoluta en porcentaje de cada una de las especies sobre la suma de las frecuencias absolutas del total de las especies.

Dominancia relativa: Porcentaje en área basal de cada una de las especies, teniendo como 100% el área basal de la totalidad de los individuos en una hectárea.

IVI: (índice de valor de importancia) es el valor que se obtiene para cada especie efectuando la sumatoria de su abundancia, dominancia y frecuencias relativas respectivamente. Los valores más altos de IVI indican las especies más importantes o que predominan en el área de estudio.

Entre las especies arbóreas y arbustivas que coinciden como las más importantes por su aporte de biomasa están: Aspidosperma fendleri (Apocynaceae), Aldina latifolia (Fabaceae), Calophyllum lucidum (Clusiaceae), Clusia spathulaefolia (Clusiaceae), Parahancornia surrogata (Apocynaceae) y Dimorphandra vernicosa (Caesalpinaceae).

Las palmas del estrato arbustivo, en este sitio, se reducen a dos especies : Mauritia karanal y Mauritiella martiana, típicas de suelos arenosos.

Dentro de la vegetación herbácea sobresalen Brocchinia hechtioides (Bromeliaceae), Philodendron discarpium (Araceae), Macrolobium angustifolium (Caesalpiniaceae), Galactophora crassifolia (Apocynaceae) , Retiniphyllum nitidum (Rubiaceae) y Licopodiella cernua (Lycopodiaceae). (Fotografías 3 y 4).

Del estrato rasante son importantes los líquenes de los géneros Cladonia (con varias sp. nuevas) y Octoblepharum sp.; los musgos de los géneros Leucobrium sp. y Syrrhopodon sp.; la hepática Marchesina, una especie de la familia Lejeuniaceae y dentro de los helechos Trichomanes sp. (Hymenophyllaceae).

Este último estrato es muy importante pues retiene grandes cantidades de agua e impide la rápida desecación característica de los suelos arenosos (al profundizarse la lámina de agua en época de baja precipitación), aunque en este sitio el suelo nunca se secó.

La descripción de la vegetación de los ecosistemas de tierra firme ha sido hecha por muchos investigadores, entre otros: Bruning (1980); Fittkau y Klinge (1973); Herrera et al, Jordan, Klinge y Medina (1978); y PRORADAM (1979); el ecosistema de tierra firme aquí estudiado fue descrito por



FOTOGRAFIA 4.

La mayoría de las plantas crecen sobre los realces y éstos se hacen más altos alrededor de los árboles donde hay mayor cantidad de materia orgánica.



FOTOGRAFIA 3.

Microrrelieve característico de la caatinga baja amazónica, con realces o montículos y depresiones o surcos por donde drena el agua. el estrato herbáceo está compuesto principalmente por la bromeliaceae Brocchinia hecetioides y el rasante por musgos y hepáticas.

Useche et al (1995) sin publicar, pero éste se enmarca en todos los estudios anteriores. Las especies más importantes para este sitio fueron:

Nombre científico	Familia	Abundancia %	Dominancia %	Frecuencia %	IVI %
<i>Heterostemum conjugatum</i>	Caesalpiniaceae	14.51	4.15	3.01	7.22
<i>Aldina latifolia</i>	Fabaceae	1.03	8.03	2.63	3.90
<i>Inga acrocephala</i>	Mimosaceae	4.09	4.75	2.41	3.75
<i>Beilschmiedia brasiliensis</i>	Lauraceae	1.99	5.82	2.78	3.53
<i>Virola</i> sp.	Myristicaceae	7.06	2.16	1.35	3.53
<i>Pouteria</i> sp.	Sapotaceae	2.41	4.82	3.01	3.41
<i>Tetragastris panamensis</i>	Burseraceae	4.64	2.90	2.33	3.29
<i>Fusaea</i> sp.	Annonaceae	2.59	3.13	3.76	3.16
<i>Parkia multiflora</i>	Mimosaceae	1.65	4.13	2.63	2.80
<i>Cedrelinga catenaeformis</i>	Mimosaceae	1.06	4.09	2.78	2.65

Para el bosque de tierra firme no se hizo análisis de biomasa por especie.

5.1.3. Aspectos morfoecológicos

Los resultados obtenidos aparecen en la Tabla 2.

De acuerdo con Specht, 1979, la esclerofilia es una consecuencia de la selección y evolución en suelos pobres en nutrientes, como gran parte de los suelos amazónicos, característicos por su oligotrofismo. Con base a los resultados aquí obtenidos se puede concluir:

TABLA 2. Aspectos morfoecológicos y químicos de algunas de las especies de la caatinga baja amazónica y de tierra firme.

CAATINGA BAJA AMAZONICA					
Especies	Area foliar (cm ²)	Area foliar específica (cm ² /gr)	Contenido de N (mg/gr)	Contenido de P (mg/gr)	No. de muestras
<i>Clusia aff. sessilis</i>	31.16	42.18	9.56	0.48	5
	31.34	44.76			5
	50.62	42.67			5
<i>Aspidosperma fendleri</i>	60.18	61.26	11.20	0.68	5
	53.42	58.14			5
	75.70	58.85			5
<i>Aldina latifolia</i>	36.48	88.62	16.70	0.71	5
	31.32	93.24			5
	34.26	95.87			5
<i>Clusia spathulaefolia</i>	239.52	36.83	8.19	0.41	5
<i>Calophyllum lucidum</i>	49.7	33.06	5.00	0.5	6
TIERRA FIRME (MITU)					
<i>Brosimum utile</i>	32.41	138.33	21.00	0.6	6
	37.60	121.69			5
	37.24	125.87			5
<i>Tetragastris panamensis</i>	74.20	152.87	14.00	0.7	5
	85.58	122.34			5
	80.13	117.95			3
<i>Pourouma minor</i>	167.38	76.05	17.20	0.74	7
<i>Miconia poepigii</i>	25.18	93.10	20.50	0.78	4
	30.70	103.36			5
Varias	111.89	161.91	21.3	0.83	14

El área foliar promedio de la vegetación de caatinga baja es 45.41 cm^2 (y 63.06 cm^2 si se incluye el área de la hoja de Clusia spathulaefolia de tamaño atípico) ubicándose dentro de las mesófilas y su área foliar específica $59.58 \text{ cm}^2 \text{ gr}^{-1}$; comparativamente con la del ecosistema de tierra firme, la caatinga es más micrófila y esclerófila por poseer menor área foliar y menor área foliar específica.

La concentración de N y P en las hojas, por unidad de peso relacionadas en forma inversa con la esclerofilia, indican que es más esclerófila la caatinga baja; la Fabaceae Aldina latifolia presentó el mayor contenido de N dentro de las especies analizadas, mientras que en tierra firme, todas superan este contenido sin tratarse de leguminosas. Igualmente los contenidos de P son más bajos en la caatinga. En cambio las concentraciones por unidad de superficie foliar no difieren significativamente.

La relación P/N propuesta por Pennin de Vries et al 1980 (citado por Medina, García y Cuevas, (1990) para evaluar el estado de estos dos nutrientes en los tejidos de plantas indican igualmente que las condiciones nutricionales no son óptimas en ninguno de los dos ecosistemas analizados.

En la figura 3 se comparan estos resultados con los obtenidos por Medina, García y Cuevas (1990) y los usados por ellos con especies de climas mediterráneos. En la caatinga baja el índice de área foliar y contenido de N está dentro de los valores promedios encontrados en la

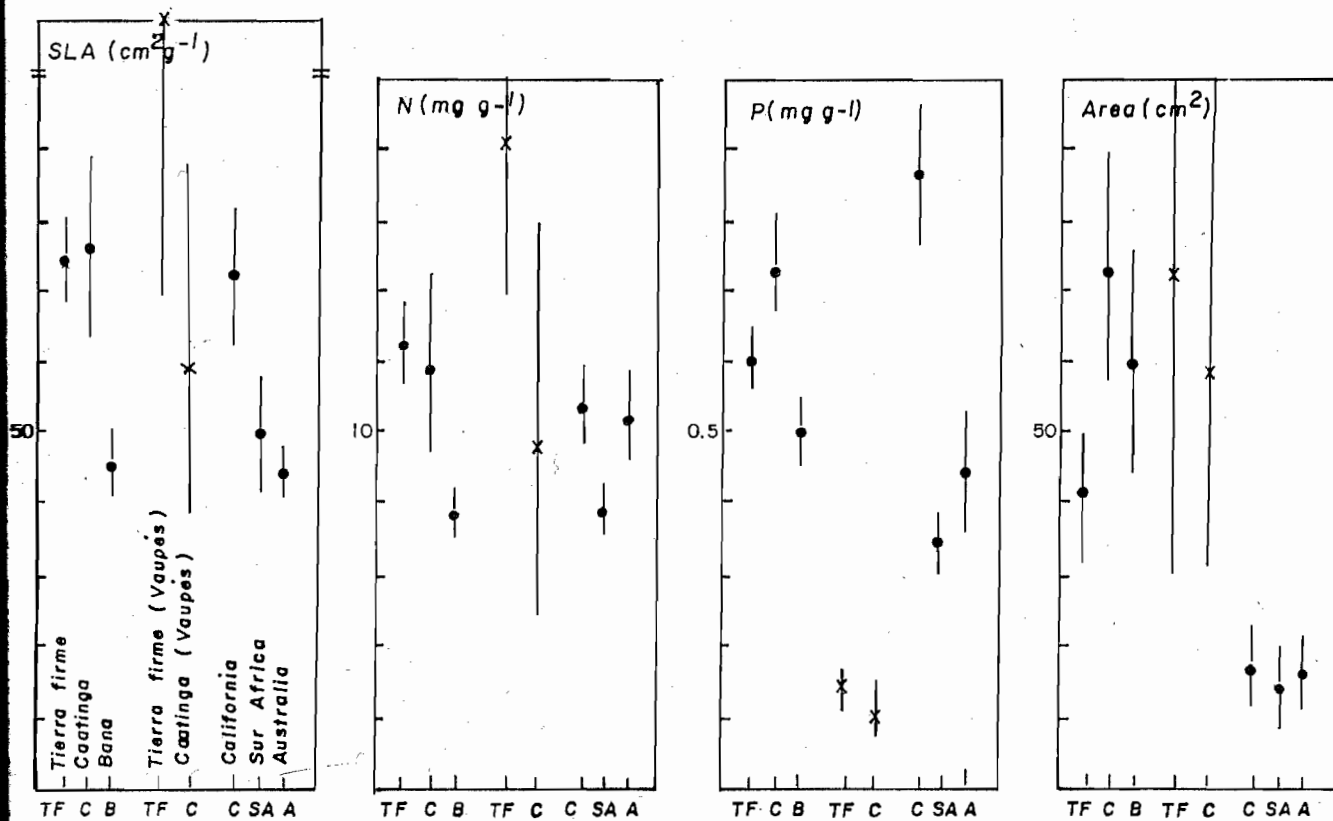


FIGURA 3.- Promedios de área específica foliar (SLA), Nitrogeno (N), Fosforo (P) y área foliar para especies de la Amazonia Venezolana, bosques de clima Mediterraneo y los resultados de este trabajo en la Amazonia Colombiana.

(Figura adaptada de Medina, García y Cuevas 1990)

Amazonia y bosques de climas mediterráneos. Con estos últimos difiere en cuanto a su área foliar pues sus hojas son predominantemente micrófilas. Los contenidos de P de las hojas de la caatinga baja son tan bajos que resultan tan solo un poco superiores a los reportados en bosques de clima mediterráneo y semejantes a los de la bana venezolana. En resumen, aparte del área foliar los aspectos estudiados sobre la esclerofilia en bosques de clima mediterráneo y la caatinga baja amazónica no difieren significativamente.

En el ecosistema de tierra firme, se observa mayor área foliar, mayor índice de área foliar, mayor contenido de N con respecto a los otros ecosistemas amazónicos y a los bosques de clima mediterráneo, los contenidos de P son superiores a los de los bosques de clima mediterráneo, tierra firme y bana venezolana y semejantes a los de la caatinga venezolana.

Los altos contenidos de N de estas hojas pueden ser debidos a la gran abundancia de leguminosas fijadoras de N en este ecosistema (cerca del 33% del total de la biomasa aérea) frente al 13% de fijadoras de N en la caatinga baja.

Medina, García y Cuevas (1990) encontraron una correlación positiva significativa entre las cantidades de N y P y una correlación significativa entre los contenidos de N y área

foliar, pero la interpretación fisiológica aún no es clara. Asumen que la disponibilidad de P regula la utilización de N en plantas superiores, pero el mecanismo aún no ha sido establecido claramente.

Estos resultados apoyan la hipótesis de que la esclerofilia obedece a deficiencia de nutrientes en los suelos y nó a déficit de agua, pues en la caatinga baja aunque estos suelos son arenosos, la lámina de agua esta muy cerca a la superficie y la espesa capa de musgos que protege al suelo de una rapida evaporación de agua impiden que se presente déficit de agua en el suelo, pues aún en la época de baja precipitación se registró una humedad del 215% en el horizonte orgánico-mineral.

5.1.4. Suelos

En la Tabla 3 aparece una breve descripción de los suelos citados en este trabajo.

Los suelos del ecosistema de caatinga son Arenic Alaquods, mientras que el ecosistema de tierra firme aquí mayormente citado está sobre suelos Petroferric Acroperox. Los suelos Typic Haploperox también son comunes en las selvas de tierra firme.

TABLA 3. Características geomorfológicas y tipos de suelos de los sitios de estudio. Según IGAC 1992.

PAISAJE	TIPO DE RELIEVE	LITOLOGIA	CARACTERISTICAS DEL RELIEVE	UNIDAD CARTOGRAFICA Y COMPONENTES TAXONOMICOS	PRINCIPALES CARACTERISTICAS DE LOS SUELOS
LOMERIO	LOMAS	Rocas sedimentarias clásticas arcillosas	Relieve moderadamente ondulado, cimas plano convexas de pendientes 1-3%, laderas largas y rectilíneas, pendientes 7-12%	Asociación ARARA Typic Haploperox	Muy profundos, bien drenados, textura muy fina, muy fina saturación de aluminio muy alta, fertilidad muy baja.
PENEPLANICIE residual	LOMAS	Rocas metamórficas (migmatitas)	Relieve fuerte a moderadamente quebrado, pendientes entre 25-50% y 12-25% respectivamente, cortas y medias, rectilíneas.	Asociación Tipiaca Typic Haploperox	Muy profundos y moderadamente profundos, textura fina y media gravilosa, bien drenados, muy ácidos, bien e imperfectamente drenados. Saturación de aluminio alta, fertilidad muy baja.
	APLANAMIENTOS	Complejo ígneo metamórfico (granito, migmatitas y neis) y materiales sedimentarios férricos	Relieve moderadamente ondulado con pendientes complejas 0-3, 3-7, y 7-12%, cumbres y faldas amplias, laderas cortas.	Complejo MITU Petroferric Acroperox	Profundos y moderadamente profundos, de textura fina y gruesa, bien e imperfectamente drenados, saturación de aluminio alta, fertilidad muy baja.
VALLE ALUVIAL	LLANURA ALUVIAL ANTIGUA	Materiales sedimentarios clásticos sueltos, hidrogénicos (mixtos aluviales)	Relieve ligeramente ondulado, de poca desnivelación y pendientes inferiores al 3%.	Complejo KARANAL Arenic Alaquods	Muy superficiales y superficiales, pobre e imperfectamente drenados, textura gruesa, muy ácidos fertilidad muy baja.

- 15 - 22 cm Color en húmedo pardo rojizo oscuro
A2 (5YR3/4), con presencia de gravilla (15%),
bloques angulares medios débiles,
consistencia en húmedo muy friable, en
mojado no pegajoso, no plástico; cantidad
regular de raíces finas y medias; actividad
de macroorganismos; límite gradual y
ondulado.
- 22 - 39 cm Color en húmedo blanco rosado (5YR8/2) con
E1 manchas de materia orgánica color gris
rojizo oscuro (5YR4/2) en la superficie;
textura arenosa gruesa; sin estructura
(grano suelto), consistencia en húmedo muy
friable, suelta, en mojado no pegajoso, no
plástico; abundantes poros finos, medios,
gruesos de forma irregular; cantidad escasa
de raíces finas y medias; límite abrupto y
ondulado.



FOTOGRAFIA 5. Perfil del suelo en la caatinga baja amazónica (Arenic alaquod)

- 39 - 70 cm Color en húmedo gris claro (5YR7/2),
E2 presencia de gravilla, manchas de materia orgánica de color pardo rojizas (5YR4/4), textura arenosa, sin estructura, grano suelto, consistencia en húmedo muy friable, en mojado no pegajoso, no plástico; cantidad muy escasa de raíces finas y medias; límite abrupto y ondulado.
- > 70 cm Color en húmedo blanco (10YR8/1), textura
E3 arenosa, sin estructura (grano suelto), consistencia en húmedo suelta, en mojado no pegajosa, no plástica; abundantes poros finos, medios y gruesos de forma irregular; no se observan raíces; límite abrupto y ondulado.

Descripción del perfil modal del Petroferric Acroperox sobre el cual se encuentra el ecosistema de tierra firme de la unidad cartográfica Complejo Mitu. (Describió: Raúl Alvarez).

- 03 - 00 cm Capa orgánica formada por residuos de
Oi raíces, hojas, flores, frutos; forma un
 límite abrupto y plano.
- 00 - 12 cm Color en húmedo de la matriz pardo rojiza
Ap (5YR4/4) con abundante contenido de hierro
 oolítico gris muy oscuro (5YR3/1); textura
 franco arcillosa arenosa muy gravillosa;
 estructura en bloques subangulares finos,
 débil; consistencia en húmedo muy friable,
 en mojado no pegajoso, no plástico; pocos
 poros finos; presenta 60% de hierro oolítico
 de 0.5 mm de diámetro; abundante actividad
 de macroorganismos; abundantes raíces finas
 y medias; pH 4.0; límite difuso.
- 12 - 30 cm Color en húmedo pardo rojizo (5YR4/4);
BOc1 textura arcillosa muy gravillosa, estructura
 en bloques subangulares, medios, moderada;
 consistencia en húmedo friable, en mojado
 ligeramente pegajosa, no plástica abundantes
 poros finos, presenta 30% de hierro oolítico
 de 0.5 mm de diámetro; común actividad de
 macroorganismos; abundantes raíces finas y
 medias; pH 4.5; límite gradual, plano.

30 - 70 cm Color en húmedo rojo amarillento (5YR4/6);
BOc2 textura arcillosa; estructura en bloques
 subangulares medios, fuerte; consistencia en
 húmedo friable, en mojado ligeramente
 pegajosa, ligeramente plástica; abundantes
 poros finos y medios, presenta 30% de hierro
 oolítico de 0.2 a 0.5 mm de diámetro; común
 actividad de macroorganismos; comunes raíces
 finas; pH 4.8; límite abrupto, plano.

70 - 85X cm Color en húmedo pardo rojizo (5YR5/4);
BOc3 textura arcillosa extremadamente gravilosa;
 estructura en bloques subangulares finos y
 medios, moderados; consistencia en húmedo
 friable, en mojado pegajosa, ligeramente
 plástico; comunes poros finos de forma
 irregular, presenta 65% de gravilla
 petroférica semiredondeada; pocas raíces
 muy finas; pH 5.1.

Observaciones A partir de 85 cm aparece el contacto
 petroférico.

La discusión de los resultados de suelo se hace en el
numeral 5.3.2.

5.2. BIOMASA

5.2.1. Biomasa Aérea

Las ecuaciones usadas para el cálculo de la biomasa aérea,
se presentan en la Tabla 4.

TABLA 4. Ecuaciones usadas para el cálculo de la biomasa aérea de los ecosistemas estudiados.

Ecosistema sobre suelos arenosos: Caatinga baja amazónica

Compartimiento	X	Y	Ecuación	r ²	r	P	t	e
Para especies con DAP mayor de 10 cm diámétricos								
Troncos	D2H	Ps-t	$y = -14.49 + 0.0356 (x)$	0.90	0.95	0.00001	9.01	13.02
Ramillas	D2H	Ps-rll	$y = 6.36 + 0.0057738 (x)$	0.74	0.86	0.00070	5.06	3.68
Hojas	Vol.copa	Ps-H	$y = 2.91 + 0.0001164 (x)^2$	0.51	0.71	0.01400	3.04	0.27
Para especies con DAP menor de 10 cm diámétricos								
Troncos	D2H	Ps-t	$y = -1.44 + 0.02837 (x)$	0.84	0.92	0.00007	6.9	2.47
Ramillas	D2H	Ps-rll	$y = -0.2958 + 0.00871 (x)$	0.96	0.98	0.000	14.7	0.36
Hojas	Vol.copa	Ps-H	$lny = -1.32 + 0.977 (lnx)$	0.70	0.83	0.00128	4.54	0.38

Ecosistema sobre tierra firme: MITU

Compartimiento	X	Y	Ecuación	r ²	r	P	t	e
Para especies con DAP mayor de 10 cm. diámétricos								
Troncos	D2H	Ps-T	$y = -6.9749 + 0.0187 (x)$	0.98	0.99	0.0000	21.0	16.48
Ramas	D2H	Ps-R	$y = -5.8974 + 0.0081 (x)$	0.87	0.93	0.00002	7.73	19.29
Ramillas	D2H	Ps-Rll	$y = 1.15 + 0.001144 (x)$	0.88	0.94	0.00002	8.14	2.69
Hojas	Vol.copa	Ps-H	$y = 1.3185 + 0.06809 (x)$	0.65	0.81	0.00278	4.10	2.47
Para especies con DAP menor de 10 cm. diámétricos								
Troncos	D2H	Ps-T	$y = 1.25 + 0.01801 (x)$	0.87	0.93	0.00003	7.74	1.92
Ramillas	D2H	Ps-Rll	$y = 0.28 + 0.001088 (x)$	0.57	0.76	0.00686	3.47	0.26
Hojas	Vol.copa	Ps-H	$y = 0.18 + 0.01988 (x)$	0.76	0.87	0.00048	5.32	0.14

Donde :

D2H : Diámetro al cuadrado por la altura del árbol

Ps-T : peso seco troncos

Ps-R : peso seco ramas

Ps-Rll : peso seco ramillas

Ps-H : peso seco hojas

Vol. copa : volumen copa (elipse)

r² coeficiente de determinación

r coeficiente de correlación

P probabilidad

t prueba de student

e error standar del estimado

Todas las ecuaciones usadas para calcular la biomasa de troncos, ramas y ramillas presentan un alto coeficiente de correlación; las ecuaciones usadas para calcular la biomasa de hojas de los individuos con DAP mayor de 10 cm en la caatinga baja amazónica es la que presenta menor valor de r^2 . y sin embargo, de acuerdo con la P (probabilidad) calculada se puede decir que con una confianza del 99% existen evidencias para indicar que la variable y es explicada por la variable x. ; la prueba de t nos permite concluir, que evidentemente hay regresión; el error estandar del estimado más alto se presenta en las ecuaciones para el cálculo de biomasa de troncos, especialmente en el ecosistema de tierra firme, donde los diámetros de los árboles de los patrones incluidos tienen mayor variación.

La ecuación usada para calcular la biomasa de hojas en el ecosistema de caatinga baja amazónica de los individuos con DAP mayor a 10, no es lineal, es de tipo hiperbólico; resultados semejantes son reportados por UNESCO, PNUMA, FAO (1981).

En la Tabla 5, aparecen los resultados de la biomasa por compartimiento del ecosistema de caatinga baja, donde podemos observar :

TABLA 5. Fitomasa estimada del ecosistema de caatinga baja amazónica

Compartimiento	toneladas/ha	% del total	% dentro del compartimiento
Biomasa aérea			
Estrato herbáceo	38.81		39.63
Estrato arbustivo 1	5.89		6.01
Estrato arbustivo 2	5.19		5.3
Estrato arbóreo 1	8.61		8.8
Estrato arbóreo 2	39.43		40.26
TOTAL	97.93_±	71.33	100.00
Biomasa hipógea			
Raíces finas	7.43		25.05
Raíces medianas	10.45		35.23
Raíces gruesas	11.78		39.72
TOTAL	29.66_±	21.60	100.00
Mantillo	9.7	7.07	
TOTAL ECOSISTEMA	137.29_±	100.00	

Dentro de la biomasa aérea que aporta el 71.33% del total de la vegetación, el estrato herbáceo representa el 39.63% en contraposición a cualquier tipo de ecosistema forestal.

La presencia de un estrato arbustivo importante en cuanto a su biomasa equivalente a un 11.3% de la biomasa aérea total.

Comparativamente, se observa la poca importancia que tiene el estrato herbáceo y arbustivo, en los ecosistemas de tierra firme (Tabla 6, Figura 4).

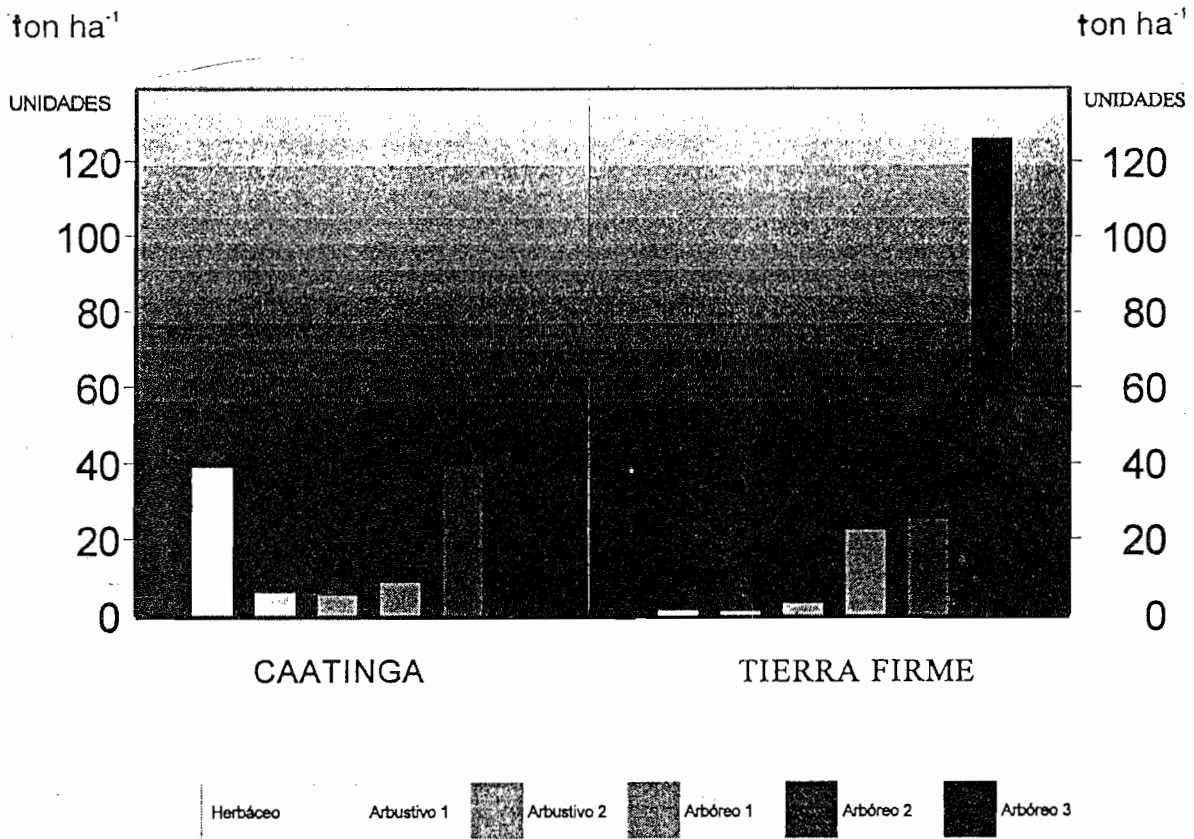
El bosque ubicado en la unidad cartográfica Tipiaca sobre suelos *Typic haploperox* muy profundos es el que tiene mayor cantidad de biomasa total. Aunque se presenta sobre un relieve muy disectado, desarrolla una biomasa importante.

En la unidad Arara, sobre relieve de lomerío, existe mayor biomasa que en Mitú, en relieve de peneplanicie, debido a que éste último está próximo a la zona de colonización, donde ya ha habido intervención por extracción de algunas maderas para construcción, sumado a fenómenos de sucesión natural debidos a fuertes vientos frecuentes en la región, que dejan algunos árboles arrasados.

De acuerdo con Saldarriaga et al (1988) y Uhl y Murphy (1981) según la biomasa de estos bosques, el de la unidad Tipiaca sería un bosque maduro y los de Mitú y Arara tendrían una edad que oscila entre 60 y 80 años sin intervención.

TABLA 6. Fitomasa estimada para los ecosistemas de tierra firme (t ha⁻¹ y %)

	MITU		TIPIACA		ARARA	
	t ha ⁻¹	%	t ha ⁻¹	%	t ha ⁻¹	%
Biomasa aérea						
Estrato herbáceo	1.03		1.1		1.7	
Estrato arbustivo 1	0.83		3.15		2.56	
Estrato arbustivo 2	2.97		4.37		3.45	
Estrato arboreo 1	22.30		27.24		24.33	
Estrato arbóreo 2	25.17		37.81		25.00	
Estrato arbóreo 3	126.05		194.11		117.17	
TOTAL	178.35	86.23	267.78	88.8	174.21	82.28
Biomasa hipógea						
Raíces finas	4.36		5.93		4.58	
Raíces medianas	5.56		9.02		6.16	
Raíces gruesas	10.91		9.67		17.45	
TOTAL	20.83	10.07	24.62	8.16	28.19	13.31
Mantillo	7.64	3.7	9.24	3.06	9.39	4.41
TOTAL ECOSISTEMA	206.82	100.00%	301.64	100.00%	211.79	100.00%



	CAATINGA	TIERRA FIRME
Herbáceo	38,81	1,03
Arbustivo 1	5,891	0,828
Arbustivo 2	5,194	2,968
Arbóreo 1	8,608	22,29
Arbóreo 2	39,429	25,172
Arbóreo 3	0	126,047

FIGURA : 4 Contribución de biomasa aérea por componente en cada uno de los estratos (ton ha⁻¹).

En la Tabla 7, podemos observar la alta participación del compartimiento hojas en el ecosistema de caatinga, que si se le sumara la participación del estrato herbáceo, mayormente de hojas, sería aún mucho más importante.

TABLA 7. Contribución a la biomasa aérea por componente en cada uno de los estratos del ecosistema de caatinga baja amazónica. ($t\ ha^{-1}$ y %)

	TRONCOS	RAMILLAS	HOJAS	TOTAL
Estrato herbáceo (0 - 1 m.)				38.810
Estrato arbustivo 1 (0 - 3 m.)	3.593	1.350	0.948	5.891
Estrato arbustivo 2 (0 - 6 m.)	3.128	1.235	0.831	5.194
Estrato arbóreo 1 (0 - 8 m.)	5.336	2.073	1.199	8.608
Estrato arbóreo 2 (Mayor 8.0 m.)	28.659	8.277	2.493	39.429
TOTAL (Estratos leñosos)	40.716 (68.87%)	12.935 (21.88%)	5.471 (9.25%)	
TOTAL ECOSISTEMA				97.932

En tierra firme, la participación en porcentaje de hojas no es tan alto como en la caatinga baja (Tabla 8), aquí la mayor biomasa está representada por el tronco y las ramas (92.06%), órganos de sostén.

TABLA 8. Contribución de biomasa por componente en cada uno de los estratos de un ecosistema de tierra firme (Mitú). ($t\ ha^{-1}$ y %)

	TRONCOS	RAMAS	RAMILLAS	HOJAS	TOTAL
Estrato herbáceo (0 - 1 m)					1.03
Estrato arbustivo 1 (0 - 3.9 m.)	0.628	--	0.121	0.0792	0.828
Estrato arbustivo 2 (0 - 7.9 m.)	2.503	0.00096	0.290	0.175	2.968
Estrato Arbóreo 1 (0 - 15.9 m.)	16.090	3.616	1.444	1.148	22.290
Estrato arbóreo 2 (0 - 19.9 m.)	16.313	6.574	1.186	1.099	25.172
Estrato arbóreo 3 (mayor e igual 20 m.)	82.228	35.278	5.216	3.325	126.047
TOTAL	117.762 (66.42%)	45.468 (25.64%)	8.257 (4.66%)	5.826 (3.28%)	
TOTAL ECOSISTEMA					178.335

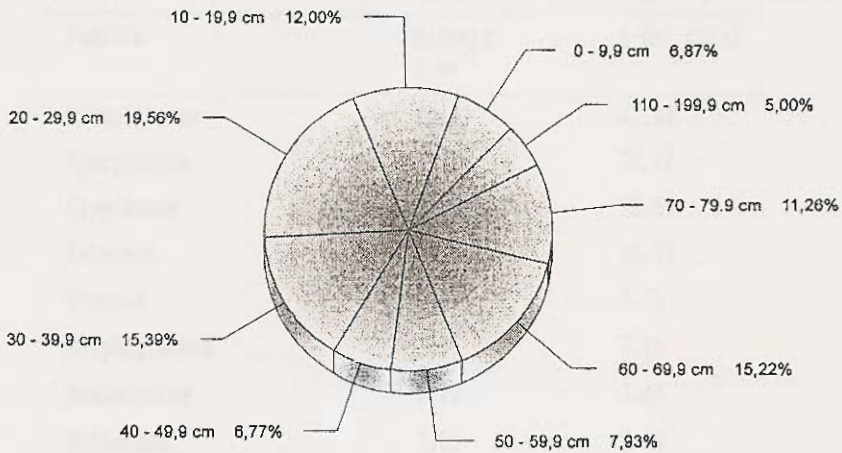
La biomasa por clases diamétricas (Tabla 9, Figura 5) en la caatinga baja está representada en un 92.07% por las dos primeras clases diamétricas, no existen individuos con DAP mayor a 39.9 cm a diferencia del ecosistema sobre tierra firme, donde las clases mayores a 20 cm son las que más aportan biomasa.

TABLA 9. Estimación de biomasa por clases diamétricas en el ecosistema de caatinga baja amazónica y tierra firme (Mitú). ($t\ ha^{-1}$ y %)

Clases diamétricas	Ecosistema en estudio			
	Campina amazónica		Tierra firme	
	Ecosistema en estudio		Ecosistema en estudio	
	Caatinga baja amazónica		Tierra firme	
	$t\ ha^{-1}$	% del total	$t\ ha^{-1}$	% del total
0 - 9.9 cm	59.36	60.61	12.25	6.87
10 - 19.9 cm	30.81	31.46	21.41	12.0
20 - 29.9 cm	4.73	4.83	34.89	19.56
30 - 39.9 cm	3.03	3.10	27.44	15.39
40 - 49.9 cm	--		12.08	6.77
50 - 59.9 cm	--		14.15	7.93
60 - 69.9 cm	--		27.15	15.22
70 - 79.9 cm	--		20.08	11.26
...	--			
110 - 199.9 cm	--		8.9	5.0
TOTAL	97.93	100.00	178.35	100.00

FIGURA 5. Estimación de biomasa por clases diamétricas en el ecosistema de tierra firme y caatinga baja amazónica (%).

ECOSISTEMA DE TIERRA FIRME



ECOSISTEMA CAATINGA

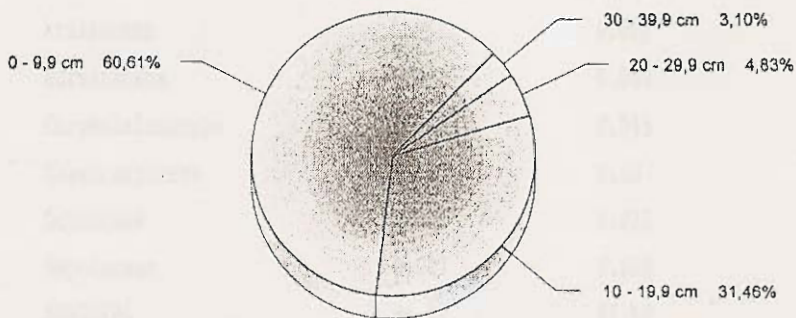


FIGURA : 5 Estimación de biomasa por clases diamétricas en el ecosistema de tierra firme y caatinga baja amazónica. (%)

La participación en biomasa, por familias florísticas aparece en las Tablas 10 y 11.

TABLA 10. Biomasa aérea por familias en el ecosistema de caatinga baja amazónica

Familia	Biomasa t ha ⁻¹	% del total
Bromeliaceae	23.32	23.81
Apocynaceae	19.71	20.12
Clusiaceae	15.54	15.87
Fabaceae	11.92	12.17
Araceae	3.21	3.28
Malpigiaceae	3.0	3.06
Bombacaceae	2.79	2.85
Rubiaceae	2.05	2.09
Bignoniaceae	1.48	1.51
Caesalpiniaceae	0.85	0.87
Annonaceae	0.85	0.87
Nyctaginaceae	0.58	0.59
Myristicaceae	0.18	0.18
Melastomataceae	0.07	0.07
Indet.	0.057	0.06
Araliaceae	0.051	0.052
Burseraceae	0.048	0.049
Chrysobalanaceae	0.042	0.043
Elaeocarpaceae	0.027	0.03
Ochnaceae	0.022	0.022
Sapotaceae	0.017	0.020
SUBTOTAL	85.81	87.62
No identificadas en estrato herbáceo	12.12	12.38
TOTAL	97.93	100.00

TABLA 11. Biomasa aérea por familias del ecosistema de tierra firme (Mitu)

Familia	Biomasa t ha ⁻¹	% del total
Mimosaceae	37.11	20.8
Lauraceae	28.16	15.78
Myristicaceae	15.87	8.89
Burseraceae	11.46	6.42
Caesalpinaceae	10.89	6.11
Fabaceae	10.80	6.06
Anacardiaceae	10.40	5.83
Annonaceae	7.83	4.39
Moraceae	7.58	4.25
Lecythidaceae	6.21	3.48
Sapotaceae	4.11	2.30
Vochysiaceae	4.06	2.28
Oleaceae	3.98	2.23
Chrysobalanaceae	6.61	2.02
Palmae (Arecaceae)	2.66	1.49
SUBTOTAL	164.73	92.33
Otras familias (25)	13.62	7.67
TOTAL	178.35	100.00

En la caatinga baja, el número de familias representadas (20) es apenas la mitad de las existentes en el ecosistema de tierra firme (40).

El índice de diversidad de Shannon nos permite corroborar la mayor diversidad florística en el ecosistema de tierra firme y la diversidad relativamente baja en la caatinga (2.6 y 1.76 respectivamente). Este último aspecto es de gran interés para no generalizar caracterizando a todos los ecosistemas amazónicos como de una alta diversidad florística. En la Tabla 12, podemos observar como en la caatinga baja 20 especies aportan el 85.93% de la biomasa total del ecosistema.

El valor de la biomasa total de la vegetación en el ecosistema de caatinga es intermedia entre el bosque de tierra firme (200-300 t ha⁻¹) y las sabanas arboladas (30-80 t ha⁻¹).

Es importante anotar que tanto en el ecosistema de caatinga baja amazónica como en tierra firme, hay variabilidad entre la biomasa aérea obtenida en cada una de las parcelas

muestreadas (que finalmente suman 1 ha); en la caatinga la variabilidad tiene relación directa con el espesor del horizonte orgánico mineral, a mayor profundidad de este, mayor biomasa; y en el ecosistema de tierra firme la variación es debida al relieve; en lomas con mayor pendiente la biomasa es menor que en lomas con pendiente suave. Es así como en las muestras de caatinga baja amazónica la biomasa total osciló entre 106.0 y 152.4 t ha⁻¹ y en los de tierra firme entre 188 y 219.2 t ha⁻¹.

En la caatinga baja no se incluyó el estrato rasante (líquenes, musgos y otros) para la cuantificación de la biomasa aérea.

5.2.2. Biomasa Hipógea

La relación biomasa aérea-subterránea en la caatinga baja es 3.3:1, que difiere de los resultados reportados para ecosistemas semejantes, donde la relación está en el orden de 1:2, como en la Sabana (Bongers, et al, 1985)

TABLA 12. Participación en biomasa de 20 sp. especies en la caatinga baja amazónica.

Especies	Toneladas ha ⁻¹	% de participación
<i>Brocchinia hechtioides</i>	23.32	23.81
<i>Aspidosperma fendleri</i>	14.87	15.18
<i>Aldina latifolia</i>	11.92	12.17
<i>Calophyllum lucidum</i>	6.55	6.69
<i>Parahancornia surrogata</i>	4.84	4.90
<i>Phylodendron discarpium</i>	3.21	3.28
<i>Clusia spathulaefolia</i>	3.20	3.27
<i>Oleasoira</i> sp.	3.00	3.06
<i>Pochota brevipes</i>	2.79	2.85
<i>Chrysoclamis</i> sp.	2.65	2.70
<i>Moronobea coccinea</i>	1.81	1.85
<i>Pagamea plicata</i>	1.58	1.61
<i>Tabebuia</i> sp.	0.98	1.00
<i>Dimorphandra vernicosa</i>	0.63	0.64
<i>Clusia</i> aff. <i>sessilis</i>	0.70	0.71
<i>Caraipa</i> sp.	0.63	0.64
<i>Ilex</i> sp.	0.57	0.58
<i>Capirona decorticans</i>	0.47	0.48
<i>Guatteria</i> sp.	0.22	0.22
<i>Otoba</i> sp.	0.12	0.12
TOTAL	85.95	85.76

La baja cantidad de raíces finas puede ser explicada porque en la caatinga baja estudiada el estrato herbáceo que es muy importante está compuesto en un alto porcentaje, más del 60%, por la bromeliácea Brocchinia hecetioides que desarrolla muy escasa biomasa radicular.

El hecho de que las raíces medias aparezcan aquí con una mayor biomasa que la de raíces finas también obedece a la clasificación por tamaños hecha en este trabajo donde las raíces finas tienen menos de 2 mm diámetros y en los trabajos de Bongers, Engelen y Klinge (1985) y Klinge y Herrera (1978) como raíces finas fueron estimadas aquellas de un diámetro hasta de 6 mm.

El coeficiente de variación obtenido para los resultados del muestreo de biomasa de raíces finas es muy alto (67.5%). La alta variación en profundidad del horizonte orgánico-mineral, donde se acumulan las raíces, pueden estar relacionada con estos resultados; para obtener un error estimado del 10% se debería tomar un número de muestras mucho mayor, sin embargo, con nuestro número de 30 muestras, las curvas estuvieron por debajo del 10% en 3 y debajo del 20% en los otros 3 casos.

TABLA 13. Variabilidad de las medias de biomasa hipógea en los ecosistemas estudiados

CAATINGA BAJA AMAZONICA			
Análisis estadístico	Raíces finas	Raíces medianas	Raíces gruesas
Promedio g 0.25 m^{-2}	185.87	261.49	196.40
Desviación standar	125.46	101.96	181.12
Error Standar	22.93	18.63	33.11
Coficiente de variación	67.50 %	38.99 %	92.20 %
Promedio g m^{-2}	743.48	1045.96	785.60
Promedio t ha^{-1}	7.43	10.45	7.85
Tamaño de la muestra	30	30	30
No. de muestras necesarias con un error estimado de 20%	20	7	37
No. de muestras necesarias con un error estimado de 10%	79	44	245
TIERRA FIRME (MITU)			
Promedio g 0.25 m^{-2}	109.22	139.00	151.59
Desviación standar	52.45	63.38	181.81
Error Standar	9.58	11.58	33.23
Coficiente de variación	47.70%	45.50%	119.90%
Promedio g m^{-2}	436.88	556.00	606.36
Promedio t ha^{-1}	4.36	5.56	6.06
Tamaño de la muestra	30	30	30
No. de muestras necesarias con un error estimado de 20%	10	9	62
No. de muestras necesarias con un error estimado de 10%	67	60	41

La relación biomasa aérea-hipógea en el ecosistema de tierra firme es la normal para este tipo de bosque; cerca del 10% de la biomasa total es aportada por las raíces.

5.2.3. Mantillo

La masa del mantillo en la caatinga baja amazónica, en promedio es alta (9.7 t ha^{-1}) comparada con la de otros ecosistemas similares (5.16 t ha^{-1} para la bana baja estudiada por Bongers, Engelen y Klinge, 1985), el coeficiente de variación también fue alto para este muestreo (60.06%); ya que donde se presentan horizontes orgánicos-minerales más profundos existe mayor cantidad de vegetación que por ende aporta mayor cantidad de mantillo. El error standar fue de 8.9, debido a la alta heterogeneidad espacial.

La masa del mantillo resultó tan alta como en un típico ecosistema de tierra firme, esto es debido a que en la caatinga las condiciones de alta humedad del suelo, hasta llegar al anegamiento, impide la rápida descomposición del mantillo; el medio se torna anóxico e impide la acción de la meso y microfauna. Lo anterior fue en parte confirmado por los resultados de Zuluaga y Chamorro (1995) que aunque encontraron en el mantillo mayor abundancia de organismos en época de alta precipitación, la mayor diversidad se presenta en época de baja precipitación, en cantidades

mayores al doble de lo encontrado en época de alta precipitación. Una mayor diversidad se traduce en una mayor funcionalidad de éstos.

En la época de baja precipitación el nivel freático se encuentra aproximadamente a unos 70 cm de profundidad, disminuye el anegamiento de los primeros horizontes del suelo y se presentan mejores condiciones para la acción de meso y microorganismos, contrariamente a lo que sucede en los bosques no inundables.

Es importante aclarar aquí nuevamente, que los suelos de la caatinga baja amazónica, en ninguna época se secaron, en particular los horizontes superficiales. Esto puede ser debido a sus altos contenidos de materia orgánica, así como a la acción protectora del estrato rasante de la vegetación, musgos y líquenes con altos contenidos de agua, que evitan la pérdida de ésta que podría ser causada por la alta radiación y baja cobertura del dosel arbóreo.

Por tanto, se produce una acumulación de mantillo, y se ha medido para la caatinga baja en Venezuela un tiempo de descomposición del 95% de éste, entre 7.9 y 14.3 años (Medina y Cuevas, 1989), (mientras que en tierra firme es de 1 año aproximadamente) esto es comprensible puesto que, sumado a las condiciones desfavorables del clima y suelo, las hojas son de tipo escleromórfico (confirmado en este

trabajo), por lo tanto poseen mayor cantidad de lignina 33% (Correa, 1995) comparativamente con el bosque de tierra firme (10%), característica que hace más lenta su descomposición.

El peso seco por unidad de área del mantillo en tierra firme (7.64 a 9.34 t ha⁻¹, error standar 4.69 y 4.71 respectivamente) se encuentra dentro de los rangos reportados para la Amazonia: entre 3.3 y 10.8 t ha⁻¹, Klinge (1973).

En la Tabla 14 y Figura 6 se comparan los resultados de biomasa aérea e hipógea obtenidos en este trabajo y los reportados para la Amazonia en Brasil y Venezuela.

En la Amazonia, los valores más altos de biomasa en tierra firme siempre han sido obtenidos para la Amazonia Central (Brasil); estas altas cantidades de biomasa, entre 300 y 500 t ha⁻¹ indican que se trata de un bosque maduro; los trabajos de Saldarriaga y de Uhl et al sobre sucesión en el bosque amazónico confirman que la biomasa total de un bosque de más de 80 años sin intervención puede ser mayor de 300 t ha⁻¹.

Las cifras presentadas por Saldarriaga et al (1988) y Fittkau y Klinge (1973) corresponden a un bosque maduro.

TABLA 14. Comparación de datos de biomasa para diferentes sitios del bosque de tierra firme y la caatinga amazónica

TIERRA FIRME		
AUTOR Y SITIO	COMPARTIMIENTO	t ha ⁻¹
Saldarriaga et al. (1988) Río Negro, Venezuela	Biomasa aérea	326
	Biomasa hipógea	65
Fittkau y Klinge (1973) Manaos, Brasil	Biomasa aérea	342
	Biomasa hipógea	127
Ballesteros (1993) Caquetá, Colombia	Biomasa aérea	191
	Biomasa hipógea	45.4
Este trabajo Vaupés, Colombia	Biomasa aérea	178.35-267.78
	Biomasa hipógea	20.83- 24.62

CAATINGA AMAZONICA			
Fase estructural	Autor	Compartimiento	t ha ⁻¹
Caatinga alta	Klinge y Herrera (1983)	Biomasa aérea	276.8
		Biomasa hipógea	134.9
Bana alta	Bongers, Engelen y Klinge (1985)	Biomasa aérea	182.3
		Biomasa hipógea	127.5
Bana baja	Bongers, Engelen y Klinge (1985)	Biomasa aérea	39.8
		Biomasa hipógea	69.0
Bana abierta	Bongers, Engelen y Klinge (1985)	Biomasa aérea	5.8
		Biomasa hipógea	42.0
Caatinga baja	Este trabajo	Biomasa aérea	97.93
		Biomasa hipógea	29.66

TIERRA FIRME

CAATINGA AMAZONICA

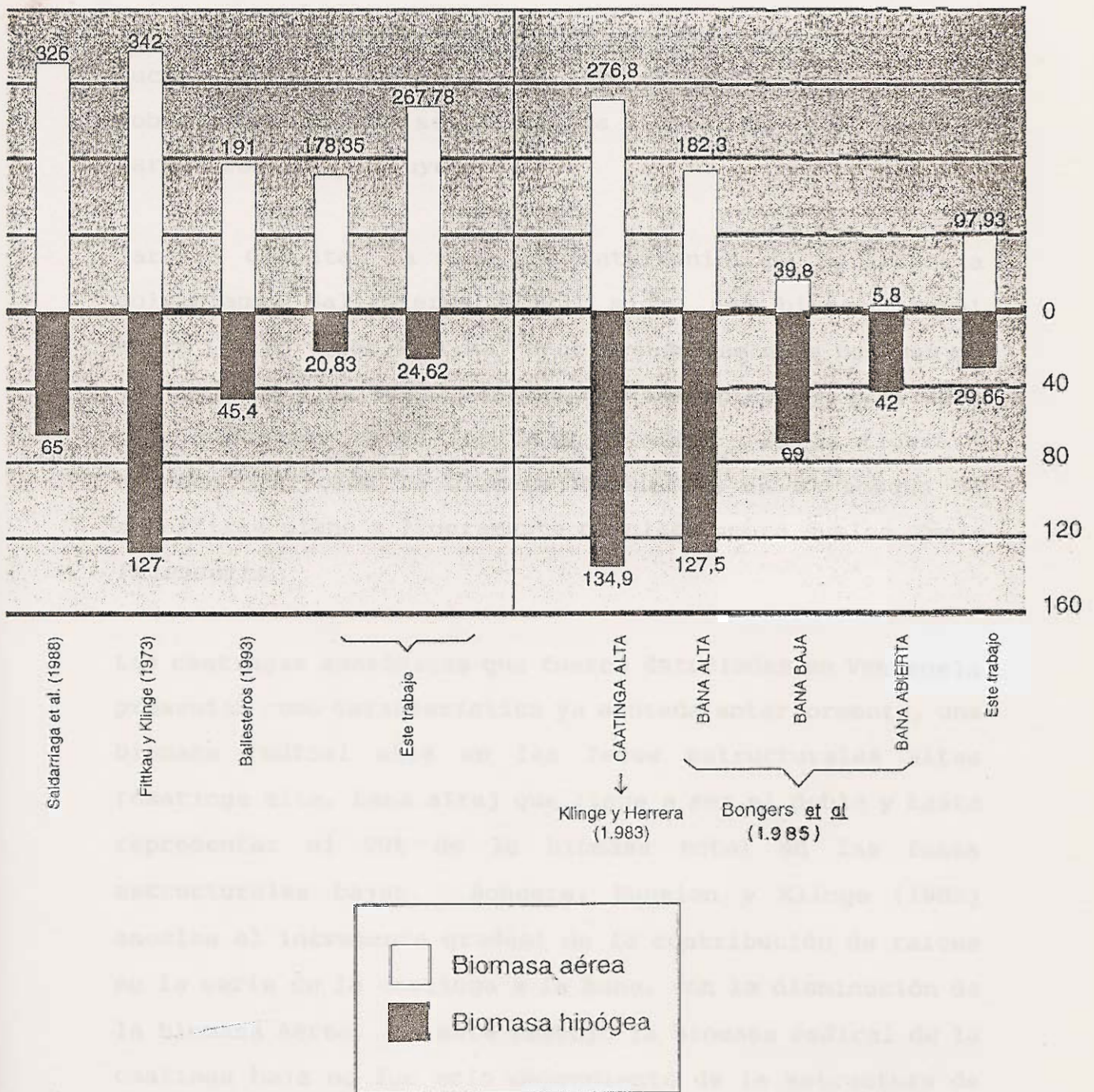


FIGURA : 6

Datos de biomasa para diferentes sitios de la caatinga amazonica y del bosque de tierra firme (ton ha⁻¹)

La biomasa aérea no depende únicamente del estado sucesional del ecosistema; el tipo de relieve y los suelos sobre los cuales se encuentra instalado son también parámetros muy influyentes.

Para el Caquetá, la zona más intervenida de la Amazonia Colombiana, Ballesteros (1993) midió una biomasa total entre 173,85 y 266,97 t ha⁻¹ concluyendo que esos bosques no son maduros y su edad, basados en Saldarriaga et al (1988) podría oscilar entre los 35 y 40 años. En la figura 9 aparece graficada la biomasa encontrada en el bosque de superficie plana a ligeramente ondulada sobre suelos *Typic Paleudults*.

Las caatingas amazónicas que fueron estudiadas en Venezuela presentan como característica ya anotada anteriormente, una biomasa radical alta en las fases estructurales altas (caatinga alta, bana alta) que llega a ser el doble y hasta representar el 90% de la biomasa total en las fases estructurales bajas. Bongers, Engelen y Klinge (1985) asocian el incremento gradual de la contribución de raíces en la serie de la caatinga a la bana, con la disminución de la biomasa aérea. En este trabajo la biomasa radical de la caatinga baja no fue solo dependiente de la estructura de la vegetación, juega un papel muy importante el tipo de herbáceas, pues la biomasa de estos está representada principalmente por bromeliáceas que poseen un escaso sistema radical y no aportan mucha biomasa hipógea.

En resumen, aunque los ecosistemas amazónicos se encuentran sobre suelos oligotróficos poseen una alta cantidad de biomasa comparativamente con otros ecosistemas de zonas bajas sobre suelos con mayor cantidad de nutrientes como en Darien, Panamá (biomasa aérea 316 ton ha⁻¹) y el Valle del Magdalena, Colombia (biomasa aérea 326 ton ha⁻¹). De los bosques montanos estudiados tan solo en Don Eusebio, Venezuela se ha reportado una cantidad de biomasa aérea semejante (348 ton ha⁻¹). (De Las Salas, 1987).

5.3. NUTRIENTES

5.3.1. Nutrientes en la vegetación

5.3.1.1. Hojas

Dentro de la fitomasa aérea los nutrientes se encuentran concentrados en mayor cantidad en las hojas. (anexo Tablas 4 y 5).

En la caatinga baja la concentración de los elementos en las hojas se encuentran en la siguiente relación: N > Ca > K > Mg > Na > P. En tierra firme el orden de abundancia es N > K > Ca > Na > Mg > P. Hay coincidencia en el elemento más abundante (N) y deficiente (P). (Tablas 15 y 16).

TABLA 15. Reservas orgánicas y minerales del ecosistema de caatinga baja amazónica (Kg ha⁻¹)

COMPORTAMIENTO	COMPONENTES	Ca	Mg	K	Na	N	P	Al	Fe	Cu	Zn	Mn
PARTE AEREA	HOJAS	30.63	12.25	26.20	3.55	48.95	2.74	0	0.39	0.014	0.047	0.98
		35.00	12.58	30.09	3.34	53.49	3.17	0	0.25	0.015	0.030	0.49
	TRONCOS	122.16	19.55	25.25	18.73	103.02	6.52	2.69	0.93	0.24	0.42	2.06
134.37		28.09	37.05	20.36	79.81	7.74	0.004	1.31	0.013	0.26	1.74	
PARTE HIPOGEEA	RAMILLAS	41.41	9.44	11.13	6.47	29.50	0.59	0.49	0.52	0.0068	0.065	0.72
		49.17	9.44	15.39	6.47	27.17	4.01	0.67	0.41	0.013	0	0.55
	RAICES GRUESAS	47.12	47.12	40.05	7.07	200.26	5.89	0	0.92	0	0.012	0
51.83		14.13	17.67	5.89	55.37	3.53	0	0.18	0	0.10	1.36	
RAICES MEDIANAS	53.30	14.63	20.90	5.22	56.43	4.18	0.29	0.86	0.23	0.29	0.056	
	52.25	15.68	18.81	5.22	48.07	4.18	0	0.49	0	0.15	1.39	
RAICES FINAS	20.80	11.15	13.37	3.72	47.55	2.97	0.97	0.86	0.022	0.29	0.89	
	15.60	13.37	17.83	5.20	38.64	2.97	0	0.99	0	0.15	2.92	
TOTAL VEGETACION		315.42	114.14	136.90	44.76	485.71	22.89	4.44	4.48	0.5128	1.124	4.71
		338.22	93.29	136.84	46.48	302.55	25.60	0.67	3.63	0.041	0.69	8.45
SUELO	MANTILLO	35.89	7.76	2.33	4.07	66.45	1.87	0.97	0.86	0	0.083	0.58
		57.23	9.02	3.30	4.27	63.83	2.09	1.26	0.87	0	0.11	1.30
	SUELO 0-15 cm A1	68.40	41.04	133.38	19.66	8892.0	5.13	61.56	440.32	0.10	0.096	5.78
		68.40	41.04	66.69	15.73	7182.0	8.55	446.3	567.72	3.76	6.16	2.05
	15-22 cm A2	36.40	21.84	3.55	10.37	637.00	1.82	16.38	19.83	0.036	0.073	0.04
		36.40	21.84	14.20	8.37	637.00	2.27	32.76	4.28	0	0.41	0
	22-39 cm E1	99.96	60.01	9.74	17.24	499.80	4.99	269.89	1.24	0.049	1.05	0.049
		99.96	60.01	38.98	22.99	499.80	4.99	44.98	11.70	0	1.21	0
TOTAL SUELO A1+A2+E1		204.76	122.89	146.67	47.27	10028.8 46.13 *	11.94	347.83	461.39	0.19	1.22	5.87
		204.76	122.89	119.87	47.09	8318.8 39.26 *	15.81	524.02	583.70	3.76	7.82	2.05
TOTAL ECOSISTEMA		556.07	244.79	285.90	96.10	598.29	36.73	353.24	466.73	0.70	2.43	11.16
		600.21	225.20	260.09	97.84	404.64	43.50	525.95	588.20	3.80	8.62	11.80

Epoca alta precipitación
 Epoca baja precipitación
 * N disponible

TABLA 16. Reservas orgánicas y minerales del ecosistema de tierra firme (Kg ha⁻¹).

COMPARTIMIENTO	COMPONENTES	Ca	Mg	K	Na	N	P	Al	Fe	Cu	Zn	Mn
PARTE AEREA	HOJAS	17.69	7.50	51.74	3.49	123.96	4.69	0.55	0.49	0.027	0.049	0.69
		13.21	6.63	43.65	3.84	124.37	5.00	0.07	0.35	0.028	0.240	0.11
	TRONCO	129.53	34.15	153.09	58.88	323.84	9.66	17.78	6.99	0.160	0.58	3.79
		141.31	32.97	141.31	58.88	282.62	6.94	4.59	4.51	0	0.22	9.89
	RAMAS	72.73	19.09	129.10	22.73	231.85	8.64	5.0	2.10	0.200	0.110	3.78
		86.37	25.91	86.37	22.73	172.75	6.82	2.77	1.92	0.050	0.290	3.07
	RAMILLAS	23.13	6.20	49.56	3.63	65.25	3.47	1.24	0.36	0	0.130	1.33
		17.35	5.69	41.3	3.72	56.17	3.30	6.60	0.30	0	0.200	0.80
PARTE HIPOGEEA	RAICES GRUESAS	27.28	8.51	29.46	5.46	85.09	2.84	1.75	9.53	0	0.021	1.77
		17.46	7.75	22.91	5.46	70.92	1.31	1.09	5.69	0.058	0.047	1.18
	RAICES MEDIANAS	14.46	4.73	20.02	3.34	50.04	2.22	16.46	8.83	0	0.075	0.84
		14.46	4.67	14.46	2.50	43.92	1.56	10.95	6.49	0.037	0.112	0.82
	RAICES FINAS	10.03	6.10	10.46	2.18	21.36	1.74	13.52	9.60	0.017	0.22	1.20
		6.10	3.66	10.46	2.18	72.37	1.74	35.75	45.81	0.016	0.13	0.91
TOTAL VEGETACION		294.85	86.28	443.43	99.71	901.39	33.26	56.30	37.90	0.404	1.190	13.40
		296.26	87.28	360.46	99.31	823.12	26.67	61.82	65.07	0.189	1.239	16.78
SUELO	MANTILLO	10.61	3.82	11.77	4.28	103.9	4.81	29.79	239.25	0.03	0.14	1.93
		17.95	4.74	9.01	3.36	118.4	2.59	32.39	23.77	0.008	0.10	1.24
	SUELO PROFUNDIDAD 0-12 cm Ap	55.68	33.41	5.43	6.40	2088.0	9.18	194.18	351.48	0.056	0.170	5.48
		55.68	33.41	21.71	12.8	1948.8	11.14	25.05	568.35	0.090	1.670	6.30
	12-30 cm BOc1	87.12	52.29	8.49	10.01	3267.0	21.99	199.94	129.59	0.087	0.430	2.66
		87.12	52.29	33.97	20.03	2178.0	13.07	117.61	683.06	0.110	1.680	11.44
	TOTAL SUELO Ap + BOc1	142.8	85.7	13.92	16.41	5355.0	31.17	394.12	481.07	0.143	0.600	8.14
		142.8	85.7	55.68	32.83	4126.8	24.21	142.66	1251.41	0.200	3.350	17.74
					57.83 *							
					44.57 *							
TOTAL ECOSISTEMA		448.26	175.80	469.12	120.40	1063.12	69.24	480.21	758.22	0.577	1.930	23.47
		457.01	177.70	425.15	135.50	986.09	53.47	236.87	1340.25	0.390	4.690	35.76

Epoca alta precipitación

Epoca baja precipitación

* N mineral

Las concentraciones de los elementos N, P, K y Ca, en las hojas de la vegetación de caatinga en estudio, son muy bajas, comparativamente con las de árboles cultivados como cítricos y manzano y con las hojas de plantas cultivadas anuales como maíz (Tabla 17).

De los micronutrientes Zn y Cu se encuentran en cantidades inferiores a la de los cultivos mientras que el Mn aparece en proporciones relativamente altas.

Una baja acumulación de nutrientes en la vegetación parece ser la primera respuesta adaptativa a la pobreza de los suelos (Sarmiento, et al, 1985).

La concentración de N y Mg en las hojas de la caatinga baja en Vaupés es superior a la caatinga baja de Venezuela; en tanto que son muy semejantes las cantidades de Ca, P y K.

En el ecosistema de tierra firme es sorprendente la alta cantidad de N acumulado en las hojas, semejante al valor inferior del contenido en hojas de cítricos y tan solo un poco más bajo comparado con el contenido en el manzano y maíz. Esto se debe, posiblemente, a la fijación biológica (simbiótica) que del N hacen la gran cantidad de leguminosas que se encuentran en este ecosistema. Esta riqueza en nitrógeno induce asimismo una mayor herbivoría por parte de insectos folívoros.

TABLA 17. Concentración de nutrientes en hojas (% y P.P.M.) de diferentes ecosistemas de caatinga baja amazónica y tierra firme; cítricos, manzano y maíz.

Ecosistema o agroecosistema	Ca	Mg	K	Na	N	P	Al	Fe	Cu	Zn	Mn
	%				P.P.M.						
Caatinga baja amazónica:											
1 (Venezuela)	0.58	0.14	0.64	-	0.74	0.05	-	-	-	-	-
Este trabajo	0.64	0.23	0.55	0.07	0.98	0.06	0	72	2.71	8.64	179.43
Tierra firme											
1 (Venezuela)	0.19	0.10	0.46	-	1.27	0.06	-	-	-	-	-
2 (Venezuela)	0.11	0.10	0.37	0.003	-	0.06	0.06	32.0	5.80	11.0	153.0
3 (Manaos)	0.43	0.29	0.50	0.11	-	0.05	0.24	68.0	41.0	12.0	177.0
4 (Colombia)	0.35	0.25	1.0	0.02	1.95	0.07	0.06	82.0	8.80	15.9	210.28
Este trabajo	0.34	0.13	0.89	0.07	2.14	0.09	0.09	84.04	4.62	8.34	118.79
Cítricos (s) ↘	3-6	0.3-0.6	1.0-1.7	-	2.2-2.7	0.12-0.18	-	60-150	5.1-15.0	25-100	25-100
Manzano (s)	1.40	0.41	1.53	-	2.33	0.23	-	220.0	23.0	30.0	98.0
Maíz (s)	0.2-1.0	0.2-0.6	1.7-2.5	-	2.8-3.5	0.3-0.4	-	50-200	3-15	20-70	20-250

Fuente: 1-Medina y Cuevas (1989), 2-Golley, Yantko y Jordan (1980), 3-Golley et al (1980), 4-Ballesteros (1993), 5-Citado por Galiano (1991).

Todos los demás macroelementos de las hojas del ecosistema de tierra firme se encuentran en cantidades más bajas a la de cítricos, manzano y maíz, pero el P se encuentra en concentración muy cercana al rango inferior en los cítricos.

En cuanto a los micronutrientes Zn y Cu son los elementos que se encuentran más bajos y por el contrario Mn está en altas cantidades.

Dentro de los ecosistemas de tierra firme, los bosques colombianos de Vaupés y Caquetá muestran las mayores concentraciones de los elementos P, N y K en las hojas. En Vaupés se encuentran las cantidades más altas de N y P y en Caquetá son más altas las cantidades de K y le siguen al Vaupés en concentración de N y P.

Los resultados anteriores podrían estar apoyando la teoría de Medina, et al (1990) de la regulación de la utilización de N en plantas superiores ejercida por la disponibilidad de P.

Las cantidades de Al en las hojas del ecosistema de tierra firme son bajas y fueron nulas en la caatinga baja amazónica. En el ecosistema de tierra firme en Manaos sí

se encontraron especies de la familia Melastomataceae, Monimiaceae, Myrtaceae, Palmae, Rhizophoraceae, Rubiaceae y Violaceae que acumulan Al en las hojas (más de 1000 ppm). Haridasan (1987) en comunidades de plantas del cerrado en la región central del Brasil concuerda con lo anterior pues encontró especies de las familias Melastomataceae, Rubiaceae, y Vochysiaceae acumuladoras de Al. Aunque en este trabajo se analizaron químicamente las especies más importantes y no coincidieron especies de estas familias en tierra firme, se analizó la Melastomataceae Miconia poepigii, donde no se detectaron altas cantidades de Al. Es posible que no todas las Melastomataceae sean acumuladoras de Al en sus hojas, o que la saturación de aluminio en los suelos de este ecosistema (78% el mayor registro) no sea tan alta como en los sitios estudiados de bosque nublado por Cuenca y Herrera (1987); Cuenca, et al (1990); Cuenca, et al (1991) y en el cerrado (Haridasan, 1987) donde estas son mayores del 90%; por otra parte los mecanismos de tolerancia a la acidez han sido objeto de reciente interés y no han sido muy estudiados.

En tierra firme, los valores más altos de Ca y Mg en hojas son los de Manaos; lo anterior está de acuerdo con lo anotado en el aparte de aspectos morfoecológicos de la vegetación, el mayor escleromorfismo (caracterizado entre

otros por altas cantidades de Ca y Mg y bajas concentraciones de N y P) se registra en las áreas con suelos más pobres.

Comparando tan solo los dos ecosistemas estudiados en el Vaupés, podemos concluir que:

El Ca y Mg en las hojas de los árboles de la caatinga son dos veces más altos en concentración respecto al bosque de tierra firme; esto se explica porque el Ca como constituyente de la pared celular se encuentra en mayor cantidad en hojas escleromórficas.

El K, que normalmente es el elemento más móvil, se encontró en mayor proporción en las hojas del ecosistema de tierra firme.

El N, es el elemento que se encuentra en mayor cantidad en las hojas de los dos ecosistemas; siendo mayor su concentración en el bosque de tierra firme.

El P, es el macronutriente que se encuentra en más bajas cantidades en los dos ecosistemas; es más alto en el bosque de tierra firme. En este caso el P pareciera ser el

elemento limitante y principal responsable del escleromorfismo foliar.

En resumen, el Ca y el Mg se encuentran en mayores concentraciones en las hojas de la caatinga baja amazónica; los demás elementos son más abundantes en el ecosistema de tierra firme.

Por otra parte, los cambios en la concentración de los nutrientes móviles: K, N y P, en algunas de las épocas de muestreo, pueden ser analizados de varias formas:

- Cuando los valores son más altos en la época de alta precipitación significa que es en esa época cuando ocurre una mayor caída de hojas, los elementos móviles fueron traslocados a las hojas jóvenes antes de la abscisión y se produce entonces un incremento en la concentración de éstos en la hojas recién desplegadas.
- Cuando los valores de concentración son más altos en la época de baja precipitación, puede ser que esta sea la época de renuevo foliar y que en este momento se registren las más altas cantidades debido a la retraslocación de elementos de hojas viejas a jóvenes; una explicación alternativa sería que en época de alta

precipitación hay pérdida de elementos por pluvio lavado. Esto debe ser confirmado con observaciones de campo.

- Cuando los valores son muy semejantes en las dos épocas es posiblemente porque a través de todo el año se está renovando el follaje.

Esta interpretación fue muy clara en el bosque de tierra firme donde las hojas de Pourouma minor y Pourouma guianensis registraron igual concentración de elementos o muy semejantes en las dos épocas analizadas y Nectandra sp., Parkia multiflora y Cedrelinga sp. contienen mayor cantidad de elementos en la época de alta precipitación.

En la caatinga baja amazónica Calophyllum lucidum y Aspidosperma fendleri cambian su follaje continuamente; en Aldina latifolia los aumentos en cantidad de nutrientes en la época de baja precipitación puede indicar de que en ese tiempo es cuando mayormente renueva sus hojas (anexo, Tabla 6) o que hay un mayor lavado de nutrientes en la época de alta precipitación.

Al analizar los promedios generales de concentración de nutrientes en hojas en épocas de baja y alta precipitación, se observa que en la caatinga baja (Tabla 15) hay mayor

concentración de nutrientes en la época de baja precipitación, lo que nos indica que hay mayor lavado de nutrientes en la época de alta precipitación; en tierra firme no se detecta ese lavado de hojas.

Lo anterior fue confirmado con el experimento de lavado foliar según Sarmiento, Goldstein y Meinzer (1985); en la caatinga amazónica se obtuvo un promedio de lavado de K de $0.039 \mu\text{e cm}^{-2}$ y en tierra firme de $0.02 \mu\text{e cm}^{-2}$, lo que nos permite concluir que puede haber mayores pérdidas de nutrientes por lavado en la caatinga baja amazónica.

Las hojas jóvenes del ecosistema de tierra firme pierden menor cantidad de nutrientes por lavado que las hojas maduras; esto no sucede en la caatinga amazónica.

En cuatro especies de árboles con hojas escleromorfas de las sabanas, Sarmiento, Goldstein y Meinzer (1985) encontraron que el lavado de K fue de 1 a 2 órdenes de magnitud más bajos que los aquí registrados; las especies de sabana sí tienen mecanismos para evitar pérdidas de nutrientes por lavado, que por lo general son barreras estructurales.

Comparamos los resultados obtenidos en este trabajo en caatinga baja amazónica y tierra firme con el ecosistema de sabana (Sarmiento, *et al*, 1985.) y de turbera arbustiva (tepuy) (Cuevas, 1987) ecosistemas igualmente sobre suelos hiperdistróficos (Tabla 18) y encontramos que la única diferencia significativa entre éstos, se presenta en el ecosistema de turbera arbustiva con el elemento P que alcanza solo la mitad de la concentración que en los otros tres ecosistemas; esta turbera posee hojas más escleromórficas que las de la caatinga baja en estudio (área foliar específica promedio de 45.1 y 59.01 cm² g⁻¹ respectivamente) esto podría confirmar que la escasez del elemento P sería en última instancia el causante del escleromorfismo.

TABLA 18. Concentración de nutrientes en hojas (%) en los ecosistemas en estudio y en otros ecosistemas oligotróficos

Ecosistema	Ca	Mg	K	Na	N	P
Bosque de Tierra firme	0.34	0.13	0.89	0.07	2.14	0.09
Caatinga baja	0.64	0.23	0.55	0.07	0.98	0.06
Sabana (1)	0.56	0.22	0.53	-	0.96	0.055
Turbera arbustiva (2)	0.67	0.23	0.68	-	0.92	0.027

Fuente: (1) Sarmiento, *et al* (1985); (2) Cuevas (1987).

La importancia cuantitativa de los nutrientes en las hojas no es notoria cuando se lo explora en Kg ha⁻¹, por cuanto en biomasa foliar total es baja. Pero dentro del ecosistema

las hojas y raíces son los componentes que tienen el tiempo de renovación mas corto, y es de mayor relevancia aquí por cuanto se ha comprobado que los ecosistemas amazónicos pueden presentar un ciclo cerrado de nutrientes, pasando directamente del mantillo a la vegetación vía micorrizas (Jordan y Stark, 1978).

Comparando la concentración de elementos en hojas de leñosas (anexo Tabla 4) y en Brocchinia hechtioides (Bromeliaceae) la especie dominante dentro de la vegetación herbácea (anexo Tabla 7) de la caatinga baja amazónica, se observa que los únicos elementos que en esta Bromeliaceae superan en concentración a las leñosas en el K y el Cu; en esta monocotiledónea el K está concentrado en su única estructura aérea vegetativa y el metabolismo del P y el del N parecen ser diferentes, pues las cantidades de P son semejantes a las de las leñosas pero el N es muchísimo más bajo.

Las hojas de las Bromeliaceae son duras, por lo que se supone un mayor tiempo de permanencia de los nutrientes en éstas cuando sus hojas pasan a ser parte del mantillo y comienzan a descomponerse.

En unidades de Kg ha^{-1} (Tabla 19) algunos elementos de las Bromeliaceae cobran importancia debido a su alta biomasa.

TABLA 19. Contenido de bioelementos de la Bromeliaceae *Brocchinia hecchioides*, especie dominante del estrato herbáceo de la caatinga baja amazónica (Kg ha^{-1})

	Ca	Mg	K	Na	N	P	Al	Fe	Cu	Zn	Mn
ALTA	47.54	23.77	180.65	16.64	38.03	11.41	0	1.31	0.11	0.071	1.13
BAJA	28.52	23.77	270.98	16.64	97.46	7.13	0	1.75	0.095	0.024	1.99

Epoca alta precipitación

Epoca baja precipitación

5.3.1.2. Troncos, ramas y ramillas

En los troncos y ramas es donde se encuentran las menores concentraciones de todos los elementos. Por ser éstos órganos de acumulación de larga vida, los elementos allí presentes permanecen inmovilizados por mucho tiempo, se estima que en el bosque tropical entre 11.7 y 15.2 años (Golley, 1975, citado por UNESCO, PNUMA, FAO, 1980).

En unidades de Kg ha^{-1} los elementos contenidos en el tronco se hacen más importantes por cuanto su biomasa es alta.

En los 2 ecosistemas se acumulan altas cantidades de Ca por ser éste un elemento inmóvil, pero también ocurre lo mismo

con el N. En tierra firme, son importantes las cantidades de K en el tronco, pero nó en la caatinga donde los valores son semejantes a los que se encuentran en las hojas a pesar de su menor biomasa.

En términos generales las ramillas poseen mayor cantidad de nutrientes que las ramas y troncos, pero menor que las hojas.

5.3.1.3. Raíces

El tamaño de las raíces que típicamente se toma en cuenta en estos trabajos, es el de raíces finas, por ser éstas las que transportan los nutrientes a la planta y por que su tiempo medio de renovación, entre 4 y 9 meses (Golley, 1975, citado por UNESCO, PNUMA, FAO, 1981), es considerado un tiempo corto, por lo que el reciclaje de los nutrientes contenidos en estas raíces sería muy rápido, situación benéfica para estos ecosistemas.

En las raíces finas del ecosistema de caatinga baja se acumula una baja cantidad de Al a diferencia de las raíces finas en el ecosistema de tierra firme, que pueden ser catalogadas como acumuladoras de Al y poseedoras de

mecanismos que evitan el paso de éste a otras partes de la planta.

Los microelementos como Fe y Mn se encuentran concentrados en mayor cantidad dentro de la planta, en las raíces, pero existe una alta variación entre especies.

(Debemos hacer notar que la mayoría de los valores obtenidos de concentración de Fe en las raíces del ecosistema de tierra firme son altos comparativamente con los encontrados en otras investigaciones; es posible que estas altas cantidades absorbidas se deban a los altos contenidos de hierro de los suelos que soportan esta vegetación (Petroferric Acroperox)).

En la Tabla 20 podemos observar los valores obtenidos de concentración de nutrientes de raíces finas, comparados con los de Venezuela en caatinga baja; y los de Venezuela, Brasil y otro sitio en Colombia en el ecosistema de bosque de tierra firme (Los análisis de suelo a que se hace referencia en este aparte aparecen en el numeral 4.3.2, Tabla 21).

TABLA 20. Concentración de nutrientes en raíces finas (% y PPM) de diferentes sitios del ecosistema de caatinga baja amazónica y tierra firme.

Ecosistema y sitio de estudio	Ca	Mg	K	Na	N	P	Al	Fe	Cu	Zn	Mn
	%							P.P.M.			
<u>Caatinga baja amazónica</u>											
1 (Venezuela)	0.35	0.37	1.22	-	0.84	0.051	-	-	-	-	-
Este trabajo	0.28	0.18	0.24	0.05	0.64	0.04	0.013	115.4	2.0	39.6	119.7
<u>Bosque de Tierra firme</u>											
1 (Venezuela)	0.21	0.26	0.67	-	2.38	0.11	-	-	-	-	-
2 (Venezuela)	0.022	0.019	0.066	0.0026	-	0.0196	0.0646	152.0	6.3	14.0	15.0
3 (Brasil)	0.17	0.15	0.17	0.043	-	0.017	0.30	241.0	9.0	15.0	63.0
4 (Colombia)	0.27	0.12	0.25	0.007	1.56	0.036	0.56	5507.9	19.4	30.6	144.2
Este trabajo	0.23	0.14	0.24	0.05	1.66	0.04	0.82	2202	4.0	51.0	267.3

Fuente: 1- Medina y Cuevas (1989), 2- Golley, Yantko y Jordan (1980), 3- Golley *et al* (1980), 4- Ballesteros (1993).

Las raíces finas de la caatinga baja de Venezuela poseen mayor cantidad de nutrientes que los encontrados en este estudio en los 2 ecosistemas; este puede ser el resultado de que el primer horizonte del suelo y el mantillo en la caatinga en Venezuela poseen ambos mayores cantidades de nutrientes que en nuestro sitio de estudio.

Los contenidos de N en las raíces finas varían significativamente en los 2 ecosistemas en estudio, siendo mucho más altos en tierra firme, esto ya fue explicado anteriormente y puede deberse a la fijación biológica del N por parte de las leguminosas.

En tierra firme, los contenidos más bajos de nutrientes en raíces finas son los de Manaos, y siguen en orden ascendente los registrados para Colombia y Venezuela. En Manaos, las bases en los suelos son más bajas, Herrera et al (1978) también hacen referencia a que los suelos de Amazonia Central son los más lavados.

Los resultados de Ca, Mg, K y Na en raíces finas de Golley, Yantko y Jordan (1980) parecerían estar equivocados, ya que para San Carlos de Río Negro (Venezuela), Medina y Cuevas (1989) reportan resultados diferentes, que sí coinciden con los obtenidos en otros sitios amazónicos.

En los suelos de tierra firme venezolanos, aunque hay menor cantidad de nutrientes, la diferencia no es significativa con relación a Colombia, pero los nutrientes concentrados en el mantillo sí son mayores, quizás por esto una mayor cantidad de nutrientes es transportada por las raíces finas en el ecosistema de tierra firme venezolano.

Lo anterior no indica que ese ecosistema sea el más eficiente transportando nutrientes; ya que, sumado a que la biomasa de raíces finas es también mayor en Venezuela, se esperaría una mayor concentración de nutrientes en las hojas, cosa que sin embargo no sucede, pues las más altas

cantidades en estos se presentaron en el ecosistema de tierra firme en el Vaupés, Colombia.

5.3.1.4. Mantillo

En el mantillo de la caatinga baja hay mayor concentración de elementos en época de baja precipitación, esto es debido al mayor lavado que se produce en la época de alta precipitación.

En tierra firme, hay mayor concentración de los nutrientes móviles en época de alta precipitación, con excepción de N; en primer lugar de acuerdo a lo analizado en el numeral 5.3.1.1, se encontró que las hojas de este ecosistema son más resistentes al lavado; también es posible que el dosel arbóreo cerrado característico de este bosque proteja al mantillo del impacto directo de las gotas de agua, sumado a otros aspectos de mecanismos de conservación de nutrientes que serán discutidos más adelante.

Tanto en concentración como en cantidad el mantillo de la caatinga baja tiene menos N, P y K y más Ca y Mg, que el ecosistema de tierra firme; resultados que reflejan las cantidades de nutrientes en las hojas de las especies de cada ecosistema.

A pesar de que la caatinga en estudio tiene una baja biomasa total, los nutrientes inmovilizados en el mantillo por 7.9 a 14.3 años, resultan altos y crean condiciones nutricionales limitantes en este ecosistema.

5.3.2. Nutrientes en el suelo

Con el objetivo de comprobar diferentes situaciones en la oferta de nutrientes del suelo, Sarmiento (1990) propuso tomar como un criterio de fertilidad la suma de bases cambiables (S) por cuanto ésta es una primera aproximación al status nutritivo del suelo cuando como en nuestros casos no se presentan problemas de alcalinidad.

El autor propone cuatro categorías de fertilidad del suelo de acuerdo a este parámetro:

$S < 1 \text{ meq}/100 \text{ g}$ = Suelos hiperdistróficos

$S \text{ entre } 1\text{-}5 \text{ meq}/100\text{g}$ = Suelos distróficos

$S \text{ entre } 5\text{-}10 \text{ meq}/100\text{g}$ = Suelos mesotróficos

$S > 10 \text{ meq}/100 \text{ g}$ = Suelos eutróficos

Tanto el ecosistema de caatinga baja amazónica como el de tierra firme, están dentro de la categoría de hiperdistróficos, Tablas 21 y 22.

La CIC en el primer horizonte de los Arenic Alaquods es alta (26.0) debido a la materia orgánica, podría entonces retener muchos cationes, pero las altas precipitaciones y el drenaje rápido hace que éstos se pierdan por lavado; contrariamente la CIC del primer horizonte de los Petroferric acroperox es relativamente baja (8.4), de modo que este suelo no podría retener muchos cationes (anexo, Tablas 1 y 2).

La tasa de saturación de bases, que podemos usar como medida de la lixiviación, es más baja en el Arenic Alaquods 2.7% comparativamente con el Petroferric Acroperox 4.8%, lo que indica que el primero es un suelo más lavado, aunque ambos pueden ser considerados como muy lixiviados.

Las cantidades de N total son altas en el primer horizonte del Arenic alaquod (0.5-0.4%) y media en los dos primeros horizontes del Petroferric acroperox (0.15-0.10%). En el Arenic alaquod se presenta una mayor cantidad de N total por cuanto hay mayor cantidad de materia orgánica de mineralización más lenta (relación C/N = 22.7) debido al continuo anegamiento del suelo, a diferencia del Petroferric acroperox donde la mineralización es más rápida (relación C/N = 8.6), lo que no da lugar a una alta acumulación de materia orgánica (anexo, Tablas 8 y 9).

Las cantidades de N mineral también están relacionadas con lo anterior y son más bajas en el Arenic alaquods, corresponden al 0,46% del N total (obtenido en este trabajo para la época de baja precipitación y en el Petroferric Acroperox al 1.08%, para la época de baja precipitación (Correa, 1995).

Las cantidades de P son muy bajas en los suelos de ambos ecosistemas.

De los elementos menores, en el Arenic alaquod, el Cu se encuentra en cantidades inferiores (0.02 y 0.04p.p.m.) al nivel crítico general para suelos (0.2 p.p.m.) en todo el horizonte (Ortega, 1989) y el Mn presenta valores inferiores al nivel crítico (10 p.p.m.) en el segundo y tercer horizonte (0 a 0.002 p.p.m.)

En el Petroferric acroperox del bosque de tierra firme, en todo el perfil, las cantidades de Cu también son inferiores al nivel crítico.

Los suelos arenosos del ecosistema de caatinga baja amazónica han sido clasificados en Venezuela y Brasil como Tropaquods, y comparativamente con los suelos arenosos en Colombia, poseen mayor cantidad de Mg y K; en todos la cantidad de materia orgánica es alta (Tabla 21).

TABLA 21. Contenido de elementos de los suelos arenosos en la Amazonía de Venezuela, Brasil y Colombia.

Sitio, taxonomía de suelos	PROFUNDIDAD	pH	Ca	Mg	K	Na	BT	C	MO	N	P
			meq/100 g						%		
San Carlos de Río Negro, (Venezuela)	0-6	3.80	0.57	2.93	0.57	0.08	4.15		14.45		
	6-21	4.28	0.03	0.18	0.07	0.03	0.31		8.13		
<u>Tropaquods (1)</u>	21-40	4.92	0.01	0.02	0.01	0.02	0.06		5.0		
	40-60	5.16	0.01	0.01	0.00	0.01	0.03		1.07		
	60-100	5.16	0.01	0.01	0.00	0.03	0.06		0.29		
	100-135	4.97	0.01	0.02	0.00	0.02	0.05		0.78		
	135-140	4.11	0.01	0.05	0.01	0.01	0.08		25.63		
San Gabriel de Cachoeira, (Brasil)	0-10		0.08	2.09	1.28	0.20	3.65	16.53	28.43	0.97	
	10-30		0.02	0.07	0.04	0.03	0.16	0.82	1.42	0.03	
<u>Tropaquods (2)</u>	30-70		0.07	0.04	0.04	0.05	0.2	3.14	5.4	0.20	
Timbó, Vaupés (Colombia)	0-15	3.5	0.2	0.2	0.1	0.04	0.54	9.55	16.23	0.42	5.0
	15-22	4.2	0.2	0.2	0.04	0.04	0.48	1.23	2.09	0.07	2.5
<u>Arenic Alaguods</u>	22-39	4.5	0.2	0.2	0.04	0.04	0.48	0.19	0.32	0.02	2.0
Este trabajo	39-70	4.8	0.2	0.2	0.04	0.04	0.48	0.09	0.15	0.01	2.0
	70-100	4.9	0.2	0.2	0.04	0.04	0.48	0.12	0.20	0.01	1.0
	100-105	3.9	0.1	0.1	0.04	0.04	0.28	4.5	7.65	-	1.0

Fuente: 1- Klinge, Medina y Herrera (1977), 2- Proyecto RadamBrasil (1976)

TABLA 22. Contenido de elementos de los suelos de tierra firme en la Amazonía de Venezuela, Brasil y Colombia.

Sitio, taxonomía de suelos	PROFUNDIDAD C	pH	Ca	Mg	K	Na	BT	P	N	C
			meq/100 g						ppm	%
San Carlos de Río Negro, (Venezuela)	0-10	4.52	0.18	0.014	0.027	0.082	0.30			3.41
	10-30	4.52	0.18	0.014	0.027	0.082	0.30			3.41
<u>Xanthic Ferrasol</u>	30-80	5.61	0.13	0.031	0.022	0.033	0.22			0.64
	80-140	5.9	0.10	0.023	0.020	0.041	0.18			0.36
	140-200	5.9	0.10	0.025	0.024	0.045	0.19			0.49
Manaos, (Brasil)	0-11		0	0.083	0.051	0.043	0.18		0.15	
<u>Latosol (2)</u>	11-21		0	0.025	0.025	0.0643	0.08		0.09	
	21-56		0	0	0	0	0		0.04	
Mitú, Vaupés (Colombia)	0-12	4.0	0.2	0.2	0.04	0.02	0.46	8	0.15	0.78
<u>Petroferric acroperox</u>	12-30	4.5	0.2	0.2	0.04	0.02	0.46	6	0.15	0.79
	30-70	4.8	0.2	0.2	0.01	0.1	0.51	5		0.70
	70-85	5.1	0.2	0.2	0.01	0.05	0.46	5		0.51

Los suelos de tierra firme de la Amazonia son generalmente Oxisoles o Ultisoles, los tres aquí comparados (Tabla 22) son Oxisoles y aunque todos son suelos hiperdistróficos, el de Manaus posee menor cantidad de bases, vemos como se informa que la Amazonia central posee suelos más pobres.

Las concentraciones de los microelementos Fe y Mn en las diferentes épocas nos indican que los suelos de la caatinga no se secan en la época de baja precipitación en contraposición a los de tierra firme, pues de acuerdo con Nambiar (1975) y Loneragan (1975) un cambio brusco de humedad a sequía produce un incremento de estos hasta más de diez veces en la época de baja precipitación debido a la reoxidación (que puede ser biológica o química) del Fe y el Mn.

En resumen, se concluye que los suelos tanto del ecosistema de caatinga baja como de tierra firme, poseen tan baja cantidad de nutrientes disponibles que solo representan un bajo porcentaje del total de nutrientes acumulados en los respectivos ecosistemas.

En la Tabla 10 del anexo se presenta la comparación de entrada y salida de nutrientes en el agua, en estudios hechos en la Amazonia. Se creyó conveniente expresar estos datos en meq litro⁻¹ para unificar unidades, por cuanto

luego son afectadas por la cantidad de precipitación anual en cada sitio y la variabilidad dentro de la misma Amazonía es alta (2000 - 3600 mm anuales).

La precipitación total anual tomada en cuenta para hacer los cálculos en el bosque de tierra firme fue de 3254 mm que es la media registrada en la ciudad de Mitú, en tanto que en la caatinga baja el total parece ser de 3500 mm, teniendo en cuenta las isoyetas presentadas en PRORADAM (1979) para la Amazonía colombiana, que coinciden con las de Salati (1987), aunque este último trabajo es a otra escala y para toda la Amazonía. La vegetación y los suelos también sugieren la probabilidad de una mayor precipitación anual en ese sitio, además de la opinión de autores como Hueck (1978) que ubican la caatinga amazónica en sitios donde las precipitaciones son mayores.

Basándonos en el modelo del ciclo hidrológico de Salati (1987) para la Amazonía, calculamos la entrada y salida de nutrientes en las dos épocas, conociendo que el 78.9% de la precipitación cae en época de alta y el 21.1% cae durante los meses de menor precipitación.

En resumen, la entrada y salida de nutrientes con el agua en estos ecosistemas se encuentran dentro de los rangos

reportados en la mayoría de los estudios de la Amazonia y para el bosque tropical (ver revisión bibliográfica).

5.3.3. Modelos para macronutrientes y aluminio

Con los anteriores resultados de entrada y salida de agua de los ecosistemas y los presentados en las Tablas 15 y 16 de las reservas en la vegetación y el suelo fueron construidos los modelos para Ca, Mg, K, P, N y Al que se presentan en las Figuras 7 a 12. Los valores en la vegetación corresponden a los máximos anuales; E=entrada de nutrientes por precipitación, S=salida por drenaje; G=ganancia neta, calculada como $G = E - S$.

En el ecosistema de caatinga baja amazónica se tuvo en cuenta la concentración de bioelementos en las herbáceas, dada su alta biomasa y el modelo lo específica; en el ecosistema de tierra firme, las cantidades de bioelementos en herbáceas es despreciable; los demás resultados pertenecen a los bioelementos contenidos en los leñosos.

Para la construcción de los modelos, en el caso del N se utilizaron las cifras del N mineral o disponible en el suelo, en todos los demás casos se usaron los elementos intercambiables.

Las entradas por precipitación son en su orden de abundancia N, Ca, K, Mg y P en el ecosistema de tierra firme y N, Ca, Mg, K y P en la caatinga baja amazónica.

5.3.3.1. Calcio

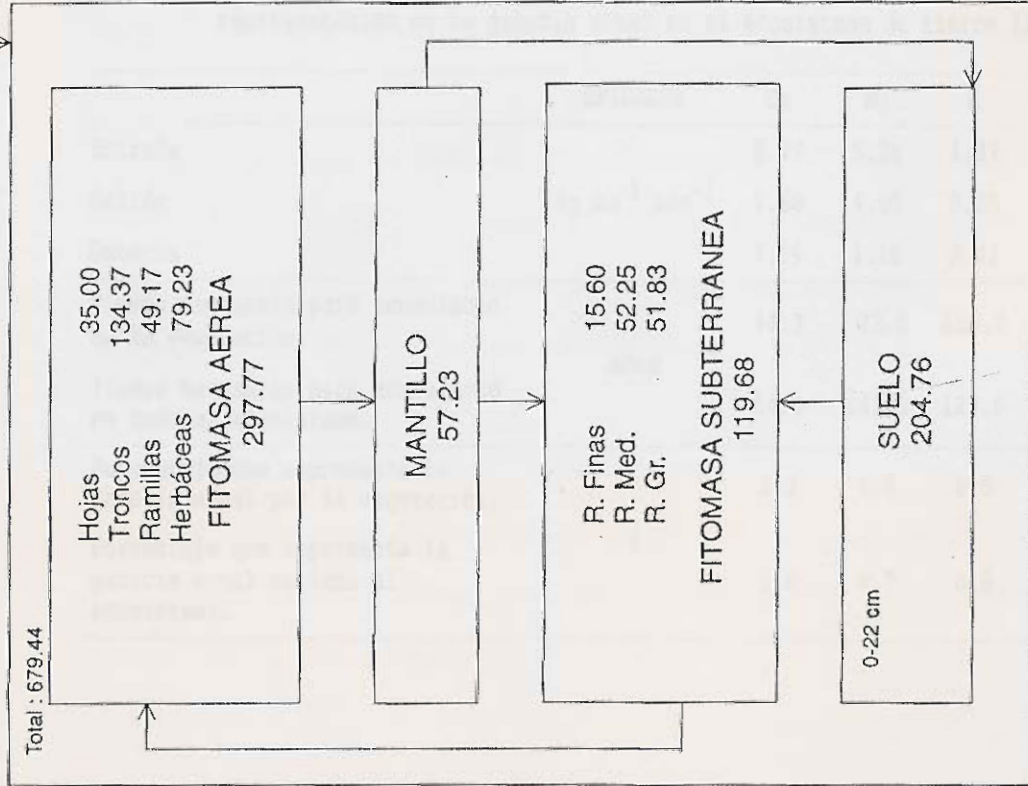
Analizando el modelo del Ca (Figura 7), en la caatinga baja, en las leñosas se halla concentrado en un 65.9% en la vegetación y sumadas las herbáceas, en todo el ecosistema el Ca se concentra en un 69.9% en la vegetación y un 30.1% en el suelo.

Comparativamente con el ecosistema de tierra firme, en todos los compartimientos del ecosistema inclusive el suelo, la caatinga baja posee mayor cantidad de Ca. Ya se discutió esto anteriormente y es debido a las hojas escleromórficas de la vegetación que poseen mayor cantidad de Ca por ser este elemento estructural. Al ser las hojas el componente que más rápidamente recircula sus nutrientes este se incrementa en todo el ecosistema.

En la caatinga baja, el tiempo que necesita la vegetación para lograr acumular las cantidades de Ca que hoy posee, sería de 62.2 años (Tabla 23) y en tierra firme de 44.3 años (Tabla 24).

E = 9.44
Kg ha⁻¹año⁻¹

CAATINGA BAJA



E = 8.77
Kg ha⁻¹año⁻¹

TIERRA FIRME

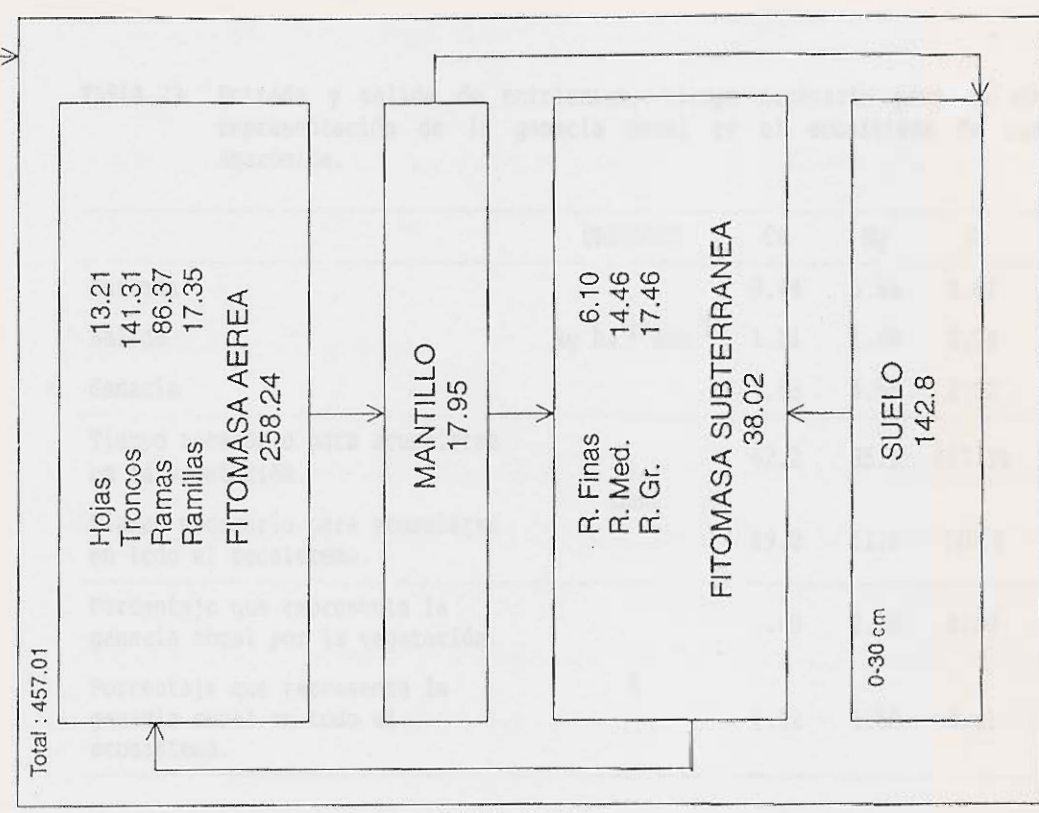


FIGURA : 7 Contenido de Ca en los diferentes compartimientos de los ecosistemas (Kg ha⁻¹)

TABLA 23. Entrada y salida de nutrientes, tiempo necesario para su acumulación y representación de la ganacia anual en el ecosistema de caatinga baja amazónica.

	UNIDADES	Ca	Mg	K	N	P
Entrada		9.44	5.66	4.81	16.66	0.53
Salida	kg ha ⁻¹ año ⁻¹	1.81	1.08	2.79	6.72	trazas
Ganacia		7.63	4.58	2.02	9.94	0.53
Tiempo necesario para acumularse en la vegetación.		62.2	35.1	167.39	52.2	70.9
	años					
Tiempo necesario para acumularse en todo el ecosistema.		89.0	61.9	240.0	58.5	100.8
Porcentaje que representa la ganacia anual por la vegetación.		1.60	2.80	0.60	1.90	1.4
	%					
Porcentaje que representa la ganacia anual en todo el ecosistema.		1.12	1.60	0.41	1.70	0.99

TABLA 24. Entrada y salida de nutrientes, tiempo necesario para su acumulación y representación de la ganacia anual en el ecosistema de tierra firme.

	UNIDADES	Ca	Mg	K	N	P
Entrada		8.77	5.26	4.47	15.40	0.50
Salida	kg ha ⁻¹ año ⁻¹	1.68	4.00	0.85	4.00	trazas
Ganacia		7.09	1.26	3.62	11.40	0.50
Tiempo necesario para acumularse en la vegetación.		44.3	73.0	125.7	88.2	76.1
	años					
Tiempo necesario para acumularse en todo el ecosistema.		64.5	141.0	129.6	98.4	138.48
Porcentaje que representa la ganacia anual por la vegetación.		2.3	1.4	0.8	1.1	1.3
	%					
Porcentaje que representa la ganacia anual en todo el ecosistema.		1.6	0.7	0.8	1.0	0.7

Este elemento en tierra firme está distribuido en forma muy semejante al de caatinga baja, 68.7% en la vegetación y 31.3% en el suelo.

5.3.3.2. Magnesio

Tanto en la caatinga baja como en tierra firme, el magnesio se encuentra distribuido en partes muy semejantes en la vegetación y el suelo. En la caatinga baja el 56.6% está en la vegetación y el 43.4% en el suelo, y en tierra firme el 51.8% en la vegetación y el 48.2% en el suelo.

En la caatinga baja el valor en la vegetación es debido mayormente al acumulado por las herbáceas, que aunque poseen menor concentración de Mg que las hojas de las leñosas, su alta biomasa eleva dicho valor. (Figura 8).

El ecosistema de caatinga posee mayor cantidad de Mg en todos los compartimientos; este elemento como el Ca, es estructural y por eso se halla en altas cantidades en ecosistemas con vegetación escleromórfica.

Las cantidades de Mg que existen en la vegetación han tardado en acumularse 35.1 años en la caatinga baja y 73.0 años en tierra firme, por cuanto es mayor la ganancia de Mg en el primero (Tabla 23).

En caso de destrucción del ecosistema el Mg sería el elemento menos afectado por estar la mitad de éste, contenido en el suelo.

5.3.3.3. Potasio

El potasio se encuentra aproximadamente en iguales cantidades en el ecosistema de tierra firme y en la caatinga baja en este último, las herbáceas, principalmente las briomelias, son las que poseen mayor contenido de K en el compartimiento de la fitomasa aérea; en los leñosos es muy notoria su baja cantidad (Figura 9).

El tiempo de acumulación en la vegetación y todo el ecosistema resulta muy alto en los dos ecosistemas (Tablas 23 y 24), por lo que se concluye que el aporte de K no proviene tan solo de la precipitación, pero ésta sí es el vehículo de su entrada al suelo. La vegetación de la caatinga baja es quien más sufre lavado, (ver numeral 5.3.1.1) dos veces más comparativamente con la vegetación de tierra firme. Este K está recirculando internamente en el ecosistema.

En la caatinga venezolana ha sido cuantificado el lavado de K en hojas en $17.1 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (citado por Fassbender y Bornemisza, 1987).

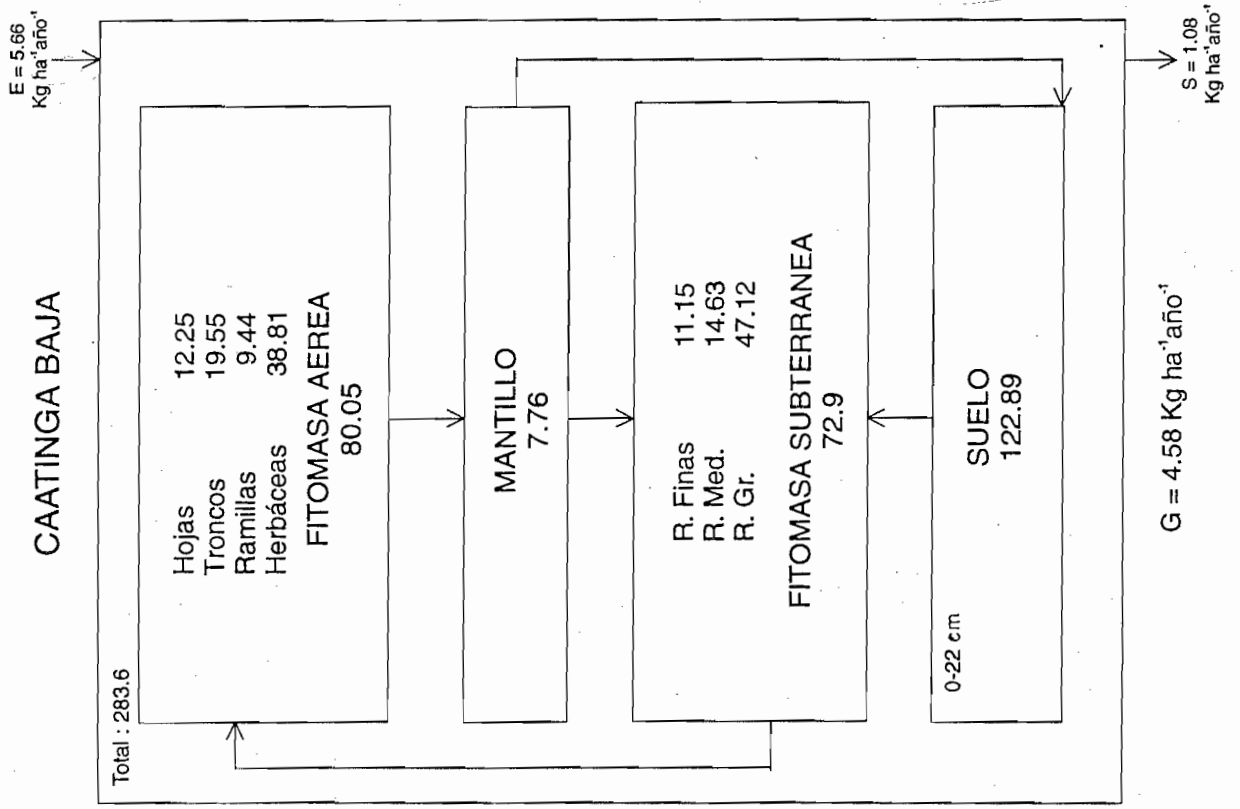
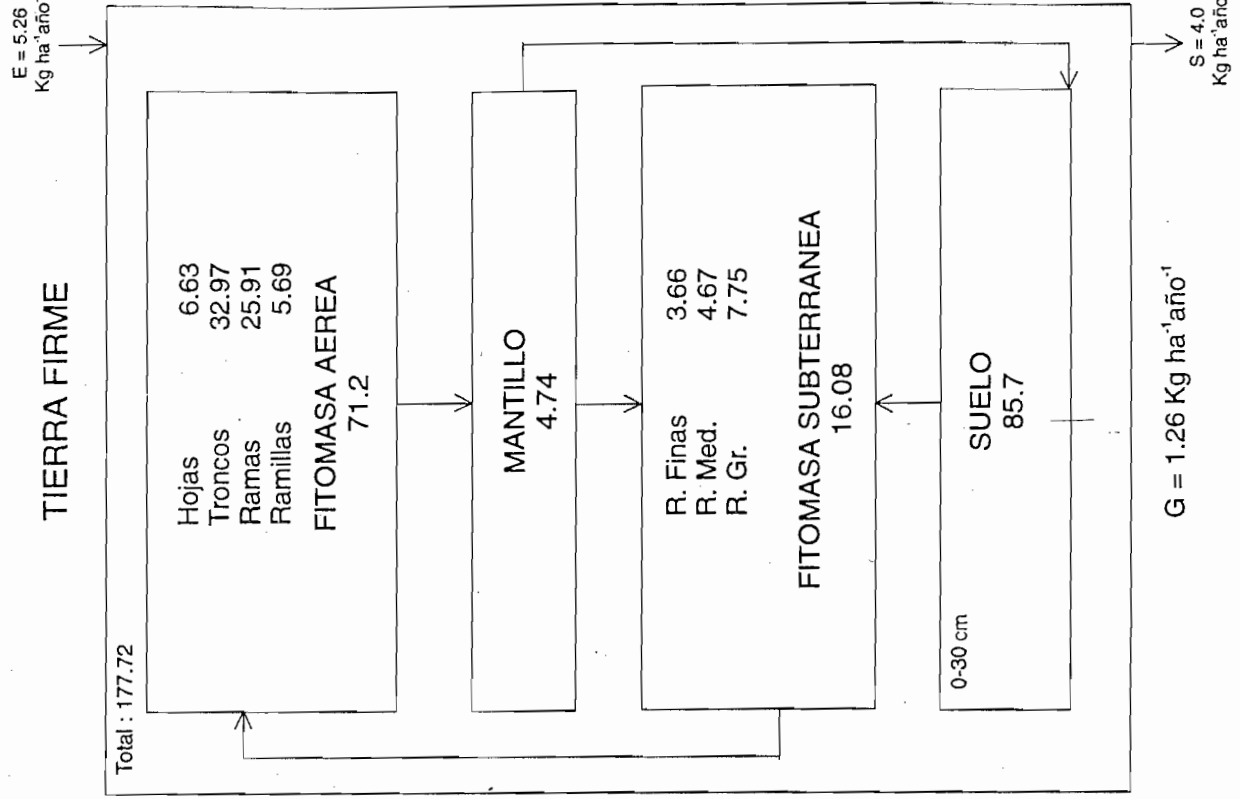
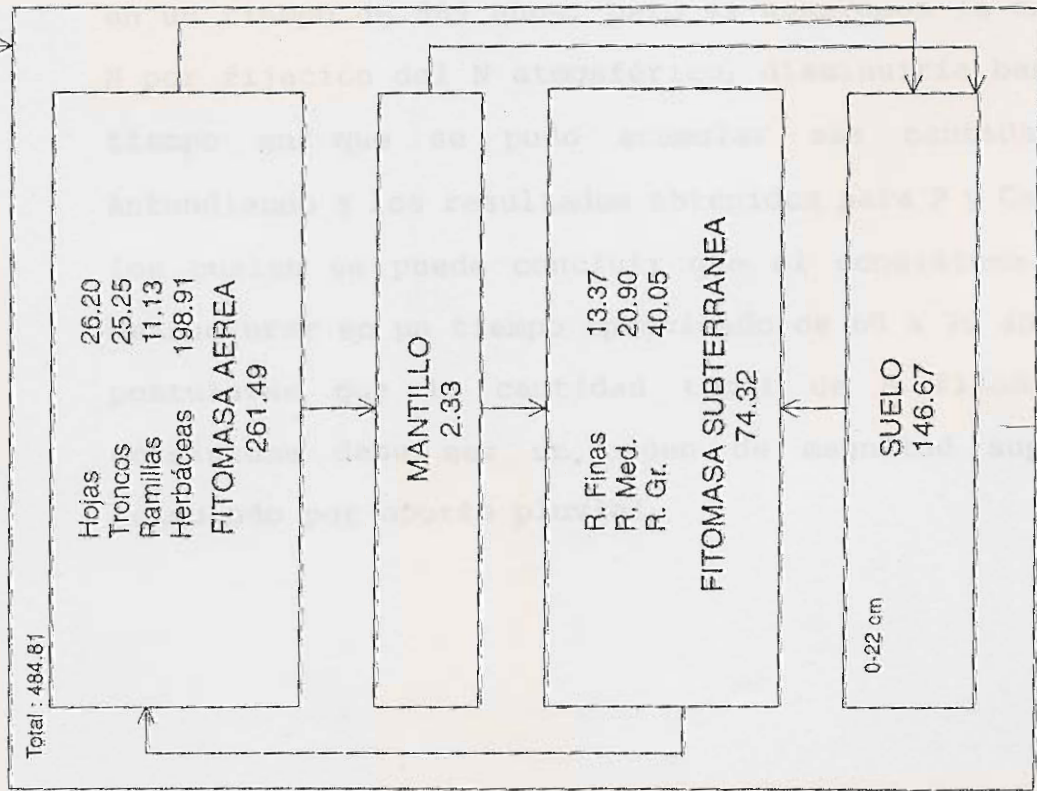


FIGURA :8 Contenido de Mg en los diferentes compartimientos de los ecosistemas Kg ha⁻¹)

E = 4.81
Kg ha⁻¹año⁻¹

CAATINGA BAJA

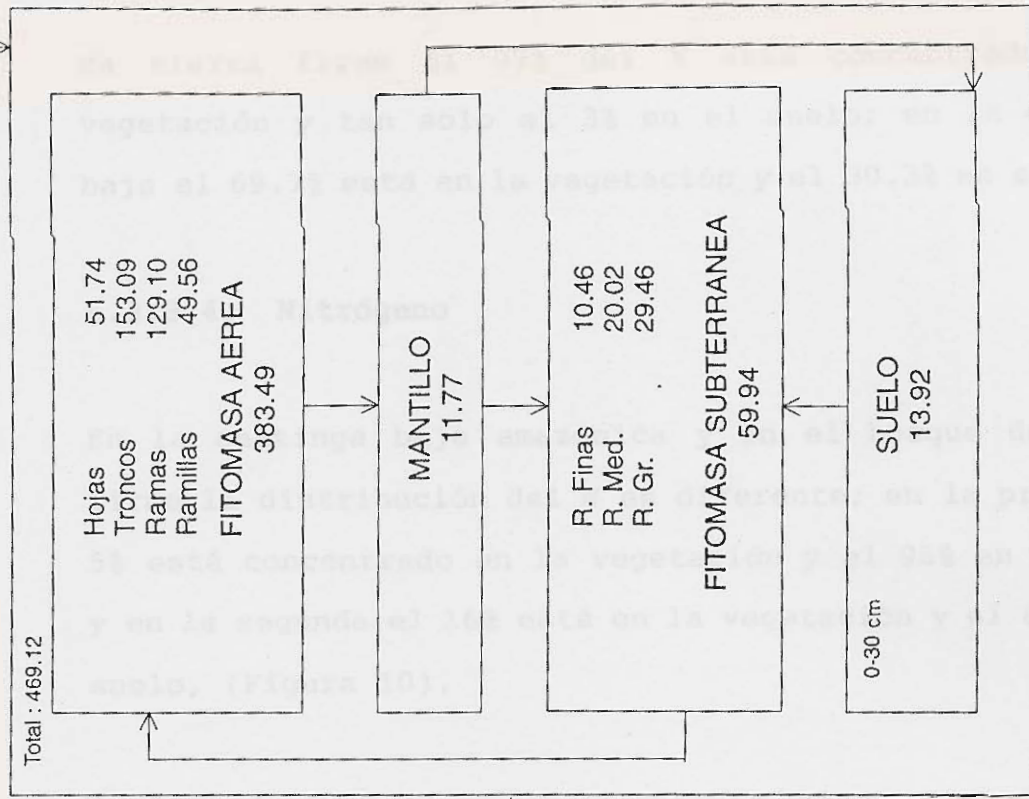


G = 2.02 Kg ha⁻¹año⁻¹

S = 2.79
Kg ha⁻¹año⁻¹

E = 4.47
Kg ha⁻¹año⁻¹

TIERRA FIRME



G = 3.62 Kg ha⁻¹año⁻¹

S = 0.85
Kg ha⁻¹año⁻¹

FIGURA :9 Contenido de K en los diferentes compartimientos de los ecosistemas (Kg ha⁻¹)

En tierra firme el 97% del K está concentrado en la vegetación y tan solo el 3% en el suelo; en la caatinga baja el 69.7% está en la vegetación y el 30.3% en el suelo.

5.3.3.4. Nitrógeno

En la caatinga baja amazónica y en el bosque de tierra firme la distribución del N es diferente; en la primera el 5% está concentrado en la vegetación y el 95% en el suelo y en la segunda el 16% está en la vegetación y el 84% en el suelo, (Figura 10).

Analizando el tiempo que gastaría el ecosistema de la caatinga baja para acumular la cantidad de N que posee, con solo la entrada por precipitación, este podría acumularse en un tiempo de 889 años, pero si sumáramos la entrada de N por fijación del N atmosférico, disminuiría bastante el tiempo en que se pudo acumular esa cantidad de N. Antendiendo a los resultados obtenidos para P y Ca mediante los cuales se puede concluir que el ecosistema se puede estructurar en un tiempo aproximado de 60 a 70 años, puede postularse que la cantidad total de N fijado por el ecosistema debe ser un orden de magnitud superior al acumulado por aporte pluvial.

E = 16.66
Kg ha⁻¹año⁻¹

CAATINGA BAJA

TOTAL: 6636.1

Hojas 53.49
Troncos 79.81
Ramillas 27.17
Herbáceas 152.92
FITOMASA AEREA 313.39

MANTILLO 63.83

R. Finas 38.64
R. Med. 48.07
R. Gr. 55.37

FITOMASA SUBTERRANEA 142.08

0-22 cm
N mineral 38.26
N total 8316.8

G = 9.94 Kg ha⁻¹año⁻¹

S = 6.72
Kg ha⁻¹año⁻¹

E = 15.4
Kg ha⁻¹año⁻¹

TIERRA FIRME

TOTAL: 6360.3

Hojas 123.96
Troncos 323.84
Ramillas 231.85
Ramillas 65.25
FITOMASA AEREA 744.9

MANTILLO 103.9

R. Finas 21.36
R. Med. 50.04
R. Gr. 85.09

FITOMASA SUBTERRANEA 156.49

0-30 cm
N mineral 57.83
N total 5355.0

G = 11.44 Kg ha⁻¹año⁻¹

S = 4.0 Kg
ha⁻¹año⁻¹

FIGURA :10 Contenido de N en los diferentes compartimentos de los ecosistemas (Kg ha⁻¹)

Solo si se conocieran las entradas exactas y las pérdidas por volatilización o denitrificación (teniendo en cuenta que el horizonte orgánico - mineral del suelo posee altas cantidades de agua y se crean condiciones anaeróbicas) se podría discutir con mayor exactitud acerca del balance del nitrógeno en estos ecosistemas.

En tierra firme, aunque la biomasa aérea es casi el doble respecto a la caatinga, la concentración de N en ésta última es tres veces más alta.

La fijación biológica de N según Jordan et al (1982) ha sido estimada en $16 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ para el bosque mixto.

De acuerdo con los resultados de biomasa y de la acumulación de P y Mg en la vegetación, la edad de este ecosistema de tierra firme está cerca a los 80 años. Con solo el aporte de la precipitación la vegetación habría necesitado 88.2 años para acumular las cifras que contiene por lo que es evidente la utilización del N atmosférico y muy posiblemente del N orgánico del suelo.

Si analizáramos el elemento N teniendo en cuenta el contenido del N mineral del suelo, la situación sería diferente, en este caso en la caatinga baja amazónica el N estaría concentrado en mayor cantidad en la vegetación

89.0% y 11% en el suelo; y en tierra firme el 89.6% del N estaría en el suelo y 10.4% en el suelo.

5.3.3.5 Fósforo

Las reservas de fósforo son muy bajas en los dos ecosistemas; (Figura 11) en la caatinga baja el 70.4% del total, está en la fitomasa de igual manera en el ecosistema de tierra firme el mayor reservorio está en la vegetación, 55%, en éste último es importante el contenido de P en el suelo. (El valor en el suelo se refiere a fósforo soluble). Si en tierra firme es mayor el contenido de P en el suelo y mayor la utilización del N, se está apoyando la teoría acerca de que niveles bajos de P limitan la utilización de N y el P sería el elemento limitante del ecosistema.

Las entradas de P en la precipitación son las más bajas de entre todos los elementos, pero se encuentra dentro de los rangos reportados inclusive mundiales (los de Jordan, 1982 se salen completamente de éstos). Por lo tanto este elemento es el que más tarda la vegetación y el ecosistema en acumular.

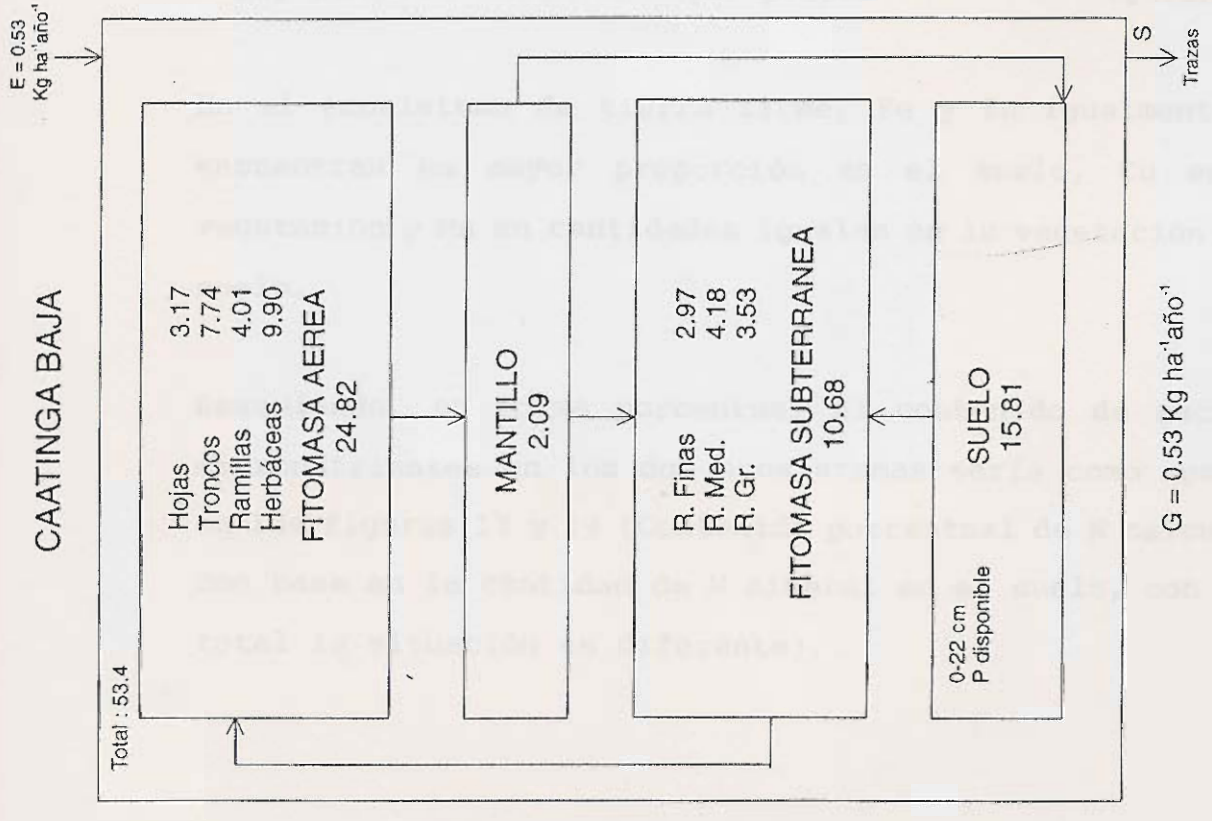
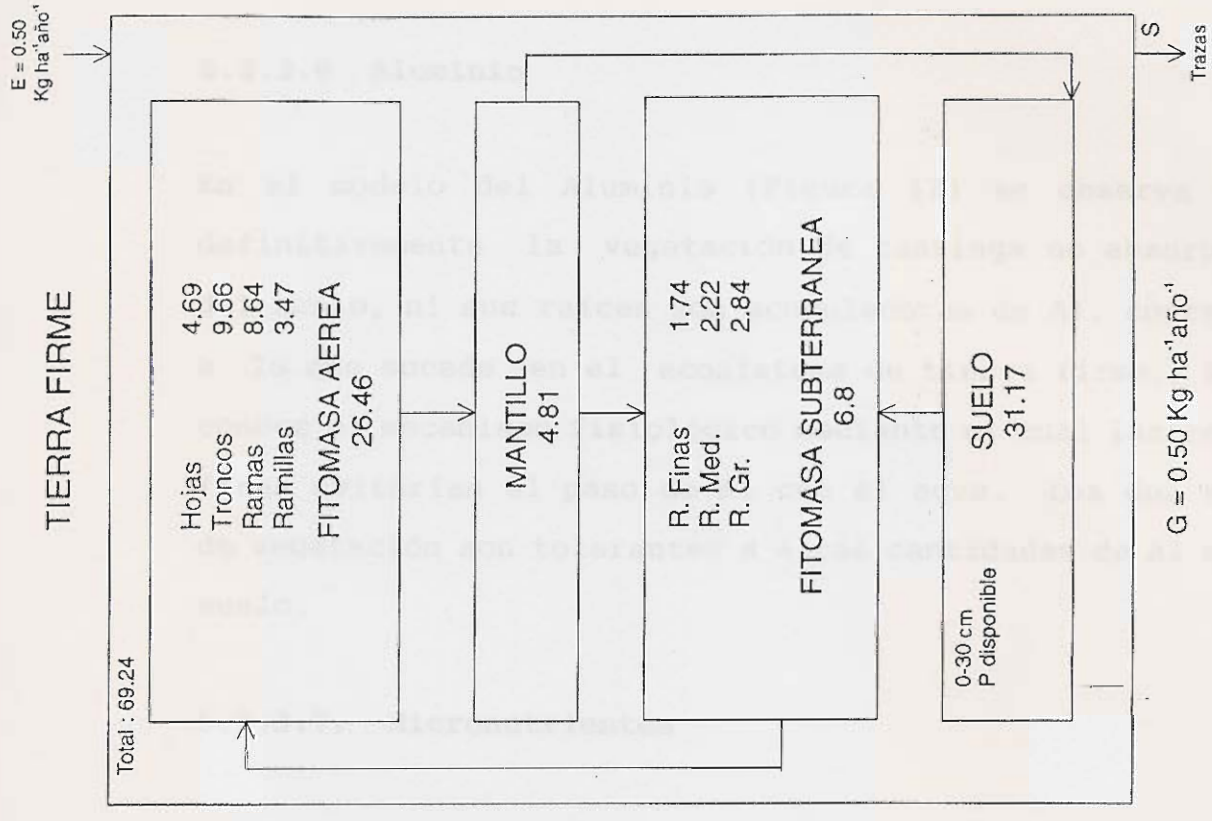


FIGURA :II Contenido de P en los diferentes compartimientos de los ecosistemas (Kg ha⁻¹)

5.3.3.6 Aluminio

En el modelo del Aluminio (Figura 12) se observa como definitivamente la vegetación de caatinga no absorbe Al del suelo, ni sus raíces son acumuladoras de Al, contrario a lo que sucede en el ecosistema de tierra firme. No se conoce el mecanismo fisiológico mediante el cual las raíces finas evitarían el paso de Al con el agua. Los dos tipos de vegetación son tolerantes a altas cantidades de Al en el suelo.

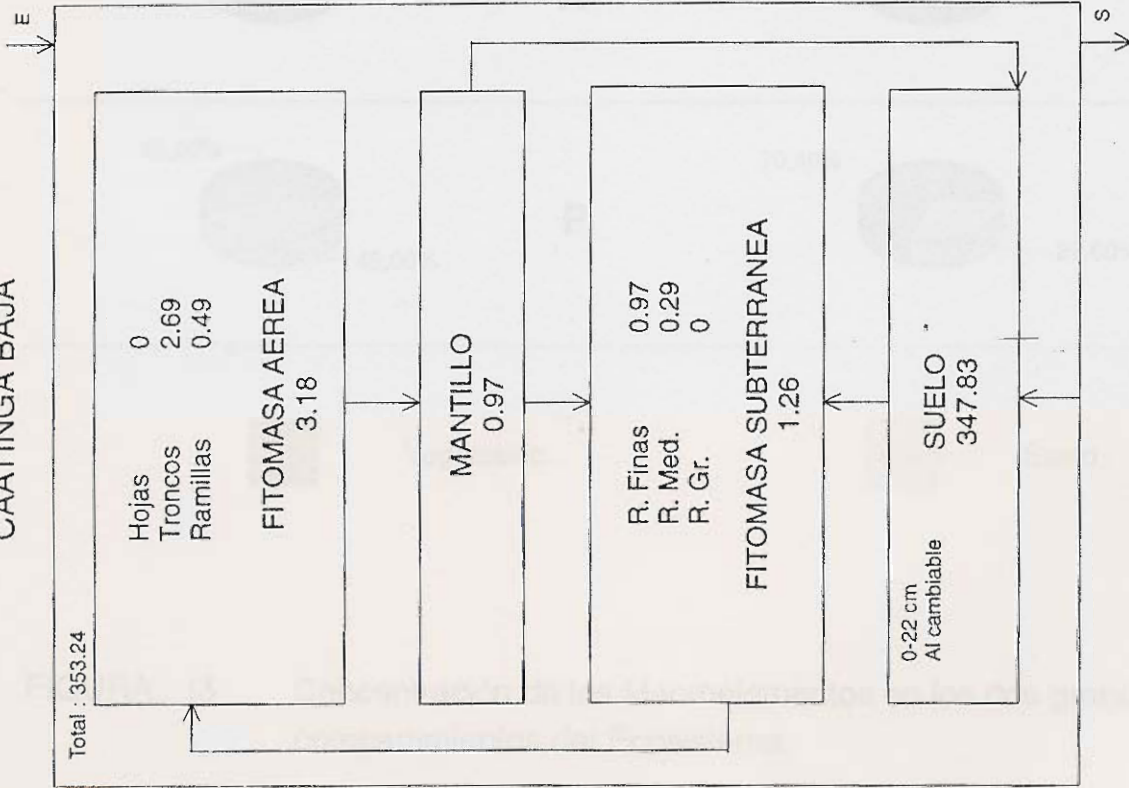
5.3.3.7. Micronutrientes

De los micronutrientes, Fe, Cu y Zn se hallan concentrados en mayor cantidad en el suelo del ecosistema de caatinga baja; el Mn se halla en mayor proporción en la vegetación.

En el ecosistema de tierra firme, Fe y Zn igualmente se encuentran en mayor proporción en el suelo, Cu en la vegetación y Mn en cantidades iguales en la vegetación y el suelo.

Resumiendo, en forma porcentual el contenido de macro y micronutrientes en los dos ecosistemas sería como aparece en las figuras 13 y 14 (Contenido porcentual de N calculado con base en la cantidad de N mineral en el suelo, con el N total la situación es diferente).

CAATINGA BAJA



TIERRA FIRME

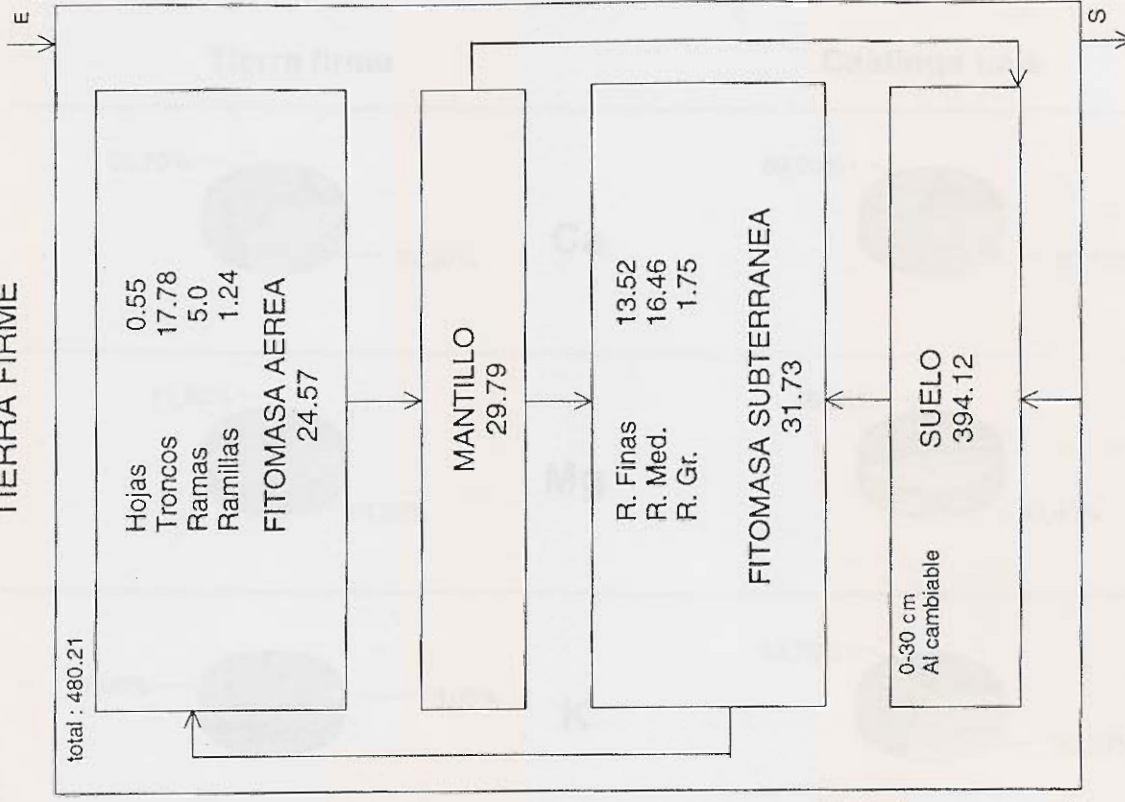
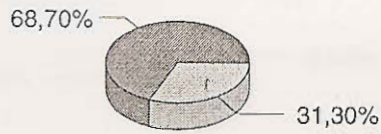


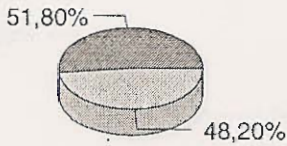
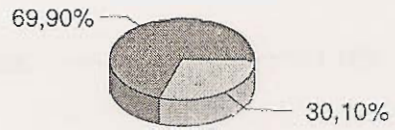
FIGURA :12 Contenido de Al en los diferentes compartimientos de los ecosistemas Kg ha⁻¹)

Tierra firme

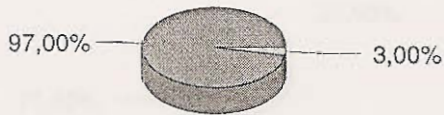
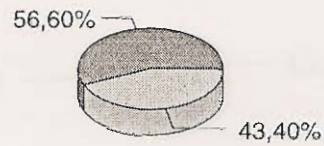
Caatinga baja



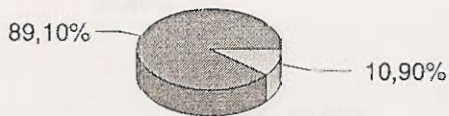
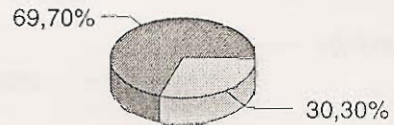
Ca



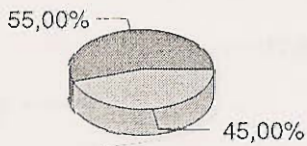
Mg



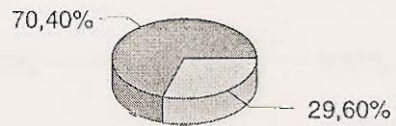
K



N



P



Vegetación

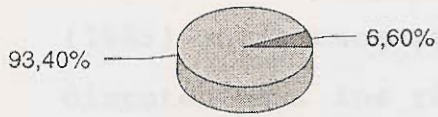


Suelo

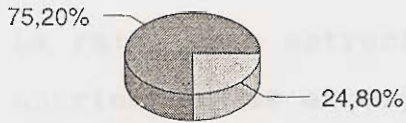
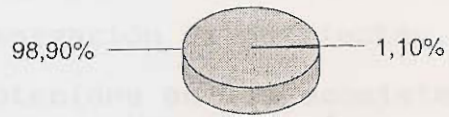
FIGURA : 13 Concentración de los Macroelementos en los dos grandes compartimientos del Ecosistema.

Tierra firme

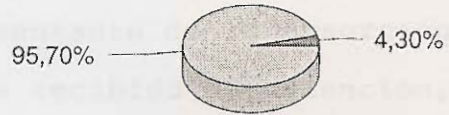
Caatinga baja



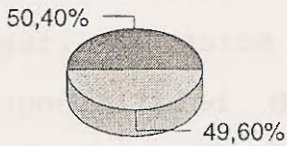
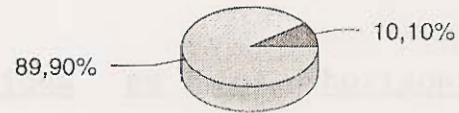
Fe



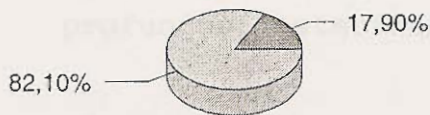
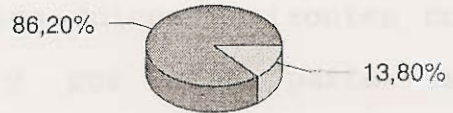
Cu



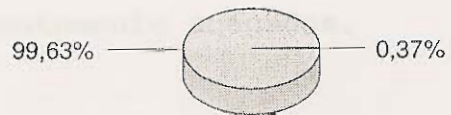
Zn



Mn



Al



Vegetación



Suelo

FIGURA : 14 Concentración de los Microelementos en los dos grandes compartimientos del Ecosistema.

5.3.4. Mecanismos de conservación de nutrientes

Basándonos en Herrera et al (1978), Chapin (1980) y Jordan (1985) sobre mecanismos de conservación de nutrientes, se discuten aquí los resultados obtenidos en los ecosistemas de estudio.

La raíz, como estructura representante de la absorción de nutrientes, es el órgano que ha recibido más atención, al cual todos los investigadores de los ecosistemas amazónicos hacen referencia.

La acumulación de las raíces en los horizontes superficiales del suelo, ricos en materia orgánica, en la caatinga baja puede ser debida a dos causas: en primer lugar, son estos prácticamente los únicos horizontes con disponibilidad de nutrientes y por otra parte las condiciones de anegamiento debido a un alto nivel freático restringen el paso de éstas en los horizontes más profundos, estacional o permanentemente anegados.

En tierra firme, una masa compacta de raíces finas se encuentra en forma abundante sobre el horizonte orgánico - mineral, en contacto con el mantillo, pero igualmente en este ecosistema las raíces se encuentran en los primeros 30 - 35 cm.

La concentración de las raíces cerca de la superficie del suelo es analizada por Jordan (1987) como una ventaja competitiva para obtener los nutrientes liberados durante la descomposición del mantillo, pues esto significa estar cerca de los descomponedores y tener una mejor oportunidad para capturar el elemento recién liberado.

La presencia de endo y ectomicorrizas: la endo micorrización fue estudiada para estos ecosistemas por Benavides (1995); esta fue mayor en el ecosistema de caatinga baja (tanto el porcentaje de infección como el número de esporas). Esto puede ser la respuesta a la gran deficiencia de P en sus suelos, pues la endomicorriza no solo incrementa el área superficial para la absorción de nutrientes por la raíz en condiciones de baja disponibilidad de nutrientes, también solubiliza el P en suelos donde de otra forma este no estaría disponible para las plantas. Esta simbiosis también ha sido catalogada como ventaja competitiva.

El ciclaje directo de nutrientes mantillo-raíz vía endomicorriza ha sido muy discutido por las escasas evidencias sobre las aptitudes saprofíticas de los hongos MVA. Según Janos (1983) la eficiencia encontrada en estos ecosistemas muy pobres en nutrientes en la transferencia entre la materia orgánica y las plantas es el resultado de la estrecha yuxtaposición de estas micorrizas y los

organismos saprofíticos del suelo. Pero basándose en la capacidad de ciertos hongos ectomicorrizicos de descomponer la materia orgánica, se argumenta que las ectomicorrizas sí podrían permitir la existencia de un ciclaje directo de nutrientes.

También se observó la presencia de ectomicorrizas en los ecosistemas de caatinga baja y tierra firme, que no fueron objeto de estudio.

Moyersoen (1993) evaluó la importancia relativa de endo y ectomicorrizas en la caatinga amazónica y concluyó que aunque el costo energético por la existencia de ectomicorrizas es alto, son mayores los beneficios por las características morfológicas, fisiológicas, colonización y protección del hospedador.

El escleromorfismo de las hojas, fue mucho más acentuado en la caatinga baja amazónica, y pareciera estar asociado a la baja disponibilidad de N y P. Las hojas más escleromórficas son menos afectadas por los folívoros; contrariamente, las hojas de las especies del ecosistema de tierra firme no demostraron poseer defensas antiherbívoros, por el contrario y dada las altas cantidades de N contenido en sus hojas la herbivoría es alta.

La retraslocación de nutrientes de las hojas senescentes a las hojas jóvenes y/o ramillas también pudo confirmarse en los dos ecosistemas en estudio. El contenido de nutrientes en las hojas del mantillo siempre fue mucho menor que las hojas en la vegetación, especialmente en los contenidos de K, N y P que son los elementos más móviles. Aunque se puede argumentar que esta baja en nutrientes en el mantillo podría ser ocasionada por lavado, que obviamente también interviene en este resultado, el análisis de hojas recién caídas ha permitido estimar la cantidad de elementos retraslocados.

Las epifilas que comunmente recubren las hojas (musgos, líquenes y algas) están presentes en los dos ecosistemas. A algunos de estos líquenes y algas se les ha atribuido la función de fijar nitrógeno; Jordan et al (1980) han hipotetizado que estas epifilas atrapan nutrientes (Ca, Mg, K, N, P y S) de la precipitación, pues la precipitación que llega al suelo posee menor cantidad de nutrientes que la lluvia antes de atravesar la cubierta vegetal. En Jordan (1987) se citan trabajos que han encontrado que el atrapado de polvo fino, pólen y aerosoles que entran en contacto con las hojas se da por adsorción mediante procesos físicos. Con relación a este mecanismo, la estratificación del bosque juega un papel importante porque el paso de la lluvia es aprovechado hasta su llegada al suelo.

El ángulo erecto de inserción de las hojas en la caatinga baja y las hojas terminadas en punta en los dos ecosistemas de estudio también son consideradas como adaptaciones para minimizar las pérdidas por lavado, por cuanto se reduce el contacto del agua con las hojas (Chapin, 1980). Ese lavado ocurre a partir de los nutrientes inorgánicos conectados en los espacios intercelulares de los tejidos foliares.

El metabolismo del sílice también ha sido considerado como un mecanismo que asegura la entrada de fósforo. Este se presentaría en la caatinga baja. El alto contenido de sílice en la vegetación llevó a relacionarlo con la baja disponibilidad de P en los suelos. La razón por la cual la sílice estaría acumulada en muchas especies tropicales, podría ser la capacidad de los silicatos para reemplazar a los fosfatos ligados al hierro y al aluminio en el suelo, liberando los fosfatos en forma soluble.

Los silicatos excretados a través de las raíces pueden solubilizar los fosfatos unidos a hierro y aluminio y es así como la planta se asegura un continuo, aunque bajo, aporte de P. Como los silicatos son lavados rápidamente en suelos tropicales bien drenados, el almacenaje de sílice en las plantas es un mecanismo importante para asegurar el suministro de fósforo. (Jordan, 1985).

En este trabajo no se hicieron análisis de Si, pero la abundante presencia de cuerpos silíceos en las hojas de las especies de la caatinga baja, la que fue confirmada anatómicamente, (Fresia de Ricardi, Unidad de Botánica, U. de los Andes, Mérida, 1994).

CONCLUSIONES

- La biomasa en la caatinga baja amazónica estudiada, alcanzó las 137.29 t ha⁻¹ oscilando entre 106 y 152.4 t ha⁻¹; la cantidad dependió de la fase estructural de la caatinga; sobre suelos con horizonte orgánico bien desarrollado se estructura un bosque algo más alto y con mayor biomasa.
- En la caatinga baja, más del 70% de la biomasa total corresponde a la biomasa aérea, donde, a su vez, casi el 40% se acumula en el estrato herbáceo, lo que es muy atípico en un ecosistema forestal.
- Las clases diamétricas menores, en los estratos arbustivos y arbóreos, son las que aportan mayor biomasa en la caatinga baja.
- La biomasa de raíces de la caatinga baja no es alta; sin embargo, el estrato herbáceo está representado principalmente por bromeliáceas (Brocchinia hecetioides) que poseen un sistema radical poco desarrollado.

- La fitomasa del mantillo parece ser relativamente alta (casi 10 t ha), debido a su lenta descomposición.
- En tierra firme, la biomasa aérea representa el 85% de la total, la hipógea el 10% y el 5% restante está en el mantillo. El estrato herbáceo no es importante y las clases diamétricas mayores de 20 cm son las que más aportan a la biomasa total.
- La vegetación de la caatinga baja amazónica es de tipo escleromórfico, reflejo posiblemente de las bajas cantidades de P y N disponibles en el suelo. Esta vegetación con bajas concentraciones de nutrientes se estructuró en suelos muy deficientes en P, el que pareciera ser el elemento limitante en los ecosistemas de estudio.
- Los elementos Ca, K, P y Na se encuentran concentrados en mayor cantidad en la vegetación, en los dos ecosistemas, ésto los hace frágiles ya que la posible tala del bosque induce una rápida descapitalización del ecosistema.
- N, Al, Fe y Zn, se encuentran en mayor proporción en el suelo; el Cu y el Mn muestran comportamiento diferente en los dos ecosistemas.

- Ca y Mg, son los únicos elementos que se encuentran en mayor concentración en las especies del ecosistema de caatinga baja amazónica, seguramente por tratarse de elementos estructurales que componen las paredes celulares.
- Como resultado del desarrollo del horizonte orgánico mineral en la caatinga baja, el N total es alto y casi el doble que en tierra firme; sin embargo, el N disponible, posiblemente, es menor en la caatinga baja, como consecuencia de la lenta mineralización en el ambiente hidromórfico de ésta.
- El P disponible contrasta con los demás elementos en cuanto a su acumulación en el suelo. En la caatinga baja es la mitad del de tierra firme, lo que sugiere que es el principal limitante nutritivo del ecosistema.
- A pesar de tener, los suelos de estos dos ecosistemas, altas cantidades de Al intercambiable, el bosque de tierra firme acumula poco en la vegetación y la caatinga baja cantidades insignificantes.
- En la fitomasa aérea de la caatinga, los nutrientes se encuentran en mayor proporción en las hojas y luego en las raíces finas, esto es importante por cuanto son los componentes de la vegetación que más rápido se reciclan.

- Las entradas de nutrientes en las aguas de lluvia son más altas que las salidas del ecosistema en las aguas de drenaje; ésto confirma el balance positivo de nutrientes con una lenta acumulación.

- Los ecosistemas amazónicos sobre suelos oligotróficos de arenas blancas mantienen su balance nutricional gracias al aporte de nutrientes por la precipitación; a mecanismos que conducen a un rápido reciclado de nutrientes, como la concentración de las raíces cerca de la superficie del suelo, la presencia de endo y ectomicorrizas, mediante las cuales logra un ciclo cerrado de nutrientes; la presencia de epífilas, la fijación biológica de N por las leguminosas y el metabolismo del sílice. Otros mecanismos conservan los nutrientes que ya posee el ecosistema como el escleromorfismo de las hojas, el ángulo erecto de inserción de las hojas en la caatinga baja amazónica y la retraslocación de nutrientes en los dos ecosistemas.

Diferencias básicas observadas en el funcionamiento de los dos ecosistemas fueron:

- El ecosistema de caatinga baja amazónica por presentar condiciones hidromórficas y por lo tanto una lenta mineralización del mantillo, retiene los nutrientes en forma orgánica por mayor tiempo comparativamente con el

ecosistema de tierra firme; parece ser que en el corto período de baja precipitación, cuando baja el nivel freático, el ecosistema funciona más eficientemente.

- En cuanto a los mecanismos de conservación de nutrientes, aunque las hojas en ninguno de los ecosistemas poseen estructuras anatómicas que eviten la pérdida de estos por lavado, en la caatinga baja se pierde el doble comparativamente con el ecosistema de tierra firme; en el ecosistema de tierra firme no existen mecanismos antiherbívoros y dados los altos contenidos de N de las hojas se presenta allí una alta herbivoría que no es observada en la caatinga baja con hojas escleromórficas y más bajos contenidos de N.

BIBLIOGRAFIA

- Acevedo, D (1994) Metodologías para la determinación de N en materiales ecológicos. Taller Seminario. Mérida.
- Aldred, A.H. and I. S. Alemdag (1988) Guidelines for Forest Biomass Inventory. Petawawa National Forestry Institute. Canadian Forestry Service. 134 p.
- Alvim, P de T. (1978) Perspectives of agricultural production in the Amazon Region. Interciencia 3 (4):243-251.
- Amthor, J. (1986) An estimate of the "cost" of nutrients leaching from forest canopies by rain. New Phytologist 102, 359-364.
- Anderson, A. B. (1981) White - sand Vegetation of Brazilian Amazonia. Biotropica 13 (3):199-210.
- Ballesteros, M. (1993) Análisis de la biomasa y el inventario de nutrientes en ecosistemas naturales intervenidos y poco intervenidos. IGAC (ed.) Aspectos Ambientales para el Ordenamiento Territorial del Occidente del Departamento de Caquetá. VI A Sección 3, 479 - 527 pp.
- Benavides, L (1985) Ocurrencia y cuantificación de la micorriza vesículo-arbuscular (MVA) en suelos bajo diferentes formaciones vegetales. INPA II. IGAC (En revisión para publicación).
- Bongers, F., et al (1985) Phytomass structure of natural plant communities on spodosols in southern Venezuela: the Bana woodland. Vegetatio 63: 13-34.
- Brunig, E.F. (1980) Structure and function of a tropical rainforest in the Amazon MAB-Ecosystem Project at San Carlos de Rio Negro: 5. Structure-site relationship and growth simulation models. Tropical Ecology & Development. 33-45 pp.

- Chapin, F.S. (1980) The mineral nutrition of wild plants. Ann.Rev. Ecol.Syst. 11 : 233 - 260
- Cleef, A.M. y J.F. Duivenvoorden (1994) Phytogeographic analysis of a vascular species sample from the Araracuara sandstone plateau, Colombian Amazonia. Mém. Soc. Biogéogr. (3eme serie) IV: 65-81.
- Cooper, A. (1979) Muri and white sand savannah in Guyana, Surinam and French Guiana. Specht, R.L. (ed.) Heathland and Related Shrublands . Ecosystems of the world 9A. Elsevier Scient Publ. Co. Amsterdam. 471-482 pp.
- Correa, A (1985) Estudio de la materia orgánica en ecosistemas naturales y agroecosistemas indígenas. Proyecto INPA II. IGAC (en revisión para publicación).
- Cuenca, G y R. Herrera (1987) Ecophysiology of aluminium in terrestrial plants growing in acid aluminium rich tropical soils. Annales de la Societé Royale Zoologique de Belgique. 117. suppl 1.
- Cuenca, G., et al (1990) Aluminium tolerance in trees of a tropical cloud forest. Plant and Soil. 125, 169-175.
- Cuenca, G., et al (1991) Distribution of aluminium in accumulator plants by X-ray microanalysis in Richeria grandis Vahl leaves from a cloud forest in Venezuela. PLant cell and Environment 14,437-441.
- Cuevas, E. (1987) Perfil nutricional de la vegetación de turberas en el Macizo de Chimantá, Edo. Bolívar, Venezuela. Acta Científica Venezolana 38:366-375.
- Cuevas, E. y E. Medina (1986) Nutrient dynamics within Amazonian forest ecosystems. I. Nutrient flux in fine litter fall and efficiency of nutrient utilization. Oecologia 68: 466 - 472
- Cuevas, E. y E. Medina (1988) Nutrient dynamics within Amazonian forest. II. Fine root growth, nutrient availability and leaf litter decomposition. Oecologia 76: 222- 235.
- De Angelis, D.L. (1980) Energy flow, nutrient cycling, and ecosystem resilience. Ecology 61 (4): 764-771.

- De Las Salas, G. (1987) Suelos y Ecosistemas Forestales con Énfasis en América Tropical. IICA. San José, Costa Rica. 450 p.
- Dickinson, R. (1987) The Geophysiology of Amazonia. Vegetation and Climate Interaction. Interscience Publication John Wiley and Sons. USA. 526 p.
- Duivenvoorden, J. F. y J. M. Lips (1993) Ecología del Paisaje del Medio Caquetá. TROPENBOS. 39-40 p.
- Duivenvoorden, J. F. y A.M. Cleef (1994) Amazonian savanna vegetation on the sandstone plateau near Araracuara, Colombia. Phytocoenologia 24, 197-232
- Duvigneaud, P. (1981) La Síntesis Ecológica. Editorial Alhambra. Madrid. 299 p.
- Fassbender, H. y E. Bornemiza (1987) Química de Suelos con énfasis en suelos de América tropical. IICA. Costa Rica pág. 348 - 351.
- Ferri, M. (1960) Contribution to the knowledge of the ecology of the Río Negro Caatinga. (Amazon). Bull. Res. Council. of Israel. 8D. 195 - 208 p.
- Fittkau, E.J. and H. Klinge (1973) On biomass and trophic structure of the Central Amazonian Rain Forest Ecosystem. Biotrópica 5 (1): 2-14.
- Franco, A.A. (1982) Plant assimilation and nitrogen cycling. Plant and soil 67, 1-13.
- Franco, W. y N. Dezzeo (1993) Soils and soil water regime in the terra firme - caatinga forest complex near San Carlos de Río Negro, Amazon Territory, Venezuela. SADE, Amazonas. (sin publicar) 20 pg.
- Franken, W. et al. (1982) Interceptacao das precipitacoes em floresta amazonica de terra firme. Supl. Acta Amazónica 12 (3) : 15-22
- Furch, K. (1984) Water chemistry of the Amazon basin : The distribution of chemical elements among freshwaters . Sioli, H (ed.) The Amazon . Limnology and landscape of a mighty tropical river and its basin. 167 - 199 p.

- Furch, K., et al (1982) Unusual chemistry of natural waters from the Amazon Region. Acta Científica Venezolana 33: 269 - 273.
- Galiano, F. (1991) Análisis de Plantas, Metodología. Sociedad Colombiana de Ciencia del Suelo (ed.) Fundamentos para la Interpretación de Análisis de Suelos, Plantas y Aguas para Riego. Bogotá. 287-304 p.
- Galloway, J.N. et al. (1982) The composition of precipitation in remote areas of the world. Journal of Geophysical Research. 87 (11) : 8771 - 8786
- Golley, F.B. et al. (1975) Mineral Cycling in a Tropical Moist Forest Ecosystem. University of Georgia Press. Athens. 248 pp.
- Golley, F., et al. (1980)a. Biogeochemistry of tropical forest: 2. The frequency distribution and mean concentration of selected elements near San Carlos de Rio Negro Venezuela. Tropical Ecology 21 (1) : 71-80.
- Golley, F., et al. (1980)b. Biogeochemistry of Tropical Forest : 1. The frequency distribution and mean concentration of selected elements in a forest near Manaus, Brasil. Tropical Ecology, 21 (1) : 59-70.
- Grimm, U. y H. W. Fassbender (1981) Ciclos biogeoquímicos en un ecosistema forestal de los Andes occidentales de Venezuela. I. Inventario de las reservas orgánicas y minerales. Turrialba, 31. (1) 27-36.
- Haridasan, M. (1987) Distribution and mineral nutrition of aluminium-accumulating species in different plant communities of the cerrado region of central Brazil. Bioproductividad de las sabanas IVIC. Venezuela.
- Harrison, A.F., et al. (1990) Nutrient Cycling in Terrestrial Ecosystems. Elsevier Applied Science. 453 pp.
- Herrera, R. et al. (1978) Amazon ecosystems their structure and functioning with particular emphasis on nutrient. Interciencia 3 (4) 223-232.
- Huber, Otto. (ed.) (1992) El Macizo de Chimantá. Escudo de Guayana. Un ensayo ecológico tepuyano. Oscar Todtmann Editores.

- Hueck, Kurt (1978) Los Bosques de Sudamérica. Ecología, composición e importancia económica. Sociedad Alemana de Cooperación Técnica, Ltda (G.T.Z.) República Federal Alemania. (Traducción).
- Hurtado, M. H. (1987) Caracterización Agroclimática de Colombia. HIMAT. Subdirección de Estudios e Investigaciones. Bogotá.
- IGAC (1990) Métodos Analíticos del Laboratorio de Suelos. Subdirección Agrológica. Bogotá.
- IGAC, (1992) Estudio General de suelos de la parte central del Departamento de Vaupés. (En revisión para publicación)
- Jordan, C. (1978) Stem flow and nutrient transfer in a tropical rain forest. OIKOS 31: 257-263.
- Jordan, C. (1980) Nutrient leaching from agroecosystems in the Amazon basin, and implications for recovery of the forest. Tropical Ecology & Development. 553-559 pp.
- Jordan, C. (1982) The nutrient balance of an Amazonian rain forest. Ecology 63 (3) :647-654.
- Jordan, C. (1985) Nutrient Cycling in Tropical Forest Ecosystem. Principles and their application in management and conservation. Chichester, New York, John Wiley & Sons. 190 p.
- Jordan, C.(ed)(1987) Amazonian rain forest ecosystem. Disturbance and Recovery. Springer-Verlag. 133 p.
- Jordan, C., W. Caskey (1982) The nitrogen cycle in a "Terra Firme" rainforest on oxisol in the Amazon territory of Venezuela. Plant and Soil 67, 325 - 332.
- Jordan, C., et al (1980) Nutrient scavenging of rainfall by the canopy of an Amazonian Rain Forest. Biotropica 12 (1): 61-66
- Jordan, et al (1982) The nitrogen cycle in a "Tierra Firme" Rain Forest in the Amazon Territory of Venezuela. Plant and Soil 67, 325-332.
- Jordan, C. and R. Herrera. (1981) Tropical rain forest : are nutrients really critical?. The American Naturalist. 117 (2): 167-180.

- Jordan, C. F., J. Heuvellop (1981) The water budget of an Amazonian rain forest. Acta Amazonica 11 (1) : 87-92.
- Jordan, C. y J.R.Kline (1972) Mineral Cycling : some basic concepts and their application in a tropical Rain Forest. Ann. Rev. Ecol. System. 3, 33-50
- Jordan, C.y N. Stark (1978) Retención de nutrientes en la estera de raíces de un bosque pluvial amazónico. Acta Científica Venezolana 29(4):263-267.
- Jordan, C., et al. (1979) Nitrogen conservation in a tropical rain forest. Oecologia 39, 123-128.
- John, T.V.St. and C.Uhl (1983) Mycorrhizae in the rain forest at San Carlos de Rio Negro, Venezuela. Acta Científica Venezolana. 34 :233-237.
- Kauffman, et al. (1988) Fire in the Venezuelan Amazon 1: Fuel biomass and fire chemistry in the evergreen rainforest of Venezuela. OIKOS 53 : 167-175.
- Klinge, H. (1973) Biomasa y materia orgánica del suelo en el ecosistema de la pluviselva centro-amazónica. Acta Científica Venezolana 24 :174-181.
- Klinge, H. (1976) Root mass estimation in lowland tropical rain forest of central Amazonia, Brasil. IV. Nutrients in fine roots from latosols. Tropical Ecology. 17 : 79-88.
- Klinge, H. (1978) Studies on the ecology of Amazon caatinga forest in southern Venezuela. 2. Biomass dominance of selected tree species in the Amazon caatinga near San Carlos de Rio Negro. Acta Científica Venezolana 29(4): 258-262.
- Klinge, H. y R. Herrera (1978) Biomass studies in Amazon caatinga forest in southern Venezuela. 1. Standing crop of composite root mass in selected stands. Tropical Ecology. 19 (1): 93 - 110
- Klinge, H. y R. Herrera (1983) Phytomass structure of natural plant communities on spodosol in Southern Venezuela: The tall Amazon Caatinga forest. Vegetatio 53: 65- 84.

- Klinge, H. and E. Medina (1979) Río Negro caatingas and campinas, Amazonas states of Venezuela and Brasil. Specht, R. L. (ed.) Heathland and Related Shrublands. Ecosystems of the World. 9 A. Elsevier Scient Publ. Co. Amsterdam. Pag. 483-488
- Klinge, H, et al. (1977) Studies on the ecology of amazon caatinga forest in southern Venezuela. Acta Científica Venezolana 28 (4): 270-276.
- Leopoldo, P. et al. (1982) Estimativa de evapotranspiracao de floresta amazonica de terra firme. Supl. Acta Amazónica 12 (3) : 23 - 28.
- Loneragan, J. F. (1975) The availability and absorption of trace elements in soil - plant systems and their relation to movement and concentrations of trace elements in plants. Nicholas, D. J. y A. Egon (ed.) Trace Elements in Soil - Plant - Animal Systems. Academic Press. 109 - 134 pp.
- Macedo, M. y G. Prance (1978) Notes on the vegetation of Amazonia II. The dispersal of plants in Amazonian white sand campinas: The campinas as functional island. Britonia 30:203-215.
- Medina, E. (1978) El futuro de la cuenca amazónica. Interciencia 3 (4):196-199.
- Medina, E. (1983) Adaptation of tropical trees to moisture stress. Tropical Rain Forest Ecosystems. Golley, F.B. ed. 225-237 pp.
- Medina, E. y E. Cuevas (1989) Patterns of nutrient accumulation and release in Amazonian forest of the upper Rio Negro basin. Proctor, J. (ed.) Mineral Nutrients in Tropical Forest and Savanna Ecosystems. 217-240.
- Medina, E., et al. (1990) Sclerophylly and oligotrophic environments: Relationships between leaf structure, mineral nutrient content, and drought resistance in tropical rain forest on the upper Río Negro Region. Biotropica 22 (1):51-64.
- Medina, E., et al. (1978) Significance of leaf orientation for leaf temperature in an amazonian sclerophyll vegetation. Radiation and environmental Biophysics. 15, 131 - 140.

- Moyersoen, B. (1993) Ectomicorrizas y micorrizas vesículo - arbusculares en Caatinga Amazónica del Sur de Venezuela. Scientia Guianae (3) : 81 p.
- Nambiar, E. K. J. (1975) Mobility and Plant uptake of micronutrients in relation to soil water content. Nicholas, D. J. D. y A. Egon (ed.) Trace elements in Soil-Plant-Anymal Systems. Academic Press. 151-163 p.
- Overman, J. P., et al. (1994) Evaluation of regression model for above-ground biomass determination in Amazon rainforest. Journal of Tropical Ecology 10: 207-218.
- Ortega, D (1989) Tabla para interpretación de análisis químicos. IGAC.
- Paolini, J.E. (1980) Caracterización de las sustancias húmicas extraídas de suelos típicos del bosque húmedo tropical de San Carlos de Río Negro. Acta Científica Venezolana 31 : 415-420.
- Parker, G. G. (1983) Troughfall and stemflow in the forest nutrient cycle. Advances in Ecological Research 13 : 58-120.
- Peace, W. J. H. and F. D. Macdonald (1981) An investigation of the leaf anatomy, foliar mineral levels, and water relations of trees of a Sarawak Forest. Biotropica 13 (2): 100-109.
- Pinzón, A. (1995) Evaluación y comportamiento de las propiedades físicas del suelo. Proyecto INPA II. IGAC (En revisión para publicación).
- Poels, R. L. H. (1987) Soils, Water and nutrients in a forest ecosystem in Suriname. Agricultural University, Wageningen, The Netherlands. 253 pp.
- Prance, G. (1978) The origen and evolution of the Amazon flora. Interciencia. 3 (4): 207 - 222.
- Prance, G. and O.R. Schubart (1978) Notes on the vegetation of Amazonia. I. A preliminary note on the origin of the open white sand campinas of the lower Rio Negro. Brittonia 30: 60-63
- PRORADAM (1979) La Amazonia Colombiana y sus Recursos. Proyecto Radargramétrico del Amazonas. IGAC. Bogotá. 590 pp. 4 tomos de planchas temáticas.

- Proyecto Radambrasil (1976). Levantamiento de Recursos Naturales Vol. 11. Ministerio de Minas y Energía. Departamento Nacional de Producción Mineral. Pag. 282-285.
- Pulido, C. y D. Malagón (1994) Estudio genético y taxonómico de suelos y su relación con el manejo de las tierras. Proyecto Investigaciones para la Amazonia, INPA II. (Estudio Diagnóstico sobre el Medio Biofísico y Socioeconómico como base para el Ordenamiento Territorial del municipio de Mitú, Departamento del Vaupés). Segundo informe de avance.
- Richards, P.W. (1957) The Tropical Rain Forest. An Ecological Study. University Press, Cambridge, 450 p.
- Rodin, L. E., N. I. Basilevic (1968) World distribution of plant biomass. Eckardt, F.E. (ed.) Functioning of terrestrial ecosystem at the primary production level. Proceeding of the Copenhagen Symposium. UNESCO.
- Rodríguez, L. (1989) Consideraciones sobre la biomasa, composición química y dinámica del bosque pluvial tropical de colinas bajas. Bajo Calima, Buenaventura, Colombia. Serie CONIF- Holanda, (16). 36 p. Bogotá.
- Rodríguez, W. (1961) Aspectos fitosociológicos das catingas do Rio Negro. Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi; Botanica (15) : 1-41.
- Rosswall, T. (1982) Microbiological regulation of the biogeochemical nitrogen cycle. Plant and Soil 67, 15-34.
- Salamanca, S. (1983) La vegetación de la Orinoquia Amazonia. Fisiografía y formaciones vegetales. Colombia Geográfica. X (2): 5-31. IGAC, Bogotá.
- Salati, E. (1987) The forest and the hydrological cycle. Dickinson, R. (ed.) The Geophysiology of Amazonia. Vegetation and Climate Interactions. Interscience Publ. John Wiley and sons. USA. pg. 273-296.
- Salati, E., et al. (1978) Origem e distribuicao das chuvas na Amazonia. Interciencia 3 (4): 200 -205
- Salati, E. et al. (1982) Regional gains and losses of nitrogen in the Amazon basin . Plant and Soil 67, 367-376.

- Saldarriaga, G. et al. (1988) Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. Journal of Ecology. 76: 938 - 958.
- Sarmiento, G., et al. (1985) Adaptive strategies of woody species in Neotropical Savannas. Biol.Rev. 60, 315 - 355.
- Sarmiento, G. (1990) Ecología comparada de ecosistemas de sabanas en América del Sur. Sarmiento, G (ed) Las sabanas americanas aspectos de su biogeografía y utilización. CIELAT Mérida, Venezuela.
- Sobrado, M. A. y E. Medina (1980) General morphology, anatomical structure, and nutrient content of sclerophyllous leaves of the "bana" vegetation of Amazonas. Oecologia 45 : 341-345.
- Specht, R. L. (1979) (ed.) Heathland and Related Shrublands. Ecosystems of the World. 9A. Elsevier Publ. Co. Amsterdam. 471 - 481 p.
- Stark, N. (1969) Direct nutrient cycling in the Amazon basin. Idrobo, J. (ed.) II Simposio y Foro de Biología Tropical. Resúmenes. 496pp.
- Stark, N. and C. Jordan (1978) Nutrient retention by the root mat of an Amazonian rain forest. Ecology 59 (3):434 - 437.
- Stark, N. y M. Spratt, (1977) Root biomass and nutrient storage in rain forest oxisol near San Carlos de Río Negro. Tropical Ecology 18: 1-10.
- Steubing, L. (1965) Pflanzenökologisches Praktikum. 262 p. Berlín, Hamburg.
- Takeuchi, M. (1960) A estrutura da vegetacao na Amazonia. III. A mata da campina na regio do Rio Negro. Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi; Botanica.(8): 1 -13.
- Uhl, Christopher (1982) Tree dynamics in a species rich tierra firme forest in Amazonia, Venezuela. Acta Científica Venezolana 33: 72-77.
- Uhl, et al (1982) Ecosystem recovery in Amazon caatinga forest after cutting, cutting and burning, and bulldozer clearing treatments. Oikos 38:313-320.

- Uhl, J. B. Kauffman and D. L. Cummings. (1988) Fire in the Venezuelan Amazon 2. Environmental condition necessary for forest fires in the evergreen rainforest of Venezuela. OIKOS 53:176-184.
- Uhl, C. and C. Jordan (1984) Succession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in Amazonia. Ecology 65 (5): 1476-1490.
- UNESCO, PNUMA, FAO (1980) Ecosistemas de los bosques tropicales. Investigaciones sobre los recursos naturales. XIV. Barcelona. Parte I. 324 p.
- Ungemach, H. (1969) Chemical rain water studies in the Amazon region. Idrobo, J. (ed.) II Simposio y Foro de Biología Tropical. Resúmenes. 496 p.
- Useche, L.E. et al (1995). Estudio de la vegetación natural y su relación con el suelo. INPA II. IGAC. (En revisión para publicación).
- Van Wambeke, A. (1978) Properties and potentials of soils in the Amazon Basin. Interciencia 3 (4) :233-241.
- Vitousek, P. (1982) Nutrient cycling and nutrient use efficiency . The American Naturalist 119 :553-572.
- Vitousek, P. M. (1984) Litterfall, nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forest. Ecology 65 (1):285-298.
- Vitousek, P. M. and R.L. Sanford, Jr. (1986) Nutrient cycling in moist tropical forest. Ann. Rev. Syst. 17: 137-167.
- Woolhouse, H. W. (1983) Toxicity and Tolerance in the responses of Plant Metals. Enciclopedia of Plant Physiology. New Series 12 C. Springer - Verlag. 246 - 300 pp.
- Zuluaga, D. y C. Chamorro (1995) Las comunidades meso y macroedafofaunísticas. Proyecto INPA II. IGAC. (En revisión para publicación).

Tabela 1. Características de 1000 indivíduos da população de *Chironomus tentaculatus* (Diptera: Chironomidae).

Indiv.	Sexo macho						Sexo fêmea					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
101	0,3	0,2	0,4	0,5	0,3	0,2	0,4	0,3	0,2	0,4	0,3	0,2
102	0,2	0,3	0,4	0,5	0,3	0,2	0,4	0,3	0,2	0,4	0,3	0,2
103	0,3	0,2	0,4	0,5	0,3	0,2	0,4	0,3	0,2	0,4	0,3	0,2
104	0,4	0,3	0,5	0,6	0,4	0,3	0,5	0,4	0,3	0,5	0,4	0,3
105	0,5	0,4	0,6	0,7	0,5	0,4	0,6	0,5	0,4	0,6	0,5	0,4

Tabela 2. Características de 1000 indivíduos da população de *Chironomus tentaculatus* (Diptera: Chironomidae).

Indiv.	Sexo macho						Sexo fêmea					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
201	0,3	0,2	0,4	0,5	0,3	0,2	0,4	0,3	0,2	0,4	0,3	0,2
202	0,2	0,3	0,4	0,5	0,3	0,2	0,4	0,3	0,2	0,4	0,3	0,2
203	0,3	0,2	0,4	0,5	0,3	0,2	0,4	0,3	0,2	0,4	0,3	0,2
204	0,4	0,3	0,5	0,6	0,4	0,3	0,5	0,4	0,3	0,5	0,4	0,3
205	0,5	0,4	0,6	0,7	0,5	0,4	0,6	0,5	0,4	0,6	0,5	0,4

TABLA 1. Caracterización química de los suelos *Arenic Alaquods*, unidad cartográfica Complejo Karanal.

Prof. (cm.)	Granulometría					pH 1:1	CIC	Cationes de cambio (me/100 gr.)					Sb	SAI	P ppm	N %
	%			Text	% C											
	A	L	Ar					Ca	Mg	K	Na	Al				
0-15	63.1	28.9	8.0	FA	9.55	3.5	26	0.2	0.2	0.1	0.04	2.9	2.7	80.6	5	0.42
15-22	94.2	3.2	2.6	A	1.2	4.2	3.2	0.2	0.2	0.04	0.04	0.4	15.6	44.4	2.5	0.07
22-39	97.1	2.5	0.4	A	0.19	4.5	2.0	0.2	0.2	0.04	0.04	0.2	25.0	28.6	2.0	0.02
39-70	96.5	3.4	0.1	A	0.09	4.8	1.6	0.2	0.2	0.04	0.04	0.2	31.3	28.6	2.0	0.01
70-100	96.0	2.9	1.1	A	0.12	4.9	1.6	0.2	0.2	0.04	0.04	0.2	31.3	28.6	1.0	.01

TABLA 2. Caracterización química de los suelos *Petroferric Acroperox* unidad cartográfica Complejo Mitú.

Prof. (cm.)	Granulometría					pH 1:1	CIC	Cationes de Cambio (me/100g)					SB	SAI	P ppm	N %
	%			Text	% C											
	A	L	Ar					Ca	Mg	K	Na	Al				
0-12	70.0	8	22	FArA	0.78	4.0	8.4	0.2	0.2	0.01	0.02	0.4	4.8	50	8	0.14
12-30	38	12	50	Ar	0.79	4.5	9.3	0.2	0.2	0.04	0.02	0.2	4.3	33	6	0.10
30-70	38	12	50	Ar	0.70	4.8	7.5	0.2	0.2	0.01	0.1	0.2	6.7	28	5	
70-140	38	12	50	Ar	0.51	5.1	6.3	0.2	0.2	0.01	0.05	0.2	6.3	33	5	

TABLA 3. Algunos aspectos físicos de los suelos en estudio (Pinzón, 1995)

UNIDAD TAXONOMICA	PROFUNDIDAD (cm)	DENSIDAD REAL	DENSIDAD APARENTE	HUMEDAD VOLUMETRICA (kPa)							HUMEDAD EN CAMPO
				1.01	10.13	30.39	101.3	506.5	1013.0	1519.5	
%											
Complejo Mitú (Petroferric haploperox)	00-12	2.75	1.16	40.23	23.32	21.36	19.40	16.89	16.22	15.60	*85-63
	12-30	2.70	1.21	44.45	35.55	31.27	27.86	23.95	22.73	19.79	*72-55
	30-70	2.80	1.23	47.74	34.94	30.11	26.51	23.36	18.71	17.72	*67-42
	70-85										
Complejo Karanal (Duric alaquods)	00-12	1.80	1.14	39.79	25.56	17.11	10.78	5.91	4.75	4.09	*251-215
	12-30	2.84	1.30	29.09	10.89	7.24	4.63	2.54	2.02	1.69	* 95-83

* Datos tomados en este trabajo, época de alta y baja precipitación respectivamente

TABLA 4. Concentración promedio de bioelementos en el material vegetal del ecosistema de caatinga baja amazónica

COMPARTIMIENTO	COMPONENTES	Ca	Mg	K	Na	N	P	Al	Fe	Cu	Zn	Mn
		%							P.P.M.			
PARTE AEREA	HOJAS	0.56	0.224	0.48	0.065	0.895	0.05	0	72.00	2.60	8.64	179.43
		(0.063)	(0.026)	(0.060)	(0.0028)	(0.094)	(0.0032)		(10.9)	(0.531)	(3.88)	(46.51)
		0.64	0.23	0.55	0.061	0.978	0.058	0	45.6	2.71	5.57	89.28
		(0.16)	(0.026)	(0.106)	(0.0013)	(0.16)	(0.011)		(4.35)	(0.52)	(2.07)	(30.9)
	TRONCO	0.30	0.048	0.062	0.046	0.253	0.016	0.0066	22.74	5.92	10.38	50.66
		(0.059)	(0.006)	(0.0057)	(0.0012)	(0.0688)	(0.0049)	(0.00159)	(4.79)	(1.18)	(4.77)	(10.8)
		0.33	0.069	0.091	0.05	0.196	0.019	0.00001	32.16	0.33	6.35	42.76
		(0.133)	(0.011)	(0.021)	(0.0023)	(0.0518)	(0.011)	(0.00004)	(2.31)	(0.19)	(1.29)	(17.17)
	RAMILLAS	0.32	0.073	0.086	0.05	0.228	0.0046	0.00377	40.38	0.53	5.01	56.02
		(0.61)	(0.015)	(0.016)	(0)	(0.033)	(0.046)	(0.00068)	(3.96)	(0.107)	(1.13)	(3.32)
		0.38	0.073	0.119	0.05	0.21	0.031	0.0052	31.49	0.998	0	42.44
		(0.10)	(0.010)	(0.023)	(0)	(0.029)	(0.010)	(0.0016)	(1.66)	(0.13)	(0)	(10.82)
PARTE HIPOGEA	RAICES GRUESAS	0.40	0.40	0.34	0.06	1.70	0.05	0	78.00	0	1	0
		(0.056)	(0.021)	(0.0035)	(0.0035)	(0)	(0)	(0)	(4.26)	(0)	(0)	(0)
		0.44	0.12	0.15	0.05	0.47	0.03	0	15.00	0	8.67	115.30
		(0.068)	(0.035)	(0.053)	(0.0013)	(0.077)	(0.012)	(0)	(11.05)	(0)	(3.54)	(20.73)
	RAICES MEDIANAS	0.51	0.14	0.20	0.05	0.54	0.04	0.0028	82.63	2.2	28.7	5.4
		(0.05)	(0.021)	(0.020)	(0)	(0.0043)	(0.0034)	(0.0010)	(15.69)	(0.36)	(1.16)	(4.82)
		0.50	0.15	0.18	0.05	0.46	0.04	0	47.66	0	14.8	133.25
		(0.072)	(0.014)	(0.028)	(0.0027)	(0.039)	(0.005)	(0)	(6.25)	(0)	(3.41)	(15.33)
	RAICES FINAS	0.28	0.15	0.18	0.05	0.64	0.04	0.013	115.40	2.00	39.60	119.70
		(0.012)	(0.010)	(0.021)	(0.0027)	(0.024)	(0.0027)	(0.0025)	(9.07)	(0.16)	(6.49)	(18.93)
		0.21	0.18	0.24	0.07	0.52	0.04	0	133.50	0	20.76	393.20
		(0.014)	(0.018)	(0.027)	(0.0057)	(0.061)	(0.0027)	(0)	(19.0)	(0)	(1.06)	(99.01)
SUELO	MANTILLO	0.37	0.080	0.024	0.042	0.685	0.0193	0.01	88.25	0	8.58	59.28
		(0.03)	(0.02)	(0.0036)	(0.0017)	(0.0067)	(0.00048)	(0.0034)	(12.82)		(1.60)	(16.38)
		0.59	0.093	0.034	0.044	0.658	0.0215	0.013	90.11	0	11.00	134.26
		(0.11)	(0.023)	(0.0057)	(0.0017)		(0.0012)	(0.00209)	(22.09)		(1.30)	(33.35)

Error estandar ()
 Epoca alta precipitación
 Epoca baja precipitación

TABLA 5. Concentración promedio de bioelementos en el material vegetal del ecosistema de tierra firme

COMPARTIMIENTO	COMPONENTES	Ca	Mg	K	Na	N	P	Al	Fe	Cu	Zn	Mn
		%							P.P.M.			
PARTE AEREA	HOJAS	0.304	0.129	0.889	0.06	2.13	0.0806	0.0094	84.04	4.62	8.34	118.79
		(0.020)	(0.0069)	(0.122)	(0.0013)	(0.14)	(0.038)	(0.0049)	(5.55)	(1.06)	(2.17)	(22.35)
		0.227	0.114	0.75	0.066	2.137	0.086	0.0013	59.96	4.94	41.18	18.43
	TRONCO	(0.030)	(0.0079)	(0.13)	(0.0018)	(0.17)	(0.010)	(0.00037)	(3.87)	(0.76)	(9.72)	(6.53)
		0.11	0.029	0.13	0.050	0.275	0.0082	0.0151	59.41	1.38	4.93	32.23
		(0.011)	(0.0053)	(0.0195)	(0.0016)	(0.023)	(0.0013)	(0.0048)	(7.81)	(0.61)	(1.24)	(8.17)
	RAMAS	0.12	0.028	0.12	0.05	0.24	0.0059	0.0039	38.32	0	1.90	84.04
		(0.014)	(0.00435)	(0.023)	(0)	(0.0259)	(0.0014)	(0.00113)	(4.2)	(0)	(0.32)	(41.97)
		0.16	0.042	0.284	0.05	0.51	0.019	0.011	46.30	4.45	2.37	83.29
	RAMILLAS	(0.018)	(0.0044)	(0.033)	(0)	(0.039)	(0.0011)	(0.0036)	(13.98)	(4.31)	(2.38)	(64.15)
		0.19	0.057	0.19	0.05	0.38	0.015	0.0061	42.29	1.14	6.30	67.64
		(0.021)	(0.012)	(0.016)	(0)	(0.046)	(0.00087)	(0.0010)	(3.92)	(0.13)	(2.36)	(26.69)
RAMILLAS	0.28	0.075	0.60	0.044	0.79	0.042	0.015	44.10	0	15.14	161.26	
	(0.044)	(0.012)	(0.12)	(0.0028)	(0.087)	(0.0042)	(0.0045)	(7.77)	(0)	(1.74)	(35.76)	
	0.21	0.070	0.52	0.05	0.77	0.045	0.008	37.40	2.10	17.9	123.2	
PARTE HIPOGEA	RAICES GRUESAS	(0.038)	(0.010)	(0.15)	(0)	(0.06)	(0)	(0.0032)	(5.12)	(0.17)	(2.05)	(39.4)
		0.25	0.078	0.27	0.05	0.78	0.026	0.016	873.30	0	2.00	161.88
		(0.025)	(0.02)	(0.065)	(0)	(0.086)	(0.0027)	(0.0048)	(89.47)	(0)	(1.05)	(26.46)
	RAICES MEDIANAS	0.25	0.072	0.21	0.05	0.72	0.019	0.012	521.40	4.3	5.70	148.90
		(0.019)	(0.02)	(0.041)	(0)	(0.035)	(0.0011)	(0.0035)	(43.12)	(0.69)	(2.10)	(27.30)
		0.26	0.085	0.36	0.06	0.90	0.04	0.296	1588.30	0	13.50	151.50
	RAICES FINAS	(0.017)	(0.0054)	(0.037)	(0.0057)	(0.043)	(0.004)	(0.11)	(396.90)	(0)	(1.62)	(21.6)
		0.26	0.084	0.26	0.05	0.79	0.028	0.197	116.70	6.75	20.25	147.50
		(0.044)	(0.012)	(0.029)	(0.0035)	(0.014)	(0.0017)	(0.0238)	(122.6)	(0.30)	(4.41)	(48.07)
	RAICES FINAS	0.23	0.14	0.24	0.05	0.49	0.04	0.31	2207.7	4.0	51.00	276.30
		(0.010)	(0.0027)	(0.0047)	(0)	(0)	(0)	(0)	(5.19)	(0)	(4.32)	(2.59)
		0.14	0.084	0.24	0.05	1.66	0.04	0.82	10507.5	3.8	29.00	209.30
SUELO	MANTILLO	(0.0074)	(0.005)	(0.0305)	(0.0030)	(0.062)	(0.0048)	(0.462)	(2729.96)	(1.95)	(4.49)	(23.73)
		0.139	0.05	0.154	0.056	1.36	0.063	0.39	31315.70	4.00	18.80	252.30
		(0.011)	(0.0081)	(0.031)	(0.0027)	(0.092)	(0.0079)	(0.106)	(4733.89)	(0.47)	(2.78)	(40.59)
SUELO	MANTILLO	0.235	0.062	0.118	0.044	1.55	0.034	0.424	3111.26	1.06	13.20	162.68
		(0.028)	(0.0075)	(0.014)	(0.0022)	(0.091)	(0.0014)	(0.22)	(1382.5)	(0.61)	(1.83)	(23.71)

Error estandar ()

Epoca alta precipitación

Epoca baja precipitación

TABLA 6. Concentración de bioelementos en las especies analizadas en el ecosistema de caatinga baja

<i>Moronobea coccinea</i>												
PARTE AEREA	Ca	Mg	K	Na	N	P	Al	Fe	Cu	Zn	Mn	
	%							P.P.M.				
HOJAS	0.59	0.27	0.43	0.07	0.83	0.047	0	60.70	3.00	6.00	19.70	
	0.23	0.27	0.50	0.06	0.93	0.037	0	57.00	1.00	16.00	32.00	
TRONCOS	0.47	0.09	0.02	0.04	0.18	0.007	0.012	23.66	11.00	1.00	11.00	
	0.10	0.11	0.03	0.05	0.15	0.0021	0	35.00	1.00	2.50	11.00	
RAMILLAS	0.49	0.13	0.06	0.05	0.21	0.040	0.001	26.66	0.33	2.33	2.66	
	0.16	0.10	0.11	0.05	0.26	0.012	0.0146	132.66	1.00	1.00	14.33	
<i>Aspidosperma fendleri</i>												
PARTE AEREA	Ca	Mg	K	Na	N	P	Al	Fe	Cu	Zn	Mn	
	%							P.P.M.				
HOJAS	0.74	0.30	0.59	0.07	1.12	0.068	0	163.70	4.70	0	38.70	
	0.39	0.38	0.55	0.06	1.09	0.068	0	45.00	5.00	1.00	66.00	
TRONCOS	0.24	0.04	0.04	0.04	0.23	0.023	0.011	35.00	10.00	0	25.00	
	0.06	0.03	0.07	0.04	0.12	0.02	0	38.00	0	3.30	17.00	
RAMILLAS	0.42	0.06	0.08	0.043	0.29	0.03	0.003	140.00	1.00	2.66	24.30	
	0.31	0.05	0.07	0.06	0.014	0.24	0.001	24.66	1.00	0	29.66	
<i>Clusia spathulaefolia</i>												
PARTE AEREA	Ca	Mg	K	Na	N	P	Al	Fe	Cu	Zn	Mn	
	%							P.P.M.				
HOJAS	0.17	0.23	0.55	0.06	0.96	0.049	0	55.30	3.00	37.00	219.00	
	0.67	0.20	1.20	0.06	0.86	0.054	0	34.00	3.00	2.00	249.00	
TRONCOS	0.79	0.041	0.092	0.05	0.12	0.0046	0	14.66	1.00	5.50	24.00	
	0.49	0.036	0.06	0.05	0.14	0.0039	0.001	21.00	0	6.00	64.30	
RAMILLAS	0.79	0.07	0.069	0.05	0.155	0.0083	0.006	30.33	1.00	5.50	36.66	
	0.54	0.07	0.103	0.05	0.15	0.0091	0.004	35.66	1.00	0	60.33	

Epoca alta precipitación

Epoca baja precipitación

TABLA 6. Concentración de bioelementos en las especies analizadas en el ecosistema de caatinga baja (Continuación)

<i>Parahancornia surrogata</i>											
PARTE AEREA	Ca	Mg	K	Na	N	P	Al	Fe	Cu	Zn	Mn
%							P.P.M.				
HOJAS	0.52	0.26	0.42	0.07	0.69	0.050	0	42.00	1.00	1.00	289.30
	0.23	0.25	0.24	0.06	0.73	0.035	0	47.50	1.00	2.00	23.00
TRONCOS	0.08	0.04	0.08	0.05	0.094	0.0039	0	26.00	0	4.33	35.00
	0.21	0.07	0.08	0.05	0.19	0.0046	0	31.30	0	8.33	128.00
RAMILLAS	0.12	0.04	0.08	0.04	0.18	0.012	0.002	35.30	0.33	3.66	73.30
	0.14	0.06	0.04	0.05	0.19	0.0075	0.002	32.00	1.00	0	90.66
<i>Calophyllum lucidum</i>											
PARTE AEREA	Ca	Mg	K	Na	P	N	Al	Fe	Cu	Zn	Mn
%							P.P.M.				
HOJAS	0.91	0.34	0.46	0.07	0.05	0.50	0	42.60	2.00	0	0
	0.90	0.19	0.46	0.06	0.047	0.34	0	47.70	3.00	0	4.00
TRONCOS	0.16	0.05	0.04	0.043	0.067	0.17	0.009	7.66	8.66	38.66	108.33
	0.13	0.08	0.10	0.05	0.0053	0.11	0	37.00	0	6.00	19.00
RAMILLAS	0.47	0.22	0.10	0.05	0.05	0.145	0.0003	64.00	0.33	12.50	516.60
	0.42	0.12	0.19	0.05	0.03	0.11	0.003	32.66	1.00	0	52.00
<i>Aldina latifolia</i>											
PARTE AEREA	Ca	Mg	K	Na	N	P	Al	Fe	Cu	Zn	Mn
%							P.P.M.				
HOJAS	0.72	0.12	0.40	0.06	1.66	0.071	0	58.00	2.30	4.00	343.00
	1.52	0.16	0.55	0.07	1.94	0.128	0	62.00	4.00	8.00	164.00
TRONCOS	0.40	0.05	0.07	0.05	0.60	0.017	0.01	18.00	10.00	59.33	92.00
	0.99	0.09	0.20	0.06	0.475	0.08	0	30.66	1.00	12.00	17.30
RAMILLAS	0.34	0.006	0.27	0.05	0.585	0.04	0.002	61.50	1.33	5.00	111.00
	0.95	0.08	0.23	0.05	0.36	0.053	0.004	27.00	1.66	0	7.66

Epoca alta precipitación

Epoca baja precipitación

TABLA 7. Concentración de nutrientes en las hojas de *Brocchinia hecetioides*

Ca	Mg	K	Na	N	P	Al	Fe	Cu	Zn	Mn
%							P.P.M.			
0.20	0.10	0.76	0.07	0.16	0.048	0	55.2	4.5	3.0	47.5
0.12	0.10	1.14	0.07	0.41	0.030	0	73.7	4.0	1.0	84.0

Epoca alta precipitación

Epoca baja precipitación

TABLA 8. Concentración de elementos en el suelo de la caatinga baja amazónica *Arenic alaquod*

COMPONENTES	Ca	Mg	K	Na	N	P	Al	Fe	Cu	Zn	Mn
	meq/100 g				%N total	PPM	meq/100g	PPM			
SUELO	0.2	0.2	0.2	0.05	0.52	3	0.4	257.5	0.06	0.056	3.38
PROFUNDIDAD	(0)	(0)	(0)	(0)	(0.08)	(0.068)	(0.0035)	(4.7)	(0.068)	(0.035)	(0.05)
0-15 cm	0.2	0.2	0.1	0.04	0.42	5	2.9	332.0	2.2	3.6	1.2
A1	(0)	(0)	(0)	(0)	(0.06)	(0.10)	(0.013)	(8.5)	(0.17)	(0.49)	(0.08)
15-22 cm	0.2	0.2	0.01	0.05	0.07	2	0.2	11.6	0.04	0.08	0.04
	(0)	(0)	(0)	(0)	(0.04)	(0.61)	(0.0027)	(0.028)	(0.19)	(1.13)	
A2	0.2	0.2	0.04	0.04	0.07	2.5	0.4	4.7	0	0.45	0
	(0)	(0)	(0)	(0)	(0.077)	(0.011)	(0.0035)	(0.081)		(0.047)	
22-39 cm	0.2	0.2	0.01	0.03	0.02	2	1.2	0.5	0.02	0.42	0.02
	(0)	(0)	(0)	(0)	(0.033)	(0.877)	(0.0027)	(0)	(0)	(1.29)	(0)
E1	0.2	0.2	0.04	0.04	0.02	2	0.2	4.7	0	0.5	0
	(0)	(0)	(0)	(0)	(0.029)	(0.027)	(0.0043)	(0.12)	(0)	(0.14)	(0)

Error estandar ()

Epoca alta precipitación

Epoca baja precipitación

TABLA 9. Concentración de elementos en el suelo del bosque de tierra firme *Petroferric Acroperox*

COMPONENTES	Ca	Mg	K	Na	N	P	Al	Fe	Cu	Zn	Mn
	meq/100 g				%N total	PPM	meq/100g		PPM		
SUELO PROFUNDIDAD	0.2	0.2	0.01	0.02	0.15	6.6	1.55	252.5	0.04	0.12	3.94
0-12 cm	(0)	(0)	(0)	(0)	(0.039)	(0.010)	(0.005)	(1.10)	(0.025)	(0.014)	(0.018)
Ap	0.2	0.2	0.04	0.04	0.14	8.0	0.2	408.3	0.07	1.2	4.53
	(0)	(0)	(0)	(0)	(0.0028)	(0)	(0.001)	(0.11)	(0.03)	(0)	(0.021)
	0.2	0.2	0.01	0.01	0.15	10.1	1.02	59.5	0.04	0.20	1.22
12-30 cm	(0)	(0)	(0)	(0)	(0.023)	(0)	(0.035)	(0.13)	(0)	(0)	(0.033)
BOc1	0.2	0.2	0.04	0.04	0.10	6.0	0.6	256.6	0.04	0.63	4.30
	(0)	(0)	(0)	(0)	(0.043)	(0)	(0)	(0.46)	(0)	(0)	(0.010)

Error estandar ()
 Epoca alta precipitación
 Epoca baja precipitación

TABLA 10. Entrada y salida de elementos con el agua en los ecosistemas (medidos en unidades de concentración)

Autor	Ca	Mg	K	Na	N-NH ₄	N-NO ₃	P
	meq litro ⁻¹						mg litro ⁻¹
<u>ENTRADA</u>							
Jordan (1982)	0.021	0.009	0.011				0.998
Furch <i>et al</i> (1982)	0.0036	0.0018	0.0026	0.005			
Duivenvoorden y Lips (1993)	0.02	0.0166	0.010	0.022			
Galloway <i>et al</i> (1982)							
mínimo	0	0	0	0.0001	0.0001	0.0003	
máximo	0.0026	0.0026	0.0062	0.0068	0.0129	0.0145	
promedio	0.0005	0.0008	0.0011	0.0027	0.0023	0.0035	
Ungemach (1969)							
mínimo	0.001	0.00086			0.0014	0.00035	0.01
máximo	0.025	0.025			0.021	0.021	0.003
Este trabajo							
Epoca alta precipitación	0.01	0.01	0.001	0.004	0.016	0.018	0.015
Epoca baja precipitación	0.025	0.025	0.01	0.001			0.015
<u>SALIDA</u>							
Furch (1984)	0.01	0.0095	0.0082	0.016			
Jordan (1982)	0.017	0.006	0.01				2.24
Este trabajo							
Caño Timbo							
Epoca alta precipitación	0.01	0.01	0.001	0.004	0.016	0.037	trazas
Epoca baja precipitación	0.01	0.01	0.01	0.02			
Río Vaupés	0.01	0.04	0.0026	0	0.0175	0.0165	trazas

TABLA 11. Datos brutos para la construcción de las ecuaciones de regresión para el cálculo de biomasa de la caatinga baja amazónica

ESPECIE	DAP	ALTURA TOTAL (m)	ALTURA DISCO (m)	PESO SECO DISCO (gr)	VOLUMEN (dm ³)	DENSIDAD MEDIA d=P/V	D'H	PESO SECO RAMAS	PESO SECO HOJAS	VOLUMEN COPA	PESO SECO TRONCO
Individuos con DAP > 10 cm											
1	13.3	9.4	0.126	1156.7	1.72	0.67	1662.76	20.82	7.32	61.95	40.96
2	13.3	7.4	0.096	837.7	1.01	0.83	1308.98	14.20	4.48	45.51	38.87
3	15.0	8.06	0.103	1128.0	1.82	0.62	1813.5	19.42	3.4	39.10	38.1
4	13.7	9.22	0.0908	731.8	1.34	0.55	1730.5	17.33	1.08	24.46	49.52
5	15.5	7.84	0.096	1348.5	1.81	0.75	1883.56	20.91	3.72	29.96	39.47
6	10.5	8.9	0.1307	446.0	1.13	0.39	981.22	8.43	1.6	2.89	14.93
7	17	10.3	0.055	624.8	1.25	0.50	2976.7	20.86	2.2	8.98	71.92
8	18.5	9.1	0.047	697.8	1.26	0.53	3114.47	28.50	4.8	77.76	98.82
9	10.5	7.8	0.13	629.9	1.12	0.56	859.95	7.97	3.2	88.56	30.74
10	21.9	8.0	0.07	729	2.64	0.28	3836.88	23.56	4.0	113.49	143.33
11	11.8	4.7	0.125	399.9	1.36	0.29	654.43	8.20	1.68	121.46	16.74
Individuos con DAP < 10 cm											
1	7.0	5.5	0.11	295	0.42	0.70	269.5	2.21	5.25	9.874	4.56
2	5.5	6.3	0.217	320.2	0.52	0.62	190.57	1.42	0.59	3.189	3.84
3	7	7.7	0.196	571	0.75	0.76	377.3	2.50	0.78	3.876	8.24
4	5.9	6.0	0.196	322.1	0.53	0.61	208.86	1.46	2.19	12.55	4.94
5	8.6	10.2	0.143	523.5	0.83	0.63	754.39	6.64	1.12	3.189	18.23
6	9	8.32	0.134	620.1	0.85	0.73	673.92	5.17	2.03	6.17	19.49
7	7	6.65	0.127	292	0.49	0.60	325.85	2.65	0.53	1.766	6.20
8	9	6.8	0.095	437.3	0.60	0.73	550.8	5.00	1.57	6.359	11.25
9	8	7.3	0.134	591	0.67	0.88	467.2	3.32	1.05	5.812	17.46
10	6.5	5.9	0.143	262.5	0.47	0.56	249.27	2.21	1.42	7.54	5.5
11	6.5	7.0	0.161	571	0.53	1.07	295.75	2.21	1.8	5.81	8.24