

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE *Caraipa llanorum*, *Xylopia ligustrifolia* y *Calophyllum brasiliense*, TENIENDO EN CUENTA SU COMPORTAMIENTO DEMOGRÁFICO Y HETEROGENEIDAD AMBIENTAL EN UN BOSQUE ALUVIAL DEL RÍO YUCAO (META).

MARCELA QUINTERO TABARES

PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA
FACULTAD DE ESTUDIOS AMBIENTALES Y RURALES
CARRERA DE ECOLOGÍA
BOGOTÁ, D.C.
2001

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE *Caraipa llanorum*, *Xylopia ligustrifolia* y *Calophyllum brasiliense*, TENIENDO EN CUENTA SU COMPORTAMIENTO DEMOGRÁFICO Y HETEROGENEIDAD AMBIENTAL EN UN BOSQUE ALUVIAL DEL RÍO YUCAO (META).

MARCELA QUINTERO TABARES

Trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar al título de
Ecólogo

PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA
FACULTAD DE ESTUDIOS AMBIENTALES Y RURALES
CARRERA DE ECOLOGÍA
BOGOTÁ, D.C.
2001

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE *Caraipa llanorum*, *Xylopia ligustrifolia* y
Calophyllum brasiliense, TENIENDO EN CUENTA SU COMPORTAMIENTO
DEMOGRÁFICO Y HETEROGENEIDAD AMBIENTAL EN UN BOSQUE
ALUVIAL DEL RÍO YUCAO (META).

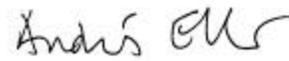
MARCELA QUINTERO TABARES

ANDRES ETTER
BIÓLOGO
DEPARTAMENTO ECOLOGÍA Y TERRITORIO
FACULTAD DE ESTUDIOS AMBIENTALES Y RURALES
PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA
DIRECTOR

JAIME JARAMILLO
INGENIERO CIVIL
CENTRO INTERNACIONAL DE AGRICULTURA TROPICAL
CO-DIRECTOR

PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA
FACULTAD DE ESTUDIOS AMBIENTALES Y RURALES
CARRERA DE ECOLOGÍA
BOGOTA, D.C.
2001

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE *Caraipa llanorum*, *Xylopia ligustrifolia* y *Calophyllum brasiliense*, TENIENDO EN CUENTA SU COMPORTAMIENTO DEMOGRÁFICO Y HETEROGENEIDAD AMBIENTAL EN UN BOSQUE ALUVIAL DEL RÍO YUCAO (META).



ANDRES ETTER
Director



JAIME JARAMILLO
Co-Director



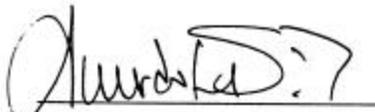
FRANCISCO GONZALES
Docano Académico



WILLEM VAN WYNGAARDEN
Jurado



ERNESTO PUERTAS
Director Carrera (E)



ARMANDO SARMIENTO
Jurado



MARCELA QUINTERO
Estudiante Tesista

NOTA DE ADVERTENCIA

ARTICULO 23 DE LA RESOLUCIÓN No. 13, Julio 1946. : “ La Universidad no se hace responsable por los conceptos emitidos por los alumnos en sus tesis de grado”.

AGRADECIMIENTOS

Mi especial agradecimiento a la Facultad de Estudios Ambientales y Rurales de la Universidad Javeriana, en especial a mi director Andrés Etter por sus aportes fundamentales y pertinentes en el desarrollo de mis iniciativas, y por su motivación en el desarrollo del proyecto. A Alberto Ramírez por su colaboración y ayuda en el desarrollo del análisis estadístico de los datos.

Expreso mi agradecimiento al Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), en especial al Ingeniero Jaime Jaramillo, por la confianza y el apoyo logístico y económico proporcionados, indispensables en la realización de este estudio. Así mismo, por su contribución en el levantamiento topográfico del terreno.

Agradezco a mis compañeros del Proyecto Manejo de Tierras (CIAT): Yolanda Rubiano por sus valiosos comentarios respecto al muestreo, análisis e interpretación de los resultados de suelos. A Adriana Fajardo por sus aportes acerca del área de estudio y las especies estudiadas, y a Ovidio Muñoz por su colaboración y compañía durante la fase de campo.

A Diego Luis Molina, Camilo Plazas, y demás personas de CIAT, Villavicencio (Estación Santa Rosa) por la ayuda prestada en el muestreo de los suelos, en la movilización dentro del área de estudio y a su compañía durante mi estadía en Puerto López (Meta).

Al Dr. Edgar Amézquita por su apoyo económico para la determinación de los análisis físicos y químicos de suelos. Al laboratorio de Servicios Analíticos (CIAT) por la elaboración de los análisis químicos de suelos. Y a Jesús Galvis y Arnulfo por la asesoría prestada durante la realización de las pruebas físicas de los suelos en el laboratorio de Física de suelos (CIAT).

Agradezco a los encargados de las Fincas Hawai, Lomitas y Los Cambulos (Puerto López, Meta), por su hospitalidad y atención que me brindaron durante mi permanencia en la fase de campo.

A mis padres por su ayuda y confianza en las decisiones que he tomado frente a mi formación profesional.

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN

1. INTRODUCCIÓN	17
2. OBJETIVOS	20
2.1. OBJETIVO GENERAL	20
2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	20
3. MARCO REFERENCIAL	21
3.1. BOSQUES DE GALERÍA	21
3.2. ESTUDIOS DE POBLACIONES VEGETALES EN BOSQUES TROPICALES	23
3.2.1. Demografía de especies vegetales tropicales	24
3.2.2. Distribución espacial de especies vegetales	25
3.2.3. Factores que afectan la distribución espacial de las especies tropicales	26
3.3. INFORMACIÓN DE LAS ESPECIES: <i>Caraipa llanorum</i> , <i>Calophyllum brasiliense</i> Y <i>Xylopia ligustrifolia</i> .	30
4. ÁREA DE ESTUDIO	34
5. METODOLOGÍA	39
5.1. FASE DE CAMPO	39
5.1.1. Área de muestreo	39
5.1.2. Recolección de datos	41
5.2. FASE DE LABORATORIO	42
5.2.1. Análisis físico y químico de suelos	42
5.2.1.1. Muestras no disturbadas	42
5.2.1.2. Muestras disturbadas	43
5.3. FASE DE ANÁLISIS	44
5.3.1. Abundancias	44
5.3.2. Estructura de edad	44
5.3.3. Distribución espacial	45
5.3.4. Caracterización topográfica del terreno	46
5.3.5. Relación especies vegetales vs. Topografía	46
5.3.6. Suelos	47
5.3.6.1. Clasificación Taxonómica	47
5.3.6.2. Caracterización física y química de suelos	48
5.3.7. Relación entre características edáficas y vegetación	48
5.3.7.1. Mapa de suelos vs. Vegetación	48

5.3.7.2. Vegetación vs. Muestras de suelos	48
6. RESULTADOS	50
6.1. SUELOS Y TOPOGRAFÍA	50
6.2. VEGETACIÓN	57
6.2.1. Densidades	57
6.2.2. Estructuras demográficas	59
6.2.3. Distribución espacial	61
6.3. RELACION DEL FACTOR EDÁFICO Y TOPOGRÁFICO CON LA VEGETACIÓN	62
6.3.1. Relación especies vegetales con la topografía	62
6.3.2. Suelos vs. vegetación	65
6.3.2.1. Unidades de suelos vs. vegetación	65
6.3.2.2. Características edáficas vs. vegetación	70
7. DISCUSIÓN	73
7.1. HETEROGENEIDAD AMBIENTAL: TOPOGRAFÍA Y SUELOS	73
7.2. OTROS FACTORES QUE PUEDEN ESTAR AFECTANDO LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y LA DEMOGRAFÍA DE LAS ESPECIES	77
7.2.1. Competencia y estrategias de regeneración	78
7.2.2. Intervención humana	81
7.2.3. Disponibilidad de luz	83
7.2.4. Dispersión de semillas	83
7.2.5. Metodología	84
8. RECOMENDACIONES	85
9. CONCLUSIONES	87
REFERENCIAS	

LISTADO DE FIGURAS

FIGURA 1. Marco conceptual: Factores que pueden afectar la distribución y demografía de las especies.	30
FIGURA 2. Ubicación área de estudio.	35
FIGURA 3. Climadiagrama.	36
FIGURA 4. Metodología	40
FIGURA 5. Muestreo de suelos.	42
FIGURA 6. ACP para las características del suelo en el S3	51
FIGURA 7. ACP para todas la muestras de suelo en S3. (A: 0-10 cm, B: 10-20 cm y C: 20-50 cm).	51
FIGURA 8. Topografía y ubicación muestras de suelo, S1.	52
FIGURA 9. ACP para las características del suelo en el S1.	53
FIGURA 10. ACP para todas la muestras de suelo en S1. (A: 0-10 cm, B: 10-20 cm y C: 20-50 cm).	54
FIGURA 11. Topografía y ubicación muestras de suelos, S2.	55
FIGURA 12. ACP para las características del suelo en el S2.	56
FIGURA 13. ACP para todas la muestras de suelos en S2. (A: 0-10 cm, B: 10-20 cm y C: 20-50 cm).	57
FIGURA 14. Unidades de suelo, S1.	58
FIGURA 15. Unidades de suelo, S2.	59
FIGURA 16. Distribución de la población de individuos de <i>Caraipa llanorum</i> en cuatro clases de edad.	59
FIGURA 17. Distribución de individuos de <i>Xylopia ligustrifolia</i> en cuatro clases de edad.	60
FIGURA 18. Distribución de individuos de <i>Calophyllum brasiliense</i> en cuatro clases de edad, S1	61
FIGURA 19. Distribución de individuos de <i>Calophyllum brasiliense</i> en cuatro clases de edad, S2 y S3.	61

FIGURA 20. Distribución de las clases de edad de <i>C.llanorum</i> en curvas de nivel en el S1.	63
FIGURA 21. Distribución de las clases de edad de <i>C.llanorum</i> en curvas de nivel en el S2.	63
FIGURA 22. Distribución de las clases de edad de <i>X.ligustrifolia</i> en curvas de nivel en el S1.	64
FIGURA 23. Distribución de las clases de edad de <i>X.ligustrifolia</i> en curvas de nivel en el S2.	64
FIGURA 24. Distribución de las clases de edad de <i>C.brasiliense</i> en curvas de nivel en el S1.	65
FIGURA 25. Distribución de las clases de edad de <i>C.brasiliense</i> en curvas de nivel en el S2.	65
FIGURA 26. Distribución de <i>C.l.</i> , <i>X.l.</i> y <i>C.b.</i> en unidades de suelo, S1.	66
FIGURA 27. Distribución de <i>C.l.</i> en unidades de suelo, S2	67
FIGURA 28. Distribución de <i>X.l.</i> en unidades de suelo, S2	68
FIGURA 29. Distribución de <i>C.b.</i> en unidades de suelo, S2	69
FIGURA 30. Variación de la densidad de individuos (clase 1 y 2) de <i>C.l.</i> , <i>X.l.</i> y <i>C.b.</i> en curvas de nivel, S1	75
FIGURA 31. Variación de la densidad de individuos (clase 1 y 2) de <i>C.l.</i> , <i>X.l.</i> y <i>C.b.</i> en curvas de nivel, S2.	76

LISTADO DE TABLAS

Tabla 1. Número de individuos/ha. de <i>Caraipa llanorum</i> , <i>Xylopia ligustrifolia</i> y <i>Calophyllum brasiliense</i> en S1, S2 y S3.	57
Tabla 2. Distribución espacial de <i>C.l.</i> ; <i>X.l</i> y <i>C.b</i> . (Ag: Patrón espacial agregado).	61
Tabla 3. Distribución espacial por clases de edad para <i>C.l.</i> , <i>X.l</i> y <i>C.b</i> en los tres sitios de muestreo. (Ag: Patrón agregado; Az: Patrón azaroso).	62
Tabla 4. Relación de la topografía con las variaciones en densidad de <i>C.llanorum</i> . (n.e.:no existe ninguna relación).	63
Tabla 5. Relación de la topografía con las variaciones en densidad de <i>X.ligustrifolia</i>	64
Tabla 6. Relación de la topografía con las variaciones en densidad de <i>C.brasiliense</i> .	65

LISTADO DE ANEXOS

- Anexo 1. ACP. Matriz de correlaciones entre variables físicas y químicas del suelo en el S3.
- Anexo 2. ACP. Matriz de correlaciones entre variables físicas y químicas del suelo en el S1.
- Anexo 3. ACP. Matriz de correlaciones entre variables físicas y químicas del suelo en el S2.
- Anexo 4. Prueba Kruskal-Wallis para valores de abundancia de *C.l.*, *X.l.* y *C.b.* en S1, S2 y S3. Grados de libertad= 2, Nivel de significancia alfa = 5.
- Anexo 5. Prueba Kolmogorov-Smirnov para estructuras de edad de *C.l.*, *X.l.* y *C.b.* en S1, S2 y S3. Nivel de significancia alfa=0.05
- Anexo 6. Prueba T y Chi-Cuadrado para valores de distribución espacial cerca de 1 (patrón azaroso).
- Anexo 7. Análisis de clasificación (Bray Curtis) para curvas de nivel según distribución de la densidad de las especies en S1, S2 y S3.
- Anexo 8. Valores de regresiones Topografía vs. Densidades (ind/ha) para *C.llanorum*, *X.ligustrifolia* y *C.brasiliense* en el S1 y S2.
- Anexo 9 (a,b,c). Correlaciones entre características físicas y químicas de los suelos con las variaciones en la abundancia de las clases de edad 1 y 2 de *C.l.*, *X.l.* y *C.b.* en S1, S2 y S3
- Anexo 10. NMDS, para parcelas con caracterización de suelos según abundancias de *C.l.*, *X.l.* y *C.b.* en S1, S2 y S3.
- Anexo 11. Abundancia de *C.l.*, *X.l.* y *C.b.* En cada las parcelas donde se caracterizaron los suelos, S1, S2 y S3
- Anexo 12. Análisis Físico y Químico de suelos (S1,S2 y S3).

LISTADO DE CUADROS

Cuadro 1. Fase de análisis. Pruebas estadísticas.

47

LISTADO DE FOTOS

FOTO 1. Individuos de <i>Calophyllum brasiliense</i>	32
FOTO 2. Individuos de <i>Caraipa llanorum</i>	32
FOTO 3. Individuos de <i>Xylopia ligustrifolia</i>	33

RESUMEN

Se estudio la estructura demográfica y la distribución espacial de las especies arbóreas *Caraipa llanorum*, *Xylopia ligustrifolia* y *Calophyllum brasiliense*, y su relación con las variaciones de la topografía y los suelos en los bosques de galería del río Yucao (Puerto López, Meta).

Fueron escogidos tres sitios de muestreo, uno río arriba sobre el caño Yucaito (S3) y dos río abajo sobre el río Yucao (S1 y S2). En cada lugar se ubicó una parcela (1.32 ha. y 1 ha, en el S1, y S2 y S3 respectivamente). El S3 no presento inundaciones, mientras que el S1 y S2 presentaron inundaciones durante la época invernal. El S1 fue el único que no presento evidencias de intervención humana. En cada uno se mapearon los individuos de las especies y se registraron sus medidas de DAP necesarias para establecer sus estructuras demográficas. Se realizó un levantamiento topográfico y se muestrearon y describieron los perfiles de sus suelos. Con los análisis físicos y químicos y las descripciones de los suelos se clasificaron los suelos hasta el nivel de subgrupo y se realizó un Análisis de Componentes Principales. Con estos resultados se realizo un mapa de unidades de suelos. El modelo topográfico y la información edáfica se relacionaron con las variaciones en la densidad de la especie por medio de análisis de ordenación NMDS y correlaciones. Las tres especies se encontraron en todos los tipos de suelo con excepción de *C.b.* en Aeric Endoaquepts, ubicada en lugares que permanecen inundados durante una época del año. La topografía y los suelos no explican por si solos la variación en la densidad de las especies.

Por otro lado las estructuras demográficas de cada especie aunque no fueron significativamente diferentes en los tres sitios, mostraron variaciones en algunas de sus clases de edad. La intervención humana parece ser la responsable. Los patrones de distribución de edad fueron similares para *C.l.* y *X.l.* y se diferenciaron de *C.b.*, debido probablemente a diferencias en la habilidad competitiva y estrategias de regeneración.

1. INTRODUCCIÓN

La falta de conocimiento de los bosques tropicales junto a su acelerada tasa de destrucción (Gentry 1990), sugiere la importancia de nuevos estudios que aporten bases para comparar entre los distintos bosques neotropicales y permitan determinar las generalidades y diferencias existentes entre estos. Esto es fundamental para establecer la dirección de las estrategias de conservación y recuperación de uno de los ecosistemas más diversos y complejos existentes.

En los paisajes de Sabanas Tropicales, la matriz herbácea está surcada por formaciones arbóreas y arbustivas como los bosques de galería o riparios ubicados a lo largo de las corrientes de agua (Etter 1998), los cuales son fundamentales para el funcionamiento de estos paisajes. El valor ecológico de los bosques de galería no solo reside en el hecho que se comporten como corredores para la dispersión de la biota silvícola, como refugios de la fauna silvestre (IGAC 1999), y que brinden protección a los cauces de agua a los que están asociados, (FAO 1965); sino a que albergan una alta biodiversidad, comparable con los bosques tropicales continuos debido a la similitud en densidad y composición de especies (Meave et al. 1991).

En los bosques tropicales, se ha reconocido que tanto la heterogeneidad temporal como la ambiental explican la alta coexistencia de especies vegetales (Fowler 1988, Ives y Klopfer 1997). El efecto de los disturbios ha sido reconocido como factor determinante de la alta diversidad debido a que promueve un mosaico de especies

asincrónico (Oldeman 1990, Hubell y Foster 1986a). Sin embargo, la influencia de factores físicos (cambios topográficos y edáficos, principalmente) sobre la distribución de las especies, no es de menor importancia ya que ha sido relacionada con diferencias en el aprovechamiento de recursos entre las especies (Clark, et al 1999, Bourgeron 1983).

Aunque las actividades antrópicas como la ganadería, la agricultura y la extracción maderera conjugadas con el creciente desarrollo económico y la ampliación de la infraestructura vial han dinamizado la transformación del paisaje de los Llanos Orientales (Etter 1998), aún se mantienen bosques de galería en el valle aluvial del Río Yucao (Meta) propicios para la vida silvestre, actividades de recreación, preservación y conservación. Por estas razones, esta cuenca ha sido propuesta en el Plan de Ordenamiento Territorial de Puerto López como parque natural (Municipio de Puerto López 2000).

Estudios previos en los bosques de galería de los Llanos Orientales, han identificado componentes arbóreos importantes en estos ecosistemas y que son utilizados en actividades humanas, como *Caraipa llanorum*, *Xylopia ligustrifolia* y *Calophyllum brasiliense* (Fajardo et al. 1999).

Este trabajo aporta al conocimiento de las estructuras demográficas y los patrones de distribución espacial de estas, y el efecto de las variaciones edáficas y topográficas del bosque aluvial del Río Yucao sobre estas características.

La relación entre estos elementos se analiza según la variación de la densidad de las especies con los cambios en las curvas de nivel (Ordenación NMDS) y con las características físicas y químicas dentro de cada sitio de muestreo (ACP, NMDS) (Kruskal, 1964; Shepard 1962).

Las clases de edad más tempranas en las tres poblaciones presentan un patrón de distribución agregado, y asocian las condiciones topográficas y edáficas de acuerdo a la variación espacial de sus densidades. Esta variación se ha correlacionado significativamente con cambios a cortas distancias en algunas características de los suelos que varían según la especie y el lugar. Las variaciones topográficas no explican en su totalidad la variación espacial de las clases de edad de las especies, debido a la posible incidencia de otros factores (dinámica de claros, intervención humana, competencia intra e interespecífica).

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo General:

Estudiar las estructuras demográficas y las distribuciones espaciales de tres especies arbóreas: *Caraipa llanorum*, *Xylopia ligustrifolia* y *Calophyllum brasiliense*, a través de una toposecuencia, en un bosque del plano aluvial del Río Yucao (Meta) teniendo en cuenta las variaciones edáficas.

2.2. Objetivos específicos:

Caracterizar las estructuras demográficas de *Caraipa llanorum*, *Xylopia ligustrifolia* y *Calophyllum brasiliense*.

Conocer la distribución espacial de *Caraipa llanorum*, *Xylopia ligustrifolia* y *Calophyllum brasiliense* en una toposecuencia, en sentido río-sabana.

Determinar la relación de las distribuciones espaciales de *Caraipa llanorum*, *Xylopia ligustrifolia* y *Calophyllum brasiliense* con las variaciones topográficas y edáficas, en el gradiente río-sabana.

3. MARCO REFERENCIAL

3.1. BOSQUES DE GALERIA

En ecología, el estudio de los bosques tropicales ha tenido un interés particular en los bosques de galería inmersos en las sabanas, debido a que estas franjas de vegetación son consideradas como los fragmentos de bosques húmedos tropicales más persistentes y comunes a lo largo de extensos períodos de tiempo (Richards 1952). Estudios recientes en este tipo de corredores en Venezuela y Belice han demostrado que la densidad y composición de las especies arbóreas es comparable con la de los bosques tropicales continuos. (Meave et al. 1991). En este sentido, son importantes para conocer tanto las consecuencias a largo plazo de los procesos de fragmentación en el trópico como las condiciones microclimáticas que son suficientes para permitir la regeneración de especies presentes en muchos bosques tropicales continuos (Mac Dougall y Kellman, 1992).

Debido a la asociación de los bosques riparios con condiciones de humedad, estos poseen una alta complejidad y características ecológicas particulares como resultado de su interacción con sistemas acuáticos. Sus límites pueden determinarse por cambios en la vegetación, las condiciones del suelo, y otros factores que reflejan esta interacción (Naiman, 2000). La variabilidad de las zonas riparinas reflejan la heterogeneidad física inherente a los procesos que influyen en la formación de las

corrientes de agua, a la red de drenaje y las características de las comunidades bióticas (Naiman 2000).

Estas zonas poseen un alto valor ecológico debido a la protección que brindan a los cauces de agua. Al eliminar los bosques, los caños corren el peligro de hacerse pantanosos, impidiendo el drenaje natural de la zona y perdiendo su valor como afluentes de agua limpia (COLCIENCIAS y UJTL 1973). Adicionalmente, son vitales en la conservación de la biodiversidad vegetal y animal que albergan. (IGAC 1999).

Los bosques de galería, como otras formaciones arbóreas o arbustivas de otro tipo, sobresalen en la matriz herbácea de la Sabana Tropical de Colombia, como corredores a lo largo de los cursos de agua o como parches aislados bien drenados dentro de la altillanura. Estas formaciones son el resultado de la heterogeneidad espacial dada por las limitaciones edáficas y la estacionalidad climática que determinan la dinámica vegetativa, reproductiva y de las quemadas (Etter 1998).

La altillanura plana con una extensión aproximada de 60 Km de ancho se extiende al sur del Río Meta desde el municipio de Puerto López (Meta) hasta Venezuela. La altillanura ondulada y serranía se sitúa al sur de la altillanura plana, con un paisaje dominado por colinas, con pendientes de 1-30% y valles húmedos que ocupan cerca del 25% del área (Botero 1989). En los valles que disectan la sabana, la vegetación arbórea de los bosques de galería se desarrolla, debido a la presencia de agua freática durante todo el año (IGAC 1999) y la baja frecuencia de quemadas (MacDougall y Kellman 1992).

En estos lugares, el nivel freático varía con el régimen de inundación a que son sometidos los bosques. Así mismo, la dinámica de inundación produce cambios importantes en la composición química del agua y el contenido de nutrientes, debido

al aporte o lavado de materiales; y se producen variaciones en la vegetación por aumento o disminución de los componentes del ecosistema (Brinson et al.1990).

La estructura de los bosques de galería en los Llanos Orientales, está constituida por bosque medio-alto semi-denso con presencia de palmas, vegetación secundaria y sectores con cultivos transitorios. La altura del estrato arbóreo varía según la posición fisiográfica. En cuanto a su uso es importante la extracción de madera. Su grado de intervención es ligero a moderado (IGAC 1999).

3.2. ESTUDIOS DE POBLACIONES VEGETALES EN BOSQUES TROPICALES

La ecología de poblaciones hace aportes respecto a la interacción de estas con el ambiente y otros individuos de otras especies. Adicionalmente, estas interacciones ayudan a generar patrones de organización a escalas superiores como lo son los ecosistemas y las comunidades (Ahumada 1997).

Dentro del estudio de la dinámica poblacional de una especie, es indispensable el conocimiento de su estructura demográfica y distribución espacial. Tanto, el patrón de distribución espacial de los individuos y la distribución de frecuencia de edades contribuyen al entendimiento histórico del bosque (White 1985).

En ecosistemas de bosques tropicales, cuyo valor biológico es amenazado por las tasas aceleradas de destrucción (Wilson 1988, Boot y Gullison 1995), el conocimiento de estas interacciones y la dinámica poblacional de las especies importantes en un lugar dado, es relevante en el manejo y conservación de estos (Olmsted y Alvarez-Buylla 1995).

3.2.1. Demografía de especies vegetales tropicales

Los estudios demográficos en plantas permiten hacer inferencias sobre los factores que han estado afectando sus estructuras de edad. Variaciones en las estructuras demográficas de una población pueden ser el resultado de perturbaciones previas (White 1985).

Los procesos de regeneración son también responsables de estructuras demográficas distintas entre las especies de bosque maduro. En estos procesos, de acuerdo al vigor competitivo de una especie se producen diferentes estrategias que se reflejan en su distribución de edad y abundancia (Zagt 1997).

Zagt (1997) propone diferentes patrones de distribución de edad a partir de estudios demográficos hechos con especies de bosque maduro en Guyana. En el primer patrón (tipo A), cuando una especie es infrecuente en el momento de la apertura de un claro en el dosel y es un competidor débil, es posible que sea excluido de ese parche. Si esa especie es también infrecuente en toda la comunidad, es probable que sea rara y eventualmente desaparezca al menos que sus semillas y plántulas estén concentradas en un lugar dado, siendo frecuentes en al menos unos pocos parches. Esta situación sería un mecanismo de las especies inferiores que les permite hacer parte del dosel. Estas especies poseen periodos largos de vida y su estructura poblacional esta dominada por adultos, hay pocas plántulas grandes y la cantidad de juveniles varía como su distribución espacial.

En un segundo caso (tipo B), las especies que son más frecuentes en un parche, pero son competidoras débiles tienen más posibilidades de ser retenidas, ya que poseen una mayor probabilidad frente a las del caso anterior, de que sus individuos escapen a la mortalidad por eventos estocásticos y estos encuentren condiciones favorables para

competir. Si estas especies son frecuentes en la comunidad se predice una distribución de edades bimodal, con un alto número de individuos adultos y plántulas pequeñas, pero un bajo número de individuos en estados regenerativos más avanzados.

Un tercer patrón (tipo C), es típico de especies competidoras fuertes que son infrecuentes en un parche dado pero son retenidas por sus habilidades competitivas. Si a nivel de comunidad también son infrecuentes se predice una distribución de edad relativamente uniforme, (p.e. con una sobrerrepresentación de adultos y plántulas grandes comparado con la distribución normal (J inversa)).

Por último, hay especies que son frecuentes en los claros y fuertemente competitivas (tipo D). Estas son las más probables de hacer parte del dosel. Si también son frecuentes en la comunidad estas presentarían una estructura poblacional bien balanceada con un comportamiento típico de J inversa caracterizado por una notoria representación de plántulas. Estas especies seguramente dominarían la estructura del bosque.

3.2.2. Distribución espacial de especies vegetales

La distribución espacial de una población puede ser de tres tipos: Azarosa, regular o agregada (Ahumada, 1997). La distribución azarosa indica que la presencia de un individuo no depende de manera importante con la de otros individuos de la población debido a que existe un balance entre la competencia con los individuos vecinos y las variables ambientales locales (Upton y Fingleton 1995). Esta es una condición poco común aunque puede presentarse en condiciones iniciales de la dispersión. Si hay competencia fuerte entre los individuos algunos de ellos pueden morir generando una distribución regular. La condición más común es la distribución

agregada pues los organismos de una población tienden a estar cerca unos de otros a escalas supra-locales. Es evidente, que un organismo puede mostrar diferentes tipos de distribución espacial dependiendo de la escala. Así mismo, los patrones de dispersión se reflejan en la distribución espacial (Ahumada 1997).

De acuerdo a los requerimientos de las diferentes clases de edad en una población, estas pueden presentar diferentes patrones espaciales en su distribución. Por ejemplo, en un bosque ripario en Brasil se observó para *Euterpe edulis*, que sus clases de edad presentaban una distribución espacial agrupada que se correlacionaba significativamente con su posición relativa al curso de agua, a excepción de la clase adulta que presentaba una distribución azarosa y sin relación alguna con su posición espacial (Reis et al. 1996).

La distribución espacial de un organismo puede caracterizarse haciendo estimativos de la densidad de individuos a través de transectos o parcelas. La distribución será azarosa, regular o agregada dependiendo de la varianza y el promedio en la densidad de los individuos en los transectos o parcelas (Ahumada 1997). Asumiendo que la distribución de los individuos al azar sigue una función de Poisson donde el promedio es igual a la varianza, entonces si el número de organismos está distribuido al azar la tasa de estas dos cantidades es 1 (Ahumada 1997).

3.2.3. Factores que afectan la distribución espacial de las especies tropicales

En ecología, uno de los problemas centrales, ha sido determinar cuáles son los mecanismos que permiten que la alta diversidad en bosques tropicales se mantenga, por medio de la coexistencia de un alto número de especies en áreas relativamente pequeñas (Terborgh 1992). La respuesta puede estar en determinar cómo estas especies se distribuyen los recursos básicos para su subsistencia (agua, nutrientes, luz,

etc), lo cual es fundamental para entender como se organizan estos bosques en el espacio y cómo deben ser mantenidos en el futuro (Clark, et al 1999).

La heterogeneidad ambiental afecta la variabilidad de la abundancia de las especies en el espacio (Ives y Klopfer, 1997). Fowler (1988) habla de variación en factores ambientales tanto en un sentido horizontal (p.ej. propiedades del suelo y régimen del agua edáfica) como en uno vertical (estratos arbóreos, zonas de enraizamiento) en ambientes tropicales. Hubbell y Foster (1986a) por su parte, relacionan la distribución de las especies con dos aspectos: Los requerimientos en las fases de regeneración, fundamentalmente la calidad y cantidad de luz determinada por la formación de claros; y las características de un hábitat particular, en especial la humedad y los nutrientes determinados por la topografía y el suelo.

Diferencias en los requerimientos para la regeneración y la repartición de los recursos disponibles entre las especies corresponden a la teoría del equilibrio en los bosques tropicales; mientras que para la teoría del no equilibrio, todas las especies tienen similares requerimientos y el azar es el factor determinante en la composición de especies en estos ecosistemas (Zagt, 1997). Estudios realizados con árboles ≥ 10 cm dap (Swaine y Whitmore 1988) respaldan la teoría del no-equilibrio mientras que otros hechos con plántulas han preferido asumir que hay diferencias ínter específicas en crecimiento y sobrevivencia relacionadas con gradientes ambientales (Hubell y Foster 1986 a).

La contribución del azar o el determinismo en una regeneración exitosa no es constante durante todas las etapas del ciclo de regeneración. Factores previos a la formación de un claro, como los procesos estocásticos, las diferencias interespecíficas en crecimiento y mortalidad, y la variabilidad de recursos afectan el tamaño y la condición de las plántulas una vez sucede la apertura del claro (Zagt 1997). Por lo tanto, la comprensión de la distribución espacial de una especie no solo debe limitarse al entendimiento de la dinámica de disturbios en el bosque sino también a

los factores ambientales que caracterizan el sotobosque –en el caso de las etapas regenerativas- o del lugar en general.

Los disturbios no solo implican la caída de árboles sino también la ocurrencia de incendios o huracanes. Estos sucesos inciden sobre el reclutamiento de nuevos individuos a la población vegetal debido a que permite un acceso libre a recursos limitantes, particularmente la luz (Hubbell y Foster 1986b). Sin embargo, los bosques están siendo afectados también por disturbios causados por actividades humanas como la extracción maderera. Estos son cualitativa y cuantitativamente diferentes a los disturbios naturales, debido a que aumentan la mortalidad de los árboles residuales hasta en un 55%, cambian las condiciones del suelo (compactación, drenaje, entre otros) y en consecuencia, se ocasionan cambios en el proceso sucesional natural (Boot y Gullison, 1995).

En el bosque aluvial del Río Yucao (Meta), disturbios causados por el efecto del viento o por la corriente de los ríos durante la inundación, son determinantes en su dinámica. Esta frecuente remoción de árboles reduce la tasa de competencia en la comunidad e incrementa el potencial para mayor coexistencia de especies (Fajardo *et al.* 1999).

En cuanto a los factores ambientales que inciden en la especialización de hábitat por parte de las especies, la distribución no azarosa se ha relacionado con la heterogeneidad espacial de los suelos, y puede ser la responsable de que la alta diversidad se mantenga (Clark *et al.* 1999).

De la misma manera, la topografía ha sido considerada como el factor abiótico más importante y determinante de las variaciones espaciales encontradas en la estructura de los bosques tropicales en una escala local, donde las diferentes cotas de nivel se relacionan con cambios en las propiedades edáficas, principalmente en el régimen de agua del suelo y la fertilidad natural del mismo (Bourgeron 1983).

En La Selva, Costa Rica, se encontró que la composición y distribución de las especies vegetales se relaciona principalmente con el gradiente edáfico y topográfico, desde tierras bajas e inundadas, hasta tierras más altas y bien drenadas. Este estudio fue realizado a una escala (?1 a 100 km²) intermedia o “mesoescala” que comprendía un mosaico edáfico complejo. A pesar que el tipo de suelo y las variaciones topográficas determinaban un gradiente en la distribución y composición florística de estos bosques, los análisis le atribuyen un valor bajo en cuanto a su contribución a tal variación. Los autores creen que los resultados subestiman el efecto de los suelos y la topografía debido a que los suelos se categorizaron de manera amplia bajo características cualitativas, y reconocen la presencia de cambios edáficos dentro del tipo de suelo de carácter cuantitativo. Adicionalmente, no se contemplaron cambios en la microtopografía. Por último, las actividades de extracción pueden influir en la distribución no azarosa encontrada en las especies leñosas (Clark et al. 1999).

En un bosque ripario semideciduo ubicado en las márgenes de Río Grande (Brasil), se encontró que la distribución de las especies arbóreas presentaban una relación significativa con los diferentes tipos de suelo descritos según las clases de drenaje identificadas a lo largo de una toposecuencia. La distribución de estas especies estaba fuertemente correlacionada con la hidrosecuencia observada entre suelos pobremente drenados a fuertemente drenados (Oliveira-Filho et al. 1997).

Así mismo, en los bosques aluviales del Río Yucao, se han encontrado variaciones en la composición y estructura florística de estos bosques, las cuales parecen estar correlacionadas con los factores edáficos especialmente los que están determinados por el régimen de inundación (Fajardo 1998). En este lugar la distancia al río y la topografía local son factores que determinan los tiempos de carga y descarga del canal. La capacidad de retener agua por parte del suelo, el tamaño del río y los altos

niveles freáticos son factores claves en la distribución de la vegetación (Veneklass y Fajardo, 1998).

Teniendo en cuenta los aspectos mencionados anteriormente, la figura 1, muestra los factores que pueden afectar la distribución espacial y las estructuras demográficas de las especies.

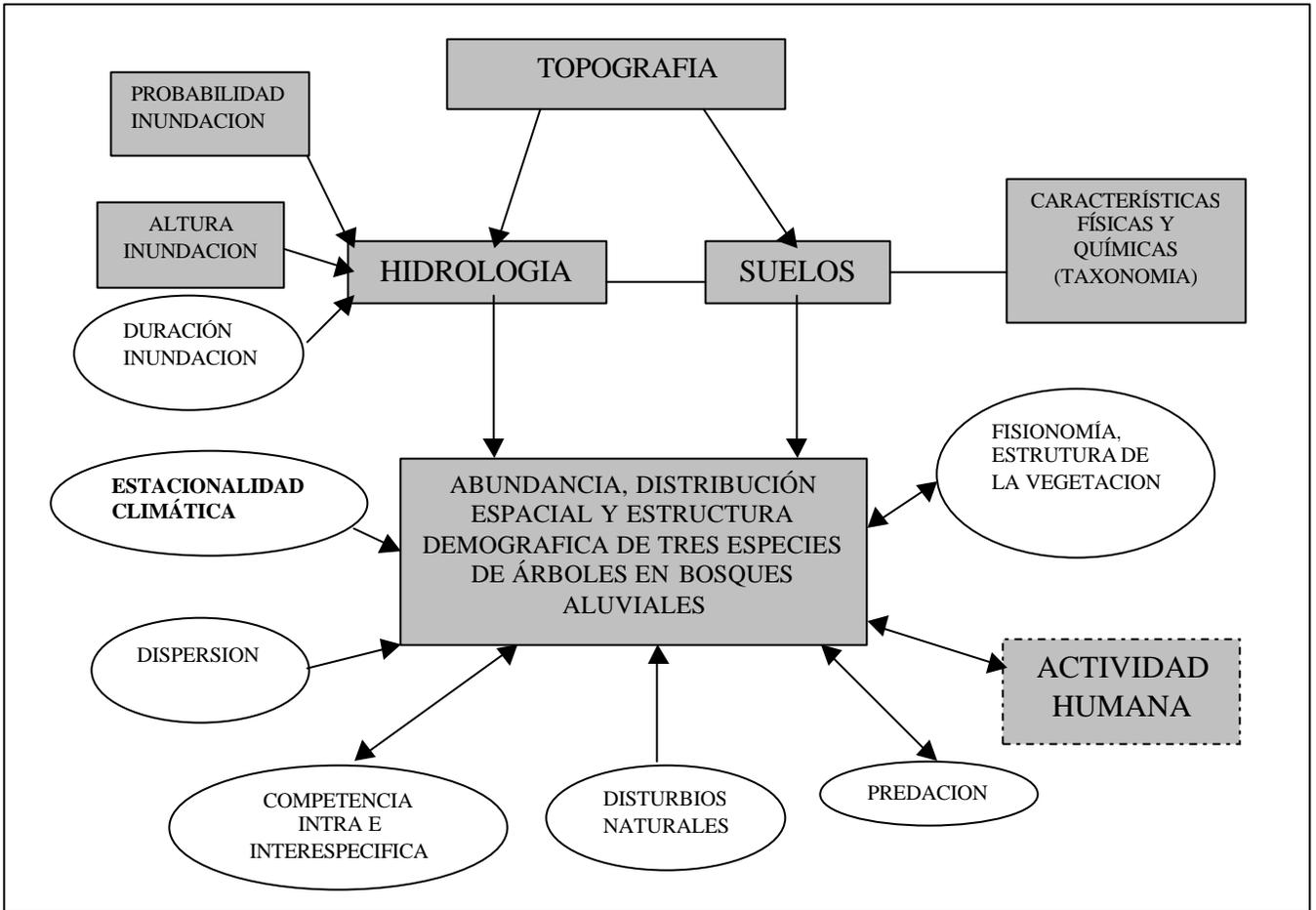


Figura 1. Factores que pueden afectar la distribución espacial y estructuras demográficas de las tres especies estudiadas. (Rectángulos: Factores estudiados en el presente estudio; Elipses: Factores no estudiados y Rectángulos líneas punteadas: Factores tenidos en cuenta en el estudio).

3.3. INFORMACIÓN DE LAS ESPECIES

En los estudios sobre estructura y composición florística realizados en los bosques aluviales del Río Yucao, las especies *Caraipa llanorum*, *Xylopia ligustrifolia* y *Calophyllum brasiliense* han sido identificadas como componentes arbóreos importantes dentro de la comunidad y se han reportado entre las especies maderables más importantes en la explotación (Fajardo et al. 1999). Así mismo, se han descrito con anterioridad entre los elementos leñosos más característicos en las sabanas llaneras (Etter 1995, 1998).

Las características generales de estas especies son:

Calophyllum brasiliense Cambess (Clusiaceae): Árbol grande con látex amarillo e inflorescencia racemosa. Su corteza presenta acanaladuras verticales. La nerviación secundaria e intersecundaria de las hojas no se diferencia bien. Sus frutos son indehiscentes con una o pocas semillas, generalmente son redondos y de color verde al madurar (Gentry 1993) Su agente dispersor son los murciélagos (Fajardo et al. 1999).

USOS: Árbol de excelente madera con la cual se fabrican canoas, muebles y obras internas en general. La corteza y la madera tienen propiedades medicinales contra la diarrea y sustancias inflamatorias. Nombre común: Cachicamo. (Fajardo 1998).

Caraipa llanorum Cuatrec (Clusiaceae): Árbol que alcanza alturas de más de 20 metros. Tiene hojas alternas simples con venación terciaria finamente paralela, fruto en cápsula trigonal ovoide, usualmente un poco asimétrica. Sus flores son pequeñas y blancas. La corteza rosada desprende una resina que se torna roja al contacto con el aire. Es una especie maderable (Gentry 1993). Su agente dispersor es el viento (Fajardo 1998).

USOS: Empleado en construcciones locales de corrales, cercos y casas. Nombre común: Saladillo.



Foto 1. Individuo adulto de *Calophyllum brasiliense*. Tomado por: Jaime Jaramillo



Foto 2. Individuo adulto de *Caraipa llanorum*. Tomado por: Jaime Jaramillo

Xylopia ligustrifolia Humb. Y Bonpl. Ex Dunal. (Annonaceae):

máxima de 20 metros, con raíces tabulares, tallo recto. Su corteza es fibrosa, corchosa y se desprende en tiras. Tiene ramas extendidas, hojas simples, alternas sin estípulas, dispuestas en dos filas sobre la ramita, acuminadas con nervios poco notoria. Las flores son blancas, solitarias, con tres sépalos y tres pétalos. Los frutos se disponen en umbela y son de color rojo (Tokura 1996).

USOS: Antiguamente fue árbol de aserrío y actualmente se usa como madera en construcciones locales. Nombre común: Majaguillo. (Fajardo et al. 1999).



Foto 1. Individuo adulto de *Xylopia ligustrifolia*. Tomado por: Jaime Jaramillo

4. AREA DE ESTUDIO

Este estudio se realizó en el bosque de galería situado en las márgenes del Río Yucao, en el municipio de Puerto López (Meta) (Figura 2).

El Municipio de Puerto López (Meta) y el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) en el Plan de Ordenamiento Territorial (2000), en su fase de diagnóstico rural describe a los valles aluviales del Río Yucao y Melua según su capacidad de uso como lugares propicios para la vida silvestre, actividades de recreación, preservación y conservación de los cursos de agua. Debido a esto, se declara como Parque Natural Municipal la cuenca del Río Yucao, por “ *la importancia que representa para el municipio y sus habitantes la protección de esta por la cantidad y calidad de sus aguas, y por el impacto en la fauna y flora de la región*”, tal como quedó consignado en el Acuerdo No. 012 del 2000 del Municipio de Puerto López (Municipio de Puerto López 2000).

Este bosque aluvial se encuentra contiguo al paisaje de altillanura ondulada y serranía, en el paisaje de Valle Aluvial de los Ríos Melua y Yucao (Maa), con pendientes que varían entre el 1 y el 12%. Esta conformada por depósitos clásticos hidrogénicos. Son superficies con relieve ligeramente plano y pendientes entre el 1 y el 3%. El microrelieve es cóncavo-convexo (Municipio de Puerto López 2000).

AREA DE ESTUDIO PARQUE NATURAL YUCAO (Puerto López, Meta)

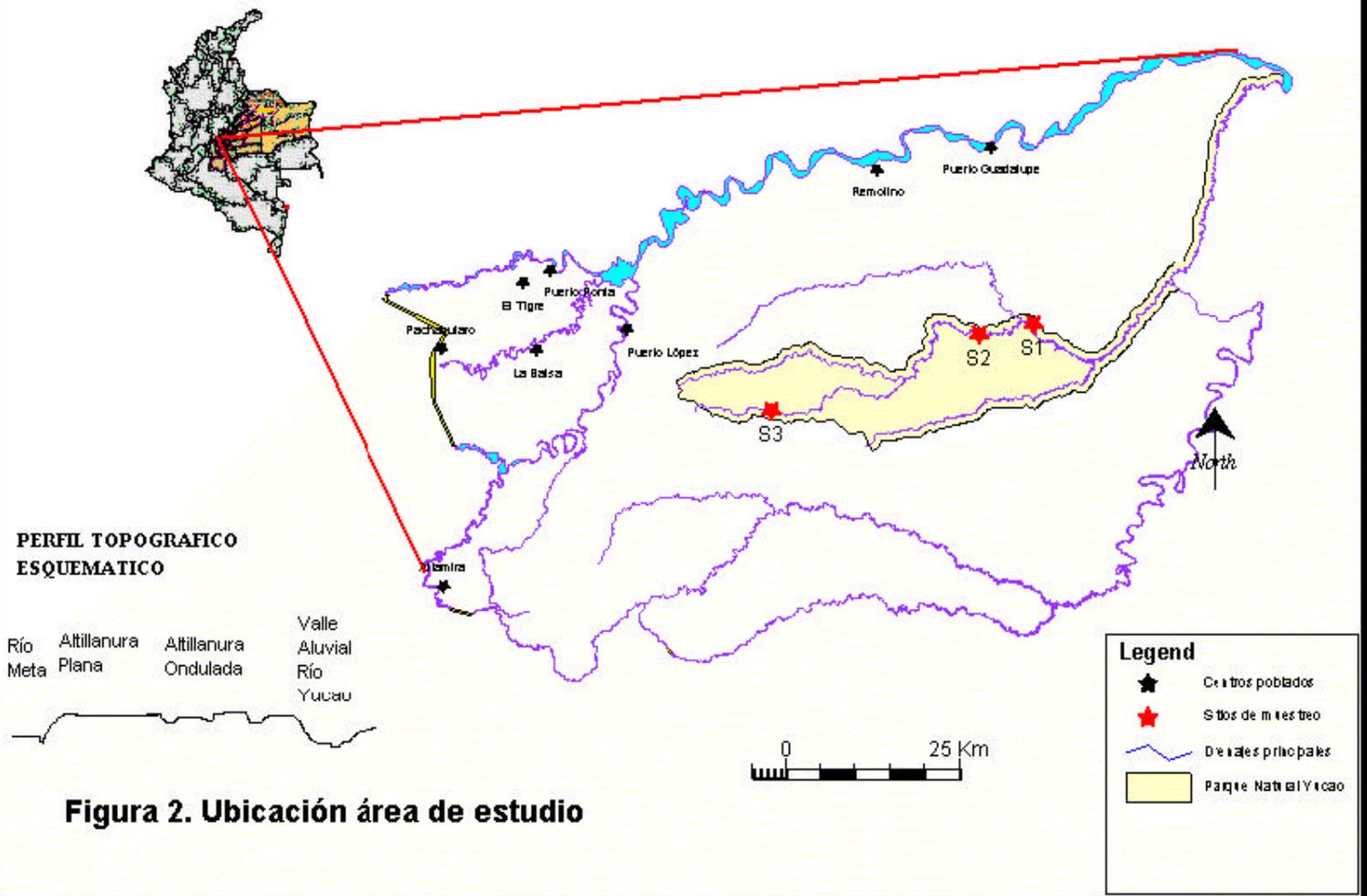


Figura 2. Ubicación área de estudio

El régimen climático anual de los Llanos Orientales es de tipo monomodal, caracterizado por la alternancia de una temporada de abundante pluviosidad con otra de extrema sequía. En el área de estudio el período de lluvias está comprendido entre los meses de abril y diciembre y un período seco desde mediados de diciembre hasta finales de marzo. Sus precipitaciones están distribuidas mayormente entre abril y octubre, siendo junio y julio los meses más lluviosos, y el mes de enero el más seco (Serna-Isaza et al. 1996) (Figura 3).

La temperatura es poco variable en cuanto a sus promedios mensuales, siendo de enero a marzo los periodos más cálidos con 27° y los meses restantes con 26°. La humedad relativa, se estima en un 75%, con valores mínimos de 65% en épocas secas y 90% en el período lluvioso (Galvis et al. 1989).

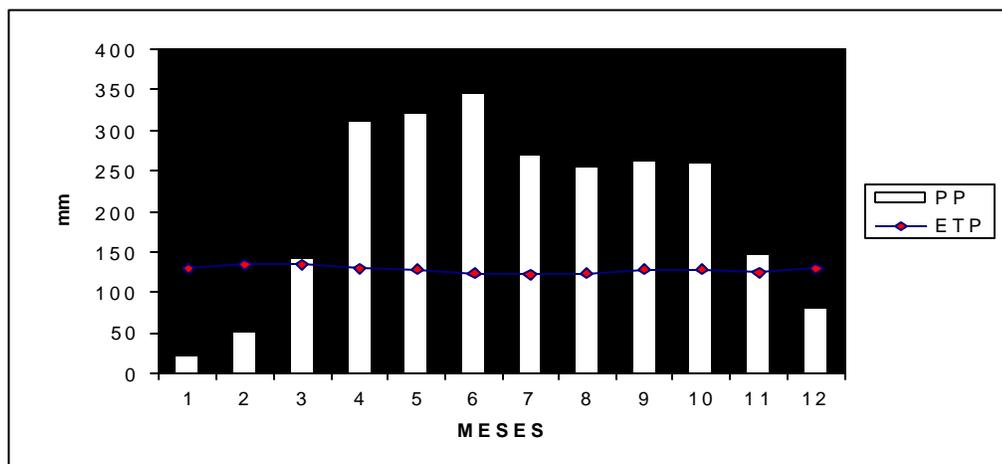


Figura 3. Precipitación y evapotranspiración de Puerto López (Meta) (Datos IDEAM).

Los bosques del río Yucao están inmersos en una sabana estacional que presenta suficiente agua durante la época de lluvias, y un ligero déficit en la época seca. Esta condición corresponde según el régimen hídrico del suelo a údico, que puede llegar a transición a ústico (Sarmiento 1984). Presentan inundaciones y encharcamientos periódicos (Fajardo 1998, Municipio de Puerto Lopez 2000) causadas por variaciones

en el caudal del río que coinciden con la dinámica de las precipitaciones (Galvis et al. 1989).

El área de estudio presenta condiciones de suelo que cambian con respecto a las que caracterizan el paisaje de altillanura ondulada y serranía. Los suelos presentan fundamentalmente mayor contenido de materia orgánica, mayor capacidad de intercambio catiónico y altas concentraciones de Aluminio, aunque son deficientes en la mayoría de nutrientes esenciales. Generalmente se clasifican como Inceptisoles (Botero 1989, Peters 1994).

Fajardo et al. (1999) clasifica a los bosques de galería de la altillanura disectada o serranía del municipio de Puerto López (Meta) en cinco tipos según las comunidades que los caracterizan:

- I. Comunidad de *Mauritia flexuosa*, *Pithecellobium glomeratum* y *Cecropia metensis*
- II. Comunidad de *Miconia multispicata*, *Caraipa llanorum* y *Oenocarpus bataua*
- III. Comunidad de *Syagrus inajai*, *Phenakospermum guianensis* e *Himatanthus articulatus*
- IV. Comunidad de *Caraipa llanorum*, *Protium heptaphyllum*, e *Hirtella elongata*
- V. Comunidad de *Licania sp.*, *Sclerolobium odoratissimum*, y *Amaioua guianensis*.

De los tres sitios de muestreo (figura 2), el sitio 1 (S1) y el sitio 2 (S2) corresponden al bosque inundable (Tipo IV), característico de las zonas intermedias entre río y sabana. Son bosques aluviales amplios situados aguas abajo sobre el río principal que solamente se inundan durante las crecientes de los ríos. Son zonas de buen drenaje, gran cobertura de sotobosque, alto contenido de materia orgánica, altas concentraciones de aluminio y baja disponibilidad de nutrientes. Debido a cambios en la microtopografía el sitio 1 también presenta algunas áreas típicas de bosque de

rebalse (Tipo V), donde el bajo nivel del terreno permite que el río los inunde durante varios meses, formando charcos temporales o permanentes según su permanencia en el verano. Aquí las hierbas son escasas y las capas de hojarasca en el suelo pueden alcanzar los 20 cm de espesor, debido a la baja tasa de descomposición (Fajardo et al. 1999).

Por el contrario, el sitio 3 (S3), no es afectado por las inundaciones (Tipo III). Se encuentra aguas arriba sobre el caño Yucaito. Debido a que ocupa sitios con alturas superiores a los 5m con respecto al nivel del río. Se caracterizan por tener una escasa cobertura de hierbas. Los árboles son de poca altura y crecen sobre suelos arcillosos duros. A diferencia de los otros bosques, estos presentan bajos niveles de P (Fajardo 1998).

La mortalidad de árboles aumenta por efectos de la inundación la cual puede alcanzar hasta los 4 metros, y la intervención humana (Fajardo et al. 1999). Las principales actividades humanas que inciden en este lugar, son el pastoreo y la extracción de madera para uso local (Etter 1985). En el S1, no se conocen evidencias de intervención humana, a diferencia del S2 y S3 donde las actividades de extracción de madera para uso local y la caza han influido en el bosque, según observaciones directas y entrevistas con los habitantes del lugar.

5. METODOLOGÍA

Este estudio se inició con una fase preliminar de revisión de literatura seguida de una fase de campo, una fase de laboratorio y una fase de análisis e interpretación de datos. (Figura 4).

5.1. FASE DE CAMPO

Esta fase se llevó a cabo en su totalidad durante la época seca (enero-marzo) debido a la imposibilidad de recolectar los datos de suelos, vegetación y topografía bajo condiciones de inundación en la época invernal.

5.1.1. Área de muestreo

Se determinaron tres sitios de muestreo ubicados en la cuenca del Río Yucao, donde se realizaron estudios previos sobre la composición y estructura florística y su correlación con factores ambientales (Fajardo, 1998). El sitio (S1) se encuentra ubicado a los 4°05'27.53309 N y 72°24'19.38216 O dentro de la Finca Hawaii; el sitio 2 (S2) a los 4°04'47.85480 N y 72°28'14.95770 O en la Finca Lomitas; y el sitio 3 a los 3°59'0.19177 N y 72°44'42.61412 E en la Finca Los Cambulos. El S1 y S2 están ubicados a la orilla del Río Yucao en planos aluviales mientras que el S3 se encuentra ubicado en una terraza del bosque de galería del Caño Yucaito.

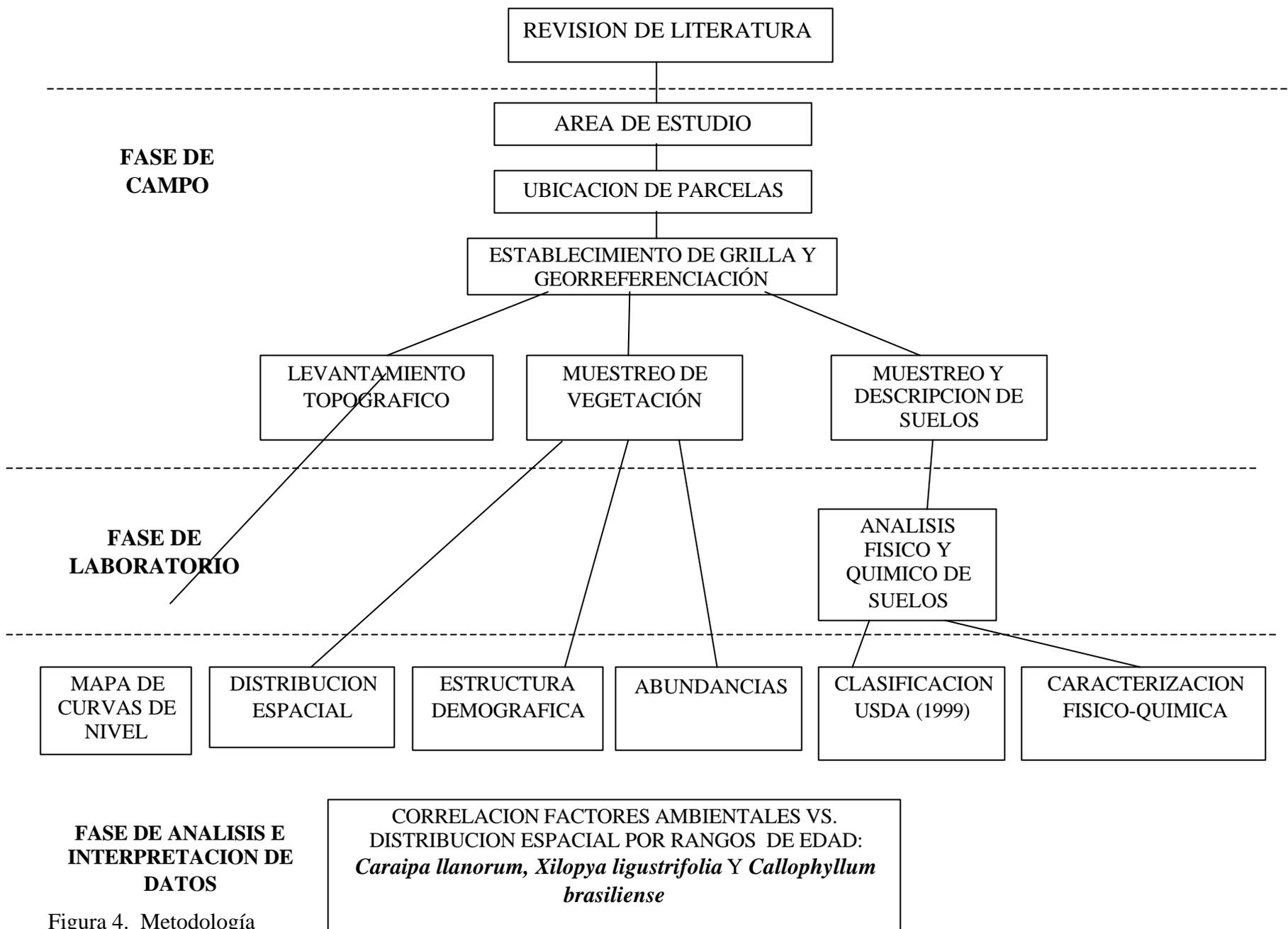


Figura 4. Metodología

5.1.2. Recolección de datos

En cada sitio de muestreo se delimitaron las parcelas de muestreo. En el S1 se delimitó un área de 60 x 220 m, y en el S2 y S3 un área de 100 m x 100 m. En cada uno de estos lugares las parcelas fueron subdivididas en subparcelas contiguas de 20 x 20 m. Las cuadrículas fueron ubicadas al borde del río extendiéndose en dirección perpendicular a este.

Para cada una de las parcelas se midió la topografía del lugar empleando un teodolito. Estos datos fueron empleados para generar los modelos tridimensionales e isolíneas del terreno.

Posteriormente se realizó el levantamiento de vegetación de las tres especies: *Calophyllum brasiliense* Cambess (Clusiaceae), *Xylopia ligustrifolia* Humb. y Bonpl. Ex Dunal. (Annonaceae), *Caraipa llanorum* Cuatrec (Clusiaceae). Se colectó la información correspondiente a la ubicación espacial de los individuos (coordenadas X,Y locales) y las correspondientes medidas de DAP y altura. En este procedimiento también se tuvieron en cuenta los individuos muertos que fueron posibles de identificar. La información derivada de este levantamiento de vegetación fue empleada en el análisis de la distribución espacial y la generación de la estructura de edad para cada una de las tres especies.

Por último, se realizó un muestreo de suelos para cada uno de los tres sitios. Las muestras de suelo se tomaron siguiendo una dirección diagonal sobre cada parcela, (Gráfico 3), ubicando 5 cajuelas tanto para el S2 y S3, mientras que en S1 se ubicaron 11 cajuelas debido al mayor tamaño del área de muestreo. En cada cajuela se realizó la descripción del perfil y se colectaron muestras a tres profundidades diferentes (0-10 cm, 10-20 cm y 20-50cm) las cuales fueron sometidas a análisis físicos y químicos. En campo se hicieron dos evaluaciones adicionales por cajuela:

- ✍ Resistencia a la penetración (Kg/cm^2): Con un penetrógrafo se realizaron 3 lecturas en el mismo sitio donde se hicieron las cajuelas.
- ✍ Resistencia Tangencial al corte: Se realizaron tres lecturas por profundidad (0-10,10-20,20-50 cm) con un TORVANE obteniendo medidas directamente en Kpa.

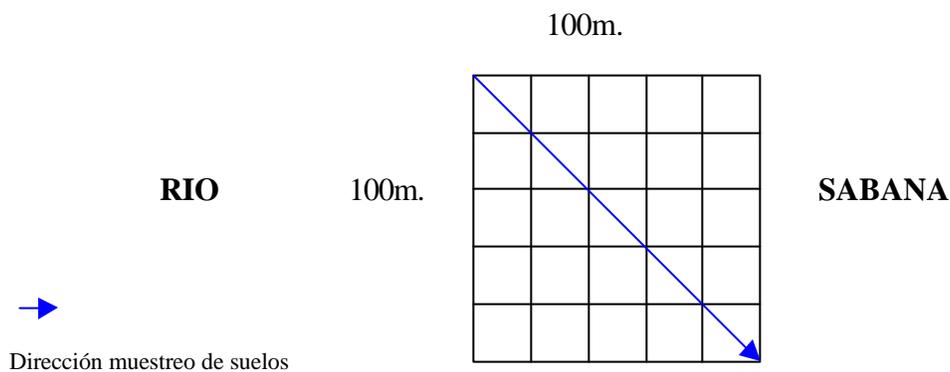


Figura 5. Muestreo de suelos

5.2. FASE DE LABORATORIO

5.2.1. Análisis físico y químico de suelos

Estos análisis se realizaron en los laboratorios de Física de Suelos del CIAT bajo su asesoría. Todas las pruebas se realizaron a cada una de las tres muestras por cajuela que correspondían a tres profundidades diferentes (0-10cm, 10-20 cm, 20-50 cm).

5.2.1.1. Muestras no disturbadas

Las muestras sin disturbar fueron sometidas a las siguientes pruebas:

- ✍ Conductividad Hidráulica (cmh^{-1}): Mediante el método de cabeza constante.
- ✍ Permeabilidad al aire (cm/día^{-1}): Se midió la permeabilidad del suelo al aire con un permeámetro (Daiki) a las muestras que habían sido previamente sometidas a una columna de succión de 75 cm.
- ✍ Densidad aparente (Mg/m^3): Por medio del método del cilindro de volumen conocido.
- ✍ Humedad volumétrica a 75 cm de succión. (g/cm^3).
- ✍ Curvas de retención y distribución de tamaños de poros: Balanceando las muestras a una columna de 75 cm. de succión en la mesa de tensión y a 1 y 15 bares de succión en las ollas y platos de tensión.
- ✍ Susceptibilidad a la compactación (%): Las muestras equilibradas a 75 cm en la mesa de succión fueron sometidas a 200 Kpa en una prensa hidráulica para evaluar su reducción de volumen por medio de la relación de la densidad aparente inicial y final.

5.2.1.2. Muestras disturbadas

- ✍ Textura: Determinada por medio del Método de los Bouyoucos.
- ✍ Arenas de Textura (%): Utilizando tamices de 2, 1, 0.5, 0.25 , 0.125 y ? 0.125 mm.
- ✍ Densidad Real (Mg/m^3): Utilizando el método del picnómetro.
- ✍ Estabilidad de agregados: Las determinaciones se le realizaron utilizando tamices de diámetros correspondientes a 6.2, 4, 2, 1 y 0.125 mm.
- ✍ Porosidad Total (%) Se obtuvo utilizando los valores de densidad real y densidad aparente.
- ✍ Materia Orgánica: Por el método de Walkey y Black.
- ✍ PH
- ✍ P (Bray2) (ppm)

☞ K (meq/100g), Ca (meq/100g), Mg (meq/100g), Al (meq/100g), B (ppm), Fe (ppm), Mn (ppm), Zn (ppm).. Los métodos bajo los cuales se realizaron estas pruebas se encuentran descrito en Page, *et al* (1982).

5.3. FASE DE ANÁLISIS (Cuadro 1)

5.3.1. Abundancias

Los valores correspondientes al número de individuos para cada uno de los sitios (S1, S2 y S3) fueron sometidos a la prueba estadística no paramétrica Kruskal-Wallis (Sokal y Rohlf 1995), asumiendo que los valores de cada subparcela en cada sitio no están afectados por diferencias entre ellas, como cambios topográficos y edáficos.

5.3.2. Estructura de edades

Se obtuvieron histogramas para cada una de las tres especies, construidos a partir de clases de edad determinadas por rangos relativamente pequeños con el fin de observar el comportamiento de las edades (tamaños) de manera más detallada. Basándose en esta curva preliminar se obtuvo otro histograma para cada especie pero con rangos de edades más amplios –menos clases de edades- que también describían el mismo comportamiento observado en los histogramas iniciales. Estas clases de edades (0-1 cm, 1-5cm, 5-10cm y \geq 10 cm de dap) se utilizaron para relacionar la distribución de edades con la distribución espacial. Estos rangos se determinaron teniendo en cuenta trabajos demográficos realizados en bosques húmedos tropicales de Guyana (Zagt 1997), donde se denomina como plántulas a los individuos con alturas hasta de 3m y adultos los que se encuentren por encima de 10 cm de dap.

Todos los histogramas se construyeron con las mediciones de diámetro a la altura del pecho (DAP), debido a la precisión en que estas fueron tomadas en campo y a que

algunos individuos presentaban datos de altura no correspondientes a los reales por causa de actividades antrópicas o por caídas de árboles.

Adicionalmente, se aplicó la prueba estadística no paramétrica Kolmogorov-Smirnov (Sokal y Rohlf 1995) para comparar las estructuras demográficas de una especie en los tres sitios de muestreo.

5.3.3. Distribución Espacial

Los datos obtenidos de abundancias por parcela (20x20m), fueron utilizados para hallar el tipo de distribución espacial de cada especie en cada uno de los tres sitios asumiendo que estos tienen una distribución de Poisson. La relación entre el promedio y la varianza (coeficiente de dispersión o varianza relativa) fue la utilizada para determinar si tenían una distribución agregada, uniforme o al azar (ecuación No 1-5) (Ahumada 1997).

En este caso, n es el número de transectos o de cuadrículas que se utilizan para medir el número de individuos en la población.

$\frac{\sum x^2}{n}$?	1 Agregada	Ec.1	$\frac{\sum x_i}{n}$	
$\frac{\sum x^2}{n}$	=	1 Azarosa	Ec. 2	$\frac{\sum x_i}{n}$	(cuando n es lo suficientemente grande) Ec.4
$\frac{\sum x^2}{n}$	=	1 Regular	Ec.3	$\frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}{n-1}$	(cuando n es lo suficientemente grande) Ec.5

De la misma forma, se determinó el tipo de patrón espacial para las cuatro diferentes clases de edad tenidas en cuenta en el análisis demográfico. Para los valores que se encontraban cerca a 1 (distribución azarosa con tendencia a la uniformidad o a la agregación), se aplicaron las pruebas estadísticas *t student* y *chi-cuadrado* con el fin de determinar que tan lejos estaban estos datos de la dispersión azarosa. (Brower et al. 1997).

5.3.4. Caracterización topográfica del terreno

Los datos provenientes del levantamiento topográfico efectuado en campo fueron utilizados para realizar modelos tridimensionales del terreno a los cuales fueron generadas sus isolíneas cada 100 cm, en el programa Map Maker Popular 1.0. Estos modelos fueron realizados para los S1 y S2. En el S3, correspondiente a una terraza, no se realizaron estos debido a que su relieve era plano.

Estos modelos fueron empleados en la realización de mapas topográficos en el programa ArcView 3.1.. Para cada una de las curvas de nivel en cada sitio, se sobrepuso la información de la localización de cada uno de los individuos de cada clase de edad por especie. De esta manera se obtuvo el número de individuos por altitud. Esta información fue empleada en los análisis estadísticos para determinar la relación posible entre topografía y distribución de las especies

5.3.5. Relación Especies vegetales vs. Topografía

Para establecer si existía o no esta relación se realizaron análisis de clasificación con el programa estadístico PAST (Hammer et al. 2001) utilizando el índice de disimilaridad Bray-Curtis (1957) , para determinar las afinidades entre cotas según la distribución de los individuos de cada clase de edad de *C.llanorum*, *X.ligustrifolia* y *C.brasiliense*. Este procedimiento se realizo empleando los valores de densidad (ind/ha.).

Posteriormente, para la misma información se realizaron análisis de ordenación de Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS) (Shepard, 1962, Kruskal, 1964) a través de una ordenación inicial de Bray-Curtis, por medio del programa elaborado por Ludwig y Reynolds (1988).

Para definir si era posible o no asumir las relaciones expuestas en el NMDS, se realizaron regresiones tanto para las funciones lineales o polinomiales (según el coeficiente de determinación r^2) de las curvas de dispersión derivadas de la relación entre las curvas de nivel (y) y su coordenada correspondiente al análisis de ordenación (x). Los valores de la probabilidad T, F y de r^2 obtenidos en las regresiones fueron empleados para determinar si existía o no una relación significativa entre las isolíneas y la distribución de las especies y qué tanto las variaciones en la densidad de las especies se explicaban a través de la topografía (Snedecor y Cochran, 1964, Sokal y Rohlf 1995).

Cuadro 1. Fase de análisis: Pruebas estadísticas.

INFORMACION	PRUEBA ESTADISTICA
Abundancias	Prueba no-paramétrica Kruskal-Wallis
Distribución Clases de Edad	Prueba no-paramétrica Kolmogorov-Smirnov
Distribución Espacial	Coefficiente de dispersión. Prueba <i>t-student</i> y <i>Chi-square</i>
Relación curvas de nivel vs. Especies vegetales	Análisis de clasificación-Índice de disimilaridad Bray-Curtis. Análisis de Ordenación NMDS. Regresiones (Prueba “t” y “F” y correlaciones).
Suelos	Análisis de Componentes Principales, NMDS.

5.3.6. Suelos

5.3.6.1. Clasificación Taxonómica

Con la información física y química de cada una de las muestras tomadas en campo a diferentes profundidades, junto con la descripción de los horizontes fue posible

realizar una clasificación taxonómica de los suelos hasta el nivel de subgrupo para cada cajuela, siguiendo el sistema de clasificación del Soil Survey Division Staff (1999) con la colaboración del CIAT.

5.3.6.2. Caracterización física y química de los suelos

Se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) para cada uno de los sitios con el fin de observar las posibles diferencias y similitudes entre los diferentes puntos muestreados dentro de la parcela.

5.3.7. Relación entre características edáficas y la vegetación

5.3.7.1. Mapa de suelos vs. Vegetación

En el programa Arc View 3.1. se elaboró un mapa de suelos como aproximación a la variación edáfica en cada uno de los sitios, utilizando las asociaciones entre las muestras arrojadas por el ACP, las categorías taxonómicas obtenidas y el modelo topográfico del terreno. A este mapa se asoció la ubicación de los individuos.

5.3.7.2. Vegetación vs. Muestras de suelos

Con el fin de establecer una relación más estrecha entre la vegetación y las características de los suelos en diferentes lugares de la parcela, se realizó un análisis NMDS, con el programa de Ludwig y Reynolds (1988), para observar las similitudes y diferencias según la abundancia de individuos entre las subparcelas donde fueron muestreados los suelos. Para este procedimiento se utilizaron únicamente los datos de las clases de edad 1 y 2 debido a que en un análisis de clasificación preliminar, utilizando el índice de disimilaridad Bray-Curtis, el dendrograma era muy similar tomando tanto todas las clases de edad como solo las clases 1 y 2. Esto coincide con

el patrón agregado que presentaron las clases 1 y 2, quienes en consecuencia deben estar respondiendo a algún gradiente ambiental (Ramírez 1999).

Posteriormente se realizaron correlaciones, entre las variables edáficas y la información arrojada por el NMDS para determinar la presencia de variables responsables de la estructuración de los datos en el análisis de ordenación.

6. RESULTADOS

6.1. SUELOS Y TOPOGRAFIA

Los tres sitios de muestreo presentaron tipos de suelo y topografía diferentes. Las parcelas de S1 y S2 presentaron heterogeneidad espacial en sus suelos. Por el contrario, en S3 con relieve plano y sin influencia de inundaciones, tiene suelos taxonómicamente homogéneos correspondiendo al subgrupo Fluventic Humic Dystrudepts.

El Análisis de Componentes Principales (ACP) (porcentaje de varianza acumulada: 41, 62, 73 y 80%, *eigenvalues* = 9.4, 4.8, 2.5 y 1.6; Anexo 1), diferenció las muestras tomadas en S3, según la profundidad a la que fueron tomadas. De esta manera, el contenido de bases totales, las concentraciones de Zn y los valores de conductividad eléctrica descienden con la profundidad. Por el contrario la susceptibilidad a la compactación, la RTC y la densidad aparente es menor en la superficie (Figura 6 y 7).

El S1, presenta zonas que permanecen inundadas y otras con inundaciones ocasionales durante la época invernal, y se caracterizó como un complejo donde Oxyaquic Dystrudepts (muestras 5-11) en napas y basines tiene un 60% de ocurrencia; Oxyaquic Udifluvents (muestra 2 - 4) en diques tiene un 30% de ocurrencia con inclusiones de un 10% de Aeric Endoaquepts (muestra 1) en el basin. Aeric Endoaquepts y Oxyaquic Udifluvents se encuentran ubicadas cerca al río en la

curva de nivel más baja. Las muestras correspondientes a Oxyaquic Dystrudepts se encuentran ubicadas en curvas de nivel más altas y lejanas al río (Figura 8).

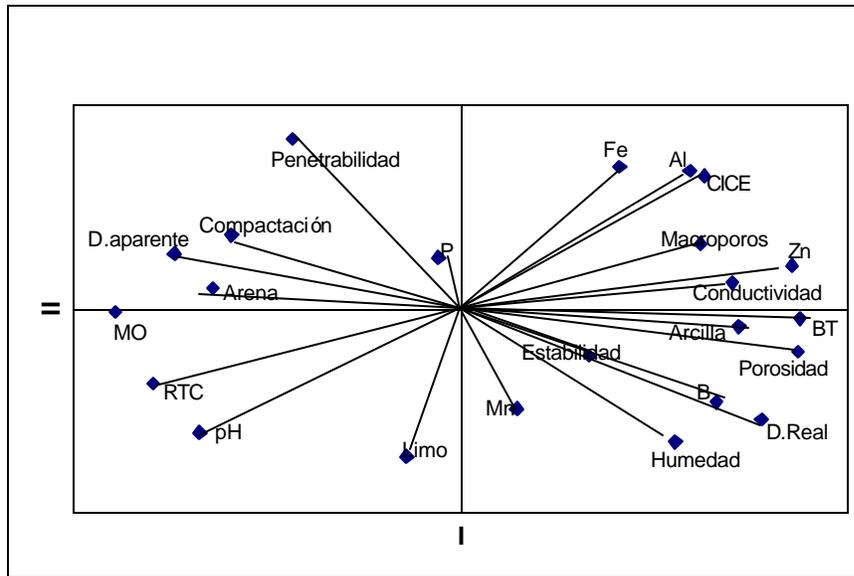


Figura 6. ACP para las características del suelo en el S3.

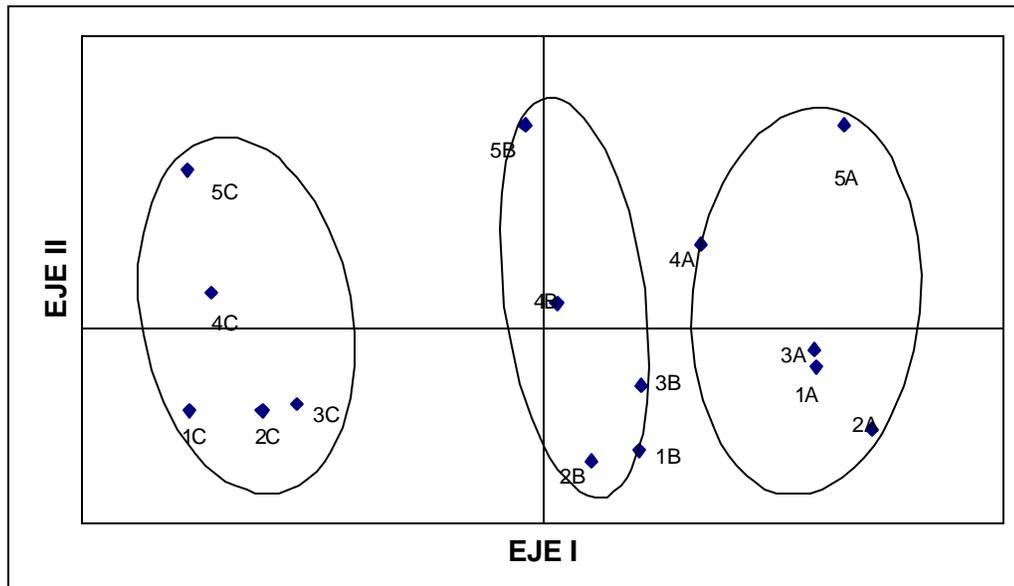


Figura 7. ACP para todas la muestras en S3. (A: 0-10 cm, B: 10-20 cm y C: 20-50 cm).

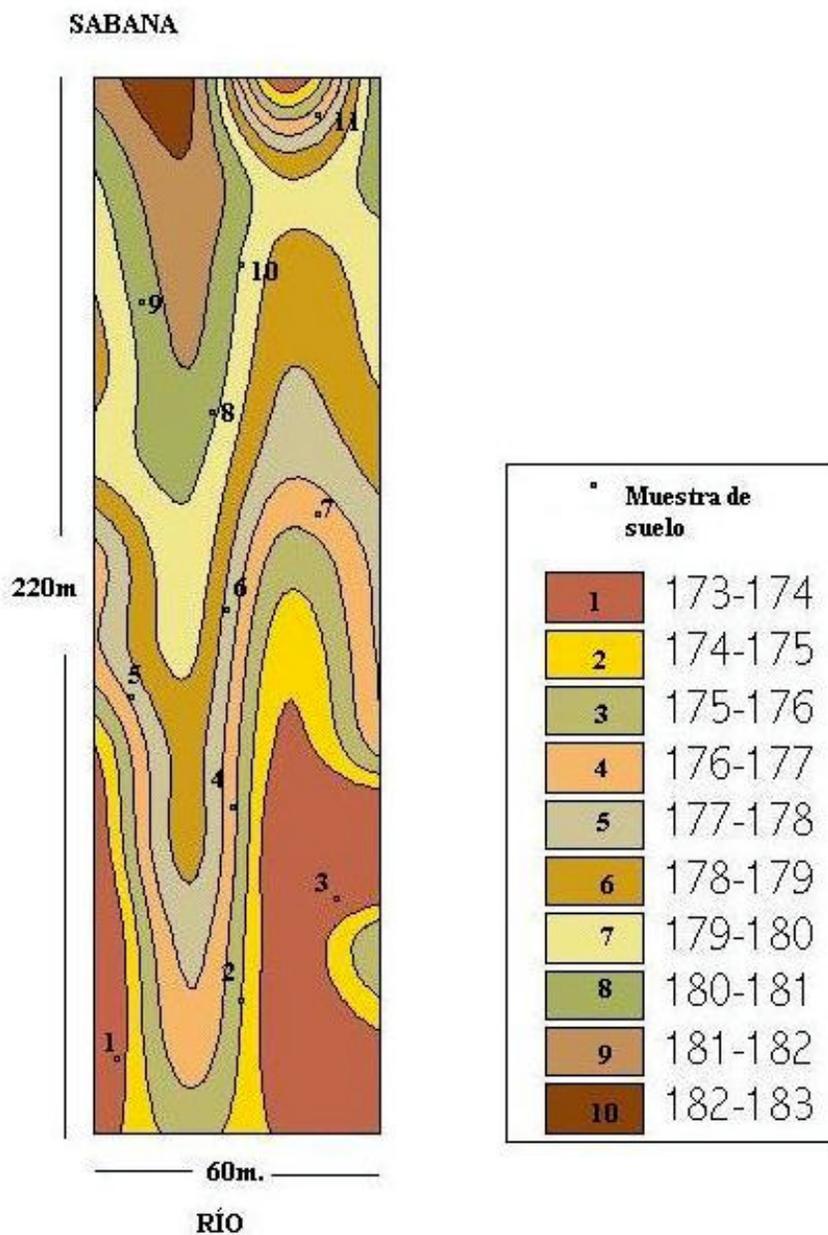


Figura 8. Topografía y ubicación de muestras de suelo, S1.

En el Análisis de Componentes Principales (ACP), (porcentaje de varianza acumulada de 40, 60, 69 y 76%, *eigenvalues* = 9.3, 4.4, 2.1 y 1.6; Anexo 2), el eje III

y IV, diferenció a Aerico Endoaquepts y Oxyaquic Udifluvents de Oxyaquic Dystrudepts por presentar valores bajos de resistencia tangencial al corte (RTC), alta concentración de P, baja penetrabilidad y estabilidad de agregados, y en algunos de sus horizontes baja macroporosidad. Oxyaquic Udifluvents (muestras 3 y 2) se diferenció de Aerico Endoaquepts por su mayor contenido de arena, menor cantidad de arcilla y baja capacidad de intercambio catiónico (CICE). Aerico Endoaquepts presentó una mayor concentración de Al y de materia orgánica (MO).

En Oxyaquic Dystrudepts solo las concentraciones de Fe presentaron fluctuaciones en sus valores. Estas fueron responsables de la disociación de la muestra 6 (bajas concentraciones) y de la muestra 4 y 9 (con mayores concentraciones) de las demás (Figura 9 y 10).

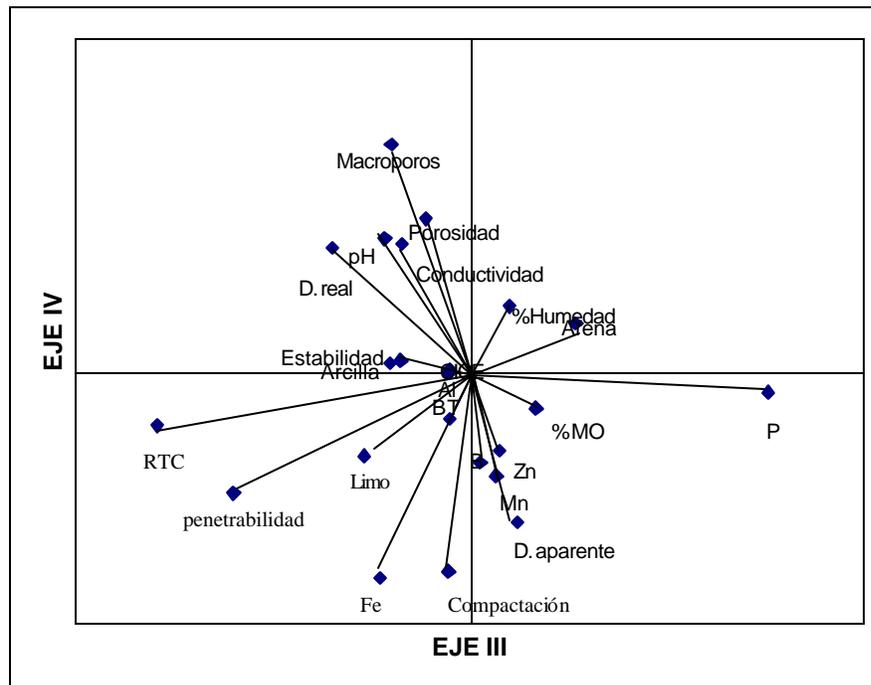


Figura 9. ACP para las características del suelo en el S1.

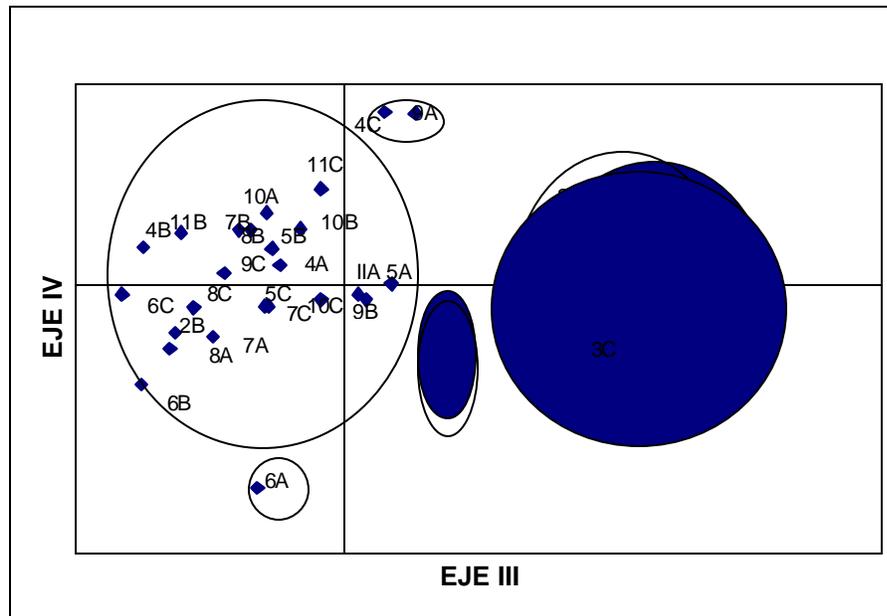


figura 10. ACP para todas la muestras en S1. (A: 0-10 cm, B: 10-20 cm y C: 20-50 cm).

El S2, con inundaciones ocasionales, los tipos de suelos encontrados corresponden a un complejo, donde los basines están conformados por Typic Acrudox (muestra 3 y 4) y Oxic Dystrudepts (muestra 2) en un 40% y 20 % de ocurrencia, respectivamente. Adicionalmente, en los diques se identificaron suelos pertenecientes a Typic Udifluvents (muestra 5), como un tercer componente con un 20% de ocurrencia. Este complejo presenta inclusiones de Inceptic Typic Hapludox (muestra 1) en la zona de transición entre vega y altillanura (figura 11).

En el ACP (porcentaje de varianza acumulada de 39, 62, 73 y 80%, *eigenvalues* = 9.0, 5.3, 2.5 y 1.7, Anexo 3), las capas superficiales (0-10 cm) de Inceptic Typic Hapludox , Oxic Dystrudepts y Typic Acrudox se agrupan por presentar altos contenidos de MO, Bases Totales (BT) y P.

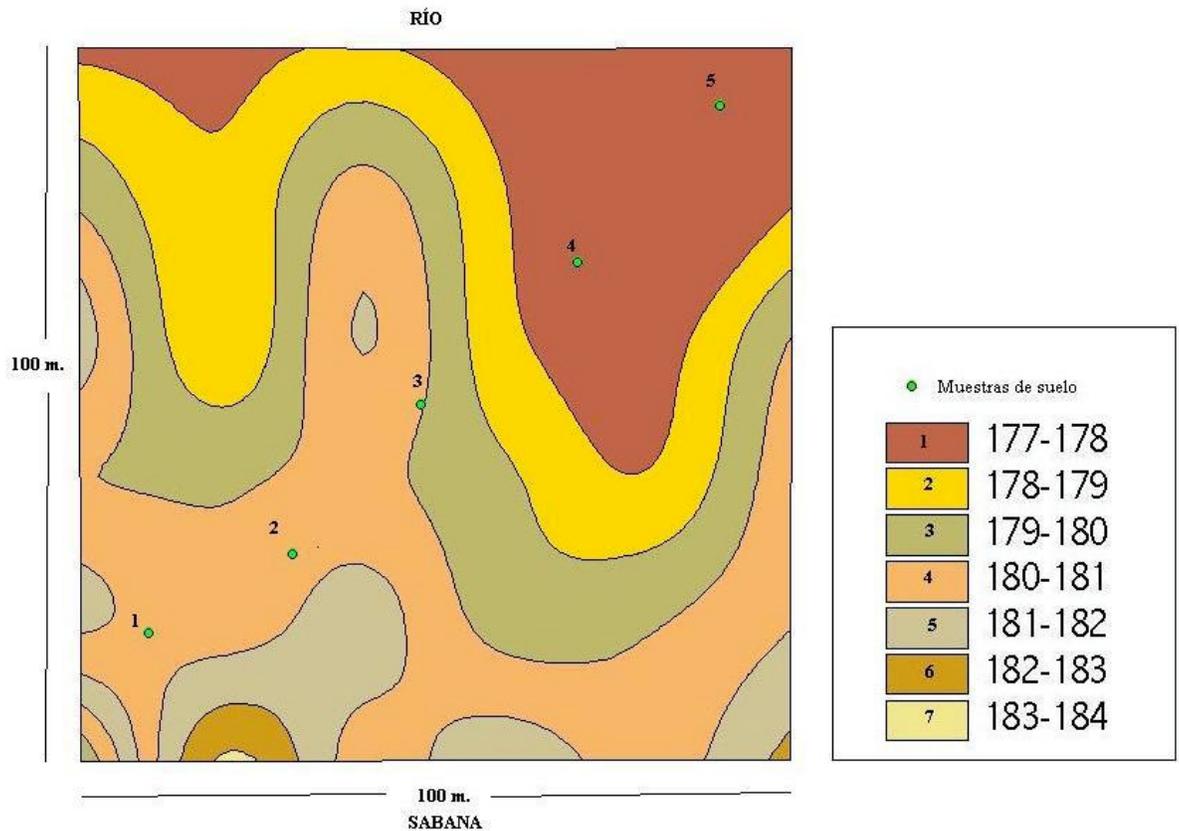


Figura 11. Topografía y ubicación muestras de suelo, S2.

Sin embargo, en las capas más profundas de Typic Acrudox (20-50 cm y 10-20 cm) las concentraciones de BT , Zn y P disminuyen, con un incremento en la densidad real y aparente.

Oxic Dystrudepts, situado cerca de la sabana presenta bajo porcentaje de arena y en contraste Typic Acrudox y Typic Udifluents, cercanos al río presentan un mayor porcentaje de arenas y baja penetrabilidad (figura 12 y 13).

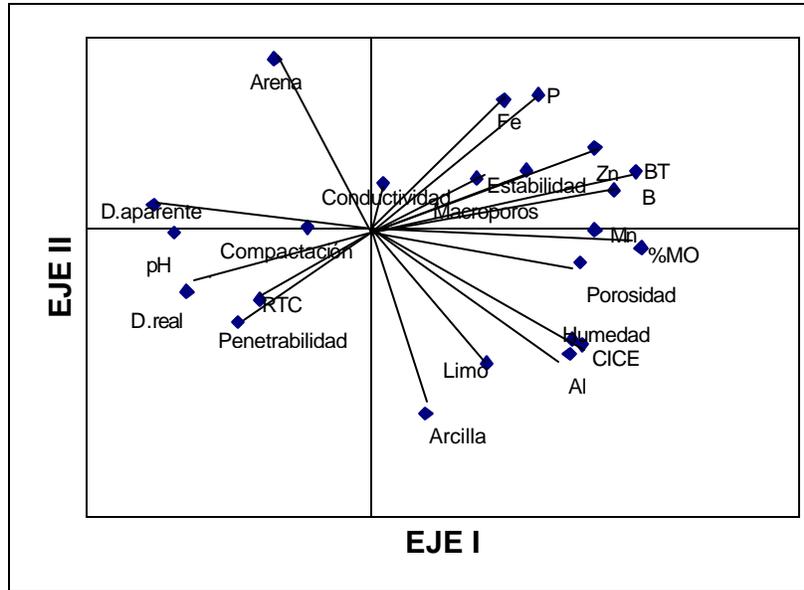


Figura 12. ACP para las características del suelo en el S2.

De acuerdo a las asociaciones hechas por el ACP, la taxonomía y las características topográficas del terreno, se definieron unidades de suelo, para el S1 y S2. En el S1, la unidad de suelo 1 corresponde a Aeric Endoaquepts, la 2 a Oxyaquic Udifluvents y la 3 a Oxyaquic Dystrudepts. (Figura 14). En el S2, la unidad de suelo 1 corresponde a Typic Udifluvents, la 2 a Typic Acrudox y la 3 a Oxic Dystrudepts e Inceptic Typic Hapludox (Figura 15).

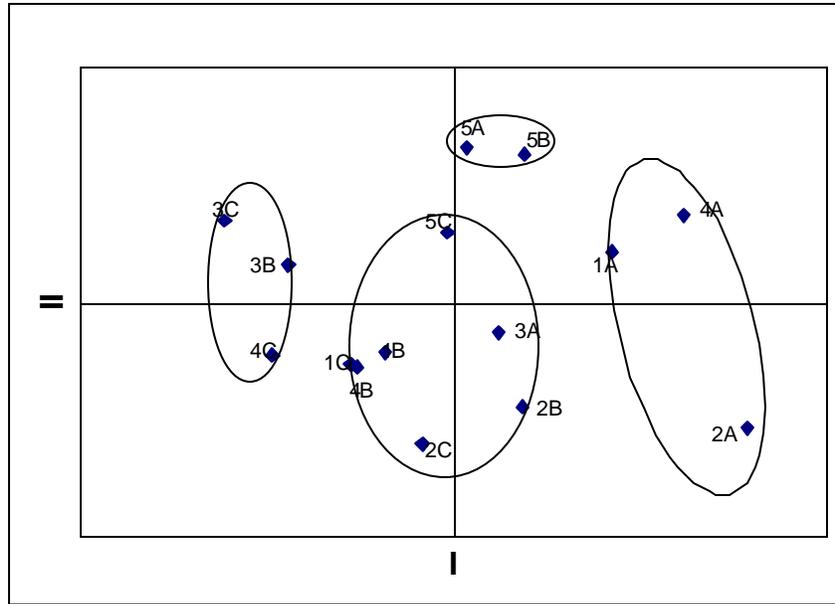


Figura 13. ACP para todas las muestras en S2. (A: 0-10 cm, B: 10-20 cm y C: 20-50 cm).

6.2. VEGETACIÓN

6.2.1. Densidades

Caraipa llanorum estuvo mejor representada en S1 y S2 con valores de densidad muy similares (458 y 423 ind/ha., respectivamente). *Xylopia ligustrifolia* y *Calophyllum brasiliense* tuvieron los mayores valores de densidad en el S3 (275 y 816 respectivamente). *C.llanorum* fue la más abundante en el S1 y S2, mientras que *C.brasiliense* presento el mayor número de individuos en el S3 (Tabla 1).

Tabla 1. Número de individuos/ha. *Caraipa llanorum*, *Xylopia ligustrifolia* y *Calophyllum brasiliense* en S1, S2 y S3.

ESPECIE	DENSIDAD		
	S1	S2	S3
<i>Caraipa llanorum</i>	458.33	423	211
<i>Xylopia ligustrifolia</i>	151.32	202	275
<i>Calophyllum brasiliense</i>	25.76	315	816

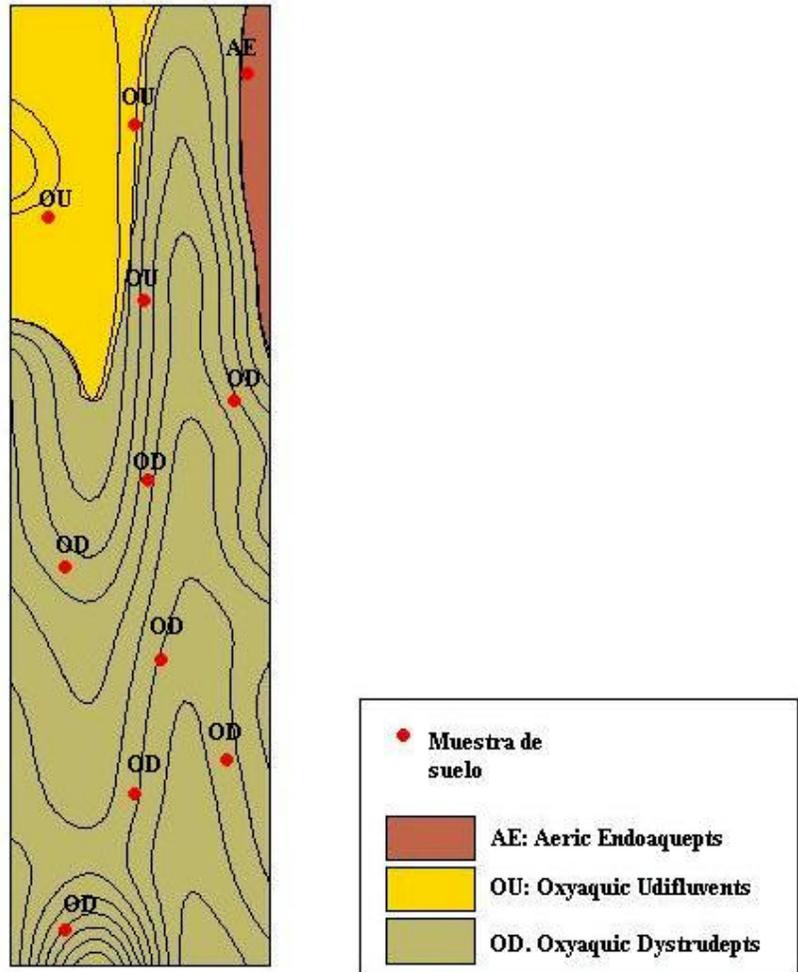


Figura 14. Unidades de suelo, S1.

Con la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis, se encontraron diferencias significativas en los valores de abundancia de *C.l.*, *C.b.* y *X.l.*, en los tres sitios, (nivel de significancia $\alpha = 0.050$) (Anexo 4).

6.2.2. Estructuras demográficas

Para las tres especies la prueba no paramétrica Kolmogorov-Smirnov, no encontró diferencias significativas entre las estructuras de edad en los S1, S2 y S3.(Anexo 5).

Caraipa llanorum:

Los tres lugares presentan un alto número de plántulas (0-1 cm, clase 1). En S1 y S3, el número de individuos mayores a 10 cm de DAP (clase 4) es mayor que el número de individuos de 5-10 cm de DAP (clase 3) (figura 16).

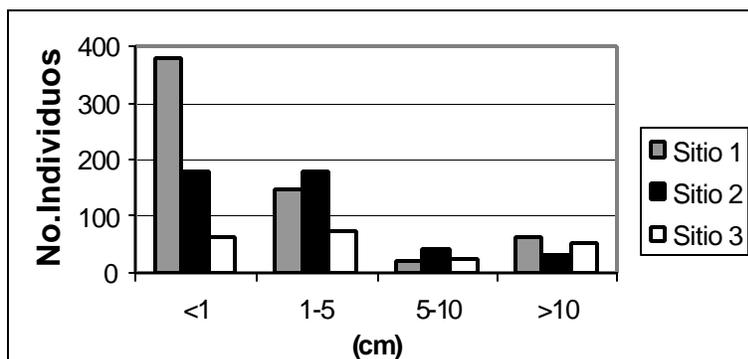


Figura 16. Distribución de la población de individuos de *Caraipa llanorum* en cuatro clases de edad.

En S1 no se observó ningún individuo afectado por actividades de extracción, pero si se encontraron 20 individuos adultos (? 10cm DAP) caídos naturalmente, que aún se lograban reconocer. En el sitio 2 solo se identificaron 2 individuos muertos (? 10cm DAP) debido a causas naturales. En el sitio 3 se encontraron 2 individuos muertos debido a extracción maderera y otros 2 caídos (? 10cm DAP) de manera natural.

Xylopia ligustrifolia:

Esta especie presenta en su población un alto número de plántulas en los tres sitios, sin embargo, los sitios 2 y 3 presentan un menor número de individuos en la clase 5-10 cm, con respecto a las abundancias totales, que el sitio 1 (figura 17). En el sitio 3 no se encontró ningún individuo comprendido entre 10-20 cm de DAP y así mismo, en el sitio 2 pocos individuos fueron encontrados en este rango inicial de la clase adulta (>10cm DAP).

En el sitio 2 se encontró un individuo muerto naturalmente con un diámetro de 2.6 cm. En el sitio 3 se identificaron 2 individuos muertos con >10 cm (DAP) y uno talado de 5.2 cm (DAP).

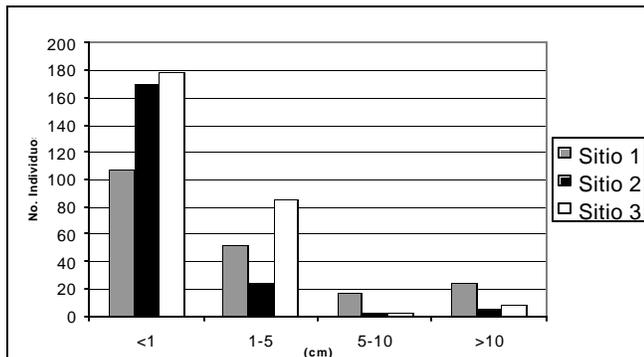


Figura 17. Distribución de individuos de *Xylopia ligustrifolia* en cuatro clases de edad.

Calophyllum brasiliense:

Esta especie presentó un muy bajo número de plántulas en el sitio 1 (figura 18). Así mismo, un descenso en el número de individuos de 5-10 cm de diámetro (clase 3). Para el sitio 2 y 3 se evidenció un alto número de plántulas y un descenso en las clases de edad más avanzadas, caracterizándose por un muy bajo número de juveniles y adultos (figura 19).

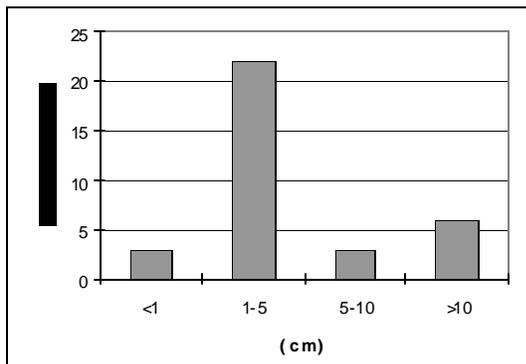


Figura 18. Distribución de individuos de *Calophyllum brasiliense* en cuatro clases de edad, S1, S2 y S3.

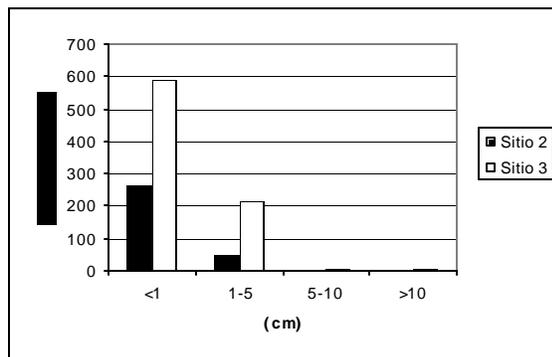


Figura 19. Distribución de individuos de *Calophyllum brasiliense* en cuatro clases de edad, S1, S2 y S3.

En el sitio 1 se encontró un individuo muerto por caída natural con un DAP menor a 10 cm. En el sitio 3 se observaron 2 individuos muertos por causas antrópicas > 10 cm (DAP) y un individuo caído naturalmente de 9.4 cm de DAP. En el sitio 2 no se identificó ningún individuo muerto.

6.2.3. Distribución espacial

Las poblaciones de las tres especies mostraron un patrón agregado en todos los sitios (Tabla 2).

Tabla 2. Distribución espacial de *C.l.*, *X.l.* y *C.b.* (Ag: Patrón espacial agregado).

ESPECIE	DISTRIBUCIÓN ESPACIAL					
	S1		S2		S3	
<i>Caraipa llanorum</i>	11.06	Ag	9.54	Ag	5.89	Ag
<i>Xylopia ligustrifolia</i>	2.63	Ag	7.79	Ag	5.13	Ag
<i>Calophyllum brasiliense</i>	2.24	Ag	12.67	Ag	26.71	Ag

En cuanto al tipo de distribución espacial por cada clase de edad, los valores del coeficiente de dispersión encontrados cercanos a la unidad fueron sometidos a las pruebas estadísticas “t-student” y “Chi-cuadrado” que determinaron un patrón azaroso para estas clases, de acuerdo a su cercanía numérica a 1 (Anexo 6).

En términos generales, el patrón agregado fue el más común para las clases de edad 1 y 2 en cada especie, mientras que el patrón azaroso lo fue para las clases 3 y 4 en los tres sitios de muestreo (Tabla 3).

Tabla 3. Distribución espacial por clases de edad para *C.l*, *X.l* y *C.b* en los tres sitios de muestreo. (Ag: Patrón agregado; Az: Patrón azaroso).

CLASE DE EDAD	DISTRIBUCIÓN ESPACIAL																	
	<i>Caraipa llanorum</i>						<i>Xylopia ligustrifolia</i>						<i>Calophyllum brasiliense</i>					
	S1		S2		S3		S1		S2		S3		S1		S2		S3	
1 (0-1 cm)	15.5	Ag	4.68	Ag	1.63	Ag	2.93	Ag	8.65	Ag	3.65	Ag	1.62	Ag	11.3	Ag	24.8	Ag
2 (1-5 cm)	2.38	Ag	7.70	Ag	3.48	Ag	1.34	Az	1.41	Az	2.93	Ag	2.78	Ag	2.49	Ag	11.4	Ag
3 (5-10 cm)	1.23	Az	2.34	Ag	1.71	Ag	1.22	Az	0.95	Az	0.95	Az	0.93	Az	0.95	Az	1.48	Az
4 (? 10 cm)	1.42	Az	0.97	Az	3.36	Ag	1.39	Az	0.83	Az	2.28	Ag	1.18	Az	0.91	Az	0.70	Az

6.3. RELACIÓN DEL FACTOR EDÁFICO Y TOPOGRÁFICO CON LA VEGETACIÓN

6.3.1. Relación especies vegetales vs. Topografía

Las relaciones encontradas en el NMDS, entre las curvas de nivel (Figura 8 y 11) según la densidad de las tres especies, se corroboraron en todos los casos con los análisis de clasificación (Bray-Curtis) (Anexo 7). Las variaciones en la topografía no explicaron significativamente en todos los sitios las variaciones de la distribución de las especies (Anexo 8).

Caraipa llanorum

Las variaciones en esta población se explicaron bien a través de las características topográficas del terreno en el S1, mientras que para el S2 se encontró una relación pobre entre estas dos variables.

En el S1 los cambios en las curvas de nivel explicaron en un 89 y 70% las variaciones en la densidad de la especie. Por el contrario, en el S2 no se encontró ninguna relación con las cotas de nivel (Tabla 4).

Tabla 4. Relación de la topografía con las variaciones en densidad de *C.llanorum*. (n.e.: no existe ninguna relación).

Distancia isolineas (cm)	COEFICIENTE DE DETERMINACIÓN R ²					
	S1			S2		
	Eje 1	Eje 2	n.confianza	Eje 1	Eje 2	n.confianza
100	0.8894	0.70009	>95%	n.e.	n.e.	

En S1, las curvas de nivel se asociaron así: La cota de nivel 9, una de las más altas (181-182 m.s.n.m.,cercanas a la sabana) con 1 y 2, más bajas (173-174 y 174-175 m.s.n.m. en el borde del río) por presentar gran cantidad de individuos de la clase de edad más joven (clase 1). (Figura 20).

Aunque en el S2 la relación entre la topografía y las variaciones de densidad de la especie no fue significativa; el análisis de clasificación asoció las curvas de nivel más bajas por presentar un bajo número de individuos el cual va aumentando a medida que se incrementa la altitud. En la curva de nivel más cercana a la sabana el número de individuos decrece nuevamente (Figura 21).

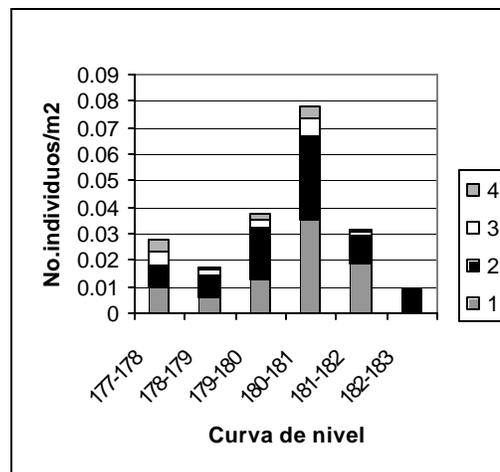
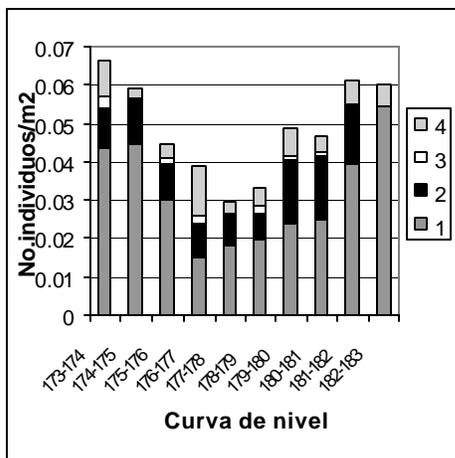


Figura 20. Distribución de las clases de edad de *C.llanorum* en curvas de nivel, S1.

Figura 21. Distribución de las clases de edad de *C.llanorum* en curvas de nivel, S2.

Xylopia ligustrifolia

Para el S1 las variaciones de altitud cada 100 cm solo se relacionan con la distribución de la especie en un 44%. En el S2, esta relación es más fuerte (aunque es explicada por solo un eje de ordenación) siendo el coeficiente de determinación (R^2) 0.78. (Tabla 5).

Tabla 5. Relación de la topografía con las variaciones en densidad de *X.ligustrifolia*.

Distancia isolineas (cm)	COEFICIENTE DE DETERMINACIÓN R^2					
	S1			S2		
	Eje 1	Eje 2	n.confianza	Eje 1	Eje 2	n.confianza
100	0.4416		>95%	0.7816		>95%

En el S1, la mayor cantidad de individuos de *X.l.* están ubicados hacia la cota de nivel más alta, y a diferencia de *C.l.* algunos pocos se ubican en las cotas de nivel bajas y cercanas al río. En el S2, las plántulas de esta especie están concentradas en la curva de nivel más baja y cercana al río. (Figura 22 y 23).

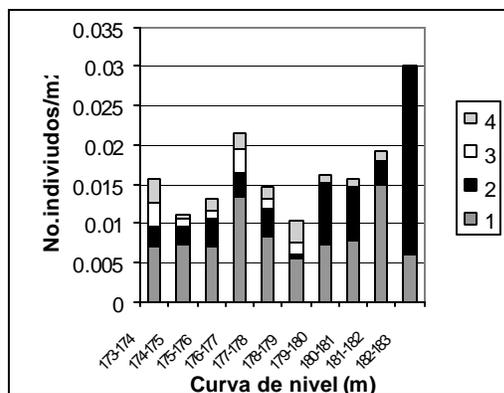


Figura 22. Distribución de clases de edad de *X.ligustrifolia* en curvas de nivel, S1.

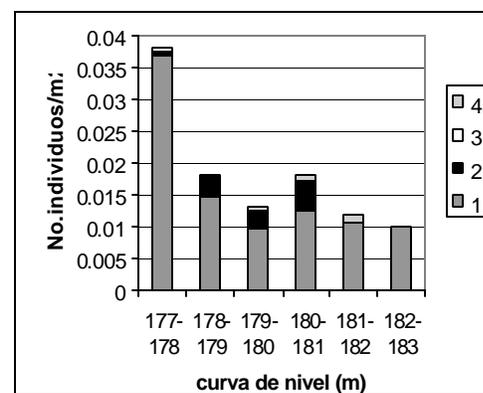


Figura 23. Distribución de clases de edad de *X.ligustrifolia* en curvas de nivel, S2.

Calophyllum brasiliense

La población de esta especie no se relacionó con los cambios topográficos del terreno en el S1. En el S2, la topografía y la densidad de la especie se relacionaron en un 80% (Tabla 6).

Tabla 6. Relación de la topografía con las variaciones en densidad de *C.brasiliense*.

Distancia isolineas (cm)	COEFICIENTE DE DETERMINACIÓN R ²					
	S1			S2		
	Eje 1	Eje 2	n.confianza	Eje 1	Eje 2	n.confianza
100	n.e.	n.e.		0.8048		92%

Los pocos individuos encontrados en el S1 se ubican en la curva de nivel más alta hacia el limite del bosque y la sabana. En el sitio 2, sus individuos se concentran hacia el borde del río al igual que *X.l.* (Figura 24 y 25).

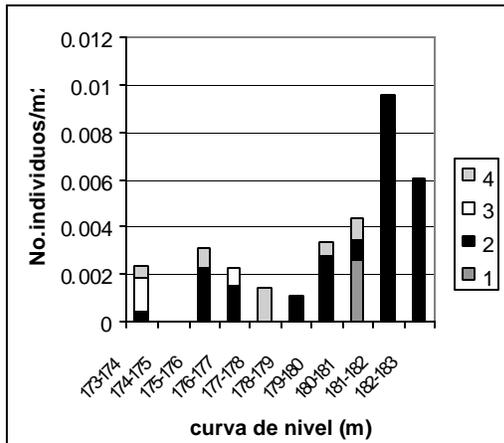


Figura 24. Distribución de clases de edad de *C.brasiliense* en curvas de nivel, S1.

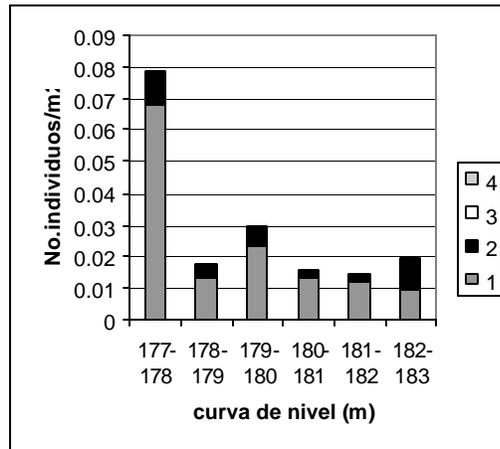


Figura 25. Distribución de clases de edad de *C.brasiliense* en curvas de nivel, S2.

6.3.2. Suelos vs. Vegetación

6.3.2.1. Unidades de suelos vs. vegetación

De acuerdo al ACP, la clasificación taxonómica y la topografía del terreno, se determinaron unidades de suelos en el S1 y S2, con las cuales se relaciono la distribución de las especies. Las clases de edad 1 y 2 de las tres especies: *Caraipa llanorum*, *Xylopia ligustrifolia* y *Calophyllum brasiliense* estuvieron presentes en todos los suelos con excepción de *C.b.* en Aerico Endoaquepts del S1 (figuras 26-29).

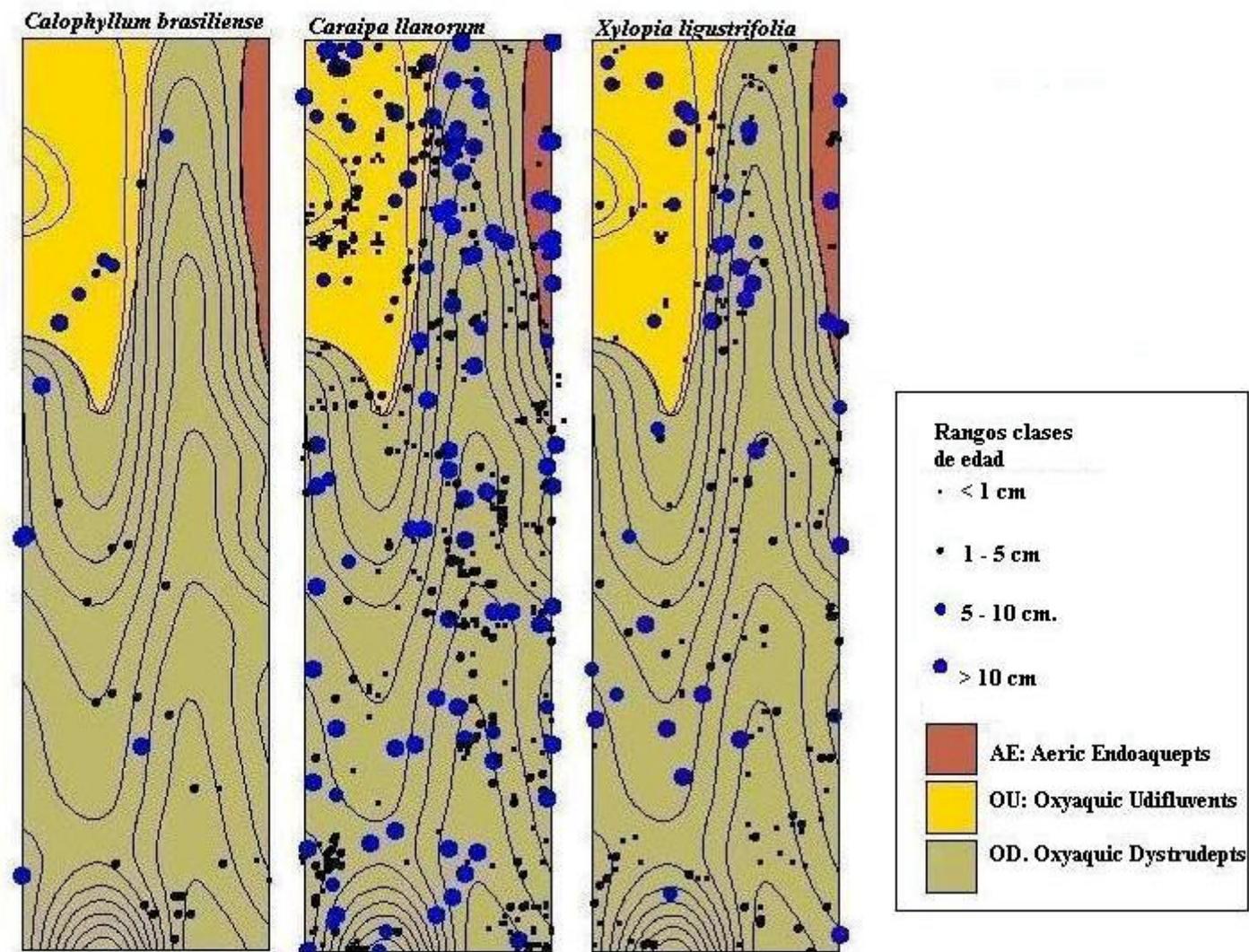


Figura 26. Distribución de C.l., X.l. y C.b. en unidades de suelo, S1

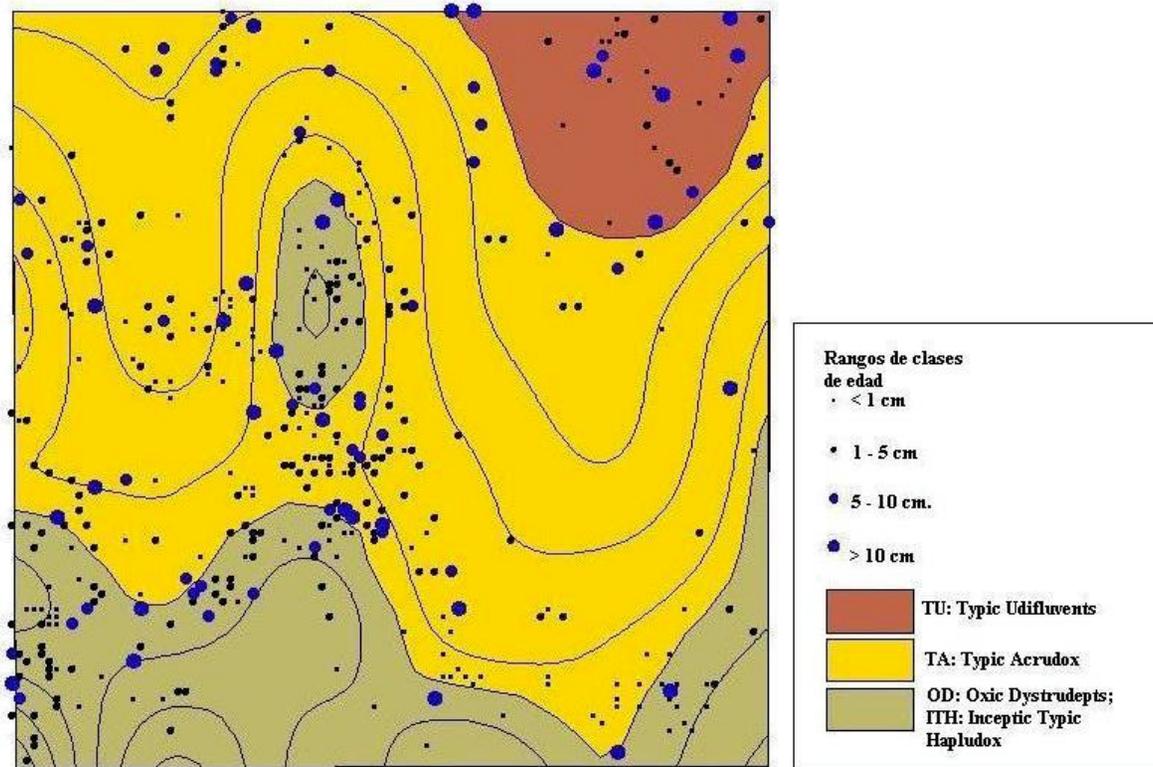


Figura 27. Distribución de C.I. en unidades de suelo, S2.

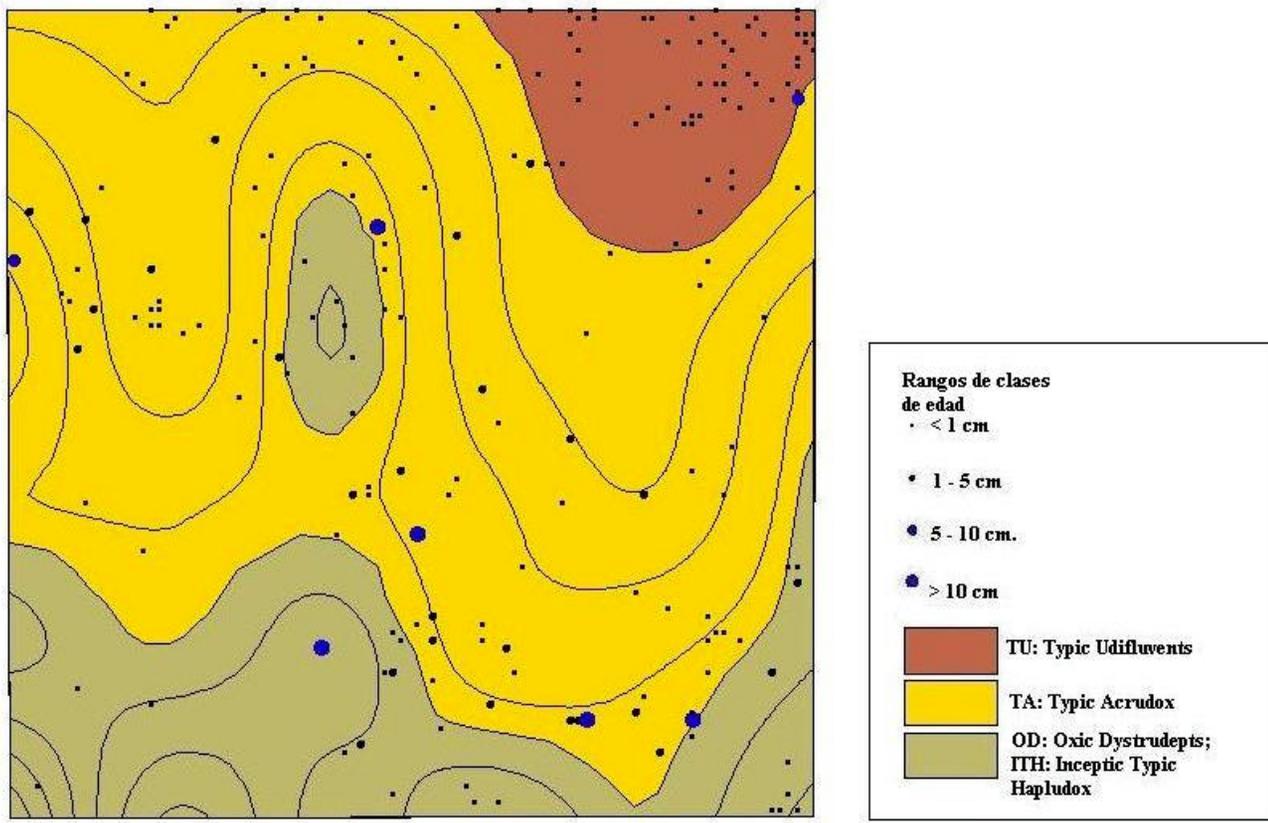


Figura 28. Distribución de X1 en unidades de suelo, S2.

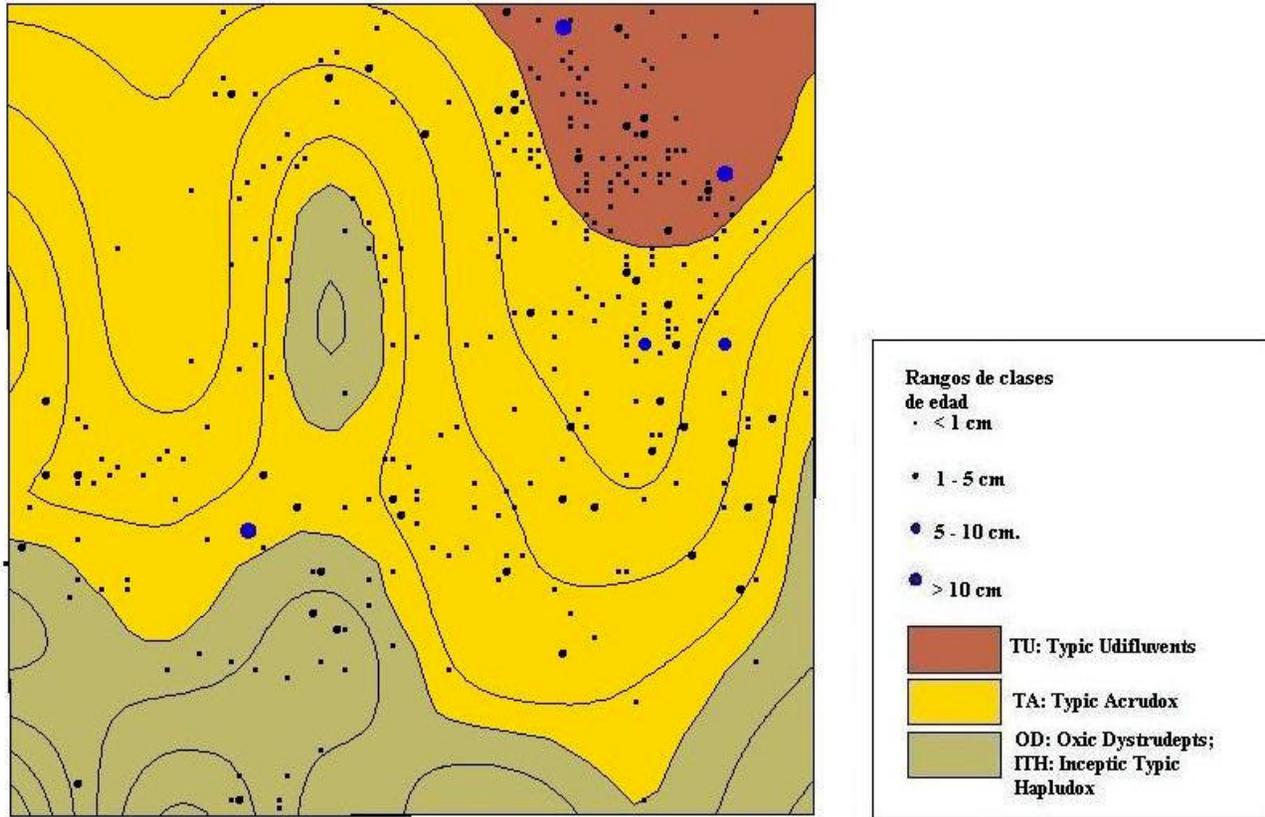


Figura 29. Distribución de Cb. en unidades de suelo, S2.

En el S1, *C.I.* presenta una mayor densidad de individuos en Oxyaquic Udifluents (702 ind/ha). Para Aeríc Endoaquepts y Oxyaquic Dystrudepts las densidades fueron de 313 y 333 ind/ha respectivamente.

Los valores de densidad de *X.I.* fueron similares para las tres unidades de suelos, aunque en Aeríc Endoaquepts esta fue levemente mayor (144 ind/ha) que en Oxyaquic Udifluents (120 ind/ha) y Oxyaquic Dystrudepts (120 ind/ha).

La mayor densidad de individuos de *C.b.* encontrados en S1, están asociados con Oxyaquic Dystrudepts (22 ind/ha), mientras que en Oxyaquic Udifluents el valor de densidad fue de solo 8 ind/ha. En Aeríc Endoaquepts no se encontró ningún individuo de esta población.

En el S2, *C.I.* se concentró en Oxíc Dystrudepts con un valor de densidad de 565 ind/ha. En Typic Udifluents y Typic Acrudox los valores de densidad fueron 268 y 289 ind/ha, respectivamente.

La mayoría de los individuos de *X.I.* y *C.b.* estuvieron ubicados en Typic Udifluents (649 ind./ha y 895 ind./ha., respectivamente), mientras que en Typic Acrudox y Oxíc Dystrudepts los valores de densidad fueron menores (158 y 133 ind./ha., para *X.I.* y 293 y 141 ind./ha., para *C.b.*, respectivamente).

6.3.2.2. Características edáficas vs. Vegetación

Las subparcelas donde se tomaron las muestras de suelo, en cada uno de los sitios, fueron agrupadas por el NMDS (Anexo 10) de acuerdo a la abundancia de cada especie tomando en cuenta las clases de edad 1 y 2, las cuales presentaron un patrón espacial agregado (Anexo 11). Esta estructuración de los datos se correlacionó significativamente (95% de confianza, $n = 11$ (S1), $n = 5$ (S2 y S3)) con solo algunas características de los suelos correspondientes a los primeros 10 cm de profundidad (Anexo 9). Debido al bajo número de individuos de *C.brasiliense*, en el S1, no fue posible relacionar la distribución de individuos mediante el NMDS con las características edáficas a este nivel de detalle.

Sitio 1

Caraipa llanorum, estuvo mejor representada en las subparcelas con las muestras 1,5,4,3,2,9 y 11, donde el valor de densidad real fue menor (2.51-2.57). Estas muestras de suelo estaban ubicadas en las mismas curvas de nivel que fueron asociadas por el mayor valor de densidad, y que se encontraban tanto cerca al borde del río como cerca de la sabana.

Los valores altos de abundancia de *Xylopi ligustrifolia*, asocian a las subparcelas 4,5,11 y 9 donde no solo los valores de densidad real son los más bajos (2.32-2.44 mg/m³) sino también lo es la susceptibilidad a la compactación (<82.6%). Estas muestras se ubican en o muy cercanas a las curvas de nivel que fueron asociadas por la mayor densidad de la especie (figura 8, anexo 7).

Sitio 2:

Al igual que en el análisis topográfico, *Caraipa llanorum* presentó un alto número de individuos jóvenes en las subparcelas 1,2 y 3, las cuales están más cerca de la sabana. Por el contrario, *Xylopi ligustrifolia* y *Calophyllum brasiliense* presentaron una mayor densidad en las subparcelas 5 y 4, que se encuentran cercanas al borde del río (figura 11).

Los valores altos de porosidad total (60-67%), baja estabilidad de agregados (16-26 %), bajo contenido de Fe (87.5 ppm) y de Zn (0.89-1.5 ppm) de las subparcelas 1, 2 y 3 se correlacionaron con el mayor número de individuos de *C.l.* y con el menor número de individuos de *C.b.*

El mayor número de individuos de *X.l.* en la subparcela 5 se correlacionó con valores más bajos de porosidad total(53.26%), de penetrabilidad (4), contenido de MO (2.8 %), concentración de Al (1.35 meq), porcentaje de arcillas (18.2), CICE (1.63), y concentración

de B. Por otro lado, con un mayor valor de densidad aparente (1.24 mg/m^{-3}), arenas (66.9%), pH (4.4) y P.

Sitio 3:

Las asociaciones arrojadas por el NMDS para *Caraipa llanorum* relacionan la ausencia de individuos (muestra 1) con la mayor concentración de Zn (0.9 ppm) y de Mn (1.49 ppm) dentro del sitio.

La mayor cantidad de individuos de *Xylopia ligustrifolia* (subparcelas 3,4 y 5) se correlacionó con una mayor susceptibilidad a la compactación (>76.2%) y baja concentración de B (< 0.2ppm).

El elevado número de individuos de *Calophyllum brasiliense* (muestra 5 y 4) esta asociado con el menor valor de porosidad total (81%) y mayores valores de Al (>7.5 meq), Fe (5.6 ppm) y CICE (8.0) mayores.

7. DISCUSIÓN

Los diferentes patrones espaciales, estructuras demográficas y valores de densidad que pueden presentar las plantas son importantes para inferir los procesos que afectan sus poblaciones, y que se encuentran relacionados con: la dispersión de semillas, la competencia interespecífica e intraespecífica, la heterogeneidad ambiental (Barot et al. 1999), la dinámica de apertura de claros (Brokaw 1986) y la intervención humana (Boot y Gullison 1995) en estos bosques aluviales.

7.1. HETEROGENEIDAD AMBIENTAL: TOPOGRAFÍA Y SUELOS

Teniendo en cuenta las implicaciones de una distribución agregada con respecto a la adaptación de las especies a variaciones ambientales en el espacio (Ramírez 1999), los cambios micro topográficos y edáficos se contemplan en este estudio como una posible fuerza en la estructuración de estos patrones (Clark et al. 1999, Oliveira-Filho et al. 1997).

De esta manera, el patrón agregado en las clases 1 y 2 de las poblaciones estudiadas debe estar relacionado con características ambientales que resultan propicias para su desarrollo.

Las variaciones edáficas en bosques aluviales están relacionadas con los cambios en la topografía debido a que diferentes niveles topográficos determinan diferencias en el régimen de agua del suelo, en la textura y en el nivel nutricional (Richards, 1952).

En el S1, un mayor contenido de MO y P y una menor estabilidad de agregados (>6.2) en las zonas más bajas y cercanas al río (Aeric Endoaquepts y Oxyaquic Dystrudepts) con

respecto a las zonas más altas, se puede atribuir al aporte de sedimentos finos y minerales provenientes de otras áreas que son arrastrados por las aguas de inundación o drenaje (McCaig 1985).

La presencia de diferentes categorías taxonómicas en los suelos de las partes más bajas es probablemente causada por diferencias locales en las tasas de sedimentación y/o la composición de los sedimentos, como también fue observado en los suelos aluviales de un bosque ripario en Brasil (Oliveira-Filho, 1997). En S1, esto se refleja en las diferencias en porcentaje de arena, arcilla y limos evidenciadas entre Aeric Endoaquepts y Oxyaquic Dystrudepts donde los primeros presentaron menor porcentaje de arenas y limos y mayor de arcillas con respecto al segundo. En el S2, Typic Udifluvents, ubicado sobre el dique al borde del río, presenta un alto contenido de arenas y bajo de arcillas y limos. Por el contrario Oxic Dystrudepts y Typic Acrudox, situados en basines, presentaron mayor contenido de arcillas y limos, con un mayor contenido de MO, BT y P.

De la misma manera, las inundaciones estacionales en lugares donde el drenaje es pobre, promueven altas tasas de sedimentación que se relacionan con un mayor contenido mineral (Campbell, et al. 1992). Así, el mal drenaje del lugar de Aeric Endoaquepts, coincide con el mayor contenido de MO y Al (Anexo 12) (características correlacionadas positivamente con BT, Zn, Mn y B, Anexo 2). Estas características están ligadas con las condiciones de anoxia en que permanece este lugar durante la época invernal, (zonas de rebalse) (Fajardo 1998).

La relación entre la dinámica de inundación y las variaciones topográficas y edáficas en estos bosques, se corrobora con la presencia de suelos homogéneos (Fluventic Humic Hapludox) y relieve plano en sitios donde no se presentan inundaciones (S3).

Las diferencias en el establecimiento de *C.l.*, *X.l.* y *C.b.* en lugares con diferentes condiciones edáficas y probabilidad de inundación en las toposecuencias, debe responder al grado de ocupación que cada una tiene frente a estas variaciones, y no a una restricción

total hacia un tipo de suelo o posición topográfica, con excepción de *C.b.* que estuvo ausente en las zonas de rebalse (Aeric Endoaquepts, S1).

Los pocos individuos de *Calophyllum brasiliense*, encontrados en S1 se ubicaron en Oxyaquic Udifluvents y Oxyaquic Dystrudepts, lo que indicaría que esta especie tolera inundaciones ocasionales pero no condiciones extremas de anoxia. En bosques con inundaciones ocasionales y drenaje imperfecto, *C.b.* ya ha sido detectada como elemento arbóreo importante (Oliveira-Filho et al. 1994).

C.l. y *X.l.* no presentan ninguna restricción por alguno de estos tipos de suelo. Ambas especies, pueden tolerar condiciones de anoxia, altas concentraciones de Al y de MO (Aeric Endoaquepts). Es decir, estas especies pueden soportar condiciones de inestabilidad causada por la dinámica de inundación y deben requerir diversas adaptaciones para tolerar tales periodos de anoxia (Junk 1990). Sin embargo *C.l.* parece tolerar mejor estas condiciones por su elevado número de individuos con respecto a *X.l.* (figura 30).

Las diferencias en el grado de ocupación a través del gradiente río-sabana se reflejan en lugares con inundaciones ocasionales (S2), donde *C. llanorum*, aunque presenta individuos en los tres tipos de suelos, se encuentra concentrado hacia la sabana (Oxic Dystrudepts e Inceptic Typic Hapludox).

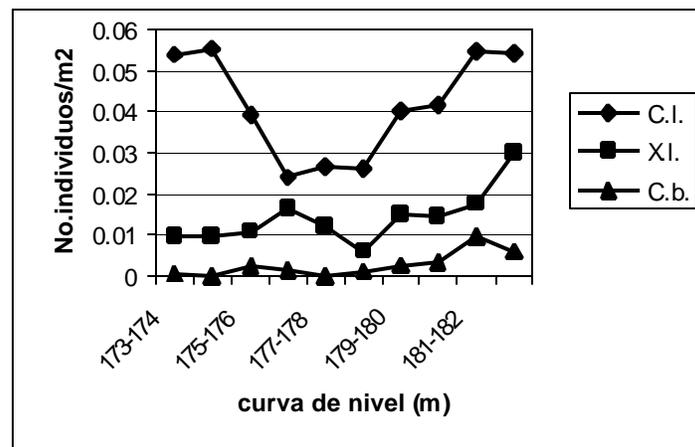


Figura 30. Variación en la densidad de individuos (clase 1 y 2) de *C.l.*, *X.l.* y *C.b.* en curvas de nivel, S1

De manera opuesta, *X. ligustrifolia* y *C. brasiliense*, parecen ser favorecidas por las condiciones del suelo encontradas cerca al río (Typic Acrudox, Typic Udifluvents) (Figura 31).

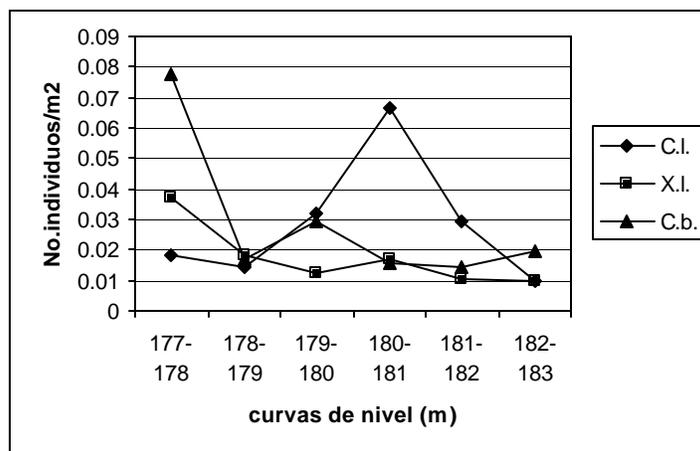


Figura 31. Variación en la densidad de individuos (clase 1 y 2) de *C.l.*, *X.l.* y *C.b.* en curvas de nivel, S2

Teniendo en cuenta las variaciones espaciales de las abundancias y densidades de cada especie, las subparcelas con el mayor número de individuos se encuentran en las curvas de nivel donde también estuvieron bien representadas las especies.

Aunque algunas características edáficas de la capa superficial del suelo (0-10 cm) se correlacionaron significativamente con este aumento en el número de individuos, no es posible asegurar que estas limiten o no el establecimiento de la especie, debido a que no son las mismas en los tres sitios o en los casos en que lo fue, los rangos fueron cuantitativamente inconsistentes. Tanto concentraciones altas como bajas de Zn y Mn se asociaron significativamente con mayores abundancias de *C.l.* en el S2 y S3. Lo mismo sucede con la susceptibilidad a la compactación en S1 y S3 con respecto a la variación en el número de individuos de *X.l.* o en las concentraciones de Fe para *C.b.* en S2 y S3.

Solo en algunos casos se encontró consistencia en algunas variables. Las mayores concentraciones de Al y altos valores de CICE en los tres sitios muestreados correspondieron a lugares donde *C.l.* estuvo mejor representada. Al igual que las altas concentraciones de B se asocian con la disminución de individuos de *X.l.* (S2 y S3).

En estudios anteriores se encontró que diferencias en concentraciones de P a escalas pequeñas, se relacionaban con cambios en la vegetación en lugares con diferentes regímenes de inundación (La Selva, Costa Rica) (Vitousek y Denslow, 1987, Lieberman et al. 1985). En el presente estudio, el P juega un papel importante en la diferenciación de los suelos en los sitios afectados por inundaciones (S1 y S2). En todos los lugares de muestreo esta variable presento cambios independientes de las variaciones en las demás características edáficas (menor número de correlaciones). Así mismo se relaciono con la distribución de las especies en el gradiente río-sabana del S2. Sin embargo, su efecto no es claro en los demás sitios de muestreo.

Por lo anterior, no es posible corroborar con certeza lo que en estudios previos se ha propuesto a cerca de la posible incidencia de cambios edáficos, a escalas pequeñas, dentro de un mismo tipo de suelo en la distribución de las especies (Clark et al 1999, Ritcher y Babbar 1991, Johnston 1992).

Es posible que el alto número de individuos encontrado en lugares que difieren en su posición topográfica y probabilidad de inundación, indique la presencia de otros factores que determinan el establecimiento de las especies en estos lugares. Sin embargo, es necesario la realización de estudios posteriores que prueben la incidencia de las características que se relacionaron significativamente con el mayor número de individuos, con el fin de comprobar si las variaciones en densidad de las especies indican la especialidad de sus requerimientos edáficos y el menor efecto de la dinámica de inundación en su establecimiento.

7.2. OTROS FACTORES QUE PUEDEN ESTAR AFECTANDO LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y DEMOGRÍA DE LAS ESPECIES

El aprovechamiento diferencial de los recursos por las especies, dado por la variabilidad espacial de los suelos a lo largo de una hidrosecuencia puede no ser la única razón de la alta diversidad de los bosques en los trópicos (Terborgh 1992).

Los valores de R^2 que relacionan la topografía con la distribución de las especies, y la variación espacial de sus abundancias bajo condiciones taxonómica y horizontalmente (ACP) homogéneas en el S3, insinúan la presencia de otras variables que pueden estar incidiendo en la distribución no azarosa de las clases tempranas en estas especies.

7.2.1. Competencia y estrategias de regeneración

El intento de comprender las posibles causas de los patrones espaciales en relación con los factores ecológicos que pueden estar incidiendo permite que se planteen hipótesis.

Teniendo en cuenta que en un patrón azaroso la presencia de un individuo no afecta la de otro de la misma población (Ahumada,1997), el cambio de una distribución de contagio en las clases jóvenes (1 y 2) a una al azar en las clases adultas (3y 4), puede estar reflejando procesos competitivos intraespecíficos que permiten el alcance de la madurez por parte de individuos que estén más alejados de las agrupaciones de plántulas. Así, la principal causa de la mortalidad de los individuos jóvenes sería la competencia intraespecífica y en los individuos adultos la senescencia. (Barot, et al. 1999). Si por el contrario, la competencia intraespecífica continuara en las clases 3 y 4, su patrón de distribución sería regular.

Posibles fenómenos denso-dependientes pueden estar causando la mortalidad al principio del ciclo de vida (clases 1 y 2) y pueden explicar la distribución asimétrica de tamaños observada en el análisis demográfico, donde el número de individuos decrece a medida que avanzan las clases de edad (Weiner y Solbrig 1984).

Los histogramas de distribución de edad para las tres poblaciones muestran un alto número de individuos en la clase 1 y 2. Este comportamiento demográfico responde en general a las curvas de sobrevivencia tipo III donde la abundante producción de semillas es contrarrestada por la alta mortalidad de juveniles, provocando un descenso brusco en sus poblaciones; una vez pocos logran alcanzar la madurez las tasas de mortalidad se estabilizan (Ahumada 1997). La dominancia de los individuos de la clase 1 en las

poblaciones de estas especies puede constituir una estrategia ante las altas tasas de mortalidad para asegurar la renovación de su población en la medida que los individuos adultos mueren. (Reis, et al. 1996).

A pesar que la curva de sobrevivencia sea igual en las poblaciones; en especies de bosque maduro, como es el caso de *Caraipa llanorum*, *Xylopia ligustrifolia* y *Calophyllum brasiliense*, hay diferentes estrategias de regeneración y habilidades competitivas que se reflejan dentro de la distribución de edad y sus abundancias (Zagt 1997).

Como la habilidad competitiva y las abundancias son medidas relativas, una especie puede tener diferentes distribuciones de edad en comunidades con diferente composición florística (Zagt 1997). Sin embargo, se asume que cada una de las tres poblaciones posee el mismo patrón demográfico en los tres sitios de estudio debido a que son muy similares en composición de especies (Fajardo 1998). Esto se corrobora con el análisis estadístico (Kolmogorov-Smirnov) efectuado para las estructuras de edad de cada especie en los tres sitios, donde no se encontraron diferencias significativas. (Anexo 3). Se toma como referencia el sitio 1 por presentar un muy bajo nivel de intervención humana.

En el sitio 1, *Caraipa llanorum* y *Xylopia ligustrifolia* presentan una estructura demográfica Tipo B (especies frecuentes en la comunidad débilmente competidoras)(Zagt 1997). Su exitosa regeneración se debe a una alta cantidad de plántulas que pueden persistir bajo las condiciones mínimas de luz que ofrece el sotobosque hasta que se acelera su desarrollo por la formación de claros. Dentro de una estructura demográfica, un elevado número de plántulas tiene alta probabilidad de ser influenciado por uno de estos eventos azarosos. Sin embargo, por su pobre competitividad y la formación repetida de claros solo pocas plántulas alcanzan tamaños mayores (baja cantidad de juveniles (clase 3)). Su alta presencia en la estructura del dosel se explica por la baja mortalidad de individuos maduros con respecto a la clase de edad previa (Zagt 1997).

En este lugar, el impacto de la remoción de árboles maduros por acción del viento o por la corriente de los ríos durante la inundación, ha sido reportada en estudios previos (Fajardo et

al, 1999) y fue evidenciada durante la fase de campo, tanto para individuos de la misma especie (sección 6.2.2) como para otros componentes del dosel.

El alto número de plántulas puede ser el resultado de estrategias empleadas por competidores débiles para asegurar su participación en la composición de la comunidad como es la larga duración de los ciclos reproductivos, la concentración de la descendencia en el espacio o mecanismos de dispersión especializados (Zagt 1997).

Calophyllum brasiliense, tiene un patrón demográfico tipo C (infrecuente en la comunidad y competidor fuerte). Presenta un valor bajo de abundancia total, pocos individuos de la clase de edad inicial, alta representatividad de plántulas en estado de crecimiento más avanzado (1-3 cm) y de adultos con respecto a la edad previa (Zagt 1997).

La baja abundancia en el S1, puede ser explicada por periodos cortos de vida de la clase adulta, una sobrevivencia baja de sus plántulas en el sotobosque, crecimiento rápido de las clases tempranas, reducido tamaño de las clases más jóvenes o reproducción infrecuente (Zagt 1997, Gentry y Terborgh 1990). La escasez de lugares apropiados para su regeneración en bosques maduros (Boot y Gullison 1995) y poco intervenidos como el S1 puede ser una de las principales razones.

Por el contrario, en lugares intervenidos donde se ha formado claros extensos (S3), un gran número de plántulas logran establecerse en virtud de su buena habilidad competitiva (Zagt 1997).

Este tipo de estructura demográfica caracteriza a especies que no toleran condiciones de sombra y se asocian a lugares en estado de sucesión tempranos. Sin embargo otros autores destacan la importancia y presencia de estas especies en bosques maduros (Gentry y Terborgh 1990).

Por otro lado, se ha sugerido que estas especies son dispersadas por el viento o por murciélagos, como es el caso de *C.b.* (Hartshorn 1980).

Los tipos de comunidades descritos para los bosques de galería del Río Yucao, y los valores de importancia de las especies (VIE) (Fajardo 1998) se asocian a los patrones demográficos descritos.

El patrón demográfico de las poblaciones de *C.I.* y *X.I.*, que caracteriza a especies frecuentes en la comunidad, se relaciona con los VIE encontrados en los bosques Tipo IV (S1) (sección 4), donde *C.I.* presenta el mayor valor (VIE = 37.6) y *X.I.* es el cuarto elemento arbóreo más importante (VIE = 11.2). En el presente estudio *C.I.* presentó el mayor valor de densidad, seguida de *X.I.* Por el contrario, *C.b.*, con un patrón demográfico característico de especies infrecuentes en la comunidad no fue identificado como componente importante en este tipo de bosque.

En los bosques Tipo III (S3), el descenso en el VIE de *C.I.* (VIE = 14.6) y *X.I.* (sin ninguna importancia en la definición de la comunidad) debe estar relacionado con diferencias contrastantes con respecto a los bosques Tipo IV, en cuanto a la ausencia de inundaciones, topografía plana, suelos homogéneos, extracción de individuos, apertura de claros y aumento de juveniles de especies competidoras. Así mismo, otras especies se vuelven más importantes en la comunidad.

La importancia de *C.I.* en la definición de las comunidades tipo IV y tipo III en bosques que difieren en la frecuencia y duración de las inundaciones, indica el amplio rango de distribución de la especie en estos ambientes, como ya había sido evidente en estudios previos (Fajardo, 1998).

7.2.2. Intervención humana

En los lugares donde se evidenció intervención antrópica, se detectaron variaciones en los patrones demográficos expuestos anteriormente o en sus abundancias. En S1, la presencia de todas las clases de edad de *C.I.* y *X.I.* indica un potencial de regeneración constante

(Reis, et al. 1996). En los demás sitios esta capacidad se ve interrumpida por la intervención antrópica, ya sea por ocasionar apertura de claros lo cual afecta los procesos competitivos de la especie y/o por la extracción de sus individuos.

En la estructura demográfica de *C.l.* (S2), *X.l.* y *C.b.* (S2 y S3), el bajo número de adultos (clase 4) debe relacionarse con actividades de extracción selectiva de estos individuos, confirmada por los habitantes del lugar. Su madera ha sido utilizada en la construcción de cercos, corrales para el ganado y casas. Así mismo, la baja cantidad de individuos de la clase 3 (5-10 cm DAP) de *X.l.* se relaciona con el uso de estos diámetros en la construcción de los techos de las casas.

En el S3, la distribución de edad de *C.l.* presenta el mismo comportamiento de S1 pero con menores valores de densidad y un notorio descenso en el número de plántulas. La formación de claros de bosque más grandes y frecuentes, como resultado de la actividad humana puede ser la causa. En este caso, serían mayores los escenarios de competencia que se generan para una especie débilmente competidora y que se reflejan en menores valores de densidad. Esto sugiere que si bien la formación de un claro es una oportunidad para que una plántula incremente su desarrollo (Brokaw 1986), en procesos de intervención humana el aumento de estos incrementa la presión competitiva y desfavorece el establecimiento de especies débilmente competidoras. Así mismo, el acceso al lugar y el transporte de la madera puede provocar daños a los juveniles remanentes de la extracción (Boot y Gullison 1995).

Aunque la extracción de madera no es de grandes dimensiones en el lugar, la apertura de estos claros pueden cambiar las condiciones abióticas del lugar e incluso causar la mortalidad de las plántulas en el momento de la extracción. Esto facilita el establecimiento de especies pioneras con una mayor habilidad competitiva frente a especies como *C.l.* (De Graaf 1991).

Por último, los patrones agregados de las clases maduras de *C.l.* y *X.l.* en S2 y S3 pueden ser el resultado de la extracción selectiva de estos individuos.

7.2.3. Disponibilidad de luz

La variación en la cantidad de luz disponible en los bosques riparios ha sido relacionada con la composición espacial heterogénea de plántulas de diferentes especies. Se ha observado un patrón espacial semejante entre el límite bosque-sabana y los claros dentro del bosque, explicados por niveles altos de luz detectados en ambos lugares (McDougall y Kellman 1992).

Oliveira-Filho et al, (1998), en un bosque de galería en Brasil, encontraron que una intensidad de luz mayor en los claros parece tener mayor efecto sobre la distribución de las especies de árboles que las variables topográficas y edáficas.

Lo anterior puede explicar el alto número de plántulas de *C.l.*, *X.l* y *C.b.* encontradas en las curvas de nivel más altas del S1 que limitan con la sabana, donde la mayor penetración de luz puede favorecer las etapas regenerativas de estas especies. En el S2 y S3, el bajo número de individuos en el borde con la sabana puede ser causado por la intervención causada por el acceso al bosque o por pisoteo de ganado.

Así mismo, el alto grado de afinidad definido por la gran cantidad de plántulas de *C.l.*, (quienes presentaron una tolerancia a condiciones de anoxia) entre los lugares cercanos al río y los que limitan con la sabana en el S1, estaría asociado a intensidades de luz similares en el borde con la sabana y las zonas de rebalse donde las caídas de árboles son frecuentes y el sotobosque y dosel están mal representados.

7.2.4. Dispersión de semillas

A escalas pequeñas, otra posible causa del patrón espacial agregado se relaciona con la fracción de semillas que se establece alrededor del progenitor, y los procesos de dispersión (Clark 1999). La dispersión de semillas de las tres especies estudiadas en este caso jugarían

un papel menor debido a que los agentes dispersores de las tres especies son viento y animales (San Jose et al 1991).

Por el contrario, la formación de parches de semillas depositadas puede ser un importante factor determinante en la agregación de las poblaciones (Brokaw 1986). La cantidad de semillas que quedan bajo el árbol que las produjo, como fue observado en campo, puede explicar en gran parte la agregación de los individuos de la clase 1 y 2. Para especies dispersadas por animales se ha visto que la “sombra de semillas” (seed shadow), en trabajos hechos en bosques tropicales en ecosistemas de sabana, a una escala pequeña puede seguir el modelo de Gaussian, el cual describe un comportamiento convexo cerca de la fuente de las semillas (árbol madre), es decir, mayores abundancias cerca de esta y va disminuyendo a medida que la distancia aumenta. Los rangos de dispersión en estos casos no sobrepasan los 10 m de distancia. (Clark, 1999) De ser así, las plántulas forman el patrón agregado observado debido a la cantidad de semillas remanentes bajo el árbol madre, pero hay que tener en cuenta que las que son transportadas a largas distancias por los animales no son tenidas en cuenta y este factor no debe ser tratado aisladamente a la hora de hacer planteamientos importantes en el manejo y conservación de estas plantas.

7.2.5. Metodología

El método como se relacionó la variación de la densidad de las especies con los cambios topográficos a través de las curvas de nivel aunque refleja la probabilidad de inundación de un lugar dado, no muestra claramente la incidencia de la posición relativa dentro de la unidad geomorfológica y que puede estar influyendo en las agregaciones de los individuos, al estar relacionada con el drenaje externo de estos lugares.

Así mismo, el diseño del muestreo de suelos es insuficiente para determinar una relación estrecha entre agregación de individuos y las condiciones específicas del suelo.

8. RECOMENDACIONES

Futuros estudios que pretendan analizar los factores topográficos y edáficos que afectan la distribución de las especies al nivel de detalle empleado en este estudio, requieren rediseñar la forma e intensidad del muestreo de suelos para determinar la influencia de microcambios en la totalidad del área de estudio. Las diferentes posiciones fisiográficas deben tenerse en cuenta inicialmente en la fase de diseño metodológico y no solo en la fase de interpretación de los datos.

Es importante, fomentar la continuidad de estos estudios en las mismas áreas de muestreo, donde se tenga en cuenta la descripción de la estructura poblacional y el mapeo de los individuos de *C.l.*, *X.l.* y *C.b.* como base comparativa, con el fin de simular la dinámica de crecimiento y mortalidad de estas especies como los efectos de posibles cambios estructurales en el bosque. No solo se incrementará el entendimiento de la dinámica poblacional de las especies sino que será útil en la planeación de sistemas de extracción sostenibles (Boot y Gullison 1995).

Por otro lado, estudios posteriores deben ampliar el entendimiento del papel que juega la dinámica de apertura de claros, competencia intra e interespecífica, intervención antrópica, los mecanismos de dispersión de las semillas y la fenología de las especies en la distribución espacial y demografía de las especies.

Estudios que cubran períodos de tiempo más largos podrán contribuir hacia el entendimiento de la acción de cada una de estas posibles causas en la dinámica de la regeneración natural (Rezende 1998) y en las tasas de mortalidad y reclutamiento (Boot y

Gullison 1995) de estas especies. En consecuencia, se podrá confirmar o rechazar los modelos demográficos planteados que se basan en la habilidad competitiva.

De corroborarse los modelos demográficos en lugares bajo intervención antrópica, la baja competitividad y la disminución de las abundancias de *C. llanorum* y *X. ligustrifolia*, podrán ser minimizados con procesos de reforestación que incrementen las abundancias de la clase de edad más crítica (5-10 cm DAP). Para *C.brasilense*, puede compensarse la extracción de algunos de los individuos de la población con actividades de reforestación en claros de intervención, ya que son buenas competidoras. Esto cooperaría con la aceleración de los procesos sucesionales, los cuales se ven afectados por las actividades de extracción (Boot y Gullison, 1995). Debe establecerse algún control sobre la extracción de esta especie, pues aunque posea un buen vigor competitivo es una especie infrecuente que como los habitantes de la región lo han expresado, se ha hecho escasa con el paso del tiempo.

Se hacen necesarios estudios experimentales que prueben la posible incidencia de las características edáficas específicas que se correlacionaron significativamente con las variaciones en la densidad de cada especie.

Por último, los animales que son responsables de la dispersión de *X.l.* y *C.b.* deben ser tenidos en cuenta en planes de manejo y recuperación. En este sentido, son importantes los estudios que los identifiquen y establezcan los factores que pueden afectar sus poblaciones.

En el bosque aluvial del Río Yucao, las actividades de extracción no son a nivel comercial, lo que ha hecho que todavía perduren áreas conservadas como en el caso del S1. Sin embargo, el hecho que actividades humanas localizadas (S2 y S3), parezcan tener efecto sobre la dinámica de las poblaciones de estas especies, constituye una base para prevenir efectos negativos mayores ante intervenciones humanas a mayor escala.

9. CONCLUSIONES

- ✍ Las clases de edad más jóvenes de estas especies vegetales presentan fundamentalmente un patrón espacial agregado, el cual a medida que se alcanza la madurez se vuelve de tipo azaroso. La relación de la distribución espacial de las especies en el bosque con las características topográficas y edáficas, se explica principalmente por la representatividad de estos estadios tempranos en diferentes lugares.
- ✍ Teniendo en cuenta las estructuras demográficas de las especies en lugares sin intervención humana, *Caraipa llanorum* y *Xylopia ligustrifolia* presentan distribuciones de edad similares con una alta representación de plántulas y un descenso en las etapas iniciales de la madurez (clase 3). *Calophyllum brasiliense* presenta un reducido número de plántulas en contraste. Estas diferencias interespecíficas pueden responder a habilidades competitivas y en las estrategias de regeneración particulares.
- ✍ Los cambios de curva de nivel asumidos como diferencias en la probabilidad de inundación, explican la variación taxonómica de los suelos a lo largo de la toposecuencia. Por el contrario, solo explican la variación espacial en la densidad de las especies por su correlación espacial con las características edáficas estadísticamente importantes para cada especie o con algún otro factor desconocido.
- ✍ Sin embargo, aunque estos cambios en las condiciones edáficas de los primeros 10 cm. de profundidad, se relacionan estadísticamente con cambios en las abundancias de las especies, los suelos no explican por si solos las variaciones espaciales en la abundancia de las especies.

- ✍ La presencia de *Caraipa llanorum*, *Xylopia ligustrifolia* y *Calophyllum brasiliense* en lugares que difieren en el régimen de inundación indica que el nivel que alcanza el agua durante la época invernal no restringe la distribución de las especies a un lugar.
- ✍ El estudio de la autoecología (Fantini et al, 1992) de las especies es importante debido a que cada una tiene un comportamiento diferente de acuerdo a su ubicación espacial y estructura demográfica, probablemente como respuesta a diferentes grado de utilización de los recursos disponibles (edáficos), habilidades competitivas y estrategias de regeneración.

REFERENCIAS

- AHUMADA, J. 1997. Introducción a la Ecología de Poblaciones. Facultad de Ciencias Básicas. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. 112 pp.
- APPLEGATE A. 1991-1995. ARC VIEW 3.1. GIS. The Geographic Information System for Everyone. Environmental Systems Research Institute.Inc. (ESRI).
- BAROT, S. GIGNOUX, J. y MENAUT, J.C.1999. Demography of a savanna palm tree: Predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology* Vol 80 (6). Pp. 1987-2005.
- BOOT, G.A. y GULLISON.R.E. 1995. Approaches to developing sustainable extraction systems for tropical forest products. *Ecological Applications* 5 (4). Pp 896-903.
- BOTERO, R. 1989. Manejo de explotaciones ganaderas en las sabanas bien drenadas de los Llanos Orientales de Colombia. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Cali, Colombia. 99 pp.
- BOURGERON, P.S. 1983. Spatial aspects of vegetation structure. En: GOLLEY, F.B. (Ed). *Ecosystems of the World – Tropical rain forest ecosystems, structure and function*. Capítulo 14. Elsevier, Amsterdam. Pp. 29-47.
- BRAY, J.R. y CURTIS, J.T. 1957. Ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.* 27: 325-349.
- BRINSON, A.E., BRINSON, M.M. y BROWN, S. 1990. Forested Wetlands. En: GOLLEY, F.B. (Ed). *Ecosystems of the World*, Capítulo 15. Elsevier, Amsterdam. Pp 87-141.
- BROKAW, N.V. 1986. Seed dispersal, gap colonization, and the case of *Cecropia insignis*. En: ESTRADA ,A. y FLEMING, T.H. (Eds). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. J. W. Publishers, Drodrecht, Holanda. Pp. 323-331.

- BROWER, J. ZAR, J. y von ENDE, C.N. 1997. Field and Laboratory Methods for General Ecology. Cuarta Edición. WCB/Mc Graw Hill. USA. 251 pp.
- BROWN, J.H., D.W. MEHLMAN, y G.C. STEVENS. 1995. Spatial variation in abundance. *Ecology* 76: 2028-2043.
- CAMPBELL, D. STONE, J. y ROSAS, Jr. 1992. A comparison of the phytosociology and dynamics of three floodplain (várzea) forest of known ages. Río Jurua, western brazilian amazon. *Bot. J. Linnean Soc.* 108: 213:237.
- COLCIENCIAS y UNIVERSIDAD JORGE TADEO LOZANO. 1973. Génesis, clasificación y aptitud de explotación de algunos suelos de la Orinoquía y la Amazonia colombiana. Colciencias. Bogotá. 185 pp.
- CLARK, D. CLARK,D., SANDOVAL, M. y CASTRO, M. 1995. Edaphic and human effects on landscape scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology* 76: 2581-2594.
- CLARK, D. CLARK,D. RICH, P. 1993. Comparative Analysis of Microhabitat Utilization by Saplings of Nine Trees Species in Neotropical Rain Forest. *Biotropica* 25(4): 387-407.
- CLARK, D. CLARK,D. y READ, M. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology* 86:101-112.
- CLARK, D. PALMER, M. CLARK, D. 1999. Edaphic factors and the landscape scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* Vol 80(8). Pp. 2662-2675.
- CLARK, J. 1999. Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* Vol 80 (5).Pp 1475-1494.
- De GRAAF, N. 1991. Managing natural regeneration fro sustained timber production in Suriname: The Celos silvicultural and harvesting scheme. En: GOMEZ-POMPA, A. WHITMORE, T.C. y HADLEY, M. (Eds). Rain forest regeneration and management. Parthenon. Park Ridge. New Jersey. USA. Pp 393-405.
- DUDLEY, E y MAP MAKER LTD. 1996-1998. Map Maker Popular, El procesador de mapas para Windows. Versión Español 1.0.
- ETTER, A. 1985. A Landscape Ecological Approach For Crazing Development. A Case Study In The Colombian Llanos Orientales. Holanda. Thesis, Master of Science

- in Rural and Land Ecology, International Institute for Aerospace Survey and Earth Science, Department of Land Resource Surveys and Rural Development.
- ETTER, A. 1993. Relación entre la vegetación y los suelos en las sabanas de los Llanos Orientales. Pp. 39-52. En: Memorias del Seminario "El Manejo sostenible del recurso suelo en la Orinoquía colombiana" Unillanos. Villavicencio.
- ETTER, A. 1998. Sabanas. En: Instituto Alexander von Humboldt. Informe Nacional de la Biodiversidad en Colombia 1997. Vol. 1 76-95. Bogotá.
- FAJARDO, R.A. 1998. Clasificación Y Distribución De Los Bosques De Galeria En La Cuenca Del Río Yucao (Dpto Del Meta): Correlación Con Factores Ambientales. Cali. Tesis pregrado. Universidad del Valle, Facultad de Ciencias. Centro Internacional de Agricultura Tropical, CIAT.
- FAJARDO, A., VENEKLAAS, E., OBREGON, S., BEAULIEU, N. 1999. Los bosques de galería. Guía para su apreciación y su conservación. Centro Internacional de Agricultura Tropical., Publicación interna. Cali, Colombia.
- FAO. 1965. Reconocimiento Edafológico de los Llanos Orientales, Colombia: La Vegetación Natural y la Ganadería en los Llanos Orientales. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Vol. 3. Roma.
- FANTINI, A.C. REIS, A. SEDREZ, M. y GUERRA, M.P. 1992. Sustained yield management in tropical forest: A proposal based on autoecology of the species. *Sellowia* 42-22: 25-33.
- FOWLER, N. 1988. The effects of environmental heterogeneity in space and time on the regulation of populations and communities. En: DHABI, A.J. HUTCHINGS, M.J. y WATKINSON, A.R. (Eds): Plant Population Ecology. Blackwell Sc. Pub. Oxford. Pp. 249-269.
- GALVIS, G. MOJICA, J.; RODRIGUEZ, F. 1989. Estudio Ecológico de una Laguna de Desborde del Río Métrica. FEN, Universidad Nacional. Bogotá. 126 pp.
- GENTRY, A. 1990. Four neotropical rainforests. Alwyn Gentry (Ed). Yale University Press. London. 617 pp.
- GENTRY, A Y J. TERBORGH. 1990. Composition and dynamics of the Cocha Cashu "Mature" floodplain forest. En: GENTRY, A. (Ed): Four neotropical rainforest. Capitulo 27. Yale University Press. London. 617 pp.

- GENTRY, A.H.A. 1993. A field guide to the families and genera of woody plants of northwest south America (Colombia, Ecuador, Peru) with supplementary notes on herbaceous taxa. Conservation International. Washington. D.C. 895 pp.
- HAMMER, O., HARPER, D.A.T. y P.D.RYAN. 2001. PAST: Paleontological Statistics Softwares Package for Education and Data Analysis. *Paleontología Electrónica* 4 (1): 9 pp. <http://palaeo-electronica.org/2001.1/past/issue1-01.htm>
- HARTSHORN, G.S 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12 (suppl):23-30.
- HUBBELL, S. P. y R.B. FOSTER. 1986a. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. En: SOULE M.E., (Ed): Conservation biology: the science of scarcity and diversity. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts. USA. Pp 205-231.
- HUBBELL, S. P. y R.B. FOSTER. 1986b. Canopy gaps and the dynamics of a Neotropical forest. Pp. 77-95. En: CRAWLEY, M.J. (Ed) : Plant ecology. Blackwell Sc. Pub. Oxford. UK.
- INSTITUTO GEOGRÁFICO AGUSTÍN CODAZZI. 1999. Paisajes Fisiográficos De Orinoquía-Amazonía (ORAM) Colombia. IGAC. Bogotá.
- IVES, A. y KLOPFER, E. 1997. Spatial variation in abundance created by stochastic temporal variation. *Ecology* 78(6) pp 1907-1913.
- JOHNSTON, M. 1992. Soil-vegetation relationships in a tabonuco forest community in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* 8:253-263.
- JUNK, W. 1993. Wetlands of Tropical South America. In: Whigham, D., Dykyjova D. (Eds), Wetlands of the world I: Inventory, ecology and management, Pp. 679-739.
- KRUSKAL, J.B. 1964. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a non metric hypothesis. *Psychometrika* 29:1-27.
- LIEBERMAN, D., LIEBERMAN, M., HARTSHORN, G. y PERALTA, R. 1985. Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. *Journal of Ecology* 72:475-493.
- LUDWIG, J.A. y REYNOLDS, J.F. 1988. Statistical Ecology. Programas de Ordenación. Wiley. N.Y.

- McCAIG, M. 1985. Soil properties and subsurface hydrology. En: RICHARDS, K.S. ARNETT, R.R. y ELLIS, S. (Eds) : Geomorphology and soils. George Allen & Unwin, Londres, Pp. 121-140.
- MacDOUGALL, A. y KELLMAN, M. 1992. The understory light regime and patterns of tree seedlings in tropical riparian forest patches. *Journal of Biogeography* 19:667-675.
- MEAVE, J., KELLMAN, M., MacDOUGALL, A.S. y ROSALES, J. 1991. Riparian forest as tropical forest refugia. *Global Ecol. Biogeogr. Letts*, 1:69-76.
- MUNICIPIO DE PUERTO LOPEZ, 2000. Plan básico de Ordenamiento territorial. Municipio de Puerto López, Departamento del Meta. CD-ROM.
- NAIMAN, R. 2000. Riparian ecology and management in the Pacific Coastal Rain Forest. *Bioscience*. 50(11): 996-1011.
- OLDEMAN, R.A. 1990. Dynamics in tropical rain forest. En: TOMLINSON, P.B. y ZIMMERMANN, M.H. (Eds): Tropical trees as living systems. Cambridge Univ. Press. Cambridge. Pp. 535-560.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T., VILELA, E.A., CARVALHO, D.A., y GAVILANES, M.L. 1994. Effects of soils and topography on the distribution of tree species in a tropical riverine forest in south-eastern Brazil. *Flora* 189: 287-305.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T., CURI, N., VILELA, E.A. y CARVALHO, D.A.L. 1997. Tree species distribution along soil catenas in a riverside semideciduous forest in southeastern Brazil. *Flora* 192:47-64.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T., CURI, N., VILELA, E.A. y CARVALHO, D.A.L. 1998. Effects of canopy gaps, topography, and soils on the distribution of woody species in a central Brazilian deciduous dry forest. *Biotropica* 30 (3): 362-375.
- OLMSTED, I. y ALVAREZ-BUYLLA, E. 1991. Sustainable harvesting of Tropical Trees: Demography and Matrix Models of Two Palm Species in Mexico. *Ecological Applications*. Vol. 5(2): 484-500.
- PETERS, A.G.E. 1994. Vegetation dynamics and liveweight changes in the Llanos Orientales of Colombia. Thesis Grassland Science, Wageningen Agricultural University, Department of Agronomy. 94 pp.

- PAGE, A.L. MILLER, R.H. y KEENEY, D.R. 1982. Methods of Soil Analysis. Part 2. Chemical and Microbiological Properties. 2nd ed. American Society of Agronomy – Soil Science Society of America, Madison.
- RAMÍREZ, A. 1999. Ecología Aplicada. Diseño y análisis estadístico. Fundación Universitaria de Bogotá, Universidad Jorge Tadeo Lozano. Colección Ecología. Bogotá.
- REIS, A. YOSHIO, P. SEDREZ, M. y FANTINI, A. 1996. Demografía de *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) em uma floresta ombrófila densa montana, em Blumenau (SC). *Sellowia*. No. 45-48:13-45.
- REZENDE, A. 1998. Importancia das matas de galeria: Manutencao e recuperacao. En: Ribeiro, Jose Felipe (ed), Cerrado: Matas de Galeria. Pp. 3-16. Embrapa.
- RICHARDS, P. 1952. The tropical rainforest: an ecological study. Cambridge University Press. Londres.
- RITCHER, D. y BABBAR.L. 1991. Soil diversity in the tropics. En: BEGON, M. FITTER, A.H. y MacFYDEN, A. (Eds): Advances in Ecological Research. Academic Press. Londres. Pp. 315-359.
- SAN JOSE, J.J., FARIÑAS. M.R. y ROSALES, J. 1991. Spatial patterns of trees and structuring factors in a Trachypogon savanna of the Orinoco Llanos. *Biotropica* 23(2): 114-123.
- SARMIENTO, G. 1984. The ecology of tropical savannas. Harvard U. Press. Boston.
- SERNA-ISAZA, R.A., RIPPSTEIN, G., GROLLIER, C. y MESA, E. 1996. Diversidad de la vegetacion en los Llanos Orientales de Colombia. Taller Regional “Agrociencia y Tecnologia. Siglo XXI. Orinoquia Colombiana”. Villavicencio, Meta, Colombia.
- SHEPARD, R.N. 1962. The analysis of proximities. Multidimensional Scaling with an unknown distance. *Psychometrika*. 27:125-140.
- SIOLI, H. 1982. The effects of deforestation in Amazonia. En: Change in the Amazonas Basin Vol. I: Man’s impact on forest and rivers. Pp 58-89. Manchester.
- SNEDECOR, G.W., COCHRAN, W.G. 1964. Métodos estadísticos. Continental. Mexico.

- SOIL SURVEY DIVISION STAFF, 1999. Soil Survey Manual. USDA-SCS Agriculture Handbook. No. 18 U.S. Gov. Punt Office, Washington D.C.
- SOKAL R.R. y F.J. ROHLF (1995). Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. Tercera edición. Freeman, New York, pp. 423-427.
- STEEGE, H. JETTEN, V., POLAK, M. y WERGER, M. 1995. Ecology and logging in a tropical rain forest in Guyana. With recommendations for forest management. Tropenbos Series 14. The Tropenbos Foundation, Wageningen, Holanda. 123 pp.
- SWAIN, M.D. y T.C. WHITMORE. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical forest. *Vegetatio* 75:81-86.
- TOKURA, Y. 1996. Especies forestales del Valle del Cauca. Ed. Lerner.
- TERBORGH, J. 1992. Diversity and the Tropical Rain Forest. Scientific American Library. New York. USA.
- UPTON, G.J. y B. FINGLETON. 1995. Spatial data analysis by example. Chinchester. John Wiley. NY.
- VENEKLAAS, E., FAJARDO, A. 1998. Gallery forest types and their environmental correlates in a Colombian savanna landscape. Publicación en curso.
- VITOUSEK, P.M. y DENSLOW, J.S. 1987. Differences in extractable phosphorus among soils of the La Selva Biological Station, Costa Rica. *Biotropica* 19: 167-170.
- WIENER, J. y SOLBRIG, O.T. 1984. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. *Oecología* 61: 334-336.
- WILSON, E. 1988. Biodiversity. National Academy Press. Washington, D.C. USA.
- WHITE, J. 1985. Studies on Plant Demography. A Festschrift for John L. Harper. Academic Press. Londres. 392 pp.
- ZAGT, R.J. 1997. Tree demography in the tropical rain forest in Guyana. Tropenbos-Guyana Series 3. Tropenbos-Guyana Programm. Georgetown. 251 pp.

Anexo 1

Sitio 3. Matriz de correlaciones entre variables fisico-quimicas del suelo.(n=5,nivel de significancia = 0.05)(Azul: relación significativa).

	Porosidad total	Conductividad a la hidrulina (cm/h)	Susceptibilidad a los cambios gravimetricos (%)	Estabilidad agregada (%)	% humedad gravimetrica (75 cm)	macroporos	Densidad real	Densidad aparente	%arena	%limo	%arcilla	PENE TRABILIDAD	RTC	% M.O	pH (Un)	P-Bray (ppm)	Al (meq)	BT (%)	CICE B (ppm)	Fe (ppm)	Mn (ppm)	Zn
Poros.	0.573	-0.351	0.338	0.766	0.570	0.736	-0.737	-0.825	-0.187	0.817	-0.469	-0.582	-0.756	-0.383	-0.138	0.280	0.715	0.316	0.532	0.179	0.322	0.654
Cond.		-0.469	0.443	0.331	0.717	0.399	-0.339	-0.558	-0.296	0.555	-0.139	-0.617	-0.563	-0.434	-0.197	0.402	0.448	0.417	0.343	0.301	-0.100	0.554
Suscep.			-0.483	-0.370	-0.047	-0.726	0.401	-0.049	-0.458	-0.130	0.590	0.376	0.636	0.262	0.106	-0.218	-0.628	-0.250	-0.742	-0.121	-0.247	-0.489
Estab.				0.357	0.202	0.366	-0.147	-0.224	0.170	0.129	-0.285	-0.128	-0.332	-0.145	-0.179	-0.034	0.249	-0.017	0.164	0.181	-0.035	0.005
%hum.					0.125	0.801	-0.698	-0.659	0.211	0.607	-0.718	-0.260	-0.427	0.090	-0.140	-0.185	0.363	-0.156	0.458	-0.255	0.327	0.265
macrop.						0.215	-0.174	-0.748	-0.456	0.586	0.005	-0.456	-0.474	-0.498	-0.257	0.466	0.436	0.478	0.316	0.368	-0.255	0.515
D.real							-0.700	-0.474	0.370	0.559	-0.846	-0.461	-0.689	-0.243	-0.027	0.143	0.688	0.182	0.777	-0.023	0.332	0.559
D.apar.								0.521	-0.097	-0.551	0.552	0.603	0.656	0.377	0.116	-0.303	-0.651	-0.334	-0.492	-0.005	-0.146	-0.549
%arena									0.334	-0.821	0.316	0.381	0.424	0.249	0.205	-0.130	-0.393	-0.151	-0.281	-0.082	-0.005	-0.406
%limo										-0.453	-0.687	0.315	0.071	0.395	-0.032	-0.335	0.035	-0.321	0.435	-0.611	0.189	-0.248
%arcilla											-0.336	-0.467	-0.542	-0.340	-0.120	0.132	0.519	0.160	0.342	0.289	0.267	0.569
Penetr.												0.048	0.367	-0.140	0.132	0.247	-0.459	0.209	-0.738	0.410	-0.418	-0.202
RTC													0.699	0.689	-0.179	-0.821	-0.600	-0.831	-0.321	-0.419	0.176	-0.788
% M.O														0.653	0.204	-0.609	-0.793	-0.638	-0.589	-0.434	-0.220	-0.693
pH (Un)															-0.177	-0.853	-0.654	-0.865	-0.152	-0.827	0.165	-0.686
P																0.252	0.006	0.244	-0.112	0.209	0.117	0.124
Al																	0.521	0.999	0.181	0.624	-0.306	0.669
BT																		0.566	0.735	0.418	0.325	0.874
CICE																			0.221	0.629	-0.275	0.701
B																				-0.070	0.272	0.596
Fe																					-0.100	0.480
Mn																						0.142
Zn																						

Anexo 2.

Sitio 1. Matriz de correlaciones entre variables fisico-quimicas del suelo.(n=11,nivel de significancia = 0.05)(Azul: relación significativa).

	Porosi dad total	Con ducti vidad hidr ulica (cm/ h)	Susc eptibi lidad a la comp actac ión (%)	Estab ilidad agreg ados gravi metri ca (75 cm)	macr opor os	Densi dad real	Densi dad apare nte	%are na	%lim o	%arci lla	PENE TRA BILID AD	RTC	% M.O	pH (Un)	P- Bray (ppm)	Al (meq (%))	BT (%)	CICE B (ppm)	Fe (ppm)	Mn (ppm)	Zn	
Porosi.	0.159	-0.671	0.487	0.778	0.208	-0.190	-0.578	-0.507	0.486	0.418	-0.366	0.192	0.627	-0.206	0.106	0.642	0.634	0.658	0.415	0.013	0.369	0.459
Cond.		-0.154	0.549	0.030	0.677	0.038	-0.596	0.227	-0.177	-0.243	-0.068	0.151	0.244	-0.490	-0.069	0.004	0.384	0.030	0.336	0.339	0.377	0.254
Suscep. Estab.			-0.213	-0.760	-0.195	0.274	0.354	0.445	-0.424	-0.369	0.319	-0.100	-0.478	0.129	-0.256	-0.537	-0.337	-0.537	-0.234	0.153	-0.159	-0.375
%hum. macrop. D.real				0.495	0.223	-0.059	-0.560	-0.182	0.210	0.099	-0.166	0.143	0.599	-0.531	-0.057	0.407	0.670	0.435	0.490	0.309	0.585	0.510
D.apar.					-0.085	-0.328	-0.451	-0.629	0.583	0.545	-0.481	0.104	0.775	-0.339	0.292	0.762	0.584	0.770	0.369	-0.039	0.480	0.571
%arena					0.151	-0.768	0.316	-0.333	-0.218	-0.044	0.074	0.146	-0.259	-0.202	-0.012	0.347	0.012	0.372	0.229	0.234	0.270	
%limo						0.150	0.293	-0.338	-0.158	0.214	0.120	-0.373	0.306	-0.313	-0.348	-0.326	-0.356	-0.255	-0.062	-0.283	-0.337	
%arcilla						0.069	-0.040	-0.094	0.336	-0.140	-0.615	0.541	0.061	-0.425	-0.732	-0.457	-0.632	-0.326	-0.599	-0.615		
Penetr. RTC							-0.932	-0.859	0.115	-0.408	-0.481	-0.049	-0.144	-0.798	-0.290	-0.784	-0.014	0.205	-0.288	-0.353		
%M.O							0.615	-0.093	0.421	0.422	-0.030	0.106	0.618	0.292	0.612	0.080	-0.097	0.232	0.344			
pH (Un)										-0.119	0.292	0.451	0.150	0.164	0.863	0.218	0.842	-0.084	-0.311	0.299	0.282	
P											0.294	-0.384	0.340	-0.506	-0.284	-0.317	-0.294	-0.214	0.099	-0.229	-0.178	
Al												0.059	-0.026	-0.350	0.223	0.153	0.224	0.038	0.265	0.121	0.049	
BT														-0.633	0.433	0.790	0.806	0.812	0.596	0.197	0.850	0.832
CICE															-0.251	-0.252	-0.735	-0.292	-0.786	-0.624	-0.692	-0.632
B																0.332	0.068	0.323	0.028	-0.223	0.290	0.293
Fe																	0.592	0.998	0.287	-0.075	0.599	0.642
Mn																		0.636	0.789	0.502	0.738	0.745
Zn																			0.328	-0.037	0.624	0.666
																				0.689	0.561	0.606
																					0.351	0.357
																						0.805

Anexo 3.

Sitio 2. Matriz de correlaciones entre variables fisico-quimicas del suelo.(n=5,nivel de significancia = 0.05)(Azul: relación significativa).

	Porosidad total	Conductividad hidráulica (cm/h)	Susceptibilidad a la compactación (%)	Estabilidad agregada	% humedad gravimétrica (75 cm)	macroporos	Densidad real	Densidad aparente	%arena	%limo	%arcilla	PENE TRABILIDAD	RTC	% M.O	pH (Un)	P-Bray (ppm)	Al (meq)	BT (%)	CICE B (ppm)	Fe (ppm)	Mn (ppm)	Zn
Porosi.	0.150	-0.452	0.220	0.461	0.485	-0.719	-0.560	-0.427	0.454	0.309	-0.258	-0.215	0.705	-0.356	0.371	0.612	0.669	0.639	0.487	0.036	0.315	0.424
Cond.		-0.140	0.029	-0.095	0.517	0.047	-0.274	0.201	-0.145	-0.231	0.187	-0.049	-0.035	0.357	0.170	-0.136	0.167	-0.119	0.201	0.030	-0.016	0.192
Suscep.			0.046	-0.222	-0.550	0.428	0.219	0.110	-0.056	-0.155	0.251	0.130	-0.061	-0.303	-0.167	-0.178	-0.167	-0.184	0.028	0.084	0.130	-0.275
Estab.				0.287	0.215	-0.362	-0.493	-0.010	0.198	-0.230	-0.574	0.117	0.369	-0.383	0.482	0.041	0.556	0.080	0.474	0.488	0.563	0.606
%hum.					0.164	-0.138	-0.760	-0.721	0.627	0.695	-0.155	-0.003	0.684	-0.405	-0.019	0.854	0.446	0.856	0.444	0.000	0.592	0.363
macrop.						-0.459	-0.678	0.181	-0.150	-0.183	-0.370	-0.114	0.213	0.170	0.305	0.079	0.390	0.105	0.269	0.040	0.094	0.365
D.real							0.357	-0.094	0.027	0.159	0.466	0.507	-0.620	0.507	-0.692	-0.293	-0.672	-0.332	-0.405	-0.316	-0.207	-0.485
D.apar.								0.313	-0.320	-0.242	0.365	0.053	-0.665	0.339	-0.247	-0.585	-0.621	-0.609	-0.576	-0.161	-0.583	-0.512
%arena									-0.931	-0.887	-0.256	-0.233	-0.357	0.195	0.442	-0.738	-0.042	-0.715	-0.110	0.364	-0.330	0.059
%limo										0.657	0.139	0.171	0.368	-0.257	-0.307	0.580	0.145	0.569	0.217	-0.119	0.467	0.097
%arcilla											0.353	0.264	0.273	-0.078	-0.524	0.790	-0.097	0.755	-0.047	-0.601	0.090	-0.245
Penetr.												0.032	-0.320	0.302	-0.623	0.014	-0.571	-0.028	-0.354	-0.504	-0.235	-0.523
RTC													-0.454	0.398	-0.435	-0.101	-0.470	-0.131	-0.481	-0.441	-0.343	-0.416
% M.O														-0.790	0.544	0.783	0.869	0.819	0.804	0.387	0.710	0.634
pH (Un)															-0.472	-0.521	-0.637	-0.549	-0.587	-0.495	-0.556	-0.375
P																0.033	0.773	0.089	0.570	0.769	0.303	0.713
Al																	0.462	0.998	0.441	-0.148	0.443	0.217
BT																		0.519	0.914	0.597	0.709	0.859
CICE																			0.492	-0.099	0.479	0.272
B																				0.559	0.867	0.846
Fe																					0.522	0.719
Mn																						0.776
Zn																						

**Anexo 4. Prueba Kruskal-Wallis para valores de abundancia de C.l., X.l. y C.b. en S1, S2 y S3.
Grados de libertad= 2, Nivel de significancia alfa =0.05.**

	<i>Caraipa llanorum</i>	<i>Xylopiya ligustrifolia</i>	<i>Callophyllum brasilense</i>
H observado	11.752	6.610	52.363
P	0.003	0.037	0.000
H crítico	5.938	5.938	5.938

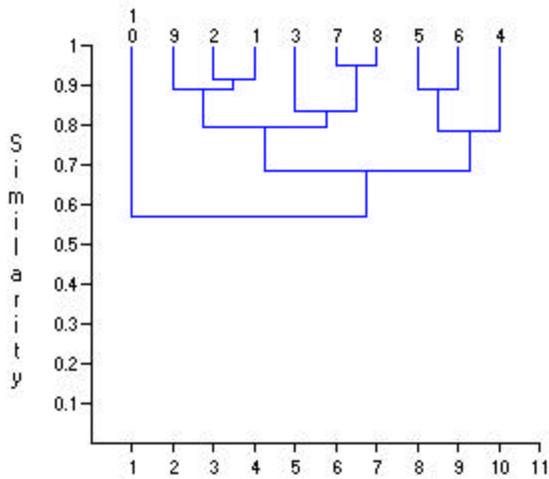
Anexo 5. Prueba Kolmogorov-Smirnov para estructuras de edad de C.l., X.l. y C.b. en S1, S2 y S3.
Nivel de significancia alfa=0.05, n=2.

	<i>Caraipa llanorum</i>			<i>Xylopia ligustrifolia</i>			<i>Callophyllum brasilense</i>		
	S1-S2	S1-S3	S2-S3	S1-S2	S1-S3	S2-S3	S1-S2	S1-S3	S2-S3
D observado	0.250	0.500	0.500	0.500	0.500	0.250	0.500	0.500	0.500
P	0.997	0.529	0.529	0.529	0.529	0.997	0.529	0.529	0.529

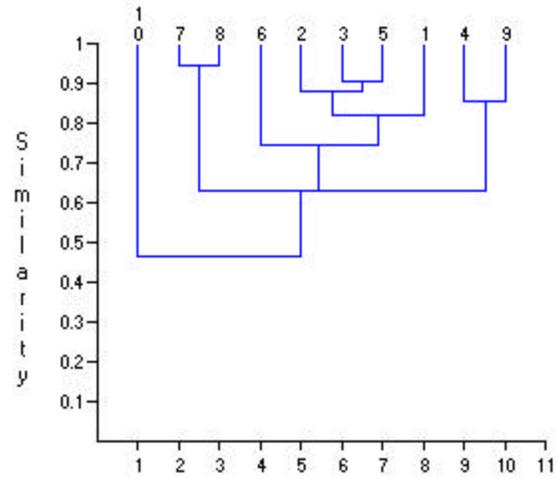
Anexo 6. Prueba T y Chi-Cuadrado para valores de distribución espacial cerca de 1.

ESPECIE	CLASE EDAD	SITIO	D.ESPACIAL (σ^2/\bar{x})	T observado	T esperado	X² observado	X² esperado
<i>Caraipa llanorum</i>	3	1	1.23	0.92	2.03	39.4	46.19
	4	1	1.42	1.68	2.03	45.51	46.19
	4	2	0.97	0.09	2.06	23.33	36.41
	1	3	1.63	2.18	2.06	39.12	36.41
	3	3	1.71	2.47	2.06	41.13	36.41
<i>Xylopi ligustrifolia</i>	2	1	1.34	1.39	2.03	43.19	46.19
	3	1	1.22	0.91	2.03	39.29	46.19
	4	1	1.39	1.59	2.03	44.75	46.19
	2	2	1.41	1.44	2.06	34	36.41
	3	2	0.95	0.14	2.06	23	36.41
	4	2	0.83	0.57	2.06	20	36.41
	3	3	0.95	1.44	2.06	23	36.41
<i>Calophyllum brasiliense</i>	1	1	1.62	2.5	2.03	52	46.19
	3	1	0.93	0.25	2.03	30	46.19
	4	1	1.18	0.75	2.03	38	46.19
	3	2	0.95	0.14	2.06	23	36.41
	4	2	0.91	0.28	2.06	22	36.41
	3	3	1.48	1.68	2.06	35.66	36.41
	4	3	0.70	1.01	2.06	17	36.41

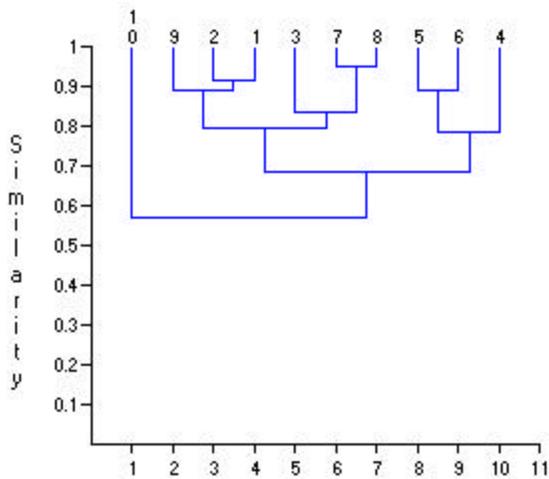
Anexo 7. Afinidad (Bray-Curtis) entre curvas de nivel cada 1 m., según las densidades de *C.l.*, *X.l.* y *C.b.* (S1, S2 y S3). 1= curva de nivel más baja; 10= curva de nivel más alta.



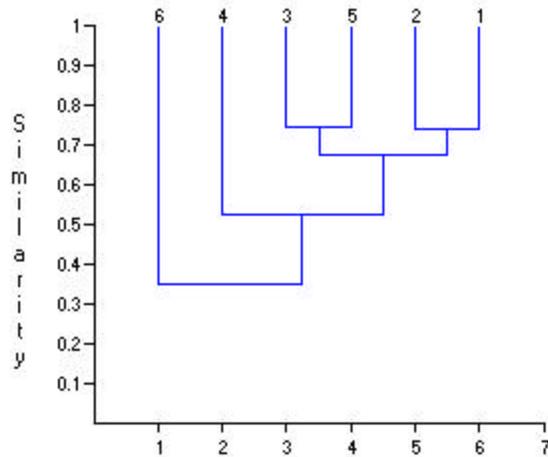
C.l. S1



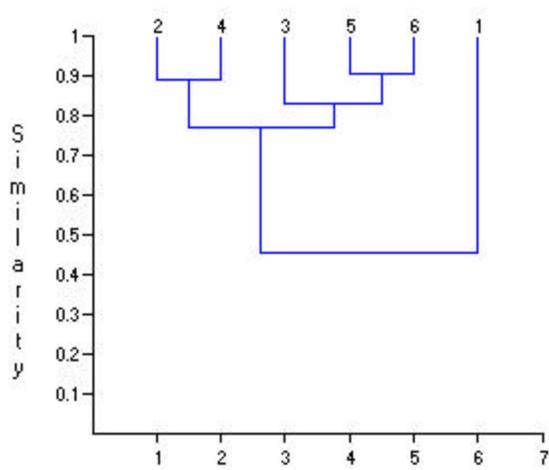
X.l. S1



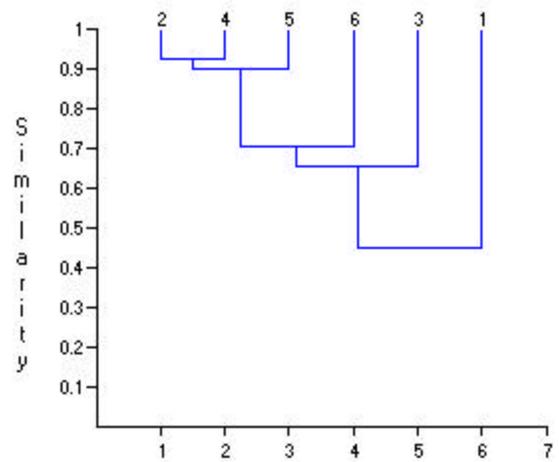
C.b. S1



C.l. S2



X.l. S2



C.b. S2

Anexo 8. Valores de regresiones Topografía vs. Densidades (ind/m²) para *C.llanorum*, *X.ligustrifolia* y *C.brasiliense* en el S1 y S2.

	s1 C.b. eje 1		s1 C.b. eje 2	
	POLINOMIAL	LINEAL	POLINOMIAL	LINEAL
Coeficiente de determinación R ²	0.34966423	0.25053371	0.29204682	0.21380123
Probabilidad F	0.22181032	0.14062154	0.29854918	0.17845424
Probabilidad T	0.54339072	0.14062154	0.27539437	0.17845424
	0.33598422		0.40826437	
	s1 C.l. eje 1		s1 C.l. eje 2	
	POLINOMIAL	LINEAL	POLINOMIAL	LINEAL
Coeficiente de determinación R ²	0.88949161	0.04032781	0.70090979	0.03817624
Probabilidad F	0.00044862	0.57800199	0.01463214	0.58853659
Probabilidad T	0.00025568	0.57800199	0.008439	0.58853659
	0.00015807		0.00561501	
	s1 X.l. eje 1		s1 X.l. eje 2	
	POLINOMIAL	LINEAL	POLINOMIAL	LINEAL
Coeficiente de determinación R ²	0.6246001	0.44160641	0.17682605	0.07424403
Probabilidad F	0.03241377	0.03607101	0.50608173	0.4462716
Probabilidad T	0.28520133	0.03607101	0.48787111	0.4462716
	0.10720258		0.38140183	
	s2 C.b. eje 1		s2 C.b. eje 2	
	POLINOMIAL	LINEAL	POLINOMIAL	LINEAL
Coeficiente de determinación R ²	0.80486421	0.35608168	0.75093681	0.44869446
Probabilidad F	0.08619963	0.21115286	0.12429805	0.14550833
Probabilidad T	0.05546177	0.21115286	0.10097815	0.14550833
	0.07854766		0.15242233	
	s2 C.l. eje 1		s2 C.l. eje 2	
	POLINOMIAL	LINEAL	POLINOMIAL	LINEAL
Coeficiente de determinación R ²	0.54859008	0.00184063	0.65763732	0.22162439
Probabilidad F	0.30328899	0.9356857	0.20032245	0.34601206
Probabilidad T	0.15536812	0.9356857	0.20184488	0.34601206
	0.15269554		0.14561194	
	s2 X.l. eje 1		s2 X.l. eje 2	
	POLINOMIAL	LINEAL	POLINOMIAL	LINEAL
Coeficiente de determinación R ²	0.78347858	0.4990332	0.78574746	0.78160106
Probabilidad F	0.10075145	0.11662999	0.09917198	0.01937667
Probabilidad T	0.08923308	0.11662999	0.6898064	0.01937667
	0.14133789		0.82512011	

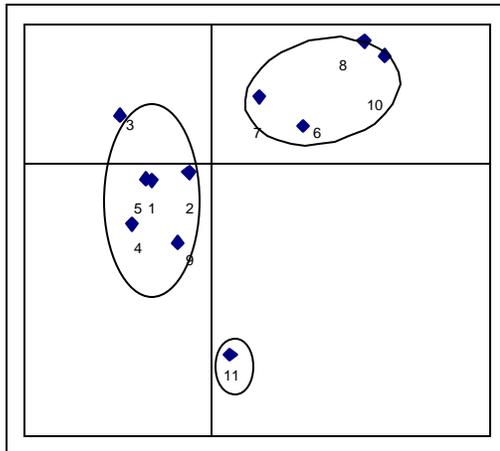
Anexo 9a. Correlaciones entre características físicas y químicas de los suelos con las variaciones en la abundancia de las clases de edad 1 y2 de C.l.,X.l. en S1.(n=11,nivel de significancia = 0.05)

	<i>Caraipa llanorum</i>		<i>Xylopi ligustrifolia</i>	
	Componente I	Componente II	Componente I	Componente II
Porosidad total	0.24	-0.23	-0.31	-0.42
Conductividad hidrulica (cm/h)	-0.22	-0.15	-0.18	0.52
Susceptibilidad a la compactación (%)	0.43	0.56	0.77	0.22
Estabilidad agregados	0.44	0.17	0.05	0.24
% humedad gravimetrica (75 cm)	-0.01	-0.27	-0.47	-0.18
macroporos	-0.48	-0.32	-0.25	0.41
Densidad real	0.35	0.67	0.76	0.38
Densidad aparente	0.19	0.33	0.35	-0.39
% arena	-0.13	0.06	0.45	0.50
% limo	0.20	-0.07	-0.42	-0.58
% arcilla	-0.01	-0.02	-0.40	-0.26
PENETRABILIDAD	0.66	0.16	0.32	-0.12
RTC	0.60	0.27	0.19	-0.08
% M.O	-0.16	-0.28	-0.36	-0.22
pH (Un)	0.60	0.15	0.31	-0.06
P-Bray (ppm)	-0.59	-0.20	-0.15	0.10
Al (meq)	-0.03	-0.21	-0.46	-0.25
BT (%)	-0.01	-0.18	-0.39	-0.44
CICE	-0.03	-0.21	-0.46	-0.26
B (ppm)	-0.22	-0.41	-0.26	-0.01
Fe (ppm)	0.15	-0.07	-0.15	-0.16
Mn (ppm)	-0.07	0.05	-0.13	0.06
Zn (ppm)	-0.15	-0.32	-0.32	-0.20

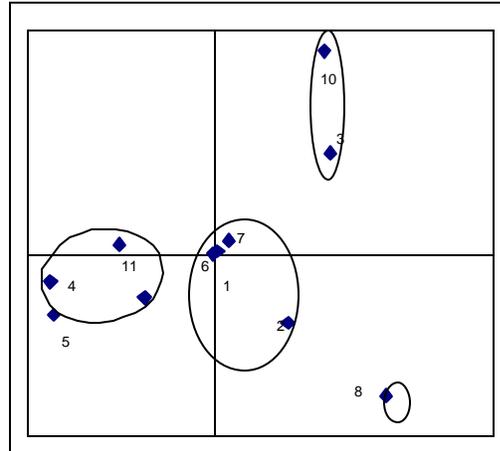
Anexo 9b. Correlaciones entre características físicas y químicas de los suelos con las variaciones en la abundancia de las clases de edad 1 y2 de C.l.,X.l y C.b.en S2.(n=5,nivel de significancia = 0.05)						
	<i>Caraipa llanorum</i>		<i>Xylopia ligustrifolia</i>		<i>Calophyllum brasiliense</i>	
	Componente I	Componente II	Componente I	Componente II	Componente I	Componente II
Porosidad total	-0.70	-0.71	0.66	-0.25	0.38	-0.67
Conductividad hidrúlica (cm/h)	-0.41	0.39	0.51	0.75	0.01	-0.53
Susceptibilidad a la compactación (%)	-0.45	-0.65	0.64	-0.47	0.25	-0.40
Estabilidad agregados	0.56	0.90	0.10	0.52	-0.77	0.50
% humedad gravimétrica (75 cm)	-0.17	-0.49	0.59	-0.68	0.28	-0.13
macroporos	-0.50	0.23	0.75	0.55	0.11	-0.61
Densidad real	0.20	0.20	0.01	0.43	-0.97	0.26
Densidad aparente	0.41	0.33	-0.87	0.30	-0.29	0.42
%arena	0.33	0.57	-0.65	0.44	-0.03	0.26
%limo	-0.18	-0.50	0.60	-0.49	-0.07	-0.11
%arcilla	-0.56	-0.65	0.70	-0.31	0.20	-0.52
PENETRABILIDAD	0.11	-0.33	0.50	-0.73	0.05	0.17
RTC	-0.52	-0.97	-0.11	-0.38	0.22	-0.40
% M.O	-0.04	-0.32	0.48	-0.78	0.58	-0.04
pH (Un)	0.06	0.51	-0.29	0.88	-0.59	0.03
P-Bray (ppm)	0.38	0.22	-0.75	-0.22	0.49	0.34
Al (meq)	-0.36	-0.56	0.55	-0.64	0.60	-0.34
BT (%)	0.25	0.38	0.50	-0.38	0.46	0.15
CICE	-0.34	-0.53	0.56	-0.64	0.60	-0.33
B (ppm)	0.36	0.45	0.65	-0.37	0.16	0.28
Fe (ppm)	0.86	0.27	-0.63	-0.61	-0.04	0.90
Mn (ppm)	0.57	0.40	0.55	-0.49	-0.18	0.54
Zn (ppm)	0.90	0.81	0.02	-0.29	-0.17	0.83

Anexo 9c. Correlaciones entre características físicas y químicas de los suelos con las variaciones en la abundancia de las clases de edad 1 y2 de C.l.,X.l y C.b.en S3.(n=5,nivel de significancia = 0.05)						
	<i>Caraipa llanorum</i>		<i>Xylopi ligustrifolia</i>		<i>Calophyllum brasiliense</i>	
	Componente I	Componente II	Componente I	Componente II	Componente I	Componente II
Porosidad total	0.03	0.30	-0.62	0.68	-0.21	-0.94
Conductividad hidrulica (cm/h)	0.06	0.06	-0.44	0.51	0.10	-0.10
Susceptibilidad a la compactación (%)	-0.45	0.12	0.88	-0.92	0.40	0.63
Estabilidad agregados	-0.37	0.13	0.26	-0.19	0.53	0.45
% humedad gravimetrica (75 cm)	-0.22	0.38	-0.10	0.13	-0.06	-0.69
macroporos	0.25	-0.11	-0.41	0.40	0.01	0.21
Densidad real	0.16	0.21	-0.47	0.44	-0.36	-0.76
Densidad aparente	0.35	-0.38	-0.03	-0.04	-0.07	0.63
%arena	0.55	-0.82	0.21	-0.27	-0.44	0.50
%limo	0.54	-0.21	-0.60	0.55	-0.71	-0.76
%arcilla	-0.65	0.58	0.17	-0.07	0.70	0.09
PENETRABILIDAD	-0.34	-0.05	0.68	-0.68	0.53	0.93
RTC	0.90	-0.56	-0.86	0.80	-0.84	-0.45
% M.O	0.18	-0.12	0.19	-0.31	-0.20	0.23
pH (Un)	0.32	0.18	-0.81	0.79	-0.42	-0.84
P-Bray (ppm)	-0.11	0.06	0.48	-0.59	0.15	0.57
Al (meq)	-0.15	-0.20	0.72	-0.78	0.31	0.96
BT (%)	0.83	-0.76	-0.70	0.73	-0.84	-0.57
CICE	-0.10	-0.26	0.69	-0.75	0.26	0.95
B (ppm)	0.51	0.00	-0.94	0.90	-0.49	-0.67
Fe (ppm)	-0.33	-0.08	0.66	-0.65	0.51	0.90
Mn (ppm)	0.90	-0.67	-0.83	0.81	-0.96	-0.72
Zn (ppm)	0.94	-0.90	-0.61	0.60	-0.86	-0.25

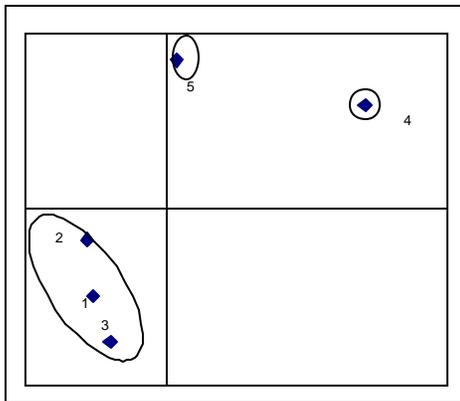
Anexo 10. NMDS, Abundancias de *Caraipa llanorum*, *Xylopi ligustrifolia* y *Calophyllum brasiliense* en subparcelas con caracterización de suelos. (S1: Aerico Endoaquepts (subparcela 1), Oxyaquic Udifluvents (subparcelas 2-4) y Oxyaquic Dystrudepts (subparcelas 5-11); S2: Inceptic Typic Hapludox (subparcela 1), Oxic Dystrudepts (subparcela 2), Typic Acrudox (subparcelas 3 y 4) y Typic Udifluvents (subparcela 5); S3: Fluventic Humic Dystrudepts (subparcela 1-5)).



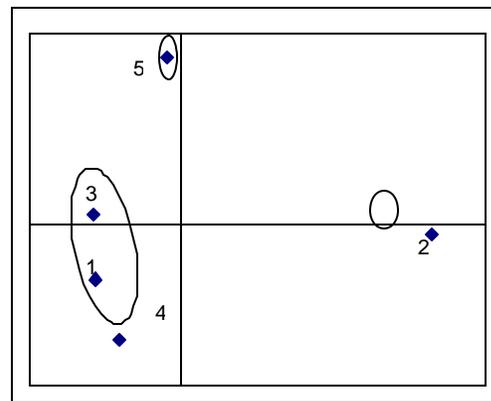
C.I. S1



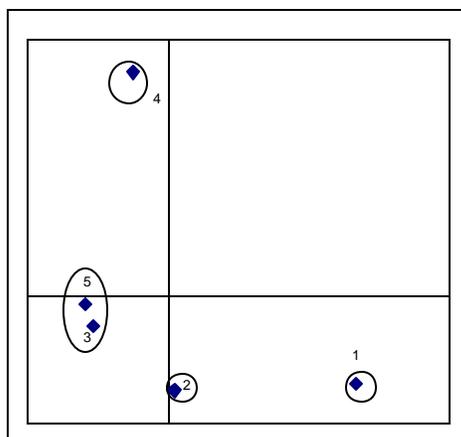
X.I. S1



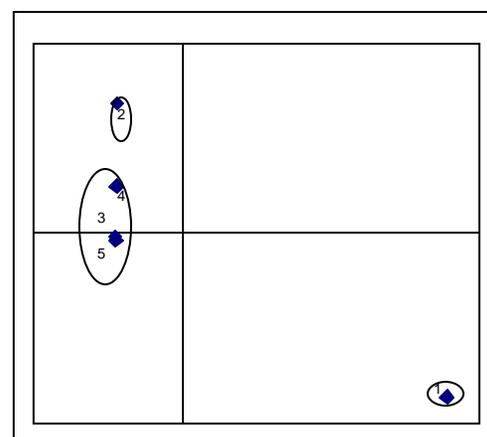
C.I. S2



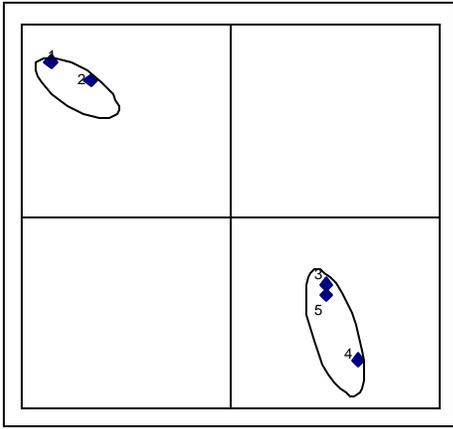
X.I. S2



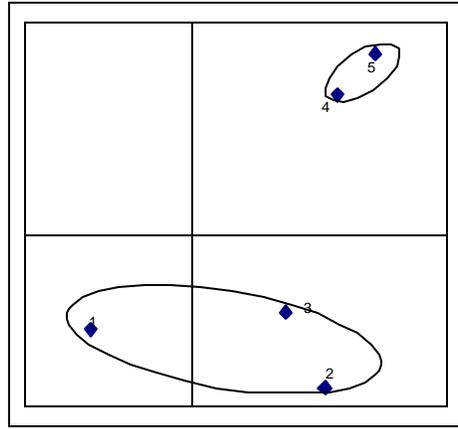
C.b. S2



C.I. S3



X.l. S3



C.b. S3

Anexo 11. Abundancia de C.l., X.l. y C.b. en cada una de las parcelas donde se caracterizaron los suelos, S1, S2 y S3.																					
											PARCELA/MUESTRA										
											S1		S2			S3					
CLASE DE EDAD	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
<i>Caraipa llanorum</i>																					
1	8	9	7	12	7	2	3	3	18	1	68	10	11	6	2	12	0	0	2	1	6
2	8	4	0	12	9	3	2	0	6	1	4	22	17	20	4	5	0	2	1	7	5
3	2	0	1	2	0	0	0	0	3	1	1	3	5	6	0	0	0	0	0	2	2
4	2	1	1	5	1	4	1	2	2	1	0	2	0	1	1	3	0	0	3	2	2
<i>Xylopia ligustrifolia</i>																					
1	4	3	1	12	11	4	4	2	6	0	8	3	0	5	1	36	3	4	10	21	12
2	4	1	2	2	1	3	2	0	5	2	2	0	0	2	0	0	0	0	5	6	4
3	1	1	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
4	0	1	0	2	2	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Calophyllum brasiliense</i>																					
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	6	10	41	11	6	3	7	29	47
2	0	0	0	1	0	0	2	1	0	1	1	1	3	0	3	0	0	0	1	13	16
3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
4	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0

Anexo 12a. Análisis físico y químico de los suelos (S1).

<i>muestra</i>	<i>tipo</i>	<i>prof.</i>	Porosidad total	Conductividad hidrúlica (cm/h)	Susceptibilidad a la compactación (%)	% humedad gravimétrica (75 cm)	macroporos	D.real	D.aparente	PENETRABILIDAD	RTC	BT (%)
1	<i>Aeric Endoaquepts</i>	0-10	63.23	25.50	83.40	53.89	23.06	2.42	0.97	2.7	11.00	0.35
1		10-20	66.64	13.38	76.00	45.92	18.12	2.47	1.25	2.7	10.00	0.18
1		20-50	48.69	4.16	86.20	31.76	7.00	2.41	1.47	9	10.00	0.12
2	<i>Oxyaquic Udifluvents</i>	0-10	50.22	13.28	91.20	25.11	23.22	2.52	1.30	24.3	5.00	0.20
2		10-20	47.51	18.03	87.20	30.98	24.56	2.53	1.23	24.3	29.33	0.14
2		20-50	40.26	3.57	94.60	24.60	15.63	2.62	1.42	25.7	4.67	0.14
3	<i>Oxyaquic Udifluvents</i>	0-10	45.93	50.04	93.40	17.01	42.71	2.57	1.10	3	6.00	0.18
3		10-20	49.47	2.97	98.60	25.04	13.21	2.57	1.38	5.3	6.67	0.14
3		20-50	49.95	9.38	87.40	30.67	9.65	2.28	1.39	11.3	8.67	0.11
4	<i>Oxyaquic Udifluvents</i>	0-10	61.12	39.64	72.60	39.59	41.30	2.46	1.01	12.67	22.67	0.3
4		10-20	63.40	19.82	81.40	39.67	30.30	2.60	1.10	15.33	28.67	0.22
4		20-50	61.00	18.33	77.00	34.64	28.09	2.59	1.28	15.33	12.00	0.09
5	<i>Oxyaquic Dystrudepts</i>	0-10	67.80	29.53	75.60	46.98	28.61	2.33	1.05	2.3	0.00	0.3
5		10-20	59.85	1.98	88.40	39.78	20.42	2.56	1.14	2.3	0.00	0.18
5		20-50	52.49	2.28	86.00	32.80	17.22	2.41	1.29	30.3	0.00	0.13
6	<i>Oxyaquic Dystrudepts</i>	0-10	56.42	3.86	94.40	33.49	12.32	2.45	1.25	23	20.50	0.24
6		10-20	49.56	43.50	88.60	32.80	14.16	2.48	1.33	24	30.00	0.17
6		20-50	52.81	33.69	96.40	17.36	34.78	2.50	1.18	30.3	24.00	0.15
7	<i>Oxyaquic Dystrudepts</i>	0-10	55.69	62.89	91.80	31.39	20.45	2.57	1.23	16	18.67	0.22
7		10-20	47.13	38.45	95.80	13.21	40.55	2.56	1.19	32	15.33	0.15
7		20-50	55.54	2.97	84.80	33.46	18.73	2.45	1.29	25.5	18.67	0.15
8	<i>Oxyaquic Dystrudepts</i>	0-10	72.53	9.91	89.20	37.50	19.49	2.52	1.17	19.3	25.33	0.3
8		10-20	62.23	27.35	83.40	36.66	20.59	2.57	1.26	20.7	18.33	0.16
8		20-50	54.68	4.06	86.80	32.08	15.76	2.63	1.38	31.3	16.67	0.15
9	<i>Oxyaquic Dystrudepts</i>	0-10	71.77	49.81	74.00	49.21	32.79	2.44	1.01	8.3	10.00	0.27
9		10-20	57.57	2.97	88.80	34.15	14.67	2.42	1.27	8.3	18.00	0.18
9		20-50	58.45	2.97	82.20	34.74	11.53	2.59	1.47	19	19.33	0.15
10	<i>Oxyaquic Dystrudepts</i>	0-10	61.41	46.90	86.40	40.91	33.98	2.55	0.95	17.3	16.00	0.25
10		10-20	66.16	17.84	83.00	35.86	25.16	2.52	1.19	19.7	13.67	0.16
10		20-50	53.31	3.17	88.80	30.47	18.79	2.47	1.29	25.3	10.00	0.13
11	<i>Oxyaquic Dystrudepts</i>	0-10	66.54	41.02	82.60	37.75	32.89	2.38	1.02	17	14.00	0.3
11		10-20	54.72	31.71	83.60	33.12	22.44	2.58	1.29	20	22.00	0.15
11		20-50	60.13	10.40	88.00	33.96	25.37	2.58	1.17	0	18.00	0.1

Anexo 12a. Análisis físico y químico de los suelos (S1).

muestra	tipo	prof.	% M.O	pH (Un)	P-Bray (ppm)	K (meq)	Ca (meq)	Mg (meq)	Al (meq)	Al (meq)	BT (%)	CICE	SAI (%)	B (ppm)	Fe (ppm)	Mn (ppm)	Zn (ppm)
1	Aeric Endoaquepts	0-10	11.1	3.61	40.2	0.13	0.09	0.13	4.68	4.68	0.35	5.03	93.04	0.27	125.09	3.06	2.6
1		10-20	6.99	4.05	98.2	0.063	0.06	0.06	3.95	3.95	0.183	4.133	95.57	0.14	43.98	1.06	1.7
1		20-50	3.36	4.17	77.4	0.038	0.05	0.04	3.33	3.33	0.128	3.458	96.30	0.06	65.7	0.71	1.1
2	Oxyaquic Udifluvents	0-10	3.04	3.89	7.3	0.082	0.06	0.06	1.66	1.66	0.202	1.862	89.15	0.23	186.24	0.68	1.8
2		10-20	2.82	4.01	4.6	0.046	0.05	0.05	1.87	1.87	0.146	2.016	92.76	0.14	140.97	0.56	1.0
2		20-50	1.91	4.18	3.6	0.031	0.07	0.04	1.25	1.25	0.141	1.391	89.86	0.08	100.69	0.22	0.8
3	Oxyaquic Udifluvents	0-10	1.63	3.82	23.4	0.076	0.07	0.04	0.83	0.83	0.186	1.016	81.69	0.26	127.12	0.54	0.6
3		10-20	1.23	4.04	21.3	0.042	0.07	0.03	0.73	0.73	0.142	0.872	83.72	0.11	119.37	0.23	0.3
3		20-50	0.95	4.06	18.1	0.026	0.06	0.03	0.62	0.62	0.116	0.736	84.24	0.1	93.59	0.11	0.4
4	Oxyaquic Udifluvents	0-10	5.18	3.73	14.3	0.12	0.08	0.1	2.91	2.91	0.3	3.21	90.65	0.28	234.34	1.21	1.9
4		10-20	4.45	3.95	7.1	0.09	0.06	0.07	3.02	3.02	0.22	3.24	93.21	0.19	142.21	0.73	1.4
4		20-50	1.36	4.53	4.5	0.024	0.04	0.03	1.25	1.25	0.094	1.344	93.01	0.09	66.16	0.13	0.3
5	Oxyaquic Dystrudepts	0-10	6.49	3.8	14.8	0.16	0.08	0.14	4.47	4.47	0.38	4.85	92.16	0.24	146.34	1.49	1.8
5		10-20	3.36	4.27	2.3	0.063	0.06	0.06	3.74	3.74	0.183	3.923	95.34	0.11	106.33	0.54	0.8
5		20-50	2.54	4.32	0.95	0.029	0.07	0.04	3.74	3.74	0.139	3.879	96.42	0.12	80.78	0.21	0.8
6	Oxyaquic Dystrudepts	0-10	4.54	3.93	11.3	0.091	0.07	0.08	2.5	2.5	0.241	2.741	91.21	0.3	244.89	1.1	1.1
6		10-20	3.13	3.95	4.9	0.067	0.05	0.06	2.39	2.39	0.177	2.567	93.10	0.12	150.6	0.88	1.0
6		20-50	2.45	4.25	2.3	0.053	0.06	0.04	2.5	2.5	0.153	2.653	94.23	0.06	84.99	1.42	1.2
7	Oxyaquic Dystrudepts	0-10	3.91	3.88	6.5	0.091	0.06	0.07	2.08	2.08	0.221	2.301	90.40	0.16	222.58	1.23	1.0
7		10-20	2.04	4.33	4.7	0.049	0.07	0.04	1.35	1.35	0.159	1.509	89.46	0.09	113.28	0.43	0.5
7		20-50	2.72	4.32	2.9	0.053	0.05	0.05	1.98	1.98	0.153	2.133	92.83	0.13	102.94	0.41	0.8
8	Oxyaquic Dystrudepts	0-10	5.09	3.98	5.9	0.15	0.1	0.1	3.12	3.12	0.35	3.47	89.91	0.22	171.18	1.05	1.4
8		10-20	3	4.16	1.9	0.055	0.06	0.05	2.39	2.39	0.165	2.555	93.54	0.13	111.59	0.33	0.7
8		20-50	2.32	4.32	2	0.048	0.06	0.05	2.18	2.18	0.158	2.338	93.24	0.13	88.23	0.46	0.7
9	Oxyaquic Dystrudepts	0-10	6.22	4.02	20.8	0.11	0.06	0.1	3.43	3.43	0.27	3.7	92.70	0.16	21.39	0.69	1.3
9		10-20	3.81	4.22	15.7	0.065	0.06	0.06	2.91	2.91	0.185	3.095	94.02	0.13	25.82	0.45	0.6
9		20-50	2.77	4.36	8.8	0.043	0.06	0.05	3.12	3.12	0.153	3.273	95.33	0.12	32.62	0.36	0.5
10	Oxyaquic Dystrudepts	0-10	4.45	3.94	8	0.096	0.07	0.09	3.02	3.02	0.256	3.276	92.19	0.2	113.21	1.4	1.6
10		10-20	3	4.11	3.1	0.056	0.06	0.05	2.6	2.6	0.166	2.766	94.00	0.17	78.12	0.63	1.0
10		20-50	2.36	4.46	1.5	0.036	0.06	0.04	2.29	2.29	0.136	2.426	94.39	0.08	61.06	0.41	1.6
11	Oxyaquic Dystrudepts	0-10	5.45	3.91	9.3	0.13	0.07	0.1	2.91	2.91	0.3	3.21	90.65	0.31	228.42	0.93	1.7
11		10-20	2.36	4.24	2.6	0.045	0.07	0.04	2.29	2.29	0.155	2.445	93.66	0.1	89.08	0.27	0.9
11		20-50	2	4.41	2.3	0.04	0.08	0.04	2.18	2.18	0.16	2.34	93.16	0.09	93.72	0.18	0.8

Anexo 12b. Análisis físico y químico de los suelos (S2).

Muestra	Tipo	Prof.	Porosidad Total	Conductividad hidráulica (cm/h)	Suceptibilidad Compact (%)	% humedad gravimetrica	macroporos	D.real	D.aparente	PENETR.
1	<i>Inceptic Typic Hapludox</i>	0-10	60.98					2.41		11.00
1		10-20	54.92	2.58	91.40	28.72	17.23	2.52	1.32	24.30
1		20-50	53.15	12.49	82.40	28.11	23.32	2.51	1.37	35.00
2	<i>Oxic Dystrudepts</i>	0-10	67.16	24.90	89.60	43.83	30.03	2.46	0.92	21.00
2		10-20	57.10	35.67	81.00	44.39	39.18	2.53	0.90	18.70
2		20-50	61.68	8.52	76.80	34.64	21.46	2.51	1.37	21.30
3	<i>Typic Acrudox</i>	0-10	60.30	7.93	87.80	35.92	20.64	2.49	1.19	14.30
3		10-20	40.22	1.37	87.80	29.23	20.10	2.58	1.34	15.00
3		20-50	50.56	14.27	91.20	16.75	26.14	2.52	1.43	27.00
4	<i>Typic Acrudox</i>	0-10	54.38	6.84	86.80	37.23	20.43	2.46	1.18	18.00
4		10-20	44.63	0.52	93.60	31.47	16.28	2.62	1.28	18.00
4		20-50	46.73	71.15	92.20	28.13	17.04	2.63	1.36	45.00
5	<i>Typic Udifluvents</i>	0-10	53.26	31.71	85.20	27.18	28.50	2.48	1.24	4.00
5		10-20	60.06	64.81	82.40	26.42	38.67	2.50	1.12	10.30
5		20-50	57.67	36.76	81.80	28.12	34.24	2.41	1.15	19.00
Muestra	Tipo	Prof.	RTC	% C	% M.O	%N	pH (Un)	P-Bray (ppm)	K (meq)	Ca (meq)
1	<i>Inceptic Typic Hapludox</i>	0-10	14.00	3.38	5.81	0.17	3.82	10.00	0.13	0.08
1		10-20	34.00	1.72	2.95	0.09	4.06	3.50	0.07	0.05
1		20-50	16.00	1.32	2.27	0.07	4.37	2.20	0.04	0.07
2	<i>Oxic Dystrudepts</i>	0-10	12.00	3.85	6.63	0.19	3.77	2.90	0.14	0.08
2		10-20	30.00	2.22	3.81	0.11	4.52	2.90	0.07	0.07
2		20-50	24.00	1.50	2.59	0.08	4.56	1.70	0.04	0.08
3	<i>Typic Acrudox</i>	0-10	22.00	2.30	3.95	0.11	4.04	5.10	0.07	0.08
3		10-20	16.00	0.90	1.54	0.04	4.21	2.30	0.03	0.06
3		20-50	16.00	0.79	1.36	0.04	4.52	2.80	0.02	0.07
4	<i>Typic Acrudox</i>	0-10	6.00	3.27	5.63	0.16	3.87	8.40	0.14	0.08
4		10-20	38.00	1.06	1.82	0.05	4.28	1.60	0.04	0.06
4		20-50	22.00	1.06	1.82	0.05	4.54	1.70	0.03	0.06
5	<i>Typic Udifluvents</i>	0-10	0.00	1.64	2.82	0.08	4.41	7.30	0.12	0.08
5		10-20	0.00	1.74	3.00	0.09	4.41	7.50	0.11	0.10
5		20-50	0.00	1.48	2.54	0.07	4.25	5.50	0.08	0.06

Anexo 12b. Análisis físico y químico de los suelos (S2).

Muestra	Tipo		Mn (ppm)	Zn (ppm)	B (ppm)	Al (meq)	BT (%)	CICE	SAI (%)	Fe (ppm)	Mg (meq)
1	<i>Inceptic Typic Hapludox</i>	0-10	0.64	1.57	0.31	3.64	0.31	3.95	92.15	144.23	0.10
1		10-20	0.36	0.76	0.14	2.60	0.18	2.78	93.63	85.58	0.06
1		20-50	0.27	0.54	0.13	2.60	0.15	2.75	94.72	65.19	0.04
2	<i>Oxic Dystrudepts</i>	0-10	2.45	1.93	0.50	4.37	0.33	4.70	92.98	87.59	0.11
2		10-20	0.87	1.39	0.17	3.74	0.20	3.94	94.97	62.11	0.06
2		20-50	0.46	1.18	0.10	3.02	0.17	3.19	94.61	54.37	0.05
3	<i>Typic Acrudox</i>	0-10	0.61	0.89	0.13	2.60	0.22	2.82	92.36	141.91	0.07
3		10-20	0.27	0.49	0.08	1.56	0.13	1.69	92.09	123.71	0.04
3		20-50	0.10	0.23	0.06	0.83	0.12	0.95	87.55	83.83	0.03
4	<i>Typic Acrudox</i>	0-10	2.72	3.63	0.46	2.81	0.32	3.13	89.78	227.11	0.10
4		10-20	1.33	0.81	0.15	1.98	0.14	2.12	93.53	109.42	0.04
4		20-50	0.49	0.51	0.14	1.98	0.13	2.11	93.79	80.53	0.04
5	<i>Typic Udifluvents</i>	0-10	0.89	2.30	0.30	1.35	0.28	1.63	82.82	118.35	0.08
5		10-20	1.15	2.63	0.37	1.46	0.29	1.75	83.43	182.25	0.08
5		20-50	0.40	1.27	0.08	1.66	0.19	1.85	89.78	114.41	0.05

Anexo 12c. Análisis físico y químico de los suelos (S3).Fluventic Humic Dystrudepts.

muestra	prof.	Porosidad total	Conductividad hidrulica (cm/h)	Susceptibilidad a la compactación (%)	% humedad gravimetrica (75 cm)	macroporos	% C	% M.O	%N	D.real	D.aparente	Penetrabilidad	RTC
1	0-10	82.93	70.65	73.60	86.93	39.92	8.18	14.08	0.41	2.25	0.62	10.70	6.00
1	10-20	79.53	42.81	76.60	94.59	35.03	8.18	14.08	0.41	2.14	0.60	13.70	8.00
1	20-50	74.82	27.15	83.40	84.31	29.90	6.34	10.90	0.32	2.44	0.67	24.30	28.00
2	0-10	84.83	94.04	72.60	97.36	39.79	8.53	14.67	0.43	1.96	0.56	8.00	3.00
2	10-20	82.49	50.87	76.60	99.05	32.98	8.29	14.26	0.41	2.23	0.61	12.70	6.00
2	20-50	80.22	14.76	86.20	93.84	24.89	5.89	10.13	0.29	2.39	0.64	23.70	18.00
3	0-10	83.63	43.73	78.40	101.21	26.44	8.18	14.08	0.41	1.75	0.59	5.70	4.00
3	10-20	82.26	44.26	80.80	100.11	31.91	8.21	14.12	0.41	2.19	0.58	7.30	10.00
3	20-50	76.51	9.02	83.60	79.46	27.94	6.81	11.72	0.34	2.39	0.71	24.30	14.00
4	0-10	81.49	26.66	81.00	90.93	32.73	8.18	14.08	0.41	2.20	0.61	7.00	10.00
4	10-20	79.20	116.23	79.20	92.89	35.26	7.00	12.03	0.35	2.27	0.60	7.70	14.00
4	20-50	74.11	3.86	85.00	67.86	21.42	5.52	9.49	0.28	2.40	0.84	14.00	22.00
5	0-10	81.42	102.16	76.20	76.74	44.81	7.00	12.03	0.35	2.35	0.61	6.30	2.00
5	10-20	81.28	54.70	94.80	76.85	49.65	5.17	8.90	0.26	2.27	0.44	10.30	14.00
5	20-50	71.57	10.90	80.00	60.92	23.07	4.96	8.54	0.25	2.48	0.95	14.70	15.00

muestra	prof.	pH (Un)	P-Bray (ppm)	K (meq)	Ca (meq)	Mg (meq)	Al (meq)	BT (%)	CICE	SAI (%)	B (ppm)	Fe (ppm)	Mn (ppm)	Zn (ppm)
1	0-10	4.31	7.90	0.22	0.09	0.18	6.55	0.49	7.04	93.04	0.34	1.94	1.49	0.88
1	10-20	4.58	5.20	0.12	0.08	0.12	5.51	0.32	5.83	94.51	0.33	1.14	0.76	0.40
1	20-50	4.81	4.90	0.04	0.05	0.05	2.18	0.14	2.32	93.84	0.15	0.92	0.38	0.18
2	0-10	4.48	3.60	0.15	0.10	0.14	5.62	0.39	6.01	93.51	0.37	1.29	1.07	0.63
2	10-20	4.62	1.90	0.09	0.07	0.08	4.78	0.24	5.02	95.16	0.19	0.80	0.89	0.22
2	20-50	4.92	8.40	0.04	0.08	0.05	2.50	0.17	2.67	93.49	0.11	1.61	1.59	0.16
3	0-10	4.11	5.80	0.16	0.09	0.16	6.45	0.41	6.86	94.02	0.17	2.47	1.05	0.65
3	10-20	4.71	5.40	0.08	0.08	0.09	4.89	0.25	5.14	95.21	0.23	1.23	1.05	0.64
3	20-50	4.58	5.30	0.05	0.06	0.07	3.54	0.18	3.72	95.14	0.15	1.45	1.46	0.15
4	0-10	4.13	23.30	0.12	0.07	0.13	7.70	0.32	8.02	96.01	0.22	3.21	0.83	0.60
4	10-20	4.53	11.20	0.05	0.05	0.06	5.82	0.16	5.98	97.32	0.12	1.31	0.76	0.39
4	20-50	4.68	16.70	0.05	0.09	0.06	4.99	0.20	5.19	96.24	0.12	1.11	1.09	0.30
5	0-10	3.89	6.50	0.17	0.09	0.13	7.59	0.39	7.98	95.11	0.18	5.68	0.81	0.70
5	10-20	4.32	3.60	0.06	0.08	0.07	7.07	0.21	7.28	97.12	0.09	2.06	0.32	0.43
5	20-50	4.48	5.40	0.04	0.05	0.05	6.97	0.14	7.11	97.98	0.12	2.22	0.39	0.27