

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES  
FACULTAD DE CIENCIAS,  
POSTGRADO DE ECOLOGIA VEGETAL

RELACIONES HIDRICAS Y DE NUTRIENTES EN BOSQUES ENANOS  
NUBLADOS TROPICALES

JAIME CAVELIER

TRABAJO PRESENTADO ANTE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES COMO REQUISITO  
PARCIAL PARA OPTAR AL TITULO DE MAGISTER SCIENTIAE EN ECOLOGIA TROPICAL

MERIDA, MAYO DE 1986

VENEZUELA

## VEREDICTO

Quienes suscriben integrantes del Jurado designado por el Consejo de la Facultad de Ciencias de la Universidad de los Andes con fecha 04-04-86, para conocer y emitir veredicto sobre la Tesis presentada por JAIME CAVELIER CASTRO para optar al Título de Magister Scientiae en Ecología Tropical y que se titula:

### RELACIONES HIDRICAS Y DE NUTRIENTES EN BOSQUES ENANOS NUBLADOS

hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: Que hoy 16-05-86 a las 4 pm. nos constituimos como Jurado en el salón de Reuniones del Postgrado de Ecología Tropical y designamos como Presidente del Jurado al Dr. Rafael Herrera. SEGUNDO: A continuación procedimos a discutir el trabajo presentado a nuestra consideración con el fin de decidir si se procedía a su defensa pública. Luego de considerar las observaciones y críticas de cada jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación y hacerle observaciones de forma que deberán ser incluidas en la versión final. TERCERO: A las 5 pm. de este mismo día, el Jurado se reunió en el salón del Postgrado de Ecología Tropical y se procedió al acto público de sustentación del Trabajo de Tesis presentado a requerimiento del Jurado. CUARTO: Una vez concluida la sustentación correspondiente, el Jurado interrogó al aspirante sobre diversos aspectos a que el trabajo se refiere. QUINTO: Seguidamente, el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. SEXTO: Una vez concluido el acto de presentación, el Jurado procedió a su deliberación final y concluyó que: SE APRUEBA LA TESIS DE MAESTRIA PRESENTADA A NUESTRA CONSIDERACION Y SE RECOMIENDA SU PUBLICACION.

En fe de lo cual firman en Mérida, a los dieciseis días del mes de mayo de mil novecientos ochenta y seis.

Dr. Rafael Herrera

Dr. Guillermo Goldstein

Dr. Guillermo Sarmiento

A MI GRAN AMIGO

EL PROF. BEIN

BIEN EXPUESTOS A LOS ALISIOS LLUVIOSOS, LOS  
MONTES DE MACUIRA QUE SIRVEN DE PANTALLA A LAS  
OTRAS DOS CADENAS, RECIBEN CANTIDAD SUFICIENTE  
DE AGUA PARA SOSTENER UNA HERMOSA VEGETACION EN  
SUS VALLES; JARDINES OCUPAN LAS PENDIENTES DEL  
GIGANTE GUAJIRO HASTA LOS 150 METROS DE LA CIMA

JUAN JACOBO ELISEO RECLUS (1830-1905)

## RESUMEN

LOS BOSQUES ENANOS NUBLADOS (BEN) SON LOS BOSQUES MONTANOS TROPICALES DONDE SE ENCUENTRAN LOS ARBOLES DE MENOR ESTATURA. ESTE TIPO DE BOSQUES PUEDEN CRECER EN MONTAÑAS GRANDES Y PEQUEÑAS A TODO LO LARGO DEL TROPICO. EN ESTA TESIS SE ESTUDIARON ALGUNAS RELACIONES HIDRICAS Y DE NUTRIENTES EN LOS BEN DE LAS PEQUEÑAS MONTAÑAS DE MACUIRA, SANTA ANA Y COPEY EN EL SUR DEL CARIBE Y EN EL BEN DEL ZUMBADOR EN LOS ANDES DE VENEZUELA. ESTOS BOSQUES FISIONOMICAMENTE PARECIDOS, ESTAN CRECIENDO BAJO REGIMENES DIFERENTES DE PRECIPITACION Y TEMPERATURA. EN LOS BEN DEL AREA DEL CARIBE, LA PRINCIPAL FUENTE DE AGUA ES LA NEBLINA MIENTRAS QUE EN LOS ANDES, LA LLUVIA ES LA PRINCIPAL FUENTE DE HUMEDAD. LOS BEN ANDINOS ESTAN CRECIENDO SOBRE SUELOS EXTREMADAMENTE ACIDOS Y CON GRANDES ACUMULACIONES DE MATERIA ORGANICA. LOS SUELOS DE LAS MONTAÑAS DEL CARIBE TAMBIEN SON ACIDOS PERO NO SE OBSERVA LA ACUMULACION DE MATERIA ORGANICA LO CUAL PARECE INDICAR QUE LAS TASAS DE DESCOMPOSICION Y MINERALIZACION EN ESTE TIPO DE BOSQUE SON MUCHO MAS RAPIDAS QUE EN LOS BOSQUES ANDINOS. LA DIFERENCIA EN LAS PROPIEDADES FISICOQUIMICAS DE LOS SUELOS ENTRE ESTOS DOS TIPOS DE BOSQUES, CONTRASTA CON EL PARECIDO DE LAS CONCENTRACIONES FOLIARES DE NUTRIENTES. LA VARIABILIDAD ANATOMICA DE LAS HOJAS DE LOS ARBOLES MAS ABUNDANTES EN ESTOS BOSQUES ES MUY GRANDE Y CON EXCEPCION DEL AREA FOLIAR ESPECIFICA, NO SE ENCONTRARON DIFERENCIAS ANATOMICAS ENTRE LOS DOS TIPOS DE BOSQUES. EL ESCLEROMORFISMO FOLIAR ESTA MAS RELACIONADO CON LA CONCENTRACION DE NITROGENO QUE CON LAS PROPIEDADES MECANICAS DE LAS PAREDES CELULARES FOLIARES. LOS MODULOS DE ELASTICIDAD DE LAS PAREDES CELULARES, CALCULADOS DE LAS CURVAS PRESION-VOLUMEN, ESTAN CORRELACIONADAS CON LAS CONCENTRACIONES DE CALCIO FOLIAR. EL GRAN ESPESOR FOLIAR DE LA MAYORIA DE LAS ESPECIES, PARECE SER EL PRODUCTO DE LA ACUMULACION DE AIRE EN EL PARENQUIMA ESPONJOSO. LAS ESPECIES ARBOREAS DE LOS BOSQUES DEL CARIBE ESTAN SUJETAS A MAYORES Y MAS FRECUENTES DEFICITS HIDRICOS QUE LAS ESPECIES DE LOS BEN ANDINOS. LOS MECANISMOS DE APERTURA Y CIERRE ESTOMATICO EN LAS ESPECIES DE LOS BEN DEL CARIBE PARECEN RESPONDER A CAMBIOS DE LA HUMEDAD DEL AMBIENTE. ESTAS ESPECIES PRESENTAN POTENCIALES OSMOTICOS DE SATURACION Y EN EL PUNTO DE PERDIDA DE TURGENCIA SIGNIFICATIVAMENTE MENORES QUE LAS ESPECIES DEL BOSQUE DEL ZUMBADOR. LOS POTENCIALES FOLIARES MINIMOS TAMBIEN SON MENORES EN LAS ESPECIES DE LOS BOSQUES DEL CARIBE. LA ESTRUCTURA GENERAL DE LOS BEN NO PARECE SER EL RESULTADO DE UN MISMO CONJUNTO DE FACTORES. LOS DEFICITS HIDRICOS PUEDEN ESTAR LIMITANDO EL CRECIMIENTO DE LOS BEN DEL CARIBE MIENTRAS QUE LA ACIDEZ, LA BAJA TEMPERATURA Y LA DISPONIBILIDAD DE NUTRIENTES PUEDEN SER LOS LIMITANTES MAS IMPORTANTES EN EL BEN DEL ZUMBADOR.

## AGRADECIMIENTOS

Las personas que aparecen en esta parte del trabajo debieran estar junto a mi nombre en la primera pagina de esta tesis. Sin embargo, y por razones exclusivamente de espacio, me veo obligado a utilizar estas hojas. Esta tesis, al igual que otras, es de muchas personas. Yo solo me he sentido a organizar la informacion para tratar de sintetizarla lo mas posible. No se aburran de este listado pues en verdad que las personas que aparecen aqui son verdaderos coautores de mi trabajo.

En primer lugar, quisiera agradecer a CAVELCA LTDA por la financiacion y el apoyo moral desde Bogota durante estos tres años en Merida.

Quiero agradecer muy especialmente a mi tutor Guillermo Goldstein, por su desinteresado y constante apoyo durante los trabajos de campo y laboratorio. Creo que ha sido una suerte enorme el poder contar con tan excelente supervision, que en muchas ocasiones sobrepaso a las obligaciones de un tutor de tesis. Sin su ayuda, poco hubiera hecho.

A mis "hermanos" Ari Drozco, Oscar Zabala y Jose Raventos quienes me brindaron mucho mas que su hospitalidad; su amistad. A Oscar por su enorme y excelente labor con los programas de computador y durante la edicion de la tesis. De igual forma a la Sra Ana Aida, por su trabajo en la elaboracion de tablas y leyendas.

A mi "Chamita", Missy Holbrook, por compartir conmigo mucho mas que las estrechas aceras de esta Ciudad.

Quiero dejar constancia de mi gratitud a Caturro Mejia, profesor de la Universidad de los Andes, Bogota, quien hizo posible el trabajo de campo en la Serrania de Macuira. De igual forma quiero agradecer a los "Macuirosos" Juanita Montoya, Diana Valencia, Santiago Madriñan, Santiago Carrizosa, "Lucho", "Samy" y Mauricio por su tenaz labor en las mediciones de campo en la Macuira durante junio y julio del 84. En la Macuira estoy en deuda con los Padres Bernardino y Pio del Internado Indigena de Nazareth quienes nos proporcionaron invaluable ayuda en territorio Guajiro. De igual forma a "Baron" Afanador y su familia, por la puntual ayuda logistica.

Quiero agradecer muy especialmente a Pedro Botero, de la Unidad de suelos del CIAF (Bogota), por ayudarme a interpretar los analisis fisicoquimicos de los suelos y discutir varias de las hipotesis sobre la pedogenesis de los suelos de Macuira.

A Fresia de Ricardi, en el Grupo de Botanica de la ULA, por introducirme en el estudio anatomico de tejidos foliares.

A Robert Winfield, en la IUTAG de Coro-Venezuela, por la diligente identificación del material taxonomico de todas las especies arboreas con que trabajé.

A Manuel Barrios, Anabiles Mendez, Jose Characoto y Elisaul Rangel por el enorme trabajo realizado durante todo un año en las mediciones de lluvia y neblina en la Macuira, Santa Ana, Copey y el Zumbador respectivamente. Ellos son los verdaderos heroes de esta parte del trabajo.

Al Dr. E. Medina, en el IVIC, Caracas, por discutir algunos de los resultados de este trabajo y por recibir las muestras de hojas para los analisis de nutrientes. A Mario Farifias del Grupo de Ecologia Vegetal, por el prestamo de algunos de sus programas y la asesoria con los problemas estadisticos.

A los funcionarios del HIMAT en Bogota y Prado Sevilla, por la amable atencion al suministrar los datos para el estudio del clima de la Serrania de Macuira. Estoy especialmente agradecido en este Instituto con Julia Castellanos y Rafael Velasquez quines pusieron todo su tiempo e interes para reunir los listados de parametros climaticos de la estacion de Nazareth, Serrania de Macuira . A Faviola de Belalcazar en el ICA, Tibaitata, por la determinacion de fibra cruda de las muestras foliares.

A los miembros del Grupo de Ecologia Vegetal por todas las facilidades y apoyo durante estos tres años de estadia en Venezuela y a todas aquellas personas que de una u otra forma se vieron involucradas en la realizacion de esta tesis.

JAIIME CAVELIER

## CONTENIDO

INTRODUCCION . . . . .	1
------------------------	---

### CAPITULO 1

#### DISTRIBUCION Y CARACTERIZACION DE BOSQUES ENANOS NUBLADOS EN AMERICA TROPICAL

1. <u>INTRODUCCION</u> . . . . .	8
2. <u>DEFINICION DE LOS BOSQUES ENANOS NUBLADOS.</u> . . . . .	10
3. <u>DISTRIBUCION EN AMERICA TROPICAL</u> . . . . .	14
3.1. AREA DE ESTUDIO . . . . .	18
3.1.1. <u>Serrania de Macuira (Guajira-Colombiana)</u> . . . . .	18
3.1.2. <u>Cerro Santa Ana</u> (Peninsula de Paraguana-Venezuela) . . . . .	19
3.1.3. <u>Cerro Copey</u> (Isla de Margarita-Venezuela). . . . .	19
3.1.4. <u>El Zumbador</u> (Estado Tachira-Venezuela) . . . . .	19

### CAPITULO 2

#### CLIMA EN LOS BOSQUE ENANOS NUBLADOS DEL SUR DEL CARIBE

1. <u>INTRODUCCION</u> . . . . .	22
2. <u>MATERIALES Y METODOS</u> . . . . .	23
3. <u>RESULTADOS</u> . . . . .	26
3.1. SISTEMAS SINOPTICOS : EL AREA SECA DEL SUR DEL CARIBE . . . . .	26
3.2. CLIMATOLOGIA LOCAL. . . . .	28
3.2.1. <u>Serrania de la Macuira</u> . . . . .	28



3.2.1.1. Brillo solar. . . . .	28
3.2.1.2. Evaporación . . . . .	30
3.2.1.3. Precipitaciones . . . . .	30
3.2.2. <u>Cerro Copey.</u> . . . . .	30
3.3. MICROCLIMA DEL BOSQUE ENANO NUBLADO DE MACUIRA. . . . .	33
3.3.1. <u>Dinamica de la cobertura de nubes.</u> . . . . .	37
3.3.1.1. Cambios instantaneos. . . . .	37
3.3.1.2. Cambios diarios . . . . .	37
3.3.1.3. Cambios dia a dia . . . . .	38
3.3.2. <u>Ciclos diarios de algunas variables microclimaticas.</u> . . . . .	38
4. <u>DISCUSION.</u> . . . . .	48
5. <u>CONCLUSIONES</u> . . . . .	50

### CAPITULO 3

#### SUELOS EN LOS BOSQUES ENANOS NUBLADOS DEL SUR DEL CARIBE Y LOS ANDES DE VENEZUELA

1. <u>INTRODUCCION</u> . . . . .	52
2. <u>MATERIALES Y METODOS</u> . . . . .	53
3. <u>RESULTADOS</u> . . . . .	53
3.1. ANALISIS MINERALOGICO DE LOS SUELOS DE MACUIRA. . . . .	53
3.2. ANALISIS FISICOQUIMICOS . . . . .	55
3.2.1. <u>BEN de los Andes y el Caribe</u> . . . . .	55
3.2.2. <u>Gradiente altitudinal de la Macuira.</u> . . . . .	58
4. <u>DISCUSION.</u> . . . . .	58
4.1. PEDOGENESIS EN EL BOSQUE ENANO NUBLADO DE MACUIRA . . . . .	58
4.2. MATERIA ORGANICA Y RELACION CARBONO/NITROGENO . . . . .	60

4.2.1. <u>BEN de los Andes y el Caribe</u> . . . . .	60
4.2.2. <u>Gradiente altitudinal de la Macuira.</u> . . . . .	62
4.3. PROPIEDADES QUIMICAS. . . . .	62
4.3.1. <u>BEN de los Andes y el Caribe</u> . . . . .	62
4.3.2. <u>Gradiente altitudinal de la Macuira.</u> . . . . .	63
4.4. COMPARACION CON OTROS SUELOS DE BOSQUES NUBLADOS. . . . .	64
5. <u>CONCLUSIONES</u> . . . . .	65

## CAPITULO 4

### CONTENIDO DE NUTRIENTES EN SUELOS Y HOJAS DE ESPECIES ARBOREAS DE BOSQUES ENANOS NUBLADOS

1. <u>INTRODUCCION</u> . . . . .	68
2. <u>MATERIALES Y METODOS.</u> . . . . .	68
2.1. ANALISIS DE NUTRIENTES . . . . .	69
2.1.1. <u>Nutrientes del suelo.</u> . . . . .	69
2.1.2. <u>Nutrientes foliares</u> . . . . .	69
3. <u>RESULTADOS.</u> . . . . .	70
3.1. NUTRIENTES DEL SUELO . . . . .	70
3.1.1. <u>Bosques Enanos Nublados del Caribe y los Andes.</u> . . . . .	70
3.1.2. <u>BEN y Bosque Seco Caducifolio de Macuira.</u> . . . . .	70
3.2. NUTRIENTES FOLIARES. . . . .	70
3.2.1. <u>BEN y BSC en Macuira.</u> . . . . .	73
4. <u>DISCUSION</u> . . . . .	73
4.1. UNIDADES DE CONCENTRACION. . . . .	73
4.2. NUTRIENTES FOLIARES. . . . .	77

4.2.1. <u>BEN del Caribe y los Andes.</u> . . . . .	77
4.2.1.1. Magnesio y Aluminio. . . . .	78
4.3. COMPARACION CON OTROS BOQUES MONTANOS Y DE TIERRAS BAJAS TROPICALES. . . . .	79
5. <u>CONCLUSIONES</u> . . . . .	83

## CAPITULO 5

### ANATOMIA DE LAS PRINCIPALES ESPECIES ARBOREAS DE LOS BOSQUES ENANOS NUBLADOS

1. <u>INTRODUCCION.</u> . . . . .	85
2. <u>MATERIALES Y METODOS</u> . . . . .	86
2.1. ESTUDIOS DE LABORATORIO . . . . .	86
2.2. ANALISIS ESTADISTICO. . . . .	88
2.2.1. <u>Analisis de regresion.</u> . . . . .	88
2.2.2. <u>Analisis de componentes principales.</u> . . . . .	88
2.2.3. <u>Test de U de Mann-Whitney.</u> . . . . .	89
3. <u>RESULTADOS</u> . . . . .	89
3.1. FACTORES QUE DETERMINAN EL ESPESOR FOLIAR Y A.F.E. . . . .	89
3.1.1. <u>Espesor foliar</u> . . . . .	92
3.1.2. <u>Escleromorfofismo.</u> . . . . .	94
3.2. ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES . . . . .	98
3.3. COMPARACION ANATOMICA . . . . .	102
4. <u>DISCUSION.</u> . . . . .	106
4.1. VARIABILIDAD ANATOMICA. . . . .	106
4.2. ESPESOR FOLIAR. . . . .	108
4.3. ESCLEROMORFISMO . . . . .	110
5. <u>CONCLUSIONES.</u> . . . . .	111

## CAPITULO 6

### RELACIONES HIDRICAS EN ESPECIES ARBOREAS DE BOSQUES ENANOS NUBLADOS

1. <u>INTRODUCCION</u> . . . . .	113
2. <u>MATERIALES Y METODOS</u> . . . . .	113
2.1. CONDUCTANCIA ESTOMATICA . . . . .	114
2.2. POTENCIALES FOLIARES Y CURVAS PRESION-VOLUMEN . . . . .	114
3. <u>RESULTADOS</u> . . . . .	115
3.1. CONDUCTANCIA ESTOMATICA . . . . .	115
3.1.1. <u>Serrania de la Macuira</u> . . . . .	115
3.1.1.1. Bosque Enano Nublado. . . . .	115
3.1.1.2. Bosque Seco Caducifolio . . . . .	122
3.1.2. <u>Cerro Santa Ana</u> . . . . .	126
3.1.2.1. Bosque Enano Nublado. . . . .	126
3.2. POTENCIALES HIDRICOS FOLIARES . . . . .	130
3.3. CURVAS PRESION-VOLUMEN. . . . .	133
3.4. CORRELACION ENTRE CARACTERES ANATOMICOS Y PARAMETROS DE LAS CURVAS PRESION-VOLUMEN. . . .	136
4. <u>DISCUSION</u> . . . . .	136
4.1. TRANSPIRACION . . . . .	136
4.2. POTENCIALES FOLIARES Y CURVAS PRESION-VOLUMEN . . . . .	139
4.3. CORRELACION ENTRE CARACTERES ANATOMICOS Y PARAMETROS DE LAS CURVAS PRESION-VOLUMEN. . . .	141
5. <u>CONCLUSIONES</u> . . . . .	142

## CAPITULO 7

### FUENTES DE AGUA Y BALANCE HIDROLOGICO EN LOS BOSQUES NUBLADOS

1. <u>INTRODUCCION</u> . . . . .	145
2. <u>MATERIALES Y METODOS</u> . . . . .	146
2.1. FUENTES DE AGUA . . . . .	146
2.1.1. <u>Aportes anuales.</u> . . . . .	146
2.1.2. <u>Calidad de las Aguas</u> . . . . .	146
2.1.3. <u>Instrumentos</u> . . . . .	146
2.1.3.1. <u>Calculos</u> . . . . .	147
2.1.3.2. <u>Calibracion.</u> . . . . .	147
2.2. <u>BALANCE HIDROLOGICO DIARIO EN EL BEN (MACUIRA).</u> . . . . .	149
2.2.1. <u>Evaporacion.</u> . . . . .	150
2.2.2. <u>Transpiracion.</u> . . . . .	150
2.2.3. <u>Aqua del suelo</u> . . . . .	151
2.2.4. <u>Curvas pF.</u> . . . . .	151
3. <u>RESULTADOS</u> . . . . .	153
3.1. FUENTES DE AGUA . . . . .	153
3.1.1. <u>Aportes anuales.</u> . . . . .	153
3.1.2. <u>Calidad de las aguas</u> . . . . .	164
3.2. <u>BALANCE HIDROLOGICO EN EL BEN DE MACUIRA.</u> . . . . .	164
4. <u>DISCUSION.</u> . . . . .	166
4.1. <u>CALIDAD DE AGUAS.</u> . . . . .	169
4.2. <u>APORTES DE AGUA</u> . . . . .	170
4.3. <u>ANGULO FOLIAR</u> . . . . .	172
4.4. <u>TRANSPIRACION Y BALANCE HIDROLOGICO</u> . . . . .	172

4.5. BALANCE DE AGUA . . . . .	173
5. <u>CONCLUSIONES</u> . . . . .	174

CAPITULO 8

1. INTRODUCCION . . . . .	176
2. CONDICIONES EDAFICAS . . . . .	177
3. CONDICIONANTES CLIMATICOS. . . . .	182
4. CONCLUSIONES . . . . .	188
5. LIMITACIONES DE ESTE TRABAJO Y LINEAS DE INVESTIGACION . . . . .	190
5.1. LIMITACIONES. . . . .	191
5.2. LINEAS DE INVESTIGACION . . . . .	192
<u>REFERENCIAS</u> . . . . .	194
<u>APENDICES</u> . . . . .	201

# INDICE DE FIGURAS Y TABLAS

## FIGURAS

### CAPITULO 1

1. Perfil del BEN de Macuira en laderas de barlovento. . . . .	11
2. Perfil del BEN de Macuira en hodonadas. . . . .	12
3. Mapa de distribución de los BEN Neotropicales . . . . .	15

### CAPITULO 2

4. Estaciones de clima en la Serranía de Macuira . . . . .	25
5. Mapa de ubicación de la Zona Seca del Caribe. . . . .	27
6. Variaciones estacionales del clima en Nazareth, Serranía de Macuira . . . . .	29
7. Precipitación diaria en Nazareth (1970-1980). . . . .	31
8. Estaciones pluviométricas en la Serranía de Macuira y Cerro Copey . . . . .	32
9. Variaciones estacionales del clima en Asunción, Cerro Copey . . . . .	34
10. Mapa de isohelias de la Guajira, Colombia . . . . .	36
11. Formación y desplazamiento de nubes sobre la Serranía de Macuira. . . . .	40
12. Insolación diaria en la estación de Nazareth, Macuira (1978). . . . .	41
13. Curso diario de radiación en la Serranía de Macuira . . . . .	42
14. Curso diario de temperatura y humedad relativa en Serranía de Macuira . . . . .	45
15. Curso diario de temperaturas del suelo la Serranía de Macuira . . . . .	45
16. Gradientes térmicos del aire en función de la altitud . . . . .	46
17. Gradientes térmicos del suelo en montañas tropicales. . . . .	47

### CAPITULO 5

18. Relación entre el espesor foliar, parenquimas y cutículas . . . . .	93
19. Relación entre el espesor foliar y la concentración de calcio . . . . .	95
20. Relación entre el espesor foliar y la concentración de magnesio . . . . .	96
21. Relación entre el espesor foliar y la concentración de potasio. . . . .	97
22. Relación entre Fibra cruda/ Área foliar Específica. . . . .	99
23. Relación entre Área foliar específica y nitrógeno . . . . .	100
24. Relación entre los estimadores del escleromorfo y el espesor foliar. . . . .	101
25. Análisis de Componentes Principales . . . . .	103
26. Relación entre Área foliar específica, densidad estomática y espesor foliar. . . . .	104

CAPITULO 6

27. Relaciones hídricas en 3 especies del BEN de Macuira (25/06/84) . . . . .	118
28. Relaciones hídricas en 3 especies del BEN de Macuira (22/06/84) . . . . .	118
29. Relaciones hídricas en <u>E. procera</u> . . . . .	119
30. Relaciones hídricas en <u>M. quianensis</u> . . . . .	120
31. Relaciones hídricas en <u>G. fragrans</u> . . . . .	120
32. Relación entre conductancia y DPV para especies del BEN de Macuira. . . . .	121
33. Relación entre conductancia y DPV para el bosque de Macuira . . . . .	121
34. Relaciones hídricas en 2 especies del BSC de Macuira (29/06/84) . . . . .	124
35. Relaciones hídricas en 2 especies del BSC de Macuira (06/07/84) . . . . .	124
36. Relaciones hídricas en 1 especie del BSC de Macuira . . . . .	125
37. Transpiración, conductancia y DPV en los BEN Y BSC de Macuira . . . . .	128
38. Relaciones hídricas en 3 especies del BEN de Santa Ana (31/10/84). . . . .	129
39. Relaciones hídricas en 3 especies del BEN de Santa Ana (29/10/84). . . . .	131
40. Potenciales hídricos foliares de especies del BEN de Santa Ana. . . . .	132
41. Potenciales hídricos foliares de especies del BEN del Zumbador. . . . .	132
42. Relación entre Módulos de elasticidad y concentración de calcio . . . . .	137

CAPITULO 7

43. Diagrama del colector de neblina. . . . .	148
44. Intercepción de neblina en diferentes exposiciones en el BEN de Macuira. . . . .	154
45. Relación entre intercepción de Neblina y velocidad del viento . . . . .	155
46. Relación entre intercepción de neblina y ángulo foliar. . . . .	157
47. Precipitación en intercepción de neblina en Macuira, Santa Ana y Copey. . . . .	159
48. Precipitación en intercepción de neblina en el Zumbador . . . . .	161
49. Precipitación en el BSE y el BEN de Macuira. . . . .	162
50. Variaciones del potencial de agua del suelo en el BEN de Macuira. . . . .	165
51. Agua del suelo alrededor del tronco de un individuo de <u>E. procera</u> . . . . .	167
52. Balance hidrológico en el BEN de Macuira. . . . .	168

CAPITULO 8

53. RELACIONES DE NUTRIENTES EN LOS BEN ANDINOS. . . . .	178
54. RELACIONES DE NUTRIENTES EN LOS BEN DEL CARIBE . . . . .	180
55. COBERTURA DE NUBES Y RELACIONES HIDRICAS EN EL BEN DE MACUIRA. . . . .	184
56. RELACIONES HIDRICAS EN EL BEN DE SANTA ANA . . . . .	186
57. RELACIONES HIDRICAS EN EL BEN DEL ZUMBADOR . . . . .	187



## CAPITULO 1

1. Distribución de los Bosques Enanos Nublados Neotropicales. . . . .	16
2. Precipitación anual en montañas del Caribe . . . . .	17

## CAPITULO 2

3. Variables e instrumentos usados en las mediciones de microclima. . . . .	24
4. Cobertura de nubes sobre la Serranía de Macuira. . . . .	35
5. Dinámica diaria de nubes en la Serranía de Macuira . . . . .	39

## CAPITULO 3

6. Descripción del perfil de suelo de Macuira . . . . .	54
7. Mineralogía de arcillas y arenas de los suelos de Macuira. . . . .	56
8. Propiedades químicas de los suelos de los BEN. . . . .	57
8a. Propiedades químicas de los suelos del BEN y BSC de Macuira . . . . .	59

## CAPITULO 4

9. Concentración de nutrientes en los horizontes A de los suelos de los BEN . . . . .	71
10. Concentraciones de nutrientes en los suelos del BEN y BSC de Macuira . . . . .	72
11. Concentraciones de nutrientes foliares en especies de BEN. . . . .	74
11a. Concentración de nutrientes foliares en especies del BSC . . . . .	75
12. Concentraciones de nutrientes foliares en bosques húmedos tropicales . . . . .	80

## CAPITULO 5

13. Lista de especies estudiadas en los Bosques Enanos Nublados . . . . .	87
14. Anatomía foliar de las especies estudiadas en los BEN . . . . .	90
15. Valores promedios de los caracteres anatómicos estudiados en los BEN. . . . .	91
16. Anatomía foliar de <u>C. multiflora</u> en laderas de barlovento y sotavento . . . . .	105

## CAPITULO 6

17. Conductancia y transpiración de las especies del BEN de Macuira . . . . .	116
18. Conductancia y transpiración en especies del BSC de Macuira . . . . .	123
19. Conductancia y transpiración de las especies del BEN de Santa Ana . . . . .	127
20. Promedios por bosque de los componentes de las curvas presión-volumen . . . . .	134
21. Componentes del balance hídrico foliar en especies de BEN . . . . .	135

CAPITULO 7

22. Eficiencia de intercepción de neblina de especies y mallas plasticas. . . . .	156
23. Angulo foliar y eficiencia de intercepción de neblina . . . . .	158
24. Analisis quimico de agua de neblina y lluvia de los BEN . . . . .	163

# I N D I C E   D E   A P E N D I C E S

APENDICE A	<u>INFORMACION CLIMATICA DE LA SERRANIA DE MACUIRA</u>	201
Tabla 1.	Dias con precipitación en Nazareth. 1971-1980.	202
Tabla 2.	Precipitación mensual en Nazareth.1973	202
Tabla 3.	Clima de la Serranía de la Macuira (junio-julio 1984).	203
Tabla 4.	Radiación en Macuira en función de la distancia y la altura.	204
APENDICE B	<u>DESCRIPCIONES DE LOS PERFILES DE SUELO</u>	205
Tabla 1.	Perfil N° 1, BEN de la Serranía de Macuira	206
Tabla 2.	Perfil N° 2, BEN de la Serranía de Macuira	208
Tabla 3.	Perfil N° 3, BSC de la Serranía de Macuira	210
Tabla 4.	Perfil N° 1, BEN del Cerro Santa Ana	212
Tabla 5.	Perfil N° 2, BEN del Cerro Santa Ana	214
Tabla 6.	Perfil N° 1, BEN del Cerro Copey	216
Tabla 7.	Perfil N° 2, BEN del Cerro Copey	217
Tabla 8.	Perfil N° 1, BEN del Zumbador.	218
Tabla 9.	Perfil N° 2, BEN del Zumbador.	220
Tabla 10.	Criterios de interpretación de analisis de suelos.	221
APENDICE C	<u>CONCENTRACION DE NUTRIENTES FOLIARES EN ESPECIES DE BEN.</u>	222
Tabla 1.	Nutrientes foliares en mg/g, BEN de Macuira.	223
Tabla 2.	Nutrientes foliares en mg/g, BSC de Macuira.	223
Tabla 3.	Nutrientes foliares en mg/g, BEN de Santa Ana.	224
Tabla 4.	Nutrientes foliares en mg/g, BEN de Copey.	224
Tabla 5.	Nutrientes foliares en mg/g BEN del Zumbador.	225
Tabla 6.	Nutrientes foliares en mg/cm <sup>2</sup> , BEN de Macuira.	226
Tabla 7.	Nutrientes foliares en mg/cm <sup>2</sup> , BSC de Macuira.	226
Tabla 8.	Nutrientes foliares en mg/cm <sup>2</sup> , BEN de Santa Ana.	227
Tabla 9.	Nutrientes foliares en mg/cm <sup>2</sup> , BEN de Copey.	227
Tabla 10.	Nutrientes foliares en mg/cm <sup>2</sup> , BEN del Zumbador.	228
Tabla 11.	Nutrientes foliares en mg/cm <sup>3</sup> , BEN de Macuira.	229
Tabla 12.	Nutrientes foliares en mg/cm <sup>3</sup> , BSC de Macuira.	229
Tabla 13.	Nutrientes foliares en mg/cm <sup>3</sup> , BEN de Santa Ana.	230
Tabla 14.	Nutrientes foliares en mg/cm <sup>3</sup> , BEN de Copey.	230
Tabla 15.	Nutrientes foliares en mg/cm <sup>3</sup> , BEN del Zumbador.	231

APENDICE D	<u>FORMULAS PARA CALCULOS</u>	232
Tabla 1.	Formulas para el calculo de la conductancia estomática.	234
Tabla 2.	Formulas para el calculo de las curvas presión-volumen.	236
APENDICE E	<u>CURSOS DIARIOS DE RELACIONES HIDRICAS.</u>	237
Tabla 1.	Clusia major (25/06/84) BEN de Macuira.	238
Tabla 2.	Clusia major (26/06/84) BEN de Macuira.	238
Tabla 3.	Dendropanax arboreus (18/06/84) BEN de Macuira.	239
Tabla 4.	Eugenia procera (20/06/84) BEN de Macuira.	239
Tabla 5.	Eugenia procera (22/06/84) BEN de Macuira.	240
Tabla 6.	Eugenia procera (25/06/84) BEN de Macuira.	240
Tabla 7.	Eugenia procera (26/06/84) BEN de Macuira.	241
Tabla 8.	Euphorbia cotinifolia (22/06/84) BEN de Macuira.	241
Tabla 9.	Guapira fragrans (24/06/84) BEN de Macuira.	242
Tabla 10.	Guapira fragrans (25/07/84) BEN de Macuira.	242
Tabla 11.	Guapira fragrans (05/07/84) BEN de Macuira.	243
Tabla 12.	Guapira fragrans (06/07/84) BEN de Macuira.	243
Tabla 13.	Maytenus sp. (20/06/84) BEN de Macuira.	244
Tabla 14.	Myrcine guianensis (20/06/84) BEN de Macuira.	244
Tabla 15.	Myrcine guianensis (22/06/84) BEN de Macuira.	245
Tabla 16.	Myrcine guianensis (24/06/84) BEN de Macuira.	245
Tabla 17.	Myrcine guianensis (05/07/84) BEN de Macuira.	246
Tabla 18.	Capparis sp 1. (29/06/84) BSC de Macuira.	247
Tabla 19.	Capparis sp 2 (29/06/84) BSC de Macuira.	247
Tabla 20.	Capparia verrucosa (30/06/84) BSC de Macuira.	248
Tabla 21.	Hymenaea courbaril (03/07/84) BSC de Macuira.	248
Tabla 22.	Hymenaea courbaril (06/07/84) BSC de Macuira.	249
Tabla 23.	Hymenaea courbaril (07/07/84) BSC de Macuira.	249
Tabla 24.	Lonchocarpus sp. (04/07/84) BSC de Macuira.	250
Tabla 25.	Morisonia americana (01/07/84) BSC de Macuira.	250
Tabla 26.	Prosopis sp. (06/07/84) BSC de Macuira.	251
Tabla 27.	Prosopis sp. (07/07/84) BSC de Macuira.	251
Tabla 28.	Trichilia havanensis (02/07/84) BSC de Macuira.	252
Tabla 29.	S aucuparium (30/06/84) BSC de Macuira.	252
Tabla 30.	Actinostemon concolor (29/10/84) BEN de Santa ana.	253

Tabla 31	<i>Ardicia cuneata</i>	(30/10/84)	BEN de Santa Ana. . . . .	253
Tabla 32	<i>Ardicia cuneata</i>	(31/10/84)	BEN de Santa Ana. . . . .	254
Tabla 33	<i>Ardicia cuneata</i>	(30/10/84)	BEN de Santa Ana. . . . .	254
Tabla 34	<i>Clusia major</i>	(31/10/84)	BEN de Santa Ana. . . . .	255
Tabla 35	<i>Coccoloba coronata</i>	(30/10/84)	BEN de Santa Ana. . . . .	255
Tabla 36	<i>Coccoloba swartzii</i>	(29/10/84)	BEN de Santa Ana. . . . .	256
Tabla 37	<i>Guapira opposita</i>	(29/10/84)	BEN de Santa Ana. . . . .	256
Tabla 38	<i>Myrcia splendens</i>	(31/10/84)	BEN de Santa Ana. . . . .	257

#### CURSOS DIARIOS DE RELACIONES HIDRICAS

Fig. 1.	<i>E.procera</i> , <i>Clusia sp.</i> , <i>G. fragrans</i> .	(26/06/84)	BEN de Macuira. . . . .	258
Fig 2	<i>M. guianensis</i> , <i>E. procera</i>	(20/06/84)	BEN de Macuira. . . . .	259
Fig 3.	<i>G. fragrans</i> , <i>M. guianensis</i>	(24/06/84)	BEN de Macuira. . . . .	260
Fig 4	<i>T. courbaril</i> , <i>M.guianensis</i>	(24/06/84)	BEN de Macuira. . . . .	260
Fig 5.	<i>H. courbaril</i> , <i>P. juliflora</i>	(07/07/84)	BSC de Macuira. . . . .	260
Fig 6.	<i>A. cuneata</i> , <i>C. coronata</i>	(30/10/84)	BEN de Santa Ana. . . . .	261

#### POTENCIALES HIDRICOS FOLIARES DE CAMPO

Fig 7.	<i>A. cuneata</i> , <i>C. coronata</i>	(30/10/84)	BEN de Santa Ana . . . . .	262
Fig 8.	<i>A. cuneata</i> , <i>W. pinnata</i> , <i>M.splendens</i>	(31/10/84)	BEN de Santa Ana . . . . .	262
Fig 9.	<i>S.suaveolens</i> , <i>W. pinnata</i> , <i>O.calophylla</i>	(03/08/85)	BEN del Zumbador. . . . .	263

#### CURVAS PRESION VOLUMEN

Fig 10.	<i>A. cuneata</i> , <i>W. pinnata</i> , <i>G.opposita</i>	BEN de Santa Ana. . . . .	264
Fig 11.	<i>C. swartzii</i> , <i>A. concolor</i> , <i>M.splendens</i>	BEN de Santa Ana. . . . .	264
Fig 12	<i>C. articulata</i> , <i>P. ferruginea</i> , <i>P. oleifolius</i>	BEN del Zumbador. . . . .	265
Fig 13.	<i>S. suaveolens</i> , <i>O. calophylla</i>	BEN del Zumbador . . . . .	266
Fig 14.	<i>W. pinnata</i> , <i>Brunellia sp.</i> , <i>Simbolanthus sp.</i>	BEN del Zumbador . . . . .	267

#### APENDICE F

Tabla 1.	Mallas plasticas utilizadas en los neblinómetros. . . . .	269
Tabla 2.	Indice de area foliar para el BEN de Macuira. . . . .	270
Tabla 3.	Lluvia y neblina en los BEN de Macuira, Santa Ana y Copey. . . . .	271
Tabla 4.	Balace hidrológico en el BEN de Macuira. . . . .	272
Fig. 1.	Curva de pF del suelo de Macuira. . . . .	273

## INTRODUCCION

## INTRODUCCION

En las laderas húmedas de montañas tropicales es posible encontrar una cobertura continua de bosques desde el nivel del mar hasta 3700-3800 m. En éste gradiente altitudinal pueden ser diferenciadas tres grandes formaciones vegetales: bosque pluvial montano bajo, bosque pluvial montano alto y bosque pluvial subalpino (subandino) (Grubb, 1977). Estos tipos de bosques pueden encontrarse a altitudes similares en las montañas altas y masivas a lo largo del trópico. Sin embargo, en las montañas pequeñas y aisladas, especialmente cerca del mar, los límites altitudinales de estos tipos de vegetación están a menor altitud y las fajas de vegetación se encuentran "comprimidas" a lo largo del gradiente altitudinal. Por analogía con un hecho observado en los Alpes, este fenómeno se conoce como "Massenerhebung" (Efecto de Masas) (Grubb, 1971).

Los bosques montanos altos o bosques nublados, están frecuentemente cubiertos de neblina y sus organismos, adaptados a las condiciones de humedad y oscuridad que les proporciona la gran persistencia de la cubierta de nubes. En los Andes tropicales, estos bosques están generalmente asociados con elevaciones de más de 1500 m y con temperaturas relativamente bajas. Sin embargo, en las costas Suramericanas del Caribe, existen una serie de pequeñas montañas de menos de 1000 m de altitud que aún estando rodeadas de formaciones vegetales secas, soportan bosques húmedos sobre sus cimas y laderas altas. Los bosques de pequeña estatura que se desarrollan en estas montañas y cerca del límite altitudinal del bosque andino se conocen como BOSQUES ENANOS NUBLADOS (BEN) (Sugden, 1982)

Hasta el presente, tan solo se cuenta con una base de datos para evaluar hipótesis de preguntas parciales como son las causas y el significado adaptativo de la disminución de la altura de los árboles o el aumento del área foliar específica en las especies de arbóreas de los bosques nublado. Las hipótesis formuladas por diferentes autores en relación a los limitantes del crecimiento de los árboles, están relacionadas con condicionantes climáticos como los niveles de radiación y demandas evaporativas, o con factores edáficos como la disponibilidad de agua y nutrientes en el suelo.

A continuación se resumen algunas de las ideas que se tienen acerca de la ecología de los bosques nublados, algunas de las cuales como se verá, sugieren interpretaciones contrastantes.

Por un lado están las hipótesis enunciadas en término de condicionantes climáticas:

1. La reducción de la transpiración en condiciones de permanente neblina (bajas demandas evaporativas), reduce la capacidad de las plantas de absorber los nutrientes del suelo (Odum, 1970). Las consecuencias de esta limitación son la disminución del tamaño y el crecimiento nudoso de los árboles.
2. Las bajas intensidades de luz, limitan la producción de fotosintatos y por lo tanto, el reducido aporte de metabolitos a la raíz para la absorción activa de los nutrientes. Esta fase de la nutrición mineral, parece más crítica que el transporte de los nutrientes una vez absorbidos. (Hatrack, 1973)
3. La disminución de la estatura, biomasa, productividad y otros caracteres a lo largo de gradientes altitudinales ha sido atribuido a la disminución de la temperatura y la cantidad de radiación fotosintéticamente activa (Grubb, 1977).
4. Las elevadas velocidades del viento, son la causa del achaparramiento y deformaciones típicas de los árboles (Howard, 1960).

Las hipótesis formuladas acerca de limitantes edáficos en el crecimiento de los árboles son:

1. Las bajas tasas de descomposición de la hojarasca, son las que dejan mucho del nitrógeno y fósforo no disponible para las plantas (Edwards, 1977). Los meristemos ven reducido su suministro de nutrientes y por esto, la disminución del tamaño de los árboles.
2. Los suelos saturados, impiden la respiración adecuada de las raíces lo que se ve reflejado en la reducción del tamaño de los árboles (Holdridge, 1976).



3. Los bosques de menor estatura y donde los troncos y ramas están más retorcidos, son los que crecen en suelos con acumulación de materia orgánica y donde el pH es menor o igual a 3.5. (Grubb, 1976).

El objetivo general de este trabajo, es el de obtener información de base sobre el ambiente físico y las relaciones hídricas y de nutrientes en especies arbóreas de Bosques Enanos Nublados, para intentar explicar algunos aspectos del enanismo y otros caracteres morfofuncionales de este tipo de bosques.

Los objetivos específicos son :

1. Comparar las similitudes y diferencias entre los BEN de algunas de las pequeñas montañas del sur del Caribe y los Andes de Venezuela.
2. Caracterizar los condicionantes climáticos a los que se ven sometidos los BEN. Especial énfasis se dió a las fuentes de humedad y los regímenes de radiación en estos bosques.
3. Caracterizar los condicionantes edáficos, en termino de la disponibilidad de agua y nutrientes para relacionarlos con los contenidos de nutrientes y algunos caracteres de la anatomía foliar.
4. Medir algunas variables fisiológicas relacionadas con el balance de agua (conductancia estomática, transpiración, temperatura foliar y potenciales hídricos foliares), para poder estudiar algunos de los mecanismos de regulación hídrica.

Las preguntas de carácter general que sirvieron como guía en este trabajo pueden resumirse así.

1. Cuales son los factores limitantes y presiones selectivas más importantes que determinan las adaptaciones morfológicas y fisiológicas de las especies arbóreas los Bosques Enanos Nublados?

2. Es posible explicar las características de los árboles de los BEN en montañas pequeñas y aisladas, en los mismos términos que para los de montañas altas y masivas?
3. Se trata de una convergencia fisionómica a factores selectivos distintos? Son los mecanismos fisiológicos responsables de la regulación del agua y nutrientes igualmente convergentes?

Dada la diversidad de los objetivos propuestos, la tesis ha sido dividida en nueve capítulos cuyos temas pueden ser leídos en forma casi independiente. En la introducción de cada capítulo, se plantean los objetivos, las preguntas e hipótesis que han servido como guía para el desarrollo de cada tema. La idea general es la de comparar, en la forma más simétrica posible, los condicionantes ambientales y las respuestas adaptativas de las especies en los BEN en pequeñas montañas del Caribe y los Andes de Venezuela. La comparación entre los dos tipos de bosques pudo hacerse en forma más o menos rigurosa, a pesar de que la información que se logró recopilar y tomar en cada una de las áreas de estudio no fue siempre igual.

Los temas que se estudian en este trabajo están organizados de la siguiente manera:

El primer capítulo es una introducción al estudio de la ecología de los Bosques Enanos Nublados. En primer término se describen y analizan las principales fuentes de humedad en los bosques montañosos tropicales. En segundo término, se definen los Bosques Enanos Nublados y se da una síntesis de su distribución neotropical. Por último, se describe el área de estudio, que comprende algunos bosques en pequeñas montañas del sur del Caribe y los Andes de Venezuela.

En el segundo capítulo se hace una descripción del clima de los BEN del área del Caribe. Para este estudio se tomó como modelo el clima de la Serranía de Macuira, por tener esta la mejor y más completa información climática. El análisis climático se hizo mediante el uso de imágenes de satélite, el análisis estadístico de registros climáticos y las mediciones durante el trabajo de campo.

En el tercer capítulo, se describen las propiedades fisicoquímicas de los suelos de los BEN. En este capítulo se comparan los suelos de los

BEN del area del Caribe y los Andes. Especial énfasis se da a los contenidos de materia orgánica, relaciones carbono/nitrogeno y pH de los suelos. Los contenidos de nutrientes en suelos se vuelven a mencionar en el capítulo siguiente donde se comparan con los contenidos de nutrientes en tejidos foliares.

En el cuarto capítulo, se estudian los contenidos de nutrientes en suelos y hojas de las principales especies arbóreas de los BEN. Se discute si la condición de enanismo puede ser explicada por limitaciones de carácter nutricional. Los resultados se comparan con otros bosques montañosos y de tierras bajas tropicales donde hay árboles de mayor estatura con relación a los individuos de los BEN.

En el quinto capítulo, se estudian los caracteres anatómicos de las principales especies arbóreas de los BEN. La información anatómica es analizada junto con los contenidos de nutrientes de hojas para intentar conocer las causas y el significado adaptativo del gran espesor foliar y la pequeña área foliar específica en las hojas de las especies arbóreas de los BEN.

En el sexto capítulo, se presentan y discuten algunos de los mecanismos de regulación hídrica en especies de BEN. Para este estudio se utilizaron mediciones de conductancia estomática, tasas de transpiración, potenciales foliares y curvas presión-volumen de las especies arbóreas más importantes de los BEN del area del Caribe y la Cordillera de los Andes.

En el séptimo capítulo, se estudian las fuentes de agua y el balance hidrológico en uno de los BEN. Especial énfasis se da al agua de neblina y a los mecanismos de captación de esta fuente de humedad por parte de las especies arbóreas en BEN. Con mediciones de transpiración, evaporación y recarga del contenido del agua del suelo en el ciclo diario, se presenta el balance hidrológico en el BEN de la Serranía de Macuira.

En el octavo y último capítulo, se reúnen los aspectos más relevantes de cada uno de los capítulos precedentes y se intenta sintetizar, por medio de diagramas de relaciones funcionales, el

conocimiento sobre limitantes y respuestas adaptativas en especies arboreas de BEN.

# CAPITULO I

## CAPITULO 1

### DISTRIBUCION Y CARACTERIZACION DE BOSQUES ENANOS NUBLADOS EN AMERICA TROPICAL

1. <u>INTRODUCCION</u> . . . . .	8
2. <u>DEFINICION DE LOS BOSQUES ENANOS NUBLADOS</u> . . . . .	10
3. <u>DISTRIBUCION EN AMERICA TROPICAL</u> . . . . .	14
3.1. AREA DE ESTUDIO . . . . .	18
3.1.1. <u>Serranía de Macuira</u> (Guajira-Colombiana) . . . . .	18
3.1.2. <u>Cerro Santa Ana</u> (Península de Paraguana-Venezuela) . . . . .	19
3.1.3. <u>Cerro Copey</u> (Isla de Margarita-Venezuela). . . . .	19
3.1.4. <u>El Zumbador</u> (Estado Tachira-Venezuela) . . . . .	19

## 1. INTRODUCCION

El termino de "Selvas nubladas" fue utilizado por primera vez por Pittier (1926) y es una de las formaciones vegetales tropicales cuya estructura y funcionamiento son menos conocidas. En un sentido amplio, el termino "selvas o bosques nublados" hace referencia a aquellos bosques montanos que permanecen rodeados de neblina. Una de las dificultades para delimitar bien el concepto es la falta de documentación acerca de la frecuencia en el ciclo anual, y la persistencia en el ciclo diario de la cobertura de nubes, el tipo de nubes que rodean los bosques y las proporciones de las diferentes fuentes de agua como son la neblina, condensación y lluvia.

En este sentido, ¿puede ser llamado "Bosque Nublado" a cualquier tipo de bosque montano?, ¿Cual debe ser la cobertura mínima de neblina para que un bosque montano pueda ser considerado "nublado"? Según Grubb (1971), los diferentes tipos de bosques montanos estan correlacionados con la cantidad de la cobertura de neblina. Los bosques Montanos Bajos (BMB) estan asociados con frecuente neblina mientras que los Bosques Montanos Altos (BMA) estan asociados a una mayor persistencia de neblina. Sin embargo en la literatura ecológica, solo los BMA son llamados "nublados" probablemente por la abundancia de la flora epífita, en particular de bromelias y briófitos. Muchas de estas plantas son indicativas de una mayor cantidad de neblina ya que esta es su principal fuente de agua (Van Reenen, 1983).

Las nubes cumuliformes y estratiformes son los principales tipos de nubes que rodean los bosques nublados. Los cumulos tienen un contenido de agua liquida significativamente mas alto que los estratos y son mas frecuentes en las montañas del Caribe que en la Cordillera de los Andes. (Andressen, 1978). Esta diferencia puede ser importante al analizar las diferencias y similitudes entre los regimenes de humedad de los BEN del area del Caribe y los Andes de Venezuela.

Otro de los problemas para la delimitación del termino "Bosques Nublados" es la de los tipos y proporciones en los aportes de agua.

Las fuentes potenciales de agua en los bosques nublados y en otros tipos de sistemas son:

1. Lluvia. Bajo este termino se incluyen todas las gotas de agua cuyo tamaño (entre 0.5mm y 7mm) es lo suficientemente grande como para PRECIPITAR, es decir, ser llevado al suelo por acción de la gravedad. (Strahler, 1976.)
2. Agua de Condensación. Es el agua que aparece sobre las superficies cuya temperatura ha caído por debajo del punto de rocío del aire. (Rosenberg, 1983)
3. Destilación. El termino destilación hace referencia a la condensación del agua evaporada desde la superficie del suelo. (Rosenberg, 1983).
4. Intercepción de agua de neblina ("Mist + fog interception"). Son las pequeñas gotas de agua líquida cuyo tamaño no es lo suficientemente grande como para ser llevada al suelo por la gravedad. Estas pequeñas gotas son INTERCEPTADAS (detenidas) por las superficies de las plantas. Esta "intercepción" no debe ser confundida con la proporción de agua que queda sobre el follaje después de las lluvias y es evaporado desde ahí sin alcanzar nunca el suelo (Kerfoot, 1968).

La dinámica de las fuentes de agua puede ser resumida al del tamaño de las gotas, su forma de entrada al sistema y sus efectos sobre la vegetación. Por un lado de este continuo está la neblina con gotas entre 0.002 y 0.006 mm de diámetro, las cuales solo pueden ser incorporadas al sistema como fuentes de agua a través de "la intercepción de agua de neblina". Este mecanismo depende de la velocidad del viento, el cual pone las masas de neblina en contacto con las superficies de las hojas y demás partes de las plantas. Por el otro lado del continuo está la Lluvia, que como fuente de agua es incorporada a través de la precipitación. Eventualmente, estas gotas de agua pueden ser congeladas y precipitarse en forma de granizo.

Los efectos sobre la vegetación de cada una de estas fuentes de agua, también pueden ser diferentes. El tiempo de permanencia del agua de lluvia sobre las superficies de las plantas y en particular sobre las hojas, es muchísimo menor que el agua de intercepción, por ser este último un mecanismo continuo de entradas de agua y no uno de eventos



discretos como es el caso de la lluvia. La efectividad en el lavado de nutrientes de los tejidos foliares podría ser mucho más alta en el caso del agua de neblina que en el caso del agua de lluvia. Por otra parte una película de agua permanente, dejada por la neblina sobre las superficies de las hojas, bloquearía el intercambio de gases disminuyendo no solamente las pérdidas de agua por transpiración sino también las entradas de  $\text{CO}_2$  al interior de las hojas.

## 2. DEFINICION DE LOS BEN

Los Bosques Enanos Nublados que crecen en las partes altas de muchas de las montañas de las islas del Caribe, corresponden en líneas generales a los "Elfin Woodlands" descritos por Beard (1944, 1955). El término "ELFIN WOODLAND" fue acuñado originalmente por Schimper, (1908) y no por Beard como suele darse la referencia.

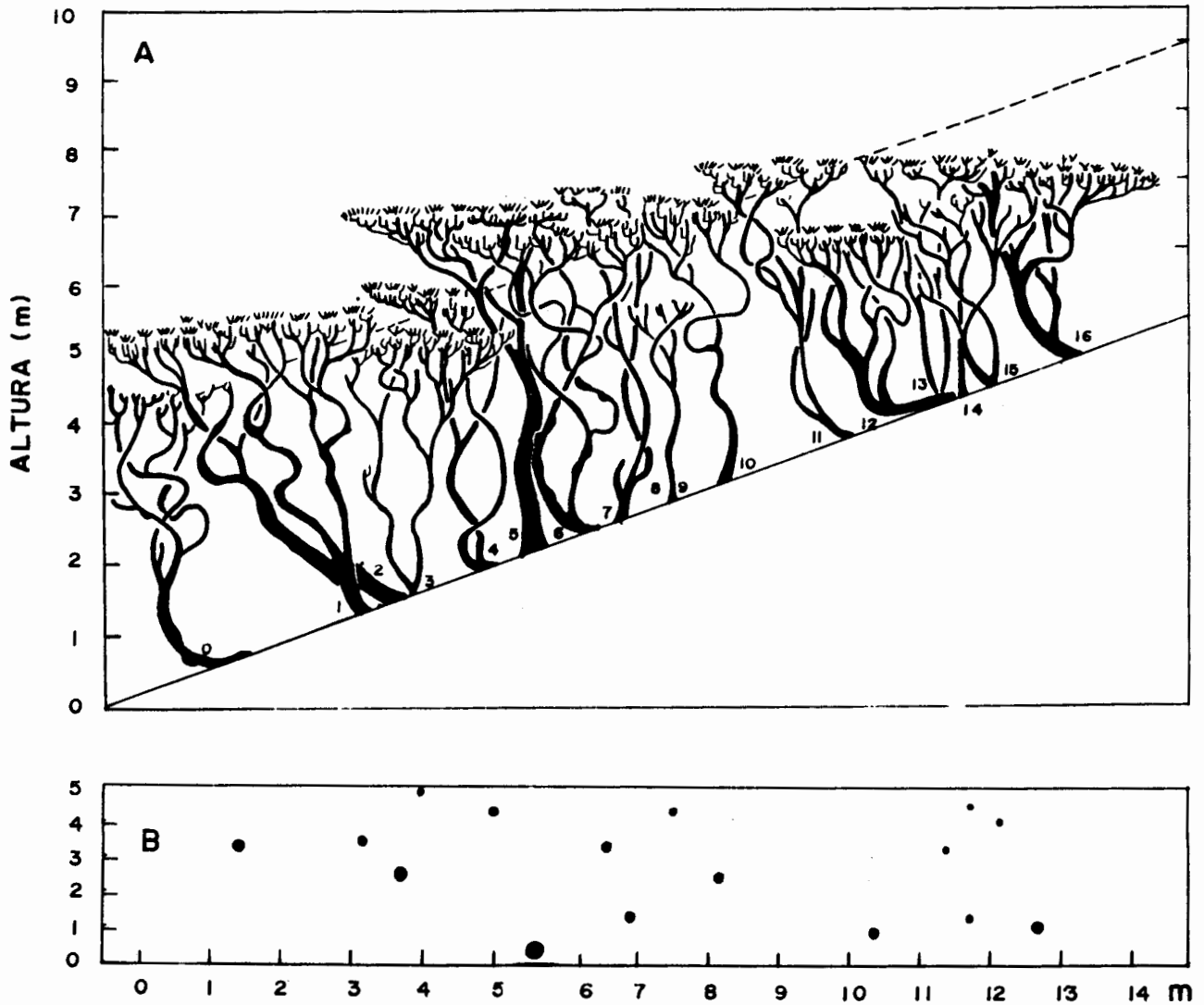
Beard define estos bosques en los siguientes términos:

"Bosques de un solo estrato leñoso, con árboles retorcidos y entrelazados de 1 a 10 m de alto. Ramas de muchos codos y troncos distorsionados, cargados de musgos y epifitas. Frecuentemente, no hay un tronco definido y una masa de ramas emerge del nivel del suelo. Las copas están frecuentemente distorsionadas por el viento, con las ramas apuntando en la dirección contraria al viento...." (Figura 1 y 2).

Estos bosques también son conocidos como "Montane Woodland" y "Elfin Thicket" (Beard, 1955), "Alpine Thicket" (Seifriz, 1943), "Dwarf Forest" (Howard, 1970). Dependiendo de la flora epifita estos bosques también han sido llamados Bosques de Musgos "Mossy Forest" (Gleason and Cook 1927), y Bosque de Hepáticas "Liverworth forest" (Howard, 1970).

Una de las características más conspicuas de estos bosques, es precisamente el enanismo. Grubb (1963) considera que los bosques enanos deben ser clasificados como "facies enanas" de los bosques montañosos bajos o altos. Si aceptamos esta definición y comparamos los caracteres de los BEN estudiados aquí con los dados por Grubb (1977) para los Bosques Montañosos altos y bajos, encontramos que:

## BOSQUE ENANO NUBLADO



**Guapira fragrans** 0,3,4,6,10,12,13,16

**Eugenia procera** 9,14,15

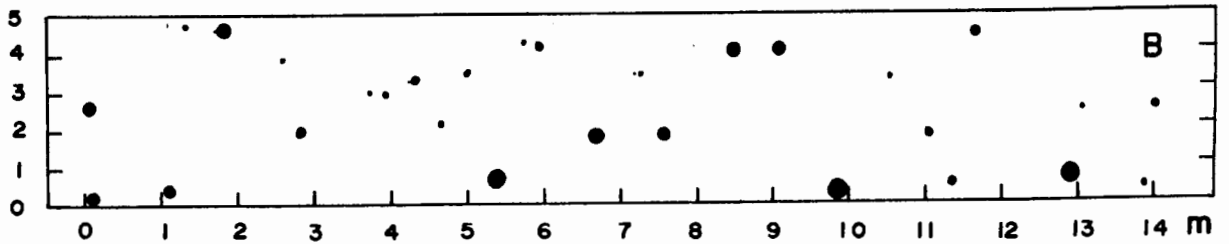
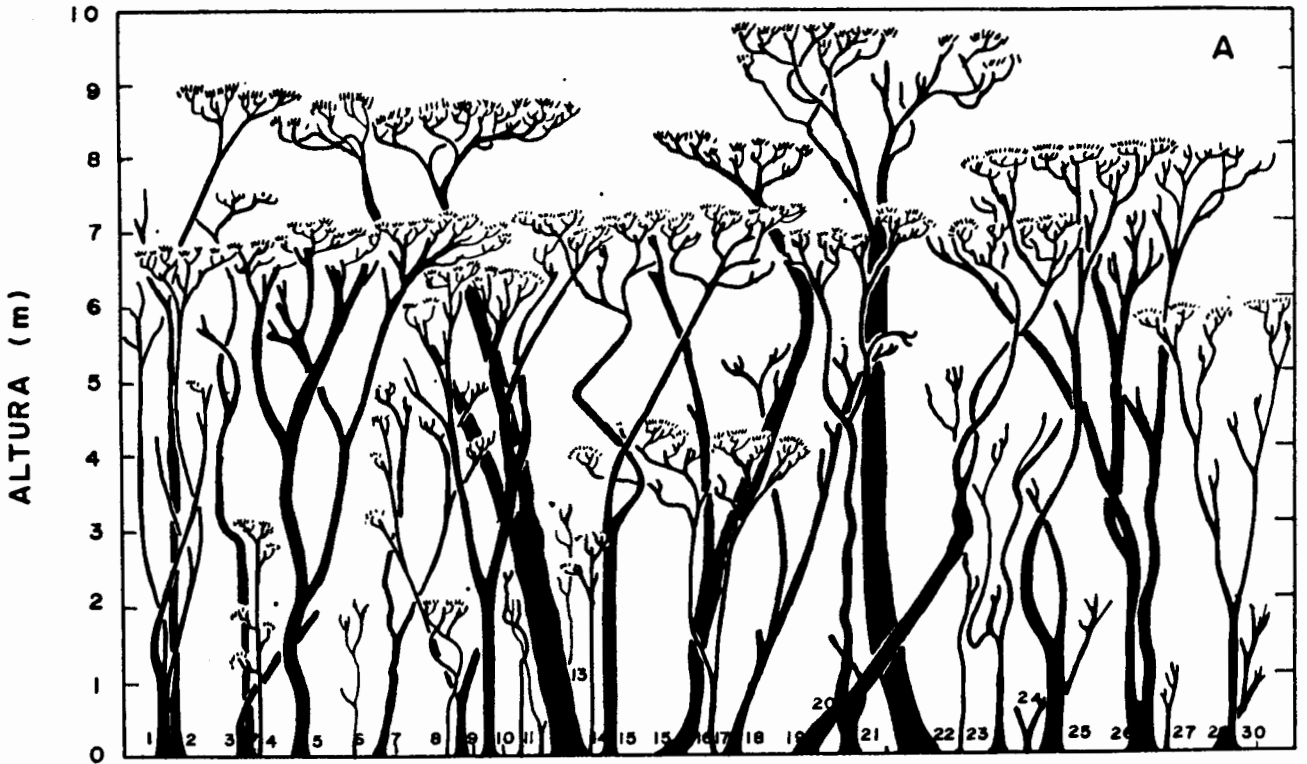
**Myrsine guianensis** 1,2,5,7,11

**Dendropanax arboreus** 8

Figura 1. Perfil fisiológico y florístico del Bosque Enano Nublado dde la Serranía de Macuira. Ladera de barlovento a 650msnm en la cara noreste del Cerro Huarech. Los números en la base de los árboles, representan las diferentes especies. En el panel inferior están dibujados los diámetros y la posición de los árboles del perfil. Todo esta dibujado a escala.

No se presentan las abundantes epifitas que cubren la mayoría de los troncos y ramas de estos árboles.

## BOSQUE ENANO NUBLADO



<i>Eugenia procera</i>	2, 4, 8, 18, 25, 29	<i>Guapira fragrans</i>	5
<i>Myrsine guianense</i>	7, 9, 12, 13, 16, 22, 24, 26, 28	<i>Actinostemon concolor</i>	3, 14, 21
<i>Dendropanax arboreus</i>	1, 6, 10	<i>Psychotria nervosa</i>	17
<i>Myrcia splendens</i>	11, 15, 20	<i>Capparis sp.</i>	23
<i>Guarea guidonia</i>	27	<i>Vitex compressa</i>	30

Figura 2. Perfil fisionómico y florístico del Bosque Enano Nublado de la Serranía de Macuira. Hondonada a 650 msnm en la cara noreste del Cerro Huarech. Los números en la base de los árboles corresponden a las diferentes especies. En el panel inferior están dibujados los diámetros y posición de los árboles del perfil. Todo está dibujado a escala.

No se presentan las abundantes epifitas que cubren troncos y ramas de estos árboles.

1. En las pequeñas montañas de las islas menores del Caribe, el tamaño de las hojas de las especies dominantes es b-mesófilas (Beard, 1949), lo que correspondería mas a un bosque montano bajo que a uno alto. Esto puede ser explicado por la abundancia de especies del genero Clusia de hojas mesofilas.
2. En el BEN de la Serranía de la Macuira, una de las areas de estudio, el tamaño de hoja dominante es la microfila, si se calcula utilizando el promedio ponderado por frecuencia del tamaño de las hojas de las especies y notofilia si se calcula el promedio aritmetico. De esta ultima forma el BEN de Macuira parecería mas un bosque montano bajo que uno alto.
3. En la Macuira, la abundancia de flora vascular epífita, en particular de bromelias (Sugden, 1976), así como de pequeñas raices tabulares en Eugenia procera son caracteres mas de un bosque montano bajo que de uno alto.
4. El indice de area foliar para el bosque de la Macuira es de 4.8 para las laderas de barlovento y de 1.8 para las laderas de sotavento ( capitulo 7 ), que es menor que para los bosques montanos altos en Jamaica sobre suelos con humus de tipo mor (Grubb,1977) y es consecuente con la disminución que se aprecia al pasar de los bosques de tierras bajas a los bosques montanos altos y subalpinos tropicales.

Aunque muchos de los atributos morfofuncionales serán estudiados en los capítulos siguientes, podemos decir por ahora, que el ajuste de los caracteres del BEN a la definición de algunos de los bosques montanos (sensu Grubb), es en algunos casos difícil. Sin embargo parece razonable aceptar que los BEN son facies deprimidas de alguno de los bosques montanos y no un tipo diferente de bosque. Estos bosques no deben confundirse con los "Bosques Preparameros" (Monasterio, 1980) o con los "bosques Subalpinos" (Grubb,1977) es decir, los que estan en contacto con las formaciones de paramo y tienen algunos elementos florísticos en común.

Debido a que las diferencias florísticas de una a otra localidad, son mucho mayores que las de apariencia general del bosque, cuando se

mencionen los BEN en este trabajo, se hará más referencia a los caracteres fisionómico-estructurales que a los florísticos. Por ejemplo, entre los BEN de la Macuira, Cerro Santa Ana y Cerro Copey, solo hay 3 especies en común (Guzmania linguata, Utriclesea splendens y Utricularia alpina) y a nivel de género, los Cerros de Santa Ana y Copey comparten un 50% de la flora con el bosque de la Macuira. La presencia en Copey de algunas familias no presentes en Macuira, apoyan la conclusión que la similitud de estos bosques nublados tiene una base florística débil. (Sugden, 1982a).

### 3. DISTRIBUCION

Los bosques de neblina de baja estatura y en oportunidades cargados de epífitos (briofitos y/o vasculares), han sido descritos para muchas de las montañas tropicales de Asia, Africa, Australia, Centro y Sur America así como en las islas del Caribe donde son particularmente abundantes. (Howard, 1968).

En la figura 3 y la Tabla 1 esta la ubicación de los BEN en las islas del Caribe y las montañas de Centro y Sur America. En este listado se hacen algunas adiciones y precisiones con relación a la distribución dada por Sugden (1976).

Dos comentarios acerca de la distribución de este tipo de bosques en el norte de Suramerica.

1. Los BEN del Caribe, parecen estar bajo dos regimenes de precipitación. Por un lado los BEN mas humedos en las antillas menores, con una precipitación entre 1000 y 3500 mm, y por el otro lado, estan los BEN mas secos en la costa norte de Suramerica con precipitaciones de aproximadamente 500 mm, propias de la zona seca del Caribe (Lahey, 1958). Tabla 2.
2. Estos bosques pueden presentarse a diferentes altitudes como por ejemplo el caso del Cerro Santa Ana (550 msnm), La Mulera (1500 msnm) y el Zumbador (3000 msnm). En este caso se presentan diferencias de temperaturas medias entre 10 °C y 23 °C.

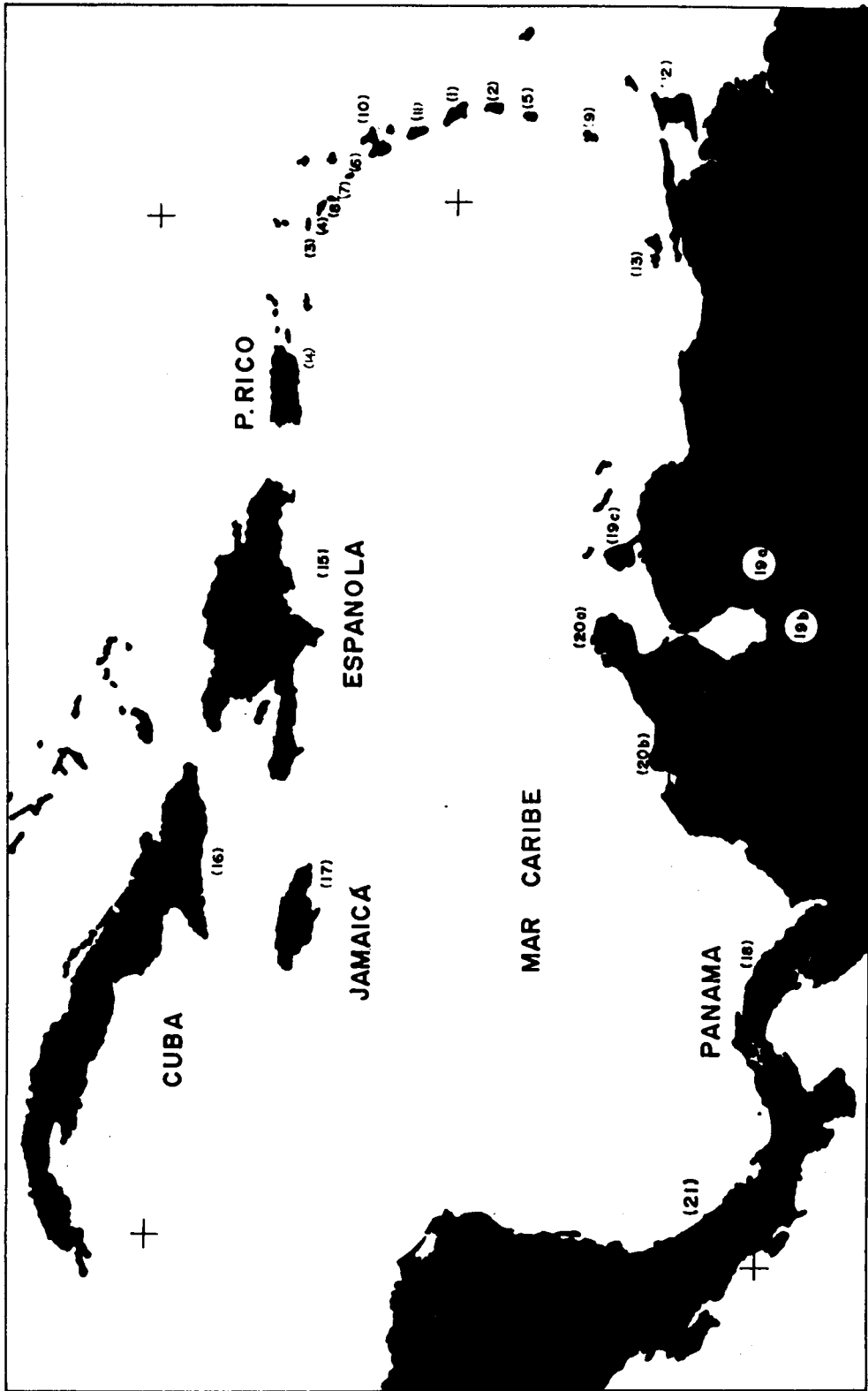


Figura 3. Distribucion de los Bosques Enanos Nublados en la zona seca del Caribe y del norte de Suramerica. Los numeros corresponden a las localidades en la tabla I .

TABLA Nº 1. Distribución de los Bosques Enanos Nublados en la zona del Caribe y el Norte de Suramérica. Localidades y altitudes de las principales montañas donde crecen este tipo de bosques. Los números corresponden a las localidades de la Figura 3.

LOCALIDAD	MONTAÑA	ALTITUD	AUTOR(ES)
(1) MARTINICA	Mt. Pelée Pitons du Carbet Mornes Boucher + D' Amour Morne Jacob	1.397 m 1000-1180 884	Beard, J.S. 1949 Stehlé, H. 1937, 1946 " " "
(2) ST. LUCIA	Gros Piton Petit Piton Mt. Gimie Grand Magazin Piton St. Spirit Mt. Hovelmon La Sourciere	798 m 750 m 950 m 615 m 585 m 638 m 677 m	Beard, J.S. 1949 " " " "
(3) Saba	Mt. Scenery	870 m	
(4) St. Eustatius	Mt. Mazinga	600 m	
(5) St. Vincent	The Soufriere Tichmond Peak Mt. Brisbane Grand Bonhomme Mt. St. Andrew Otros	1.234 m 1.070 m 932 m 970 m 735 m 1.021 m 831 m	Beard, J.S. 1949 Beard, J.S. 1949 Beard, J.S. 1949
(6) Montserrat	Soufriere Hills	914	Beard, J.S. 1949
(7) St. Kitts	Mt. Misery	1.156	Beard, J.S. 1949 Stehlé, H. 1946 Howard, R.A.
(8) Nevis	Nevis peak	985	Howard, R.A. 1968
(9) Grenada	Mt. St. Catherine Mt. Granby Mt. Sinal South East Martan	840 m 683 m 703 m 716 m	Beard, J.S. 1949 Stehlé, H. 1946
(10) Guadalupe	The Soufriere Otras	1.467 1.088 m 1.354 m	Beard, J.S. 1949
(11) Dominica	Morne du Diable Morne Diablotin Morne tras Pitons Morne Macaque Mt. Watt	861 m 1.447 m 1.387 m 1.221	Sthle, H. 1946 Beard, J.S. 1949 Hodge, W. 1943

(12) Trinidad	Cerro El Aripo El Tucuhe Otro	940 m 1.024 m 936 m	Beard, J.S. 1949 " " " "
(13) Margarita	Cerro Sn. Juan (Hoy Copey)	792 m	Johnston, J.R. 1909
(14) Puerto Rico	Mts. Luquillo	1.400 m	Beard, J.S. 1949 Howard, H. 1969
(15) Hispaniola	Srra. Bahoruco	1.400 m	Howard, H. 1969
(16) Cuba	Pico Turquino	2.100 m	Siefriz 1943
(17) Jamaica	Mts. Azules	1.400 m	Asprey + Robbins 1953
(18) Panamá	Cerro Pando " Santiago " Sapo	2100-2290 m 1500-1800 m 1000-1080 m	Myers 1969 " " " "
(19) Venezuela	El Zumbador (19a) La Mulera * (19b) Capacho Palo Grande Cerro Santa Ana (19c) Snia. Macuira (Huarech) Jiborne	3.200 m 1.500 m 1.500 m 1.500 m	Este trabajo
(20) Colombia	Palua P.N.N. Tayrona	853 m 753 m 865 m 650 m	Rieger, W. 1976 Sugden, A. (1976, 1982a, 1982, 1979)
(21) Costa Rica	"Tierra fría"	1.500 m	Standley, P.C. 1937-38 F
México	Volcán "Sn. Martin" (Veracruz) Central Highlands (Chiapa) Sierra Madre (Chiapa) Apulo-Tutotepec (Hidalgo) Zacapoxtla (Puebla) Medio Monte (Hidalgo) Mt. Cuasimulco (Oaxaca)	1.500 m 2000-2900 1900-3200 (2000) (1840) (1810)	Gómez-Pompa 1973 Breedlove, D.E. " " " " Miranda, Fet al 1950 " " " "

\* Cattedena San Antonio - San Cristóbal (Edo. Táchula).

TABLA N° 2. Precipitación media anual en algunas Islas del Caribe y pequeñas montañas del norte de Suramérica.

LOCALIDAD	ESTACION	PRECIPIT (mm)
SABA	BOTTON	1.124
	WINDWARDSIDE	1.055
ST. EUSEBIOS	PLEASURES	1.197
	BENGALEN	924
ST. KITTS	LOWE CANADA	1.130
	BASSETERRE	1.250
	BROTHERSON ST.	2.130
MONTSERRAT	PLYMOUTH	1.620
DOMINICA	SHAWFORD	4.660
	BATALIE	1.750
ST. LUCIA	UPLYME	3.404
	MOULE A CHIQUE	1.168
ST. VINCENT	KINGSTOWN	2.300
	BAYABOU	1.740
GRENADA	GRAND ETANG	3.731
	POINT SALINE	990
TRINIDAD	BLANCHISSEUSE	2.150
	PORT OF SPAIN	1.370
MARGARITA	LA ASUNCION	660
	TACARIGUA	673
PARAGUANA	ADICORA	374
	PUEBLO NUEVO	212
MACUIRA	NAZARETH	422
	SIPANAO	370

Datos de: Snow, J.W. (1976), Andressen, R. (1978), Canes-tri, M.F. (S.F.) y Gómez, J.A. (S.F.)



Estas diferencias en los regimenes de precipitación y temperaturas, serán mencionadas durante el análisis de las similitudes y diferencias entre los BEN de pequeñas y grandes montañas.

### 3.1. AREA DE ESTUDIO

El área de estudio comprende tres bosques nublados en montañas de menos de 1000 m, ubicadas a lo largo de la costa norte de Suramérica y uno a 3700 msnm en los Andes de Mérida.

Los bosques del Caribe están ubicados en la Serranía de Macuira (Guajira - Colombia) y en los Cerros de Santa Ana (Península de Paraguaná) y Copey (Isla Margarita) en Venezuela. El Bosque Andino está en el Páramo del Zumbador en los límites de los Edos. Táchira y Mérida en Venezuela. Las tres montañas del Caribe están aisladas de las cadenas montañosas masivas del Continente, es decir de las Sierras de Santa Marta y Perijá en Colombia y las Cordilleras de la Costa y los Andes en Venezuela. Estas tres "islas" montañosas, están dentro de la llamada "Zona seca del Sur del Caribe", es decir donde la precipitación media anual está por debajo de los 1000 mm. (Lahey, 1958).

#### 3.1.1. Serranía de Macuira

La Serranía de Macuira, también conocida como Makuire o de Chimare, está ubicada en la porción más septentrional de la Península de la Guajira. Rodeada de planicies costeras áridas, la Serranía es la más alta de las montañas que emergen en la "alta Guajira" (Norte del Cabo de la Vela). Estas montañas incluyen las Serranías de Cocinas, Jarara, Parashi, Simarua, Carpintero y el Cerro de la Teta.

Los picos más altos de la Serranía, Palua (865 m), Huarech (853 m) y Jiborne (753 m), están ubicados a lo largo de un eje NW-SE de aproximadamente 30 km, recibiendo perpendicularmente los alisios del Noreste.

La Serranía está constituida por un núcleo granítico, rodeado por gneises y esquistos. La montaña emerge de los depósitos eólicos con laderas muy empinadas que ocasionalmente están en contacto con terrazas terciarias y conos de deyección.

La Geología de la Macuira ha sido estudiada por Macdonald, (1964) y Camacho (1973). Las descripciones fisonómicas y florísticas de los bosques, han sido hechas por Rieger, (1976) y Sugden (1976, 1979, 1982, 1982a). El acceso a la parte alta de la montaña hay que hacerlo a pie desde la población de Nazareth.

Actualmente, la Serranía de Macuira forma parte del Parque Nacional Natural Macuira del Instituto Nacional de Recursos Naturales Renovables INDERENA (Colombia).

### 3.1.2. Cerro Santa Ana.

El Cerro Santa Ana, está ubicado en la porción centro-sur de la Península de Paraguaná. Al igual que la Macuira, ésta montaña emerge de planicies costeras secas y es el único macizo montañoso de la Península. El Cerro Santa Ana, está constituido por rocas ígneas básicas y se presenta como un bloque cónico de aproximadamente 815 m. El acceso a la parte alta de la montaña tiene que hacerse a pie desde la parte más baja del Cerro. Santa Ana es un Santuario de Fauna y Flora del Instituto Nacional de Parques, INPARQUES (Venezuela).

### 3.1.3. Cerro Copey

El Cerro Copey, antiguamente conocido como Cerro San Juan, está ubicado en la porción oriental de la Isla de Margarita. Sus alrededores son menos secos que los de Macuira o Santa Ana pero al igual que en esos casos, es posible encontrar bosques secos espinosos en la base de la montaña. Copey está formado por rocas ígneas y se presenta como un macizo montañoso de 14 km de largo por 6 de ancho con su eje mayor de NE a SW. El Copey es el pico más alto (957msnm) de las montañas de la Isla y está acompañado por los Cerros El Mico (490 msnm), Guayamuri (490 msnm), Matasiete (650 m) y Tragaplata (700 msnm). El acceso al Copey puede hacerse por la carretera que lleva a las antenas de televisión y radio. El Cerro Copey al igual que Santa Ana, están bajo la Dirección de INPARQUES.

### 3.1.4. Bosque del Zumbador.

El Bosque del Zumbador, está ubicado en los Andes Venezolanos, entre los estados de Táchira y Mérida. El bosque está a 3100 msnm y se

encuentra rodeado de bosques húmedos montanos de las vertientes del Sur del Lago de Maracaibo y de los Llanos Occidentales. Por encima del límite altitudinal del bosque está el Páramo del mismo nombre. El acceso se puede hacer por la Carretera El Cobre-San Cristobal. El material parental en ésta área son las areniscas de cuarzo que en ocasiones afloran en los filos.

## CAPITULO 2

## CAPITULO 2

### CLIMA EN LOS BOSQUE ENANOS NUBLADOS DEL SUR DEL CARIBE

1. <u>INTRODUCCION</u> . . . . .	22
2. <u>MATERIALES Y METODOS</u> . . . . .	23
3. <u>RESULTADOS</u> . . . . .	26
3.1. SISTEMAS SINOPTICOS : EL AREA SECA DEL SUR DEL CARIBE . . . . .	26
3.2. CLIMATOLOGIA LOCAL. . . . .	28
3.2.1. <u>Serrania de la Macuira</u> . . . . .	28
3.2.1.1. Brillo solar. . . . .	28
3.2.1.2. Evaporación . . . . .	30
3.2.1.3. Precipitaciones . . . . .	30
3.2.2. <u>Cerro Copey.</u> . . . . .	30
3.3. CLIMA DEL BOSQUE ENANO NUBLADO DE MACUIRA. . . . .	33
3.3.1. <u>Dinamica de la cobertura de nubes.</u> . . . . .	37
3.3.1.1. Cambios instantaneos. . . . .	37
3.3.1.2. Cambios diarios . . . . .	37
3.3.1.3. Cambios dia a dia . . . . .	38
3.3.2. <u>Ciclos diarios de algunas variables climáticas.</u> . . . . .	38
4. <u>DISCUSION.</u> . . . . .	48
5. <u>CONCLUSIONES</u> . . . . .	50

## 1. INTRODUCCION

Los bosques nublados tropicales están asociados a condiciones de persistente neblina y niveles de radiación y temperatura relativamente bajos. Estas condiciones han sido documentadas en pocas ocasiones debido a las dificultades de acceso y a la falta de una adecuada red de estaciones climatológicas en estas áreas. Sin embargo, muchas de las hipótesis que pretenden explicar la estructura y funcionamiento de los árboles en los bosques nublados, tienen en cuenta este tipo de condiciones. Por ejemplo se ha sugerido que el efecto más importante de la cobertura de nubes es la disminución de los niveles de radiación, impidiendo el aumento de la temperatura foliar a niveles óptimos, los cuales están por encima de la temperatura del aire (Grubb, 1977). Además se propone que las bajas intensidades de luz limitan la producción de fotosintatos, disminuyendo el aporte de metabolitos a la raíz para la absorción activa de nutrientes (Hatrack 1973) y que las elevadas velocidades del viento, son causa del achaparramiento y deformaciones típicas de las copas de los árboles (Howard, 1970).

Para evaluar los posibles efectos de las condiciones climáticas sobre el funcionamiento de los Bosques Enanos Nublados de las montañas del Caribe, se describen en este capítulo variaciones diarias y estacionales de factores climáticos y microclimáticos.

Para el análisis se utilizó un sistema de aproximaciones sucesivas. En primer término se hace una síntesis de la climatología sinóptica en el área del norte de Suramérica, en particular del Cinturón Seco del Caribe, en donde se encuentran tres de las montañas de este estudio. En segundo lugar, se analizan algunas variables de la climatología regional, es decir en los alrededores de la Serranía de Macuira y Cerro Copey en los dos extremos del área de estudio. Por último, se estudiaron las variables climáticas que condicionan el crecimiento del Bosque Enano Nublado de la parte alta de estos cerros. Se utiliza como modelo la Serranía de la Macuira, por tener esta la mejor red de estaciones de climatológicas.

El enfoque de este trabajo está centrado sobre los balances de agua y nutrientes, razón por la cual se da especial énfasis en este capítulo

a los regimenes de precipitación y radiación. La información sobre precipitaciones esta discutida en detalle en el capítulo 7.

## 2. MATERIALES Y METODOS.

Las principales fuentes de información que fueron utilizadas para la elaboración de este capítulo, fueron la revisión de información bibliográfica, la consulta de archivos de clima en las oficinas del HIMAT (Instituto Colombiano de Hidrología, Meteorología y Adecuación de Tierras) y las mediciones hechas durante el trabajo de campo.

La información para el estudio del clima de los BEN a escala sinóptica es principalmente de tipo bibliografico. El análisis regional se hizo utilizando registros de insolación (brillo solar), precipitaciones, humedad relativa, evaporación, temperatura y velocidad del viento del periodo 1970 a 1980. Los registros fueron obtenidos en los archivos de HIMAT (Bogota y Prado Sevilla (Santa Marta) - Colombia).

El estudio de clima del BEN de Macuira, se hizo utilizando imagenes de satélite como se explica a continuación, así como observaciones y registros durante el trabajo de campo (Junio 1984). Fueron revisadas las imágenes (infrarrojo blanco/negro) del Satelite GOES-E, tomadas a las 7, 12 y 19 horas para Junio y Julio de 1984. De cada imagen se anoto la presencia o ausencia de dos tipos de nubes sobre el area de estudio. Primero, una pequeña nube de aproximadamente 300 km<sup>2</sup> sobre las montañas de la Serranía y segundo, una nube de caracter sinóptico que no solo cubre la Serranía, sino también toda la porción norte de la Península de la Guajira. Para estudiar la dinámica diaria de la cobertura de nubes sobre la Macuira, se anotó la hora de entrada y salida de la base de la nube a 650 y 750 msnm en el Cerro Huarech y Palua. Estas observaciones se hicieron desde uno de los filos del Cerro Huarech a 650 msnm, desde junio 15 al 28 de 1984. Entre el 16 de Junio y el 13 de Julio de 1984, fueron hechas mediciones del clima a lo largo del gradiente altitudinal de la Serranía de la Macuira. Durante el día, los datos fueron tomados cada media hora. Se utilizaron cuatro estaciones a lo largo del gradiente altitudinal. La Estación (E1) a 650 msnm, (E2) a 300 msnm, (E3) a 200 msnm y (E4) a 86 msnm. Las tres ultimas estaciones, estaban separadas de la primera 2km, 3km y 7 km

## SERRANIA DE MACUIRA

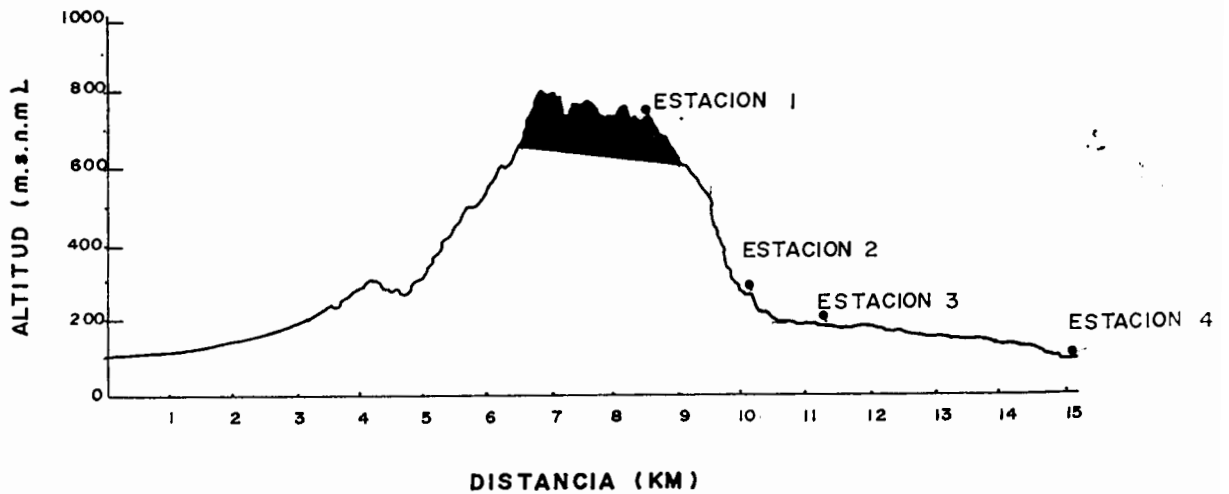


Figura 4 . Ubicacion de las estaciones de medicion climatica a lo largo del gradiente altitudinal de la Serrania de Macuira. La estacion 1 esta en el Bosque Enano Nublado (650 msnm), la estacion 2 esta en el Bosque Seco Caducifolio (300 msnm), la estacion 3 esta en el Bosque Seco Caducifolio (200 msnm) y la estacion 4 esta en Nazareth en el Bosque Seco Espinoso (86 msnm). En negro se representa el Bosque Enano Nublado.



**TABLA N° 3** Variables climáticas y sensores utilizados en los estudios de clima.

VARIABLE MICROCLIMATICA	SENSOR UTILIZADO
1. Radiación global ( $W/m^2$ )	Piranómetro (Licor + integrador)
2. Radiación Fotosintéticamente Activa ( $\mu mol/m^2/s$ )	Sensor Quantum (Licor 190)+ Microvoltímetro)
3. Temperaturas: ( $^{\circ}C$ ) Aire (1m), suelo (sup, -5 cm, -30 cm)	Termopares cobre/constantan+ microvoltímetro con compensador electrónico.
4. Humedad Relativa (%)	Psicrómetro Ventilado
5. Velocidad del viento (m/s)	Anemómetro de aspas
6. Evaporación ( $\mu mol/m^2/s$ )	Evaporímetros de Piché. (Superficie evaporativa blanca).

respectivamente (Fig. 4). En la Tabla 3 están resumidas las variables medidas y los instrumentos utilizados durante el trabajo de campo. Con excepción de las termopares de suelo, los instrumentos fueron colocados aproximadamente a 1.5 m de altura y a cielo abierto con el propósito de medir las condiciones a las que estaban siendo sometidos los árboles del bosque.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. SISTEMAS SINÓPTICOS: EL AREA SECA DEL SUR DEL CARIBE

Al sur del Caribe y a lo largo de la costa norte de Suramérica, entre los 10° y 12° de latitud norte, se presenta un área donde las precipitaciones son bajas con relación a otras localidades del hemisferio norte a esa misma latitud. Esta zona seca está caracterizada como el área que recibe una precipitación media anual inferior a los 1000 mm (Lahey, 1958). El área se extiende longitudinalmente desde la Península de Paria en Venezuela hasta Cartagena-Colombia. El límite sur varía notablemente alrededor de los 10° 30' N debido principalmente a la topografía. Cuando las barreras montañosas se presentan cerca de la línea de costa, la zona seca se manifiesta como un estrecho cordón, mientras que en las tierras bajas y planas, la zona seca penetra tierra adentro (Figura 5). La extensión de esta área sobre la superficie del océano, no está bien delimitada dado el bajo número de registros sobre el mar Caribe. Las causas de la aridez en la costa norte de Colombia y Venezuela están discutidas en detalle en Lahey (1958) y Snow (1976).

Las características climáticas más relevantes de esta zona son:

1. Precipitación media anual por debajo de los 1000 mm. Tanto las Penínsulas de la Guajira y Paraguana como la Isla de Margarita, se encuentran dentro del área del Caribe seco. Sin embargo, esta área no es del todo homogénea desde el punto de vista climático debido a que hay un aumento de las precipitaciones medias anuales de oeste a este, siendo Copey el extremo húmedo del gradiente.
2. En el área de Macuira, las lluvias están concentradas entre septiembre y noviembre. En Copey, la época lluviosa se desplaza

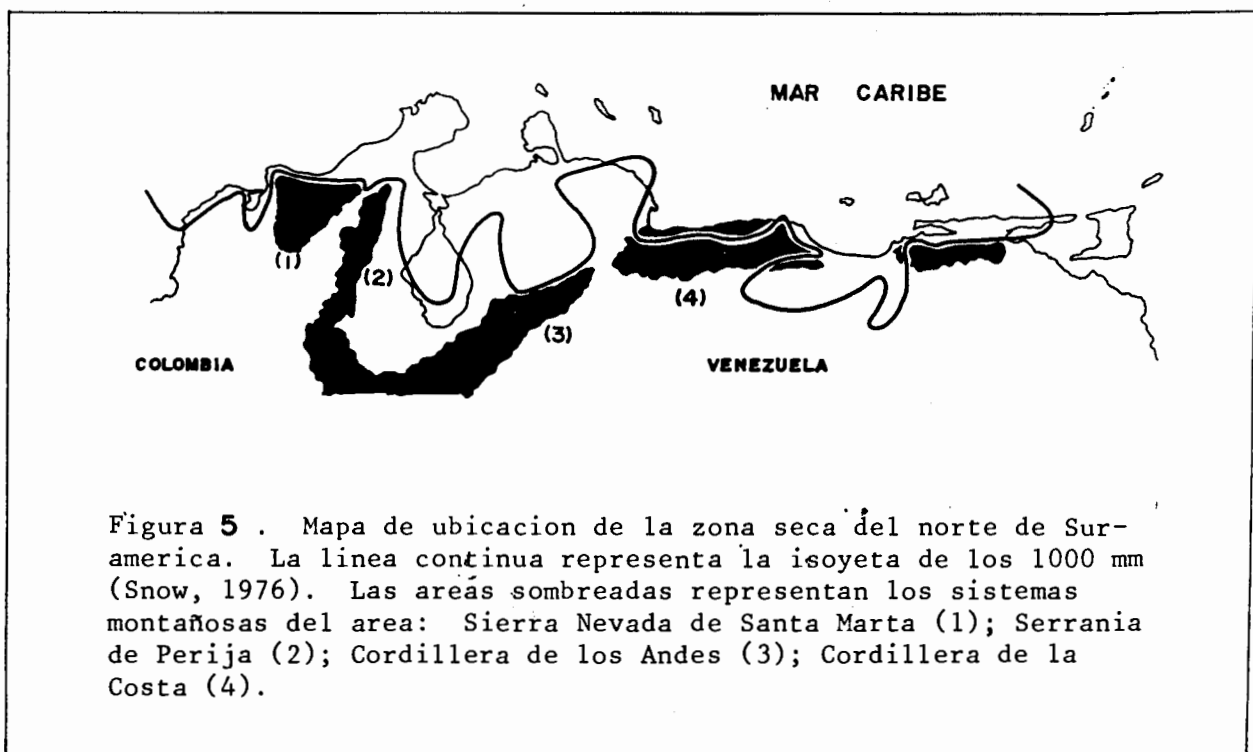


Figura 5 . Mapa de ubicación de la zona seca del norte de Sur-  
america. La línea continua representa la isoyeta de los 1000 mm  
(Snow, 1976). Las áreas sombreadas representan los sistemas  
montañosas del area: Sierra Nevada de Santa Marta (1); Serrania  
de Perija (2); Cordillera de los Andes (3); Cordillera de la  
Costa (4).

a los meses de Noviembre a Enero. A esta misma latitud y en zonas más húmedas, el máximo de precipitaciones ocurre entre Julio y Agosto. Este periodo, sin embargo, no se presenta en el área de estudio.

3. Los vientos alisios del noreste están moviendo permanentemente las masas de aire húmedo del mar hacia el continente. Solo durante los meses de Septiembre a Diciembre, los vientos alisios del noreste sufren pequeños cambios de dirección.

### 3.2. CLIMATOLOGIA LOCAL

A continuación se hace una breve síntesis de las condiciones climáticas locales en los alrededores de la Serranía de la Macuira y el Cerro Copey. Si bien no hay información climática para la parte alta de la montaña, no hay razones para pensar que los ritmos estacionales sean diferentes entre la base y la parte alta de la montaña. Existen algunos ejemplos en el área del Caribe que validan este supuesto como el caso de las precipitaciones y temperaturas en las montañas de Luquillo en Puerto Rico (Wadsworth, 1948)

#### 3.2.1. Serranía de la Macuira

En la Figura 6 están graficados los cursos anuales de Brillo solar, precipitación, evaporación, temperaturas (medias, máximas y mínimas medias), velocidad del viento en superficie y humedad relativa para la estación de Nazareth a 7 km al NE de la Serranía.

Mientras que la humedad relativa, la temperatura y la velocidad del viento permanecen casi constantes a lo largo del año, la evaporación, la radiación y las precipitaciones muestran fuertes cambios estacionales.

##### 3.2.1.1. Brillo solar.

El promedio anual del brillo solar es de 2600 h, distribuidos bimodalmente a lo largo del año (Figura 6). Los cambios estacionales del brillo solar deberían ser similares a la distribución de las precipitaciones. Sin embargo, la mínima de insolación de Marzo y Abril no coincide con altas precipitaciones, sino todo lo contrario. Este hecho indica anomalías climáticas del cinturón seco del Caribe (Snow, 1976).

## SERRANIA DE MACUIRA

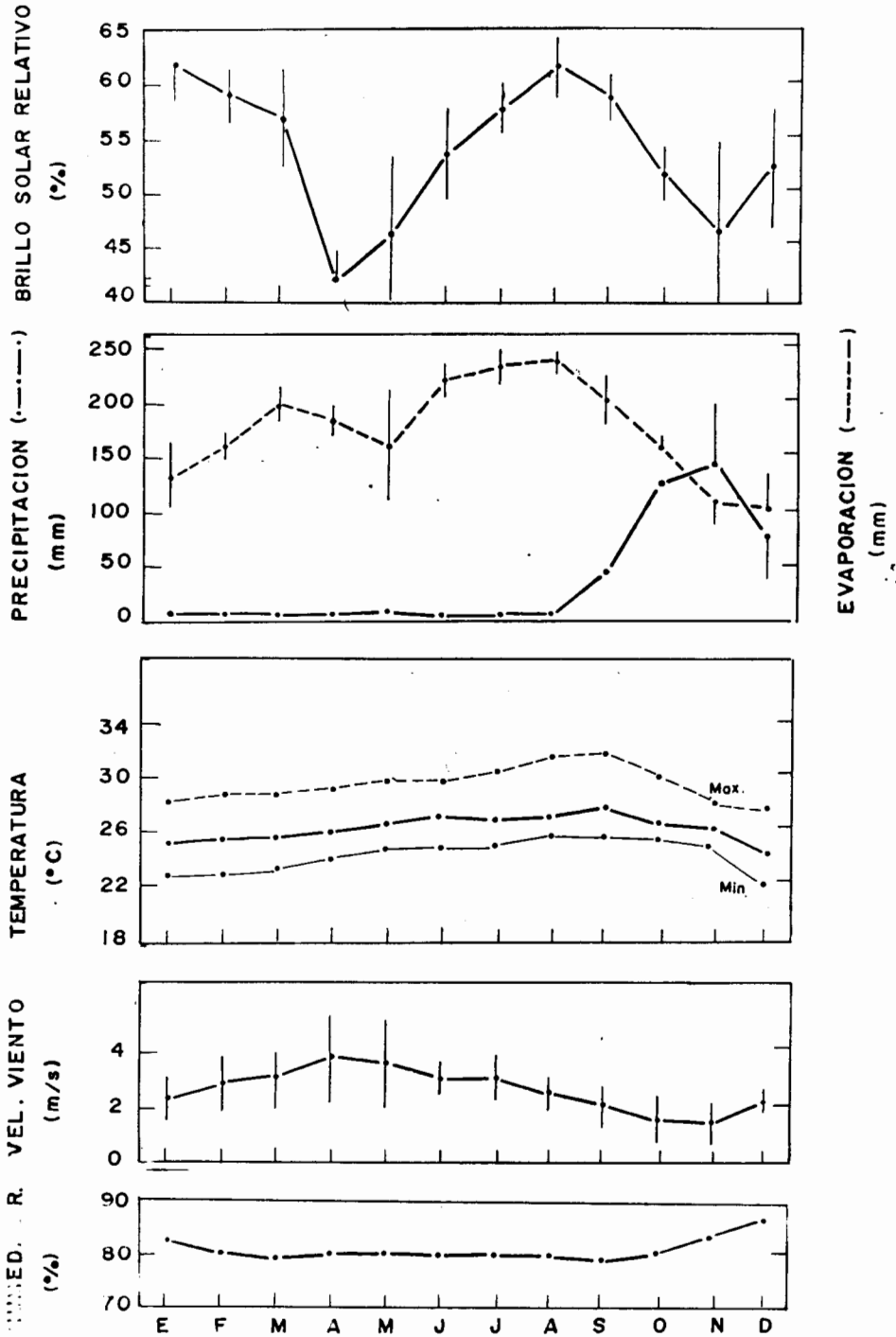


Figura 6 . Variaciones estacionales de algunos parametros climaticos en la estacion de Nazareth, Serrania de Macuira. Promedios mensuales correspondientes al periodo 1971-1980. La barra vertical representa el error tipico. La ausencia de la barra indica que el error tipico fue menor que el punto.

### 3.2.1.2. Evaporación.

A lo largo del año, el curso de la evaporación esta acoplado al de la insolación y es inverso al de las precipitaciones con excepción del mes de mayo (Figura 6). De los doce meses del año, en tan solo uno (mediados de Octubre a mediados de Noviembre), las precipitaciones sobrepasan a la evaporación.

### 3.2.1.3. Precipitación.

Las lluvias estan caracterizadas por totales anuales muy bajos con una media inferior a los 450 mm y una distribución marcadamente estacional (Figura 6). Las precipitaciones siguen un regimen unimodal, con una prolongada época seca de Enero a Septiembre y una corta época humeda desde este ultimo mes hasta finales de año. El numero de dias con precipitación es bajo a todo lo largo del año (Figura 7). Observese que tanto en la epoca seca como en la lluviosa, las precipitaciones estan concentradas en unos pocos dias. En la estación seca, las lluvias mensuales caen en promedio entre 1 y 4 dias, mientras que en la estación lluviosa, los totales mensuales caen entre 4 y 12 dias (Tabla 1, Apendice A). Mas aún, los maximos en 24 h durante la epoca humeda, son en general la mitad de la precipitación mensual (Tabla 2, Apendice A).

Al igual que otros sistemas montañosos que reciben las fuentes de humedad en una sola direccion, en este caso del Noreste, la Serranía de la Macuira crea una sombra climática sobre su vertiente suroeste. Las precipitaciones en las estaciones de sotavento, son un poco menores que las registradas en las estaciones de barlovento (Figura 8).

### 3.2.2. Cerro Copey.

El objetivo de esta sección, no es realizar un analisis climático relativamente extenso como se hizo para la Serranía de la Macuira, sino el de contrastar los valores y variaciones de los factores estudiados, para determinar las similitudes y diferencias entre los dos extremos del area estudio. Para realizar la comparacion, se ha seleccionado la estacion de la Asunción, por estar en posición muy similar a la de Nazareth con relacion a la dirección prevalectiente de los vientos.

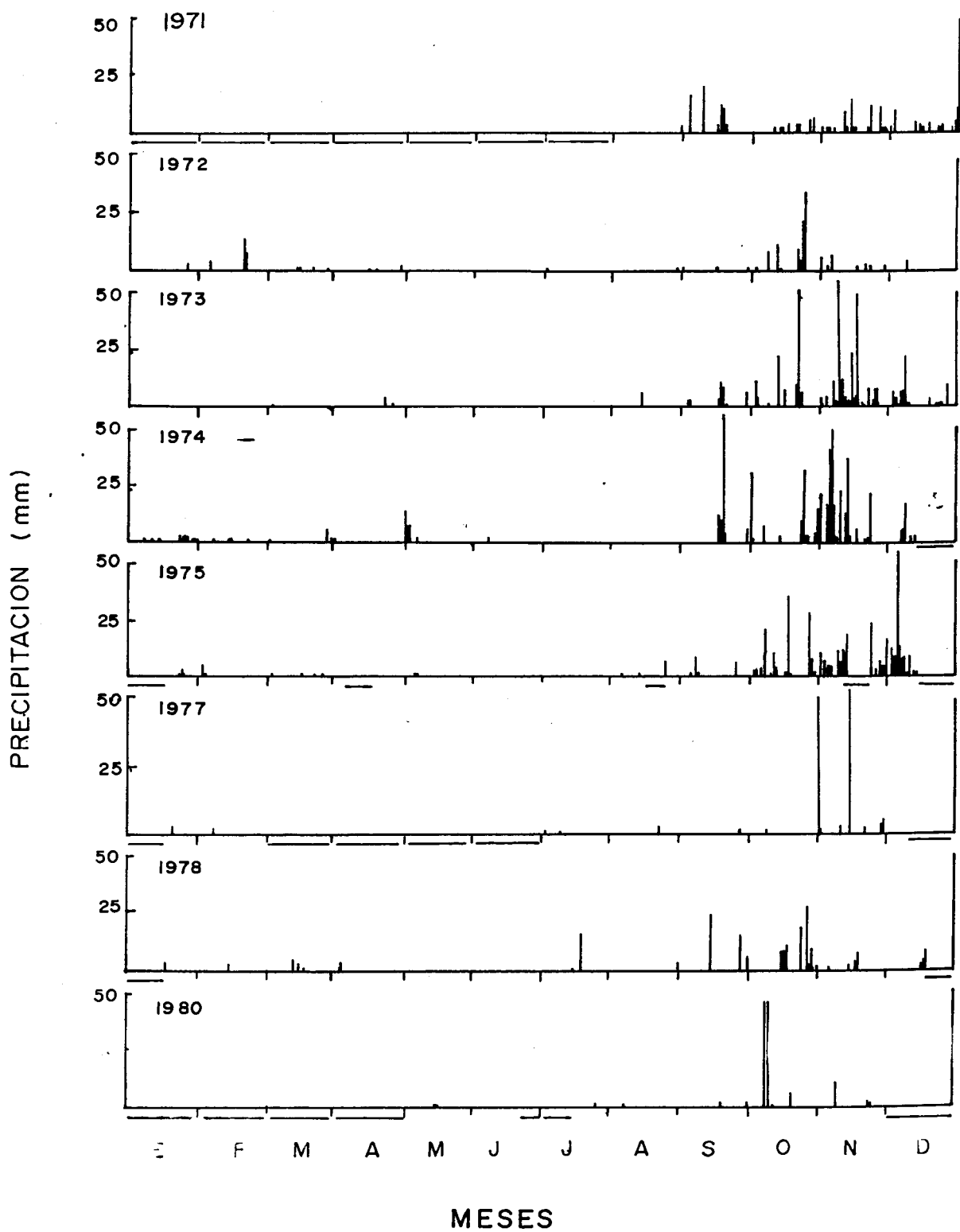


Figura 7 . Precipitacion diaria en la estacion de Nazareth, Serrania de Macuira. Periodo de 1971-1980. Las barras horizontales en algunas meses indican la falta de registros.

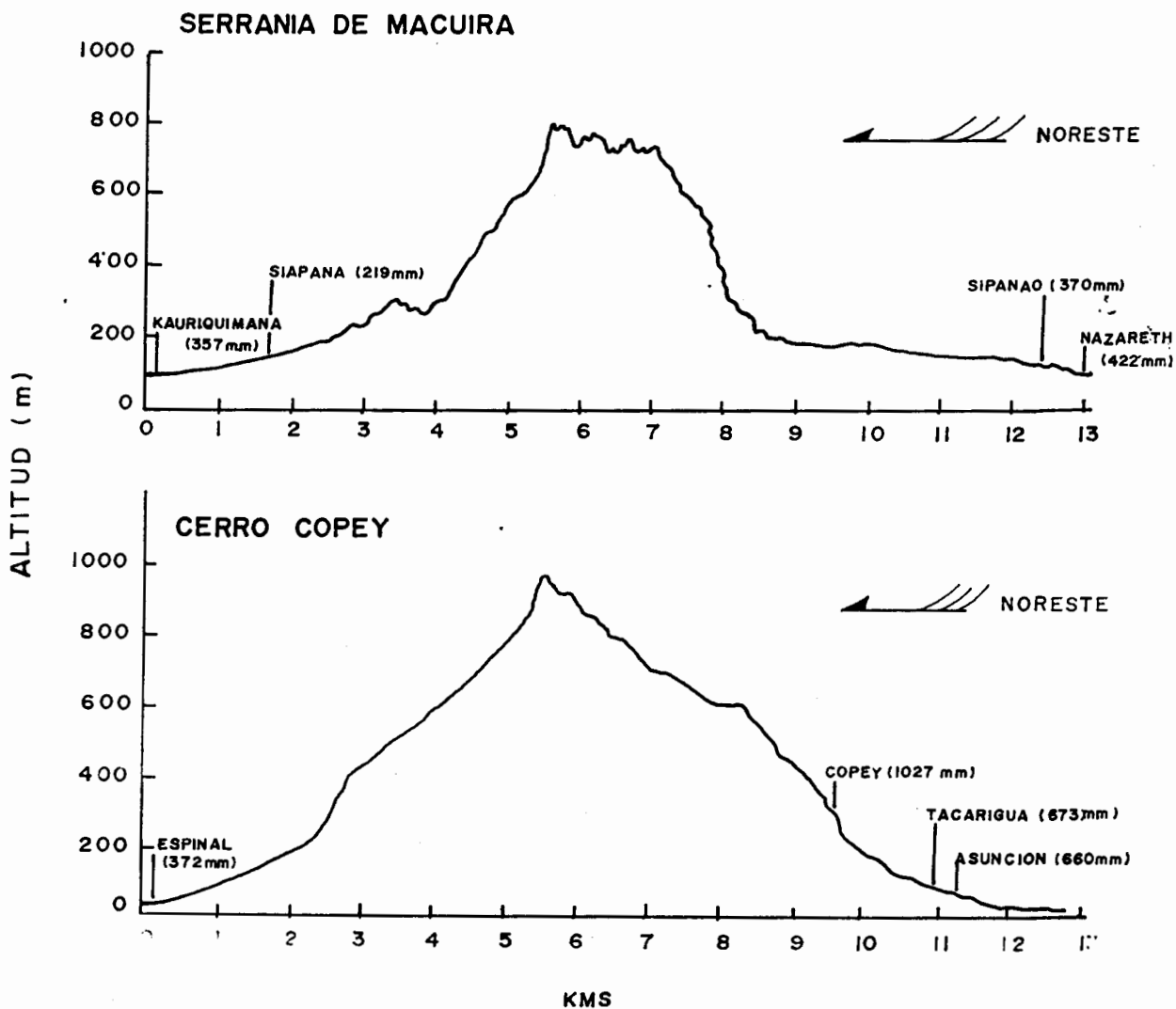


Figura 8 . Ubicacion de la estaciones pluviometricas en las laderas de barlovento y sotavento en la Serrania de Macuira y el Cerro Copey. Se presenta tambien la precipitacion media anual para cada estacion y la direccion prevaleciente de los vientos.



El promedio anual de brillo solar es de 2570 h (Andressen, et al 1966) algo menor que en la Macuira que es de 2600 h. Una de las diferencias más significativas entre los cursos de insolación de las dos áreas de estudio, es que el mínimo de abril para Macuira, es reemplazado por un máximo en Copey. El mínimo de junio en Copey no se encuentra en Macuira (Figura 9).

Los totales anuales de precipitación están alrededor de los 600 mm, 100 a 200 mm más que en Macuira. Las lluvias están distribuidas con un régimen bimodal, con una estación principal de lluvias desde noviembre hasta principios de Febrero y una secundaria desde mediados de Junio hasta principios de Septiembre. La diferencia más notable de este régimen con relación al de la Macuira, es la aparición de un segundo pico de precipitación, que como vimos, es uno de los máximos de precipitación esperados en esta latitud. Esto refleja que la influencia del cinturón seco del Caribe es menos aguda sobre la isla de Margarita que sobre la Península de la Guajira.

En el Cerro Copey, también es posible observar el efecto de sombra climática (Figura 7). La estación de Espinal situada a sotavento, recibe una precipitación marcadamente menor con relación a cualquiera de las estaciones de barlovento a la misma altitud.

La evaporación media anual es de 2250 mm y su curso anual está acoplado al del brillo solar y es inverso al de las precipitaciones con excepción del mes de Agosto, en el que se presenta la estación secundaria de lluvias sin una disminución significativa de la radiación.

### 3.3. CLIMA DEL BOSQUE ENANO NUBLADO DE MACUIRA

Uno de los rasgos más interesantes de la dinámica climática en estas pequeñas montañas costeras, es el de la cobertura de nubes. Al estudiar las imágenes de satélite, es posible observar una pequeña nube sobre la Serranía de la Macuira. Esta nube de aproximadamente 300 km<sup>2</sup>, pareciera tener un carácter independiente del clima regional ya que se presenta sola en las imágenes de satélite en un gran número de ocasiones (Tabla 4). La presencia de la nube también puede ser documentada al observar un mapa de isohelias donde se ve la disminución de la radiación

# CERRO COPEY

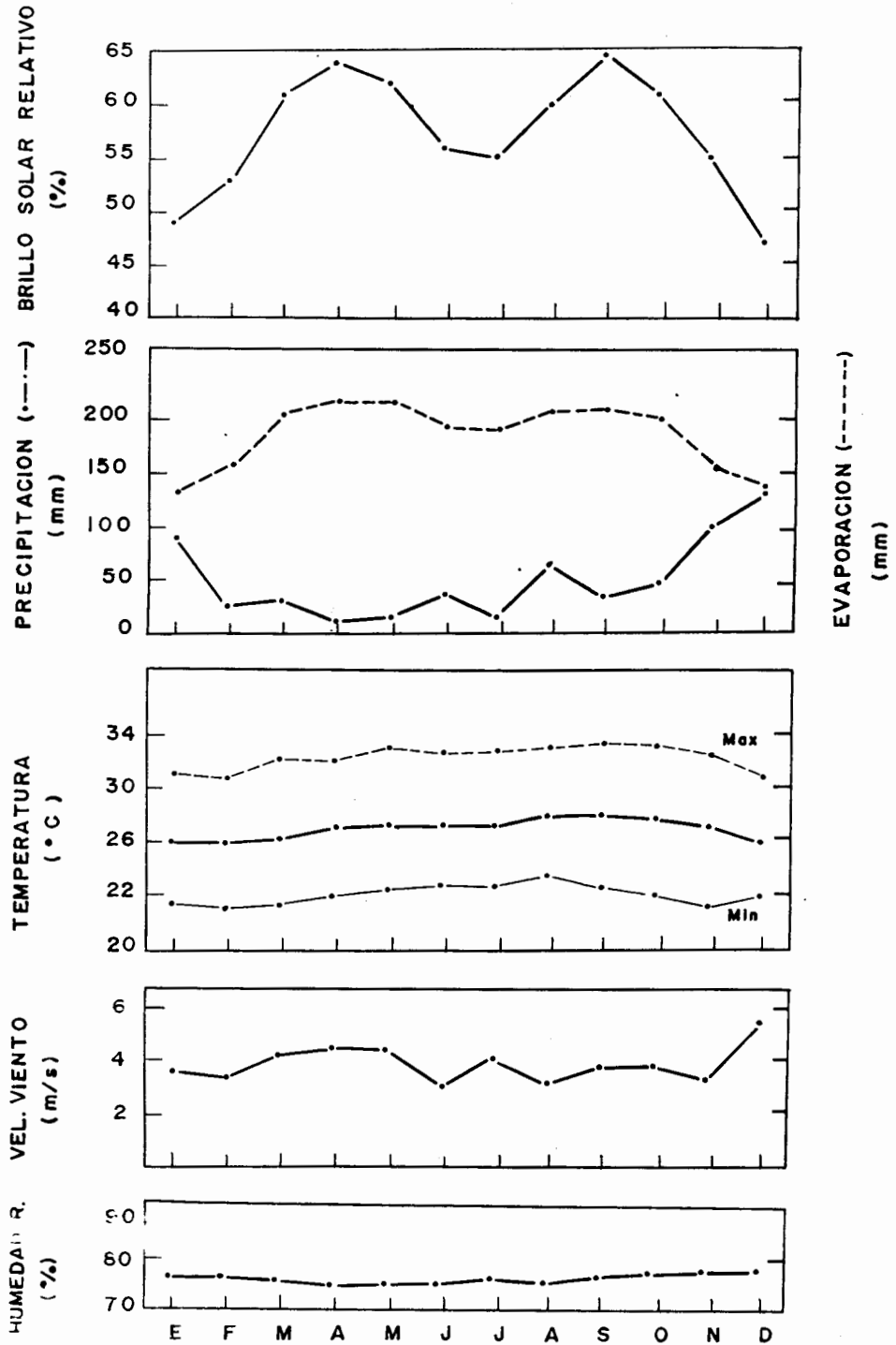


Figura 9. Variaciones estacionales de algunos parametros climaticos en la estacion de la Asuncion, Cerro Copey. Promedios mensuales calculados a partir de los datos de Andressen, 1966.

TABLA N° 4. Cobertura de nubes sobre la Serranía de Macuira.

Presencia (✓) y ausencia (x) de nubes de carácter regional (N) y local (n). Entre el 15 de Junio y el 15 de Julio de 1984.

		-7am-		-3pm-		-7pm-		Toda Hora
		N	n	N	n	N	n	N
Junio	15	x	✓	x	✓	x	✓	x
	16	-	✓	x	x	✓	x	✓
	17	-	✓	x	✓	x	✓	x
	18	x	✓	x	✓	x	✓	x
	19	x	✓	✓	✓	x	✓	x
	20	x	✓	-	✓	✓	✓	x
	21	x	✓	x	✓	x	✓	x
	22	-	✓	-	✓	x	✓	x
	23	x	✓	x	✓	✓	✓	x
	24	x	✓	✓	✓	x	✓	x
	25	x	✓	✓	✓	x	✓	x
	26	x	✓	x	✓	x	✓	x
	27	-	✓	x	✓	x	✓	x
	28	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
	29	x	✓	x	✓	✓	✓	x
30	✓	✓	✓	✓	x	✓	x	
Julio	01	x	✓	x	✓	-	✓	x
	02	x	✓	✓	✓	x	✓	x
	03	x	✓	-	✓	-	✓	x
	04	-	✓	-	✓	-	✓	-
	05	x	✓	x	✓	-	✓	x
	06	x	✓	x	✓	-	✓	x
	07	x	✓	x	✓	✓	✓	x
	08	x	✓	✓	✓	-	✓	x
	09	✓	✓	-	✓	x	✓	x
	10	x	✓	-	✓	-	✓	x
	11	x	✓	x	✓	x	✓	x
	12	x	✓	-	✓	x	✓	x
	13	-	✓	-	✓	x	✓	x
	14	-	✓	x	✓	x	✓	x
	15	-	✓	x	✓	-	✓	x
<i>Promedio</i>		13%	100%	30%	100%	21%	100%	3%

Fuente: original; Base de datos: Imágenes infrarrojo, satélite GOES-E. (- = imágenes no disponibles).

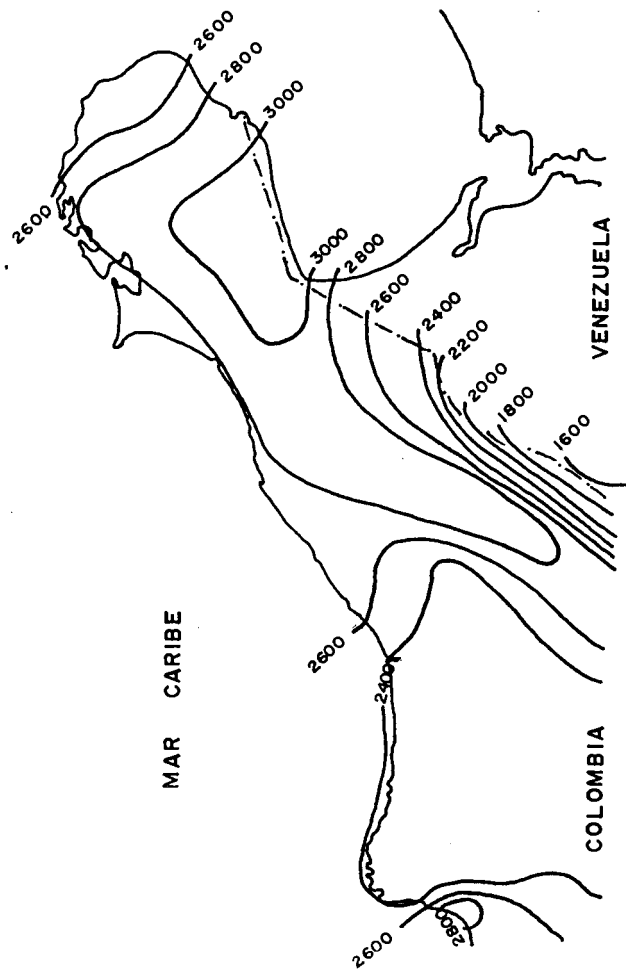


Figura 10 .Mapa de isohelias de la Península de la Guajira, Colombia. Los números corresponden a las horas de insolation media anual medidas con un heliofanógrafo. (Bernal, J. Sin publicar)

sobre la Serranía con relación a otras áreas del norte de la Guajira. (Figura 10).

### 3.3.1. Dinámica de la cobertura de nubes.

La cobertura de nubes sobre la Macuira, así como en otras montañas costeras puede ser estudiada en varias escalas de tiempo; cambios instantáneos, diarios, día a día, estacionales y variaciones anuales (Odum, 1970).

#### 3.3.1.1. Cambios instantáneos.

Un aspecto predominante durante el ciclo diurno en días parcialmente despejados, es el paso de pequeños cumulos sobre el bosque nublado. Estos cumulos se forman por convección térmica y mecánica, o son impulsados desde el mar por los alisios del noreste. Una de las consecuencias de este patrón, son los pulsos de radiación que llegan a la superficie del bosque. Estos pulsos pueden explicar las amplias variaciones horarias en las curvas de Radiación Fotosintéticamente Activa, en particular hacia las horas del medio día. Estos pulsos de radiación, no se presentan cuando la cobertura de nubes es compacta, bien a principios de la mañana y finales de la tarde o en días muy nublados.

#### 3.3.1.2. Cambios diarios.

La nube sufre cambios en su posición vertical a lo largo del día, determinados probablemente, por los ciclos diarios de temperatura y humedad relativa en la Serranía y sus alrededores.

Durante la madrugada, cuando la temperatura del aire es más baja y la humedad relativa es más alta, las masas de aire que se ven forzadas a ascender por las laderas, encuentran su nivel de condensación alrededor de los 550 msnm. Esta altura es menor que en la Cordillera de la Costa en Venezuela, donde las nieblas orográficas se observan regularmente a partir de los 800msnm (Huber, 1982) Durante el mediodía, el aumento de la temperatura del aire y la reducción de la humedad relativa, producen una elevación del nivel de condensación por lo cual la nube se eleva sin disiparse completamente por encima de los picos más altos de la Serranía. A finales de la Tarde (4-5 pm), la temperatura baja y la

humedad sube, de forma que la nube regresa a su posición mas baja, permaneciendo ahí hasta la mañana siguiente (7-8 am). Notese que en este caso, el desplazamiento del sistema de nubes es vertical y la fuerza motriz del movimiento son las variaciones de temperatura. En el caso anterior, se trata de una variación en el desplazamiento horizontal de las nubes.

La Tabla 5 contiene información sobre dinámica de nubes en el Cerro Huarech y Palua de la Macuira. La nube entra a los 750 msnm alrededor de las 5.30 pm y a las 7.30 pm por los 650 msnm. Cuando la nube se eleva en la mañana, pasa por los 650 msnm a las 6 am y por los 750 msnm a las 7 am. Es decir que la nube permanece en promedio 10.5 h a 650 m y 13.5 h a 750 m.

Ya se ha mencionado que la Serranía fuerza el ascenso de las masas de aire humedo que vienen de la costa del Caribe, promoviendo la formación de nubes que cubren la parte alta de la Serranía. Es importante señalar que la nube una vez formada, sufre una deflección hacia arriba cuando se aproxima a la parte mas alta de la Serranía. Esto podria ser explicado por la existencia de temperaturas mas altas sobre la Serranía que en el aire libre circundante por encima del desierto (Figura 11).

### 3.3.1.3. Cambios día a día.

Las variaciones de radiación total día a día, son mucho mayores que las variaciones estacionales (Figura 12). En este patron, debe haber una relación entre el grado de insolación diaria y la presencia de nubes durante el día. En general, los días soleados estan asociados con bajas humedades relativas del ambiente y altas demandas evaporativas. Los periodos con mas de cuatro días seguidos y con mas de 8 horas de insolación son los menos frecuentes. Sin embargo, como veremos mas adelante estos periodos relativamente cortos de baja humedad, combinados con escasos aportes de neblina durante la noche, pueden estar limitando la disponibilidad de agua para las plantas en un ecosistema donde la fuente principal de humedad es la neblina.

### 3.3.2. Ciclos diurnos de algunas variables climaticas.

TABLA N° 5. Curso diario de la cobertura de nubes en los Cerros de Huarech y Palua, Serranía de Macuira. Entre Junio 15 y 28 de 1984. Hora de entrada y salida de la nube a 650 y 750 msnm.

FECHA	- 750msnm -				- 650msnm -				- 750msnm -			
	ENTRADA (pm)	SALIDA (am)	N° HORAS		ENTRADA (pm)	SALIDA (am)	N° HORAS	(1-2)	ENTRADA (pm)	SALIDA (am)	N° HORAS	
JUNIO 15	5:45	7:00			8:00	6:00			5:00	8:00		
16	3:20	8:30	14.8		5:30	6:00	10.0	4.8	2:40	8:00	15.0	
17	6:10	7:00	15.8		7:30	6:30	12.5	3.3	5:30	8:00	17.5	
18	5:15	7:00	12.9		7:30	6:00	11.5	1.4	4:20	8:00	14.3	
19	5:30	6:30	13.2		7:30	6:00	11.5	1.7	4:30	7:50	15.0	
20	5:05	6:00	12.5		9:00	6:00	11.5	1.0	4:30	6:30	14.0	
21	6:30	5:00	12.0		6:00	5:00	8.0	4.0	4:30	9:00	16.5	
22	5:30	7:15	12.7		9:00	6:20	12.5	0.2	4:30	8:30	16.0	
23	4:50	7:30	14.0		9:00	6:30	9.5	4.5	4:00	8:15	15.7	
24	5:30	7:30	15.0		7:00	6:30	9.5	5.5	5:00	8:30	16.3	
25	5:07	6:45	13.5		7:00	5:30	10.5	3.0	4:30	7:30	14.3	
26	6:00	7:30	14.5		7:30	6:30	11.5	3.0	5:00	8:40	16.0	
27	5:10	7:00	13.0		7:30	6:00	11.0	2.0	5:00	8:10	15.1	
28	5:30	7:15	14.5		7:30	6:45	11.0	3.5	4:30	7:20	14.3	
$\bar{X}$	5:30	7:00	13.7		7:30	6:00	10.8	2.9	4:30	7:45	15.4	

## SERRANIA DE MACUIRA

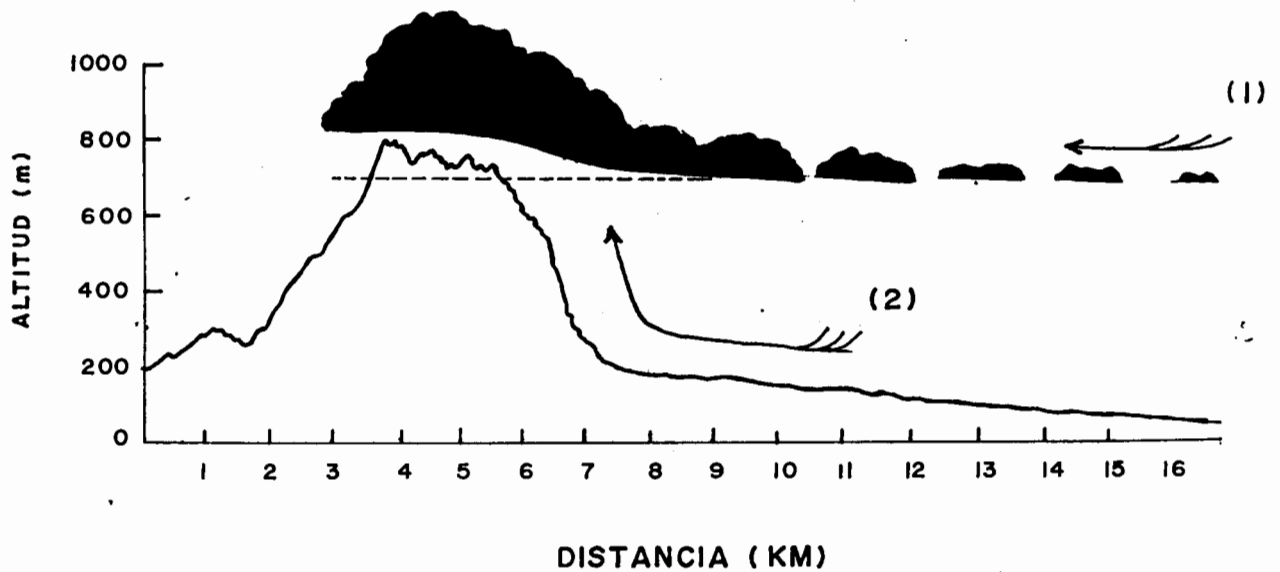


Figura 11 . Formacion y desplazamiento de las nubes en la ladera sw barlovento de la Serrania de Macuira. Aglutinamiento de los cumulos que son movidos hacia la Serrania por los Alisios del Noreste (1), Convección termica y mecanica del aire en superficie (2). Observese la deflección de la base de la nube antes de entrar en contacto con la Serrania.



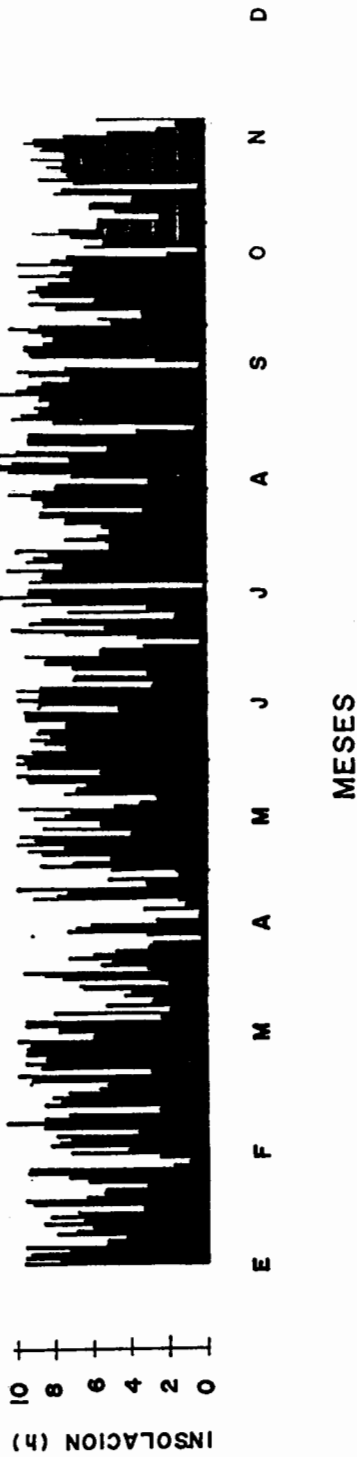


Figura 12 . Insolacion diaria en la Estacion 4 (Nazareth)de enero a noviembre de 1978. Cada barra representa el numero de horas de insolacion medida en un heliofanógrafo. Observense los periodos de varios dias seguidos con mas de 8 y 10 horas de insolacion.

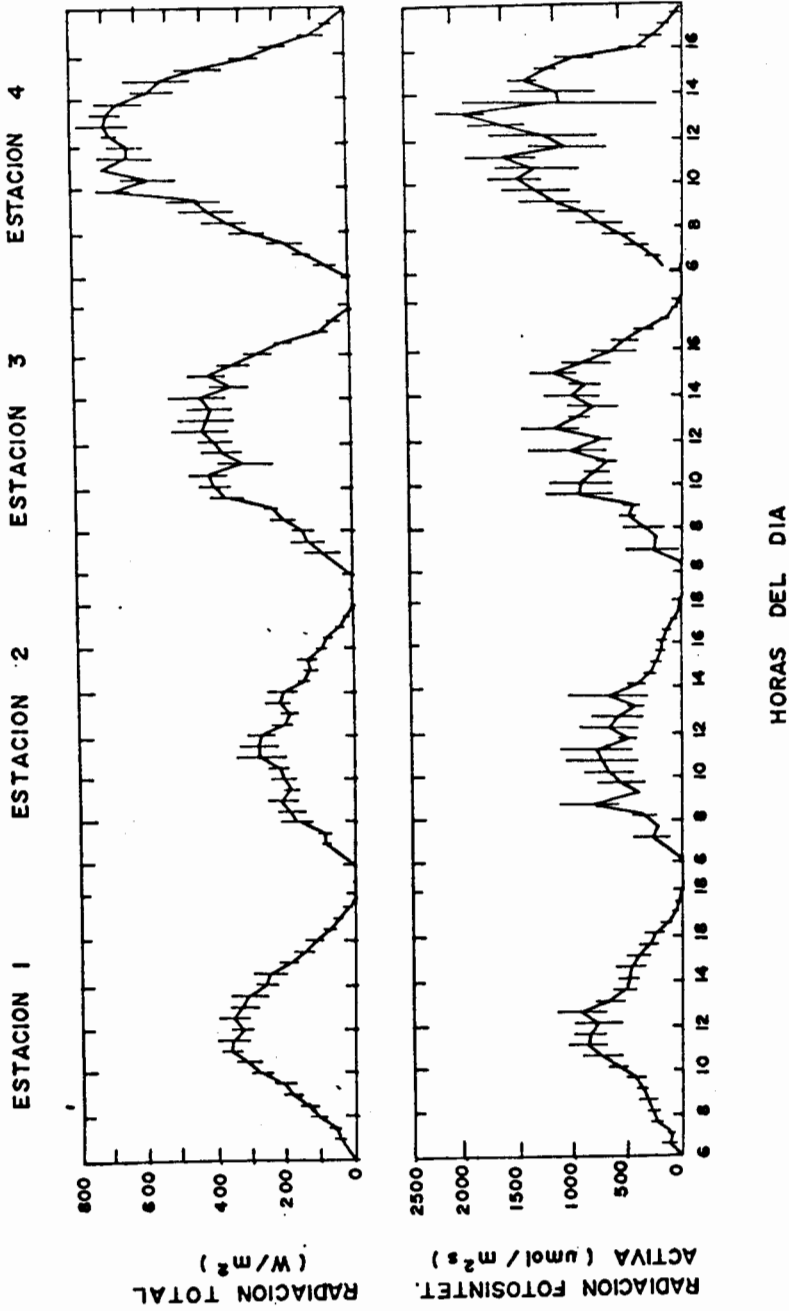


Figura 13. Curso diario de radiación total y fotosintéticamente activa en el gradiente altitudinal de la Serranía de Macuira. La Estación 1 esta en el Bosque Enano Nublado (650msnm), la Estación 2 esta en el Bosque Seco Caducifolio (300msnm), la Estación 3 esta en el Bosque Seco Caducifolio (250msnm) y la Estación 4 esta en el Bosque Seco Espinoso (85msnm). La barra vertical representa +/- 1 error típico. Junio-Julio de 1984.

En la tabla 3 Apendice A, esta resumida la información de los cursos diarios de radiación (total y fotosintéticamente activa), Humedad Relativa, Velocidad del Viento, temperaturas de aire y suelo medidos durante el trabajo de campo de junio de 1984 en la Macuira.

La radiación media diaria disminuye en el gradiente altitudinal de la Macuira (Figura 13). En Nazareth, en un extremo del gradiente, la radiación media diaria es de  $400 \text{ W/m}^2$  y en el Bosque Nublado, en el otro extremo del gradiente, la radiación disminuye a  $184 \text{ W/m}^2$ , es decir que se produce una disminución del 53% en los niveles de radiación. La distancia a la parte alta de la montaña es un mejor predictor de los niveles de radiación que la altitud (Tabla 4 Apendice A). Las coberturas de nubes solo se hace continua en la parte mas alta de la Serranía por lo cual se producen disminuciones significativas de la radiación solo pocos kilometros antes de la cima de la montaña. Si se calculan las disminuciones de radiación entre el BEN y la estación de Nazareth, utilizando los maximos medios y no los promedios diarios de radiación, las atenuación de la radiación es solo del 39%. Es decir, las disminuciones de la radiación son mas marcadas en horas de la mañana y de la tarde que durante el medio día.

Con el incremento de la altitud, los minimos de humedad relativa aumentan del 57% en Nazareth a 62% en el Bosque Nublado (Figura 14). Los cursos diurnos de humedad relativa son bastante simetricos, con excepción de los cursos en la estación del bosque nublado. Observese que en este ultimo sitio, los valores superiores al 90%, ocurren durante las primeras 3.5 h de la mañana y solo durante las ultimas 2.5 h de la tarde .

Con el incremento de la altitud, los valores de las temperaturas del aire y del suelo disminuyen (Figura 14 y 15). La temperatura del suelo disminuye con la altura, asi como las amplitudes entre las maximas y las mininas.

Con excepción de la estación de Nazareth, las variaciones de las temperaturas del suelo y aire estan acopladas, es decir que los minimos y maximos de temperatura ocurren a la misma hora aproximadamente. En Nazareth la temperatura maxima del aire ocurre a las 12h y a - 5 cm por

debajo de la superficie del suelo, esta temperatura ocurre aproximadamente a las 15 h.

Solo en la estación de Nazareth la temperatura del suelo es más alta a las 6 pm que a las 6 am. Con esta diferencia de temperatura entre final de la tarde y principio de mañana, el suelo podría modificar las temperaturas del aire en superficie, lo que a su vez modifica la posición de la base de la nube. Durante las horas del día tanto los suelos de la montaña como los de las tierras bajas adyacentes, presentan temperaturas superiores a las del aire en superficie. Es decir, durante la noche solo las tierras bajas adyacentes a la Serranía modifican la temperatura del aire y la posición de la base de la nube, mientras que durante el día, toda la montaña y sus alrededores están en capacidad de calentar el aire y determinar parcialmente la posición de la base de la nube.

El gradiente térmico del aire (calculado con las temperaturas medias diarias) entre los 85 y 650 msnm de la Serranía de Macuira es de  $0.91\text{ }^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$  (Figura 16). Este gradiente es bastante aproximado al valor del gradiente adiabático seco de  $1\text{ }^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$ . El gradiente térmico del suelo medido a  $-30\text{ cm}$  de profundidad fue de  $1.4\text{ }^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$ . Este valor es más parecido al valor del gradiente geométrico vertical de la aire en condiciones de atmósfera inestable ( $1.3\text{ }^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$ ) que al del valor del gradiente adiabático seco. El gradiente térmico del suelo de Macuira, fue más empinado que en montañas altas y masivas y que en crestas expuestas de sistemas montañosos grandes. En la Figura 17 se incluyen como base de comparación, los gradientes de temperatura del suelo en otras montañas tropicales.

Las velocidades del viento, son máximas en los filos y mínimas en las hondonadas, con valores medios para las laderas. En los filos, fueron medidas velocidades medias de  $1.6\text{ m/s}$  y máximas absolutas de  $4.2\text{ m/s}$ . En las hondonadas la velocidad media diurna fue de  $1.4\text{ m/s}$  y las mínimas absolutas de  $0.4\text{ m/s}$ . Durante la noche, las velocidades medias parecen aumentar. En un filo y durante un ciclo diario, la velocidad del viento pasó de  $4.9\text{ m/s}$  durante el día a  $5.4\text{ m/s}$  en horas de la noche.

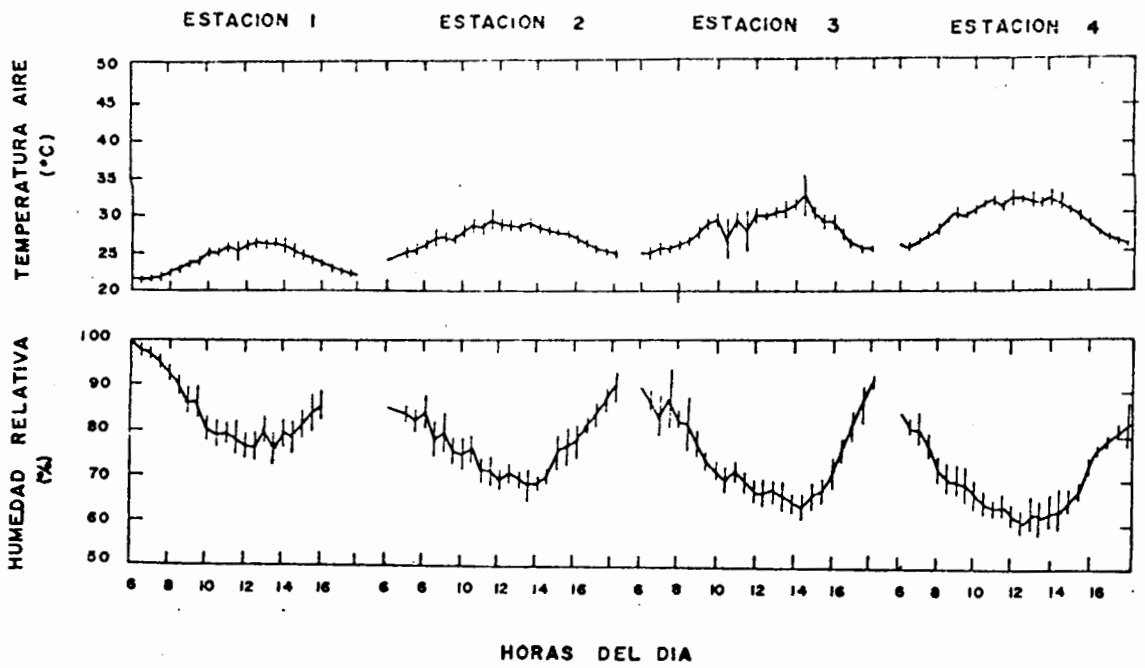


Figura 14 . Cursos diarios de temperatura del aire y humedad relativa en el gradiente altitudinal de la Serranía de Macuira. La estación 1 esta en el Bosque Enano Nublado (650msnm), la Estación 2 esta en el Bosque Seco Caducifolio (300msnm), La Estación 3 esta en el Bosque Seco Caducifolio (250msnm) y la Estación 4 esta en el Bosque Seco Espinoso (85msnm). La barra vertical representa +/- 1 error típico. Junio-Julio de 1984.

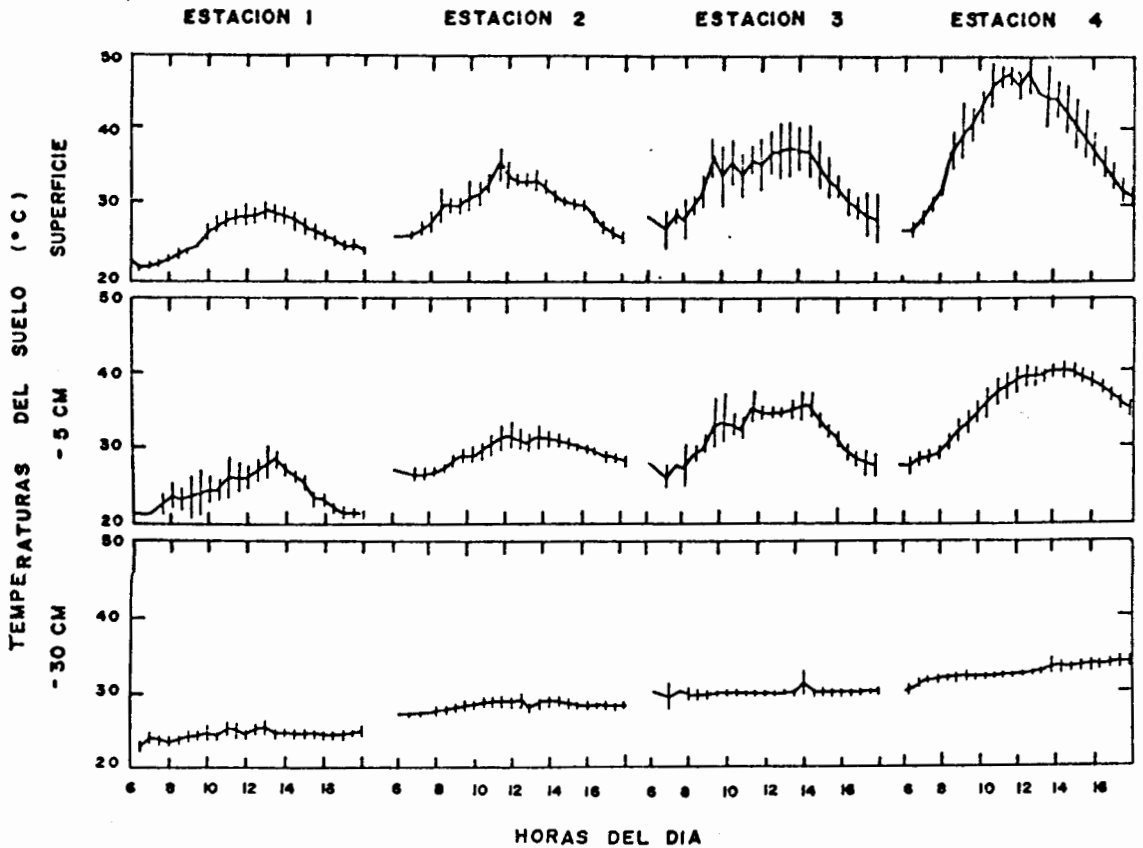


Figura 15 . Curso diario de temperaturas del suelo a diferentes profundidades del suelo en el gradiente altitudinal de la Serranía de Macuira. La Estación 1 está en el Bosque Enano Nublado (650msnm), la Estación 2 está en el Bosque Seco Caducifolio (300msnm), la Estación 3 esta en el Bosque Seco Caducifolio (250msnm) y la Estación 4 en el Bosque seco Espinoso (85msnm). La barra vertical representa +/- 1 error típico.

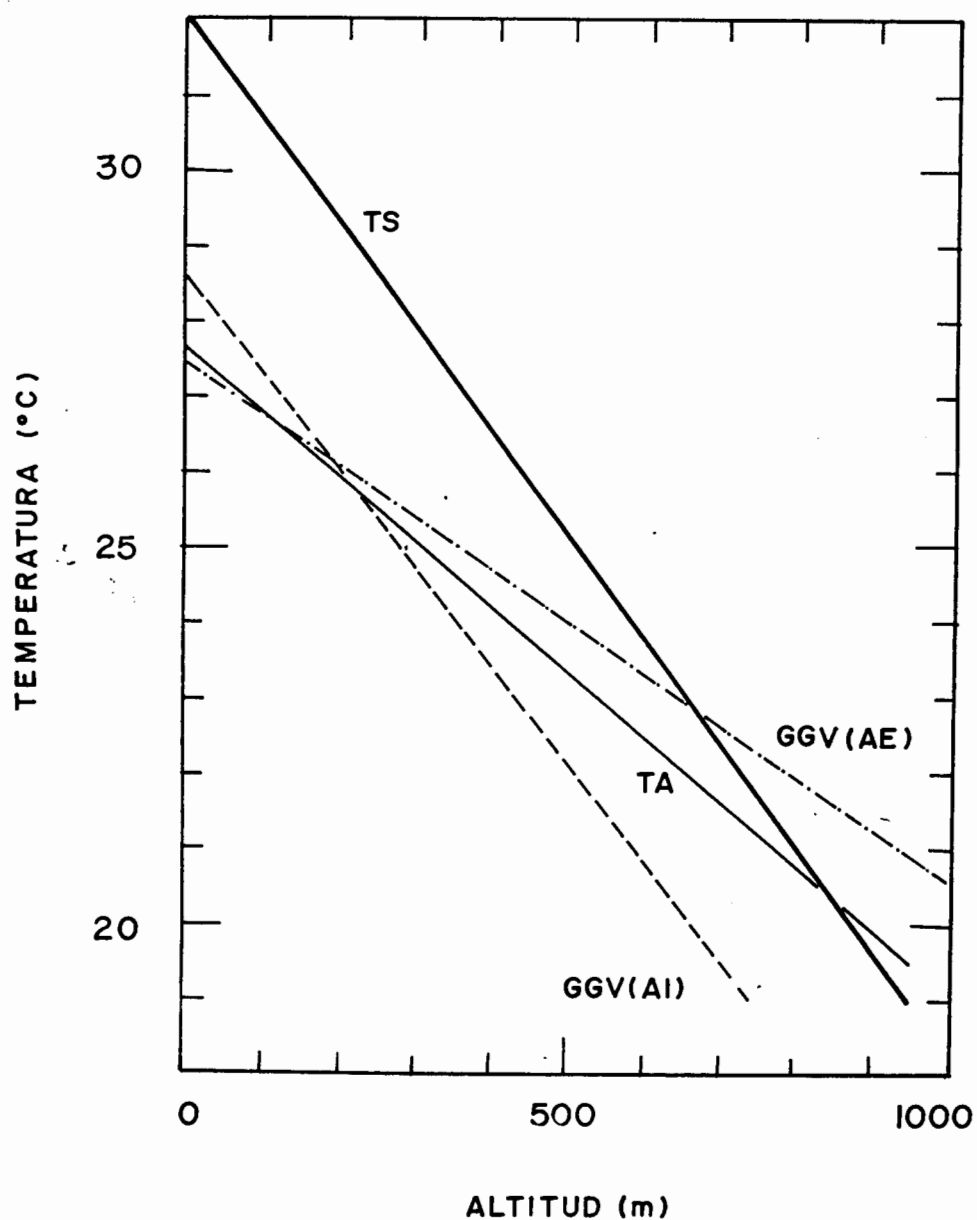


Figura 16 . Variaciones de la temperatura en función de la altitud. Temperatura de suelo a -30cm (TS) y temperatura del aire (TA) en Macuira. Gradiente Geometrico Vertical del aire en atmosfera estable (GGV(AE)) y gradiente geometrico vertical del aire en atmosfera inestable (GGV(AI)), tomados de Strahler, 1976.

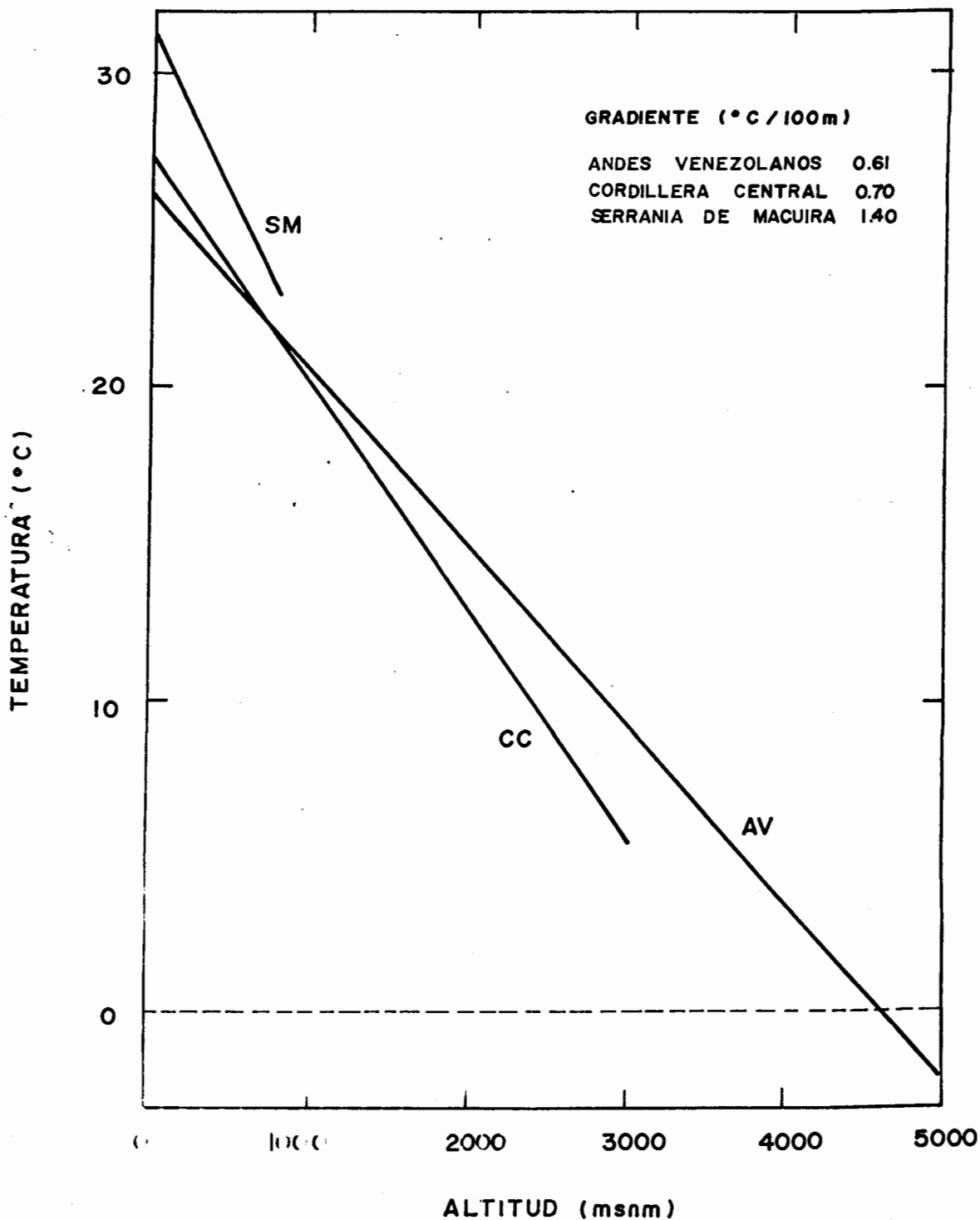


Figura 17 . Gradiente térmico del suelo en montañas tropicales. Andes de Venezuela (AV) y Cordillera de la Costa, República Dominicana (CC) en (Schubert,1982). Serrania de Macuira (SM). Las temperaturas del suelo estan tomadas a -30cm.

#### 4. DISCUSION

Las bajas precipitaciones, la persistencia de los alisios del noreste y la presencia de una nube de caracter independiente del clima regional sobre la Serranía de Macuira, son algunos de los caracteres mas relevantes del clima del área del Caribe Seco. Las precipitaciones son menores en Macuira y Santa Ana y tienden a aumentar hacia la Isla de Margarita. En esta ultima, aparece un segundo pico de precipitaciones.

Las condiciones climaticas en el BEN de la Serrania estan determinadas por el ritmo de la cobertura de nubes. Su desplazamiento, producto de los regimenes de radiación y temperatura, determina las fluctuaciones de las demas variables climáticas. Los pulsos de radiación generados por el paso de los cumulos, modifican en terminos de segundos las condiciones de humedad y temperatura. Las respuestas estomáticas a estos cambios rapidos en el deficit de presión de vapor, serán estudiados en el capitulo de relaciones hidricas (Capitulo 6). La variacion diaria en la posición vertical de la nube, tiene un doble efecto sobre el régimen hídrico del bosque nublado. Durante la noche, cuando la nube esta en su posición mas baja, la neblina proporciona una fuente importante de agua para el bosque, aspecto que sera estudiado en detalle en el capitulo 7. Durante las horas del dia, la nube se levanta sin disiparse completamente, atenuando parcialmente la radiación y aumentando las demandas de agua en relación a las horas de la noche. Las copas de los arboles en estos bosques y a diferencia de los arboles en los bosques nublados andinos, rara vez estan mojados durante el dia. Es decir, la disminucción de la transpiración debida a las condiciones de saturacion del aire o humedecimiento de las hojas, que es una de las hipotesis sugeridas para explicar el tamaño pequeño de los arboles del bosque nublados (Odum, 1970), es un fenomeno muy ocasional en estas montañas del Caribe.

Un segundo efecto de la cobertura de nubes sobre el BEN durante las horas del dia, es la disminucción de los niveles de radiación. Se ha propuesto que las bajas intensidades de luz, limitan la producción de fotosintatos y por lo tanto, un reducido aporte de metabolitos a la raiz para la absorcion activa de nutrientes (Grubb, 1977). La nube disminuye en un 53 % la carga de radiación sobre el BEN en relación a las tierras



bajas adyacentes. Esta disminución es mayor que la reportada para los bosques enanos nublados de Puerto Rico (Baynton, 1969). El enanismo de los arboles en el BEN no parecería ser causado por la simple disminución de los niveles de radiación solar, ya que al pie de la Serranía pueden recibirse intensidades de luz similares al BEN (figura 13) y sin embargo se encuentran arboles mucho mas altos. De otra parte, los niveles medios de radiación son bajos y sin embargo se presentan periodos donde las intensidades de luz son muy altas. En estos periodos, que en oportunidades pueden ser tan largos como una semana (figura 12) las limitaciones para el crecimiento de los arboles no serían los bajos niveles de radiación, sino las altas demandas evaporativas en un sistema donde los aportes de agua pueden ser limitados.

Se ha propuesto, que las elevadas velocidades del viento son las responsables del achaparramiento y de las deformaciones típicas de los arboles. (Howard, 1969) Esta hipótesis podría ser válida en las laderas y filos mas expuestos, pero no como explicación general. Las velocidades del viento en hondonadas son varias veces menores que en los filos y sin embargo los arboles tambien son pequeños.

¿Por que es tan empinado el gradiente de temperaturas del suelo en la Macuira? Es posible que las diferencias de humedad en los extremos del gradiente sea un factor importante, asi como la presencia de la nube sobre el bosque nublado. Las condiciones de mayor humedad en la parte alta de la montaña con relación al desierto, harían que las temperaturas fueran relativamente menores en esta parte de la Serranía. Además, la nube reduciría las temperaturas en la parte alta del gradiente altitudinal, mientras que el cielo despejado sobre las tierras adyacentes a la Serranía, permitirían el mayor calentamiento de la superficie del suelo. Un gradiente mayor de temperaturas en suelos que en aire, pudiera ser un factor importante en la formación de nubes mediante convección termica.

El gradiente térmico de los suelos es mas empinado en las montañas pequeñas y aisladas que en las grandes y masivas. Hasta hace poco (Grubb, 1971) se pensaba que los gradientes en estos dos tipos de montañas eran iguales y que la temperatura no jugaba un factor importante en la zonificación de bosques húmedos en montañas tropicales.

Aun cuando las temperaturas son mas empinadas en montañas pequeñas que en las grande, el gradiente en montañas pequeñas no es lo suficientemente empinado como para obtener temperaturas relativamente bajas a bajas altitudes. Por esta razón se podría descontar la temperatura como un factor de primer orden en la zonificación de bosques húmedos montanos.

## 5. CONCLUSIONES

1. En la Serranía de la Macuira, Cerro Santa Ana y Cerro Copey, las precipitaciones de caracter sinóptico estan concentradas en un periodo de tres a cuatro meses. Las precipitaciones son menores en Macuira y Santa Ana y tienden a aumentar hacia la Isla de Margarita. Durante el resto del año, las fuentes de humedad en las partes mas altas de las montañas, dependen de las modificaciones climaticas inducidas por los pequenos sistemas montañosos.
2. El clima en la parte alta de la Serrania de la Macuira, asi como tambien en Santa Ana y Copey, se caracteriza por la presencia de un pequeño sistema de nubes. Durante el dia las nubes permanecen por encima de los picos mas altos de la Serania y disminuye parcialmente la temperatura, los niveles de radiación y demandas evaporativas con relación a la parte baja de la montaña. Durante la noche, las nubes se ponen en contacto con la Serranía y són la fuente principal de humedad para los bosques de la parte alta de la montaña. Esto sera documentado en el capítulo 7.
3. El sistema de nubes sobre la Macuira puede disciparse por periodos de hasta 7 dias. Estos periodos de baja humedad combinados con escasos aportes de neblina durante la noche, pueden estar limitando la disponibilidad de agua para las plantas de los bosques húmedos de estas montañas.
4. El gradiente térmico del suelo en Macuira, es mas empinado que lo reportado para otras montañas mas altas y masivas del tropico. Este gradiente mayor, puede ser el resultado de menor radiacion y mayor humedad en la parte alta de la montaña con relación a las tierras bajas adyacentes.

## CAPITULO 3

## CAPITULO 3

### SUELOS EN LOS BOSQUES ENANOS NUBLADOS DEL SUR DEL CARIBE Y LOS ANDES DE VENEZUELA

1. <u>INTRODUCCION</u> . . . . .	52
2. <u>MATERIALES Y METODOS</u> . . . . .	53
3. <u>RESULTADOS</u> . . . . .	53
3.1. <u>ANALISIS MINERALOGICO DE LOS SUELOS DE MACUIRA</u> . . . . .	53
3.2. <u>ANALISIS FISICOQUIMICOS</u> . . . . .	55
3.2.1. <u>BEN de los Andes y el Caribe</u> . . . . .	55
3.2.2. <u>Gradiente altitudinal de la Macuira</u> . . . . .	58
4. <u>DISCUSION</u> . . . . .	58
4.1. <u>PEDOGENESIS EN EL BOSQUE ENANO NUBLADO DE MACUIRA</u> . . . . .	58
4.2. <u>MATERIA ORGANICA Y RELACION CARBONO/NITROGENO</u> . . . . .	60
4.2.1. <u>BEN de los Andes y el Caribe</u> . . . . .	60
4.2.2. <u>Gradiente altitudinal de la Macuira</u> . . . . .	62
4.3. <u>PROPIEDADES QUIMICAS</u> . . . . .	62
4.3.1. <u>BEN de los Andes y el Caribe</u> . . . . .	62
4.3.2. <u>Gradiente altitudinal de la Macuira</u> . . . . .	63
4.4. <u>COMPARACION CON OTROS SUELOS DE BOSQUES NUBLADOS</u> . . . . .	64
5. <u>CONCLUSIONES</u> . . . . .	65

## 1. INTRODUCCION

Para explicar el tamaño pequeño de los arboles en bosques montanos, Edwards (1977) ha sugerido que bajo condiciones de persistente neblina, las tasas de descomposición y mineralización de la hojarasca se ven disminuidas, dejando mucho del Nitrogeno y Fosforo en forma no disponible para las plantas. De esta forma, los meristemos ven reducido su suministro de nutrientes y de ahí la disminución del tamaño de los arboles. Esta y algunas otras hipótesis sobre limitantes edáficos para el desarrollo de los arboles en los Bosques Nublados, han sido desarrolladas utilizando como modelo, bosques y suelos formados a grandes altitudes donde las temperaturas son bajas y las condiciones de humedad muy altas. Sin embargo, poco se sabe de la naturaleza de los suelos y los bosques en montañas pequeñas del Caribe donde las temperaturas son relativamente mas altas y las precipitaciones son escasas.

En este capítulo se estudian los suelos de bosques nublados en pequeñas montañas del Caribe y los Andes de Venezuela. Esta comparación puede ser considerada como un experimento natural, donde bosques fisionómicamente similares crecen en suelos formados bajo regimenes diferentes de precipitación y temperatura. La comparación ayudara a comprender cuales de las condiciones edáficas, ejercen un mayor control sobre el desarrollo de los arboles en los BEN.

Además de esta comparación, se estudian los contenidos de nutrientes en suelos de los bosques nublado y seco caducifolio de la Serranía de la Macuira. En esta montaña, el BEN y el BSC crecen a lo largo de un pequeño gradiente altitudinal donde el material parental de los suelos no cambia sustancialmente y la disminución de la temperatura con la altura es muy pequeña. La mas grande diferencia entre la parte alta y baja de la montaña es la cobertura de nubes a partir de los 550 msnm. Este sistema se presenta como un experimento natural donde es posible conocer algunos de los efectos de la cobertura de nubes sobre las propiedades físicas y químicas de los suelos sin los efectos de las bajas temperaturas que estan asociadas a los bosques montanos de gran altitud, como el del Zumbador.

## 2. MATERIALES Y METODOS

En cada uno de los BEN estudiados, fueron abiertas dos calicatas para describir los perfiles de suelo y tomar muestras para análisis de nutrientes. Los perfiles fueron excavados en posiciones contrastantes del relieve (laderas y hondonadas), hasta la profundidad efectiva de enraizamiento que generalmente no paso de los 30 cm de profundidad.

Las descripciones de los perfiles fue realizada utilizando la metodología propuesta por FAO (1977) y la descripción de colores mediante una Tabla Munsell. De cada uno de los horizontes, fue tomada una muestra de aproximadamente 1 kg para análisis fisicoquímico. En estas muestras, fueron medidos el pH (1:1), las bases intercambiables (Ca, Mg, K, Na en meq/100g), capacidad de Intercambio cationico (meq/100g), Porcentajes de saturación (Ca, Mg, K), fosforo (ppm), aluminio (meq./100g), Carbono y Nitrogeno (%) así como la relación C/N. Para las determinaciones de textura, se hicieron pruebas al tacto y análisis de laboratorio. Todos los análisis fueron realizados en el Laboratorio de Suelos del Instituto Geografico Agustín Codazzi (Bogota). Los métodos estan descritos en IGAC (1972). Para la determinación de la pérdida de peso por incineración, fueron tomados 100 g de suelo y llevados a la estufa a 375 °C por 48 h. Para los suelos del BEN de Macuira, se hizo además un análisis mineralógico de arenas y arcillas por medio de difracción de rayos X.

Las propiedades fisicoquímicas de los suelos fueron evaluadas mediante los criterios de interpretación de análisis de suelos del IVIC y del Instituto Geografico Agustín Codazzi. En la tabla 10 del apendice B estan resumidos los criterios de interpretación para los análisis fisicoquímicos de los suelos.

## 3. RESULTADOS

### 3.1. ANALISIS MINERALOGICO DE LOS SUELOS DE MACUIRA

En los suelos del BEN de Macuira, aparece una discontinuidad entre los dos primeros horizontes (Tabla 6). Bajo el primer horizonte, de 20 cm de espesor y formado por bloques subangulares y de textura franco

TABLA N<sup>o</sup> 6 Perfil 1 del suelo del BEN de Macuina

Fecha: 23/06/84

Descrito por: J.Cavelier y P.Botero.

Localidad: Serranía de la Macuina, Nazareth, Dept. de la Guajira, Altura: 750mnm. Cuenca alta de la Quebrada Maponito.

Vegetación natural: Bosque Enano Nublado.

Material Parental: Esquistos hornblendicos y Nera de la Formación Macuina.

Fisiografía: Laderas erosionales, pendiente del 55%. Exposición Noreste.

Erosión acelerada: No evidente.

Permeabilidad: Rápida a moderada.

Drenaje: Clase 4, bien drenado

Profundidad capa freática: Desconocida; sin influencia en el perfil.

Humedad en el perfil: En las mañanas aparecen húmedos los primeros 2 a 5 cm del perfil. Al término del día el perfil está igualmente "seco". (vease acápite Agua del Suelo)

Piedras en la superficie: Sin piedras o muy pocas.

Presencia de sales o alcalis: Ninguna

Distribución de raíces: El 100% de las raíces de tanto de absorción como de soporte, están en el primer horizonte (0-20cm).

DESCRIPCION DEL PERFIL

A00 1 a 2cms.

.1m+20

Capa L (hojarasca), irregularmente distribuida; acumulaciones en áreas concavas; Capa F (fragmentación) muy delgada o no existe.

.1m-20

A 0 - 20cm

.1m+20

Pardo amarillento (10YR5/4) en seco, pardo grisáceo muy oscuro (10YR3/2) en húmedo; Textura al tacto: franco arcilloso a arcilloso; bloques subangulares, moderados a fuertes, finos y medios; muy adherente, plástico; Abundantes raíces de muy finas a gruesas; límite brusco, plano. Pérdida de peso por incineración (375 c/48h) = 4.1%; pH=4.8; (muestra # Mc 101).

.1m-20

2c 20 - 37cm

.1m+20

Gris parduzco claro (10YR 6/2) en seco, pardo oscuro (10YR 3/3) en húmedo; Textura al tacto: gravilloso; suelto; no adherente, no plástico; más del 95% son granos de cuarzo subredondeados y subangulares, con algunas micas y granos de minerales negros, más del 90% del tamaño de gravilla; presencia de lombrices; muy pocas raíces finas y muy finas; límite neto, plano. Pérdida de peso por incineración (375 c/48h) = 1.1%; pH=5.5; Muestra # mc 102.

.1m-20

3C 37 - 60cm

.1m+20

Pardo fuerte (7.5YR 5/6) en seco, pardo amarillento (10YR 5/4) en húmedo; Textura al tacto: franco arcilloso; ligeramente adherente y ligeramente plástico; saprolita: material muy meteorizado que pierde fácilmente la estructura bajo presión con los dedos; No hay raíces de ninguna clase; pH=4.7; (muestra # mc103).

.1m-20

arcillo-arenoso, hay un horizonte suelto y graviloso, donde mas del 95% del material son granos de cuarzo del tamaño de gravillas. Este horizonte podria ser considerado un pavimento del desierto formado por la acción eólica durante un periodo mucho mas seco que el actual (Ochsenius, 1981).

En la tabla 7, se presentan los resultados del analisis mineralogico de los tres primeros horizontes del suelo del BEN de Macuira. Los resultados de estos analisis muestran que:

En la fracción arcilla, la kaolinita es el mineral dominante en los dos horizontes en proporciones de mas de un 50%. Los contenidos de cuarzo son del 5% y el 15% en el primer y segundo horizonte respectivamente. Las micas estan presentes en el horizonte A entre un 15% y un 30% y estan presentes en el horizonte 2c entre un 5% y un 15%. Las hidromicas, ausentes en el primer horizonte, estan presentes en el segundo horizonte entre un 5% y 15%.

En la fracción arena, las diferencias mas notables estan en los minerales livianos que son los mas susceptibles de ser movidos por el viento. El cuarzo es dos veces mas abundante en el primero que en el segundo horizonte, mientras que las micas estan 2.6 veces mas concentradas en el Horizonte 2c que en el A.

### 3.2. ANALISIS FISICOQUIMICOS

En las tablas 1 a 9 del apendice B, estan las descripciones de los perfiles de suelos estudiados en los Bosques Enanos Nublados de Macuira, Santa Ana, Copey y el Zumbador y a 250 y 650 msnm en el gradiente altitudinal de la Serranía de Macuira.

#### 3.2.1 BEN de los Andes y el Caribe

Existen diferencias claras entre la composición fisicoquímica de los suelos de los BEN de los Andes y el Caribe (Tabla 8). Dos de las diferencias mas contrastantes entre los suelos estudiados son el contenido de materia orgánica y la acidez. Los suelos andinos tienen un contenido de Materia Orgánica mucho mayor que los suelos de Macuira, Santa Ana Y Copey. En las montañas del Caribe el pH varia de 4.8 a 6.4,



TABLA N° 7. Composición mineralógica de arcillas y arenas de los suelos del BEN de Macuira. (1) mayor del 50% ; (2) 15-30% ; (3) 5-15%, Trazas (t)

COMPOSICION DE ARCILLAS			
MINERALES	HORIZONTES		
	A	2C	3C
Cuarzo	3	3	0
MICAS	2	3	3
HIDROMICAS	0	3	3
KAOLINITA	1	1	1

COMPOSICION DE ARENAS			
M. DENSOS	HORIZONTES		
	A	2C	3C
Opacos	72%	67%	63%
Turmalina	12%	11%	17%
Alterados	16%	22%	20%
Zircón	+	+	+
M. LIVIANOS			
Cuarzo	68%	34%	50%
Micas	18%	47%	35%
Alterados	14%	18%	15%
Fitolitos	+	1%	+

**TABLA N° 8. Propiedades químicas del suelo de los Bosques Enanos Nublados de Macuira, Santa Ana, Copey y el Zumbador. Para cada horizonte se presentan el pH, el porcentaje de carbono (C) y nitrógeno (N), la relación carbono/nitrógeno (C/N), concentración de bases intercambiables, bases totales (BT), capacidad de intercambio catiónico (CIC) en meq/100g y concentraciones de fósforo (P) en ppm y aluminio (AL) en me./100g.**

BOSQUE	PER. HOR.	pH	Bases Intercambiables (%)			Bases Intercambiables (meq/100g)							P	AL
			C	N	C/N	Ca	Mg	K	Na	BT	CIC			
MACUIRA (750m)	1 A	4.8	1.8	0.26	6.7	2.0	2.4	0.3	0.9	5.6	13.2	2	1.3	
	2C	5.5	0.5	-	1.5	2.7	0.2	0.9	5.3	7.9	6	0.2		
	3C	4.7	0.3	-	0.9	2.1	0.1	0.2	3.2	8.9	2	2.4		
2	A	5.9	1.4	0.22	6.3	4.8	3.2	1.1	0.7	9.8	13.9	4	-	
	2C	6.3	0.4	-	2.5	3.6	0.7	0.4	7.2	9.9	2	-		
	3C	6.3	0.2	-	7.9	4.8	0.2	0.5	13.4	10.8	6	-		
SANTA ANA (700m)	1 A1	6.4	2.5	0.29	8.6	9.3	4.9	0.6	0.9	15.7	17.9	7	-	
	C1	6.1	-	-	1.8	0.8	0.1	0.3	3.0	4.6	2	-		
	A1B	5.9	-	-	2.4	0.8	0.1	0.4	3.7	5.6	4	-		
	C2	5.9	-	-	0.6	0.4	0.1	0.3	1.4	3.6	2	-		
2	A	4.5	4.3	0.48	8.9	4.1	2.4	0.6	1.7	8.8	19.6	4	0.5	
	B	4.4	-	-	1.8	0.6	0.2	1.3	3.9	11.3	1	1.0		
	C	4.7	-	-	0.8	0.4	0.2	0.7	2.1	19.0	8	2.4		
COPEY (850m)	1 A1	5.2	2.3	0.28	8.2	1.6	2.5	0.2	0.3	4.6	17.1	6	9.2	
	2 A1	5.0	2.5	0.21	11.9	1.4	1.6	0.1	0.2	3.3	14.3	6	1.1	
ZUMBADOR (3700m)	1 A	3.1	20.6	1.10	20.5	0.4	0.2	0.6	0.3	1.4	84.4	31	6.9	
	2 A	3.0	20.5	0.70	29.3	0.4	0.2	0.4	0.3	1.3	80.0	28	7.5	

mientras que en el Zumbador el pH es de 3.0. Otras de las diferencias entre los dos grupos de suelos son:

1. En el Zumbador, el contenido de fósforo disponible (Bray II) y nitrógeno total es mucho más alto que en los suelos de las montañas del Caribe.
2. El contenido de bases intercambiables es medio en los suelos del Caribe y muy bajo en los suelos del Zumbador.
3. El aluminio está en bajas concentraciones en los suelos de Macuira, Santa Ana y Copey, pero está en grandes cantidades en el Zumbador.
4. La Capacidad de intercambio catiónico es muy alta en el Zumbador y normal en los suelos de las montañas del Caribe. Esta diferencia se debe a los altos contenidos de materia orgánica de los suelos andinos.

### 3.2.2. Gradiente altitudinal de la Macuira

A lo largo del gradiente altitudinal de la Macuira, entre los 250 y los 650 msnm, hay una serie de cambios en las propiedades físicas y químicas de los suelos. Hay un aumento de los contenidos de Carbono, Nitrógeno y Sodio, y una disminución del Calcio y el Magnesio (Tabla 9). Los contenidos de Fósforo y Potasio son iguales en los dos sitios, mientras que el aluminio es 6.5 veces más abundante en el BEN que en el BSC. (6.5 ppm vs 0.2 ppm).

## 4. DISCUSION

### 4.1. PEDOGENESIS EN EL BOSQUE ENANO NUBLADO DE MACUIRA

La discontinuidad entre los dos primeros horizontes de los suelos del BEN de Macuira podría ser explicada por la existencia de un pavimento del desierto. Sobre el horizonte graviloso se debieron depositar nuevos materiales, principalmente limos, a través del agua y el aire que llegan movidos por los alisios del noreste.

TABLA N° 9. Propiedades químicas de los suelos del Bosque Enano Nublado (BEN) y el bosque seco caducifolio (BSC) en la Serranía de Macuira. Se presentan las cantidades de carbono (C), nitrógeno total (N), relación C/N, bases totales (BT), capacidad de intercambio catiónico (CIC) en me /100 g, fósforo (P) en ppm y aluminio (AL) en me /100 g.

BOSQUE	PERF.	HOR.	pH	C	N	C/N	BASES INTERCAMBIABLES					CIC	P	AL
							Ca	Mg	K	Na	BT			
				(%)	(%)	(meg/100g)								
BEN (750m)	1	A	4.8	1.8	0.26	6.7	2.0	2.4	0.3	0.9	5.6	13.2	2	1.3
BSC (250m)	1	AI	5.6	0.7	0.13	5.0	4.0	3.4	0.5	0.5	7.5	11.7	2	0.3

Algunos de los resultados de los análisis fisicoquímicos y mineralógicos apoyan esta hipótesis sobre el origen eólico de los suelos, mientras que otros resultados parecen no confirmar este origen.

1. Lo redondeado y homogéneo de los granos de cuarzo, así como su distribución en diferentes posiciones del relieve (laderas y hondonadas), son características típicas de los procesos eólicos.
2. Los altos contenidos de Kaolinita, son reflejo de un fuerte proceso de meteorización. Esto podrían considerarse como resultado de la pedogénesis local en periodos húmedos posteriores a la formación del pavimento del desierto.
3. Los contenidos de sedimentos en el agua de neblina, pueden llegar a ser de 0.22 g/l. Estos sedimentos podrían haber sido levantados desde las tierras bajas adyacentes por los alisios del Noroeste y servir junto con los cristales de NaCl, como núcleos de condensación de la neblina.
4. Con excepción de las arenas livianas, la discontinuidad litológica entre los dos horizontes, no es clara. Es posible que las arcillas y demás partículas pequeñas, hayan migrado entre los intersticios de las gravillas. De esta forma, si existieran diferencias mineralógicas entre los dos horizontes, estas están hoy enmascaradas.

Con estos resultados no es posible confirmar o rechazar la existencia del pavimento del desierto en los suelos de Macuira.

#### 4.2. MATERIA ORGÁNICA Y RELACION CARBONO/NITROGENO.

##### 4.2.1 BEN de los Andes y el Caribe

Las diferencias más notables entre los suelos de las montañas del Caribe y los Andes, son los contenidos de materia orgánica y la relación carbono/nitrogeno (C/N). En los suelos del bosque del Zumbador, el cociente C/N es 3 veces mayor que en los suelos de los bosques del Caribe. Este alto valor de la relación C/N en los suelos andinos, puede

ser explicado por el tipo de los aportes de hojas, las condiciones hídricas y térmicas así como la textura y el pH del suelo.

En el bosque del Zumbador, 7 de 8 especies son acidificadoras, es decir, que tienen en sus hojas relaciones C/N mayores de 50 y solo una especie es intermedia, es decir, con C/N entre 25 y 50. No hay especies mejoradoras (C/N < 25). Estos aportes de hojas, en combinación con suelos arenosos, bajas temperaturas y los elevados contenidos de agua del suelo, dan como resultado la acumulación de materia orgánica y la formación de un suelo con un horizonte hístico. En este tipo de suelo, la baja temperatura y la elevada humedad, disminuyen las tasas de descomposición de la materia orgánica y la mineralización de los elementos químicos. La actividad biológica está dominada por hongos, los que proporcionan al suelo su textura fibrosa. El nitrógeno total, que aparece en concentraciones altas en los análisis físicoquímicos, parece estar retenido en las hifas de los hongos y en los complejos de taninos y proteínas que se originan por la riqueza de polifenoles y el déficit de bases en la hojarasca de especies acidificadoras.

En los bosques del Caribe y los Andes, los aportes de hojas son similares en la razón C/N, pero las condiciones de temperatura y texturas del suelo durante el proceso de descomposición son muy diferentes. En los bosques de Macuira, Santa Ana y Copey, se presentan texturas más arcillosas, indispensables para la formación de un suelo con un horizonte úmbrico. Las mayores temperaturas en los BEN del área del Caribe en comparación con el bosque del Zumbador, permite la actividad de bacterias y de lombrices los que promueven la formación de complejos organominerales.

Ya que las diferencias de temperatura entre las montañas pequeñas y grandes son más grandes que las diferencias en los contenidos de agua y en las cantidades de nitrógeno en las hojas de los árboles más abundantes en estos dos tipos de bosques, es posible que la acumulación de materia orgánica en los bosques andinos este determinado principalmente por las bajas temperaturas y en menor grado por la textura y la humedad del suelo.

Esta diferencia en la relación C/N de suelos en bosques fisiológicamente similares, están apuntando hacia diferencias

sustanciales en el ciclado de nutrientes en los dos tipos de bosques, diferencias que deben ser estudiados adecuadamente. Al parecer, las tasas de descomposición y mineralización en los BEN del Caribe son significativamente mayores que en los bosques Andinos como el del Zumbador.

#### 4.2.2 Gradiente altitudinal de la Macuira

Los cambios en las condiciones fisicoquímicas de los suelos en el gradiente altitudinal de Macuira, son principalmente el resultado de los cambios en el régimen de humedad. Entre los 25 msnm y los 650 msnm, se observa un aumento en los contenidos de Carbono y Nitrogeno en los suelos, no así del cociente C/N, el cual permanece constante. Este resultado muestra que la acumulación de materia orgánica también ocurre en los BEN de las montañas del Caribe pero en proporciones muchísimo menores que en los suelos andinos. En Macuira, Santa Ana y Copey la descomposición y mineralización de la materia orgánica debe estar siendo facilitada por las temperaturas relativamente altas, el pH moderado y la gran actividad de lombrices en el suelo.

### 4.3. PROPIEDADES QUÍMICAS.

#### 4.3.1 BEN de los Andes y el Caribe

En los suelos del Zumbador, la extremada acidez parece estar relacionada con el elevado contenido de Materia Orgánica. Los resultados sugieren que el fósforo en los suelos del Zumbador está en concentraciones medias. Sin embargo es posible que las cantidades realmente disponibles para las plantas sean menores debido a que la extremada acidez de los suelos puede inmovilizar parte de este fósforo precipitándolo como fosfato de aluminio o hierro (Duchafour, 1975).

Aun cuando la CIC es muy alta en los suelos andinos, los sitios de intercambio están ocupados por Hidrógeno y Aluminio y no por las bases intercambiables. La ausencia de estas bases es posible explicarla por el intenso lavado a que son sometidos estos suelos (capítulo 8), a la naturaleza del material parental (areniscas) y esto conduce a una "dilución" de los nutrientes por la presencia de abundante materia orgánica con una alta capacidad de intercambio catiónico.

En los bosques del Caribe, el contenido de materia orgánica no genera en el suelo una extremada acidez. En estos suelos, las concentraciones de Fosforo disponible son muy bajas, lo que contrasta con la concentración de este elemento en los suelos del Zumbador. La CIC en los suelos de los BEN del Caribe presenta niveles medios, no estando ocupada por Aluminio o Hidrogeno.

En resumen: Los suelos del BEN del Zumbador tienen pequeñas concentraciones de bases intercambiables. El nitrógeno total es alto. Sin embargo, la alta relación C/N indica que las cantidades realmente disponibles de este elemento sean mucho menores. El Fosforo está en concentraciones medias pero su disponibilidad puede ser menor debido al bajo pH del suelo o a la forma de extracción en el laboratorio. Los suelos de las montañas del Caribe parecen tener suministros normales de bases y nitrógeno, no así de fósforo. La altas CIC de los suelos andinos puede ser atribuida a los elevados contenidos de materia orgánica.

#### 4.3.2. Gradiente altitudinal de la Macuira

Los contenidos de Fosforo y Potasio son iguales entre los suelos del BEN y el BSC. El lavado del suelo en el BEN produce una disminución del contenido de calcio lo que genera un aumento de la acidez y esto a su vez, un aumento de la solubilización del aluminio.

El incremento de la concentración de Sodio en el suelo, puede ser explicado por los aportes de cristales de NaCl que sirven como núcleos de condensación a las gotas de agua, que luego son incorporadas al sistema mediante la intercepción de agua de neblina (Capítulo 7).

Los resultados del estudio del gradiente de la Macuira muestran que algunos de los procesos que ocurren en los suelos andinos, como son la disminución del contenido de Calcio y el aumento de la acidez de los suelos, así como la acumulación de carbono en los suelos, también se presentan en las montañas del Caribe pero en mucha menor magnitud.



#### 4.4. COMPARACION CON OTROS SUELOS DE BOSQUES NUBLADOS TROPICALES

Como base de comparación entre los suelos de los BEN del area del Caribe y el Zumbador, seran utilizados los estudios de suelos de los bosques montanos altos de Jamaica (Tanner, 1977).

Los suelos en los BEN de Macuira, Santa Ana y Copey tienen relaciones C/N y contenidos materia orgánica y Nitrogeno muchísimo menores que los suelos de los bosques de Jamaica. La capacidad de intercambio catiónico es hasta 5 veces superior en los bosques de Jamaica que en los del Caribe, pero sin embargo, las bases totales tienen concentraciones similares en todos estos tipos de bosques. De otra parte, la saturación de bases es 3.5 veces mas alta en los suelos de los BEN que en los suelos de los bosques de Jamaica. Los altos valores de la capacidad de intercambio cationico sin un aumento de las bases totales, puede ser interpretado como el producto de una mayor cantidad de materia orgánica parcialmente descompuesta y no de una mayor cantidad de minerales de arcilla.

Los suelos de los BEN del area del Caribe tienen valores promedios de pH. de 4.5 que son aproximadamente iguales que los suelos de las montañas de Jamaica con excepción de los bosques sobre suelos Mor y el Bosque del Zumbador donde el pH es de 3.0.

Se ha sugerido que en Jamaica el bosque montano sobre suelos Mor, donde los arboles miden de 5 a 7 m, esta limitado principalmente por el muy bajo pH de sus suelos (2.8 - 3.5). El bosque sobre suelos Mull, con arboles entre 8 y 15 m, esta limitado en relacion al bosque de dosel abierto (Gap forest), donde los arboles entre 12 y 18m, por una menor circulacion de nutrientes (Tanner, 1977). El Bosque sobre laderas humedas (Wet Slope Forest), muy parecido a bosque sobre suelos Mull, esta limitado principalmente por suelos poco profundos en laderas empinadas (Tanner, 1977).

El bosque del Zumbador estaría limitado desde el punto de vista de los suelos en primer termino por el pH bajo (3.0) y en segundo termino por la baja concentración de todas las bases intercambiables. La acidez de los suelos tendria efectos directos e indirectos sobre el metabolismo de las plantas, como son la inhibición del crecimiento de raices

(Matsumoto,1980),la interferencia de la fosforilación oxidativa (Clarkson,1966) y la precipitación de Calcio en los alrededores de las raíces (Clarkson,1971). Estos y otro efectos del pH bajo sobre el crecimiento de la vegetacion han sido resumidos recientemente por Cuenca, et.al (1986)

Los bosques del Caribe estarían menos limitados por las condiciones de acidez y mas probablemente por las bajas concentraciones de Fosforo y Calcio en los suelos. Un posible efecto de la baja concentracion de Fosforo sobre los niveles de Nitrogeno foliar es discutido en el capitulo siguiente, donde se analizan en forma conjunta las concentraciones de nutrientes en hojas y suelos de los BEN.

Los BEN tienen severas limitaciones desde el punto de vista edafico. Sin embargo, la marcada disminucion del tamaño de los arboles en los BEN en particular los de Macuira, Santa Ana y Copey en relacion a otros bosques montanos tropicales donde los arboles son mas latos, no pareciera ser el resultado un mayor empobrecimiento de las propiedades fisicoquímicas de los suelos.

## 5. CONCLUSIONES

1. La disminución del tamaño de los arboles de los BEN en relación a otros bosques montanos tropicales no parece ser el resultado de un mayor empobrecimiento de los suelos.
2. A diferencia de los bosques montanos de Jamaica y el Zumbador en los Andes de Venezuela, en Macuira, Santa Ana y Copey los BEN crecen en suelos donde no hay acumulación de materia orgánica. En estos bosques, las limitaciones de nutrientes parecen estar determinadas por las bajas concentraciones en los suelos, en particular de Fosforo y Calcio, y no el resultado de la acumulacion de nutrientes no disponibles en la materia organica parcialmente descompuesta.
3. En terminos fisicoquímicos, las únicas características en común entre los suelos de los bosques del Caribe y los Andes son las bajas concentraciones de calcio y la acidez de los suelos, la cual es mucho mayor en el bosque del Zumbador. La diferencia más notable entre los dos tipos de suelos, esta en los contenidos de

Materia Orgánica. En el Zumbador, la materia orgánica esta relacionada con una elevada CIC y un pH muy bajo en los suelos.

4. Las concentraciones de Calcio son superiores en los suelos de los BEN del Caribe que en los suelos del BEN del Zumbador. Sin embargo la disponibilidad de este elemento para las plantas, medida desde el punto de vista agronomico, es baja en los dos tipos de suelos.
5. Las concentraciones de Sodio en los suelos de los BEN del Caribe son altos y pueden ser explicados por los aportes diarios de este elemento a traves de la intercepción de agua de neblina en las cercanías del mar. El Sodio, junto con el Magnesio, estan en bajas concentraciones en los suelos del Zumbador
6. Con la información de los analisis mineralogicos, no es posible confirmar la existencia de un pavimento del desierto bajo el suelo del BEN de Macuira.

## CAPITULO 4

## CAPITULO 4

### CONTENIDO DE NUTRIENTES EN SUELOS Y HOJAS DE ESPECIES ARBOREAS DE BOSQUES ENANOS NUBLADOS

1. <u>INTRODUCCION</u> . . . . .	68
2. <u>MATERIALES Y METODOS</u> . . . . .	68
2.1. <u>ANALISIS DE NUTRIENTES</u> . . . . .	69
2.1.1. <u>Nutrientes del suelo</u> . . . . .	69
2.1.2. <u>Nutrientes foliares</u> . . . . .	69
3. <u>RESULTADOS</u> . . . . .	70
3.1. <u>NUTRIENTES DEL SUELO</u> . . . . .	70
3.1.1. <u>Bosques Enanos Nublados del Caribe y los Andes</u> . . . . .	70
3.1.2. <u>BEN y Bosque Seco Caducifolio de Macuira</u> . . . . .	70
3.2. <u>NUTRIENTES FOLIARES</u> . . . . .	70
3.2.1. <u>BEN y BSC en Macuira</u> . . . . .	73
4. <u>DISCUSION</u> . . . . .	73
4.1. <u>UNIDADES DE CONCENTRACION</u> . . . . .	73
4.2. <u>NUTRIENTES FOLIARES</u> . . . . .	77
4.2.1. <u>BEN del Caribe y los Andes</u> . . . . .	77
4.2.1.1. <u>Magnesio y Aluminio</u> . . . . .	78
4.3. <u>COMPARACION CON OTROS BOSQUES MONTANOS Y DE TIERRAS BAJAS TROPICALES</u> . . . . .	79
5. <u>CONCLUSIONES</u> . . . . .	83

## 1. INTRODUCCION

En este capítulo se analizan los contenidos de nutrientes en suelos y hojas de los árboles más abundantes en los BEN de las montañas del Caribe y el Zumbador. Con esta información se tratará de dar respuesta a las siguientes preguntas:

1. Es el enanismo el resultado de limitaciones en la disponibilidad de nutriente? ¿Es el enanismo en los BEN del Caribe y los Andes el resultado de limitaciones similares o existen otros factores limitantes que producen resultados iguales?
2. ¿Es el enanismo en los BEN, el resultado de bajas concentraciones de ciertos nutrientes en suelos y hojas? ¿Como se comparan los niveles de nutrientes foliares entre especies de los BEN y los bosques montanos húmedos en general?

Para intentar contestar estas preguntas, se compararon los contenidos de nutrientes entre los bosques Enanos Nublados del Caribe (Macuira, Paraguana y Copey) y los Andes (Zumbador) así como entre los BEN en general y los bosques húmedos montanos y de tierras bajas tropicales. Además se estudian los contenidos de nutrientes en suelos y hojas de las especies siempreverdes de los bosques nublado y seco caducifolio de Macuira.

## 2. MATERIALES Y METODOS

Se estudiaron las concentraciones de Nitrógeno, Fósforo, Potasio, Calcio, Magnesio, Manganeso, Sodio y Aluminio en hojas de 24 especies arbóreas de los BEN. Además se estudiaron las concentraciones de estos nutrientes en 7 especies siempreverdes del Bosque Seco Caducifolio de la Serranía de Macuira.

Con el objeto de establecer algunas relaciones entre los contenidos de nutrientes en hojas y suelos, se estudiaron las concentraciones de los mismos minerales en 8 perfiles de suelos, 6 en las montañas del Caribe y 2 en el bosque de los Andes. Se comparan las concentraciones de cada uno de los nutrientes entre los BEN del Caribe (BENC = Macuira + Paraguana + Copey) y los Andes (BENA = Zumbador) mediante un test de U

de Mann-Whitney. En la Montaña se estudio un perfil de suelo a 250 msnm para interpretar los cambios en las propiedades físicas y químicas de los suelos debidos a la presencia de la nube en la parte alta de la montaña.

## 2.1. ANALISIS DE NUTRIENTES

### 2.1.1. Nutrientes del suelo.

En cada uno de los 9 perfiles estudiados, fueron separados los horizontes y de cada uno de ellos tomado un Kg de suelo para los analisis fisicoquímicos. Las muestras fueron puestas en bolsas plásticas rotuladas y luego secadas al aire. El suelo seco fue pasado por un tamiz con orificios de 0.5 mm de diametro y enviadas al Laboratorio de Suelos del Instituto Agustín Codazzi, Bogota, Colombia. Se presentan las concentraciones de N (%), K, Ca, Mg, Na (meq/100g) y P (ppm) en el primer horizonte de cada uno los perfiles estudiados. La descripción de los metodos esta en IGAC (1972)

### 2.1.2. Nutrientes foliares.

En un arbol adulto de cada una de las especies estudiadas, fueron colectadas hojas maduras, libres de epífilas y expuestas a buena iluminación. Las muestras fueron colocadas en bolsas plásticas y ligeramente humedecidas con etanol al 50%. En el laboratorio, las muestras fueron secadas en una estufa a 60 °C, para luego ser molidas utilizando un tamiz con huecos de 1.0 mm<sup>2</sup> (referencia N° 20 Scientific apparatus). Las muestras fueron enviadas a los laboratorios del Centro de Ecología del IVIC, donde se determinaron las concentraciones, en mg/g peso seco, de N, P, K, Ca, Mg, Mn y Al. Los métodos estan descritos en Jackson, M.L. (1964)

Las concentraciones de nutrientes fueron tambien expresadas por unidad area y volumen. Para expresar la concentración de nutrientes por unidad de area, se multiplicó la concentración en mg/g por el peso foliar especifico (g/cm<sup>2</sup>). Para expresar las concentraciones de nutrientes foliares por unidad de volumen, se multiplicó la concentración en mg/g por el peso foliar especifico y por el espesor de la lamina de la hoja, medido en hojas frescas, conservadas en etanol 50%.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. NUTRIENTES DEL SUELO

##### 3.1.1. Bosques Enanos Nublados del Caribe y los Andes.

La concentración de Calcio, Magnesio y Sodio, fue superior en varios órdenes de magnitud en los suelos de los bosques del Caribe, mientras que el fósforo, nitrógeno y aluminio, se encontraron mas concentrados en el suelo andino. El potasio esta en concentraciones aproximadamente iguales (Tabla 9).

Desde el punto de vista agronómico (tabla 10, apendice B), los suelos del bosque andino tienen concentraciones muy bajas de Sodio, Calcio y Magnesio. El fósforo y el Nitrógeno estan en concentraciones altas y el Potasio en cantidades regulares. El Aluminio, no alcanza niveles toxicos (< 60% de la CIC) en ninguno de los horizontes estudiados.

En los suelos de las montañas del Caribe, el Ca y el P estan en bajas concentraciones, mientras que el nitrógeno, potasio y magnesio estan en concentraciones consideradas medias. El sodio, como se mencionó en el capitulo anterior, esta en concentraciones altas debido probablemente a los aportes de sal desde el mar Caribe.

##### 3.1.2. BEN y Bosque seco caducifolio de Macuira.

A lo largo del gradiente altitudinal de la Macuira, hay un aumento de los contenidos de Carbono, Nitrógeno y Sodio, y una disminución del Calcio y el Magnesio en los suelos (Tabla 10). Los contenidos de Fósforo y Potasio son iguales en los dos sitios, mientras que el aluminio es 6.5 veces mas abundante en el BEN que en el BSC.

#### 3.2. NUTRIENTES FOLIARES

Los resultados y la interpretación de los contenidos de nutrientes foliares varian según las unidades en que se expresan las concentraciones.

Cuando las concentraciones de nutrientes se expresan por unidad de peso o volumen, el K, Ca y Mg están mas concentrados en las especies de



**TABLA N°9. Concentración de nutrientes en los horizontes A de los perfiles de suelo del Bosque Enano Nublado de Macuira, Santa Ana, Copey y el Zumbador. Caribe representa el promedio de los 3 primeros bosques. Se incluyen las relaciones carbono/nitrógeno (C/N), la capacidad de intercambio catiónico (CIC), materia orgánica (M.O) y carbono total (C).**

	PERH:	N (%)	P (ppm)	K ----- meg/100g -----	Ca	Mg	Na	C/N	CIC	pH	AL (ppm)	M.O (%)	C (%)
MACUIRA	1	0.26	2.0	0.3	2.0	2.4	0.9	6.7	13.3	4.8	1.3	3.1	1.76
	2	0.22	4.0	1.1	4.8	3.2	0.7	6.3	13.9	5.9	---	2.5	1.40
SANTA ANA	1	0.29	7.0	0.6	9.3	4.9	0.9	8.6	17.9	6.4	---	3.8	2.51
	2	0.48	4.0	0.6	4.1	2.4	1.7	8.9	19.6	4.5	0.5	7.8	4.29
COPEY	1	0.28	6.0	0.2	1.6	2.5	0.3	8.10	17.1	5.2	0.2	4.0	2.27
	2	0.21	6.0	0.1	1.4	1.6	0.2	12.0	14.3	5.0	1.1	4.4	2.52
CARIBE		0.26	4.71	0.47	3.60	2.70	0.84	9.46	13.0	4.5	0.6	4.3	2.46
	ZUMBADOR	1	1.10	14.0	0.55	0.30	0.25	20.50	80.0	3.68	---	35.52	20.60
	1	0.70	15.40	0.35	0.05	0.22	0.14	29.20	84.0	3.76	---	35.34	20.50

TABLA N° 10. Concentración de nutrientes en el horizonte A de los suelos del Bosque Enano Nu-  
blado (BEN) y en el Bosque Seco Caducifolio (BSC) de Macuira. Se presenta también el pH, el  
porcentaje de carbono (C), nitrógeno (N) y la relación carbono/nitrógeno C/N.

BOSQUES	P (ppm)	K (----- meg/100g -----)	Ca	Mg	Na	pH	C (%)	N (%)	C/N	AL (ppm)
BEN (750 msnm)	2	0.3	2.0	2.4	0.9	4.8	1.76	0.26	6.7	1.3
BSC (250 msnm)	2	0.5	4.0	3.4	0.5	5.6	0.7	0.13	5.0	0.2

los bosques del Caribe que en los Andes. El P y el N están en concentraciones iguales (Tabla 11). Sin embargo, cuando la concentración se expresa por unidad de área, el N y el P están más concentrados en el Zumbador, mientras el Ca, Mg y K están igualmente concentrados en los dos tipos de bosques. La concentración de nutrientes por unidad de peso, área o volumen para cada una de las especies, están en el Apéndice C.

### 3.2.1. BEN y BSC de Macuira.

Al comparar los contenidos de nutrientes en las hojas de las especies siempreverdes del gradiente altitudinal de Macuira, se encontró que:

1. El calcio, magnesio y manganeso están en iguales cantidades en los dos grupos de especies, independientemente de las unidades de concentración.
2. El nitrógeno y el fósforo están en iguales proporciones cuando la concentración se expresa por unidad de área o peso. Sin embargo, al expresar la concentración por unidad de volumen foliar, las especies del BEN tienen concentraciones significativamente menores de estos dos elementos. Tabla 11a.
3. El potasio está más concentrado en las especies del BSC cuando las concentraciones se expresan en peso o volumen. No hay diferencias por unidad de área.
4. El aluminio está más concentrado en las especies del BEN cualquiera que sea la expresión de concentración.

## 4. DISCUSION

### 4.1. UNIDADES DE CONCENTRACION

La concentración de nutrientes foliares se expresa por lo general en mg/g peso seco. Sin embargo, en especies con menor Área Foliar Específica, la concentración de nutrientes es generalmente más baja que en especies mesófilas debido a que el denominador de la fracción mg/g es alto debido a la acumulación de fibra y otros compuestos. Si la

**TABLA N° 11.** Concentraciones medias de nutrientes de hojas maduras en árboles de los bosques de Macuira, Santa Ana, Copey y el Zumbador. Concentraciones en: (1) mg/g, (2) mg/cm<sup>2</sup>, (3) mg/cm<sup>2</sup>. Caribe representa el promedio de las concentraciones en los 3 primeros bosques.

<b>BOSQUES</b>	<b>N</b>	<b>P</b>	<b>K</b>	<b>Ca</b>	<b>Mg</b>	<b>Mn</b>	<b>Al</b>
<b>(1)</b>							
MACUIRA (n=6)	11.5	1.03	7.54	16.57	3.91	0.18	1.30
SANTA ANA (n=9)	14.84	0.81	5.74	10.71	4.20	0.15	0.62
COPEY (n=9)	15.18	0.76	6.45	13.60	3.62	0.20	0.52
<b>CARIBE (n=24)</b>	<b>14.06</b>	<b>0.87</b>	<b>6.49</b>	<b>12.90</b>	<b>3.91</b>	<b>0.18</b>	<b>0.77</b>
<b>ZUMBADOR (n=8)</b>	<b>12.69</b>	<b>0.99</b>	<b>3.69*</b>	<b>5.50*</b>	<b>1.77*</b>	<b>0.45</b>	<b>0.13</b>
<b>(2)</b>							
MACUIRA (n=6)	0.260	0.024	0.236	0.417	0.091	0.002	0.029
SANTA ANA (n=9)	0.232	0.012	0.096	0.176	0.068	0.002	0.010
COPEY (n=9)	0.287	0.015	0.126	0.315	0.064	0.004	0.020
<b>CARIBE (n=24)</b>	<b>0.261</b>	<b>0.017</b>	<b>0.138</b>	<b>0.270</b>	<b>0.072</b>	<b>0.003</b>	<b>0.017</b>
<b>ZUMBADOR (n=8)</b>	<b>0.323*</b>	<b>0.024*</b>	<b>0.097</b>	<b>0.160</b>	<b>0.046</b>	<b>0.009</b>	<b>0.018</b>
<b>(3)</b>							
MACUIRA (n=6)	5.188	0.487	3.517	6.879	1.822	0.080	0.644
SANTA ANA (n=9)	6.529	0.354	2.536	4.640	1.849	0.065	0.275
COPEY (n=9)	5.548	0.284	2.345	4.831	1.332	0.073	0.184
<b>CARIBE (n=24)</b>	<b>5.807</b>	<b>0.365</b>	<b>2.734</b>	<b>5.320</b>	<b>1.654</b>	<b>0.071</b>	<b>0.404</b>
<b>ZUMBADOR (n=8)</b>	<b>6.630</b>	<b>0.522</b>	<b>2.004*</b>	<b>3.038*</b>	<b>0.973*</b>	<b>0.247</b>	<b>0.068</b>

\* Diferencias estadísticamente significativas ( $p < 0.05$ )

TABLA N° II $\alpha$  Concentraciones medias de hojas maduras en árboles siempreverdes de los Bosques Enanos Nublados (BEN) y seco caducifolio (BSC) de Macuira, concentraciones en mg/g (1), mg/cm<sup>2</sup> (2) y mg/cm<sup>3</sup> (3). Los asteriscos representan diferencias estadísticamente significativas ( $p \leq 0.05$ )

	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Al	
(1)	BEN	11.50	1.03	7.54	16.57	3.91	0.18	1.30
	BSC	16.70	1.12	12.63*	17.38	4.04	0.06*	0.45*
(2)	BEN	0.260	0.024	0.236	0.417	0.091	0.002	0.039
	BSC	0.280	0.019	0.227	0.332	0.081	0.01	0.008*
(3)	BEN	5.180	0.480	3.510	6.879	1.822	0.080	0.644
	BSC	10.863*	0.720*	8.069*	11.206	2.687	0.040	0.258*

\*  $p \leq 0.05$

concentración de nutrientes se expresa por unidad de área foliar y no de peso, estas diferencias en concentración pueden desaparecer. Esto había sido comentado por Grubb (1977) y Medina (1984).

Para el estudio de las variaciones estacionales en los contenidos de nutrientes, Woodwell (1974) ha propuesto expresar la concentración de nutrientes por unidad de área, ya que esta no cambia apreciablemente después de la expansión foliar.

Hasta ahora se ha expresado la concentración de nutrientes por unidad de área o de peso foliar. Sin embargo, existe la posibilidad de expresar la concentración de nutrientes en hojas, en unidades de volumen. Por ejemplo, un contenido de  $0.5 \text{ mg/cm}^2$  de un nutriente hipotético, está en muy diferentes cantidades en una hoja de 100 micras o 300 micras de espesor. La hoja delgada tendrá más concentrados los nutrientes que la hoja gruesa. Es interesante mencionar aquí que solo cuando los nutrientes se expresan por unidad de volumen, hay una diferencia entre las concentraciones de nutrientes en las especies del BEN y el BSC de Macuira. La única diferencia estadísticamente significativa en la anatomía de los dos grupos de especies, es precisamente el espesor de la lámina. Un menor contenido de nutrientes en  $\text{mg/cm}^3$ , puede reflejar un déficit por volumen citoplasmático.

En resumen: Si el AFE está correlacionada positivamente con el espesor de la hoja, las concentraciones por unidad de peso y volumen estarán en la misma proporción. De lo contrario, la expresión de concentración de nutrientes por unidad de volumen, puede ser usada como un estimador diferente de los contenidos de nutrientes foliares. La ventaja de la expresión por volumen es que pueden ser comparadas los contenidos de nutrientes foliares en especies con diferente espesor de la lámina y área foliar específica.

A continuación se discuten los resultados de los análisis foliares. Debido a que el espesor de la lámina está correlacionado con el AFE en las especies de este trabajo, los resultados por unidad de volumen son equivalentes de la expresión por peso y se usan indistintamente.

## 4.2. NUTRIENTES FOLIARES

### 4.2.1. BEN de los Andes y el Caribe

Si la concentración de nutrientes en hojas esta mas determinada por la composición química del material parental que por los mecanismos de absorción y transporte de nutrientes, sería de esperar que la concentración de nutrientes en hojas refleje la abundancia relativa de nutrientes en el suelo. En los bosques del Caribe, existe una mayor concentración de Calcio y Magnesio, tanto en los suelos como en las hojas. Los contenidos foliares de estos elementos parecen responder a los contenidos del suelo ( Grubb, 1977).

Las concentraciones de Fosforo y Nitrogeno en los tejidos foliares, no son diferentes entre los dos tipos de bosques, cuando las concentraciones se expresan por unidad de peso o volumen. En el suelo, las diferencias en los contenidos de estos dos nutrientes son de varios ordenes de magnitud, estando mucho mas concentrados en los suelos andinos que en los suelos del Caribe. El parecido entre las concentraciones foliares y las diferencias en el suelo, pudiera ser explicado por una de las siguientes:

1. A pesar de las diferencias en las concentraciones de N y P medidas en los análisis de suelos, la disponibilidad real de estos dos nutrientes es aproximadamente igual. Esta hipótesis podría ser probada con la determinación del N y del P mineralizable.
2. En los suelos de los BEN andinos, el alto valor de la relación C/N asi como del % de N, parece indicar que este último elemento esta en la forma de materia orgánica parcialmente descompuesta, de forma que solo una fracción del total esta realmente disponible. El P parecería no ser limitante en este tipo de suelo a menos que este precipitado por causa de bajo pH. En los suelos de los BEN del Caribe, el N esta en concentraciones medias y asociado a relaciones C/N favorables. Al parecer, el N esta disponible en este tipo de suelo y sin embargo la concentración de este elemento en las hojas es relativamente baja. Es posible que las bajas concentraciones de P en el suelo,

asi como su posible inmovilización por la presencia de aluminio soluble, limiten la absorción y utilización de una mayor cantidad de P. Se sabe que a bajos niveles de P (a juzgar por las concentraciones foliares), hay un incremento lineal en el contenido de nitrogeno con el aumento en el contenido de P (Medina, 1984). En especies con deficiente suministro de P sería de esperar que la relacion N/P fuese alta. Sin embargo esto no es asi cuando se compara esta relacion con otros tipos de bosques. Esto parece apoyar la primera de las hipótesis.

3. Una tercera hipótesis es que las especies presentes en los BEN estan adaptados a bajas concentraciones de N y P en el suelo y solo estan en capacidad de absorber cantidades limitadas de estos nutrientes. Este tipo de hipótesis ha sido planteada para explicar la migración de especies esclerófilas en el este de Australia. (Beadle, 1954)

Las diferencias en los contenidos de nutrientes entre los dos tipos de bosques, se hacen evidentes cuando las concentraciones se expresan por unidad de area. El N y P, estan mas concentrados en los Andes que en el Caribe, mientras que las concentraciones de Ca, Mg y K permanecen iguales.

#### 4.2.1.1. Magnesio y Aluminio

El Al y el Mn, dos elementos de alta solubilidad en suelos acidos y que en elevadas concentraciones pueden ser toxicos para las plantas, estan presentes en suelos y hojas de muchas de las especies los bosques estudiados.

En el Caribe, se presenta una mayor acumulacion de Al en los tejidos foliares, tanto en número de especies como en concentraciones absolutas y sin embargo, los contenidos de este elemento en del suelo son muy inferiores a los encontrados en el suelo Andino. En los bosques de Macuira, Santa Ana y Copey el 33% de las especies tienen concentraciones de mas de 1000 ppm, mientras que en los Andes solo el 12% tiene concentraciones consideradas como toxicas (Chenery, 1976)

Un comportamiento contrario parece ocurrir con el manganeso. Mientras en el Zumbador el 60% de las especies acumulan Mn por encima de



300 ppm, en el Caribe solo el 16% tienen concentraciones suficientes (300 ppm) como para ser consideradas como acumuladoras (Gauch, 1972).

El bloqueo al paso de sustancias tóxicas a nivel de la raíz o la acumulación de estos elementos en las hojas parecen ser las estrategias de las plantas que crecen en suelos ácidos con elevados contenidos de Mn y Al. (Chenery and Sporne 1976). Al parecer, en las especies andinas predomina la exclusión de Al y la acumulación de Mn, mientras que en el Caribe se acumula el aluminio y se excluye el Mn.

#### 4.3. COMPARACION CON OTROS BOSQUES MONTAÑOS Y DE TIERRAS BAJAS TROPICALES.

Al comparar las concentraciones de nutrientes de hojas en BEN con otros bosques tropicales, encontramos que:

Las concentraciones foliares de N y P, en mg/g, en los Bosques Enanos Nublados, son de un mismo orden de magnitud que en otros bosques montañosos. Grubb (1977), había encontrado una disminución gradual en los contenidos foliares de N al pasar de los bosques de tierras bajas a los montañosos altos. Tabla 12. Los BEN, pueden llegar a tener concentraciones foliares superiores con relación a otros bosques montañosos de mayor estatura. Esto parece indicar que el enanismo no es producto de un empobrecimiento de las hojas con relación a los bosques montañosos de mayor estatura. En el caso del P, tampoco se presentan diferencias con otros bosques montañosos. Es notable que todos los bosques analizados, montañosos o de tierras bajas, presentan concentraciones foliares de este elemento muy inferiores a 0.3%, y sin embargo no todas las especies presentan hojas escleromorfas como predice Loveless (1961). La concentración foliar de P en especies mesófilas con bajo peso foliar específico, están muy por debajo del 0.3% lo sugiere que las diferencias no son producto de un simple error experimental. Al revisar las concentraciones de P en las especies de algunos bosques (Marin, 1976, Cuenca, 1976), las concentraciones de este elemento están muy por debajo del 0.3% .

El estudio de los cocientes N/P y N/K en los tejidos foliares, muestra que hay una amplia variación dentro de cada formación vegetal y

TABLA N° 12. Concentración media de nutrientes en hojas maduras de árboles en varios bosques húmedos tropicales concentraciones por unidad de peso en porcentaje. (1) Este trabajo, (2) Medina, 1983, (3) Tanner, 1977, (4) Grubb, 1976, (5) Grubb, 1977, (6) Peace, 1981, (7) Sobrado y Medina (1980)

		N	P	K	Ca	Mg	M	N/P	N/K
<b>BOSQUES ENANOS NUBLADOS</b>									
MACUIRA	(1)	(n=6)	0.10	0.74	1.65	0.40	0.018	11.1	1.50
SANTA ANA	(1)	(n=9)	0.07	0.59	1.04	0.39	0.015	17.9	2.30
COPEY	(1)	(n=9)	0.07	0.65	1.38	0.35	0.020	19.7	2.20
CARIBE (*)	(1)	(n=24)	0.08	0.64	1.29	0.39	0.018	16.1	2.16
ZUMBADOR	(1)	(n=9)	0.09	0.36	0.55	0.17	0.045	12.8	3.43
LUQUILLO	(2)	(n=7)	0.06	0.51	0.67	0.16	0.020	15.5	1.94
<b>BOSQUES MONTANO ALTOS</b>									
MOR forest	(3)	(n=15)	0.05	0.55	0.62	0.33	0.020	21.0	1.90
MULL forest	(3)	(n=14)	0.07	1.23	0.93	0.43	0.024	23.0	1.30
WET S. forest	(3)	(n=9)	0.08	0.97	1.14	0.37	0.019	15.8	1.30
BOSQ. NUBLADO	(5)	(n=7)	0.08	0.55	0.87	0.26		14.2	2.12
N. GUINEA	(5)	(n=15)	0.08	1.01	1.09	0.28	0.051	17.7	1.40
PT. RICO (MUCK)	(5)	(n=40)	0.05	0.39	0.76	0.19	0.019	18.3	2.40
<b>BOSQUES MONTANOS BAJOS</b>									
PTO. RICO	(5)	(n=43)	0.08	1.04	1.00	0.37	-----	20.2	1.55
N. GUINEA	(5)	(n=14)	0.08	0.91	1.19	0.29	-----	16.5	1.45
N. GUINEA	(5)	(n=23)	0.09	1.11	0.95	0.25	0.022	16.8	1.36
GAP FOREST	(4)	(n=8)	0.10	1.49	1.26	0.39	0.029	17.6	1.18
TABONUCO	(2)	(n=7)	0.05	0.48	0.63	0.17	-----	25.1	2.80
<b>BOSQUES TIERRAS BAJAS</b>									
BRAZIL	(5)	(n=2)	0.060	0.33	0.21	0.16	-----	30.60	5.57
N. BRITAIN	(5)	(n=14)	0.15	1.67	2.04	0.30	0.005	13.86	1.24
AMAZONICO	(5)	(n=2)	0.18	0.75	0.30	0.26	-----	12.72	3.05
MALAYA	(5)	(n=10)	0.071	1.00	0.58	0.18	0.024	21.83	1.55
AMAZONICO MIXTO	(7)	(n=7)	0.060	0.46	0.19	0.10	-----	21.16	2.75
CAATINGA ALTA	(7)	(n=6)	0.073	0.62	0.44	0.15	-----	15.89	1.87
CAATINGA BAJA	(7)	(n=14)	0.050	0.64	0.58	0.14	-----	14.80	1.15
NEATH Forest	(6)	(n=9)	0.022	0.35	0.75	0.20	-----	39.54	2.4

que no es posible observar una variación sistemática de la estatura de los árboles con los cambios de estas relaciones. Si los BEN del Caribe están limitados por P, como parecen sugerir los análisis de suelos, sería de esperar que la razón N/P fuese más alta en este tipo de bosques que en otros bosques montanos tropicales, lo cual no sucede.

En el Bosque del Zumbador, las concentraciones de K, Ca y Mn en los tejidos foliares, pueden ser consideradas atípicas con relación a otros bosques tropicales. Las concentraciones de K son sensiblemente menores que en otros bosques montanos y de tierras bajas. Este bajo contenido se ve reflejado en un altísimo cociente N/K y puede ser el producto de un intenso lavado foliar, exceso de Mg y/o muy bajo pH. Es sabido que estas dos últimas condiciones, pueden disminuir la absorción del K en las superficies de la raíz (Olsen, 1953, Black, 1968, Grubb and Tanner, 1977). Ya que las concentraciones de Mg son relativamente bajas, es posible que la extremada acidez del suelo sea el que disminuye la absorción del K en las superficies de las hojas. En Jamaica, la única variación sistemática de los nutrientes y la estatura de los árboles, es precisamente la concentración de K en las hojas. Concentraciones de K tan bajas y relaciones N/K tan altas como en las hojas del bosque del Zumbador solo han sido reportadas para un bosque enano sobre suelos muck en Puerto Rico y con pocas excepciones, los bosques más pequeños son los que tienen menores contenidos de este elemento (Tabla 12).

El K parece jugar un papel clave en la exportación de fotosíntatos de la hoja (Epstein, 1972). La deficiencia de K, dejaría inmobilizados los productos de síntesis en las hojas y se produciría un bloqueo de la fotosíntesis. Este bloqueo de la fotosíntesis junto con la disminución de los niveles de radiación, apoyarían la idea de que las limitaciones de energía para la absorción activa de nutrientes es más crítica que el transporte de estos una vez asimilados (Grubb, 1977). Las concentraciones de Ca en las hojas de las especies del Zumbador, son sensiblemente menores que la gran mayoría de los bosques de la tabla 12, con excepción de algunos bosques amazónicos y del bosque montano en Jamaica sobre suelos con humus de tipo mor. Estas bajas concentraciones en las hojas de los árboles del bosque del Zumbador, contrasta con las elevadas concentraciones foliares encontradas en bosques nublados sobre suelos mor y turba con pH menor de 3.5 (Grubb, 1977). Ya que el Ca es un

elemento es arrastrado en masa por el conducto transpiratorio, suele acumularse en los tejidos foliares de máxima transpiración (Chapin, 1980). Las bajas concentraciones de Ca encontradas en las hojas de las especies del Zumbador, pueden ser el resultado del empobrecimiento de éste elemento en los suelos o una evidencia a favor de la hipótesis del bloqueo del transporte de nutrientes en condiciones de persistente neblina (Odum, 1970). En los bosques del Caribe, el Ca foliar está sensiblemente más concentrado que en la mayoría de los bosques tropicales. Una explicación a este hecho puede ser la moderada acidez y humedad de los suelos, lo que disminuiría el lavado de este elemento. Las concentraciones de Mn en las hojas del Zumbador están por encima de casi todos los bosques de que se tiene referencia y sus implicaciones fueron discutidas anteriormente.

En resumen: Las concentraciones foliares de N y P, cuando las concentraciones se expresan por unidad de peso o volumen, no difieren significativamente entre las especies de los bosques del Caribe y los Andes. Sin embargo existen grandes diferencias en las concentraciones de estos dos elementos en el suelo, lo que parece indicar que las cantidades realmente disponibles en los dos tipos de suelos, son las mismas.

Una mayor concentración de N y P por unidad de área en las hojas del bosque del Zumbador, puede ser un mecanismo adaptativo a los bajos niveles de radiación en este tipo de bosque andino. La acidez de los suelos, mucho mayor en el Zumbador que en los suelos de los bosques del Caribe, parece bloquear parcialmente el fósforo, impedir la absorción del K en las superficies radicales y solubilizar dos elementos tóxicos como son el Al y el Mn. El manganeso está siendo absorbido por las plantas del bosque del Zumbador, las que bloquean el paso del aluminio. En los bosques del Caribe, las especies presentan la estrategia opuesta con relación a estos dos elementos, es decir, acumulan el Al y bloquean el paso del manganeso.

Las concentraciones de Ca y Mg son superiores en las hojas de las especies de los bosques del Caribe, y sus concentraciones parecen estar reguladas por los contenidos intercambiables de estos nutrientes en el suelo.

## 5. CONCLUSIONES

1. La disminución del tamaño de los árboles en los BEN con relación a otros bosques montanos tropicales, no parece ser el resultado de un mayor empobrecimiento de los contenidos de nutrientes foliares o del suelo.
2. El crecimiento de los árboles en el BEN del Zumbador parece estar determinado parcialmente por el bajo pH de los suelos y por la acumulación de la materia orgánica, los que dejan en forma no disponible para las plantas el N, P y K. El crecimiento de los BEN en las montañas del Caribe, parece estar determinado parcialmente por las deficiencias de fósforo en el suelo, y sin embargo no hay síntomas de deficiencia foliar. La concentración de calcio en los dos tipos de suelos es baja, como resultado de las altas tasas de lavado del suelo.
4. La aparente deficiencia de nutrientes del suelo, no es evidente cuando se analizan los contenidos de nutrientes foliares. Es sabido que en suelos pobres, las plantas responden al déficit nutricional disminuyendo sus tasas de crecimiento, sin mostrar síntomas visibles de deficiencias de nutrientes. (Chapin, 1980) Es probable que ésta sea la razón de que los contenidos de nutrientes en los BEN, no difieran de los bosques montanos con árboles más altos. De esta forma, el enanismo sería un mecanismo adaptativo para la supervivencia en suelos donde los nutrientes son escasos como el Ca y el Mg, están bloqueados debido a la acidez o están inmobilizados en la materia orgánica debido a las bajas tasas de descomposición y mineralización como en el caso del N.

CAPITULO 5

## CAPITULO 5

### ANATOMIA DE LAS PRINCIPALES ESPECIES ARBOREAS DE LOS BOSQUES ENANOS NUBLADOS

1. <u>INTRODUCCION</u> . . . . .	85
2. <u>MATERIALES Y METODOS</u> . . . . .	86
2.1. ESTUDIOS DE LABORATORIO . . . . .	86
2.2. ANALISIS ESTADISTICO. . . . .	88
2.2.1. <u>Análisis de regresion</u> . . . . .	88
2.2.2. <u>Análisis de componentes principales</u> . . . . .	88
2.2.3. <u>Test de U de Mann-Whitney</u> . . . . .	89
3. <u>RESULTADOS</u> . . . . .	89
3.1. FACTORES QUE DETERMINAN EL ESPESOR FOLIAR Y A.F.E. . . . .	89
3.1.1. <u>Espesor foliar</u> . . . . .	92
3.1.2. <u>Escleromorfismo</u> . . . . .	94
3.2. ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES . . . . .	98
3.3. COMPARACION ANATOMICA . . . . .	102
4. <u>DISCUSION</u> . . . . .	106
4.1. VARIABILIDAD ANATOMICA. . . . .	106
4.2. ESPESOR FOLIAR. . . . .	108
4.3. ESCLEROMORFISMO . . . . .	110
5. <u>CONCLUSIONES</u> . . . . .	111

## 1. INTRODUCCION

Un grán número de especies en los bosques nublados presentan hojas pequeñas, gruesas y de textura coriácea. Estos y algunos otros caracteres estan asociados generalmente a especies adaptadas a la sequía (xerófitos) o a condiciones de oligotrofismo edáfico (esclerófitos). Este parecido entre los caracteres morfoanatómicos de especies de bosques nublados con xerófitos y esclerófitos ha sido el motivo de algunos estudios que intentan conocer si tal similitud tiene bases fisiológicas (Howard, 1970., Buckley, 1980)

El termino PAQUIFILAS fue introducido por Grubb (1974), en un intento por diferenciar las características de las hojas de los bosques nublados en relación a otros tipos de hojas similares. Las hojas paquífilas están definidas por los siguientes atributos.

- 1) Lámina con mas de 300 u de espesor.
- 2) Parénquima en empalizada  $> 1/2$  pero  $< 3/4$  del mesófilo.
- 3) Pared externa de la epidermis marcadamente gruesa.
- 4) Hipodermis frecuente.

Si tomamos estos caracteres como referencia y los contrastamos con los esclerófilos de clima mediterraneo (Kumerow, 1973), las diferencias entre los dos grupos de plantas no son significativas. Esta similitud de rasgos anatomicos en grupos de especies que crecen en habitats diferentes sugiere que estos caracteres han sido seleccionados bajo las mismas presiones selectivas, o se tratan de estructuras similares, seleccionadas bajo presiones ambientales distintas y con un significado adaptativo diferente. Por ejemplo, el grueso de la cuticula, ha sido interpretado en esclerófitos y xerófitos como una respuesta adaptativa para disminuir las perdidas de agua (Kumerow, 1973) mientras que en los paquífilos, la gruesa cuticula puede estar reduciendo las perdidad de nutrientes por lavado foliar o minimizar el ataque de organismos epífilos como hongos, musgos o hepáticas (Buckley, 1970).

En este capitulo, se presenta el estudio anatomico de 24 especies en los BEN del Caribe (Macuira, Santa Ana y Copey) y los Andes (El Zumbador). El objetivo de este estudio es conocer si las similitudes



fisionómicas de estos bosques en condiciones de temperatura y precipitación tan diferentes, se ven también reflejadas en la anatomía de las especies, o si por lo contrario, estos bosques pueden ser diferenciados por sus caracteres morfoanatómicos. Con información sobre los contenidos de fibra cruda y nutrientes foliares, se realizaron algunos análisis estadísticos para tratar de explicar las causas y el significado adaptativo de dos de los caracteres más conspicuos de las hojas Paquifilas; el grueso espesor foliar y la dureza de las hojas.

## 2. MATERIALES Y METODOS

### 2.1. ESTUDIOS DE LABORATORIO

Se realizaron mediciones de algunos caracteres morfológicos y anatómicos en 24 especies de árboles los BEN (Tabla 13). En un árbol de cada una de las especies estudiadas, se tomaron hojas maduras y expuestas a buena iluminación. Las muestras fueron fijadas en FAA y luego transferidas a etanol al 50%. Los cortes se realizaron en una sección transversal de la parte media de la lámina. Las secciones finas fueron hechas a mano alzada, utilizando hojillas de afeitar. Los cortes transversales, se hicieron del borde de la lámina hacia adentro, para evitar comprimir la hoja y distorsionar las medidas del espesor. Los caracteres medidos y el tamaño de la muestra se indica en la siguiente tabla:

1. Area foliar (cm <sup>2</sup> )	(n=30)
2. Area Foliar Especifica (cm/g)	(n=30)
3. Lamina (espesor) (m)	(n=10)
4. Parénquima en empalizada	
Espesor (m)	(n=10)
Numero de capas	(n=10)
5. Parenquima en esponjoso	
Espesor	(n=10)
6. Cutículas adaxial y abaxial	
Espesor	(n=15)

**ESPECIES**

**BOSQUE MACUIRA**

- Clusia major L.  
 Dendropanax arboreus (L.) Decne. & Planch  
 Eugenia procera (sw.) Poir.  
 Guapira fragrans (Dum.Cours). Little  
 Maytenus sp. (?)  
 Myrsine guianense (Aubl.) Kuntze (=Rapanea gu.)

**BOSQUE SANTA ANA**

- Actinostemon concolor (spreng.) Müll. Arg.  
 Ardisia cuneata Lundell  
 Clusia major L.  
 Cocoloba coronata Jacq.  
 Cocoloba swartzii Meissner  
 Guapira opposita (Vell.) Reitz.  
 Myrcia splendens (Sw.) DC  
 Weinmania pinnata L.

**BOSQUE COPEY**

- Blakea monticola Johnston  
 Clusia major L.  
 Clusia multiflora HBK  
 Clusia sp.  
 Guapira opposita (Vell.) Reitz  
 Myrcia splendens (Sw.) Dc.  
 Myrsine guianensis (Aubl.) Kuntze  
 Shoenobiblus grandiflora Urb.

**BOSQUE EL ZUMBADOR**

- Brunellia sp. (nov?) aff. goudotii Tul.  
 Clusia cf. articulata Vesque  
 Ocotea calophylla Mez  
 Persea ferruginea HBK  
 Podocarpus oleifolius D. Don ex Lambert  
 Symbolanthus sp.  
 Symplocos suaveolens Klotzsch  
 Weinmania pinnata L.

**FAMILIAS**

- Clusiaceae  
 Araliaceae  
 Myrtaceae  
 Nyctaginaceae  
 Celastraceae  
 Myrsinaceae  
  
 Auphorbiaceae  
 Myrsinaceae  
 Clusiaceae  
 Polygonaceae  
 Polygonaceae  
 Nyctaginaceae  
 Myrtaceae  
 Cunoniaceae  
  
 Melastomataceae  
 Clusiaceae  
 Clusiaceae  
 Clusiaceae  
 Nyctaginaceae  
 Myrtaceae  
 Myrsinaceae  
 Thymelaeaceae  
  
 Brunelliaceae  
 Clusiaceae  
 Lauraceae  
 Lauraceae  
 Podocarpaceae  
 Gentianaceae  
 Symplocaceae  
 Cunoniaceae

## 7. Estomas

Densidad (N/mm ) (n=10)

Largo y ancho(todo el estoma) (n=10)

## 8. Hipodermis

Numero de capas (n=10)

9. Presencia o ausencia de cristales, esclerénquima u organos secretores (n=10)

Las mediciones de area foliar y area foliar especifica (AFE), fueron hechas con un medidor de area foliar Li-Cor (model Li-3000) y una balanza Mettler (modelo PN 136). Los cortes fueron observados con un microscopio de luz Leitz (modelo Dialux 20 EB) con camara clara de 1.25 aumentos. Las mediciones de los espesores de la lámina y parénquimas, fueron hechas con aumentos de 25x10x1.25 y las cuticulas con aumentos de 40x10x1.25. El tamaño y la densidad estomática, fueron obtenidos de campos de 40x10. Se realizaron observaciones adicionales sobre la consistencia del parenquima esponjoso (suave, medio y compacto) y la presencia o ausencia de hifas en el mesofilo. Por ultimo se calculó la relación del espesor parénquima empalizada/p.esponjoso.

## 2.2. ANALISIS ESTADISTICO

2.2.1. Analisis de regresion

Se realizó el analisis de regresión lineal entre atributos morfoanatómicos de las hojas de los bosques de los Andes y el Caribe.

2.2.2. Analisis de componentes principales

Las 24 especies estudiadas, fueron ordenadas mediante el Análisis de Componentes Principales. Para el ordenamiento, fueron utilizados los siguientes caracteres anatómicos: Area y area foliar específica, espesor de la lámina, cuticulas (adaxial y abaxial), parénquimas (empalizada y esponjoso), densidad, largo y ancho de los estomas. El ordenamiento se hizo utilizando el algoritmo r (Orlovi, 1978 ).

### 2.2.3. Test de U. de Mann-Whitney

Con el fin de establecer si existen diferencias morfoanatómicas entre los bosques de las montañas del Caribe y los Andes, se compararon las especies del Zumbador (Andes) contra las de Macuira, Santa Ana y Copey (Caribe). Se realizó un test de U de Mann-Whitney entre los dos grupos de especies para cada uno de los trece caracteres medidos.

## 3. RESULTADOS

El valor de cada uno de los caracteres medidos, para las 24 especies estudiadas, se resumen en la tabla 14 y el valor promedio por bosque, en la tabla 15. El valor de los caracteres anatómicos medidos en las especies de Macuira, Santa Ana y Copey se promediaron, y aparecen como "Bosques del Caribe".

Para todos los caracteres, existe una gran variabilidad entre especies (Tabla 14). El área foliar varía entre 0.7 cm<sup>2</sup> y 74.9 cm<sup>2</sup>; el 90% de las especies son notófilas o microfilas y solo el 10% mesófilas (sensu Raunkiaer, 1931., Webb, 1958). El área foliar específica varía de 26.6 cm<sup>2</sup>/g en Brunellia sp., hasta 115.2 cm<sup>2</sup>/g en D. arboreus. El espesor de la lámina foliar, y el de los parénquimas, varía desde 230 u en M. splendens hasta 1296 u en hojas cuasisuculentas como las de C. major. El parénquima empalizada puede tener de 1 a 4 capas y la relación empalizada / esponjoso ser tan pequeña como en E. procera (0.21) o tan grande como en Brunellia sp. (1.34). El mismo tipo de variabilidad se encontró en las cutículas; Por ejemplo, en E. procera la cutícula adaxial solo mide 4 u, mientras que en P. ferruginea esta llega a medir 35 u. La densidad estomática varía entre 50 y casi 200 estomas/mm<sup>2</sup>, no así las dimensiones del estoma donde las diferencias son más pequeñas. El 50% de las especies (13 de 24 especies) presentan hipodermis la cual puede tener de 1 a 6 capas. Son raras las especies que presentan cristales, esclerenquima, indumento u órganos excretores.

### 3.1. FACTORES QUE DETERMINAN LA VARIABILIDAD DEL ESPESOR FOLIAR Y A.F.E.

En esta parte del trabajo se intentan conocer algunos de los factores que determinan el aumento del espesor foliar y la disminución del área

**TABLA 14** CARACTERÍSTICAS ANATÓMICAS Y MORFOLÓGICAS DE LAS ESPECIES ARBOREAS ESTUDIADAS EN LOS BOSQUES ENANOS NUBLADOS DE MACUIRA, SANTA ANA, COPEY Y EL ZUMBADOR.

ESPECIES	TAMARO (cm <sup>2</sup> )	CLASE (1)	H O J A	AFE (cm <sup>2</sup> /g)	LAMINA ESPESOR (m)	PARENQUIMA ESPONJOSO	EMPAL. ESPON. (2)	CUTICULAS		ESTOMAS		HIPOD. Cr.	Es.	In. Ex.				
								SUP. (µm)	INF. (µm)	DENSID. (N°/mm <sup>2</sup> )	LARGO ANCHO (µm)							
<b>BOSQUE MACUIRA</b>																		
C. major	38.3	NOTO	31.4	1.296	516	4	672	0	0,77	50	63	50	56	50	2	-	-	-
D. arboreus	12.9	MICRO	115,2	318	125	4	138	0	0,91	6	6	74	41	32	1	-	-	+
E. procera	7.9	MICRO	29.8	462	69	1	331	0	0,21	2	4	160	34	24	1	-	-	+
G. fragrans	13.1	MICRO	31.6	497	206	3	225	0	0,92	7	9	81	54	44	-	-	-	-
Maytenus sp.	22.8	NOTO	55.6	405	106	2	189	0*	0,56	7	5	96	44	35	2	-	-	+
M. guianense	24.1	NOTO	57.6	531	150	1	325	0	0,46	11	13	89	45	39	-	-	-	-
<b>BOSQUE SANTA ANA</b>																		
A. concolor	28.1	NOTO	86.7	274	62	1	156	0	0,40	8	8	121	34	31	-	-	-	-
A. cuneata	25.5	NOTO	61.4	541	182	3	303	0*	0,59	19	19	77	51	42	-	-	-	-
C. major	56.5	MESO	32.3	484	72	1	238	0	0,30	13	18	73	52	44	6	-	-	-
C. coronata	12.2	MICRO	58.6	299	108	3	124	0*	0,87	7	6	61	46	40	-	-	-	-
C. swartzii	11.2	MICRO	69.3	728	222	2	378	0*	0,59	7	8	60	49	33	-	-	-	-
G. opposita	8.1	MICRO	64.3	403	188	2	165	0*	1,14	8	10	94	49	36	-	-	-	-
M. splendens	23.0	NOTO	64.0	230	65	1	127	0	0,51	4	8	151	27	34	-	-	-	+
W. pinnata	0,7	MICRO	90.0	303	88	2	140	0	0,63	5	7	199	38	29	-	-	-	-
<b>BOSQUE COPEY</b>																		
B. monticola	23.0	NOTO	70.5	356	59	1	189	0	0,31	10	5	97	38	30	1	+	-	-
C. major	54.0	MESO	25.0	1.264	461	4	694	0	0,66	13	12	37	60	55	3	+	-	-
C. multiflora	34.0	NOTO	34.0	790	148	2	388	0	0,38	12	15	62	55	82	4	-	-	-
Clusia sp.	25.0	NOTO	42.5	781	169	3	487	0	0,35	9	11	44	63	46	3	-	-	-
G. opposita	14.0	MICRO	77.0	372	161	2	156	0*	1,03	9	10	44	57	40	-	-	-	-
M. splendens	7.5	MICRO	56.0	332	97	1	195	0	0,50	5	10	196	33	33	-	-	-	+
M. guianensis	16.0	MICRO	39.6	517	123	1	324	0	0,38	28	34	42	55	46	-	+	-	-
S. grandiflora	22.0	NOTO	103,0	340	90	1	175	0*	0,51	12	19	50	60	41	-	-	-	-
<b>BOSQUE EL ZUMBADOR</b>																		
Brunellia sp.	36.3	NOTO	26.6	523	233	3	174	0	1,34	18	13	120	60	50	7	-	-	+
C. cf articulata	37.0	NOTO	27.6	727	148	2	445	0	0,33	10	16	71	55	44	4	-	-	-
O. calophylla	74.9	MESO	36.0	461	201	2	162	0	1,24	8	23	90	45	30	1	-	-	+
P. ferruginea	19.0	MICRO	56.7	470	92	2	231	0	0,40	9	35	109	50	40	2	-	-	+
P. oleifolius	3.0	NOTO	36.4	688	179	3	389	0	0,46	18	17	133	71	58	2	-	-	-
Symbolanthus sp.	39.5	NOTO	57.9	474	170	3	218	0*	0,78	6	8	82	45	40	2	-	-	-
S. suaveolens	15.7	MICRO	36.0	438	112	2	264	0*	0,42	6	18	101	48	37	-	-	-	+
W. pinnata	0.8	MICRO	57.9	289	82	2	119	0	0,69	5	7	154	32	29	-	-	-	-

TABLA N° 15. Valores medios de los caracteres anatómicos de las especies estudiadas en los Bosques de Macuira, Santa Ana, Copey y el Zumbador.

BOSQUE	HOJA (cm <sup>2</sup> )	AFE (cm <sup>2</sup> /g)	LAMINA ESPESOR	E S T O M A S		PARENQUIMA			CUTICULA		HYPOD (#)	
				DENSIDAD (#/mm)	LARGO (μ)	ANCHO (μ)	ESPESOR (μ)	CAPAS (#)	ESPONJ. (μ)	ADAX (μ)		ABAX (μ)
MACUIRA (spp=6)	19.8	53.5	416	91	45	37	195	2.5(1-4)	313	73	16	1(0-2)
SANTA ANA (n=9)	23.0	64.1	419	101	43	36	123	1.7(1-2)	210	9	11	6(0-6)
COPEY (n=9)	28.2	55.3	481	68	53	49	152	1.7(1-4)	323	11	14	1.5(0-4)
CARIBE	23.7	57.7	439	86	47	41	156	1.9(1-4)	282	11	13	1.0(0-6)
ANDES	28.8	39.4	508	109	50	41	152	2.4(2-3)	250	9	17	2.3(0-7)

p(<0.02)

p(<0.10)

p(<0.20)

Test U Mann Whitney entre las especies del "Caribe" (Macuira + Santa Ana + Copey) y Los Andes (Zumbador)

foliar específica en las hojas de las especies de los BEN. Con este objetivo se calcularon algunas regresiones entre caracteres anatómicos, morfológicos y contenidos de nutrientes y fibra cruda, en hojas de estas especies.

### 3.1.1. Espesor de la lamina foliar

Se desea conocer si el aumento del espesor de la lamina foliar es principalmente el resultado del aumento del espesor de uno o varios de sus componentes (cutículas, parenquimas). La importancia del espesor de las cutículas y parenquimas en la determinación del espesor foliar, puede ser determinado por la pendiente de la curva de regresión entre cada uno de estos componentes y el espesor total de la lámina foliar. Una línea vertical en el análisis de regresión, usando como variables independientes las cutículas o parénquimas, indica la posición extrema donde la variación del espesor foliar, es independiente del espesor de la cutícula o parénquima. Por otra parte, una regresión con pendiente de  $45^\circ$  indica que el aumento del espesor de la lámina, están en proporción uno a uno con el espesor del componente de la lamina que se uso en la regresión.

El análisis de regresión sugiere que el espesor total de la hoja esta en función del espesor del mesofilo y no del espesor de las cutículas, hipodermis o epidermis. En general, el aumento del espesor foliar es una mejor función del parenquima esponjoso que del parénquima empalizada. La pendiente y el error típico de la curva de regresión es menor cuando se usa como variable independiente el espesor del parenquima esponjoso y no el parénquima empalizada. Ambos componentes presentan regresiones positivas y significativas ( $p < 0.01$ ) con la lamina (Figura 18). En casi todas las especies estudiadas, la razón entre el espesor del parénquima empalizada y el parenquima esponjoso es menor que 1, lo que sustenta la importancia del espesor del tejido esponjoso en la determinación del espesor foliar.

El espesor foliar esta correlacionado negativa y significativa con el AFE. Cuando el espesor foliar fue expresado como función de la concentración de nutrientes, se encontró que:

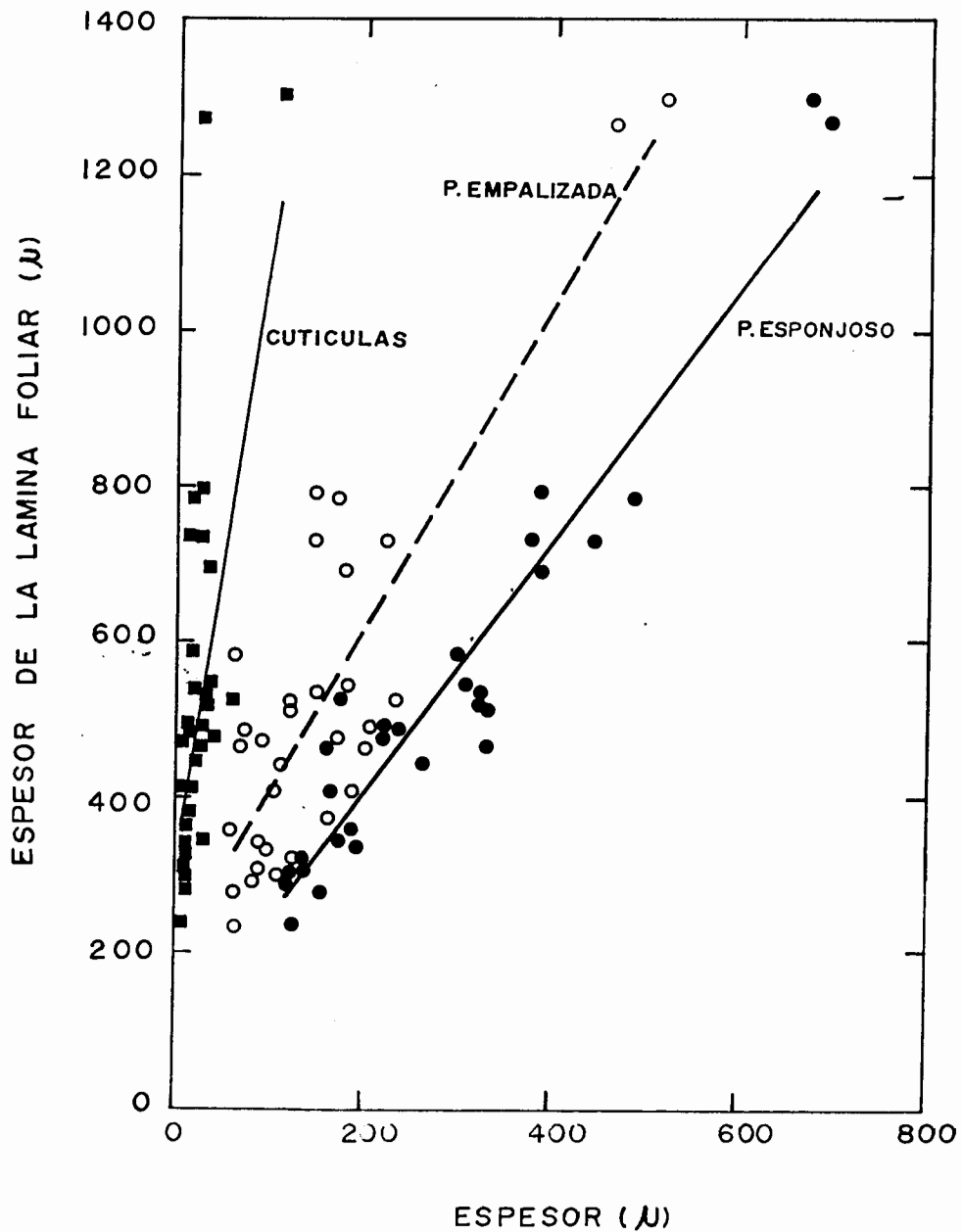


Figura 18. Relación entre el espesor de la lamina foliar y el espesor de los parenquimas y cuticulas. Las líneas representan la regresión lineal entre estas variables (parenquima esponjoso:  $r=0.95$ ,  $p \leq 0.01$ ; parenquima empalizada:  $r=0.85$ ,  $p \leq 0.01$ ; cuticula:  $r=0.60$ ,  $p \leq 0.01$ ). Para las regresiones se utilizan todas las especies estudiadas en los Bosques Enanos Nublados.



1. Existe una correlación positiva y significativa ( $p < 0.01$ ) con la concentración de Ca cuando la concentración de este nutriente se expresa en unidades de peso o área. (Figura 19)
2. Existe una correlación negativa y significativa con la concentración de Mg cuando los niveles de este nutriente se expresan por unidad de peso. Sin embargo, no existe ninguna correlación significativa cuando la concentración de Mg se expresa por unidad de área foliar (Figura 20).
3. Existe una correlación positiva y significativa ( $p < 0.01$ ) con la concentración de K en mg/g ps (Figura 21).

En resumen: El espesor foliar en las hojas paquífilas parece estar determinado principalmente por el espesor del parénquima esponjoso y no por el espesor del parénquima empalizada, las cutículas, epidermis o hipodermis. El engrosamiento del parénquima esponjoso parece estar determinado más por aire que por agua, ya que la mayoría de las especies poseen un parénquima esponjoso laxo y la relación p.empalizada/p.esponjoso es  $< 1$ . En el capítulo de relaciones hídricas se presentan algunas evidencias fisiológicas que apoyan esta conclusión. De otra parte, el engrosamiento de la lámina no parece ser solo el producto de la acumulación de fibra cruda, sino también de componentes solubles de la lámina, extraídos en la determinación de la fibra.

### 3.1.2. Escleromorfismo

Hasta el presente han sido propuestos dos índices para cuantificar el escleromorfismo foliar (hojas coriáceas, sensu Shimper (1908): El Área Foliar Específica (Stocker, 1931) y la relación Fibra cruda / proteína \*100 (Loveless, 1961, 1962). Al calcular estos dos índices para las especies del BEN se encontró que:

1. Al aumentar el AFE, el cociente Fibra / proteína se hace menor, es decir que los dos índices de escleromorfismo están inversamente relacionados (Figura 22). La correlación entre estos dos índices para las especies del bosque de los Andes ( $p < 0.01$ ) fue mejor que para las especies de los bosques del Caribe ( $p < 0.05$ ).

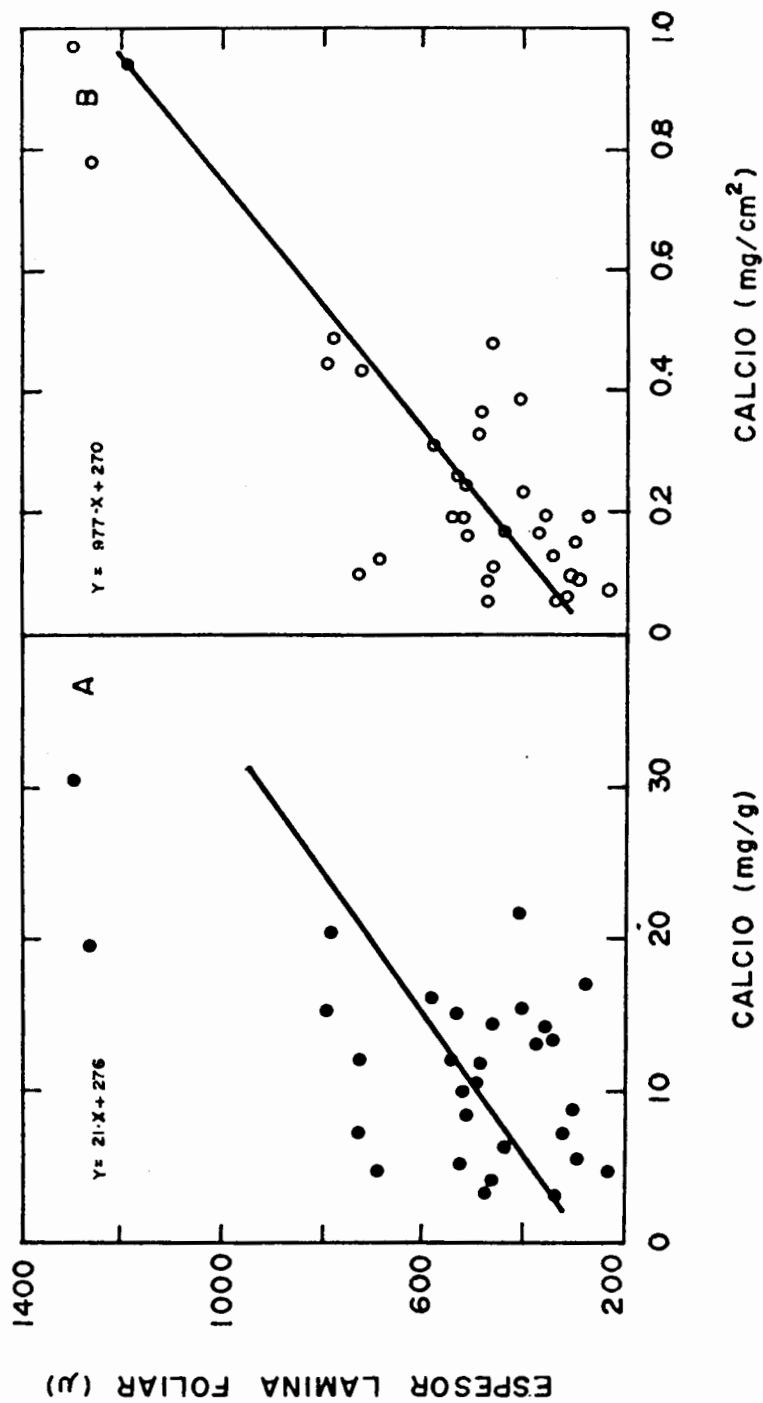


Figura 19. Relacion entre la espesor de la lamina foliar y el contenido de calcio de las hojas. Concentracion de calcio por unidad de peso (A) en mg/g y por unidad de area (B) en mg/cm<sup>2</sup>. La linea continua representa la regresion lineal entre estas dos variables (A:  $r=0.55$ ,  $p \leq 0.01$ ; B:  $r=0.68$ ,  $p \leq 0.01$ ). Para la regresion se utilizan todas las especies estudiadas en los Bosques Enanos Nublados.

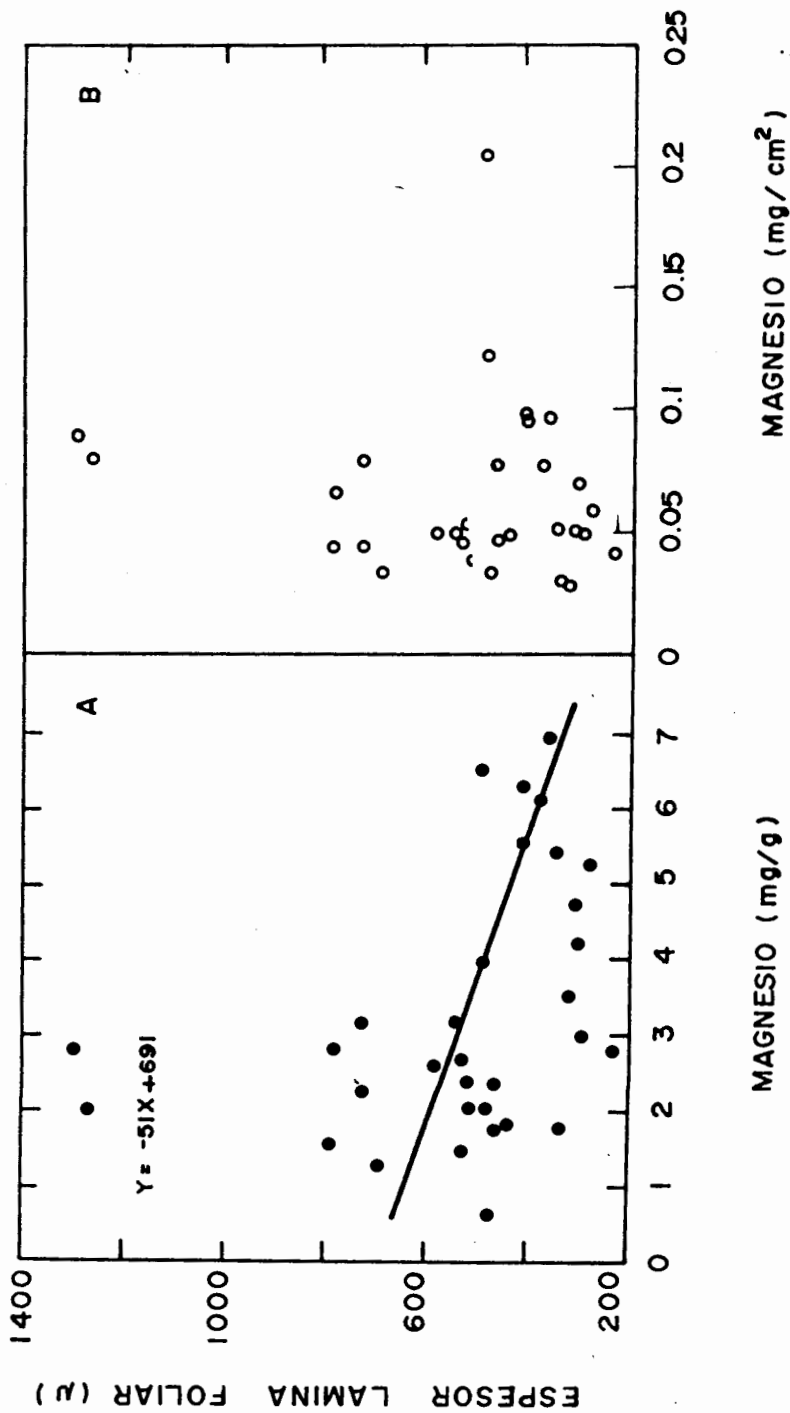


Figura 20. Relacion entre la espesor de la lamina foliar y el contenido de magnesio de las hojas. Concentracion de magnesio por unidad de peso (A) en mg/g y por unidad de area (B) en mg/cm<sup>2</sup>. La linea continua representa la regresion lineal entre estas dos variables (A:  $r=0.36$ ,  $p \leq 0.05$ ; . Para la regresion se utilizan todas las especies estudiadas en los Bosques Enanos Nublados.

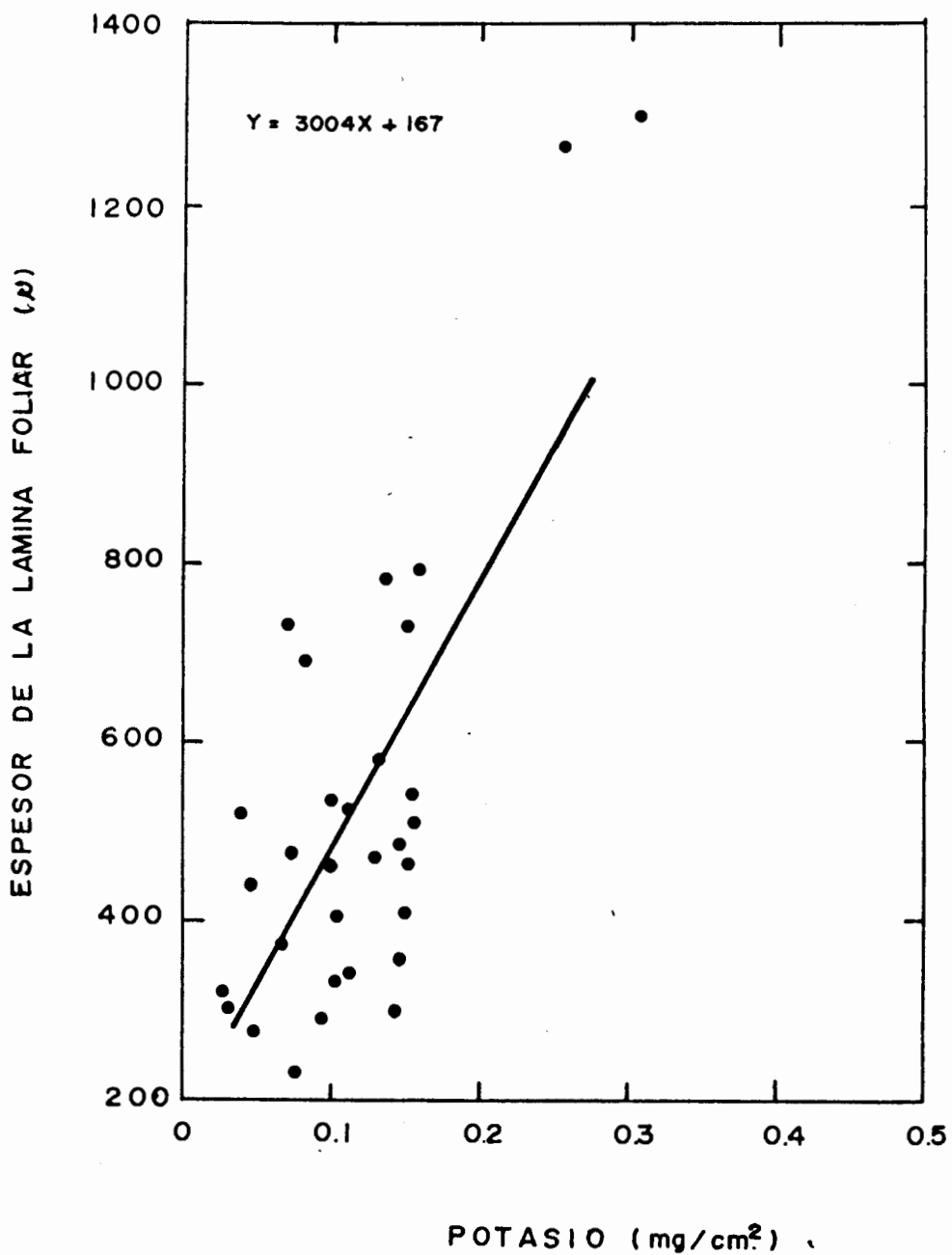


Figura 21. Relacion entre la espesor de la lamina foliar y el contenido de potasio por unidad de area foliar. La linea continua representa la regresion lineal entre estas dos variables ( $r=0.71$ ,  $p \leq 0.01$ ). Para la regresion se utilizan todas las especies estudiadas en los Bosques Enanos Nublados.

2. Se encontró una correlación positiva y significativa ( $p < 0.01$ ) entre la concentración de N (mg/g) y el AFE, utilizando para el análisis de regresión todas las especies estudiadas (Figura 23). Es importante mencionar la amplia dispersión de los valores experimentales alrededor de la línea de regresión si se compara con otras relaciones entre el N y el AFE (Sobrado, 1980). No fue encontrada una relación estadísticamente significativa entre el AFE y la concentración de fósforo (P), así como tampoco con los demás nutrientes estudiados (K, Ca, Mg, Mn, Al).
3. La correlación entre la concentración de fibra y el AFE no fue significativa. Por lo tanto, el aumento de la densidad foliar no puede ser explicado por la simple acumulación de carbohidratos insolubles. Es posible que algunos compuestos extraídos durante la determinación de fibra estén aportando una gran proporción al peso foliar.
4. El aumento de la relación fibra/proteína va seguido de un incremento del espesor foliar ( $r = 0.45$ ,  $p < 0.03$ ). Fig 24.

En resumen: El aumento de la densidad de las hojas (menor AFE), parece ser una consecuencia de la disminución del contenido de nitrógeno. Sin embargo, el aumento de la densidad foliar no está determinado únicamente por la acumulación de fibra cruda.

### 3.2. ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES

Con el objeto de sintetizar la información sobre caracteres anatómicos, se utilizó el Análisis de Componentes Principales (ACP). Este análisis puede reducir la variabilidad de los caracteres medidos y agrupar las especies según sus afinidades anatómicas. El análisis ordena simultáneamente las especies y caracteres usados en el ordenamiento, por medio de un sistema de ejes los cuales explican porcentajes cada vez menores de la variabilidad de la muestra. De esta forma es posible asociar la posición de las especies con relación a los caracteres usados en el ordenamiento.

En el ordenamiento de las especies de Macuira, Santa Ana, Copey y El Zumbador, los tres primeros ejes del ordenamiento explicaron el 70%

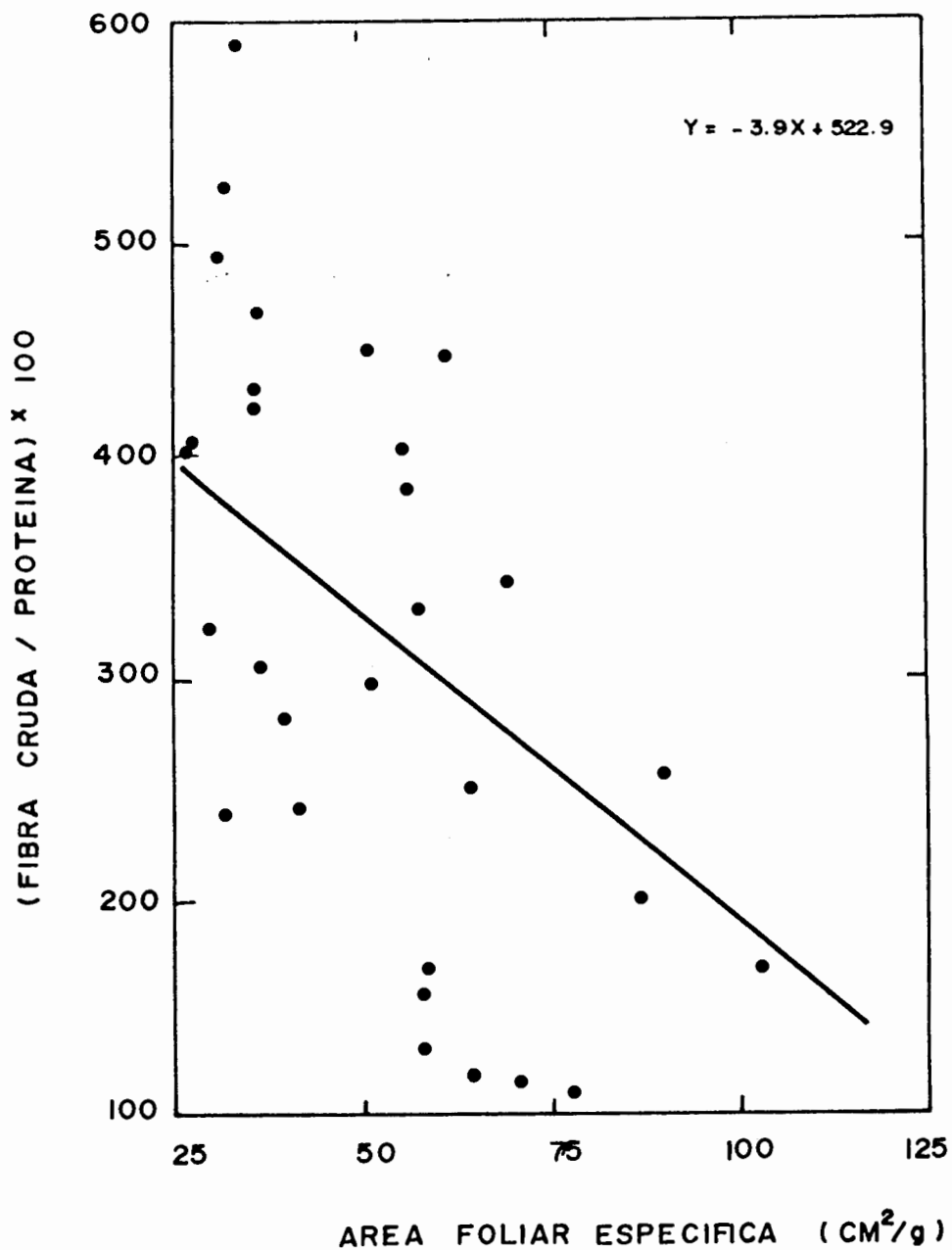


Figura 22. Relacion entre la razon fibra cruda/proteina y el area foliar especifica. La linea continua representa la regresion lineal entre estas dos variables ( $r=0.59$ ,  $p \leq 0.01$ ). Para la regresion se utilizan todas las especies estudiadas en los Bosques Enanos Nublados.

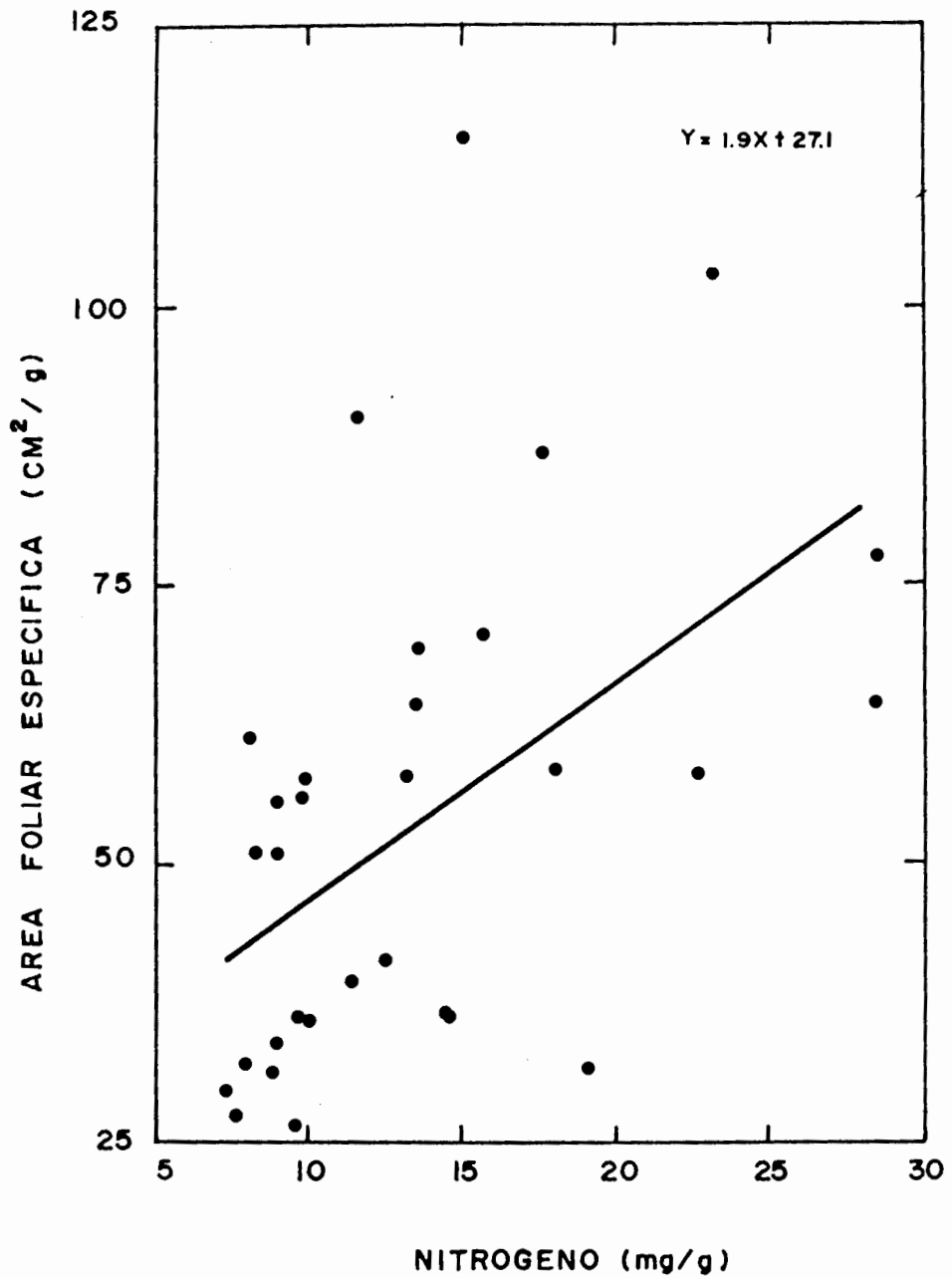
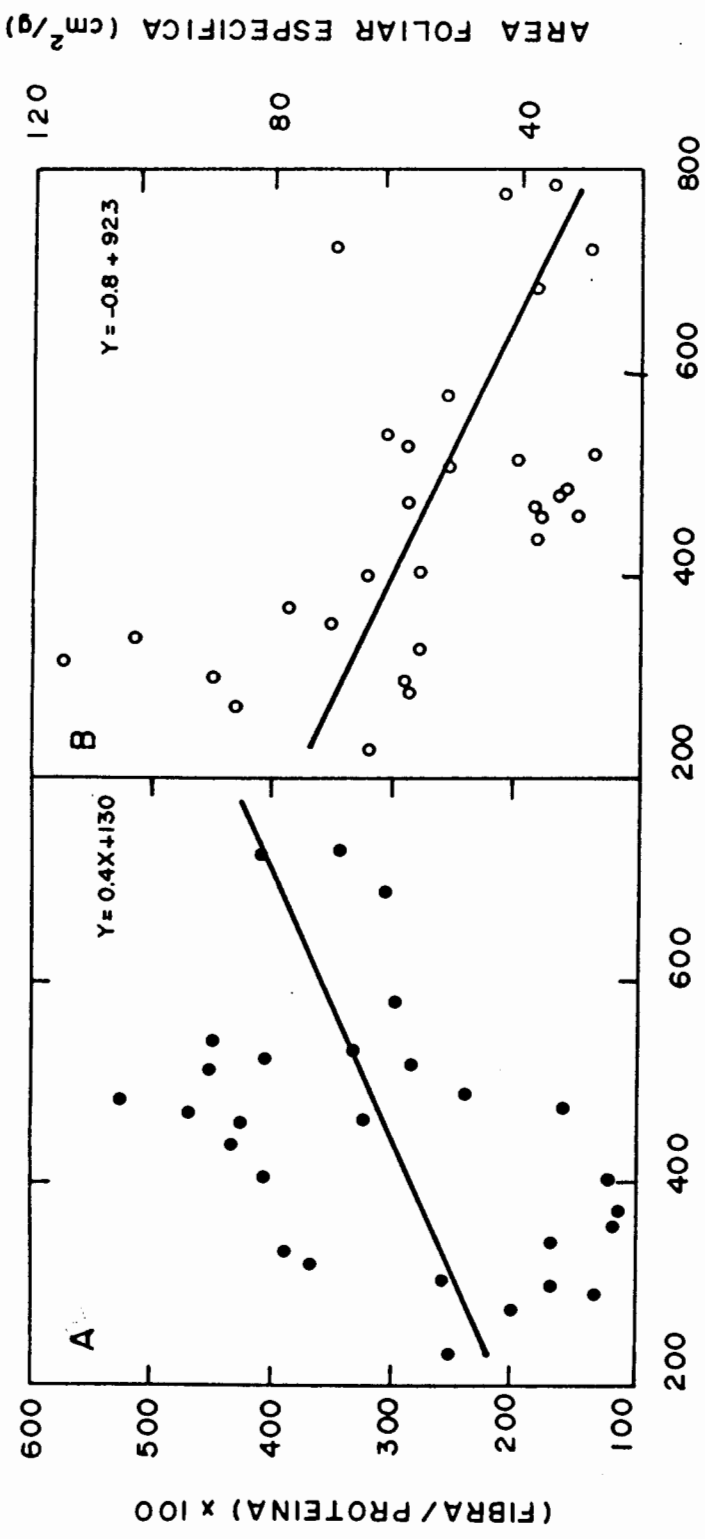


Figura 23. Relacion entre el area foliar especifica y la concentracion de nitrogeno foliar por unidad de peso. La linea continua representa la regresion lineal entre estas dos variables ( $r=0.49$ ,  $p \leq 0.01$ ). Para la regresion se utilizan todas las especies estudiadas en los Bosques Enanos Nublados.



ESPESOR DE LA LAMINA FOLIAR (μ)

Figura 24. Relacion entre los estimadores del escleriformismo foliar y el espesor de la lamina foliar. La linea continua representa la regresion lineal entre estas variables (A:  $r=0.45$ ,  $p \leq 0.01$ ; B:  $r=0.53$ ,  $p \leq 0.01$ ). Para la regresion se utilizan todas las especies estudiadas en los Bosques Enanos Nublados.



de la varianza de la muestra. El eje 1 explico el 48.8% de la varianza y el eje 2 el 11.3%. El análisis mostró que:

1. Las especies de ninguno de los bosques fueron separadas por el ordenamiento de rasgos anatómicos (Figura 25). Este refleja la homogeneidad anatómica entre las especies de los bosques del Caribe y los Andes, con la excepción del AFE y probablemente del espesor de las cutículas adaxiales y densidad estomática como se vera mas adelante.
2. En el primer eje del ordenamiento esta el espesor de la lámina foliar esta opuesto al AFE y densidad estomática. La correlación entre estos caracteres resultó negativa y estadísticamente significativa (Figura 26).

### 3.3. COMPARACION ANATOMICA ENTRE HOJAS DE ARBOLES DE BOSQUES DEL CARIBE Y LOS ANDES

Los valores de los atributos morfoanatómicos de las hojas de las especies de Macuira, Santa Ana y Copey, fueron promediadas y comparadas con el bosque del Zumbador.

De los caracteres morfológicos estudiados, solo el AFE, resultó ser estadísticamente diferente ( $p < 0.02$ ) entre las especies de los bosques del Caribe y los Andes (Tabla 15). Ya que el porcentaje de fibra cruda no mostro diferencias significativas entre los dos grupos de especies, la menor AFE en las especies del bosque de Zumbador (Andes) no puede ser atribuido a la simple acumulación de carbohidratos insolubles.

La densidad estomática y el espesor de la cuticula adaxial resultaron diferentes al  $p < 0.10$  y  $p < 0.20$  respectivamente.

Al comparar los cacteres morfoanatómicos de Clusia multiflora en individuos de las laderas de barlovento y sotavento en el Cerro Copey, fueron encontradas diferencias estadísticamente significativas en el area foliar y AFE, asi como en el espesor del mesófilo y sus componentes (Parenquima empalizada y esponjoso) Tabla 16. La diferencia mas contrastante es el espesor del parenquima en empalizada; mientras que a sotavento las hojas desarrollan una capa de celulas de 80 u de espesor, en barlovento tienen generalmente dos capas con un total de 149 u de

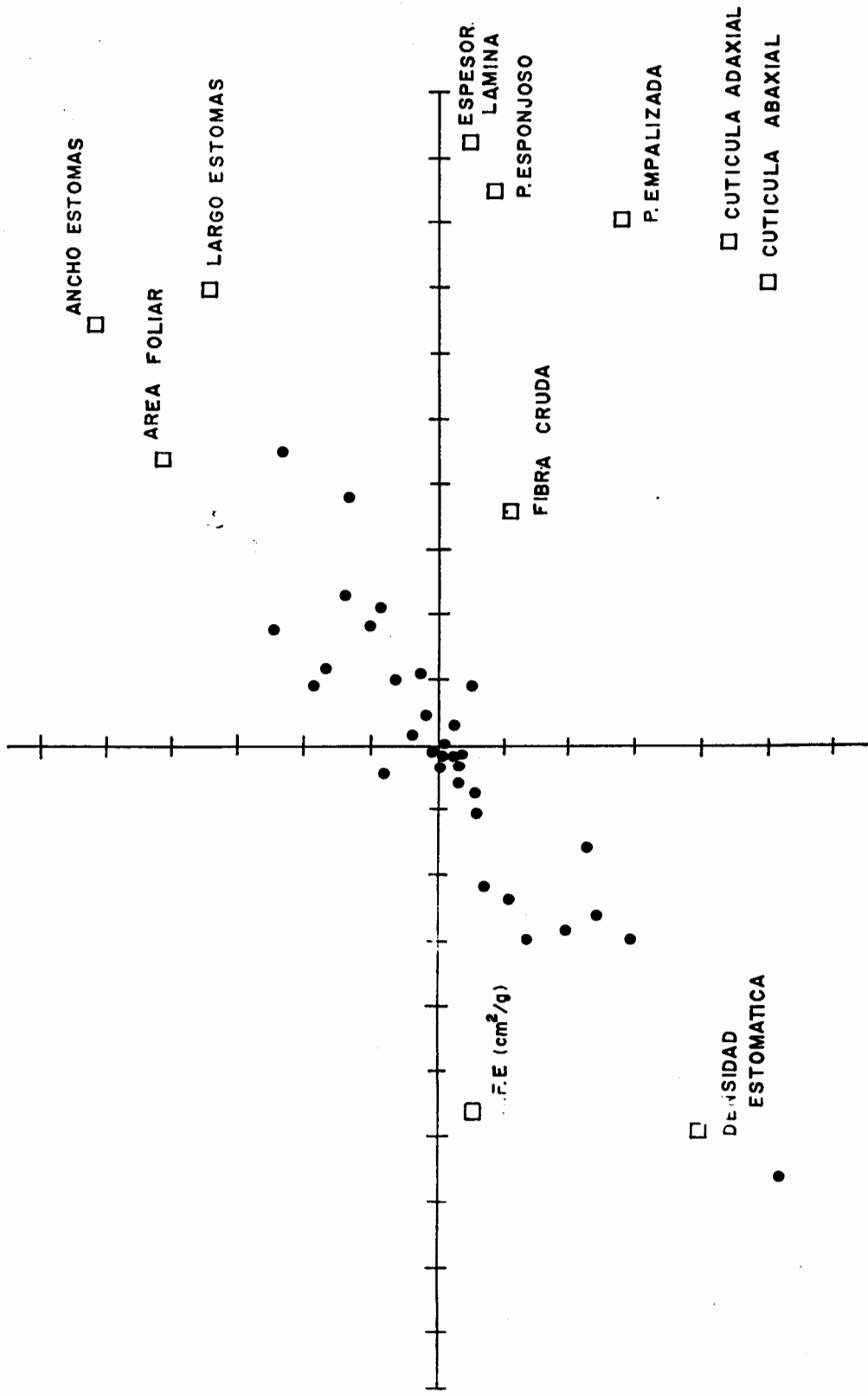
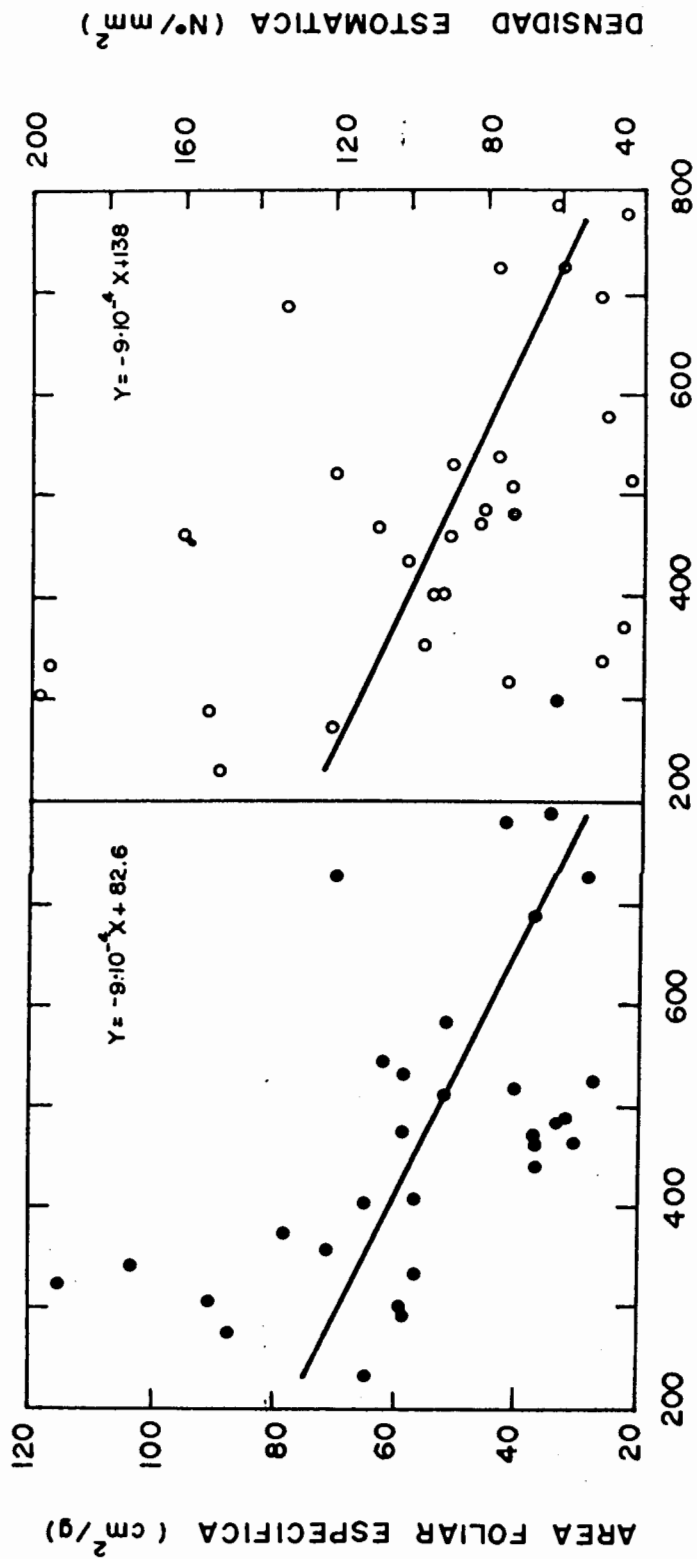


Figura 25. Analisis de componentes principales entre especies de los Bosques Enanos Nublados de Macuira, Santa Ana, Copey y Zumbador y sus caracteres anatomicos. Se grafican los dos primeros ejes del ordenamiento que explican el % de la varianza. Los puntos negros representan las especies y los cuadrados los atributos anatomicos usados en el ordenamiento.



### ESPESOR DE LAMINA FOLIAR (μ)

Figura 26. Relacion entre area foliar especifica y espesor de la lamina foliar (A) y entre densidad estomatica foliar y espesor de la lamina (B). La linea continua representa la regresion lineal entre estas variables (A:  $r=0.59$ ,  $p \leq 0.01$ ; B:  $r=0.53$ ,  $p \leq 0.01$ ). Para la regresion se utilizan todas las especies estudiadas en los Bosques Enanos Nublados.

TABLA N° 16. Caracteres anatómicos y contenidos de nutrientes en individuos de Clusia multiflora en laderas de Barlovento y Sotavento del Cerro Copey.

MORFOLOGIA	Barlovento	Sotavento	(1)
Area (cm )	37.5	62.25	p(<0.014)
Grueso lámina (μ)	776.5	698.0	
AFE (cm <sup>2</sup> /g)	35.9	42.8	p(<0.029)
<b>ANATOMIA</b>			
<b>Estomas:</b>			
Largo (μ)	55.0	55.0	
Ancho (μ)	76.5	67.0	
Densidad abaxial ( /mm)	60.3	59.0	
<b>Parenquima</b>			
Esponjoso: Espesor (μ)	353.0	317.3	p(<0.014)
Empalisada Espesor (μ)	149.5	80.3	p(<0.014)
N° de capas	2	1	p(<0.014)
<b>Cutículas + pared ext. epid:</b>			
abaxial (μ)	11.1	9.3	
adaxial (μ)	16.6	15.9	
Hipodermis (#)	5	5	
<b>MADERA</b>			
Densidad (g/cm <sup>3</sup> )	0.874	0.946	
<b>NUTRIENTES (mg/g p1)</b>			
K	6.75	6.38	
Ca	16.11	19.52	
Mg	2.60	2.03	
P	0.72	1.04	
N	8.26	11.48	
Fibra árida %	33 %	15.3 %	

(1) Prueba de U de Hanm-Whitney n1=n2=4 individuos

espesor. La disminución del AFE en los individuos de las laderas de barlovento va acompañada de un aumento de fibra cruda y de una disminución del P y del N con relación a los individuos de la ladera de sotavento.

#### 4. DISCUSION

Antes de discutir los resultados sobre la anatomía de las especies, es importante mencionar las limitaciones del análisis de regresión, utilizado a lo largo de este capítulo.

1. La línea de regresión dibujada sobre las nubes de puntos debe ser utilizada como una TENDENCIA y no como un estimador de los valores del atributo utilizado como variable dependiente.

2. Los datos utilizados en las regresiones, principalmente caracteres anatómicos y concentraciones de algunos nutrientes foliares, muestran una dispersión muy grande. Ya que el análisis de regresión presupone normalidad en los datos que usa, parece que algunos de estos no lo son, y de ahí la dispersión observada.

3. Además de los ajustes lineales que fueron significados, fueron probados polinomios de diferentes grados y sin embargo, los ajustes no mejoraban significativamente.

Conociendo las limitaciones del enfoque utilizado, se discuten a continuación los resultados sobre variabilidad anatómica, espesor y escleromorfismo foliar.

##### 4.1. VARIABILIDAD ANATOMICA

Parece sorprendente que especies con caracteres anatómicos tan diferentes, como hojas gruesas y delgadas, livianas y densas, estén ocupando un mismo habitat. Este había sido observado en los bosques esclerófitos australianos (Beadle, 1954, 1966, ), en los bosques montanos de Jamaica (Tanner and Kapos, 1982) y más recientemente en los bosques húmedos del Cerro Copey (Sugden, 1984). La coexistencia de especies con anatomía foliar diferente pudiera ser explicado por una o varias de las siguientes hipótesis:

1. Es posible que las diferencias observadas, sean el resultado de simples variaciones taxonomicas ( Tanner y Kapos 1982) y que algunos caracteres morfoanatómicos esten fijados genéticamente en los linajes mas antiguos de las especies (Beadle, 1966). Si esto es así, sería de esperar que estos caracteres tengan poco o ningún valor adaptativo actual.
2. Los rasgos morfoanatómicos pueden no tener un significado adaptativo, sino ser la consecuencia indirecta de otros cambios producidos en el proceso evolutivo. Por ejemplo, la reducción del tamaño de las hojas puede producir una elevada densidad estomática sin que esto ultimo tenga algun valor en el proceso de fijación de CO<sub>2</sub>. (Korner, 1983)
3. Los caracteres tienen un valor adaptativo y sus variaciones responden a los cambios en los factores limitantes.

Teniendo en cuenta los resultados presentados en este capítulo podemos decir lo siguiente:

1. El aumento del espesor foliar y la disminución del AFE parecen ser mas el producto de una condición limitante, como es la deficiencia de nitrógeno mas que la forma "optima" de crecimiento.
2. Korner (1983), propone que las características tales como el tamaño de las hojas y el grado de escleromorfismo, estan probablemente determinados por efectos directos o indirectos de la temperatura media durante el crecimiento. Sin embargo, el contraste de las temperaturas en el Caribe y los Andes (23 °C y 10 °C) y la similitud de los tamaños foliares en las dos areas, no parecen indicar que hay un efecto termico sobre las tasas de expansion foliar de las especies en estos bosques montanos estudiados.
3. Un aumento del espesor foliar en Clusia multiflora como producto de una segunda capa de parénquima empalizada parece ser inducido por elevadas velocidades del viento. Los efectos de este factor, pueden presentar gran similitud con los inducidos por la sequía (Grace, 1977). Ya habia sido sugerido que el

tamaño y espesor foliar en las especies de el Cerro Copey, estan mas correlacionado con factores ambientales como la velocidad del viento que con simples diferencias filogeneticas ( Sugden, 1984). Sería interesante conocer si las variaciones morfologicas inducidas por las altas velocidades del viento, son en realidad inducidas por el aumento de las demandas evaporativas producidas por el rompimiento de la capa limite de las hojas expuestas al viento.

4. No hay diferencia estadísticamente significativas entre el numero de capas de hipodermis entre las especies de los BEN del Caribe y los Andes. Sin embargo en el bosque del Zumbador 6 de las 8 especies presentan hipodermis y en los bosques del Caribe solo 9 de 18 especies tienen este rasgo anatomico. Si la hipodermis esta relacionada con el balance de agua de las especies de bosques nublados, sería de esperar que este caracter este mas ligado a las de los Bosques del Caribe, que estos estan sometidos a mayores temperaturas y deficits de presion de vapor, que a las especies del bosque del Zumbador. Es posible que este caracter este mas relacionado con el aumento de la radiacion UV que es mayor en los bosques que crecen a grandes altitudes como es el caso del bosque del Zumbador.

#### 4.2. ESPESOR FOLIAR

El aumento del espesor foliar de las hojas paquífilas, parece estar determinado por el engrosamiento del Parénquima esponjoso mas que de otros de los componentes de la lámina foliar. Es probable que por tratarse de este parénquima, sea el aire y no el agua el responsable ultimo de este aumento del espesor. Kapos (1982), concluye que la diferencia en el espesor de las hojas esclerófitas y paquífilas es la densidad del mesófilo; mientras en los esclerófitos (bosque seco tropical) se presenta un empalizada denso y el cociente empalizada / esponjoso de 0.72, en los paquífilos el mesofilo es esponjoso y la relacion empalizada/ esponjoso es de solo 0.47.

Con solo los resultados de las correlaciones entre las concentraciones del K,Ca,Mg y el espesor foliar, es difil decir si

estos nutrientes son la causa o el efecto del aumento del espesor de la lamina foliar. En el caso del Ca y el Mg, dos elementos estructurales, es posible que el aumento de las concentraciones de los iones solo sea el resultado del aumento de paredes celulares en hojas gruesas. El Ca muestra correlación positiva con el grueso de la hoja cuando su concentración se expresa por unidad de peso o area. Recuerdese que debido a que el peso y el espesor foliar estan positivamente correlacionados, al analizar los nutrientes como causa del espesor de las hojas, estos deben estar expresados por unidad de area para hacer que la relación entre estas dos variables, sea lo mas independiente posible. Tambien es posible que el K contribuya osmóticamente a la acumulación de agua y de ahí el incremento del espesor de la hoja.

Es conocido que el potasio es utilizado en la síntesis de proteínas y su acululación se induce como producto de deficiencias de N. (Delgado, 1976). Si esto mismo opera en las hojas de las especies de bosques nublados, esta sería un evidencia mas de que las deficiencias de N en este tipo de bosques.

Fue encontrada una relación significativa entre el espesor foliar y la densidad de los estomas (figura 26). Una disminución de la densidad estomática con los aumentos del espesor de la lámina foliar puede ser explicado parcialmente ya que la resistencia del mesófilo en la fijación de CO<sub>2</sub> en hojas muy gruesas es mayor que la resistencia estomatica y de la capa limite. Los costos de construcción y mantenimiento de una alta densidad estomatica en hojas gruesas, no compensarían la disminución de las resistencias a la carboxilación.

El aparente incremento de la densidad estomatico en las especies del bosque del Zumbador con relación a las especies de los Bosques del Caribe (sin cambio del largo y ancho total del estoma), pudiera ser interpretado como un mecanismo para aumentar la capacidad de intercambio gaseoso en un habitat donde los posibles periodos de transpiración son muy cortos debido a las las condiciones de saturación de la atmosfera y/o humedecimiento permanente de las hojas. Cintrón (1970) encontro resultados similares, pero con cambios del tamaño de los estomas, a lo largo del gradiente altitudinal en las montañas de Iquillo en Puerto Rico. Korner (1983) encontró que la densidad



estomatica disminuye sin cambios en el tamaño de los estomas a lo largo de un gradiente altitudinal en montañas de Nueva Guinea.

#### 4.3. ESCLEROMORFISMO

La correlación entre la concentración de Nitrogeno y el AFE, también ha sido encontrada para otras localidades como el bosque seco sobre calizas en Jamaica (Kapos, 1982) y la "Bana" amazónica (Sobrado y Medina, 1980). Sin embargo, cuando la concentración de nitrógeno es alta (>2.0%) o el AFE es mayor de 75 cm<sup>2</sup>/g, la dispersión de las especies alrededor de la línea de regresión aumenta grandemente. Es posible encontrar especies "esclerofitas" como Guapira fragrans con concentraciones de hasta 2.5% de nitrógeno o especies "mesófilas" como Dendropanax arboreus, Weinmania pinnata o Actinostemon concolor con concentraciones de nitrógeno entre 1% y 1.5%. Aun cuando la concentración de nitrógeno foliar es baja en las especies de los BEN, es posible encontrar especies con contenidos foliares altos de este elemento y con individuos tan pequeños como las especies más pobres en N. Al parecer, las bajas concentraciones de N foliar así como las hojas escleromorfas, son caracteres comunes pero no necesarios para la supervivencia de las especies en los BEN.

En los BEN y en los bosques secos de Jamaica, no se encontró ninguna correlación del AFE con la concentración de fósforo, lo que puede constituir una diferencia importante en los factores que determinan la esclerofilia de las especies en estos ecosistemas, como había sido mencionado por Kapos, 1982.

Al comparar los valores de la razón fibra / proteína de las especies de los BEN con la lista dada por Loveless, (1962) encontramos

1. Las especies estudiadas en los BEN presentan valores de F/P tan altos como las especies más escleromorfas. En las especies de los BEN el cociente fibra / proteína es de 282 mientras que las 10 especies más escleromorfas presentadas por Loveless el cociente es de 244.
2. Los altos valores de Fibra/Proteína en los BEN, parecen ser producto de la baja concentración de proteínas (8.3% vs 11%), mas

que de la acumulación de fibra (23.5% vs 25.8%) con relación a las especies esclerófilas.

Las diferencias mencionadas anteriormente, parecen indicar que el marcado escleromorfismo de las hojas es producto de la baja concentración de nitrógeno. Sin embargo es posible encontrar especies con hojas mesófilas o con contenidos de N foliar alto e individuos tan pequeños como las especies más escleromórficas y pobres en N.

## 5. CONCLUSIONES

1. Con excepción del área foliar específica no hay diferencias estadísticamente significativas ( $p < 0.05$ ) entre los caracteres anatómicos de las especies de los Bosques de los Andes y el Zumbador. El parecido anatómico entre los dos grupos de especies contrasta con las diferencias en los regímenes térmicos e hídricos de los dos tipos de bosques.
2. El espesor foliar y el AFE en las especies estudiadas parece estar determinada por la concentración de nitrógeno foliar. Una evidencia de esta relación funcional puede ser la acumulación de potasio en las hojas gruesas como consecuencia de una inhibición de la síntesis de proteínas por falta de nitrógeno. Sin embargo, a bajas concentraciones de Nitrógeno, no hay una mayor acumulación de fibra, lo cual parece indicar que la disminución del AFE no solo se debe a la acumulación de carbohidratos insolubles.
3. Es posible encontrar árboles enanos de especies mesófilas y esclerófilas o con altos y bajos contenidos de nitrógeno foliar. Ni el escleromorfismo ni las bajas concentraciones de N foliar parecen condiciones necesarias para la supervivencia de las especies en BEN.
4. El aumento del espesor foliar parece estar determinado por el aumento del espesor del parénquima esponjoso, y no del parénquima empalizada, las cutículas (adaxial y/o abaxial), epidermis o hipodermis.

## CAPITULO 6

## CAPITULO 6

### RELACIONES HIDRICAS EN ESPECIES ARBOREAS DE BOSQUES ENANOS NUBLADOS

1. <u>INTRODUCCION</u> . . . . .	113
2. <u>MATERIALES Y METODOS</u> . . . . .	113
2.1. CONDUCTANCIA ESTOMATICA . . . . .	114
2.2. POTENCIALES FOLIARES Y CURVAS PRESION-VOLUMEN . . . . .	114
3. <u>RESULTADOS</u> . . . . .	115
3.1. CONDUCTANCIA ESTOMATICA . . . . .	115
3.1.1. <u>Serranía de la Macuira</u> . . . . .	115
3.1.1.1. Bosque Enano Nublado. . . . .	115
3.1.1.2. Bosque Seco Caducifolio . . . . .	122
3.1.2. <u>Cerro Santa Ana</u> . . . . .	126
3.1.2.1. Bosque Enano Nublado. . . . .	126
3.2. POTENCIALES HIDRICOS FOLIARES . . . . .	130
3.3. CURVAS PRESION-VOLUMEN. . . . .	133
3.4. CORRELACION ENTRE CARACTERES ANATOMICOS Y PARAMETROS DE LAS CURVAS PRESION-VOLUMEN. . . . .	136
4. <u>DISCUSION</u> . . . . .	136
4.1. TRANSPIRACION . . . . .	136
4.2. POTENCIALES FOLIARES Y CURVAS PRESION-VOLUMEN . . . . .	139
4.3. CORRELACION ENTRE CARACTERES ANATOMICOS Y PARAMETROS DE LAS CURVAS PRESION-VOLUMEN. . . . .	141
5. <u>CONCLUSIONES</u> . . . . .	142

## 1. INTRODUCCION

Los bosques enanos nublados de las montañas del Caribe y los Andes, están creciendo bajo diferentes suministros y demandas de agua. Por un lado están los BEN de Macuira, Santa Ana y Copey que crecen a menores altitudes que el bosque del Zumbador y por lo tanto están sometidos a temperaturas relativamente más altas. Además, la cobertura de nubes en los bosques del Caribe es principalmente nocturna lo que crea condiciones de alta demanda evaporativa durante las horas del día. Los suministros de agua en estos bosques se hace principalmente mediante la intercepción de agua de neblina. Por el otro lado están los BEN andinos como el Zumbador, que están creciendo a menores temperaturas y bajo condiciones de permanente humedad. Su principal fuente de agua es la precipitación. En general, los BEN del Caribe están sometidos a mayores y más frecuentes demandas evaporativas en relación a los bosques del Zumbador.

En este capítulo se estudian algunos mecanismos relacionados con el balance hídrico en especies arbóreas de los BEN del área del Caribe y los Andes de Mérida. Se desea conocer como son los mecanismos de regulación de balance de agua en bosques fisiológicamente parecidos que crecen bajo diferentes regímenes de precipitación, temperatura y demandas evaporativas. Además se hace una comparación entre caracteres anatómicos como el escleromorfismo foliar y los componentes del balance hídrico foliar.

## 2. MATERIALES Y METODOS

En este estudio se hicieron mediciones de conductancia estimada, tasas de transpiración, potenciales hídricos foliares y curvas presión-volumen de algunas especies de los bosques de Macuira, Santa Ana, Copey y el Zumbador.

En Macuira, se midió la conductancia y transpiración durante una semana, utilizando en cada día dos o tres de las siguientes especies: Eugenia procera, Clusia major, Guapira fragrans, Maytenus sp., Dendropanax arboreus, Myrsine guianense y Euphorbia cotinifolia. Con el objeto de tener un patrón de referencia para comparar las tasas de

transpiración y las conductancias estomáticas en el bosque nublado, se hicieron mediciones de estas variables en 9 especies siempreverdes del Bosque Seco Caducifolio y en una del Bosque Seco Espinoso de Macuira.

En Santa Ana, se midió la conductancia estomática durante tres días utilizando 2 o 3 de las siguientes especies: Actinostemon concolor, Coccoloba swartzii, Guapira opposita, Ardicia cuneata, Coccoloba coronata, Weinmania pinnata y Clusia major. En este bosque fue posible medir los potenciales hídricos foliares a lo largo del día y elaborar las curvas presión-volumen de las mismas especies.

En el Zumbador se midieron los potenciales hídricos foliares en un curso diario y se elaboraron las curvas presión-volumen de siete especies: Clusia sp., Podocarpus oleifolius, Brunelia sp., Persea ferruquina, Simplocus suaveolens, Weinmania pinnata y Ocotea calophylla. Las condiciones de persistente neblina durante los días de trabajo, impidieron las mediciones de conductancia estomática.

## 2.1. CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA

Las mediciones de conductancia estomática se hicieron en el dosel de los árboles (4-5 m) con un porómetro de estado estable. La conductancia estomática fue medida en la superficie abaxial de las hojas ya que ninguna de las especies estudiadas es anfiestomática (vease capítulo de anatomía). La conductancia en cada una de las especies estudiadas fue medida cada hora en tres hojas distintas de un mismo árbol. Los cálculos se realizaron mediante el "Programa en BASIC para evaluación de datos ecofisiológicos" (Zabala y Orozco, 1985). Las fórmulas de este programa están en el Apéndice D.

## 2.2. POTENCIALES FOLIARES Y CURVAS PRESIÓN VOLUMEN

Las mediciones de potencial hídrico foliar se hicieron con una bomba de presión (Scholander, 1964) y las curvas presión-volumen mediante la técnica descrita en Tyree and Hammel (1972). En cada medición del potencial hídrico foliar se hicieron tres replicas en forma simultánea con las mediciones de conductancia. Los cálculos de las curvas se hicieron mediante el "Programa en BASIC para evaluación de datos ecofisiológicos" (Zabala y Orozco, 1985). Las fórmulas están descritas en el Apéndice D.

El modulo de elasticidad, fue calculado como la pendiente entre el potencial de turgor y el contenido relativo de humedad total multiplicado por el contenido relativo de humedad medio (Tyree and Hammel, 1972). Se utilizó el contenido relativo de humedad total y no el simplásmico ya que no se presentaron diferencias entre los dos y en algunos casos este componente tiene valores negativos en los resultados de las curvas presión-volumen. Los potenciales de turgor graficados en los cursos diarios de potencial hidrico foliar, se calcularon del las regresiones del potencial foliar y el potencial de turgor de las curvas presión volumen.

Se hicieron algunas regresiones entre los componentes de las curvas presión-volumen y algunos caracteres anatomicos de las hojas. Fueron hechas regresiones entre el espesor de la lámina foliar o alguno de sus componentes y los volúmenes de agua total o simplásmica. También se hicieron regresiones entre el modulo de elasticidad y los estimadores del escleromorfismo foliar; el area foliar específica y la relación fibra/proteína x 100. Para estas regresiones fueron utilizadas un total de 13 especies.

La radiación total ( $W/m^2$ ) se obtuvo con un piranómetro LAMBDA Inst. Corp. y un Integrador Li-Cor. Las temperaturas de aire y hojas, se midieron con termopares de Cobre-Constantan y un microvoltímetro. La humedad relativa se midió con un psicrometro ventilado. La evaporación se midió utilizando evaporímetros de Piché.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. CONDUCTANCIA Y TRANSPIRACION.

##### 3.1.1. Serrania de Macuira

##### 3.1.1.1. Bosque Enano Nublado

De los siete días de mediciones, tres se presentaron nublados y cuatro parcialmente despejados. Durante los días nublados el Deficit de Presion de Vapor (DPV) vario entre 0.1 y 0.4 KPa, mientras en los días soleados el DPV alcanzo los 2 KPa (Tabla 17).

TABLA N° 17 Variables de respuesta de las especies arbóreas estudiadas en el Bosque Enano Nublado de la Serranía de Macuira. Se presenta la radiación media diaria (RAD), promedio diario de la diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), conductancia estomática media (X), máxima (MAX) y mínima diaria (MIN), transpiración total diaria y número de horas de medición. Las primeras fechas corresponden a los días de mayor radiación.

FECHA	ESPECIES	Rad		DPV		CONDUCTANCIA			TRANSPIRACION	
		(W/m <sup>2</sup> )	(KPa)	$\bar{X}$	MAX	MIN	DIARIA	HORAS		
25-06-84	G. fragrans	281	0.65	0.25	0.45	0.13	874	9		
	E. procera		1.02	0.19	0.23	0.09	944	9		
	C. major		0.91	0.19	0.36	0.08	745	9		
26-06-84	G. fragrans	272	0.60	0.24	0.40	0.15	817	9		
	E. procera		0.81	0.15	0.48	0.09	712	9		
	C. major		0.89	0.16	0.49	0.07	702	9		
05-07-84	M. guianense	189	0.30	0.40	0.63	0.23	532	7		
	G. fragrans		0.28	0.39	0.60	0.25	503	7		
20-06-84	E. procera	180	0.39	0.17	0.31	0.10	470	11		
	M. guianense		0.42	0.21	0.28	0.15	658	11		
18-06-84	D. arboreus	176	0.56	0.17	0.25	0.09	757	11		
	Maytenus sp.		0.66	0.15	0.19	0.09	528	8		
24-06-84	G. fragrans	154	0.22	0.79	1.10	0.55	629	6		
	M. guianense		0.15	0.70	0.89	0.57	473	6		
22-06-84	M. guianense	114	0.29	0.56	0.63	0.48	948	8		
	E. procera		0.28	0.59	0.71	0.52	1014	8		
	E. cotinifolia		0.30	0.52	0.66	0.41	886	8		



Durante los días de DPV alto, hay una disminución progresiva de la conductancia estomática en todas las especies, desde aproximadamente  $0.38 \text{ mol/m}^2/\text{s}$  en las primeras horas de la mañana hasta  $0.1 \text{ mol/m}^2/\text{s}$  alrededor de las 13 h. La conductancia alcanza nuevamente valores altos en las últimas horas de la tarde cuando la radiación y el DPV disminuyen (Figura 27). Las tasas de transpiración siguen en forma aproximada las curvas de DPV, permanecen constantes o disminuyendo a lo largo del día. Este último patrón puede ser observado en E. procera, C. major y G. fragrans (Figura 27 y Figuras 1 y 2 Apendice E).

Durante los días nublados, el DPV permanece bajo mientras que la conductancia es alta, alcanzando valores de hasta  $0.6 \text{ mol/m}^2/\text{s}$ . En estos días la transpiración se mantiene más o menos constante siguiendo en algunas oportunidades las variaciones de DPV. (Figura 28 y Figura 3 Apendice E).

Al comparar el comportamiento de una misma especie bajo condiciones de alta y baja demanda evaporativa, se observa que las conductancias son significativamente más altas en los días de bajo DPV, mientras que las tasas de transpiración son aproximadamente iguales como en E. procera (Figura 29) o llegar a ser mayores durante los días nublados como en el caso de M. quinensis (Figura 30). En G. fragrans, las tasas de transpiración tienden a disminuir y son más bajas que en los días de bajo DPV (figura 31).

En general, podemos decir que los aumentos de DPV van acompañados de una fuerte disminución de la conductancia estomática. En la Figura 32, se presentan los diagramas de dispersión entre DPV y conductancia para E. procera, G. fragrans y M. quinense. La disminución de la conductancia con los aumentos de DPV se pueden observar no solo para las especies por separado, sino como una tendencia general de las especies del bosque (Figura 33). En esta figura se muestra la relación entre las conductancias medias diarias y el DPV medio diario para todas las especies estudiadas. Se presentan diagramas de dispersión y no curvas de regresión ya que se trata de datos de campo donde hay varios factores ambientales que varían simultáneamente. Como hay pocos puntos, no se trazan las condiciones de entorno, que sería la respuesta de la conductancia a los cambios de DPV sin ninguna otra limitación para la

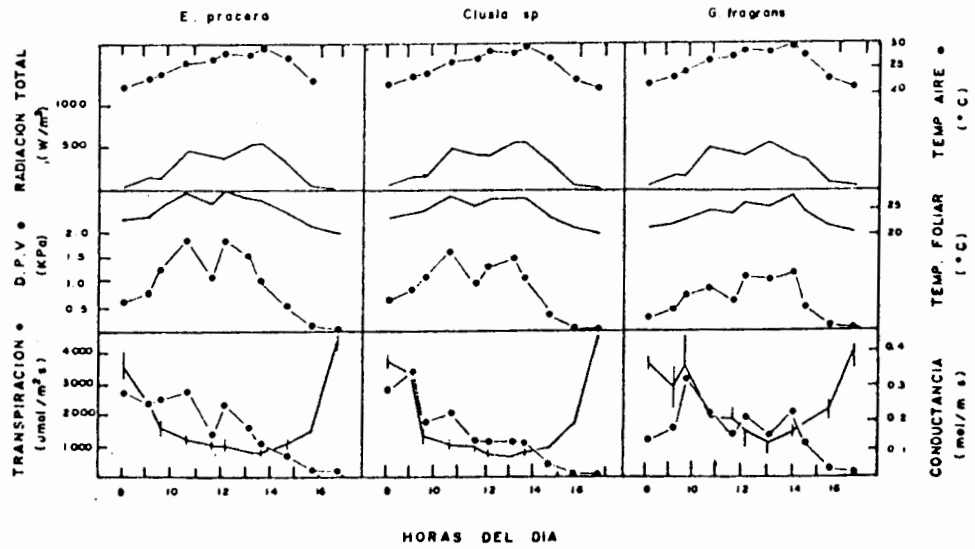


Figura 27. Curso diario de variables microclimáticas y de respuestas fisiológicas en *E. procera*, *Clusia* sp. y *G. fragrans* en el Bosque Enano Nublado de la Serranía de Macuira durante un día de altas demandas evaporativas. Las barras verticales representan  $\pm 1$  error típico (25/06/84).

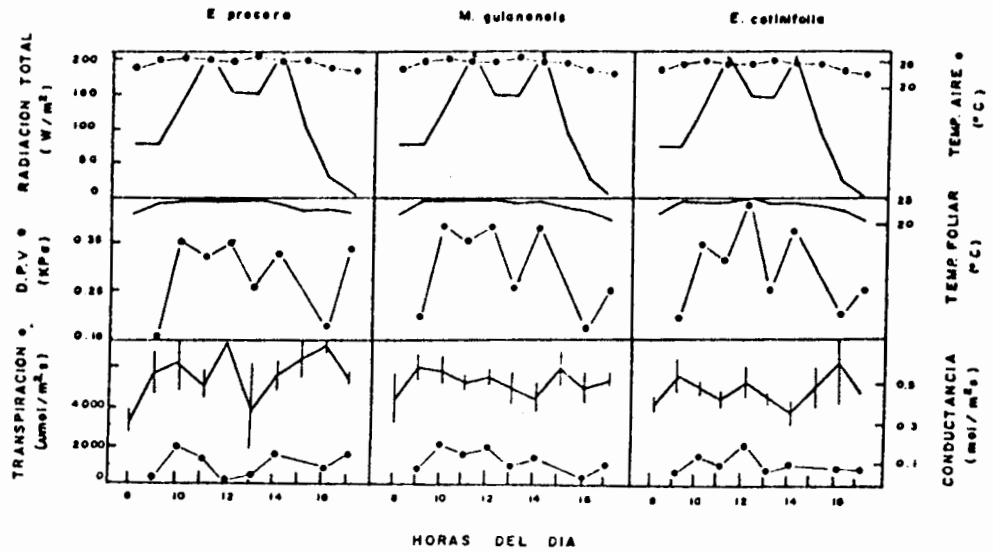


Figura 28. Curso diario de variables microclimáticas y de respuestas fisiológicas en *E. procera*, *M. guianensis* y *E. cotinifolia* en el Bosque Enano Nublado de la Serranía de Macuira durante un día de bajas demandas evaporativas. Las barras verticales representan  $\pm 1$  error típico (22/06/84).

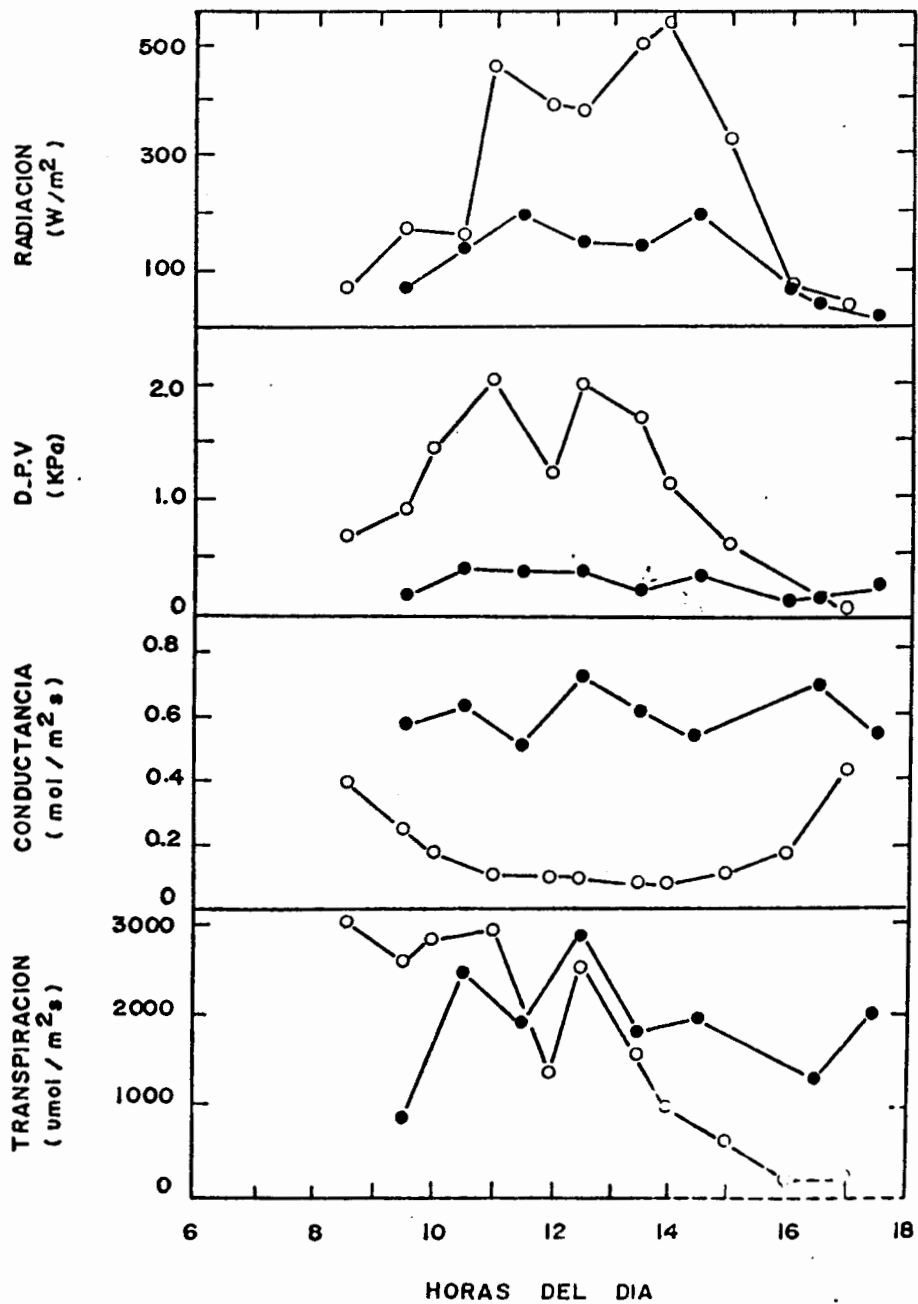


Figura 29 . Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta fisiológica en *E. procera* en un día de alta demanda evaporativa (○) y en un día de baja demanda vaporativa (●). Bosque Enano Nublado de Macuira. (Junio de 1984)

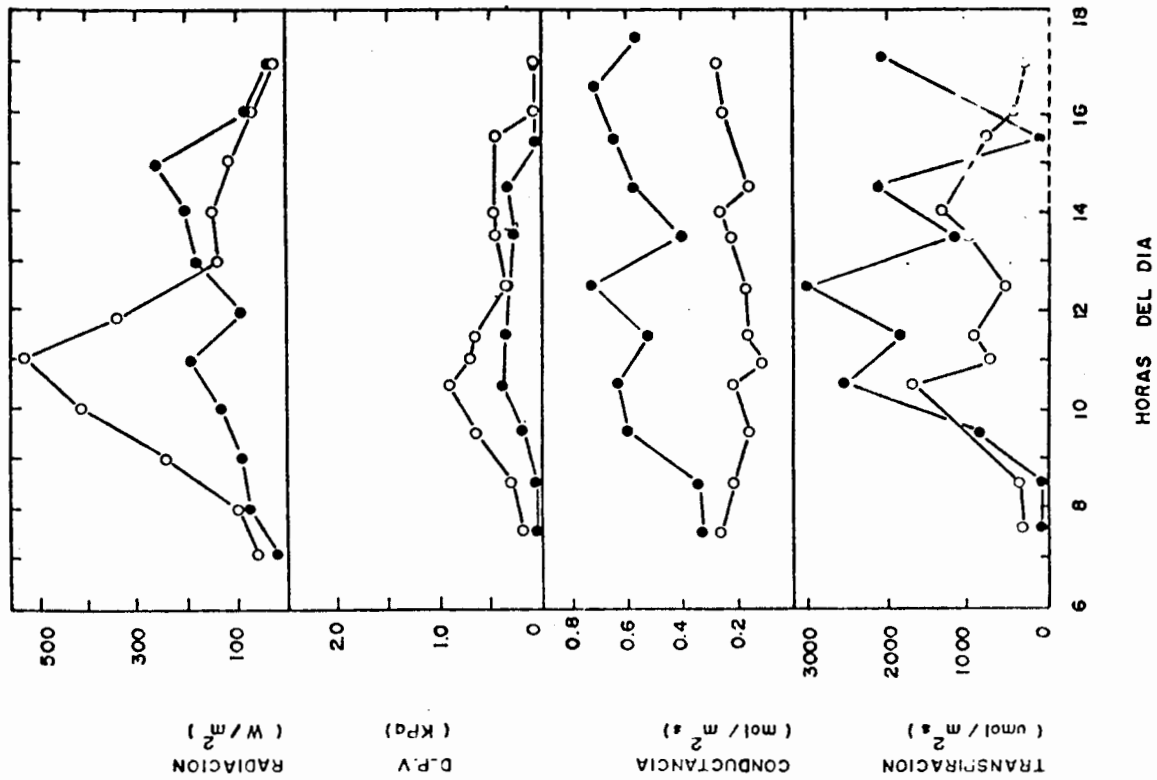


Figura 30 . Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta fisiológica en *M. guianensis* en un día de alta demanda evaporativa (O 20/06/84) y en un día de baja demanda evaporativa (● 22/06/84). Deficit de presión de vapor (DPV) Bosque Enano Nublado de Macuira.

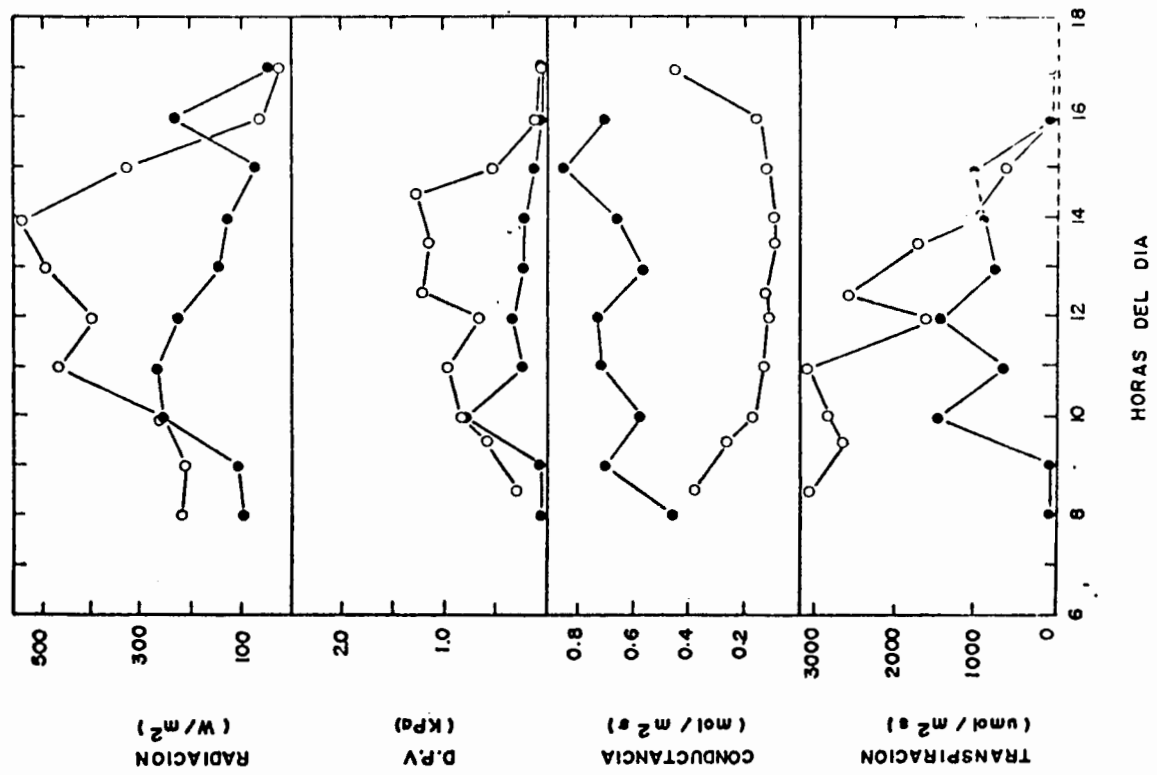


Figura 31 . Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta fisiológica en *C. fragrans* en un día de alta demanda evaporativa (O 25/06/84) y en un día de baja demanda evaporativa (● 24/06/84) en el bosque Enano Nublado de Macuira. Deficit de presión de vapor (DPV)

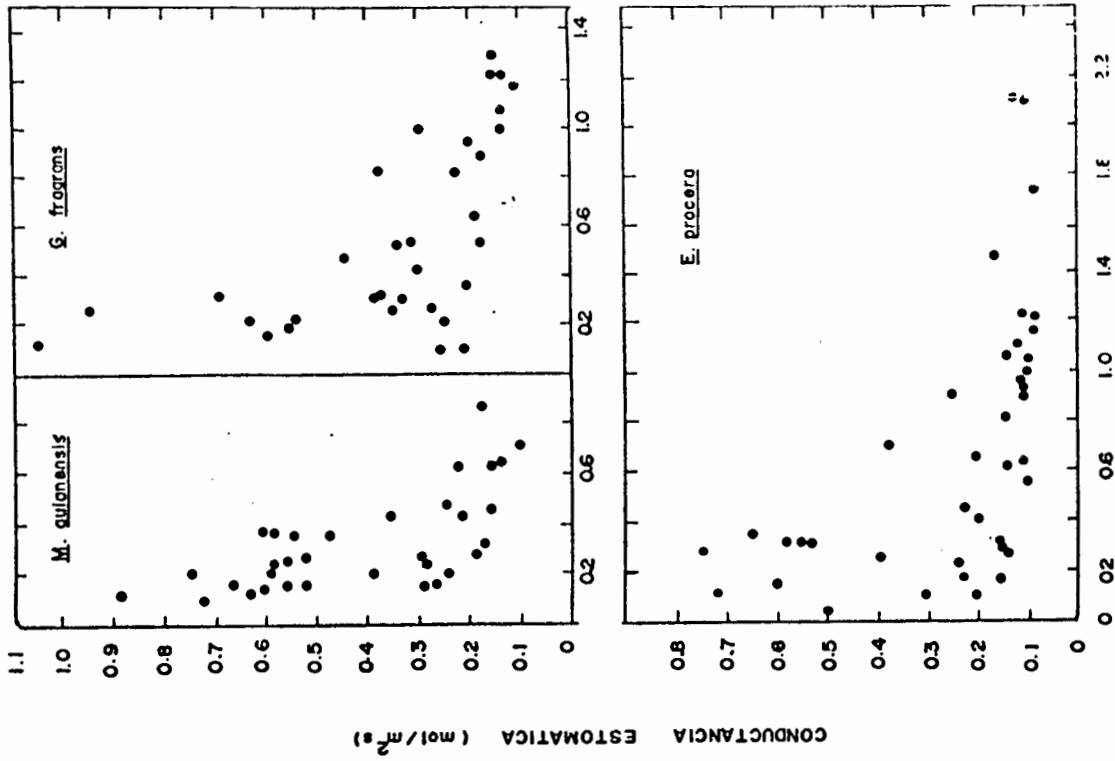


Figura 32. Diagramas de dispersión entre la conductancia estomática y el Deficit de presión de vapor hoja-aire para tres especies del Bosque Enano Nublado de Macuira. Se grafican todos los valores de los cursos diarios Junio-Julio de 1984.

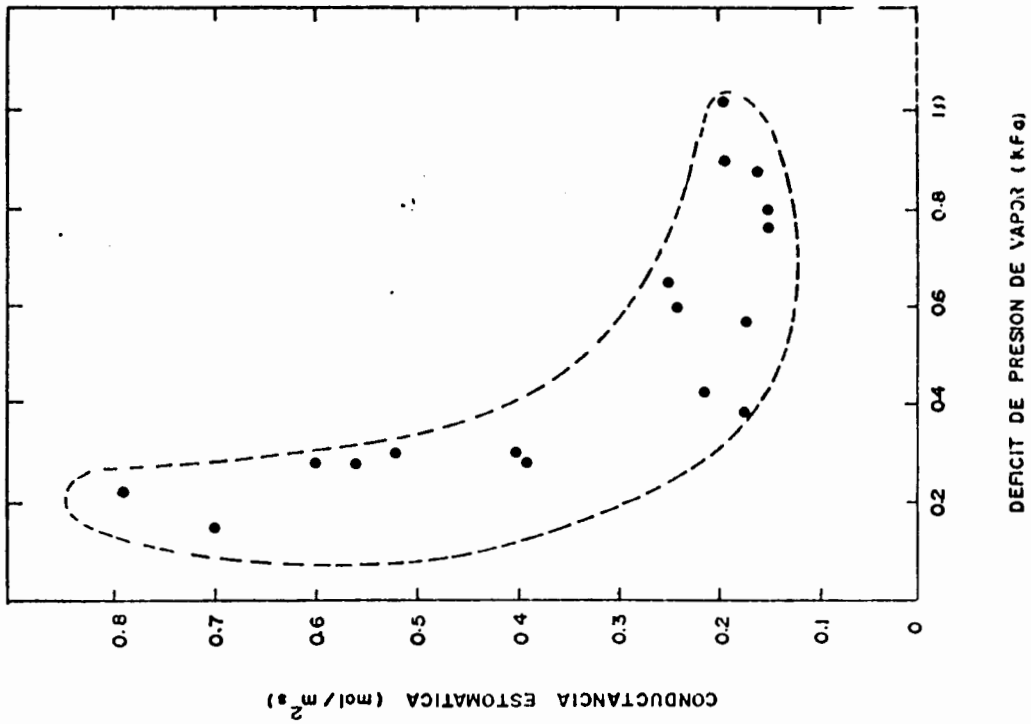


Figura 33. Diagrama de dispersión entre la conductancia estomática promedio diario y el deficit de presión de vapor medio diario por especie durante los días de medición en el Bosque Enano Nublado de Macuira (Junio-Julio de 1984)

planta, es decir, bajo condiciones óptimas de radiación, potencial hídrico y temperatura foliar. En todos los casos, la conductancia estomatica tiende a disminuir rápidamente con los aumentos del DPV, lo que sugiere que los mecanismos de cierre y apertura estomatica, son muy sensibles a los cambios de la humedad del ambiente.

### 3.1.1.2. Bosque Seco Caducifolio de Macuira

Durante los ocho días de mediciones en el Bosque Seco Caducifolio de la Macuira, la radiación total media varió entre 116 y 324 W/m<sup>2</sup>, con una máxima absoluta de 548 W/m<sup>2</sup> (Tabla 18). El DPV medio diario fue mas bajo en C. verrucosa (0.52 KPa) y máximos en Capparis sp. (0.81 KPa). Las conductancias medias variaron entre 0.13 mol/m<sup>2</sup>/s en M. americana y 0.23 mol/m<sup>2</sup>/s en P. juliflora. La transpiración total diaria de las nueve especies estudiadas fueron de un mismo orden de magnitud. Los mayores valores fueron medidos en H. courbaril (1.212 g/m<sup>2</sup>/d) y las menores en Capparis sp.1 (688g/m<sup>2</sup>/d).

La conductancia estomática disminuye hacia el medio día recuperandose parcialmente hacia las horas de la tarde (Figura 34 y Figura 4 Apendice E). En un grupo menor de especies, la conductancia tiende a disminuir constantemente a lo largo del día (Figura 35 y Figura 5 apendice E) y solo en S. aucuparium esta permanece relativamente constante durante el periodo de medición (figura 36).

Las tasas de transpiración, siguen estrechamente las variaciones del DPV, con excepción de T. havanensis y P. juliflora, las que presentan tasas altas y constantes a lo largo del día.

S. aucuparium, C. verrucosa, H. courbaril y P. juliflora, son las especies que presentan las mayores tasas de transpiración asi como tambien las conductancias máximas y mínimas mayores. Los valores altos de transpiración, son la consecuencia de valores altos de conductancia ya que el DPV es de un mismo orden de magnitud en relación a los demas días y especies estudiadas. Capparis sp.1, Capparis sp.2, y M. americana, presentan las menores conductancias y tasas de transpiración.

Al comparar las transpiraciones diarias y las conductancias estomaticas medias en las especies del BEN y el BSC de Macuira, encontramos que:

TABLA N° 18. Variables de respuesta de las especies arbóreas siempreverdes estudiadas en el Bosque Seco Caducifolio de la Serranía de Macuira. Se presenta la radiación media diaria (RAD), promedio diario de la diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), conductancia estomática media ( $\bar{X}$ ), máxima (MAX) y mínima diaria (MIN), transpiración total diaria y número de horas de medición. Las primeras fechas corresponden a los días de mayor radiación.

FECHA	ESPECIES	RAD ( $\mu\text{W}/\text{m}^2$ )	DPV (KPa)	CONDUCTANCIA ( $\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ )			TRANSPIRACION ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ )	
				$\bar{X}$	MAX	MIN	DIARIA	HORAS
06-07-84	H. courbaril	324	0.74	0.20	0.40	0.13	970.44	9
	P. juliflora		0.78	0.20	0.31	0.13	945.00	9
07-07-84	H. courbaril	243	0.63	0.26	0.52	0.17	1212.48	11
	P. juliflora		0.65	0.23	0.43	0.17	1156.32	11
04-07-84	L. sanctaemartae	211	0.61	0.17	0.25	0.12	749.16	11
02-07-84	T. havanensis	177	0.74	0.21	0.27	0.13	1089.72	10
01-07-84	M. americana	167	0.99	0.13	0.21	0.09	860.04	10
29-06-84	Capparis sp.1	152	0.75	0.14	0.19	0.10	688.32	10
	Capparis sp.2		0.81	0.16	0.22	0.09	871.20	10
30-06-84	S. aucuparium	116	0.70	0.23	0.29	0.18	1031.40	
	C. verrucosa		0.52	0.25	0.40	0.15	926.28	

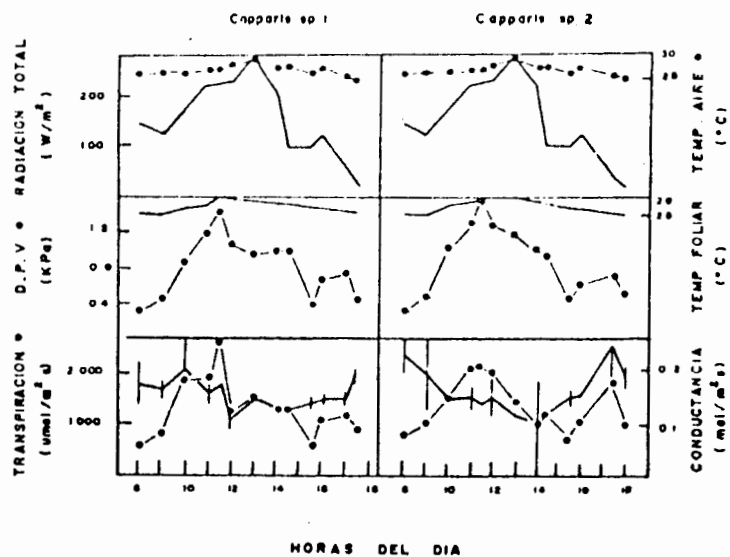


Figura 34. Curso diario de variables microclimáticas y de repuestas fisiológicas en *Capparis* sp. 1 y *Capparis* sp. 2 en el Bosque Seco Caducifolio de la Serranía de Macuira (29/06/84). Las barras verticales representan  $\pm$  error típico.

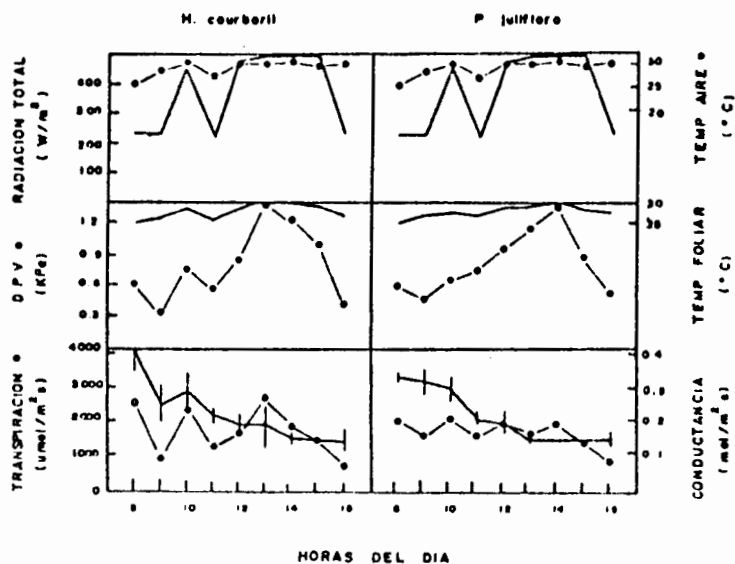


Figura 35. Curso diario de variables microclimáticas y de repuestas fisiológicas en *H. courbaril* y *P. juliflora* en el Bosque Seco Caducifolio de la Serranía de Macuira (06/07/84). Las barras verticales representan  $\pm$  error típico.



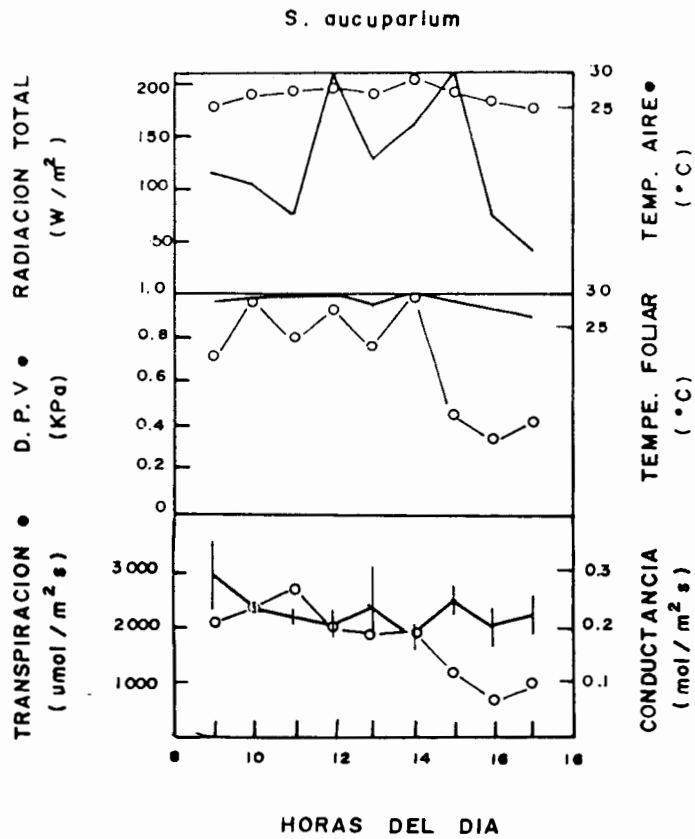


Figura 36. Curso diario de variables microclimáticas y de respuestas fisiológicas en S. aucuparium en el Bosque Seco Caducifolio de la Serranía de Macuira (30/06/84). Las barras verticales representan  $\pm$  error típico.

1. En las especies del BEN se observan valores mas altos de conductancia estomática que en especies siempreverdes del BSC.
2. En todas las especies del BEN se observa una fuerte disminuci3n de la conductancia estomática con aumentos del DPV, mientras que en el BSC la conductancia puede aumentar, disminuir o permanecer constante con aumentos de las demandas evaporativas. Las tasas de transpiracion varian entre los dos grupos de especies ya que esta depende no solo de la conductancia sino de la magnitud de las demansdas evaporativas.
3. Bajo condiciones similares de DPV las tasas de transpiraci3n de los dos grupos de especies son aproximadamente iguales (Figura 37). Las especies en el bosque nublado pueden estar sometidas a condiciones de DPV bajo. En estas condiciones, las especies traspiran poco aún con conductancias tan altas como 0.82 mol/m<sup>2</sup>/s. Estas bajas tasas de transpiraci3n son la respuesta de una diferencia muy pequeña en las presiones de vapor de agua entre la atmosfera y el mesofilo de las hojas y no de bajos valores de conductancia.

### 3.1.2. Cerro Santa Ana

#### 3.1.2.1. Bosque Enano Nublado

Durante los tres dias de mediciones, se presemntaron dos dias soleados y uno nublado. En los dias soleados, con radiaciones medias diarias de 447 y 417 W/m<sup>2</sup>, el DPV medio vari3 entre 0.60 KPa en A. cuneata y 1.04 KPa en C. major. El dia parcialmente nublado (112 W/m<sup>2</sup>), el DPV medi3 alcanzo 0.50 KPa en G. opposita (Tabla 19).

Durante los dias de DPV alto, hay una disminuci3n en todas las especies de la conductancia estomática desde aproximadamente 0.22 mol/m<sup>2</sup>/s en las primeras horas de la mañana hasta 0.10 mol/m<sup>2</sup>/s en las horas de maxima radiaci3n. La conductancia alcanza nuevamente valores altos en las horas de la tarde. Las tasas de transpiraci3n siguen los ritmos del DPV, habiendose medido valores tan altos cpmp 2.65 mmol/cm<sup>2</sup>/s (Figura 38 y Figura 6 Apendice E).

TABLA N° 19. Variables de respuesta de las especies arbóreas estudiadas en el Bosque Enano Nublado de Santa Ana. Se presenta la radiación media diaria (RAD), promedio diario de la diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), conductancia estomática media (X), máxima (MAX) y mínima diaria (MIN), transpiración total diaria y número de horas de medición.

FECHA	ESPECIES	RAD (W/m)	DPV (kPa)	CONDUCTANCIA			TRANSPIRACION	
				G	G (MAX)	G (MIN)	(g/m / d)	HORAS
30-10-84	A. cuneata	447	0.60	0.18	0.22	0.11	560.0	7
	C. coronata		0.81	0.18	0.33	0.13	733.0	7
31-10-84	A. cuneata	417	0.88	0.14	0.19	0.09	542.52	7
	C. major		1.04	0.12	0.22	0.08	506.16	7
	M. splendens		0.96	0.15	0.22	0.13	675.36	7
29-11-84	A. concolor	122	0.34	0.14	0.22	0.08	252.00	8
	C. swartzii		0.31	0.14	0.17	0.10	237.96	8
	G. opposita		0.50	0.13	0.16	0.09	303.48	8

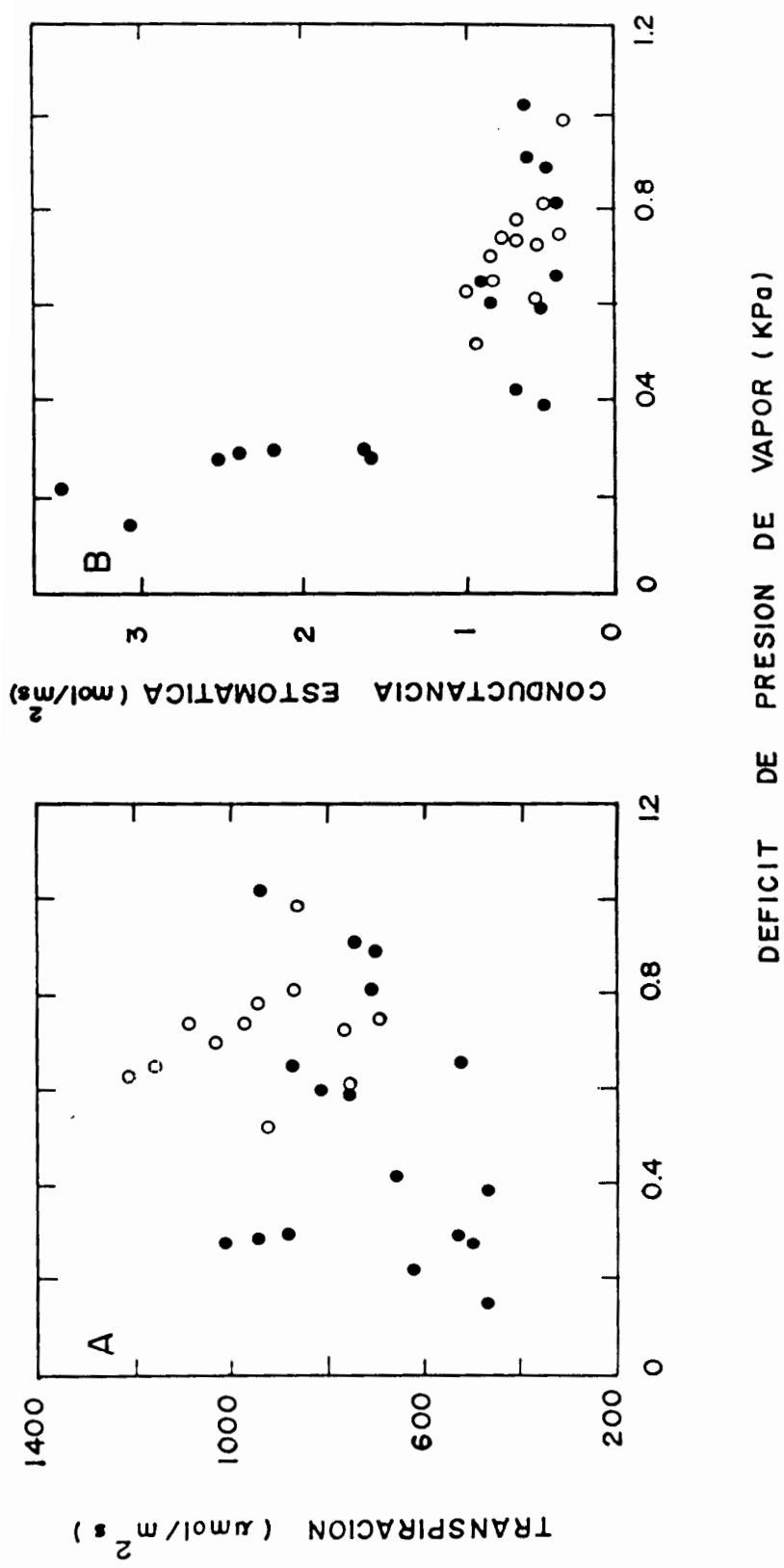


Figura 37. Diagrama de dispersion entre la transpiracion (A) y la conductancia estomatica (B) media diaria por especie y el deficit de presion de vapor medio diario para las especies siempreverdes del Bosque Seco Caducifolio (o) y las especies del Bosque Seco Enano Nublado (●) en la Serrania de Macuira (Junio 1984).

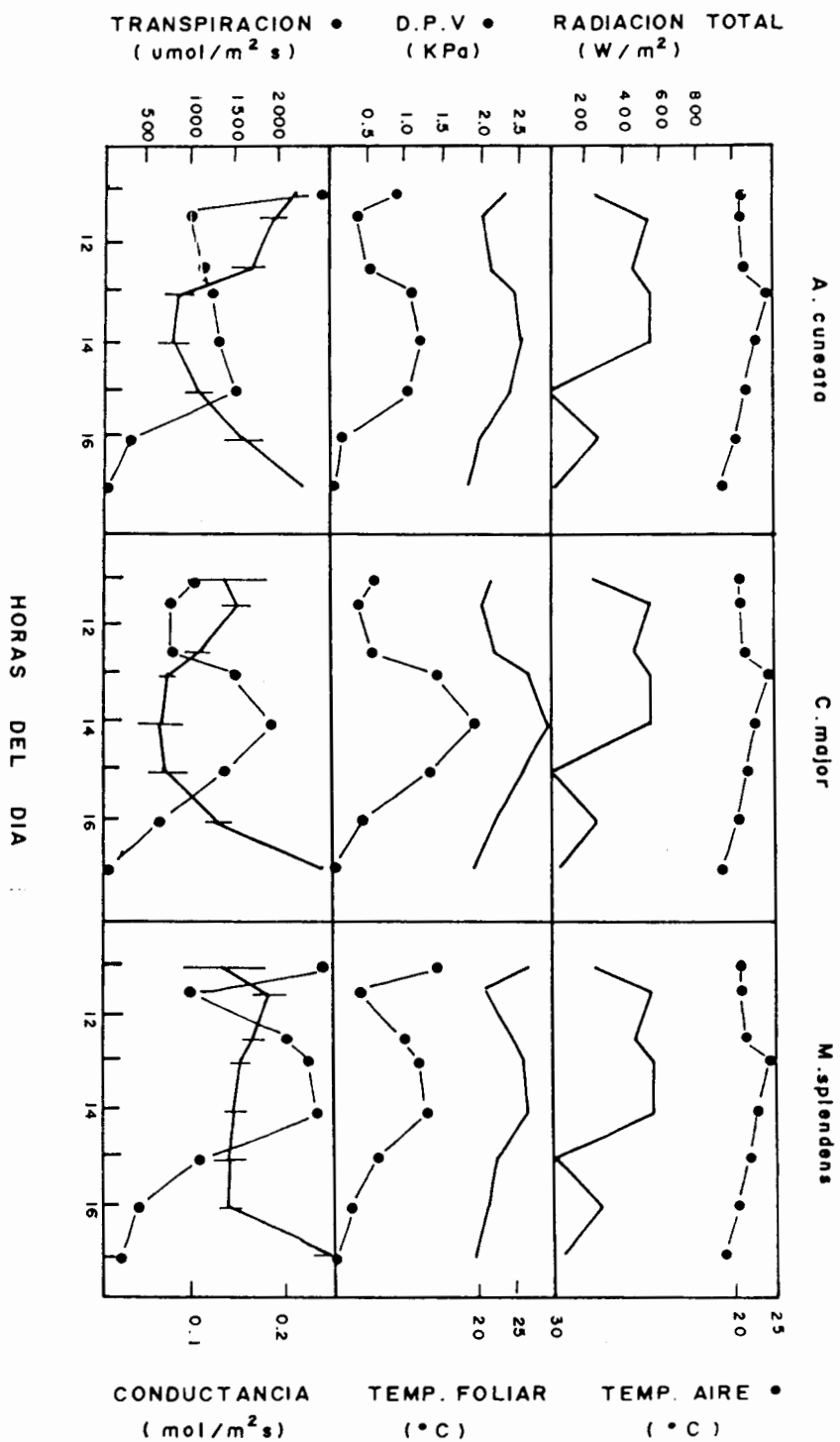


Figura 38. Curso diario de variables microclimáticas y de repuestas fisiológicas en *A. cuneata*, *C. major* y *M. splendens* en el Bosque Enano Nublado del Cerro Santa Ana (31/10/84). Las barras verticales representan + 1 error típico.

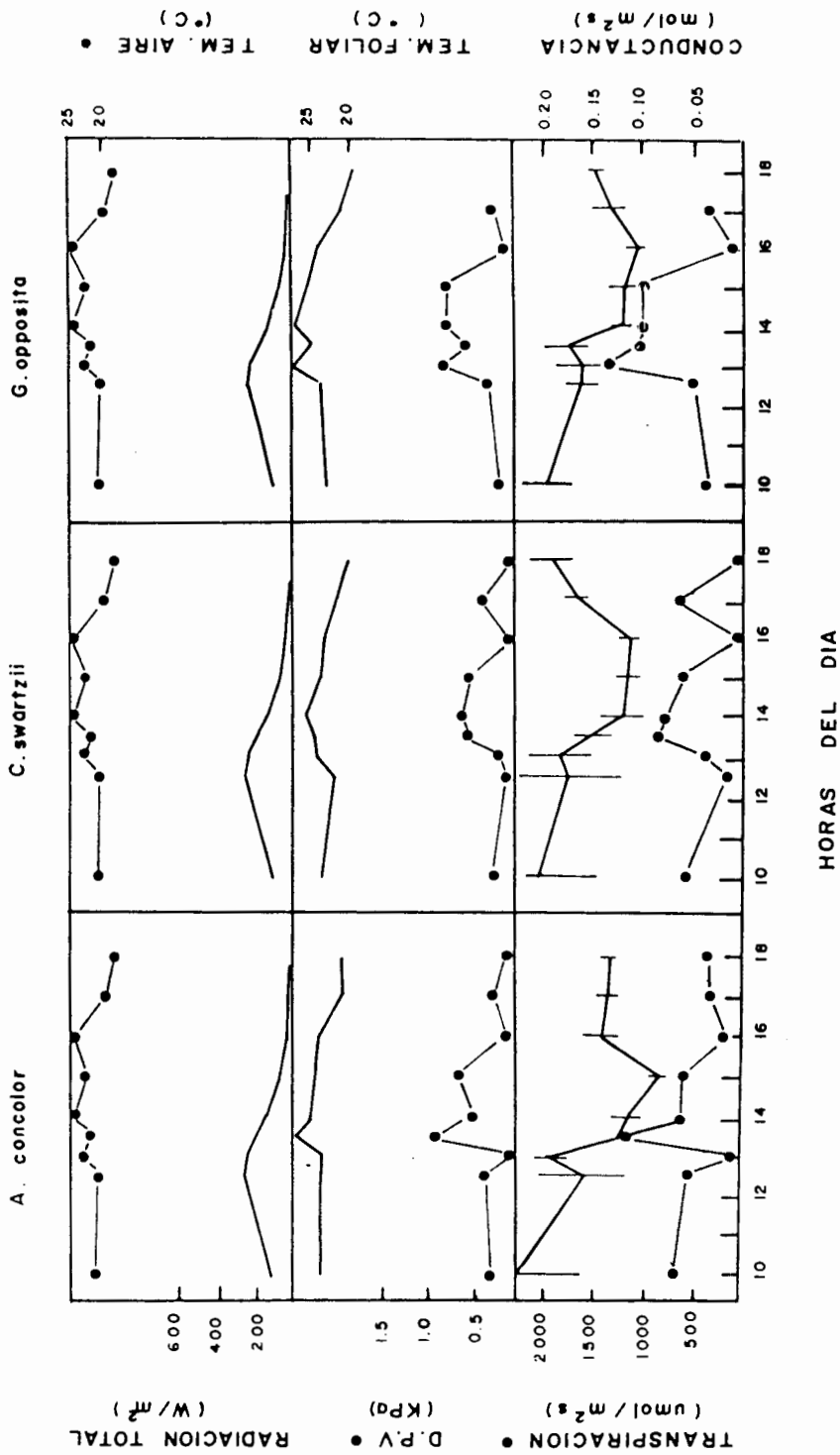


Figura 39. Curso diario de variables microclimaticas y de repuestas fisiologicas en *A. concolor*, *C. swartzii* y *G. opposita* en el Bosque Enano Nublado del Cerro Santa Ana (29/10/84). Las barras verticales representan  $\pm$  1 error tipico.

Durante el día de DPV bajo, se observó una disminución de la conductancia desde aproximadamente  $0.19 \text{ mol/m}^2/\text{s}$  hasta  $0.10 \text{ mol/m}^2/\text{s}$ . Las tasas de transpiración siguen al igual que los días soleados, las variaciones del DPV (Figura 39).

A diferencia de las especies del bosque de Macuira, la transpiración diaria promedio durante los días soleados, fue aproximadamente el doble en relación al día nublado ( $603$  vs  $264 \text{ g/m}^2/\text{s}$ ). Esta diferencia puede ser atribuida a las fuertes lluvias que habían caído en Santa Ana pocos días antes de las mediciones. En Macuira las mediciones se realizaron en la época seca donde los aportes de agua solo se realizan por medio de la intercepción del agua de neblina.

### 3.2. POTENCIALES HIDRICOS FOLIARES.

En el bosque nublado de Santa Ana (850 msnm), los potenciales hidricos foliares de las seis especies estudiadas, disminuyeron durante la mañana obteniendose los valores minimos hacia medio día. Hacia finales de la tarde, los potenciales foliares habían recobrado los valores de principio de la mañana. (Figura 40 y Figuras 7 y 8 Apendice E). Durante los días soleados, el potencial foliar mínimo fue de  $-2.0$  MPa en M. splendens y el máximo de medio día de  $-1.5$  MPa en A. cuneata. Durante el día nublado el potencial foliar mínimo fue de  $-1.7$  MPa en G. opposita y el máximo de medio día de  $-1.6$  MPa en A. concolor.

En el bosque del Zumbador (3700 msnm), los potenciales diarios de las siete especies medidas, fueron mas altos que los valores medidos en las especies del Cerro Santa Ana. El potencial foliar mínimo fue de  $-0.7$  MPa en W. pinnata. El potencial máximo de medio día fue de  $-0.15$  MPa en P. oleifolius (Figura 41 y Figura 9 Apendice E).

Durante ningún día los potenciales foliares estuvieron por debajo del punto de perdida de turgencia. Las variaciones del potencial de Turgor, calculadas a partir de las curvas Presion-Volumen, siguieron la forma de las curvas del potencial Hidrico foliar. En Santa Ana, la mayor variacion diurna del Potencial de Turgor, fue de  $0.88$  MPa en G. opposita y la menor variación de  $0.40$  MPa en A. concolor. El potencial de turgor mas bajo, fue de  $0.1$  MPa en C. coronata, C. swartzii y A.

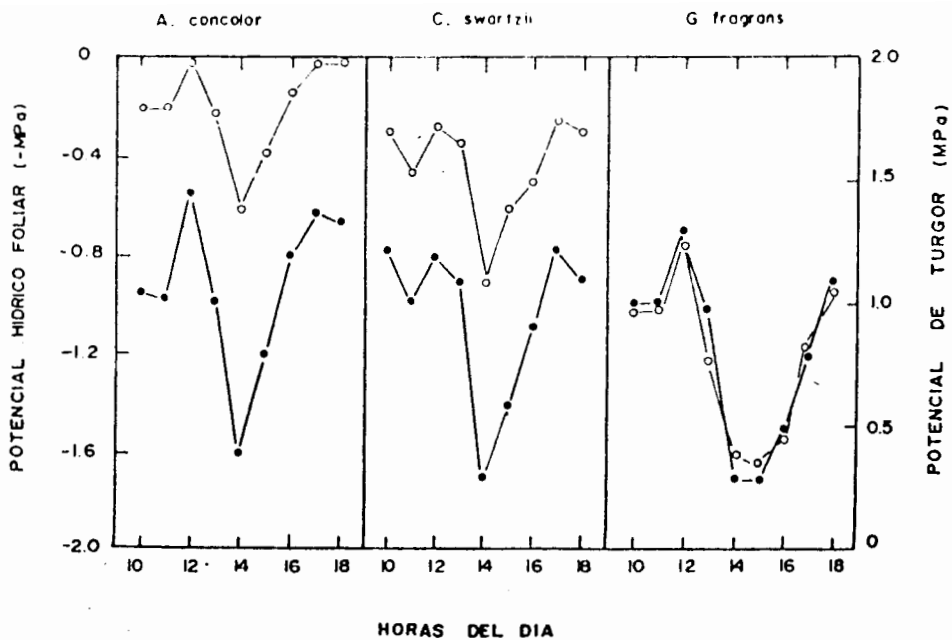


Figura 40. Curso diario de potencial hidrico foliar (●) y potencial de turgor (○), calculado de las curvas presion-volumen, en *A. concolor*, *C. swartzii* y *G. fragrans*. Bosque Enano Nublado de Santa Ana (29/10/84).

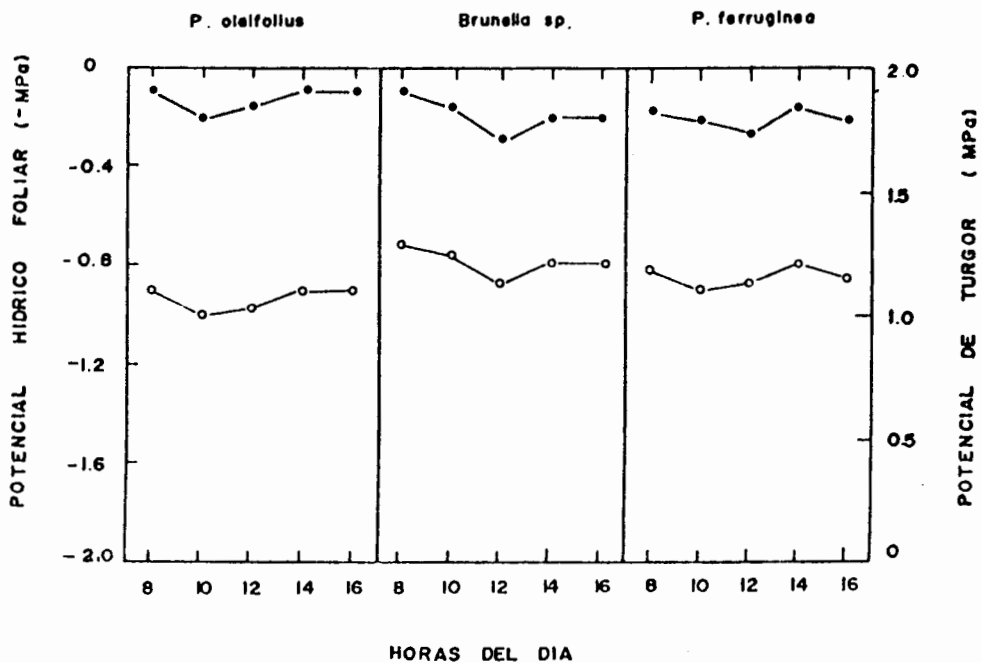


Figura 41. Curso diario de potencial hidrico foliar (●), y potencial de turgor (○) calculado de las curvas presion-volumen, en *P. oleifolius*, *Brunellia sp.* y *P. ferruginea*. Bosque Enano Nublado del Zumbador (3/8/85).



concolor, pudieron mantener los potenciales de presión mas altos a pesar de los valores del potencial hidrico total relativamente bajos. Las variaciones del potencial de agua, fueron menores en el Zumbador que en Santa Ana. La mayor variación diurna medida fue de 0.35 MPa en W. pinnata y la menor de 0.08 MPa en P. ferruginea.

### 3.3. CURVAS PRESION-VOLUMEN.

Con excepcion del Volumen extraido en el Punto de Perdida de Turgencia (PPT), se encontro una diferencia estadisticamente significativa en los componentes de las curvas Presion-Volumen (P/V) entre las especies de Santa Ana y el Zumbador (Tabla 20).

En las especies del bosque de Santa Ana, los potenciales osmóticos de saturación y en el punto de perdida de turgencia fueron significativamente menores que en las especies del bosque del Zumbador (Tabla 21). Esta diferencia sugiere que el bosque del Caribe esta sujeto a mayores deficits hídricos que el bosque andino.

En las especies del bosque del Zumbador, hay un mayor volumen total de agua en las hojas pero el agua simplásmica es mucho menor. Por esta razón, la relación Volumen extraido en el PPT/ Volumen total, es menor que en las especies del bosque de Santa Ana.

No hubo diferencias estadisticamente significativas entre los modulos de elasticidad de los dos grupos de especies. Sin embargo, las especies del Cerro Santa Ana, tienden a presentar modulos de elasticidad mayores, es decir, paredes celulares mas rigidas. Weinmania pinnata, la unica especie en común a los dos sitios, presenta las mismas diferencias que se mencionaron para los dos grupos de especies en conjunto. Una de las diferencias mas grandes de esta especie en las dos localidades es el Volumen de agua simplasmica; mientras en Santa Ana es de 2.93 g, en el Zumbador es de solo 0.1 g. El modulo de elasticidad, en los individuos del Cerro Santa Ana es de 6.0 MPa mientras que en el Zumbador es de 2.3 Mpa.

TABLA N° 20. Componentes obtenidos de las curvas de presión-volumen. Promedios de las especies de los bosques Enanos Nublados de Santa Ana y el Zumbador.

COMPONENTE	SANTA ANA (5 spp)	ZUMBADOR (8 spp)	
Volumen total (g)	2.98	6.97	$p(\leq 0.05)$
Volumen H <sub>2</sub> O simplásmica (g)	2.34	0.17	$p(\leq 0.01)$
Vol. extraído en el TLP (g)	0.73	0.82	
Vol. extraído/Vol. total (%)	27.5	6.94	$p(\leq 0.05)$
Potencial Osmótico PPT (MPa)	-2.3	-1.6	$p(\leq 0.05)$
Pot. osmótico de Saturación (MPa)	-2.2	-1.4	$p(\leq 0.01)$
Módulo elasticidad (MPa)	7.72	6.0	

Test U de Mann Whitney. ( $n_1=5$ ,  $n_2=8$ )

TABLA N° 21. Componentes del balance hídrico del tejido foliar en las especies de dos bosques Enanos Nublados. Volumen de gaus simplásmica (Vo), volumen extraído en el punto de pérdida de turgencia (Ve PPT), volumen total (VT), potencial osmótico de saturación ( $\psi_{p^0}$ ), potencial osmótico en el PPT ( $\psi_{\pi^0}$ ), módulo de elasticidad (E), y contenido relativo de humedad en PPT (CRH)

	Vo	Ve PPT	VT	$\psi_{\pi^{100}}$	$\psi_{\pi^0}$	E	VE/VT
	(g)			(MPa)	(MPa)	(MPa)	
<b>SANTA ANA</b>							
A. cuneata	2.12	0.53	4.98	-1.6	-2.2	9.9	11.1
C. coronata	2.63	0.97	2.93	-2.3	-3.5	4.1	33.20
W. pinnata	2.93	0.99	2.69	-1.8	-2.8	6.0	37.93
M. splendens	3.60	1.10	2.31	-2.3	-3.3	5.1	47.5
G. fragrans	1.79	0.51	2.60	-1.8	-2.5	11.5	19.87
A. concolor	1.59	0.56	2.06	-2.5	-3.4	8.0	26.10
<b>EL ZUMBADOR</b>							
C. cf. articulata	0.10	0.88	8.98	-1.7	-2.0	10.8	9.95
P. ferruginea	0.35	0.90	6.87	-1.4	-1.6	5.2	14.19
W. pinnata	0.10	0.64	3.59	-1.5	-1.7	2.3	18.57
Bruneillia sp.	0.08	0.74	7.11	-1.7	-1.9	3.3	10.35
Symbolanthus sp.	0.02	0.87	18.13	-1.1	-1.3	6.7	4.97
P. oleifolius	0.42	0.85	4.77	-1.1	-1.7	6.3	15.93
S. suaveolens	0.18	0.74	4.56	-0.9	-1.4	3.1	16.50
O. calophylla	0.09	0.93	1.78	-1.5	01.6	10.4	52.60

### 3.4. CORRELACION ENTRE CARACTERES ANATOMICOS Y PARAMETROS DE LAS CURVAS PRESION-VOLUMEN.

1. El espesor foliar o de alguno de sus componentes, no está correlacionado con el volumen de agua total o simplásmica
2. El cociente volumen extraído en el PPT/volumen total, está negativamente correlacionado con el espesor del parenquima empalizada de las especies del bosque de Santa Ana y debilmente correlacionado ( $p < 0.10$ ) con el espesor de lámina foliar.
3. El modulo de elasticidad no está correlacionado ni con el area foliar específica ni con la razón fibra/proteína.
4. El modulo de elasticidad está positiva y significativamente correlacionado con las concentraciones de calcio en los tejidos foliares (Figura 42).

## 4. DISCUSION

### 4.1. TRANSPIRACIÓN.

Las conductancias estomáticas encontradas en los días nublados y en las mañanas y tardes de los días soleados en Macuira son altas. Los valores de conductancia máxima en las especies de Macuira, son relativamente altos cuando se comparan con los valores encontrados en 246 especies de plantas de diferentes formas de vida (Korner, 1979). Sin embargo, Grace, 1982, encontro en Gmelia y en Teca conductancias máximas mas altas que las medidas en las especies de Macuira.

La diferencia en los valores de conductancia entre días soleados y nublados, y el parecido en las tasas de transpiración y conductancias estomáticas de las especies estudiadas en Macuira son dos de las características mas notables del balance de agua en los BEN del Caribe.

Durante los días soleados, se observa un cierre estomático parcial durante las horas de máxima demanda evaporativa. Este cierre estomático tiene como consecuencia la disminución de la transpiración en un ambiente donde el agua del suelo puede llegar a ser limitante (vease Capitulo 7). Durante las horas y/o días nublados, la conductancia estomática es máxima y es posible el intercambio de  $CO_2$  sin pérdidas

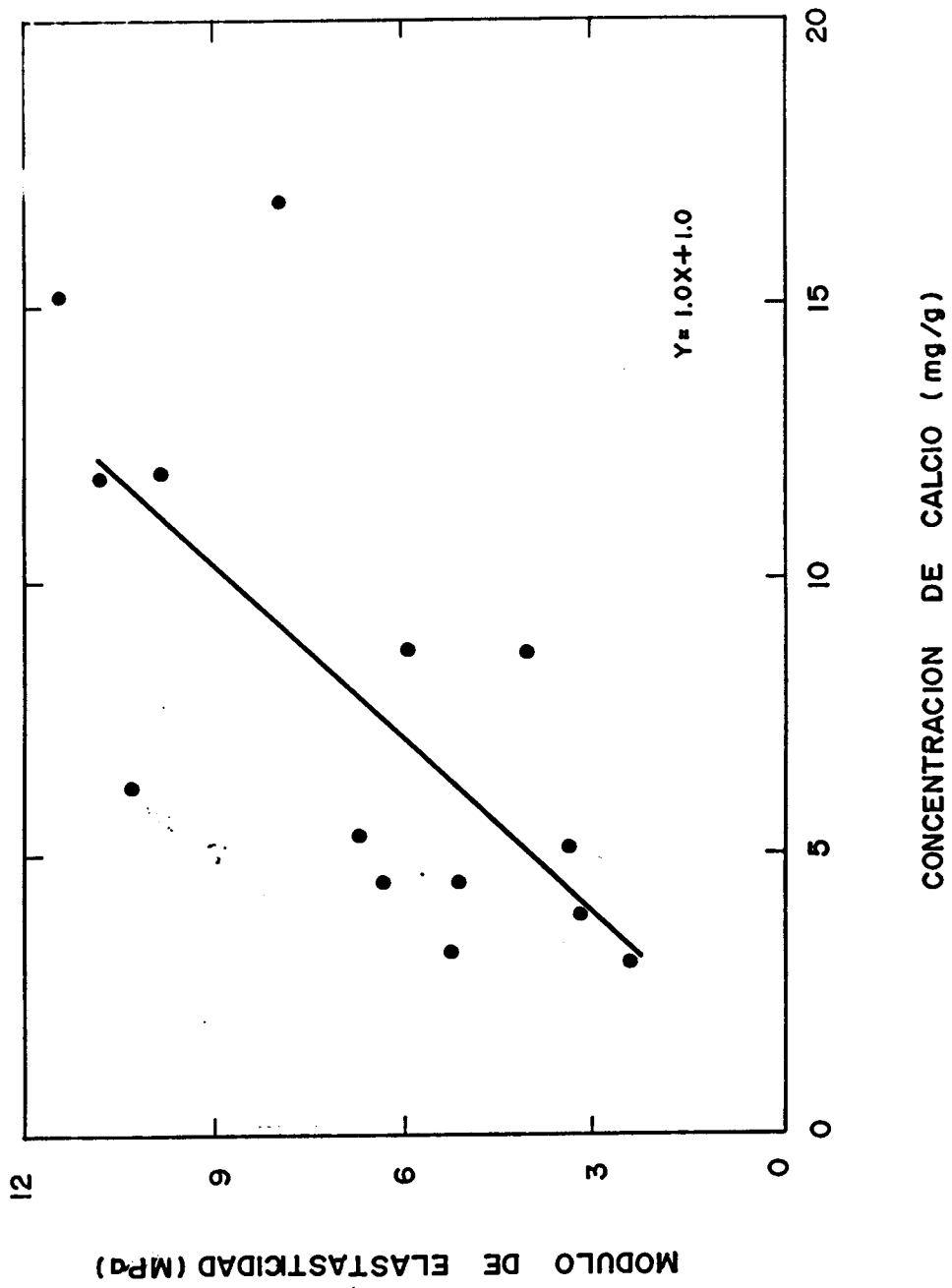


Figura 42 . Relacion entre la concentracion de calcio foliar por unidad de peso y el m-dulo de elasticidad calculado de las curvas presion volumen para las especies estudiadas en los Bosques Enanos Nublados de Santa Ana y el Zumbador. La linea continua representa la regresion lineal entre estas dos variables ( $r = 0.69$ ,  $p < 0.05$ ).

sustanciales de agua. Todas las especies reproducen un mismo patrón: conductancias mínimas en horas de DPV alto y máximas en horas y días de DPV bajo. Altas tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> y bajas pérdidas de agua por transpiración, podría ser un mecanismo de regulación del intercambio de gases adecuado en arboles de bosques nublados donde las precipitaciones son escasas y las demandas evaporativas relativamente altas.

Esta fuerte disminución de la conductancia estomática en todas las especies de los BEN, contrasta con resultados obtenidos en otros bosques húmedos tropicales. En un bosque estacional en la Isla de Barro Colorado, Fetcher, (1979) encontro que 3 de 5 especies, mostraban solo pequeñas variaciones de conductancia a lo largo del día. Trabajando con 9 especies en un bosque montano alto de Jamaica, Kapos, (1985), no encontro variaciones de la conductancia estomática que pudieran ser interpretados como una respuesta a déficits hídricos ya sea por aumentos del DPV o por disponibilidad de agua en el suelo. Las respuestas estomáticas similares a los cambios de DPV encontradas en las especies de los BEN del Caribe, sugieren que el control de las pérdidas de agua, es un factor importante en la economía del agua de estas especies y que existen pocas alternativas evolutivas para la regulación del balance hídrico en ambientes como el de los BEN donde pueden ocurrir déficits hídricos frecuentes. Este parecido en el comportamiento estomático de las especies, contrasta con las grandes diferencias en los caracteres anatómicos o en los contenidos de nutrientes de estas especies. De nuevo, parecen existir menos alternativas para los mecanismos de apertura y cierre estomático de las especies, que para otras caracteres morfológicos y funcionales de estas especies.

Los patrones de variación de la conductancia estomática observados durante días de alto y bajo DPV, sugieren que los mecanismos de cierre y apertura estomática, están determinados por cambios en la humedad relativa del aire. Asimismo, en un bosque montano (2360 msnm) en Nueva Guinea (Korner, 1983) y en un bosque esclerófito amazónico (Medina, 1983), el cierre estomático parcial de medio día y potenciales hídricos similares a los observados en las especies del BEN, fueron interpretados como una respuesta estomática a la humedad que permite evadir déficits hídricos mayores.

Una de las hipótesis más controvertidas en la ecología de bosques nublados está relacionada con la disminución de la transpiración y suministro de nutrientes a las hojas, debido a las condiciones de permanente neblina en este tipo de bosque. Bajo condiciones similares de DPV, en el BEN y en el BSC de Macuira, la tasa de transpiración de las especies fueron de un mismo orden de magnitud y sin embargo, se encontró una gran diferencia en el tamaño de los árboles entre los dos bosques. No parecería probable que la disminución de la transpiración por neblina sea la causa del enanismo en los árboles de los BEN del Caribe. De otra parte, la neblina ocurre en los BEN del Caribe principalmente durante la noche con excepción de algunas horas de la mañana y tarde y durante algunos días en la época húmeda. Por otro lado, las tasas de transpiración de los árboles de los BEN del Caribe fueron altas como para asegurar el transporte en flujo de más de los nutrientes absorbidos y necesarios para el crecimiento de estas especies.

La condición de permanente neblina en el bosque del Zumbador sí puede ser significativa en la disminución de la transpiración anual de las especies de este bosque, debido a muy bajos DPV o humedecimiento de las hojas. Nunca pudo ser medida la transpiración en este bosque, debido a uno u otro de estos factores.

#### 4.2. POTENCIALES FOLIARES Y CURVAS PRESIÓN-VOLUMEN.

Los potenciales foliares en las especies del Cerro Santa Ana, mostraron valores menores que las especies del bosque del Zumbador y los potenciales foliares nunca estuvieron por debajo del PPT. El potencial de turgor disminuyó hacia las horas de medio día, siguiendo las variaciones del potencial foliar. *C. coronata* y *A. concolor* fueron las dos especies que mantuvieron los potenciales de turgor más altas a pesar de los valores relativamente negativos del potencial hídrico foliar. El mantenimiento del turgor en estas dos especies es posible mediante los valores más negativos del potencial osmótico de saturación. Sería interesante conocer si estas especies presentan ajuste osmótico diario o estacional.

Hay una diferencia muy marcada en los componentes de las curvas presión-volumen entre las especies del Caribe y el Zumbador. En el

bosque andino, hay un mayor volumen de agua total en las hojas y sin embargo, el agua simplásmica es sensiblemente menor que en las especies del bosque del Caribe. En estas, es posible sacar hasta un 27% del volumen total antes del PPT, mientras que en las especies del Zumbador solo es posible extraer el 17% antes de llegar al PPT. Estos resultados parecen indicar que solo una muy pequeña fracción del agua total en las especies del bosque del Zumbador puede ser utilizada para en el mantenimiento de un balance hídrico favorable.

Los módulos de elasticidad de los dos grupos de plantas, no mostraron diferencias estadísticamente significativas. Sin embargo hay una clara tendencia a que los módulos de elasticidad sean mas altos en las especies del bosque de Santa Ana. Estas paredes mas rígidas, permitirían un rápido descenso del potencial foliar con pequeños cambios del contenido relativo de humedad de las hojas. Este mecanismo permite crear rapidas diferencias entre el potencial hídrico de la planta y los suelos para asegurar el transporte de agua desde los suelos hasta las hojas. En estas especies, el potencial de turgor es mantenido principalmente por bajos potenciales osmóticos de saturación y en el PPT. En el bosque del Zumbador, y bajo condiciones excepcionales de alto DPV, el potencial de turgor se mantendría principalmente mediante paredes celulares elasticas, es decir, que a grandes cambios en el contenido relativo de humedad se experimentan pocas variaciones del potencial de turgor. El potencial osmótico de saturación parece ser menos importante que la elasticidad de las paredes celulares en el mantenimiento de un balance hídrico favorable. Esta combinación de caracteres se encuentra en sistemas donde el suministro de agua a los sistemas radiculares no es un limitante del balance hidrico de las plantas.

Un menor potencial osmotico de saturación y en el PPT y mas altos módulos de elasticidad sugieren que las especies del Caribe, estan sometidos a deficits hidricos mas intensos que las especies de los bosques del Caribe.

Existen muy pocas mediciones publicadas sobre el Potencial Hídrico foliar y curvas presión-volumen en especies de bosques humedos tropicales (Fetcher, 1979, Oberbauer, 1982, Medina, 1981, Kapos, 1985). En un bosque montano alto de Jamaica, el potencial foliar mínimo en



nueve especies de arboles, fue de  $-1.7$  MPa (Kapos, 1985). En el BEN de Luquillo, el potencial mínimo en un día despejado fue de  $-1.0$  MPa (Medina, 1981). En un bosque húmedo estacional de tierras bajas, los potenciales de 5 especies de arboles, variaban al final de la época seca entre  $-0.5$  MPa y  $-2.5$  MPa (Fetcher, 1979). Los potenciales foliares mínimos obtenidos en los BEN, están dentro del rango de valores medidos en bosques tropicales. Sin embargo, los BEN del Caribe parecen experimentar algunos de los potenciales más bajos con relación a otros bosques montañosos y estar sujetos a déficits hídricos frecuentes.

#### 4.3. CORRELACION ENTRE CARACTERES ANATOMICOS Y PARAMETROS DE LAS CURVAS PRESION-VOLUMEN.

Se había mencionado en el capítulo de anatomía que el aumento del espesor foliar estaba determinado principalmente por el espesor del parénquima esponjoso. Se planteó que debido a su naturaleza laxa podía ser el aire intercelular y no el aire el que estaba aumentando el espesor de las hojas. Los resultados de las correlaciones apoyan esta idea ya que las hojas más gruesas no presentan un mayor volumen de agua total y/o simplásmica. Por lo contrario, se encontró que las especies de hoja más delgada pueden perder un mayor volumen de agua antes del punto de pérdida de turgencia en relación a las especies de hoja gruesa.

Ya que no fue encontrada ninguna correlación entre los módulos de elasticidad, el AFE y el cociente Fibra/Proteína, no es posible hacer ninguna predicción de las propiedades elásticas de las paredes celulares con la información de los estimadores del escleromorfismo foliar. Este resultado es interesante ya que la dureza de las hojas puede ser solo el resultado de un bajo suministro de nutrientes, en particular de nitrógeno, y no jugar ningún papel en el mantenimiento de un balance hídrico favorable de estas especies.

Comparando los componentes de las curvas presión-volumen con la composición química de las hojas se encontró que una disminución de la elasticidad de las paredes celulares (mayores módulos de elasticidad), está relacionada con un incremento en la acumulación de calcio en las paredes celulares (Figura 42). Se conocía que la acumulación de calcio

tiene como función la estabilización de la pared celular y el incremento de la rigidez de las mismas (Burstrom, 1968). Sin embargo, hasta el presente no se habían presentado evidencias de correlación entre las concentraciones de calcio y los módulos de elasticidad calculados a partir de las curvas presión-volumen. Sería interesante establecer si especies de otros ecosistemas muestran este mismo tipo de relación o si es una propiedad de las especies del BEN.

## 5. CONCLUSIONES

1. Hay diferencias en los mecanismos de regulación del balance hídrico entre especies del BEN de las montañas de Caribe, sujetas a déficits hídricos frecuentes y las especies del bosque del Zumbador.
2. Las tasas de transpiración máximas de las especies del bosque de Santa Ana, fueron altas. Sin embargo las tasas de transpiración tienden a disminuir durante periodos de alta radiación y DPV debido a cierres estomáticos parciales.
3. Las pérdidas de agua por transpiración en las especies del bosque del Zumbador están limitadas durante gran parte del año por la persistente neblina que condiciona bajos DPV o humedece las superficies de las hojas. Esto contribuiría a explicar las bajas concentraciones de Ca encontradas en las hojas ya que este elemento es arrastrado en flujo de masa por los conductos transpiratorios. La transpiración solo se realizaría durante cortos periodos donde no se presenta neblina y las hojas están secas. Sería interesante conocer si en estas condiciones es posible la fijación de  $CO_2$  a través del agua que humedece las hojas.
4. Los menores potenciales foliares medidos en las especies del BEN de Santa Ana y los menores potenciales osmóticos de saturación y en el PPT, sugieren que estas especies están sujetas a déficits hídricos frecuentes que pueden ser limitantes importantes en el crecimiento de estos árboles.

5. No es posible predecir las propiedades elásticas de las paredes celulares foliares conociendo alguno de los estimadores del escleromorfismo foliar; AFE o relación Fibra/proteína. Las propiedades elásticas de las paredes celulares foliares están relacionadas parcialmente por la concentración de calcio en estos tejidos.

CAPITULO 7

## CAPITULO 7

### FUENTES DE AGUA Y BALANCE HIDROLOGICO EN LOS BOSQUES NUBLADOS

1. <u>INTRODUCCION</u> . . . . .	145
2. <u>MATERIALES Y METODOS</u> . . . . .	146
2.1. FUENTES DE AGUA . . . . .	146
2.1.1. <u>Aportes anuales</u> . . . . .	146
2.1.2. <u>Calidad de las Aguas</u> . . . . .	146
2.1.3. <u>Instrumentos</u> . . . . .	146
2.1.3.1. <u>Calculos</u> . . . . .	147
2.1.3.2. <u>Calibracion</u> . . . . .	147
2.2. <u>BALANCE HIDROLOGICO DIARIO EN EL BEN (MACUIRA)</u> . . . . .	149
2.2.1. <u>Evaporacion</u> . . . . .	150
2.2.2. <u>Transpiración</u> . . . . .	150
2.2.3. <u>Aqua del suelo</u> . . . . .	151
2.2.4. <u>Curvas pF</u> . . . . .	151
3. <u>RESULTADOS</u> . . . . .	153
3.1. FUENTES DE AGUA . . . . .	153
3.1.1. <u>Aportes anuales</u> . . . . .	153
3.1.2. <u>Calidad de las aguas</u> . . . . .	164
3.2. <u>BALANCE HIDROLOGICO EN EL BEN DE MACUIRA</u> . . . . .	164
4. <u>DISCUSION</u> . . . . .	166
4.1. <u>CALIDAD DE AGUAS</u> . . . . .	169
4.2. <u>APORTES DE AGUA</u> . . . . .	170
4.3. <u>ANGULO FOLIAR</u> . . . . .	172
4.4. <u>TRANSPIRACION Y BALANCE HIDROLOGICO</u> . . . . .	172
4.5. <u>BALANCE DE AGUA</u> . . . . .	173
5. <u>CONCLUSIONES</u> . . . . .	174

## 1. INTRODUCCION

La mayoría de las hipótesis e ideas acerca de la ecología de bosques nublados tropicales, se han desarrollado en estudios de bosques que crecen por encima de los 1500 msnm. A esta y superiores altitudes, los bosques están sometidos a temperaturas y demandas evaporativas relativamente bajas si se comparan con bosques como los de Macuira, Santa Ana y Copey ubicados a unos 850 msnm.

Entre estos bosque y los de mayor altitud en los Andes, existen una serie de diferencias importantes con relación al clima como fueron estudiadas en el capítulo 2.

1. Los bosques del área del Caribe están rodeados de formaciones áridas donde las precipitaciones tienen un marcado carácter estacional.
2. Las fluctuaciones diarias en la posición de la cobertura de nubes, hacen que los BEN de las costas del Caribe estén sometidos a demandas evaporativas relativamente altas durante el día sin el efecto amortiguador que proporciona la cobertura de neblina.
3. Las temperatura del aire en los BEN del Caribe, son mayores que las de los bosques enanos nublados de los Andes.

Los objetivos de este capítulo son:

1. Estudiar las fuentes de humedad en los BEN de la zona seca del Caribe y los Andes de Venezuela.
2. Realizar un balance hidrológico en el BEN de Macuira utilizando mediciones de transpiración, contenidos de agua del suelo y diferentes tipos de aportes de agua.

Las preguntas que han servido como guía para este capítulo son:

1. Cual es el papel del agua de neblina en el ciclo hidrológico de un BEN?
2. Es la neblina una fuente de humedad, igualmente importante en los bosque del Caribe y los Andes ?

## 2. MATERIALES Y METODOS

### 2.1. FUENTES DE AGUA

#### 2.1.1. Aportes anuales

En la parte alta de la Serranía de la Macuira (700 msnm), Cerro Santa Ana (700 msnm) y Cerro Copey (950 msnm), fueron medidos los aportes de agua en forma de lluvia y neblina durante un año (1984-1985). En el Zumbador, se cuenta con mediciones de medio año durante la época seca y la época de lluvias.

Las mediciones fueron hechas quincenalmente en Macuira y Santa Ana y cada 4 o 5 días en Copey. La diferencia en las frecuencias de medición se debió a las dificultades de acceso a las dos primeras localidades. En Macuira fueron hechas mediciones diarias de la intercepción de neblina a diferentes alturas (600 y 700 msnm) y exposiciones (barlovento y sotavento).

De los archivos del HIMAT (Bogotá y Prado Sevilla, Colombia), fueron obtenidos los registros de precipitación de la estación de Nazareth para el mismo periodo de mediciones en el BEN.

#### 2.1.2. Calidad de aguas

En Junio y Octubre de 1985 se tomaron muestras de neblina en los bosques de Macuira y Santa Ana respectivamente. Las muestras de agua fueron utilizadas para análisis fisicoquímico. En estos análisis se determinaron las concentraciones de Ca, Mg, K, Na, SO<sub>4</sub>, Cl, CO<sub>3</sub>, HCO<sub>3</sub>, pH y Conductividad eléctrica así como sedimentos totales. Estos análisis fueron hechos en el laboratorio de aguas del Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Bogotá.

#### 2.1.3. Instrumentos

Para la medición de los aportes de agua por neblina, fueron utilizadas mallas plásticas de invernadero (36% de plástico por unidad de área), colocadas en la forma de superficies cilíndricas (8 cm de altura x 25 cm de perímetro) sobre embudos de 8 cm de diámetro. Este instrumento se llamará "Neblinómetro" de ahora en adelante. Mediante tubería plástica, el agua era llevada a bidones de 120 litros. (Figura

43). Para la medición de la lluvia fueron fabricados pluviómetros, utilizando embudos y bidones plásticos. Estos colectores de neblina y lluvia fueron colocados a aproximadamente 750msnm en los BEN del área del Caribe y a 3700msnm en el Bosque del Zumbador. Los embudos se colocaron por encima de dosel del bosque. Los bidones fueron cerrados herméticamente para evitar las pérdidas por evaporación.

#### 2.1.3.1. Cálculos.

El volumen de precipitación mensual ( $\text{cm}^3$ ) fue dividido por el área del embudo receptor ( $\text{cm}^2$ ). El valor de la precipitación fue luego expresada en mm. Al volumen colectado mensualmente en los bidones de intercepción de neblina ( $\text{cm}^3$ ), fue restado el volumen de precipitación ( $\text{cm}^3$ ). Este nuevo valor (de sola intercepción), fue dividido por el área de captación de la malla. Esta área se calcula multiplicando la superficie total de la malla ( $8 \times 25 \text{ cm}$ ) por 0.36, que corresponde al porcentaje de plástico por unidad de área ( $8 \times 25 \times 0.36 = 72 \text{ cm}^2$ ).

por ejemplo: Volumen de lluvia =  $30 \text{ cm}^3$ ; volumen de intercepción + lluvia =  $100 \text{ cm}^3$ ; volumen de intercepción =  $100 - 30 = 70 \text{ cm}^3$ ; Área de intercepción =  $8 \times 25 \times 0.36 = 72 \text{ cm}^2$ ; Intercepción =  $70 \text{ cm}^3 / 72 \text{ cm}^2 = 0.97 \text{ cm} = 9.7 \text{ mm}$

#### 2.1.3.2. Calibración

Por medio de un microvoltímetro y termopares de cobre/constantan, fueron medidas las temperaturas de la malla, aire y hojas de las especies más abundantes. Una temperatura de la malla, inferior a la del aire u hojas, provocaría condensación de agua si la temperatura de la malla estuviera por debajo de la temperatura del punto de rocío. Una temperatura de la malla superior a la temperatura de la malla, provocaría una subvaloración de la intercepción debido a la evaporación de parte del agua interceptada. No fueron observadas diferencias significativas de temperatura entre las hojas, el plástico y el aire.

En el Zumbador, se hicieron mediciones horarias de velocidad del viento e intercepción de neblina. En esta localidad, fue determinada la eficiencia de intercepción de la vegetación con relación a las superficies plásticas usadas en los neblinómetros. De cinco especies, fueron cortadas ramas y colocadas sobre embudos plásticos de 25 cm de



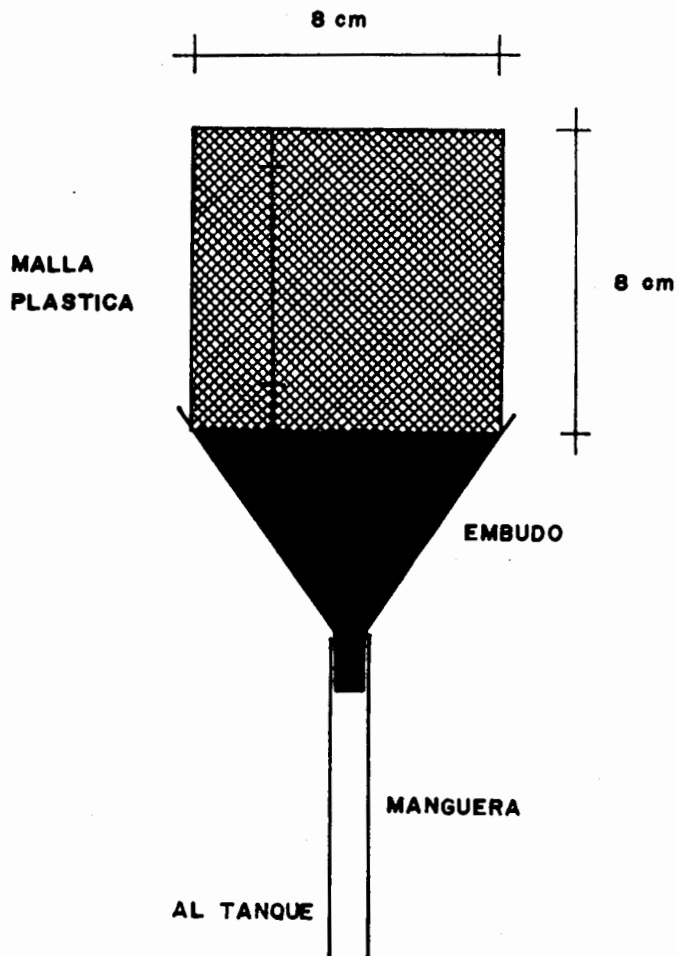


Figura 43 . Diagrama del "Nebulinometro usado para medir la intercepcion de neblina en los Bosques Enanos Nublados.

diámetro. Estas muestras, junto con 2 neblinómetros y dos pluviómetros, fueron expuestas a la neblina por término de dos días. Las ramas fueron luego prensadas utilizando el plano de intercepción y una vez secas, fueron tomadas copias heliográficas de tales superficies. Se utilizó la superficie proyectada y no el área foliar total, ya que en la rama no todas las superficies están expuestas a la intercepción. Un método más preciso para la determinación del área de intercepción, sería tomando una fotografía de alto contraste del plano de intercepción de la rama. Con este método se evitaría la sobreestimación de la superficie de intercepción, causada por el aplanamiento de las hojas en un plano diferente al que presentan en la realidad.

El área proyectada sirvió para los cálculos de intercepción en forma análoga a los neblinómetros es decir, volumen de agua interceptada, dividido por el área de captación.

En el laboratorio, se midió la eficiencia de intercepción de neblina con relación al ángulo foliar. Fueron tomadas hojas de Podocarpus oleifolius y Persea ferruginea, y colocadas en diferentes ángulos entre 0° y 90°. Por medio de un atomizador manual, fueron simuladas condiciones de neblina uniforme. Los volúmenes de intercepción en cada ángulo, fueron llevados a mm (Vol/área) y expresados como porcentajes del control (90° = 100%). En cada especie fueron tomados 5 ángulos y tres replicas y en cada oportunidad fueron rociados 3 litros de agua.

Para evaluar el efecto del número y tamaño de los huecos de la malla de los neblinómetros utilizados en este trabajo (40 huecos/cm<sup>2</sup> y 1.6 mm<sup>2</sup> respectivamente), fue utilizada una segunda malla que tenía casi igual proporción de plástico por unidad de área (37%), pero diferente tamaño y número de huecos por superficie (30 mm<sup>2</sup> y 2.1 huecos/cm<sup>2</sup>). Ambas mallas fueron expuestas a condiciones de neblina. En la Tabla 1 Apendice F están las especificaciones de las mallas usadas.

## 2.2. BALANCE HIDROLÓGICO DIARIO EN EL BEN (MACUIRA)

El balance hidrológico del bosque, fue calculado con las mediciones de evaporación, transpiración de las especies más importantes,

contenidos de agua del suelo, e intercepción de neblina. Con esta información se construyó un diagrama de bloques con las entradas y salidas de agua a los diferentes compartimentos durante un ciclo diario.

### 2.2.1. Evaporación

La evaporación fue medida utilizando evaporímetros de Piché con círculos blancos de papel de filtro. El volumen diario evaporado, fue dividido por la superficie de evaporación y expresado en g/m<sup>2</sup>. Para conocer cual es el área real de evaporación de los evaporímetros, fue montado el siguiente experimento. En el laboratorio, fueron instalados 3 evaporímetros; el primero con la superficie inferior cubierta de vaselina (solo evapora la superficie adaxial); el segundo con la superficie superior con vaselina (solo evapora la superficie abaxial) y el tercero con ambas caras libres. Estos evaporímetros fueron llenados de agua y expuestos a evaporación durante 2 días. Estos son los resultados:

evaporación por la cara superior= 7.9ml

inferior= 8.5ml

las dos caras= 10.1

La evaporación por las dos caras, es solo el 63% en relación a la suma de las dos superficies. Por esta razón, se tomó como superficie de evaporación 8 cm<sup>2</sup> (13x0.63) y no 13 cm que sería la suma de toda la superficie expuesta.

### 2.2.2. Transpiración

La estimación de la transpiración diaria total del BEN de Macuira, fue hecho mediante las mediciones de conductancia estomática, Índice de Área Foliar (IAF) y la abundancia relativa de las especies más importantes.

La transpiración fue medida en Rapanea quinensis, Guapira fraxinea y Eugenia procera que son las tres especies arbóreas más importantes del dosel. Estas especies forman más del 80% de los troncos con más de 1.5 cm de diámetro a la altura del tronco (Sugden, 1982). La transpiración diaria por especie, fue calculada integrando las curvas de transpiración

presentadas en el capítulo 7. Este valor en  $g/m^2$ , se MULTIPLICÓ POR EL IAF y por la abundancia relativa de las especies (%). Por último, estos aportes por especie, se sumaron aritmeticamente para obtener el valor total de la transpiración. Se asume que el área basal por especie es proporcional al tamaño de las copas y que toda la superficie del dosel está cubierta por hojas.

Para obtener el Índice de área foliar de las especies, fueron cosechadas las hojas de 10 muestras de  $25 \times 25$  cm, ubicadas sobre las copas de los árboles. El número de hojas por muestra, fue multiplicado por el área media de la lámina y este valor expresado en  $m^2/m^2$ . Los IAF por especie y para el bosque en general, están indicadas en la Tabla 2 Apendice F.

La abundancia relativa de las especies fue obtenida de las cuadrículas 1, 2, 10 y 11 de Sugden (1976). El porcentaje de cada una de las especies en las cuadrículas usadas, están resumidas en la tabla 2, apendice E.

### 2.2.3 Aqua del suelo

Fueron estudiadas las variaciones diarias en el contenido de agua del suelo en los mismos lugares de las mediciones de evaporación y transpiración. En el horizonte A1 (0-20 cm) del BEN de Macuira, fueron tomadas a las 8 y 17 h del día y cada 5 cm de profundidad, tres muestras de 100 cc. Las muestras fueron puestas en bolsas plásticas y medido su peso fresco con una precisión de 0.1 g. En el Laboratorio, las muestras fueron secadas en estufa a  $105^\circ C$  por término de 48 h. El Contenido Relativo de Humedad (CRH), se expresó como  $P.fresco - P.seco / P.seco$ . El CRH, fue pasado a potenciales hidricos del suelo (MPa) y a  $g/m^2$ . El paso a potenciales se hizo utilizando la curva pF que se describe mas adelante. El CRH, fue expresado en  $g/m^2$  utilizando la densidad aparente y la profundidad de la muestra. Este cálculo se hizo mediante la siguiente fórmula:  $H_2O (g/m^2) = CRH(\%) \times densidad\ aparente (g/cm^3) \times profundidad (cm)$ .

### 2.2.4. Curva pF.

Del Horizonte A1 del BEN de Macuira, fue tomada una muestra de aproximadamente 1 kg de suelo. Las muestras fueron secadas al aire y

cernidas en tamiz con huecos de 0.5 mm. La curva pF, fue elaborada utilizando ollas de presión (Soil Test) con platos de 0.3 y 15 bar. Para cada una de las presiones utilizadas (0.3, 1.0, 3.0, 5.0, 7.0 y 15 bar) fueron tomadas 3 muestras. Las muestras permanecieron bajo presión por 16h a 18h y luego fueron secadas a 105 °C durante 48h.

Fue graficado el CRH contra la presión. Los puntos fueron ajustados mediante a una función exponencial (Figura 1 Apendice F).

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. FUENTES DE AGUA

Los aportes de agua de neblina, varían en función de la exposición, altitud y velocidad del viento. A mayor altitud y en las laderas de barlovento, se recibe una mayor cantidad de agua de neblina (Figura 44). Estas variaciones pueden ser explicadas por la circulación del aire en laderas y hondonadas, y por las diferencias en las frecuencias de cobertura de nubes (capítulo 2). El volumen de agua interceptada por los neblinómetros, es una función exponencial de la velocidad del viento (Figura 45). Parece que existe un valor de velocidad del viento (25 km/h), donde la superficie no retiene más agua, haciéndose la intercepción, independiente de la velocidad del viento (vease Fig. 45).

Las hojas de 6 especies, resultaron en promedio 1.07 veces más eficientes como interceptoras de neblina que las mallas plásticas de los neblinómetros (Tabla 22). Las especies que más agua colectaron fueron Podocarpus oleifolius, Brunellia sp. y Simplocus suaveolens. Las especies menos eficientes en la intercepción de neblina fueron Ocotea calophylla y Persea ferruginea. Es interesante señalar que las especies menos eficientes presentan abundante pubescencia, mientras que la más efectiva posee hojas aciculares y glabras. Los resultados sugieren que los volúmenes de agua captados por los neblinómetros, pueden ser del mismo orden de magnitud que el agua retenida por la vegetación.

La eficiencia de intercepción, aumenta con el ángulo foliar entre 0 y 90° siguiendo la función seno (Figura 46). Cuando la hoja está perpendicular a la horizontal (90°), la intercepción es máxima (100%), mientras que cuando está horizontal (0°), la intercepción es mínima. En la Tabla 23, están las mediadas de ángulo foliar y las eficiencias de intercepción de neblina, para algunas especies de los BEN.

##### 3.1.1. Aportes Anuales

En la Figura 47 y en la Tabla 3 del Apéndice F, están resumidos los aportes anuales de lluvia y Neblina en los BEN de Macuira, Santa Ana, Copey y el Zumbador. Los volúmenes de neblina que están graficados en la figura 47 representan los totales interceptados por los neblinómetros en

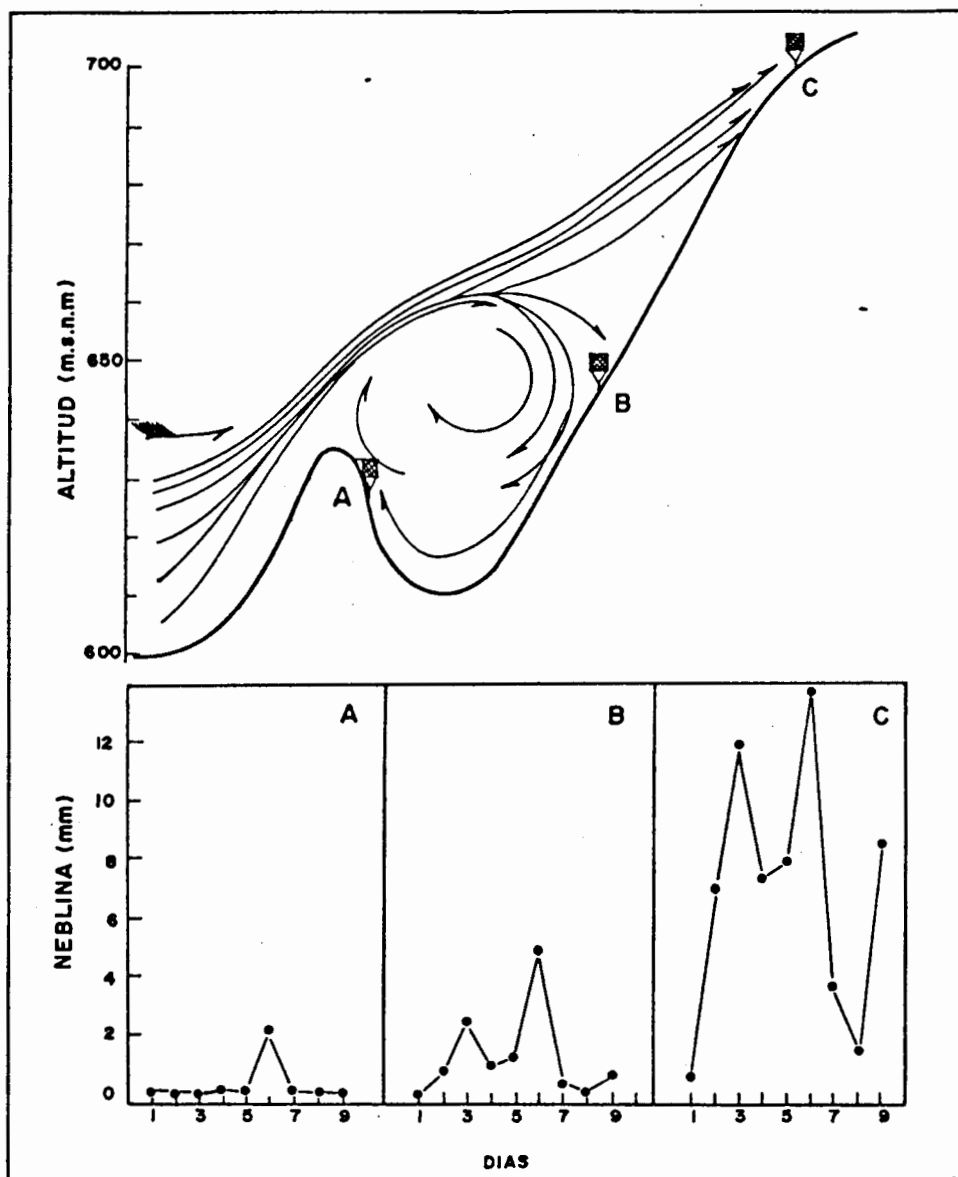


Figura 44. Diagrama idealizado de la circulación de neblina a diferentes altitudes y exposiciones en el Bosque Enano Nublado de Macuira. En el panel inferior se grafica la interceptación diaria de neblina para cada exposición. Ladera de sotavento (A), ladera de barlovento (B), filo expuesto (C). Junio de 1984.

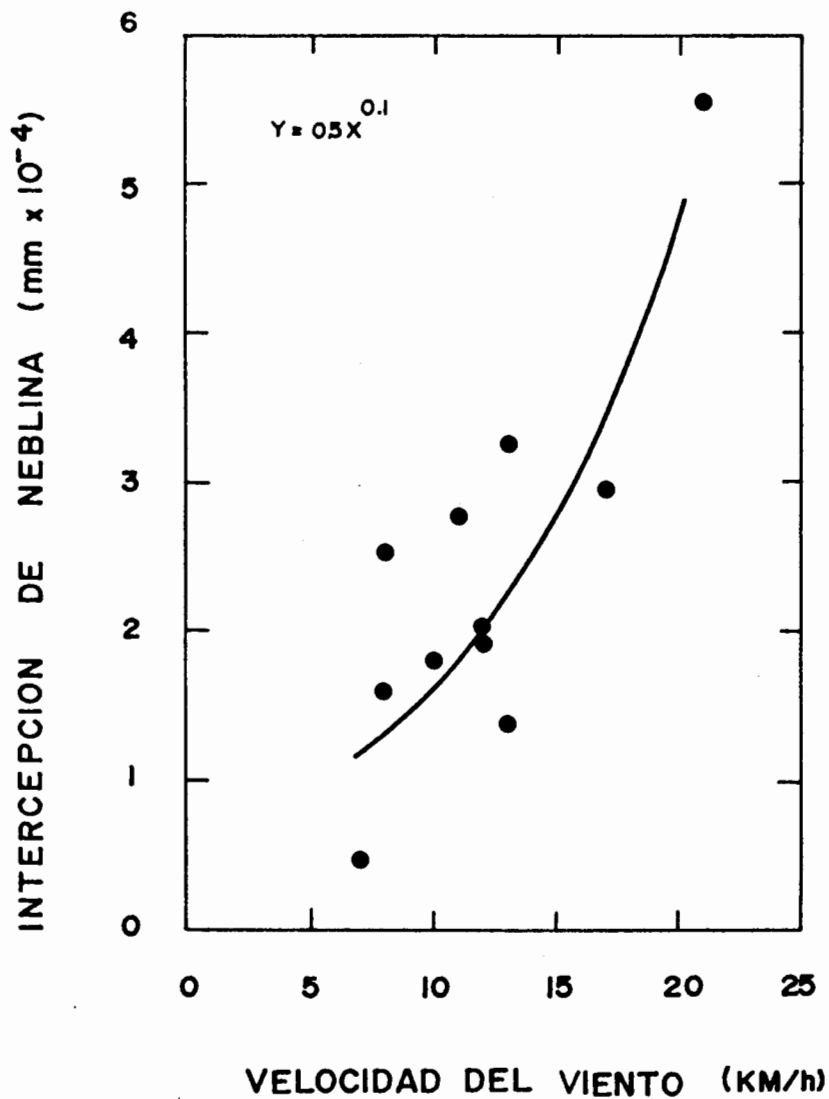


Figura 45 . Relacion entre la intercepcion de la neblina en los neblinometros y la velocidad del viento en el Bosque Enano Nublado del Zumbador. La linea continua representa la regresion exponencial entre estas dos variables ( $r=0.71$ ,  $p < 0.05$ ).



TABLA N° 22. Eficiencia de intercepción de neblina de algunas especies del Bosque Enano Nublado del Zumbador. Se presentan dos períodos de medición nocturna y uno diurno. Se incluyen las horas de medición, la velocidad del viento, precipitación en intercepción en el neblinómetro y en las especies. (1) *P. oleifolius*, (2) *Clusia sp.* (3) *P. ferruginea*, (4) *O. calophylla*, (5) *Brunellia sp.*, (6) *S. suaveolens*, ( $\bar{X}$ ) Promedio de intercepción, (E) Eficiencia.

HORAS	VIENTO (m/s)	LLUVIA (mm)	MALLA (mm)	E S P E C I E S						$\bar{X}$	E	
				1	2	3	4	5	6			
NOCHE	14	2.5	2.0	9.9	1.6	8.4	(---)	6.5	9.5	9.7	8.9+1.5	1.1
DIA	3	4.5	0.5	1.6	4.2	3.8	3.5	2.2	3.2	3.1	3.38+0.6	1.9
NOCHE	8	4.1	0.7	2.4	0.7	1.8	(---)	0.6	1.2	1.7	1.20+0.5	0.5
NOCHE	13	3.1	3.2	6.6	6.7	4.3	(1.4)	5.2	7.6	7.3	5.4+2.3	0.8
				16.8	22.2	18.3	(4.9)	14.5	21.5	21.8		1.07

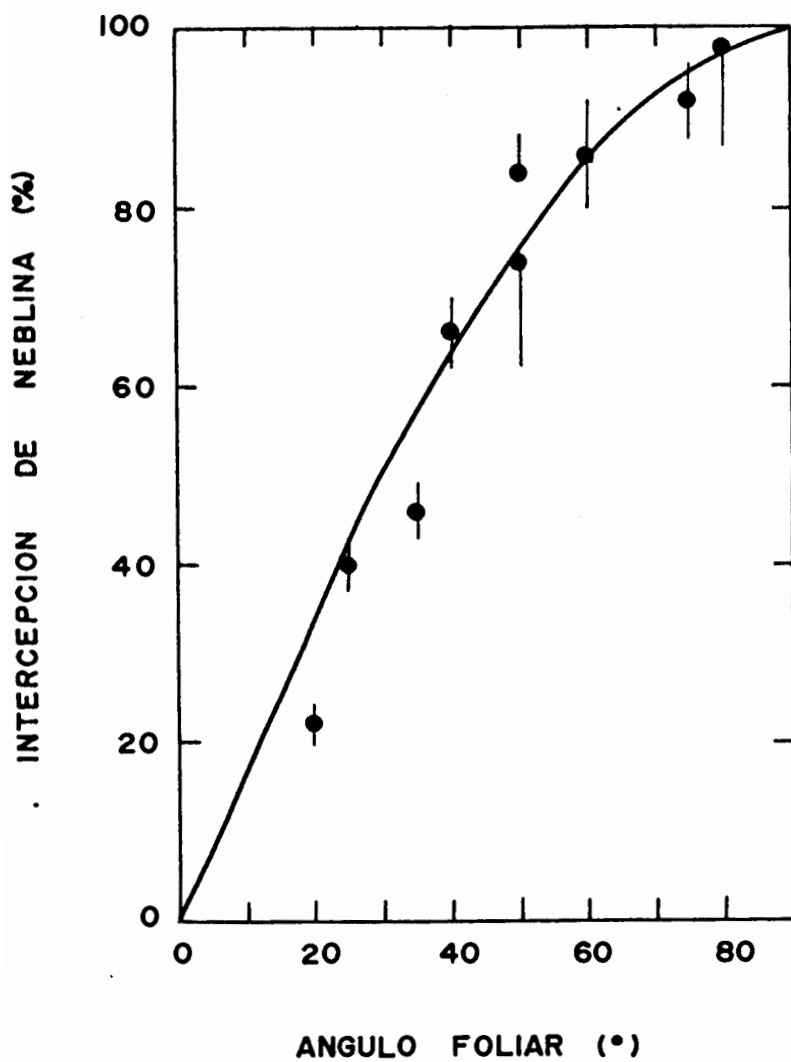


Figura 46. Intercepción de neblina en función del ángulo foliar. Los puntos representan los datos experimentales con el  $\pm 1$  error típico. La línea continua representa el valor de la función seno. El 100% de intercepción corresponde a un ángulo de  $90^{\circ}$ .

TABLA N° 23. Angulo foliar y eficiencia de intercepcion de neblina en algunas especies de Bosque Enano Nublado

	ANGULO FOLIAR			EFICIENCIA INTERCEPCION
	(°)			(%)
<i>E. procera</i>	28	±	16	46
<i>C. major</i>	57	±	12	83
	54	±	9	80
	51	±	17	77
<i>G. fragrans</i>	39	±	21	62
<i>Maytenus sp.</i>	46	±	27	71
<i>D. arboreus</i>	30	±	18	50
<i>M. guianense</i>	41	±	23	61
	61	±	12	87
<i>A. concolor</i>	44	±	7	69
<i>C. swartzii</i>	52	±	7	78
<i>G. opposita</i>	42	±	7	66
	45	±	9	70
<i>A. cuneata</i>	36	±	10	58
<i>C. coronata</i>	47	±	7	73
<i>W. pinnata</i>	36	±	6	58
<i>Clusia sp.</i>	48	±	14	74
	<hr/>			<hr/>
	45°			70%

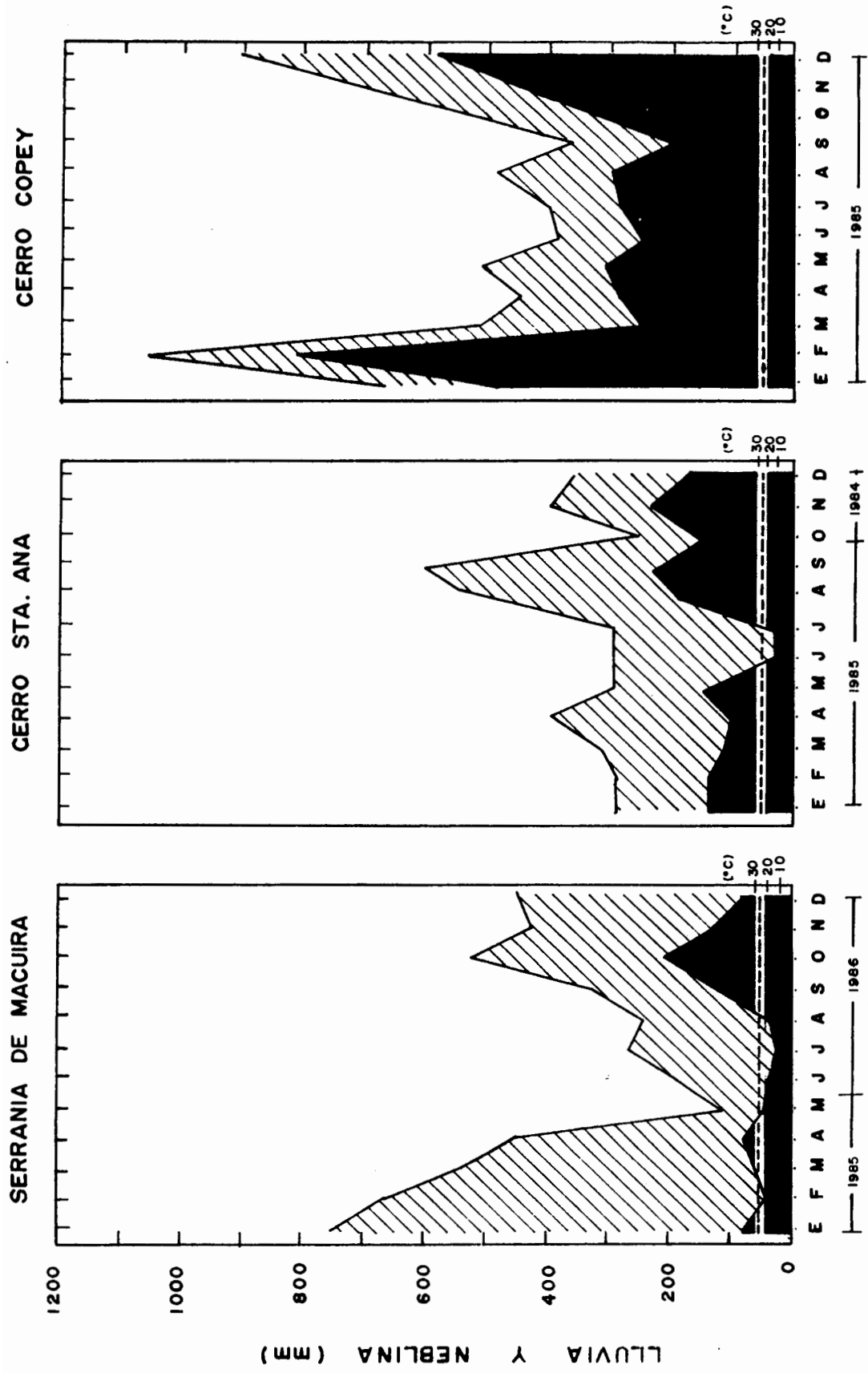


Figura 47. Variación estacional de la precipitación y la intercepción de neblina durante el periodo 1984-1985 en los Bosques Enanos Nublados de Macuira, Santa Ana y C-pey. Lluvia (■) y neblina (▨). Los valores de precipitación se leen en el eje Y y los valores de neblina mensual son la diferencia entre los aportes totales y la precipitación. Los volúmenes de neblina son los colectados por los neblinómetros y no la cantidad de agua que efectivamente llega al suelo goteando desde las hojas o escurriendo por los troncos.

la superficie del dosel y no la precipitación efectiva, medida en la superficie del suelo. La diferencia entre estas dos cantidades sera mencionada en la discusion (acapite 4). En los BEN del area del Caribe, existe un gradiente positivo de humedad oeste-este. Mientras que en Macuira y Santa Ana estan lloviendo en el periodo 84-85, 853 mm y 1630 mm respectivamente. En Copey las precipitaciones alcanzaron los 3692 mm. En los BEN "secos" (Macuira y Santa Ana), la neblina aporta entre el 51 y el 93% de agua que entra al sistema, mientras que en Copey, area mas lluviosa, la neblina solo aporta el 27% en Enero y el 37% en Mayo. En otras palabras, la dependencia del agua de neblina como fuente de humedad, es mucho mayor en los BEN de la Guajira y Paraguana que el de la Isla Margarita.

En los BEN andinos la neblina aporta solo el 15% del agua durante la epoca de lluvias y el 50% durante la epoca seca (Figura 48). Estos resultados indican que en general al disminuir las precipitaciones, los aportes de agua de neblina son los mas importantes como fuentes de humedad, bien sea en los bosques del Caribe o en los Andes.

Las variaciones anuales en los aportes de neblina siguen la forma de los aportes por lluvia. En Macuira se nota una fuerte disminucion de los aportes de neblina en el mes de Mayo, caida que se puede observar en las curvas de insolacion (capitulo 2). Esta disminucion de la radiacion e intercepcion, parece ser producto de la acumulacion de "Calinas" (material particulado). Estas particulas estarían suspendidas en el aire disminuyendo la radiacion en la misma forma que lo harian las nubes pero sin la capacidad de aportar agua.

En el BEN de Macuira, las precipitaciones siguen los ritmos anuales de las lluvias en las tierras bajas (Figura 49). Para el año 1984-1985, no hubo diferencias en los totales anuales de precipitacion. Sin embargo, en la epoca seca (Enero a Agosto), las lluvias en el desierto fueron de 95 mm y en el BEN de 386 mm. Durante la epoca "lluviosa" (Septiembre - Diciembre), en el desierto llovieron 711 mm y en el BEN 464 mm. La diferencia puede atribuirse al caracter torrencial y localizado de las lluvias del desierto. Por ejemplo, en Octubre llovieron 328 mm en 11 dias, con una maxima en 24 horas de 210 mm!

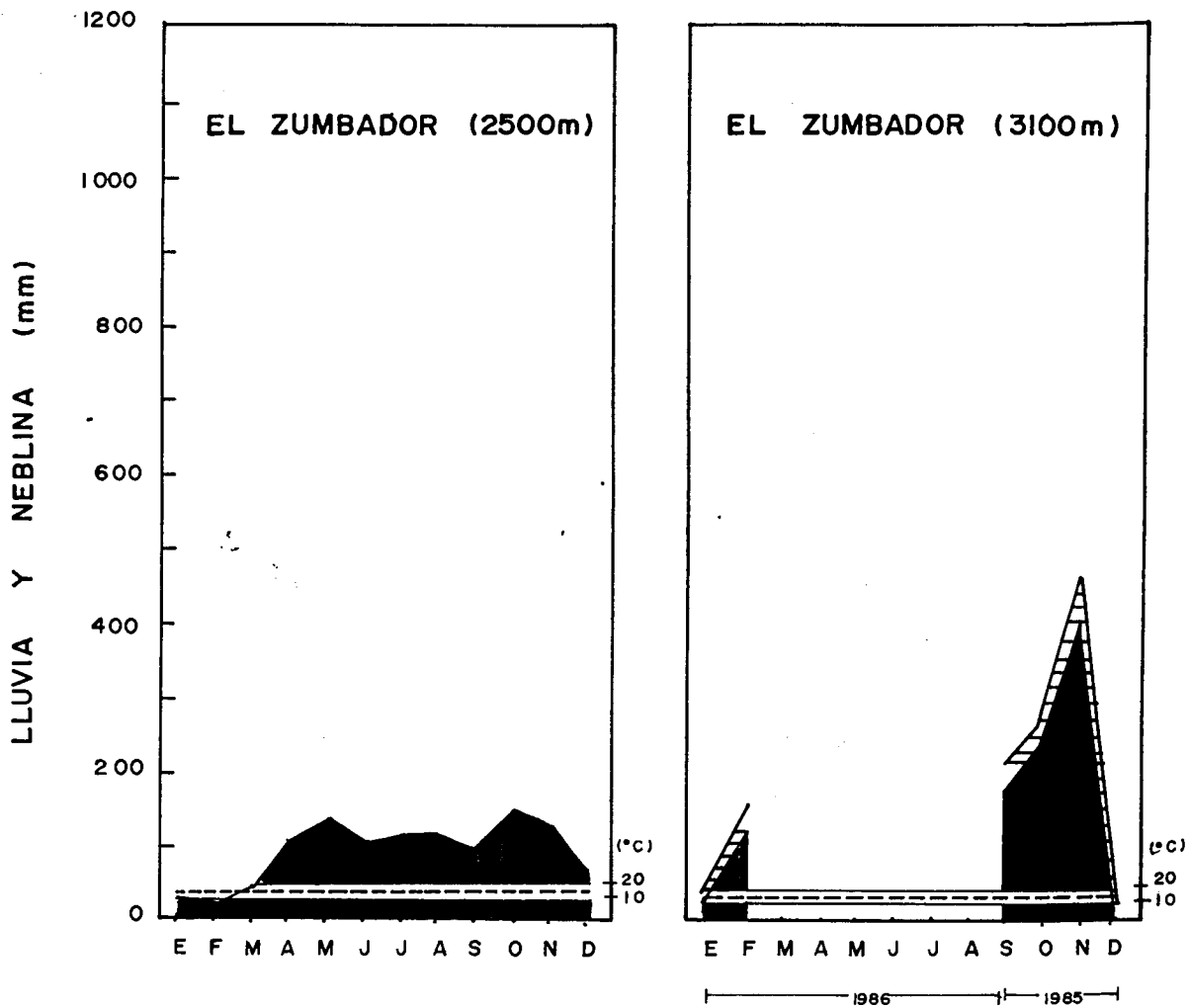


Figura 49 . Variaciones estacionales de la precipitacion e intercepcion de neblina en el bosque del Zumbador. Periodo de 1985-1986. Lluvia (■) y Neblina (▨). La linea continua de la parte superior del grafico, representa la sumatoria de la lluvia y la neblina. Los valores de precipitacion mensual se leen en el eje de las Y y los valores de neblina mensual, son la diferencia entre los aportes totales y la precipitacion. La precipitacion en el bosque del Zumbador a 2500msnm se da como referencia (Tomado de Monasterio, 1980)

## SERRANIA DE MACUIRA

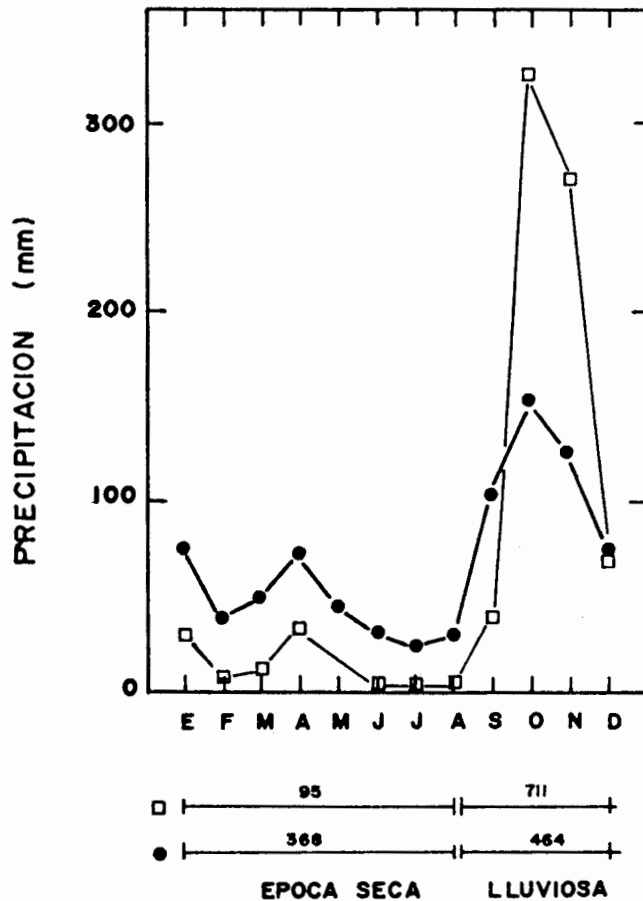


Figura 49. Variación estacional de la precipitación mensual en la Serranía de Macuira. Bosque Enano Nublado (●) a 650 msnm, Bosque Seco Espinoso (□) a 85 msnm. En la parte inferior del gráfico se presenta la precipitación durante la época seca y húmeda en las dos localidades.

TABLA N° 24. Análisis químico de agua de neblina (Macuira) y lluvias (Paraguana, Sn. Eusebio - Andes de Mérida - y El verde - Costa Rica).

BOSQUE	CATIONES (me/l)				ANIONES (me/l)					C.E. (µmhos)
	Ca	Mg	K	Na	SO <sub>4</sub> <sup>==</sup>	Cl <sup>-</sup>	CO <sub>3</sub> <sup>==</sup>	HCO <sup>-</sup>	pH	
Macuira	1.00	1.20	0.12	5.40	0.64	5.01	0	0.66	6.3	580
Paraguana	0.70	1.40	0.13	6.40	0.67	6.02	0	0.44	6.5	670
Sn. Eusebio*	0.04	0.08	0.03	0.10	0.01	0.18	0	0.03	6.5	22
El Verde**	0.02	0.04	0.07	0.01					4.5	
	0.04	0.05	0.12	0.15	0.02	0.18		0.05		

\* En: Grömm, U. and H.W. Fassbender, 1981.

\*\* En: Sollóns, P. and G. Dreyer 1970.



### 3.1.2. Calidad de las aguas.

En la tabla 24, estan los resultados de los analisis fisicoquímicos de las aguas, con la información de otros bosques nublados del Caribe y los Andes. En Paraguaná, San Eusebio (Andes de Merida) y el Verde (Puerto Rico), las muestras son de lluvia, mientras que en Macuira son de Neblina. En Macuira, las concentraciones tanto de cationes como de aniones, es superior en varios ordenes de magnitud con relación a los demas bosques. El Na y el Cl, estan en concentraciones particularmente altas, lo que confiere a las aguas baja calidad desde el punto de vista agronomico, aun cuando la salinidad total es baja. En el bosque Andino (San Eusebio), la cantidad de Na es notoriamente baja si se compara con los bosques del Caribe. El pH esta alrededor del punto neutro, con excepcion del bosque de San Eusebio donde es de 4.5.

### 3.2. BALANCE HIDROLOGICO

Durante la semana de mediciones en la Macuira, fueron encontrados dias de alta y baja demanda evaporativa ( $3.500 \text{ g/m}^2$  y  $1.500 \text{ g/m}^2$ ), que corresponden a dias soleados y nublados respectivamente. Durante los dias de baja demanda evaporativa, las tasas de transpiración de los arboles del bosque, son del mismo orden de magnitud que las de evaporación. En dias de alta demanda, las transpiraciones son sensiblemente menores que la evaporación, debido posiblemente al fuerte control de las perdidas de agua por los estomas durante las horas de maxima radiación y mínima humedad, tal como se explicó en el capitulo 2. Se encontró que en dias nublados, el volumen de agua del suelo, perdida entre las 7 am y las 4 pm, es de un mismo orden de magnitud al de las perdidas por transpiración. En esta época no hay perdidas por infiltración o escorrentía. Aun mas sorprendente es que el volumen de agua interceptada (5/7/84) es del mismo orden de magnitud que las descargas del suelo y las tasas de transpiración.

En los primeros 5 cm del suelo, el potencial del agua del suelo pasa entre la 7 am y las 4 pm de 0.8 bar a 2.2 bar. Entre los 5 y 10 cm, el agua permanece a 3.2 bar y entre los 10 y 15 cm a 7 bar (Figura 50). En los suelos del limite inferior del bosque a 550 m, el agua esta por debajo de -15 bar. y el fenomeno de carga-descarga del agua del suelo es

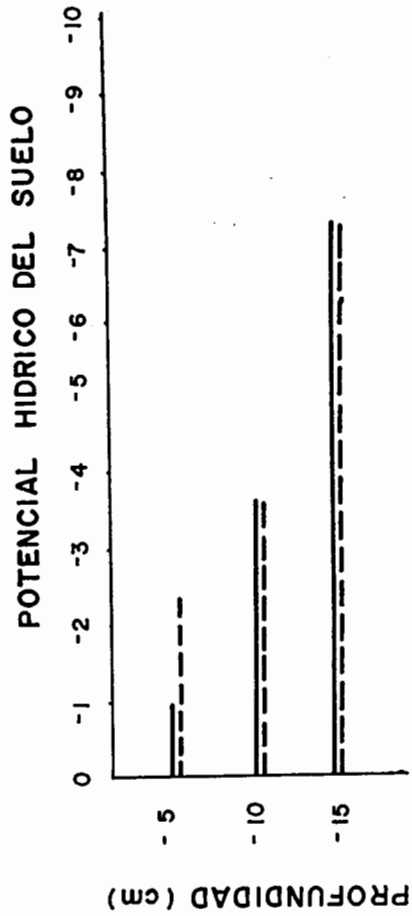


Figura 50 . Potencial hídrico del suelo a diferentes profundidades a las 7am (---) y a las 4pm (---) en el Bosque Enano Nublado (julio 7 1984)

tan pequeño que no pudo ser detectado por los metodos utilizados en este trabajo. La incapacidad de medir esta recarga del agua del suelo, tambien puede ser explicada por la disminuci3n de la frecuencia de nubes a esta altura en comparaci3n con las partes mas altas de la montaa, y por ende de los volúmenes de agua incorporados al sistema.

El agua de intercepci3n que entra por el dosel, no se distribuye homogéneamente en la superficie del suelo. Gran parte del agua, es llevada al suelo a traves del escurrimiento de tronco, de forma que al amanecer (recuerdese que la intercepci3n es un fenómeno nocturno), es posible observar el suelo humedo alrededor de las bases de los arboles y una disminucion radial de la cantidad de agua (Figura 51). En la Figura 52 y en la Tabla 4 del Apendice F, estan resumidos los flujos de agua del sistema para un dia de alta y baja demanda evaporativa.

#### 4. DISCUSION

El agua puede entrar a los ecosistemas en forma de gotas de diferente tamaño y tener efectos distintos sobre el funcionamiento de la vegetacion. De un lado del continuo de tamaños de gotas esta la neblina, las cuales solo pueden ser incorporadas al sistema a través de la intercepci3n. Por el otro lado, esta la lluvia que como fuente de agua es incorporada a traves de la precipitaci3n. Eventualmente estas gotas pueden congelarse y precipitar en forma de granizo.

Los efectos de cada una de estas fuentes de agua sobre el funcionamiento de la vegetacion tambien pueden ser diferentes. Por ejemplo, el tiempo de permanencia del agua de lluvia sobre las superficies de las hojas, es muchísimo menor que en el agua de neblina. La efectividad en el lavado de nutrientes es potencialmente mas alto en el caso de la neblina que con el agua de lluvia. Por otra parte, una pelicula de agua permanente dejada por la neblina, bloquearía el intercambio de gases por varias horas. No contamos con datos que apoyen estas dos ideas pero serian interesantes como futuras lineas de investigaci3n.

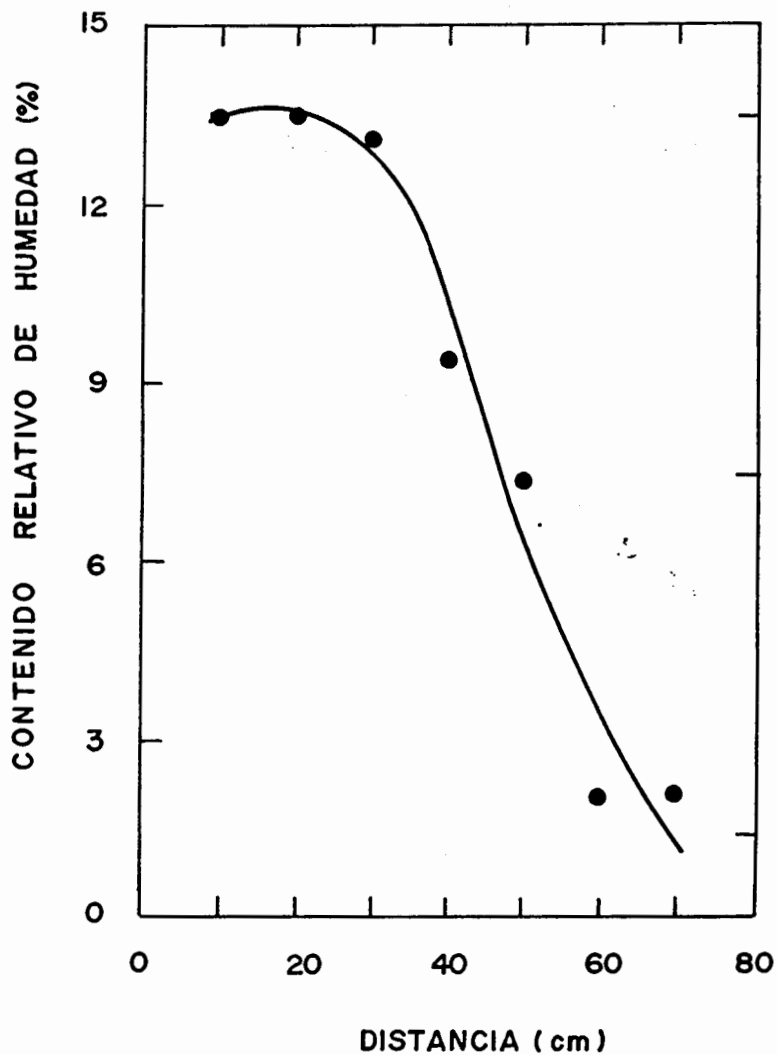
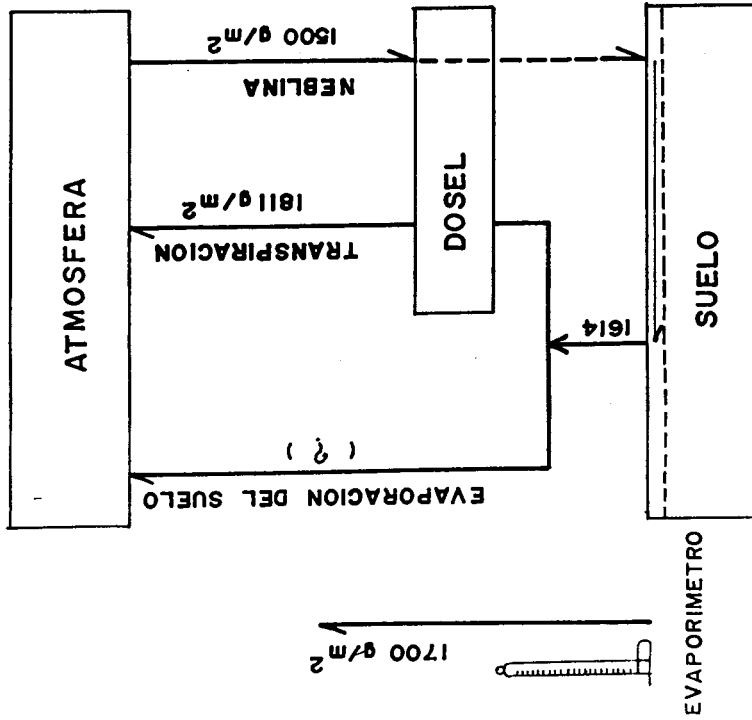


Figura 51 .Contenido relativo de humedad del suelo en funcion de la distancia al tronco de un arbol solitario de Eugenia procera a las 7am en el Bosque Enano Nublado de Macuira. (junio 26 de 1986).

BAJO D.P.V



ALTO D.P.V

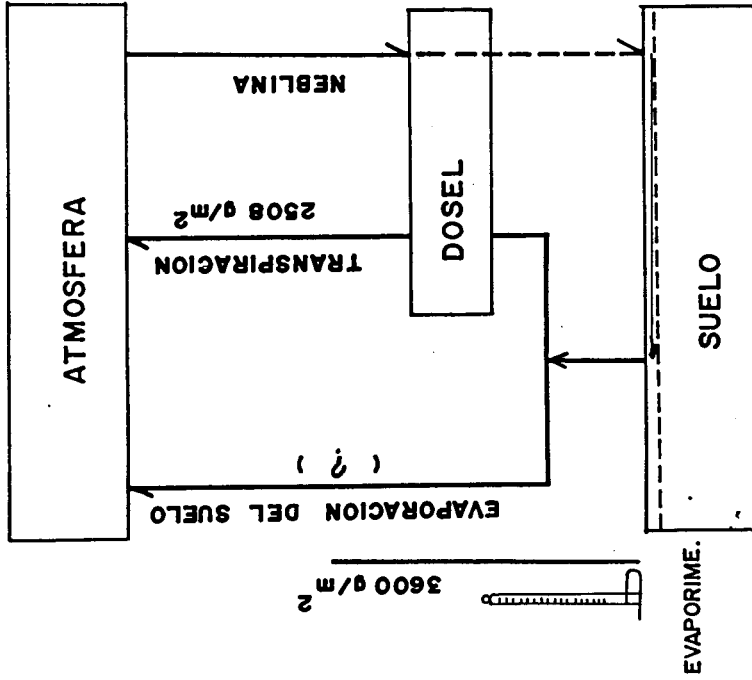


Figura 52 .Flujos diarios de agua entre los compartimentos del Bosque Enano Nublado de Macuira, en condiciones de bajas demandas evaporativas (05/07/84) y altas demandas evaporativas (25/06/84). Flujos diarios en g/m<sup>2</sup>. La evaporacion se midio con un evaporimetro de Piché y se indica a la izquierda de cada diagrama. En el compartimento suelo el flujo de agua se realiza a través de los primeros 5cm del perfil y se indica con una línea punteada en la superficie del compartimento suelo. La línea punteada gruesa que une los compartimentos del dosel y suelo, representa los aportes efectivos de agua al suelo que no fueron medidos. No fueron medidos los aportes de neblina ni la recarga de agua del suelo en el día de alto DPV.

#### 4.1. CALIDAD DE LAS AGUAS

La elevada concentración de sodio y cloro en el agua de neblina de Macuira en relación a los demás bosques estudiados, es la principal característica de los análisis químicos de las aguas. Las diferencias entre los contenidos de nutrientes de las aguas estudiadas pueden ser explicadas en termino del tipo de aportes y la época de mediciones. En Macuira, las aguas fueron tomadas durante la época seca, es decir a mediados de Junio. Durante este tiempo, los aportes de agua al bosque se hacen a partir de la neblina. Al parecer, la condensación de las gotas de agua, se hace sobre los núcleos salinos y limos que están siendo levantados de las tierras bajas o transportadas desde grandes distancias por los alisios del noreste. Así la sal está entrando al sistema junto con el agua que cargan.

Se ha postulado que una de las razones del enanismo en los BEN del Caribe, es la poda química, ejercida por el continuo aporte de sales al sistema (Howard, 1970). Hasta el presente no se han enunciado los mecanismos mediante los cuales operaría este tipo de control. Después de la evaporación del agua de intercepción, no es posible encontrar acumulaciones salinas sobre las hojas. Ya que se ha identificado a la neblina como un suministro importante de agua al sistema radicular de las plantas de estos bosques, sería de esperar una acumulación de Na y Cl en la superficie del suelo. Al examinar los análisis de suelos en el gradiente altitudinal de la Serranía, se observa que las concentraciones de Sodio es ligeramente mayor en los suelos del BEN que en los demás suelos de la toposecuencia. Las concentraciones están muy por debajo de los niveles de sodización. Es posible que estos nutrientes estén siendo retenidos por los suelos de la flora epífita, de la cual están cargados troncos y ramas de los árboles dominantes.

A la luz de estos hechos, parece razonable pensar que los aportes de sales al sistema vía agua de neblina, están jugando un papel importante en la nutrición mineral de árboles y epífitos, y que sus efectos deletéreos, si existen, parecen ser marginales.

#### 4.2. APORTES DE AGUA

Una de las mayores dificultades con las mediciones de neblina es tratar de relacionar las mediciones del instrumento diseñado para medir intercepción, con la cantidad de agua que el follaje puede extraer de la nube (Kerfoot, 1968).

1. Las superficies plasticas utilizadas en los colectores, probaron ser 0.85 veces tan eficientes en interceptar neblina como las hojas de 7 especies estudiadas. (tabla 22)
2. Se probó que la superficie de captación es el area plástica de la malla, y que el tamaño del hueco no tiene efecto sobre los volúmenes de intercepción.
3. Una segunda fuente de sobrestimación en los volúmenes de neblina retenidos por los neblinómetros, esta en el hecho que las mallas plasticas de los neblinómetros reciben perpendicularmente los aportes, mientras que el dosel en conjunto lo hace tangencialmente.
4. Una forma de conocer la efectividad del neblinometro con relacion al bosque, sería medir la precipitación efectiva, es decir, la cantidad de agua que gotea y llega a la superficie del suelo despues de haber sido interceptada por el bosque. Datos preliminares en el BEN de Macuira muestran que el neblinometro es 4 veces mas efectivo en interceptar neblina que el bosque en conjunto. Este resultado no incluye el flujo caulinar.

Independientemente de estas observaciones, ya que se utilizo el mismo instrumento en las diferentes localidades, parece razonable pensar que:

La neblina es la principal fuente de agua en bosques nublados con escasas precipitaciones. En Macuira y Santa Ana, con precipitaciones de 853 mm y 1630 mm, la neblina aporta en promedio el 80% del agua, mientras que en los BEN mas humedos como Luquillo (Puerto Rico), la neblina solo aporta el 10% del agua (Baynton, 1969). Es probable que

este volumen sea mayor, debido a que el colector estaba dentro de una cabina que no permitía el paso del viento. Recuerdese que la intercepción de neblina es un fenómeno que depende de la velocidad del viento.

En el Zumbador (847 mm), la neblina solo aportó el 15% del agua en un mes típico de la época seca. La importancia de la neblina en Macuira y Santa Ana, se hace aun mas evidente si se toma en cuenta que las precipitaciones en estas areas, son un evento poco frecuente. Esta irregularidad de las precipitaciones contrasta con la dinámica de la cobertura de nubes, que es la fuente de humedad, y cuya rítmico diario se discutió en el capítulo 2. La dependencia de los aportes de neblina en Macuira y Santa Ana, es máximo durante por lo menos cuatro meses (Febrero-Agosto). Si durante este periodo o cualquier otro durante la época seca se combinan periodos de varios días soleados (capítulo 2), con noches despejadas o de baja intercepción, los volúmenes de agua que entran serían significativamente menores. Esta disminución de los aportes de agua, podría constituir un factor limitante para el crecimiento de los árboles del bosque. Este cuello de botella para el desarrollo de los árboles podría estar en Macuira alrededor del mes de mayo ya que la intercepción de neblina es mínima durante este periodo.

Existen una serie de casos en que el crecimiento esta limitado no por las condiciones promedias (diarias o anuales), sino por eventos ("catastrofes"), cuya regularidad no podría ser "aprendida" evolutivamente. Un ejemplo clasico es el de los bosques de huracanes en el area del Caribe, cuya estructura y composición estan determinadas por el paso de ciclones y celdas de baja presión.

Las diferencias en la cobertura de nubes, velocidad del viento y contenido de agua líquida a diferente alturas, pueden explicar la distribución altitudinal de la flora epífita en la Serranía de macuira. A menor altura, la frecuencia de nubes y velocidad del viento son menores, y por ende las cantidades de agua que pueden ser interceptada por la vegetación. En Macuira, entre los 550 y los 650 msnm, la flora epífita esta dominada por plantas del genero Vriesia de caracteres mas xeromorficos que las de Guzmania, que crecen en las partes mas altas de



la montaña. Es tan clara esta faja "seca" en el BEN de Macuira, que es posible separarla por medio de fotografías aéreas.

La información sobre intercepción de neblina en áreas tropicales, es escasa y en ocasiones difícil de comparar. Los valores absolutos de intercepción, varían en Macuira entre 22.3 mm/día y 2.3 mm/día. En México fueron medidas intercepciones medias de 1.9 mm/día, con máximas y mínimas medias de 4.5 mm/día y 0.8 mm/día respectivamente. (Calculado a partir de Vogelmann, 1973). Estos datos son comparables ya que se usaron mallas muy similares; 40 huecos/cm<sup>2</sup> en Macuira vs 46 huecos/cm<sup>2</sup> en México). En Luquillo, el único bosque nublado con información de Neblina, la intercepción media es de 1.24 mm (calculada a partir de Baynton, 1969). En Galapagos, fueron medidos bajo las copas de los árboles, aportes diarios de 1.6 mm (calculado a partir de Van Der Werff, 1978)

#### 4.3. ANGULO FOLIAR

La marcada inclinación foliar en las especies de los bosques tropicales, ha sido interpretada como una adaptación a las elevadas cargas de radiación. (Monsi, et. al. 1973). Según Medina, (1983), el ángulo foliar en varias especies del BEN de Luquillo, reduciría la radiación por unidad de superficie en los pocos días soleados, evitando así el sobrecalentamiento resultado del cierre estomático.

Con un ángulo de 45°, la carga de radiación y la eficiencia de intercepción de neblina son del 70%. Es probable que el ángulo foliar juegue un papel importante en los BEN con altas intensidades de radiación (270 W/m<sup>2</sup>) y donde la principal fuente de agua sea la neblina. Si es así, debe existir un compromiso entre reducir los niveles de radiación y aumentar los de intercepción. Sin embargo, los ángulos foliares son también grandes en bosques como el Zumbador donde los aportes por neblina son bajos al igual que la radiación solar (140 W/m<sup>2</sup>).

#### 4.4. TRANSPIRACION Y BALANCE HIDROLOGICO.

Se ha propuesto que las bajas tasas de transpiración en condiciones de neblina, podrían ser la causa del enanismo en los bosques pluviales

montanos altos (Odum, 1970). Sin embargo, las tasas de transpiración del BEN de Macuira durante los días de alta demanda evaporativa ( $2.600 \text{ g/m}^2$ ), son de un mismo orden de magnitud que las medidas en bosques lluviosos de Puerto Rico ( $2.253 \text{ g/m}^2$ ) (Odum, Jordan, 1970), y ligeramente inferiores a un bosque húmedo estacional en el Darien (Panama)  $3.093 \text{ g/m}^2$  (Mc Ginnis, et. al. 1969)

Durante los días de baja demanda evaporativa, la transpiración solo se reduce de un 20% a un 25% con relación a los días de altas demandas evaporativas. En los días de baja demanda evaporativa, las pérdidas por evaporación son ligeramente inferiores a las de transpiración. Esta diferencia puede ser explicada por las propiedades espectrales de las superficies de evaporación y transpiración. Las superficies de color blanco de los evaporímetros tienen mayor reflectancia que las hojas de color verde y de ahí que la temperatura del papel pudieran ser mas baja que la de las hojas, disminuyendo el déficit de presión de vapor en relación a la atmósfera y con esto las pérdidas de agua por evaporación.

#### 4.5. BALANCE DE AGUA.

El balance de agua en el BEN de Macuira tiene las siguientes características

1. El agua en la superficie del suelo, se recarga diariamente por los aportes de neblina.
2. Los volúmenes de transpiración diaria del bosque y los volúmenes de intercepción de neblina y del agua del suelo son muy similares

Estas características parecen indicar la existencia de un balance diario de agua, donde las entradas por intercepción de neblina compensan estrechamente las pérdidas de agua por transpiración. Este balance parece ser válido durante los meses cuando la neblina es la principal fuente de agua. El aumento de las tasas de infiltración y escorrentía durante la estación de lluvias, muestran que el ciclo cerrado de la prolongada época seca se abre temporalmente. Durante la época húmeda de 1985, los arroyos que bajan de la parte alta de Macuira, pasaron por Nazareth (a 7 km al norte de Macuira) después de 19 años de estar secos!

Este ciclo de agua mas o menos cerrado, que probablemente es valido para el BEN de Santa Ana, desaparece por completo en Copey y en los bosques mas humedos de los Andes como en el Zumbador. En estos bosques, el ciclo del agua es muy abierto, con abundantes entradas y salidas, como lo parecen reflejar las permanentes lluvias y tasas de infiltración y escorrentía relativamente altas.

## 5. CONCLUSIONES

1. En los BEN rodeados de zonas áridas como los de Macuira y Paraguaná, el agua de neblina es una fuente importante de agua mientras que su importancia disminuye al aumentar la precipitación como en los bosques de Copey y el Zumbador. Los aportes de neblina como fuentes de humedad son mas importantes durante la epoca seca que durante la epoca de lluvias.
2. La intercepción de neblina, como suministro de agua, depende de la topografia (exposición), velocidad del viento, frecuencia de la cobertura de nubes y del angulo foliar.
3. En los bosque mas frios y humedos, la neblina mantiene la atmosfera en condiciones de saturacion o humedece las superficies de las hojasca en forma casi permanente, disminuyendo las tasas de transpiración y en general de intercambio de gases
4. En los BEN de Macuira y Santa Ana, donde los aportes de neblina son principalmente nocturnos, la ocurrencia de periodos mas o menos largos de dias soleados y noches despejadas, pueden ser un importante factor limitante en el balance hidrico de los arboles, restringiendo posiblemente su crecimiento.
5. En el bosque de Macuira fue encontrado un ciclo mas o menos cerrado de agua, donde las perdidas de agua por transpiración, son remplazadas en forma estrecha por los volúmenes de intercepción de neblina. Este ciclo cerrado, se abre durante la epoca de lluvias cuando las tasa de infiltración y escorrentía aumentan considerablemente.

## CAPITULO 8

## CAPITULO 8

1. INTRODUCCION . . . . .	176
2. CONDICIONES EDAFICAS . . . . .	177
3. CONDICIONANTES CLIMATICOS. . . . .	182
4. CONCLUSIONES . . . . .	188
5. LIMITACIONES DE ESTE TRABAJO Y LINEAS DE INVESTIGACION . . . . .	190
5.1. LIMITACIONES. . . . .	191
5.2. LINEAS DE INVESTIGACION . . . . .	192

## 1. INTRODUCCION

El crecimiento de los arboles en los bosques montanos tropicales, como en las demas formaciones vegetales, esta determinado por factores climáticos, edáficos y poblacionales. La importancia relativa de los factores en la determinación de los caracteres morfológicos y funcionales, puede cambiar de un tipo a otro de bosque dependiendo de factores tales como la topografía, el material parental de los suelos o la altura sobre el nivel del mar.

En esta síntesis se discuten los principales condicionantes edáficos y climáticos asi como también las respuestas adaptativas en los arboles de los Bosques Enanos Nublados BEN. En primer termino se discuten los condicionantes edáficos de los BEN y los posibles efectos sobre el crecimiento de los arboles. En segundo término se discuten los limitantes de tipo climático y los mecanismos de regulación del balance hídrico en las especies de los BEN del Caribe y los Andes. Las interacción entre factores en cada tipo de bosque tambien son discutidas.

En los Bosques Enanos Nublados los arboles presentan los tamaños mas pequenos con relación a otros tipos de bosques montanos tropicales. Estos pequeños bosques pueden ser encontrados en montañas pequeñas y grandes a todo lo largo del trópico y asociados a una cobertura de nubes frecuente. El estudio comparativo de bosques fisionómicamente iguales que crecen bajo diferentes regímenes de precipitación y temperatura permite conocer los factores ambientales mas importantes en la selección de caracteres en este tipo de bosques. La existencia de bosques similares en condiciones ambientales diferentes permitiría conocer ademas si la convergencia fisionómica es debida a factores selectivos distintos o si existen factores compensadores que producen resultados iguales. Este estudio comparativo da información sobre el grado de similaridad de los mecanismos de regulación del agua y nutrientes en estos dos tipos de bosques enanos.

Las relaciones entre los condicionantes edáficos y climáticos y las respuestas morfofuncionales de los arboles de los BEN del area del Caribe y los Andes, se describen a continuación y se sintetizan en la forma de diagramas. En estos diagramas de síntesis se enumeran los

caracteres edáficos y climáticos mas relevantes y se relacionan con las respuestas morfológicas y funcionales de los arboles del BEN. Las flechas horizontales indican relaciones funcionales entre los condicionantes y las respuestas adaptativas. Las flechas verticales en cada diagrama, indican si el valor del limitante ambiental o de la variable morfofuncional es alta, medio o bajo CON RELACION AL OTRO TIPO DE BEN. Por ejemplo, la temperatura en los BEN del area del Caribe es alta con relacion a la temperatura del BEN del Zumbador.

## 2.CONDICIONANTES EDAFICOS

En el bosque Enano Nublado del Zumbador el bajo contenido de N foliar y en particular con las bajas temperaturas asociadas a grandes altitudes, esta produciendo la acumulaci3n de materia orgánica en el suelo y la formacion de un suelo con un horizonte histico en superficie (Figura 53). La acumulaci3n de materia orgánico en el Bosque andino refuerza la acidez del suelo y se manifiesta con valores relativamente altos de la relaci3n C/N.

La extremada acidez de los suelos parece tener efectos sobre la disponibilidad de nutrientes y las condiciones generales alrededor de los sistemas radiculares de las plantas. Con un bajo pH de los suelos, habría una alta solubilizaci3n del Aluminio y del Mn, que en concentraciones altas, pueden llegar a ser toxicos para las plantas. Es importante mencionar que la concentraci3n de aluminio en los suelos del Zumbador es alta y sin embargo la concentraci3n de este elemento es baja en las hojas de las especies estudiadas. Lo contrario ocurre con el Manganeso el cual esta en altas concentraciones en muchos de las especies del bosque del Zumbador (Tabla 11). Estos resultados parecen indicar que las especies del bosque Andino son especies tolerantes al manganeso y excluyentes del aluminio, segun los rangos presentados por Chenery (1976) y Gauch (1972)

La baja concentraci3n de calcio edáfico, seria el resultado de un intenso lavado de los suelos. Como resultado de este proceso y de la acumulaci3n de materia orgánica el pH de los suelos es extremadamente bajo. El reducido suministro de calcio se ve reflejado en las bajas concentraciones foliares de este elemento y en las propiedades elásticas

de las paredes celulares foliares (Figura 42). Las especies del bosque del Zumbador tienen menores contenidos de Calcio en las hojas así como también valores menores del módulo de elasticidad en relación a las especies del bosque de Santa Ana.

El bajo pH de los suelos del Zumbador parece tener efectos sobre la absorción activa de elementos como el K. Este elemento está en los suelos en concentraciones relativamente altas y sin embargo la concentración foliar es muy baja. La persistente lluvia y neblina en este bosque, podrían acentuar las deficiencias de K foliar mediante el lavado de las hojas ya que este es un elemento muy móvil y puede ser lavado fácilmente. Las concentraciones de K foliar en las especies del Zumbador son de las más bajas que se conocen en bosques montañosos y de tierras bajas tropicales (Tabla 12).

El segundo de los efectos de la acumulación de materia orgánica es la alta relación Carbono/Nitrogeno en los suelos. Cuando la relación C/N es alta como en el bosque del Zumbador, el nitrógeno parece estar retenido en los complejos de taninos y proteínas, y estar siendo liberado lentamente en el suelo. Las bajas concentraciones de Nitrogeno foliar están correlacionadas con la menor área foliar específica de estas especies (Figura 23).

Las condiciones edáficas en los BEN del Caribe son un poco diferentes a las condiciones en los BEN Andinos. En los BEN de Macuira, Santa Ana y Copey no hay acumulación de materia orgánica en los suelos debido a las altas temperaturas que parecen acelerar la descomposición de la hojarasca evitando su acumulación y a las texturas más arcillosas que permiten la formación de complejos organominerales y la formación de suelos de tipo Mull (figura 54)

La acidez en los suelos de los BEN del Caribe es menor que en los suelos Andinos pero también está asociada a la solubilización de iones potencialmente tóxicos como el Aluminio y el Manganeso. A diferencia de las especies del BEN del Zumbador, las especies del Caribe son tolerantes (sensu Chenery, 1976) a las altas concentraciones de aluminio foliar y al parecer, evasoras (sensu Gauch, 1972) de altas concentraciones de manganeso.



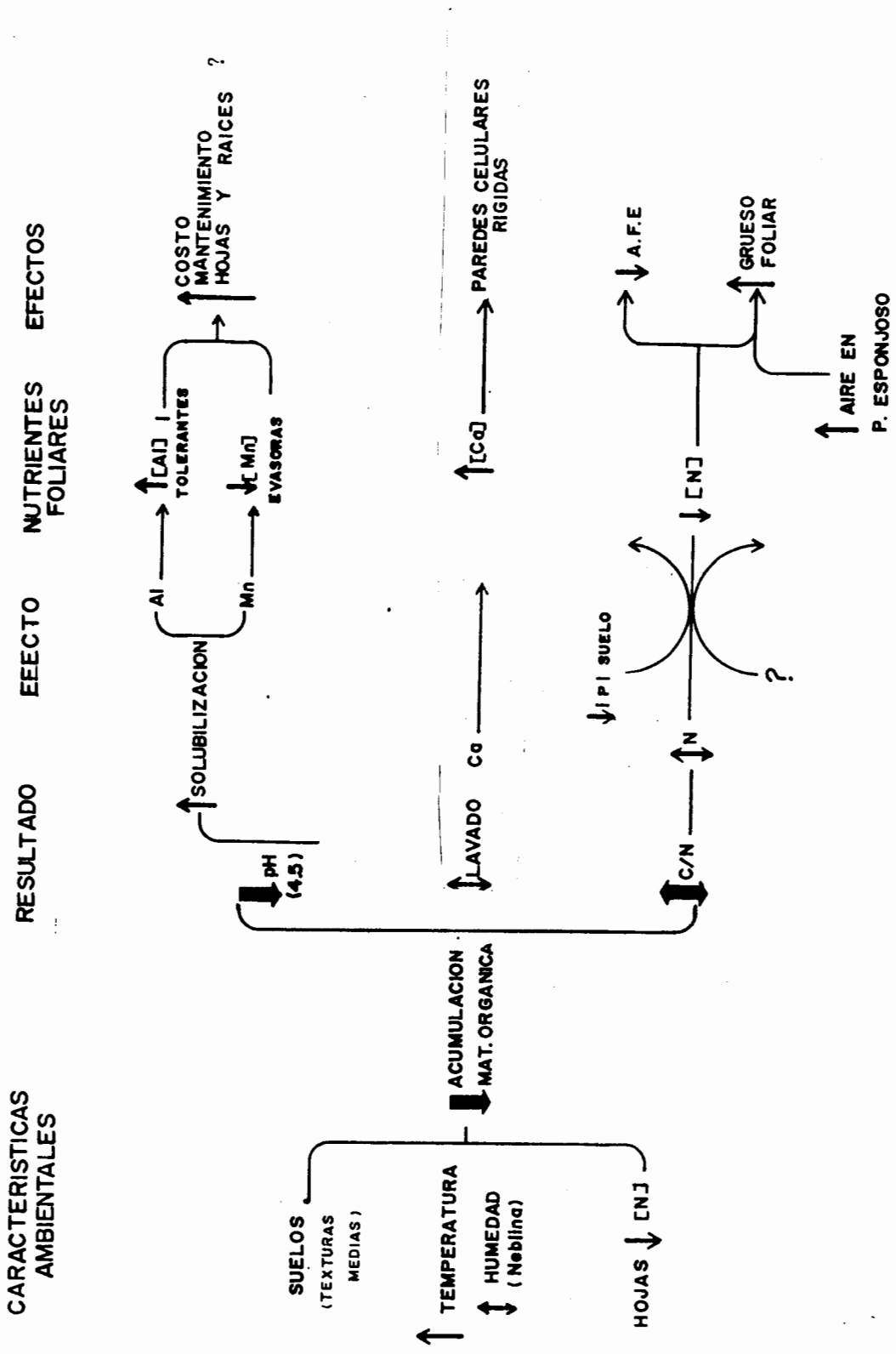


Figura 54. Algunas relaciones entre características ambientales, condiciones edáficas y contenidos de nutrientes foliares en BOSQUES ENANOS NUBLADOS del CARIBE. Las flechas horizontales representan relaciones funcionales. Alto (↑), medio (↕), bajo (↓). Las flechas gruesas representan características importantes. Concentración ([C]), Área foliar específica ([N]), relación carbono/nitrogeno (C/N)

En los suelos de los BEN del Caribe las concentraciones de calcio son bajas desde el punto de vista agronómico pero sin embargo, son significativamente mas altas que en los BEN de los Andes. Las especies del Caribe tienen concentraciones foliares de este elemento mas altas que las especies andinas asi como también paredes celulares mas rígidas. Este resultado sugiere que algunos de los mecanismos de regulación hidrica, como es el modulo de elasticidad, estan determinados parcialmente por propiedades del suelo que a su vez estan determinadas por otros factores como los altos contenidos de agua del suelo. El significado adaptatico de las propiedades mecánicas de las paredes celulares, será comentado cuando se analicen los mecanismos de regulación de agua en los dos tipos de bosques.

La concentración de potasio en el suelo es aproximadamente igual en los BEN andinos y del Caribe y sin embargo, las concentraciones foliares son superiores en este ultimo tipo de bosque. Esto puede ser explicado parcialmente por la diferencia en el pH de los suelos y en la frecuencia de lluvia y neblina entre los dos tipos de bosques. En las montañas del Caribe el lavado foliar seria principalmente nocturno mientras que en los Andes sería permanente. La alta acidez de los suelos podria estar bloqueando la absorción del K en los suelos del BEN andino (Epstein, 1972).

La relación C/N de los suelos del area del Caribe presenta valores medios, por lo cual la tasa de mineralización del Nitrogeno debe ser significativamente mas alta que en el bosque del Zumbador. La similitud en las concentraciones foliares de N y P en las especies de los BEN de los Andes y el Caribe, contrasta con la diferencia en los contenidos de estos dos elementos en el suelo. Es posible que la disponibilidad real del N y del P sea igual en ambos casos y que las concentraciones totales en el suelo sean poco significativas desde el punto de vista de la disponibilidad real de los nutrientes.

Aunque las concentraciones de nutrientes en los suelos de los BEN son relativamente baja, las concentraciones de nutrientes foliares no son significativamente menores que en otros bosques montanos tropicales donde los arboles son mucho mas altos. Al parecer, la disminucion del tamaño de los arboles en los BEN no puede ser explicada por una simple

deficiencia de nutrientes. Sería interesante analizar los contenidos totales de nutrientes en cada uno de los compartimentos del sistema para compararlos con la información de las concentraciones.

Hay caracteres comunes a los dos tipos de bosques que pueden ser el resultado de un mismo tipo de limitación. Por ejemplo, la baja concentración de N foliar en las especies de los bosques del Caribe y los Andes está correlacionada con la pequeña área foliar específica y con el aumento del espesor foliar. El aumento del escleromorfismo parece el resultado de limitaciones en el suministro de N y tiene poca o ninguna relación con los mecanismos de regulación hídrica. Al parecer, no existe una relación entre el escleromorfismo foliar y las propiedades mecánicas de las paredes celulares foliares. Como se mencionó, la elasticidad de las paredes celulares parece estar más relacionada con la concentración de calcio foliar que con la contextura general de las hojas.

Un aumento del espesor foliar puede provocar una elevación del punto de compensación de luz, factor que podría ser limitante en las especies de los bosques como el Zumbador donde la cobertura de nubes y la disminución de la radiación son permanentes. Un factor compensador, podría ser la mayor cantidad de N y P por unidad de área que se encuentra en las hojas de las especies del Zumbador.

### 3. CONDICIONANTES CLIMATICOS

La cobertura de nubes tiene algunos efectos similares, aunque de diferente intensidad, en los BEN de los Andes y el Caribe como es la modificación de las propiedades fisicoquímicas de los suelos. Sin embargo, como suministro de agua, la neblina juega un papel muy diferente en los BEN de los Andes y el Caribe. En La Serranía de Macuira y en el Cerro Santa Ana, la neblina es la principal fuente de agua para los bosques nublados y su importancia como fuente de humedad disminuye cuando aumenta la precipitación, como en el Cerro Copey y el Bosque del Zumbador (Figura 47 y 48).

En los bosques Andinos, la neblina reduce en forma significativa los niveles de radiación y humedece en forma casi permanente las

superficies de las hojas. La disminución de los niveles de radiación y del intercambio de gases por muy bajos DPV u hojas permanentemente húmedas pueden reducir significativamente las tasas de fotosíntesis y de crecimiento de los árboles en este tipo de bosques. En los BEN del Caribe la cobertura de nubes se pone en contacto con los árboles principalmente durante las horas de la noche cuando ocurre la intercepción del agua de neblina (Tabla 4). Durante el día la cobertura de nubes se levanta sin disiparse completamente, atenuando la radiación, la temperatura y las demandas evaporativas. En raras ocasiones la nube genera condiciones de muy bajos DPV o humedece las superficies de las hojas, disminuyendo así la transpiración.

Cuando en los BEN del Caribe, como en la Serranía de Macuira, se combinan noches con baja intercepción de neblina y días despejados con altas demandas evaporativas, se pueden producir déficits hídricos severos. Es posible que esta combinación de factores, sea un elemento importante de control para el crecimiento de los árboles en este tipo de bosque (Figura 55). En el BEN de la Macuira, se encontró que a mediados de la época seca, existe un ciclo más o menos cerrado de agua, donde las pérdidas diurnas por transpiración son remplazadas por las entradas nocturnas de agua de neblina (Figura 52). El agua en los primeros 5cm del suelo, es recargada diariamente por medio de la intercepción del agua de neblina.

Los árboles de los BEN de las montañas del Caribe están creciendo con suministros y demandas de agua diferentes a los BEN Andinos. En los BEN del Caribe, hay temperaturas relativamente altas y aportes importantes de agua mediante la intercepción del agua de neblina. Este mecanismo es principalmente nocturno y depende parcialmente de la velocidad del viento y el ángulo foliar. En los BEN del Caribe el suministro de agua del suelo es relativamente bajo y variable y las demandas evaporativas durante las horas del día, relativamente altas. En estas condiciones, las especies responden con un control estomático parcial y bajos potenciales osmóticos, de saturación y en el punto de pérdida de turgencia. Los mecanismos de apertura y cierre estomático parecen responder a los cambios de humedad del aire (Figura 32 y 33). Durante las horas y días nublados, se observan conductancias altas y

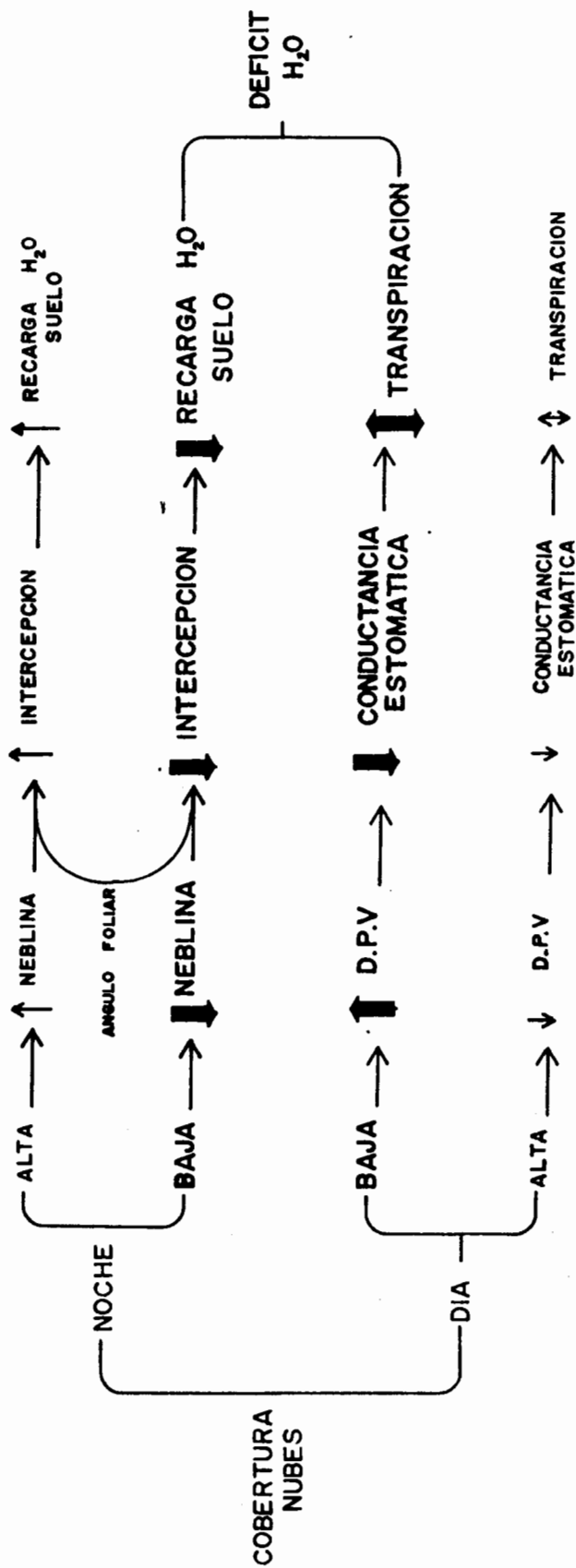


Figura . Relacion entre la cobertura de nubes y el balance hidrico en el BEN de la Serrania de Macuira. Se presentan las posibles combinaciones de cobertura de nubes diurna y nocturna, y su relacion con los suministros de agua y respuestas estomaticas de los arboles Alto ( ), bajo ( ). Las flechas horizontales representan relaciones funcionales y las verticales gruesas, las condiciones que generan deficit hidrico.

valores de transpiración similares a los días de altas demandas evaporativas.

Las paredes celulares relativamente rígidas en las especies del BEN de Santa Ana promueven la rápida caída del potencial hídrico foliar y del potencial de turgor. Como consecuencia, se genera un alto gradiente en el potencial hídrico del agua y puede ser garantizado el suministro de agua a las superficies transpiratorias. Un balance hídrico favorable es mantenido principalmente en estas especies mediante potenciales osmóticos relativamente bajos (Figura 56).

El mantenimiento de un balance hídrico positivo en las especies del BEN del Zumbador parece estar más determinado por la mayor elasticidad de las paredes celulares que por potenciales osmóticos relativamente bajos. Por medio de paredes celulares elásticas, las especies del BEN del Zumbador, pueden regular una lenta caída del potencial foliar y del potencial de turgor cuando se presentan déficits hídricos moderados (Figura 57). Con este mecanismo se generan pequeños gradientes en el potencial hídrico y un flujo relativamente lento de agua. Esta última condición parece ser una de las características en el continuo suelo-planta-atmósfera en los BEN andinos. Los potenciales osmóticos en las especies del BEN del Zumbador son relativamente altos cuando se comparan con las especies del BEN de Santa Ana (Tabla 20). Es posible que este componente sea menos importante que la elasticidad de las paredes celulares en el mantenimiento de un balance hídrico favorable.

Con excepción del AFE, no existen diferencias estadísticamente significativas en la anatomía foliar entre las especies de los BEN de los Andes y el Caribe (Tabla 15). El espesor foliar, parece tener poca relación con los componentes del balance hídrico foliar. No fue encontrada ninguna correlación entre el espesor de la lámina y los contenidos de agua total o simplásmica. Es decir que las especies de hojas más gruesas no tienen un mayor volumen de agua para mantener un balance hídrico favorable. El volumen total de agua en las hojas del BEN del Zumbador es significativamente mayor que en las especies del BEN de Santa Ana. Sin embargo, las especies del BEN de Santa Ana tienen volúmenes extraídos en el punto de pérdida de turgencia significativamente mayores que las especies del BEN del Zumbador. En

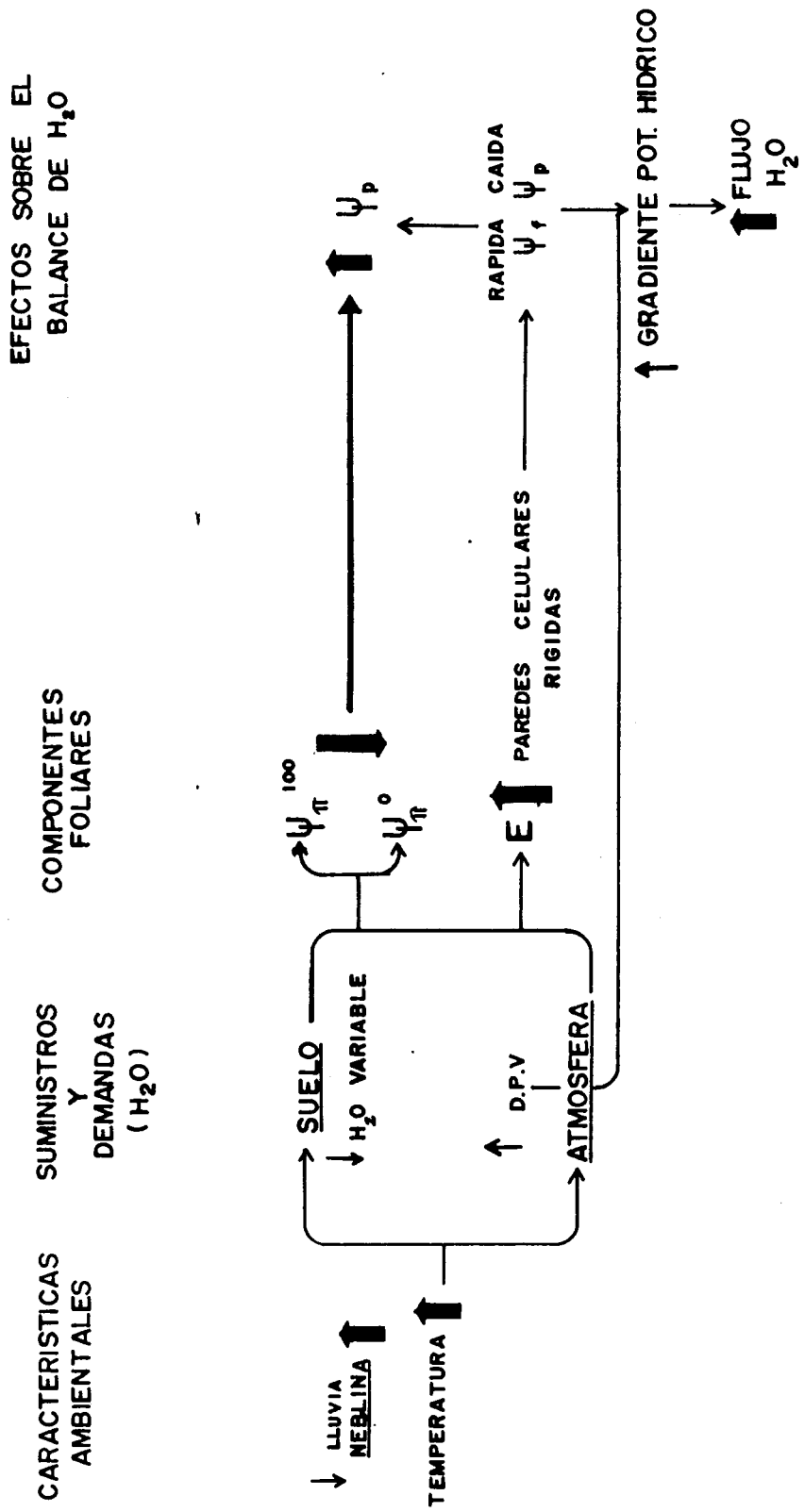


Figura 56. Algunas relaciones entre características ambientales, respuestas funcionales de las plantas y sus efectos sobre el balance hídrico en especies arbóreas del Bosque Enano Nublado de SANTA ANA. Alto (↑), bajo (↓), Deficit de Presion de Vapor (DPV), Potencial osmotico de saturacion (ψ<sup>100</sup>) y en el Punto de perdida de turgencia (ψ<sup>0</sup>), potencial hídrico foliar (ψ<sub>f</sub>), potencial de turgor (ψ<sub>p</sub>). Modulo de elasticidad (E). Las flechas horizontales indican relaciones funcionales.

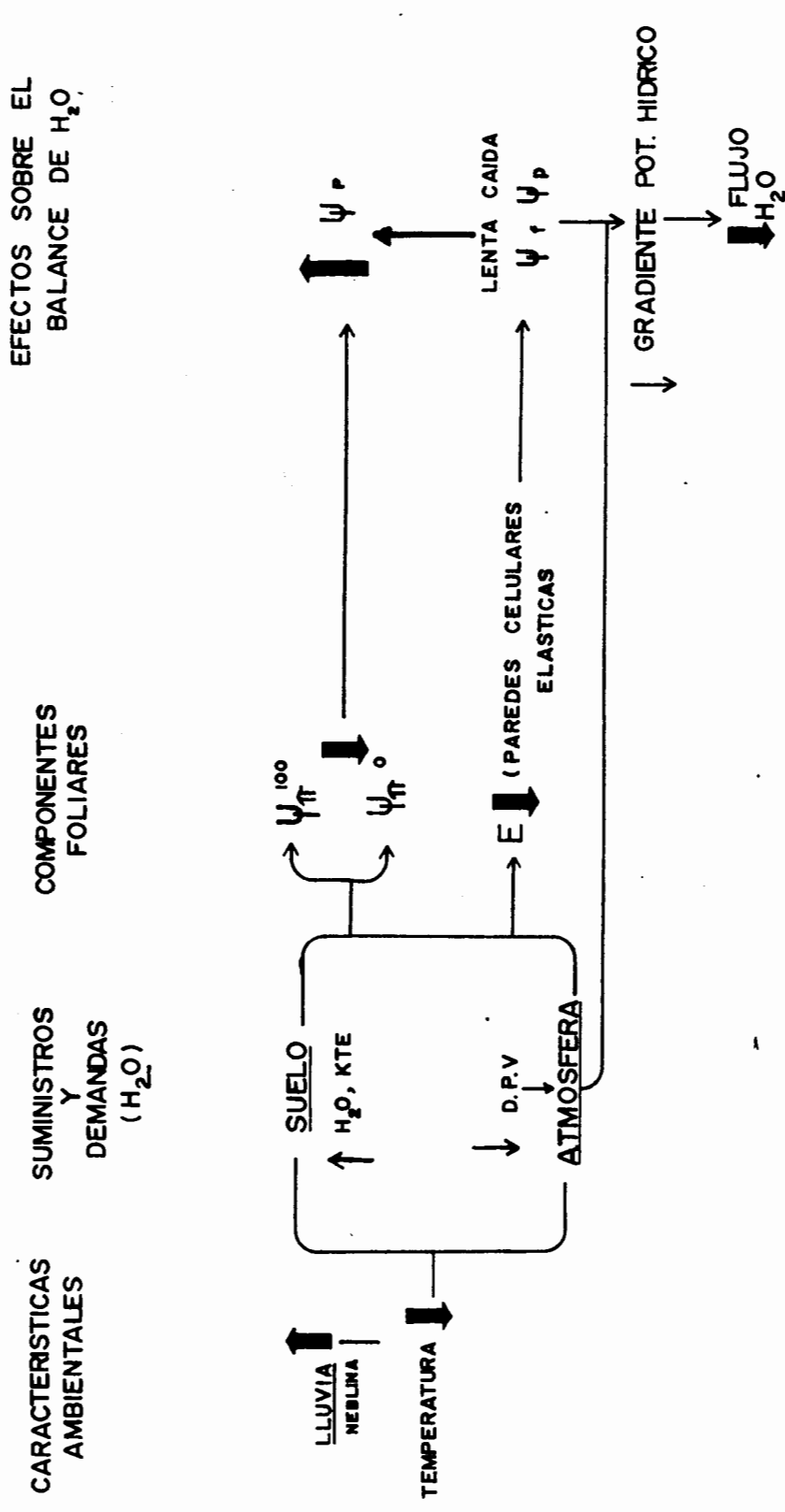


Figura 57 . Algunas relaciones entre características ambientales, respuestas funcionales de las plantas y sus efectos sobre el balance hídrico en especies arbóreas del Bosque Enano Nublado del ZUMBADOR. Alto (↑), bajo (↓), Deficit de presión de vapor (DPV), Potencial osmótico de saturación ( $\psi_{\pi}^{100}$ ) y en el punto de pérdida de turgencia ( $\psi_{\pi}^0$ ), Potencial hídrico foliar ( $\psi_{\pi}$ ), potencial de turgor ( $\psi_p$ ), modulo de elasticidad (E). Las flechas horizontales indican relaciones funcionales.



otras palabras, este ultimo grupo de especies cuenta con un mayor volumen de agua y sin embargo, no puede ser toda utilizada en el mantenimiento de potenciales de turgor positivos.

Seria interesante estudiar el efecto combinado de los suelos poco profundos y las velocidades del viento relativamente altas y constantes sobre el crecimiento de los arboles del BEN. Es probable que el enanismo y el retorcimiento de los arboles sea la respuesta a la inestabilidad producida por suelos superficiales y al "techo" que generan los permanentes y fuertes vientos.

#### 4. CONCLUSIONES

1. Los arboles de los BEN de las pequeñas montañas del Caribe estan creciendo con suministros y demandas de agua significativamente diferentes a los arboles de los BEN Andinos.
2. La principal fuente de humedad en los BEN de la Serrania de Macuira, Santa Ana y Copey es la neblina. En el BEN del Zumbador esta fuente de humedad es menos importante que la precipitacion. En general, la importancia de la neblina como fuente de agua disminuye cuando aumentan las precipitaciones.
3. Las especies del BEN de Santa Ana, tienen mecanismos de apertura y cierre estomatico que parecen sensibles a los cambios de humedad del aire. Ademas, tienen potenciales osmóticos de saturación y en punto de perdida de turgencia, significativamente mas negativos que las especies del BEN del Zumbador. Las paredes celulares foliares tienden a ser mas rígidas en las especies del BEN del Caribe.
4. Los BEN del Caribe pueden estar sometidos a deficits hídricos relativamente frecuentes. Estos deficits son producidos por periodos con noches de baja intercepción de neblina y días con altas demandas evaporativas.
5. Los BEN de Macuira, Santa Ana y Copey, estan creciendo sobre suelos de tipo Mull donde no ocurre la acumulaci6n de materia

orgánica. El BEN del Zumbador crece sobre suelos Mor, asociados a la acumulación de materia orgánica. Esta observación señala una diferencia importante en las tasas de circulación de nutrientes en estos dos tipos de bosques.

6. Las concentraciones de Nitrógeno y fósforo en el suelo de los BEN de los Andes y el Caribe son significativamente diferentes y sin embargo las concentraciones de estos dos elementos en los tejidos foliares es similar en los dos grupos de especies. Podemos postular que la disponibilidad del Nitrogeno y del Fosforo es la misma en los dos casos.
7. El aumento del escleromorfismo y del espesor foliar parecen estar determinados en los tipos de bosques por deficiencias de Nitrógeno. La dureza o el espesor de las hojas no tienen relación con los mecanismos de regulación del balance hídrico foliar. Las propiedades mecánicas de las paredes celulares foliares parecen estar determinadas por las concentraciones de Calcio y tienen poca o ninguna relación con la contextura general de las hojas. Las hojas gruesas no tienen mayores volúmenes de agua disponible para el mantenimiento de un balance hídrico positivo. Este resultado apoya la idea de que el aumento del espesor foliar es el resultado parcial de un mayor volumen de aire y no de agua en el parénquima esponjoso de las hojas.
8. A pesar de las diferencias en las propiedades fisicoquímicas de los suelos, los BEN del Caribe y los Andes, presentan contenidos de nutrientes foliares similares. Los arboles de estos dos tipos de bosques están sometidos a suministros y demandas de agua diferentes. Los arboles de los BEN del Caribe reciben la mayor parte del agua en forma de neblina y parecen sufrir déficits hídricos frecuentes, mientras que los bosques Andinos como el Zumbador, reciben la mayor parte del agua en forma de lluvia y no parecen sufrir déficits hídricos frecuentes.
9. La estructura de los BEN no parece ser el resultado de un mismo conjunto de factores. En los BEN de las montañas del

Caribe, el oligotrofismo edáfico y los déficits hídricos frecuentes, podrían estar combinándose para limitar el crecimiento de los árboles. Las hojas escleromorfas y siempreverdes de estos bosques enanos nublados parecen ser el resultado de las condiciones de oligotrofismo edáfico. El mantenimiento de estructuras foliares siempreverdes en un ambiente con suministros limitados de agua y frecuentes déficits hídricos, debería estar acompañado de eficientes mecanismos de apertura y cierre estomático. Una alta sensibilidad estomática a los cambios de DPV combinada con frecuentes déficits hídricos, podría estar limitando un balance de carbono favorable a lo largo del año. Esta limitación de los recursos energéticos, podría estar limitando el crecimiento de los árboles y ser una de las explicaciones parciales al enanismo observado en estos bosques.

Los árboles del BEN del Zumbador parecen estar limitados mucho más por condiciones de oligotrofismo edáfico que por condiciones de déficits hídricos. La acidez del suelo, en particular sus efectos sobre la solubilización de Aluminio y Manganeso, así como la baja concentración de nutrientes del suelo, parecen ser parte del conjunto de factores ambientales que están actuando más fuertemente sobre el crecimiento de los árboles en este tipo de bosque nublado. El humedecimiento permanente de las hojas en este tipo de bosque, podría estar limitando el intercambio de gases. Un efecto de este bloqueo, sería la bajas tasas de intercambio de CO<sub>2</sub> y por lo tanto, un balance desfavorable en la economía de carbono.

##### 5. LIMITACIONES DE ESTE TRABAJO Y FUTURAS LINEAS DE INVESTIGACION

Existen algunas limitaciones tanto de método como de enfoque en el desarrollo de este trabajo. A continuación enumeraremos brevemente tales limitantes, algunos correctivos que pueden ser aplicados en oportunidades futuras y las líneas de investigación que considero deben ser seguidas para llenar vacíos de información.

### 5.1. Limitaciones

1. Una de las mayores limitaciones del estudio comparativo entre los BEN de los Andes y el Caribe es el poco número de especies en común. Puede ocurrir que las diferencias observadas solo reflejen diferencias taxonómicas. Sin embargo, las pocas especies en común, muestran las mismas tendencias en las relaciones hídricas y de nutrientes que los bosques en general.
2. El análisis de nutrientes tanto en suelos como en hojas de los BEN, solo se hizo en términos de la concentración de nutrientes. Este enfoque sería interesante complementarlo con el balance de los contenidos totales de nutrientes en los diferentes compartimentos del sistema.
3. En varias oportunidades se comparan las concentraciones de nutrientes en suelos y hojas. En realidad no siempre se puede presuponer que la disponibilidad es una función única de la concentración. Es necesario un enfoque más dinámico de los flujos de nutrientes entre los diferentes compartimentos del árbol (raíces, troncos, ramas etc) y no simplemente entre los contenidos de estos elementos en suelos y hojas.
4. La evaluación de los contenidos de nutrientes en los suelos de los BEN se hizo con tablas agronómicas. La disponibilidad de nutrientes de un suelo puede diferir enormemente entre plantas de cultivo y plantas de ecosistemas naturales.
6. Los datos del análisis de regresión entre caracteres anatómicos y contenidos de nutrientes muestran una gran dispersión. Esto puede significar que las variables utilizadas no tienen distribuciones normales. Las líneas de regresión deben ser tomadas para ilustrar la tendencia general de la relación y no como un estimador de los valores absolutos del atributo que se utiliza como variable dependiente.
7. Los volúmenes interceptados por los neblinómetros, parecen una sobrestimación de los volúmenes que pueden ser interceptados por la vegetación en conjunto. Una alternativa sería medir la

precipitación efectiva a nivel del suelo y compararla con los volúmenes retenidos en los neblinómetros.

## 5.2 Lineas de investigacion

1. Para probar si los niveles de radiación medidos en los BEN del area del Caribe pueden ser limitantes para los procesos de fotosíntesis, sería deseable la elaboración de curvas de saturación de luz de las especies arboreas mas importantes. Si los valores de radiacion medida estan por debajo del punto de saturación de luz sería un indicativo de que los niveles de radicion pueden ser limitantes para el crecimiento de los arboles.
2. Es la cantidad total de nutrientes en los diferentes compartimentos del ecosistema BEN, significativamente menor que en otros bosques montanos y de tierras bajas tropicales donde los arboles son mucho mas altos? Puede ser explicado el enanismo por un contenido total de nutrientes significativamente menor que en otros bosques ? Seria deseable hacer un balance total de nutrientes en raices, madera, suelo y hojarasca.
3. Se ha identificado la acidez de los suelos como un posible limitante para el crecimiento de los arboles. El efecto de un pH bajo podría ser a traves de la solubilización de elementos potencialmente toxicos como Aluminio y Manganeso. Es necesario un enfoque experimental para conocer los efectos de estos dos elementos, los mecanismos de exclusión y tolerancia asi como los costos de construcción y mantenimiento de las estructuras vegetales involucradas.
4. Sería interesante conocer la precipitación efectiva y el flujo caulinar en los BEN como Macuira donde la intercepción de Neblina parece ser una fuente importante de agua al sistema. Es posible que la arquitectura de los arboles juegue algun papel en la captacion de agua de neblina para aumentar los volúmenes de flujo caulinar y asi el volumen de agua disponible para la planta. Con estas medidas se podría evaluar la efectividad de los neblinómetros diseñados en este trabajo.

5. Se postulo la hipótesis de que el pluviolavado podría ser mas efectivo cuando ocurre con neblina que cuando ocurre con lluvia. Esta hipótesis podría ser probada midiendo pluviolavado en dos BEN donde las principales fuentes de agua sean la neblina y la lluvia respectivamente.
6. El humedecimiento permanente de las hojas en el BEN del Zumbador, puede estar limitando no solo las perdidas de agua por transpiracion sino tambien el balance general de carbono de estos arboles. Existe fijación de CO<sub>2</sub> cuando las hojas estan completamente humedecidas ? Pueden ser medidas tasas de fijación de carbono en estas condiciones ?
7. Algunos factores ambientales no fueron estudiados en este trabajo. Algunos de estos factores incluyen las altas y constantes velocidades del viento asi como los suelos superficiales. La combinación de estos dos factores puede inducir problemas de estabilidad mecanica. El enanismo sería entonces una respuesta adaptativa a tal limitacion.

## REFERENCIAS

## REFERENCIAS

- ANDRESSEN, R. 1978. Crecimiento de la gota de agua y contenido de agua líquida en nubes. Universidad de los Andes, Facultad de Ciencias Forestales, Escuela de Geografía. Mérida, Venezuela.
- ANDRESSEN, R.L., et al. 1966. Estudio climatológico de las islas de Margarita, Coche y Cubagua. Estado Nueva Esparta. Ministerio de Agricultura y Cria. Caracas.
- ASPREY, G.F. y R.G. ROBINS. 1953. The vegetation of Jamaica. *Ecological Monographs* 23:359-412.
- AZEVEDO, J., et al 1974. Fog precipitation in Coastal California forests. *Ecology* 55: 1135-1141.
- BAYNTON, H.W. 1968. The ecology of an elfin forest in Porto Rico, 2. The microclimate of Pico del Oeste. *Journal Arnold Arboretum* 49:419-430.
- BAYNTON, H.W. 1969. The ecology of an elfin forest in Puerto Rico, 3. Hilltop and forest influence on the microclimate of Pico del Oeste. *Journal Arnold Arboretum* 50:80-92.
- BEARD, J.S. 1944. Climax vegetation in tropical America. *Ecology* 25:127-158.
- BEARD, J.S. 1946. The natural vegetation of Trinidad. *Oxf. For. Mem.* 20, Clarendon Press, Oxford.
- BEARD, J.S. 1949. The natural vegetation of the windward and leeward Islands. *Oxf. For. Mem.* 21. Clarendon Press, Oxford.
- BEARD, J.S. 1955. The classification of tropical American vegetation types. *Ecology*. 36:89-100.
- BEADLE, N.C.W. 1954. Soil phosphate and the delimitation of plant communities in Eastern Australia. *Ecology* 35(3): 370-375.
- BEADLE, N.C.W. 1966. Soil phosphate and its role in modeling segments of the Australian flora and vegetation, with special reference to xeromorphy and sclerophylly. *Ecology* 47, 992-1007.
- BEADLE, W. y J. CRANE 1948. Ecología de Ranch: Grande una selva nublada subtropical en el norte de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*, 10: 213-258.
- BENZING, D.H., et al. 1970. Foliar permeability among twenty species of bromeliaceae. *Bull. Torrey bot. Club.* 97:269-279.
- BREEDLOVE, D.E. 1973. The phytogeography and vegetation of Chiapas (Mexico) In: *Vegetation and vegetational history of Northern Latin America*. Ed. Alan Graham. Elsevier, New York, Amsterdam, pp. 149-164.
- BOWLING, D.J.F. 1976. Uptake of ions by plant roots. Halted Press, London. 1976 (Citado por Medina, e. ET. AL. 1981).
- BUCKLEY, R.C., et al. 1980. Are the xeromorphic trees of tropical upper mountain rain forest, drought-resistant?. *Biotropica* 12(2):124-136.
- BURSTROM, H.G. 1968. Calcium and plant growth. *Biological Review* 43: 287-
- CAMACHO, E. et al. 1973. Geología de la Serranía de Macuira, alta Guagira. Centro Interamericano de Fotointerpretación, CIAF, Bogotá.
- CAMPBELL, G.S. 1977. An introduction to environmental biophysics. Springer-Verlag. N.Y. 159 p.
- CANESTRI, M.J. S.F. Estudio meteorológico y geohidrológico de la península de Paraguana. FUDECO, Barquisimeto, Venezuela.
- CHAPIN, F.S. III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233-260.
- CHENERY, E.M. y K.R. SPORNE 1976. A note on the evolutionary status of aluminium accumulators among dicotyledons. *New Phytologist* 76:551-555.



- CINTRON, G. 1970. Variation in size and frequency of stomata with altitude in Luquillo Mountains. In: H.T. Odum and R.F. Pigeon, Eds., A tropical rain forest. U.S. Dept. Commerce, Springfield, Virginia. Pp. H.133-136.
- CLARKSON, D.T. 1966. Effect of aluminium on the uptake and metabolism of phosphorus by barley seedling. *Plant Physiology*: 41, 165-172
- CLARKSON, D.T. and Sanderson, 1971. Inhibition of the uptake and long-distance transport of calcium by aluminium and other polyvalent cations. *Journal of Experimental Botany* 22(73): 873-851
- COWAN, I.R. 1977. Stomatal behaviour and environment. *Adv. Bot. Res.* 4:117-228.
- CUENCA, G. 1976. Balance nutricional de algunas lenosas de dos ecosistemas contrastantes: bosque nublado y bosque decido. Tesis de Licenciatura, Escuela de Biología, UCV, Caracas.
- CUENCA, G and R.HERRERA. 1986. Preliminary characterization of Venezuelan environment with emphasis in possible acidification problems. Part IV. Vegetation. In: SCOPE-IVIC Workshop "acidification in tropical countries, El Placer, Venezuela, 6-11 april, 1986.
- DE FOREST, H. 1923. Rainfall interception by plants: an experimental note. *Ecology* 4: 417-419.
- DELGADO, M. et. al. 1976. Deficit hidrico y nutricional como reguladores morfo-fisiologicos de Callisia repens en condiciones naturales. *Acta Cientifica Venezolana* 27 supl. 1:36.
- DOMMERGUES YRON y F. MANGENOT 1970. *Ecologie microbienne du sol*. Masson, 796p.
- DRIESCHE, R. VAN DEN. 1974. Predicting of mineral nutrient status of trees by foliar analysis. *Botanical Review* 40:377-394.
- DUCHAUFOR, PH. 1977. *Pedologie. I. Pedogenese et classification*. Masson, Paris, 477 p.
- DUCHAUFOR, PH. 1980. Humification et pedogenese des sols forestiers. En Pesson (P) Ed., *Actualites d'ecologie forestiere*, Gauthier-Villars, Paris, 177-202.
- DUVIGNEAUD, P. et. al. 1970. Phytogeochemie des groupes ecosociologiques forestiers de Haute-Belgique. *Oecologie Plantarum* 5:3-31.
- EDWARDS, P.J. 1977. Aspects of mineral cycling in a New Guinean montane forest II. The production and disappearance of litter. *Journal of Ecology* 65:
- EDWARDS, P.J., et. al. 1977. The distribution of organic matter in the vegetation and soil. *Journal of Ecology* 65:
- EKERN, P.C. 1964. Direct interception of cloud water on Lanai Hale, Hawaii. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 28:419-421.
- EPSTEIN, E. 1972. *Mineral nutrition of plants: principles and perspectives*. John Wiley and Sons, Inc. N.Y.
- EWEL, J.J. 1976. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. *Journal of Ecology* 64:293-308.
- FAO, 1977. *Guia para la descripcion de perfiles de suelo*. Organizacion de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentacion.
- FETCHER, N. 1979. Water relations of five tropical trees species on Barro Colorado Island, Panama. *Oecologia* 40:229-233.
- GAUCH, H.G. 1972. *Inorganic plant nutrition*. Dowden, Kutchinson and Roos, Inc. Pennsylvania.
- GERLOFF, G. 1963. Comparative mineral nutrition of plants. *Annual Review Plant Physiology* 14: 107-124.
- GLEASON, H.A. y M.T. COOK, 1927. *Plant ecology of Porto Rico*. pts. 1 y 2. *Sci. Surv. Porto Rico Virgin Island* 7:1-173 + 50 pls.
- GOMEZ, J.A. et. al. S.F. Estudio agroclimatico del departamento de la Guajira. Instituto Colombiano de hidrologia, metereologia y adecuacion de tierra, HIMAT.

- GOMEZ-POMPA, A. 1973. Ecology of the vegetation of Veracruz. In: Vegetation and vegetational History of Northern Latin America. Ed. Alan Graham. Elsevier, N.Y. Amsterdam, pp. 73-147.
- GRACE, J. 1977. Plant response to wind. Academic Press, N.Y. 204 p.
- GRIMM, U. y H.W. FASSBENDER 1981. Ciclos biogeoquímicos en un ecosistema forestal de los Andes Occidentales de Venezuela. III Ciclo hidrológico y traslocación de elementos químicos con el agua. Turrialba Vol 31(2): 89-99.
- GRUBB, P.J. 1971. Interpretation of the "masserehebung" effect on Tropical Mountains. Nature, 229:44-45.
- GRUBB, P.F. 1977a Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains with special reference to mineral nutrition. Annual Review of Ecology and Systematics 8:83-107.
- GRUBB, P.J., et al. 1963. A comparison of montane rain forest and lowland rain forest in Ecuador. 1. The forest structure, physiognomy and floristics. Journal of Ecology 51:567-601.
- GRUBB, P.J. y T.C. WHITMORE 1966 A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. 2. The climate and its effects on the distribution and physiognomy of the forest. Journal of Ecology 54:303-333
- GRUBB, P.J. y E.V.J. TANNER 1976. The montane forest and soils of Jamaica: a reassessment. Journal Arnold Arboretum 57:313-318.
- GRUNDW, J. 1970 The productiveness of fog precipitation on relation to the cloud drop spectrum. Proc., Cloud Physics Conference. Woods Hole, Massachusetts, 3-5. p. 110-117. Q, by Vogelmann H.W. 1973.
- HATRICK, A.A. y D.J.F. BOWLING 1973. A study of the relationships between root and shoot metabolism. Journal of Experimental Botany 24:607-613.
- HAYNES, R.J. y K.M. GOH, 1977. Review of physiological pathways of foliar absorption. Sci. Hortic. 7:291-302.
- HESS, S.L. 1959. Introduction to theoretical meteorology. Henry Holt and Company, New York.
- HOLDRIDGE, L.R. 1967. Life Zone Ecology. Tropical Sci. Center, San Jose, Costa Rica.
- HAROLD, J.E. y G.D. SARGER 1966. Role of mineral elements with emphasis on the univalent cations. Annual Review of Plant Physiology 17:47-77.
- HODGE, W.H. 1954. Flora of Dominica. B.W.T. Pt. I. Lloydia 17:1-238.
- HOWARD, R.A. 1968. The ecology of an elfin forest in Puerto Rico. I. Introduction and composition studies. Journal Arnold Arboretum 50:381-418.
- HOWARD, R.A. 1969. The ecology of an elfin forest in Puerto Rico, B. studies of stem growth and form and of leaf structure. Journal of Arnold Arboretum 50:225-267.
- HOWARD, R.A. 1970. The "alpine" plants of the Antilles. Biotropica 2:24-28.
- HUBER, O. 1983. El clima de Rancho Grande, Parque Nacional "Henry Pittier". Edo. Aragua. En: La selva nublada de Rancho Grande, Parque Nacional "H. Pittier". En prensa.
- HSIAO, T.C. 1973. Plant responses to water stress. Annual Review of Plant Physiology 24:519-570.
- HSIAO, T.C., R.H. HAGEMAN y E.H. TYNER 1970. Effects of potassium nutrition on protein and total free amino acids in *Zea mays*. Crop Science 10:78-82.
- IGAC. 1972. Guía para el análisis de suelos. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, IGAC, Bogotá.
- JACOBS, M.R. 1954. The effect of wind sway on the form and development of *Acacia radiata* D. Don. Australian Journal of Botany 2: 35:51.
- JACKSON, M.L. 1964. Análisis químico de suelos. Ediciones Omega. Barcelona 1964.
- JOHNSTON, J.R. 1909. Flora of the islands of Margarita and Coche, Venezuela. Contr. Gray Herbarium 37:1-149.

- KAPOS, V. 1982. An ecological investigation of sclerophylly in two tropical forest. Ph. D. Thesis, Washington University.
- KAPOS, V. 1985. Water relations of Jamaican upper montane rain forest trees. Ecology (in press).
- KERFOOT, D. 1968. Mist precipitation on vegetation. Forest. Abst. 29:8-20.
- KOERNER, C., et al., 1983. Altitudinal variation of leaf diffusive conductance and leaf anatomy in heliophytes of montane New Guinea and their interrelation with microclimate. Flora, 174:91-135.
- KORNER, CH., J.A. SCHEEL y H. BAUER. 1979. Maximum diffusive conductance in vascular plants. Photosynthetica 13:45-82.
- KRAUSE, D. y J. KUMMEROW. 1977. Xeromorphic structure and soil moisture in the Chaparral. Oecology Plantarum 12:133-148.
- KUMMEROW, J. 1973. Comparative anatomy of sclerophylls of mediterranean climatic areas. In: Mediterranean-type ecosystems; Origin and structure (Ed. F. di Castri y H.A. Mooney) Springer Verlag, New York.
- LAHEY, J.F. 1958. On the origin the dry climate in northern south america and the southern caribbean. Ph. D. dissertation. University of Wisconsin.
- LAWTON, R.O. y V. DRYER, 1980. Vegetation of the Monteverde Cloud Forest Reserve. Brenesia 18:101-116.
- LOVELESS, A.R. 1961. A nutritional interpretation of sclerophylly based on differences in their chemical composition of sclerophyllous and mesophytic leaves. Annual Botany, 25:168-184.
- LOVELESS, A.R. 1962. Further evidence to support a nutritional interpretation of sclerophylly. Annual Botany London (NS) 26:551-561.
- MACDONALD, W.D. 1964. Geology of the Serrania de Macuira area, Guajira Peninsula, Colombia. 167 pp. Unpubl. Ph. d. dissertation, Princeton University.
- MANGENOT, F., y F. TOUTAIN, 1980. Les litieres, En Pesson (P) Ed. Actualites d'ecologie forestiere. Gauthier-Villars. Paris, 3-59.
- MARIN, D. 1976. Comparacion del balance nutricional de spp. lenosas deciduas y sienpreverdes en un bosque muy seco tropical. Tesis de Lic. UCV, Facultad de Ciencias.
- MARIN, D. y E. MEDINA. 1981. Leaf duration, nutrient content and sclerophylly of very dry tropical forest trees. Acta Cientifica Venezolana 32:508-514.
- MARSHALL, R.C. 1934. The physiography and vegetation of Trinidad an Tobago. A study in plant ecology. Oxf. Forestry Memoir s. n 17.
- MATSUMOTO, and Morimura 1980. Repressed template activity of chromatic of pea roots treated by aluminium. Plant and cell Physiology 21 (6): 951-959
- MEDINA, E. 1977. Physiological ecology of CO<sub>2</sub> fixation in Bromeliaceae. Flora 166: 137-152.
- MEDINA, E. 1981. Composicion foliar y transpiracion de especies lenosas de Pico del Este, Sierra de Luquillo, Puerto Rico. Acta Cientifica Venezolana 32:159-165.
- MEDINA, E. 1983. Adaptations of tropical tress to moisture stress. En: Golley F.B. es. Tropical rain forest ecosystems: structure and function, pp. 225-237. Amsterdam, Elsevier.
- MEDINA, E. 1984. Nutrient balance and physiological processes at the leaf level. En: (Eds. E. Medina, H.A. Mooney, C. Vazquez-Yanes, Physiological ecology of plants of the wet tropics. pp. 139-154. Dr. W. Junk Publ. The Hague.
- MEDINA, E, Sobrado y Herrera. 1978. Significance of leaf orientation for leaf temperature in an Amazonian sclerophyll vegetation Rad. Environ. Biophys. 15:131-14
- MERRIAM, R.A. 1973. Fog drips from artificial leaves in a fog wind tunnel. Water Resour. Res. 9:1591-1598.

- MIRANDA, F. et. al. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern Mexico. *Ecology* 31:313-333.
- MONASTERIO, M. (ED.) 1980. Estudios Ecologicos en los Paramos Andinos, Universidad de los Andes, ULA. Merida-Venezuela.
- MYERS, C.W. 1969. The ecological geography of cloud forest in Panama. *Am. Mus. Novitates* 2396:1-52.
- McMILLAN, G.G. y J.H. McCLENDON, 1979. Leaf angle: an adaptive feature of sun and shade leaves. *Bot. Gaz.* 140:437-442.
- NOBEL, P. 1970. Introduction to biophysical plant physiology. W.H. Freeman and Company. San Francisco.
- NOBEL, P.S. y P.W. JORDAN 1983. Transpiration stream of desert species: Resistances and Capacitances for a C3, a C4, and CAM plant. *Journal of Experimental Botany* 43(147):1379-1391.
- OBERBAVER, S.F. 1982. Water relations of *Pentaclethra macroloba*, a wet tropical forest tree, *Bull. Ecol. Soc. Amer.* 63:178.
- ØCHSENIUS, C. 1981. Ecología del Pleistoceno tardío en el Cinturón Árido Pericaribero. *Rev. CIAF*, Vol 6(1-3), 365-372.
- ODUM, H.T. 1970. Rain forest structure and mineral cycling homeostasis. In: *A tropical Rain Forest*, Ed. H.T. Odum. R.F. Pigeon, pp 43-52.
- ODUM, H.T. y C.F. JORDAN 1970. Metabolism and evapotranspiration of the lower forest in a giant plastic cylinder. En: *A Tropical Rain Forests* ( H.T. Odum y R.f. Pigeon, Eds.) Pp. i 165-189. U.S. At. Energy Comm., Washington, D.C.
- ODUM, H.T. et.al. 1970. Climate at El Verde, 1963-1966. Chapter B-22, pp. B-347-418 En: *Odum, H.T. A Tropical Rain Forests*. R. F. Pigeon.
- OKA, S. et. al. 1984. The distribution of Lomas vegetation and its climatic environments along the Pacific Coast of Peru. *Geogr. Reports of Tokyo Metrop. Univer.* n 19: 113-125.
- OPPENHEIMER, H.R. 1960. Adaptation to drought: xerophytism. *Arid Zone Research*, pp. 195-138. UNESCO, Paris. (Citado por Buckley, R.C. 1980.
- ORLOCI, L. 1978. Multivariate analysis in vegetation research. 2nd. Ed., Junk, The Hague.
- OROZCO, A. y O. ZABALA. 1985. AROZ: Un programa en lenguaje BASIC para la realizar los calculos de curvas presión-volumen. Postgrado de Ecología Vegetal, ULA, Merida, Venezuela.
- PEACE W.J. y MacDONALD F.D. 1981. An investigation of the leaf anatomy, foliar mineral levels and the water relations of trees of a Sarawak forest. *Biotropica* 13:100-109.
- PITTIER, H. 1935. Clasificación de los bosques. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*. 4:93-110.
- QUERO, M. 1976. Características anatómicas, morfológicas y foliares de las especies del bosque nublado, comparación con las especies invasoras. Trabajo Especial de Grado. Facultad de Ciencias. UCV. Caracas.
- RAUNKIAER, C. 1934. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford University Press.
- RICHARDS, P.W. 1952. The tropical Rain Forest. London: Cambridge. 450 pp.
- ROBBERECHT, R., M.M. CALDWELL y W.D. BILLING. 1980. Leaf UV optical properties along a latitudinal gradient in the arctic-alpine life zone. *Ecology* 61:612-9.
- ROSENBERG, N.J., B.L. BLAND y S.B. VERMA 1983. Microclimate. *The Biological environment* John Wiley and Sons.
- ROTH, I. y I. MERIDA. 1971. Morfológica and anatomical studies of the leaves of the plants of a Venezuelan Cloud Forest. I. Shape and size of the leaves. *Acta Biologica Venezuelica* 7:127-155.
- SCHIMPER, A.F. 1908. Plant Geography upon a physiological basis. Oxford at the Clarendon Press.

- SCHOLANDER, P.F. et al. 1964. Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 52:119-125.
- SCHUBERT, C. y E. MEDINA. 1982. Evidence of Quaternary glaciation in the Dominican Republic: Some implications for Caribbean paleoclimatology. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleogeology*, 39:281-294.
- SEDDON, G. 1974. Xerophytes, xeromorphs and sclerophylls: the history of some concepts in ecology. *Biol. J. Lin. Soc.* 6:65-87.
- SEIFRIZ, W. 1943. Plant life of Cuba. *Ecological Monographs*. 13:385-426.
- SMITH, E. 1972. Ecological significance of 4 critical elements in plants of raised sphagnum peat bogs. *Ecology* 53(3):498-503.
- SNOW, J.W. 1976. The climate of Northern South America, pp 245-379. En W. Schwerdtfeger, ed. *World Survey of Climatology*. vol 12. Elsevier, Amsterdam.
- SOBRADO, M.A. y E. MEDINA, 1980. General morphology, anatomical structure and nutrient content of sclerophyllous leaves of the "Banc" vegetation of Amazonas, *Oecologia* 45:341-345.
- STANDLEY, P.C. 1937-1938. *Flora of Costa Rica*. Field Mus. Bot. Ser. 18 Chicago.
- STEHLE, H. 1937. Les associations vegetales de la Guadeloupe et leur interest dans la valorisation rationnelle. *Revue Bot. Appl. AGR. TROP.* 187 PP.
- STEHLE, H. 1946. Les types forestiers des Iles Caraïbes. *The Caribbean Forester*, Vol. 7 (supl.) December, 1946.
- STOCKER, O. 1931. Transpiration und wasser haushalt in verschiedenen Klimazonen. I. Untersuchungen an der arktischen Baumgrenze in Schwedisch Lappland. *Jahrd. wiss Bot.* 75:494-549.
- STRAHLER, 1976. *Geografia fisica*. Editorial Omega.
- SUGDEN, A. 1976. Habitat diversity in a Colombian Elfin Cloud Forest and some biological implications. M. Sc. Thesis, Oxford University.
- SUGDEN, A. 1982a. The ecological, geographic and taxonomic relationships of the flora at an isolated Colombian Cloud Forest, with some implications for island biogeography. *Journal of the Arnold Arboretum* 63:31-61.
- SUGDEN, A.M. 1982c. The vegetation of the Serrania de Macuira, Guajira, Colombia: A contrast of arid lowlands and an isolated cloud forest. *Journal of the Arnold Arboretum*. 63(1):1-30.
- SUGDEN, A. 1985. Leaf anatomy in a Venezuelan montane forest. *Botanical Journal of the Linnean Society* 90:231-241.
- SUGDEN, A.W. y R.J. ROBINS 1979. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian Cloud Forests, I. The distribution of the epiphytic flora. *Biotropica* 11(3): 173-188.
- TAMAYO, F. 1941. Exploraciones botanicas en la Peninsula de Paraguana, Edo. Falcon. *Boletin de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*. 7:1-44.
- TANNER, E.V.J. 1977. Four montane rain forest of Jamaica: a quantitative characterization of the floristics, the soils and the foliar mineral levels, and a discussion of the interrelations. *Journal of Ecology* 65:
- TANNER, E.V.J. y V. KAPOS. 1982. Leaf structure of Jamaican Upper mountain rain forest trees. *Biotropica* 14(1):16-24.
- THOURET, J.C. 1983. Las temperaturas del suelo: temperaturas estabilizadas en profundidad y correlaciones termicas y pluviometricas. En: van Der Hammen, T. (Ed). *Estudios de ecosistemas Tropandinos*. Vol 1. J. Cramer.
- TOUTAIN, F. 1981. Les humas forestiers. Structures et modes de fonctionnement. *Revue Forestiere Francaise* 4:339-355.
- TOUTAIN, F. y J. VEDY 1975. Influence de la vegetation forestiere sur l'humification et la pedagenese en milieu acide et en climat tempere. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 12:375-382.

- TURKEY, H.B. 1970. The leaching of substances from plants. *Annual Review of Plant Physiology* 21:305-324.
- TYREE, M.T. y H.T. HAMMEL, 1972. The measurement of the turgor pressure and water relations of plants by the pressure-bomb technique *Journal of Experimental Botany* 23:267-282.
- TYREE, M.T. et. al. 1978. The characteristics of seasonal and ontogenetic changes in the tissue water-relations of *Acer*, *Populus*, *Tsuga* and *Picea*. *Canadian Journal of Botany* 56:635-647.
- TYREE, M.T. y h. Richter, 1982. Alternate methods of analysing potential isotherms: some cautions and clarifications II. Curvilinearity in water potential isotherm. *Canadian Journal of Botany* 60:911-916.
- VAN DER WERFF, H.H. 1978. The vegetation of the Galapagos Islands. Ph. D. Rijksuniversiteit te Utrecht, Holanda.
- VAN REENEN, G. 1983. Distribucion y ecologia de musgos y hepaticas pp. 206-209 En: Van der Hammen, et., al. Eds. *Studies on Tropical Andean Ecosystems. Vol.I. La Cordillera Central Colombiana, Transecto Parque los Nevados (Introduccion y datos anuales)* J. cramer.
- ✓VEILLON, J. 1965 Variacion altitudinal de la masa forestal de los bosques primarios en la vertiente NW de la cordillera de los Andes, Venezolanos. *Turrialba* 15:216-224.
- ✓VOGELMANN, H.W. 1973. Fog precipitation in the cloud forest of eastern Mexico. *BioScience* 23:96-100.
- ✓VOGELMANN, H.W. et.al. 1968 Precipitation from fog moisture in the Green Mountains of Vermont. *Ecology* 49:1205-1207.
- WADSWORTH, F.H. 1948. The climate of the Luquillo Mountains and its significance to the people of Puerto Rico. *Caribbean Forester*, 9:321-355.
- WADSWORTH, F.H. 1951. Forest management in the Luquillo Mountains, I. *Caribbean Forester* 12:93-114.
- WADSWORTH, F.H. y J.A. BONNET, 1951. Soil as a factor in the occurrence of two types of montane forest in Puerto Rico. *Caribbean Forester* 12:67-70.
- WEAVER, P.L., et.al. 1973. Transpiration rates in the Luquillo mountains of Puerto Rico. *Biotropica* 5: 123-133.
- WEBB, L.J. 1959. A physiognomic classification of Australian rain forests. *Journal of Ecology* 47:557-570.
- WEBB, L.J. 1954. Aluminium accumulation in the Australian New-Guinea Flora. *Australian Journal of Botany* 2:175-196.
- WHITEHEAD, D. D.U. OKALI y F.E. FASEHUM, 1981. Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria. *Journal of Applied Ecology* 18:571-588.
- WITKAMP, M. 1971. Soils as components of Ecosystems. *Annual Review Of Ecology and Systematics* 2: 85-110.
- WOODDWELL, G.M. 1974. Variation in the nutrient content of leaves of *Quercus alba*, *Q.coccinea* and *Pinus rigida* in the Brookhaven Forest from bud-break to abscission. *American Journal of Botany* 61(7):749-753.
- ZINCK, A. y O. HUBBER, 1979. La fragilidad de los suelos en la selva nublada de Rancho Grande, Cordillera de la Costa. *Sociedad Venezolana de la Ciencia del Suelo* 34:

APENDICE A

TABLA N° 1 Promedio mensual de días con precipitación en la estación de Nazareth. Período 1971-1980. (E.T) = error típico.

E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	$\bar{X}$
Días	3.1	3.8	3.1	1.6	1.0	1.0	1.3	4.3	11.1	11.7	8.5	48
E.S.	1.3	0.9	0.6	0.5	0.5	0.5	0.3	0.9	1.5	1.9	3.2	7.7

TABLA N° 2 Precipitación mensual, número de días de lluvias y máximo de pluviométrico en 24 hs, en la estación de Nazareth (1973).

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
TOTALES	0	1.0	1.0	3.2	0	1.7	0	5.4	28.9	151.5	198.9	56
N° DE DIAS	0	2	3.0	2	0	3	0	1	7	11	19	18
MAX 24 Hs.	0	0.7	4	3.0	0	1.2	0	5.4	10.9	91.6	64.0	21.9

Total anual = 447.6 ; Número de días = 66 ; max en 24 hs = 91.6 mm



TABLA N° 3. Variables climáticas en el gradiente altitudinal de la Serranía de Macuira. Junio-Julio 1984. Radiación total (RT), Radiación Fotosintéticamente activa (RFA), Humedad relativa (HR), Temperaturas del aire (Ta) y del suelo (Ts) a diferentes profundidades. Se presentan las máximas absolutas (Mabs), las máximas medias (Mmed), las medias ( $\bar{X}$ ), las mínimas medias (Mmed) y las mínimas absolutas (mabs) para cada variable.

ESTACION:	Mabs M med. $\bar{X}$ M med m abs	RT (W/m <sup>2</sup> )	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$ )	HR (%)	Ta (°C)	Temp. suelo (°C)		
						Ts (sup)	Ts (-5cm)	Ts (-30)
E1	Mabs	611.8	976.0	100.0	27.4	36.0	27.4	26.9
650 msnm.	M med.	474.1	550.8	100.0	27.3	30.2	24.2	25.6
	$\bar{X}$	184.0	402.8	86.0	23.8	25.7	24.2	24.3
	M med	10.5	11.5	72.1	20.6	22.3	21.3	22.7
	m abs	8.3	6.0	70.0	17.1	21.6	21.3	22.2
E2	Mabs	390.3	656.0	97.0	30.9	37.3	31.6	30.0
250 msnm.	M med.	305.9	590.3	91.3	29.6	35.0	29.6	29.1
	$\bar{X}$	148.5	382.5	77.4	26.9	30.2	29.5	28.2
	M med	14.0	8.0	68.0	24.0	25.6	26.4	27.0
	m abs	10.5	2.0	64.7	24.0	25.2	26.3	27.0
E3	Mabs	527.4	768.0	93.0	39.8	41.1	39.2	30.8
250 msnm.	M med.	522.2	639.1	92.3	33.7	38.8	36.9	30.3
	$\bar{X}$	265.9	590.0	75.2	28.1	32.9	31.8	36.0
	m med	21.1	27.0	62.3	23.9	26.0	25.6	28.5
	m abs	10.5	16.0	59.0	20.5	25.2	25.2	28.1
E4	Mabs	843.9	1560.0	92.0	34.5	53.3	42.1	35.5
85 msnm.	M med.	780.6	1172.5	86.8	33.4	49.3	40.6	34.6
	$\bar{X}$	400.2	942.8	70.2	29.4	38.8	35.8	32.7
	m med	18.45	24.5	57.4	25.5	26.5	27.9	30.5
	m abs	10.5	10.0	54.0	25.2	25.9	26.9	30.0

TABLA N° 4. Regresiones lineales entre altura, distancia y radiación en las estaciones de observación climática de la Serranía de Macuira (Junio 1984). Se indican los valores de la intercepción al origen (A) la pendiente (b), coeficiente de determinación ( $R^2$ ) y el error típico de la función (E.S.), para la regresión entre elevación y radiación (1) y para la regresión entre distancia y radiación (2).

		ELEVACION (msnm)	DISTANCIA (km)	RADIACION (w/m <sup>2</sup> )
Bosque Nublado	E1	650	0	184
Bosque Seco	E2	250	2	148
	E3	250	3	265
Nazareth	E4	85	7	400

(1)  $A = -0.2939$ ,  $b = 340,000$   $R^2 = 0.399$  E.S. = 106.06

(2)  $A = 34.6153$ ,  $b = 145.40$   $R^2 = 0.83$  E.S. = 56.25

APENDICE B

## TABLA N° 1.

Fecha: 23/06/84

Descrito por: J.Cavelier y P.Botero.

Localidad: Serranía de la Macuira, Nazareth, Dept. de la Guajira. Altura: 750msnm. Cuenca alta de la Quebrada Maporito.

Vegetación natural: Bosque Enano Nublado.

Material Parental: Esquistos hornblendicos y Neis de la formación Macuira.

Fisiografía: Laderas erosionales, pendiente del 55%. Exposición Noreste.

Erosión acelerada: No evidente.

Permeabilidad: Rápida a moderada.

Drenaje: Clase 4, bien drenado

Profundidad capa freática: Desconocida.

Humedad en el perfil: En las mañanas aparecen húmedos los primeros 2 a 5 cm del perfil. Al término del día el perfil está igualmente "seco". (vease acápite Agua del Suelo)

Piedras en la superficie: Sin piedras o muy pocas.

Presencia de sales o alcalis: Ninguna

Distribución de raíces: El 100% de las raíces tanto de absorción como de soporte, están en el primer horizonte (0-20cm).

## DESCRIPCIÓN DEL PERFIL

A00 1 a 2cms.

Capa L (hojarasca), irregularmente distribuida; acumulaciones en áreas concavas; Capa F (fragmentación) muy delgada o no existe.

A 0 - 20cm

Pardo amarillento (10YR5/4) en seco, pardo grisáceo muy oscuro (10YR3/2) en húmedo; Textura al tacto: franco arcilloso a arcilloso; bloques subangulares, moderados a fuertes, finos y medios; muy adherente, plástico; Abundantes raíces de muy finas a gruesas; límite brusco, plano. Pérdida de peso por incineración (375 c/48h) = 4.1%;  $pH=4.8$ ; (muestra f Mc 101).

2c 20 - 37cm

Gris parduzco claro (10YR 6/2) en seco, pardo oscuro (10YR 3/3) en húmedo; Textura al tacto: gravilloso; suelto; no adherente, no plástico; más del 95% son granos (gravillas) de cuarzo subredondeados y subangulares, con algunas micas y granos de minerales negros, más del 90% del tamaño de gravilla; presencia de lombrices; muy pocas raíces finas y muy finas; límite

neto,plano.Perdida de peso por incineracion (375 c/48h)=1.1%; pH=5.5;  
Muestra f mc 102.

3C 37 - 60cm

Pardo fuerte (7.5YR 5/6) en seco, pardo amarillento (10YR 5/4) en humedo;  
Textura al tacto: franco arcilloso; ligeramente adherente y ligeramente  
plastico; saprolita: material muy meteorizado que pierde facilmente la  
estructura bajo presion con los dedos; No hay raices de ninguna  
clase;pH=4.7; (muestra f mc103).

#### ANALISIS DE CARACTERIZACION

HORZ	MO%	pH	BASES INTERCAMBIABLES (MEq/100g)					CCC (MEq/100g)	C%	N%	C/N
			Ca	Mg	K	Na	BT				
Mc101	3.1	4.8	2.0	2.4	0.3	0.9	5.6	13.3	1.8	0.3	6.7
Mc102	0.9	5.5	1.5	2.7	0.2	0.9	5.3	7.9	0.5	-	-
Mc103	0.5	4.7	0.9	2.1	0.1	0.2	3.2	8.9	0.3	-	-

HORZ	P	AL	SATURACIONES %				GRANULOMETRIA			TEXT
			ST	SCa	Smg	SK	%a	%L	%A	
Mc101	2	1.3	42.2	15.2	18.2	2.3	52	20	28	FArA
Mc102	6	0.2	67.1	19.2	34.2	2.5	72	12	16	FAG
Mc103	2	2.4	36.0	10.1	23.5	0.6	66	20	14	FA

## TABLA N 2

Fecha: 27/06/84

Descrito por: J.Cavelier y P.Botero.

Localidad: Serrania de la Macuira, Nazareth, Dept. de la Guajira. Altura: 650msnm. Cuenca alta de la Quebrada Maporito.

Vegetacion natural: Bosque Enano Nublado -seco.

Material Parental: Esquistos hornblendicos y Neis de la formacion Macuira.

Fisiografia: Laderas erosionales, pendiente del 10 al 20%. Exposicion Noreste.

Erosion acelerada: No evidente.

Permeabilidad: Rapida.

Drenaje: Clase 4, bien drenado

Profundidad capa freatica: Desconocida; sin influencia en el perfil.

Humedad en el perfil: En las mananas aparecen humedos los primeros 2 a 5 cm del perfil. Al termino del dia el perfil esta homogeneamente "seco". (vease acapite Agua del Suelo)

Piedras en la superficie: Sin piedras o muy pocas.

Presencia de sales o alcalis: Ninguna

Distribucion de raices: El 100% de las raices tanto de absorcion como de soporte, estan en el primer horizonte (0-15cm).

## DESCRIPCION DEL PERFIL

A00 1 a 2cms

Capa L (hojarasca), irregularmente distribuida; pequenas acumulaciones en areas concavas; Capa F (fragmentacion), muy delgada o no existe.

A 0 - 15cm

Pardo amarillento (10YR5/4) en seco, pardo grisaceo muy oscuro (10YR3/2) en humedo; Textura al tacto: franco a franco arcilloso-limoso; bloques gruesos y fuertes; Ligeramente adherente, no plastico; Abundantes raices de muy finas a gruesas, que son + del 95% de las del perfil; Hormigas; limite neto, plano. Perdida de peso por incineracion (375 c/48h) = 3.2%; pH=5.9; (muestra E Mc 201).

2c 15 - 35cm

Gris pardo oscuro claro (10YR 5/4) en seco, pardo (10YR 4/3) en humedo; Textura al tacto: gravilloso, algunos bloques subredondeados, subangulares y angulares; la mayor parte del horizonte es suelto, sin

estructura; no adherente, no plastico; mas del 95% son granos de cuarzo subredondeados y subangulares, con algunas micas y granos de minerales negros,mas del 90% del tamaño de gravilla; Frecuentes raices medianas-5% de las raices del perfil;-limite gradual,plano; pH=6.3; Muestra f mc 202.

3C 35 - 65cm

Pardo amarillento (7.5YR 5/8) en seco, Pardo amarillento (10YR 5/4) en humedo; Textura al tacto: franco arcilloso gravilloso; ligeramente adherente y ligeramente plastico; saprolita: material muy meteorizado que pierde facilmente la estructura bajo presion con los dedos; Pocas raices medianas-1% de las raices del perfil;-pH=6.3; (muestra f mc203).

#### ANALISIS DE CARACTERIZACION

HORZ	MO%	pH	BASES INTERCAMBIABLES (MEq/100g)					CCC	C%	N%	C/N
			Ca	Mg	K	Na	BT				
Mc201	2.5	5.9	4.8	3.2	1.1	0.7	9.8	13.9	1.4	0.2	6.3
Mc202	0.6	6.3	2.5	3.6	0.7	0.4	7.2	9.9	0.4	-	-
Mc203	0.2	6.3	7.9	4.8	0.2	0.5	13.4	10.8	0.2	-	-

HORZ	P	AL	SATURACIONES %				GRANULOMETRIA			TEXT
			ST	SCa	Sng	SK	%a	%L	%A	
Mc201	4	-	70.5	25.4	23.0	7.9	62	18	20	FA
Mc202	2	-	72.7	34.5	36.4	7.1	76	8	16	FA
Mc203	6	-	-	-	-	1.9	66	16	18	FA

## TABLA N 3

Fecha: 21/07/84

Descrito por: J.Cavelier y P.Botero.

Localidad: Serrania de la Macuira, Nazareth, Dept. de la Guajira. Altura: 250msnm.

Vegetacion natural: Bosque seco caducifolio. (BSC)

Material Parental: Esquistos hornblendicos y Neis de la Formacion Macuira.

Fisiografia: Laderas erosionales, pendiente del 15%. Exposicion Noreste.

Erosion acelerada: No evidente.

Permeabilidad: Rapida.

Drenaje: Clase 4, bien drenado

Profundidad capa freatica: Desconocida; sin influencia en el perfil.

Humedad en el perfil: Muy seco en toda la extension del perfil-vease Agua del suelo-.

Piedras en la superficie: clase 2 - pedregoso.

Presencia de sales o alcalis: Ninguna

Distribucion de raices: A todo lo alto del perfil-Vease acapite: Distribucion de raices.

## DESCRIPCION DEL PERFIL

A00 1 a 2cm.

Capa L (hojarasca+ramas), discontinuamente distribuida; pequenas acumulaciones en areas concavas; Capa F (fragmentacion) ausente.

A1 0 - 10cm.

Pardo amarillento claro (10YR 6/4) en seco, Pardo grisaceo muy oscuro (10YR 3/4) en humedo, Textura al tacto: franco arcilloso a arcilloso; bloques subangulares, moderados, finos y medios; Ligeramente adherente, y plastico; Duro en seco, friable en humedo; Pocas raices finas; Limite neto, plano; Perdida de peso por incineracion (375 c/48h) = 2.0%; pH=5.6; (muestra f Mc 301).

AB 10 - 17cm

Pardo palido (10YR 6/3) en seco, Pardo (10YR 4/3) en humedo; Textura al tacto: Franco arcilloso a arcilloso; Bloques subangulares moderados, finos y medios; Duro en seco, muy friable en humedo; adherente y plastico; Raices finas; limite neto, plano; Perdida de peso por incineracion (375 c/48h) = 2.1%; pH=5.4; Muestra f mc 302.

B1 17 - 37cm

Pardo muy palido (10YR 7/4) en seco, Pardo amarillento (10YR 5/4) en humedo; Textura al tacto: franco arcilloso a arcilloso; Bloques subangulares, moderados a debiles, finos y medios; Duro en seco, muy friable en



humedo;adherente y plastico;Frecuentes raices de muy finas a gruesas;Limite neto y ondulado;pH=5.4; (muestra f mc303).

BC 37 - 55cm.

Pardo muy palido (10YR 7/4) en seco, Pardo amarillento (10YR 5/6) en humedo;Textura la tacto: Franco arcilloso;Bloques subangulares debiles;ligeramente adherente, ligeramente plastico;duro en seco, muy friable en humedo;Abundantes raices finas y muy finas; limite gradual e irregular;pH=5.4; (muestra f mc 304).

C1 55 - 77cm.

Amarillo parduzco (10YR 6/6)en seco, Pardo amarillento(10YR 5/6) en humedo;Textura al tacto:Franco arcilloso;Bloques subangulares debiles finos;Duro en seco, muy friable en humedo;Ligeramente adherente, ligeramente plastico;Abundantes raices finas y muy finass; limite gradual e irregular; pH=6.4; (muestra mc305).

C2 77 - 156cm.

Saprolita: Fragmentos angulares de varios centimetros.Esquistos completamente meteorizados con estructura de roca.

#### ANALISIS DE CARACTERIZACION

HORZ	MO%	pH	BASES INTERCAMBIABLES (MEq/100g)					CCC	c%	N%	C/N
			Ca	Mg	K	Na	BT				
Mc301	1.2	5.6	4.0	3.4	0.5	0.5	7.5	11.7	0.7	-	-
Mc302	0.7	5.4	6.1	5.7	0.1	0.4	12.3	8.6	0.4	-	-
Mc303	0.5	5.4	5.3	4.1	0.05	0.4	9.8	9.4	0.3	-	-
Mc304	0.2	5.4	6.3	6.5	0.2	0.8	13.8	10.0	0.2	-	-
Mc305	0.2	6.4	10.7	6.0	0.1	0.9	17.7	11.3	0.1	-	-

HORZ	P	AL	SATURACIONES %				GRANULOMETRIA			TEXT
			ST	SCa	Smg	SK	%a	%L	%A	
Mc301	2	-	64.1	34.2	29.1	4.3	52	30	18	F
Mc302	3	0.2	-	-	-	1.2	54	26	20	FA
Mc303	2	0.2	-	-	-	0.5	52	28	20	FA
Mc304	2	0.2	-	-	-	2.0	66	22	12	FA
Mc305	16	-	-	-	-	-	64	24	12	FA

## TABLA N 4.

Fecha: 27/10/84

Descrito por: J.Cavelier y P.Botero.

Localidad: Cerro Santana, Peninsula de Paraguana, Edo Falcon, Venezuela. Altura: 700msnm.

Vegetacion natural: Bosque Enano Nublado.

Material Parental:

Fisiografia: Laderas erosionales, pendiente del 40%. Exposicion Noreste.

Erosion acelerada: No evidente.

Permeabilidad: muy rapida

Drenaje: Clase 4, bien drenado

Profundidad capa freatica: Desconocida; sin influencia en el perfil.

Humedad en el perfil: Humedad en la parte mas profunda del perfil (-50cm). Horizontes superficiales mas secos.

Piedras en la superficie: Sin piedras o muy pocas.

Presencia de sales o alcalis: Ninguna

Distribucion de raices: Bien distribuidas en todo el perfil. No se observan acumulaciones en superficie.

## DESCRIPCION DEL PERFIL

A00 1 - 2cm

Capa L (hojarasca) irregularmente distribuida; capa F (fragmentacion), muy delgada o ausente.

A1 0 - 12cm

Pardo grisaceo (10YR5/2) en seco, pardo muy oscuro (10YR2/2) en humedo; Textura al tacto: franco arenoso; suelto; no adherente no plastico; limite gradual, ondulado. Perdida de peso por incineracion (375 c/48h) = 5.6%; pH=6.4; (muestra E Pa 101).

C1 12 - 30cm

Pardo palido (10YR 6/3) en seco, Pardo (10YR 4/3) en humedo; Textura al tacto: Areno francoso; suelto; no adherente no plastico; limite gradual, ondulado. Perdida de peso por incineracion (375 c/48h) = 1.7%; pH=6.1; Muestra E Pa 102.

A1B 30 - 40cm

Gris a pardo grisáceo (10YR 5/1.5) en seco, gris muy oscuro a pardo grisáceo muy oscuro (10YR 3/1.5) en húmedo; Textura al tacto: Franco arenoso a arenoso franco; franco; Suelto; no adherente no plástico; Límite gradual, ondulado; Pérdida de peso por incineración (375 c/48h)=0.9%; pH=5.9; (muestra f Pa 103).

C2 40 - 65cm+

Pardo pálido (10YR 6/3) en seco, pardo (10YR 4/3) en húmedo; Textura al tacto: Arenoso franco; suelto; no adherente no plástico; Pérdida de peso por incineración (375 c/48h)=0.6%; pH=5.9; (Muestra f PA 104).

## ANÁLISIS DE CARACTERIZACIÓN

HORZ	MO%	pH	BASES INTERCAMBIABLES (MEq/100g)					CCC	C%	N%	C/N
			Ca	Mg	K	Na	BT				
Pa101	3.8	6.4	9.3	4.9	0.6	0.9	15.7	17.9	2.5	0.29	8.6
Pa102	0.2	6.1	1.8	0.8	0.1	0.3	3.0	4.6	-	-	-
Pa103	0.5	5.9	2.4	0.8	0.1	0.4	3.7	5.6	-	-	-
Pa104	0.1	5.9	0.6	0.4	0.1	0.3	1.4	3.6	-	-	-

HORZ	P	AL	SATURACIONES %				GRANULOMETRÍA			TEXT
			ST	SCa	Smg	SK	%a	%L	%A	
Pa101	7	-	87.7	52.0	27.4	3.4	78	18	4	AF
Pa102	2	-	65.2	39.1	17.4	2.2	86	10	4	AF
Pa103	4	-	66.1	42.9	14.3	1.8	86	12	2	AF
Pa104	2	-	38.9	16.7	11.1	2.8	86	12	2	AF

TABLA N 5

Fecha: 28/10/84

Descrito por: J.Cavelier y P.Botero.

Localidad: Cerro Santana, Peninsula de Paraguana, Edo Falcon, Venezuela. Altura: 730msnm.

Vegetacion natural: Bosque Enano Nublado.

Material Parental:

Fisiografia: En el centro de una cima redondeada. Pendiente del 20%. Exposicion Sureste.

Erosion acelerada: No evidente.

Permeabilidad:

Drenaje: Clase 2, Imperfectamente drenado.

Profundidad capa freatica: Desconocida; sin influencia en el perfil.

Humedad en el perfil: El suelo se encontraba saturado por fuertes lluvias el dia anterior. Primeras precipitaciones de consideracion en los ultimos 4 anos.

Piedras en la superficie: Sin piedras o muy pocas.

Presencia de sales o alcalis: Ninguna

Distribucion de raices: Acumulacion de raices tanto de absorcion como de soporte en el primer horizonte (0-8cm). Desaparecen por completo despues de 23 cms.

DESCRIPCION DEL PERFIL

A00 1 - 2cm

Capa L (hojarasca) irregularmente distribuida; Capa F (fragmentacion) casi ausente.

A 0 - 8cm

Gris a gris claro (10YR 5.5/1) en seco, gris muy oscuro (10YR 3/1) en humedo; Textura al tacto: franco; loques subangulares finos y medios; limite Brusco, plano; Perdida de peso por incineracion (375 c/48h) = 5.0%; pH = 4.5; (muestra £ Pa 201).

B 8 - 23cm

Gris a gris claro (10YR 5.5/1) en seco, gris muy oscuro (10YR 3/1) en humedo; Textura al tacto: Franco; Bloque subangulares finos y medios; limite Brusco, plano; Perdida de peso por incineracion (375 c/48h) = 2.8%; pH = 4.4; Muestra £ Pa 202

C 23 - 70cm+

Pardo amarillento claro(10YR 6/4) en seco, pardo amarillento oscuro(10YR 3/4) en humedo;Textura al tacto:Franco arenoso;Saprolita:Material muy meteorizado que pierde facilmente la estructura bajo presion con los dedos;Pérdida de peso por incineracion (375 c/48h)=3.9%;pH=4.7; (muestra £ Pa 203).

## ANALISIS DE CARACTERIZACION

HORZ	MOZ	pH	BASES INTERCAMBIABLES (MEq/100g)					CCC	C%	N%	C/N
			Ca	Mg	K	Na	BT				
Pa201	7.8	4.5	4.1	2.4	0.6	1.7	8.8	19.6	4.3	0.48	8.9
Pa202	3.4	4.4	1.8	0.6	0.2	1.3	3.9	11.3	1.9	-	-
Pa203	6.6	4.7	0.8	0.4	0.2	0.7	2.1	19.0	3.8	-	-

HORZ	P	AL	SATURACIONES %				GRANULOMETRIA			TEXT
			ST	SCa	Smg	SK	%a	%L	%A	
Pa201	4	0.5	44.9	20.9	12.3	3.1	78	20	2	AF
Pa202	1	1.0	34.5	15.9	5.3	1.8	78	18	4	AF
Pa203	8	2.4	11.1	4.2	2.1	1.1	86	12	2	AF

## TABLA N 6

Fecha: 23/11/84

Descrito por: J.Cavelier y P.Botero.

Localidad: Cerro Copey, Isla Margarita, Edo Nueva esparta, Venezuela. Altura: 850msnm.

Vegetacion natural: Bosque Enano Nublado. (Matorral achaparrado)

Material Parental:

Fisiografia: Ladera erosional, Pendiente del 30%.

Erosion acelerada: No evidente.

Permeabilidad: Moderadamente lenta.

Drenaje: Clase 2, Imperfectamente drenado.

Profundidad capa freatica: Desconocida; sin influencia en el perfil.

Humedad en el perfil: El suelo se encontraba saturado por fuertes lluvias el dia anterior.

Piedras en la superficie: Sin piedras o con muy pocas.

Afloramientos rocosos: Clase 0; ninguna o muy pocas..

Presencia de sales o alcalis: Ninguna

Distribucion de raices: Irregular.

## DESCRIPCION DEL PERFIL

A00 0 - 1cm

Capa L (hojarasca) muy dispersa e irregularmente distribuida; capa F (fragmentacion) ausente.

A1 0 - 20cm+

Gris oscuro a pardo grisaceo oscuro (10YR4/2.5) en seco, pardo grisaceo muy oscuro (10Yr3/2) en humedo; Textura al tacto: franco; Ligeramente adherente, no plastico. Perdida de peso por incineracion (375 c/48h) = 7.6%; pH=5.2; (muestra £ Ma 101).

## ANALISIS DE CARACTERIZACION

HORZ	MOZ	pH	BASES INTERCAMBIABLES (MEq/100g)					CCC	C%	N%	C/N
			Ca	Mg	K	Na	BT				
Ma101	4.0	5.2	1.6	2.5	0.2	0.3	4.6	17.1	2.3	0.28	8.2

HORZ	P	AL	SATURACIONES %				GRANULOMETRIA			TEXT
			ST	SCa	Smg	SK	%A	%L	%a	
Ma101	6	0.2	26.9	9.4	14.6	1.2	66	28	6	FA

## TABLA N 7

Fecha: 23/11/84

Descrito por: J.Cavelier y P.Botero.

Localidad: Cerro Copey, Isla Margarita, Edo Nueva esparta, Venezuela. Altura: 850msnm.

Vegetacion natural: Bosque Enano Nublado. (Matorral achaparrado)

Material Parental:

Fisiografia: Ladera erosional, Pendiente del 30%. Exposicion Noreste (barlovento).

Erosion acelerada: No evidente.

Permeabilidad: Moderadamente lenta.

Drenaje: Clase 2, Imperfectamente drenado.

Profundidad capa freatica: Desconocida; sin influencia en el perfil.

Humedad en el perfil: El suelo se encontraba saturado por fuertes lluvias el dia anterior.

Piedras en la superficie: Sin piedras o con muy pocas.

Afloramientos rocosos: Clase 0; ninguna o muy pocas..

Presencia de sales o alcalis: Ninguna

Distribucion de raices: Irregular.

## DESCRIPCION DEL PERFIL

A00 0 - 2cm.

Capa L (hojarasca) muy irregular; Capa F (fragmentacion) ausente.

A1 0 - 20cm+

Pardo a pardo palido (10YR5.5/3) en seco, Pardo grisaceo muy oscuro (10YR3/2) en humedo; Textura al tacto: franco limoso; ligeramente adherente, ; ligeramente plastico. Perdida de peso por incineracion (375 c/48h) = 5.4%; pH=5.0; (muestra £ Pa 201).

## ANALISIS DE CARACTERIZACION

HORZ	MO%	pH	BASES INTERCAMBIABLES (MEq/100g)					CCC	C%	N%	C/N
			Ca	Mg	K	Na	BT				
Ma201	4.4	5.0	1.4	1.6	0.1	0.2	3.3	14.3	2.5	.21	11.9

HORZ	P	AL	SATURACIONES %				GRANULOMETRIA			TEXT
			ST	SCa	Smg	SK	%a	%L	%A	
Ma201	6	1.1	23.1	9.8	11.2	0.7	46	48	6	FA

## TABLA N 8

Fecha: 5/12/84

Descrito por: J.Cavelier y P.Botero.

Localidad:Paramo del Zumbador,Edo. Tachira,Venezuela.Altura:3200msnm.

Vegetacion natural:Bosque Enano Nublado.

Material Parental:

Fisiografia:Ladera erosional, en la parte superior cerca a la cima.Pendiente del 10%

Erosion acelerada: No evidente.

Permeabilidad:

Drenaje: Clase 2,Imperfectamente drenado.

Profundidad capa freatica:Desconocida.

Humedad en el perfil:El suelo se encontraba saturado.

Piedras en la superficie:Sin piedras o con muy pocas.

Afloramientos rocosos:Clase 0;ninguna o muy pocas..

Presencia de sales o alcalis: Ninguna

Distribucion de raices:Tanto las raices de absorcion como de soporte, en los dos primeros 25cm.(Horizontes A11 y A12)

## DESCRIPCION DEL PERFIL

A 0 - 25cm

Gris oscuro a pardo grisaceo oscuro (10YR4/1.5) en seco; gris muy oscuro a pardo grisaceo muy oscuro (10Yr3/1.5) en humedo;Textura al tacto:Areno francoso (Pseudoarena-agregados de materia organica- y pseudogravilla-pedazos de material lignificado muy duro que no d se descomponen); No adherente no plastico.Limite brusco,plano;.Perdida de peso por incineracion (375 c/48h)= 24.7%; pH=3.1; (muestra E Zu 101)

Cg 25 - 75cm+

Saprolita.Saturado, formando una capa impermeable. No fue muestreado; no contener raices.



## ANALISIS DE CARACTERIZACION

HORZ	MO%	pH	BASES INTERCAMBIABLES (MEq/100g)					CCC	C%	N%	C/N
			Ca	Mg	K	Na	BT				
Zu101	37.0	3.1	0.4	0.2	0.5	0.3	1.4	84.4	20.6	1.1	20.5

HORZ	P	AL	SATURACIONES %				GRANULOMETRIA			TEXT
			ST	SCa	Smg	SK	%a	%L	%A	
Zu101	31	6.9	1.7	0.5	0.2	0.6	86	10	4	AF

## TABLA N 9

Fecha: 5/12/84

Descrito por: J.Cavelier y P.Botero.

Localidad:Paramo del Zumbador,Edo. Tachira,Venezuela.Altura:3200msnm.

Vegetacion natural:Bosque Enano Nublado.

Material Parental:

Fisiografia:Ladera erosional, en la parte superior, cerca a una cima..Pendiente del 10%

Erosion acelerada: No evidente.

Permeabilidad:Moderadamente lenta.

Manaje: Clase 2,Imperfectamente drenado.

Profundidad capa freatica:Desconocida.

Humedad en el perfil:El suelo se encontraba saturado.

Piedras en la superficie:Sin piedras o con muy pocas.

Afloramientos rocosos:Clase 0;ninguna o muy pocas..

Presencia de sales o alcalis: Ninguna

Distribucion de raices:Tanto las raices de absorcion como de soporte, en los dos primeros 25cm.(Horizontes A11 y A12)

## DESCRIPCION DEL PERFL

A1 0 - 18cm

Gris muy oscuro a gris oscuro(10YR3.5/1.5) en seco, gris oscuro a muy oscuro (10yr2.5/1.5) en humedo;Textura al tacto:Franco arenoso;no adherente no plastico;Limite brusco,plano;.Perdida de peso por incineracion (375 c/48h)= 26.1%; pH=3.0; (muestra £ Zu 201)

Cg 18 - 38cm+

Saprolita.Saturado, formando una capa impermeable. No fue muestreada por no contener raices.

## ANALISIS DE CVARACTERIZACION

HORZ	MO%	pH	BASES INTERCAMBIABLES (MEq/100g)					CCC	C%	N%	C/N
			Ca	Mg	K	Na	BT				
Zu201	21.4	3.0	0.4	0.2	0.4	0.3	1.3	80.0	12.2	0.7	29.3

HORZ	P	AL	SATURACIONES %				GRANULOMETRIA			TEXT
			ST	SCa	Smg	SK	%a	%L	%a	
Zu201	18	5	1.6	0.5	0.3	0.5	74	16	10	FF

TABLA N° 10 Criterios de interpretación de análisis de suelos. Bases intercambiables en meg/100g. Bases totales (BT), capacidad de intercambio catiónico (C.I.C), nitrógeno (N), carbono (C) y fósforo (P)

### INTERPRETACION

	+ALTO	ALTO	MEDIANO	BAJO	+BAJO
CALCIO	>20	10-20	5-10	2-5	<2
MAGNESIO	> 8	3-8	1-3	0.3-1	<0.3
POTASIO	> 1.2	0.6-1.2	0.3-0.6	0.2-0.3	<0.2
SODIO	> 2	0.7-2	0.3-0.7	0.1-0.3	<0.1
B.T.	>20	10-20	5-10	1-5	<0-1
C.I.C. (meg/100g)	>35	20-35	12-20	6-12	<6
N (%)	0.8-0.5	0.5-0.3	0.3-0.2	0.2-0.5	0.5
C (%)	7.9-4.9	4.9-2.8	2.8-1.9	1.9-0.5	0.5
C/N	>20	19-13	10-12	9-7	<7
Pppm (Bray II)		<30	15-30	0-15	

APENDICE C

TABLA N° 1 Concentración en mg/g peso seco, de nutrientes en hojas maduras de árboles del Bosque Enano Nublado de Macuira. Se dan los valores medios ( $\bar{X}$ ) y la desviación típica (S) para cada uno de los nutrientes.

ESPECIES	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Al
<i>Clusia major</i>	8,82	0,77	9,60	30,56	2,82	0,26	0
<i>Dendropanax</i>	15,12	1,24	3,11	7,25	3,51	0,53	1,91
<i>Eugenia procera</i>	7,28	0,69	4,54	14,39	2,36	0,02	1,88
<i>Guapira fragrans</i>	19,04	1,97	13,97	10,52	6,53	0,16	1,66
<i>Maytenus sp (?)</i>	8,96	0,94	8,27	21,68	5,55	0,03	1,03
<i>Myrsine guianense</i>	9,94	0,61	5,76	15,06	2,69	0,09	1,37
$\bar{X}$	11,5	1,03	7,54	16,57	3,91	0,18	1,30
S	4,5	0,50	3,94	8,39	1,72	0,19	0,70

TABLA N° 2 Concentración en mg/g peso seco, de nutrientes en hojas maduras de árboles del Bosque Seco Caducifolio de Macuira. Se dan los valores medios ( $\bar{X}$ ) y la desviación típica (S) para cada uno de los nutrientes.

ESPECIES	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Al
<i>Capparis coccolobifolia</i>	20,02	0,96	14,45	26,87	5,72	0,02	0,69
<i>Capparis sp.</i>	14,84	0,93	14,3	14,92	2,76	0,06	0,31
<i>Capparis verrucosa</i>	23,62	0,85	9,41	32,19	4,68	0,05	0,46
<i>Hymenea courbaril</i>	12,32	1,43	6,95	6,65	1,65	0,17	0,67
<i>Morisanía americana</i>	18,62	1,6	18,76	7,13	1,25	0,05	0,00
<i>Sapium aucuparium</i>	9,80	0,91	16,01	24,89	8,27	0,06	0,64
<i>Trichilia havanensis</i>	18,2	1,18	8,54	9,07	3,96	0,03	0,4
$\bar{X}$	16,77	1,12	12,63	17,38	4,04	0,06	0,45
S	4,74	0,29	4,36	10,49	2,45	0,04	0,247

TABLA N° 3 Concentración en mg/g Peso seco de nutrientes en hojas maduras de árboles del Bosque Enano Nublado de Santa Ana. Se dan los valores medios ( $\bar{X}$ ) y la desviación típica (S) para cada uno de los nutrientes.

ESPECIES	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Al
<i>Actinostemon concolor</i>	17,64	0,78	4,22	17,04	5,27	0,24	0,76
<i>Ardisia cuneata</i>	8,12	0,54	9,45	12,08	3,17	0,05	0,00
<i>Clusia major</i>	7,84	0,41	4,73	11,83	3,98	0,23	0,73
<i>Coccoloba coronata</i>	18,06	1,07	8,37	8,84	4,21	0,04	0,00
<i>Coccoloba swartzii</i>	13,58	0,86	4,86	7,11	3,15	0,07	1,06
<i>Guapira opposita</i>	28,48	1,33	6,65	15,38	6,30	0,09	1,00
<i>Myrcia splendens</i>	13,44	0,79	4,89	4,61	2,79	0,10	1,06
<i>Weinmania pinnata</i>	11,62	0,70	2,81	8,82	4,73	0,40	0,28
$\bar{X}$	14,84	0,81	5,74	10,71	4,20	0,15	0,62
S	6,67	0,28	2,23	4,17	1,19	0,12	0,42

TABLA N° 4 Concentración en mg/g peso seco, de nutrientes en hojas maduras de árboles del Bosque Enano Nublado de Copey. Se dan los valores medios ( $\bar{X}$ ) y la desviación típica (S) para cada uno de los nutrientes.

ESPECIES	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Al
<i>Blakea monticola</i>	15,68	0,85	10,34	14,18	6,95	0,11	0,730
<i>Clusia major</i>	11,48	0,69	6,38	19,52	2,03	0,08	0,000
<i>Cusia multiflora</i>	8,96	0,68	5,36	15,26	1,55	0,62	0,280
<i>Clusia sp.</i>	12,46	0,51	5,63	10,34	2,81	0,22	0,700
<i>Guapira opposita</i>	28,56	0,97	5,14	13,08	6,14	0,33	0,000
<i>Myrcia splendens</i>	9,8	0,61	5,71	3,07	1,77	0,06	0,000
<i>Myrsine guianensis</i>	11,34	0,60	1,53	9,95	2,4	0,04	0,76
<i>Shoenobiblus grandiflora</i>	23,18	1,22	11,54	13,38	5,43	0,19	1,730
$\bar{X}$	15,18	0,76	6,45	13,60	3,62	0,20	0,52
S	7,03	0,23	3,14	5,46	2,17	0,19	0,53

**TABLA N° 5** Concentración en mg/g peso seco, de nutrientes en hojas maduras de árboles del Bosque Enano Nublado del Zumbador. Se dan los valores medios ( $\bar{X}$ ) y la desviación típica (S) por cada uno de los nutrientes. Los promedios de Mn y Al se hacen sin las especies acumuladoras.

ESPECIES	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Al
<i>Brunellia</i> sp (nov. ?)	9,52	0,69	2,93	5,22	1,47	0,55	0,40
<i>Clusia</i> cf. <i>articulata</i>	7,56	0,64	4,16	12,03	2,24	0,88	0,00
<i>Ocotea calophylla</i>	9,71	0,85	3,57	4,05	1,76	0,26	0,00
<i>Persea ferruginea</i>	14,42	1,07	4,71	3,33	0,63	0,27	0,00
<i>Podocarpus oleifolius</i>	14,56	0,93	2,96	4,59	1,28	0,53	0,00
<i>Symbolanthus</i> sp.	22,68	1,73	4,23	3,12	2,03	0,24	0,52
<i>Symplocos suaveolens</i>	9,92	0,57	1,64	6,27	1,83	0,46	4,45*
<i>Weinmania pinnata</i>	13,16	1,47	5,37	5,43	2,97	2,63*	0,00
$\bar{X}$	12,69	0,99	3,69	5,50	1,77	0,45	0,13
S	4,77	0,41	1,17	2,80	0,69	0,22	0,22

TABLA N° 6 Concentración en mg/cm<sup>2</sup> de nutrientes en hojas maduras de árboles del Bosque Enano Nublado de Macuira. Se dan los valores medios ( $\bar{X}$ ) y la desviación típica (S) para cada uno de los nutrientes.

ESPECIES	N	M	K	Ca	Mg	Mn	Al	
<i>Clusia major</i>	0,280	0,023	0,152	0,483	0,079	0,0007	0,063	
<i>Dendropanax arboreus</i> (?)	0,131	0,011	0,270	0,063	0,030	0,0046	0,017	
<i>Eugenia procera</i>	0,244	0,023	0,152	0,483	0,079	0,0007	0,063	
<i>Guapira fragrans</i>	0,601	0,062	0,442	0,332	0,206	0,0051	0,052	
<i>Maytenus</i> sp (?)	0,161	0,017	0,149	0,390	0,100	0,0005	0,019	
<i>Myrsine guianense</i>	0,172	0,011	0,100	0,261	0,047	0,015	0,024	
	$\bar{X}$	0,26	0,024	0,236	0,417	0,091	0,034	0,029
	S	0,17	0,019	0,127	0,306	0,061	0,030	0,023

TABLA N° 7 Concentración de nutrientes en mg/cm<sup>2</sup> de nutrientes en hojas maduras de árboles del Bosque Seco caducifolio de Macuira. Se dan los valores ( $\bar{X}$ ) y la desviación típica (S) para cada uno de los nutrientes.

ESPECIES	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Al	
<i>Capparis coccolobifolia</i>	0,375	0,018	0,271	0,503	0,107	0,0004	0,013	
<i>Capparis</i> sp.	0,228	0,014	0,220	0,230	0,042	0,0010	0,005	
<i>Capparis verrucosa</i>	0,390	0,014	0,155	0,531	0,077	0,0008	0,007	
<i>Hymenea courbaril</i>	0,196	0,023	0,110	0,106	0,026	0,0027	0,010	
<i>Morisanía americana</i>	0,240	0,021	0,241	0,092	0,016	0,0006	0,000	
<i>Sapium aucuparium</i>	0,290	0,027	0,474	0,736	0,245	0,0016	0,019	
<i>Trichilia havanensis</i>	0,258	0,017	0,121	0,129	0,056	0,0004	0,006	
	$\bar{X}$	0,282	0,019	0,227	0,332	0,081	0,0010	0,008
	S	0,074	0,005	0,124	0,255	0,078	0,0083	0,006



TABLA N° 8 Concentración en  $\text{mg}/\text{cm}^2$  de nutrientes en hojas maduras de árboles del Bosque Enano Nublado de Santa Ana. Se dan los valores medios ( $\bar{X}$ ) y la desviación típica (S) para cada uno de los nutrientes.

ESPECIES	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Al
<i>Actinostemon concolor</i>	0,203	0,009	0,048	0,196	0,060	0,0028	0,009
<i>Ardisia cuneata</i>	0,132	0,009	0,153	0,196	0,051	0,0008	0,000
<i>Clusia major</i>	0,243	0,013	0,146	0,366	0,123	0,0071	0,023
<i>Coccoloba coronata</i>	0,308	0,018	0,143	0,150	0,071	0,0007	0,000
<i>Coccoloba swartzii</i>	0,196	0,012	0,070	0,103	0,045	0,0011	0,015
<i>Guapira opposita</i>	0,442	0,021	0,103	0,231	0,098	0,0014	0,016
<i>Myrcia splendens</i>	0,209	0,012	0,076	0,071	0,043	0,0015	0,016
<i>Weinmania pinnata</i>	0,129	0,008	0,031	0,098	0,053	0,0044	0,003
$\bar{X}$	0,232	0,012	0,096	0,176	0,068	0,0024	0,010
S	0,102	0,004	0,047	0,094	0,028	0,0022	0,085

TABLA N° 9 Concentración en  $\text{mg}/\text{cm}^2$  de nutrientes en hojas maduras de árboles del Bosque Enano Nublado de Copey. Se dan los valores medios ( $\bar{X}$ ) y la desviación típica (S) para cada uno de los nutrientes.

ESPECIES	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Al
<i>Blakea monticola</i>	0,222	0,012	0,147	0,201	0,099	0,0015	0,0104
<i>Clusia major</i>	0,459	0,028	0,255	0,780	0,081	0,0034	0,000
<i>Clusia multiflora</i>	0,264	0,020	0,158	0,449	0,046	0,0183	0,008
<i>Clusia sp.</i>	0,300	0,012	0,136	0,491	0,068	0,0053	0,017
<i>Guapira opposita</i>	0,368	0,013	0,066	0,168	0,079	0,0042	0,000
<i>Myrcia splendens</i>	0,175	0,013	0,101	0,054	0,031	0,0011	0,000
<i>Myrsine guianensis</i>	0,286	0,015	0,039	0,251	0,060	0,0010	0,019
<i>Shoenobiblus grandiflorus</i>	0,225	0,012	0,112	0,130	0,053	0,0018	0,017
$\bar{X}$	0,287	0,015	0,126	0,315	0,064	0,0045	0,020
S	0,090	0,005	0,065	0,240	0,021	0,0057	0,034

**TABLA N° 10** Concentración en mg/cm<sup>2</sup> de nutrientes en hojas maduras de árboles del Bosque  
 Enano Nublado del Zumbador. Se dan los valores medios ( $\bar{X}$ ) y la desviación tí-  
 pica (S) por cada uno de los nutrientes. Los promedios de Mn y Al se hacen  
 sin las especies acumuladoras.

ESPECIES	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Al
<i>Brunellia</i> sp. (nov. ?)	0,357	0,026	0,110	0,196	0,055	0,020	0,015
<i>Clusia</i> cf. <i>articulata</i>	0,274	0,023	0,151	0,436	0,081	0,0031	0,000
<i>Ocotea calophylla</i>	0,270	0,024	0,099	0,113	0,049	0,0073	0,000
<i>Persea ferruginea</i>	0,393	0,029	0,128	0,090	0,017	0,0073	0,000
<i>Podocarpus oleifolius</i>	0,400	0,026	0,081	0,126	0,035	0,0144	0,000
<i>Symbolanthus</i> sp.	0,391	0,030	0,073	0,054	0,035	0,0041	0,009
<i>Symplocos suaveolens</i>	0,276	0,016	0,046	0,174	0,051	0,0128	0,124*
<i>Weinmania pinnata</i>	0,227	0,025	0,093	0,094	0,051	0,0046	0,000
$\bar{X}$	0,323	0,024	0,097	0,160	0,046		
S	0,068	0,005	0,032	0,120	0,018		

TABLA N° 11 Concentración en  $\text{mg}/\text{cm}^3$  de nutrientes en hojas maduras de árboles del Bosque Enano Nublado de Macuira. Se dan los valores medios ( $\bar{X}$ ) y la desviación típica (S) para cada uno de los nutrientes.

ESPECIES	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Al	
<i>Clusia major</i>	2,167	0,190	2,359	7,510	0,693	0,016	1,365	
<i>Dendropanax arboreus</i> (?)	4,117	0,337	0,847	1,974	0,956	0,144	0,520	
<i>Eugenia procera</i>	5,286	0,502	3,296	10,449	1,714	0,016	1,365	
<i>Guapira fragrans</i>	12,343	1,277	9,057	6,820	4,233	0,104	1,076	
<i>Maytenus</i> sp (?)	3,968	0,417	3,662	9,600	2,458	0,123	0,456	
<i>Myrsine guianense</i>	3,252	0,200	1,884	4,926	0,880	0,029	0,448	
	$\bar{X}$	5,188	0,487	3,517	6,879	1,822	0,080	0,644
	S	3,650	0,405	2,894	3,112	1,352	0,051	0,492

TABLA N° 12 Concentración de nutrientes en  $\text{mg}/\text{cm}^3$  de nutrientes en hojas maduras de árboles del Bosque Seco caducifolio de Macuira. Se dan los valores ( $\bar{X}$ ) y la desviación típica (S) para cada uno de los nutrientes.

ESPECIES	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Al	
<i>Capparis coccolobifolia</i>	15,010	0,721	10,834	20,146	4,289	0,014	0,517	
<i>Capparis</i> sp	9,361	0,586	9,020	9,411	1,741	0,040	0,196	
<i>Capparis verrucosa</i>	14,66	0,527	5,842	19,985	2,905	0,031	0,000	
<i>Hymenea courbaril</i>	8,943	1,035	5,045	4,827	1,978	0,122	0,486	
<i>Morisania americana</i>	11,292	0,970	11,377	4,323	0,758	0,029	0,000	
<i>Sapium aucuparium</i>	5,587	0,517	9,127	14,190	4,715	0,031	0,365	
<i>Trichilia havanensis</i>	11,163	0,723	5,238	5,563	2,429	0,017	0,245	
	$\bar{X}$	10,863	0,725	8,069	11,206	2,687	0,040	0,258
	S	3,308	0,207	2,668	6,940	1,409	0,036	0,211

TABLA N° 13 Concentración en  $\text{mg}/\text{cm}^3$  de nutrientes en hojas maduras de árboles del Bosque Enano Nublado de Santa Ana. Se dan los valores medios ( $\bar{X}$ ) y la desviación típica (S) para cada uno de los nutrientes

ESPECIES	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Al	
<i>Actinostemon concolor</i>	7,426	0,327	1,776	7,173	2,218	0,103	0,3199	
<i>Ardisia cuneata</i>	2,445	0,164	2,845	3,636	0,954	0,015	0,000	
<i>Clusia major</i>	5,015	0,261	3,026	7,567	2,546	0,146	0,4671	
<i>Coccoloba coronata</i>	10,307	0,610	4,778	5,045	2,402	0,024	0,000	
<i>Coccoloba swartzii</i>	2,692	0,170	0,963	1,409	0,624	0,015	0,210	
<i>Guapira opposita</i>	10,991	0,511	2,566	5,935	2,431	0,033	0,386	
<i>Myrcia splendens</i>	9,101	0,535	3,311	3,122	1,889	0,067	0,717	
<i>Weinmania pinnata</i>	4,261	0,256	1,030	3,234	1,735	0,147	0,103	
	$\bar{X}$	6,529	0,354	2,536	4,640	1,849	0,065	0,275
	S	3,389	0,173	1,269	2,156	0,715	0,057	0,248

TABLA N° 14 Concentración en  $\text{mg}/\text{cm}^3$  de nutrientes en hojas maduras de árboles del Bosque Enano Nublado de Copey. Se dan los valores medios ( $\bar{X}$ ) y la desviación típica (S) para cada uno de los nutrientes.

ESPECIES	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Al	
<i>Blakea monticola</i>	6,248	0,339	4,120	5,649	2,770	0,043	0,291	
<i>Clusia major</i>	3,633	0,218	2,019	6,177	0,642	0,027	0,000	
<i>Clusia multiflora</i>	3,336	0,253	1,996	5,681	0,577	0,231	0,104	
<i>Clusia sp.</i>	3,844	0,157	1,737	6,291	0,867	0,068	0,216	
<i>Guapira opposita</i>	9,894	0,336	1,781	4,531	2,127	0,113	0,000	
<i>Myrcia splendens</i>	5,271	0,330	3,071	1,651	0,952	0,032	0,000	
<i>Myrsine guianensis</i>	5,539	0,294	0,747	4,860	1,172	0,022	0,371	
<i>Shoebibulus grandiflora</i>	6,619	0,348	3,295	3,819	1,550	0,054	0,494	
	$\bar{X}$	5,548	0,284	2,345	4,831	1,332	0,073	0,184
	S	2,140	0,069	1,072	1,538	0,772	0,069	0,189

**TABLA N° 15** Concentración en mg/cm<sup>3</sup> de nutrientes en hojas maduras de árboles del Bosque  
 Enano Nublado del Zumbador. Se dan los valores medios ( $\bar{X}$ ) y la desviación tí-  
 pica (S) por cada uno de los nutrientes. Los promedios de Mn y Al se hacen  
 sin las especies acumuladoras.

ESPECIES	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Al
<i>Brunellia</i> sp. (nov. ?)	6,843	0,491	2,106	3,752	1,057	0,392	0,288
<i>Clusia</i> cf. <i>articulata</i>	3,768	0,316	2,073	5,995	1,116	0,438	0,000
<i>Ocotea calophylla</i>	5,851	0,513	2,151	2,440	1,060	0,159	0,000
<i>Persea ferruginea</i>	8,359	0,619	2,731	1,930	0,365	0,155	0,000
<i>Podocarpus oleifolius</i>	5,814	0,371	1,182	1,833	0,511	0,209	0,000
<i>Symbolanthus</i> sp.	8,264	0,631	1,541	1,137	0,739	0,087	0,189
<i>Symplocos suaveolens</i>	6,291	0,360	1,040	3,976	1,161	0,291	2,82*
<i>Weinmannia pinnata</i>	7,865	0,879	3,209	3,245	1,775	1,574*	0,000
$\bar{X}$	6,63	0,522	2,004	3,038	0,973		
S	1,54	0,185	0,740	1,550	0,439		

APENDICE D

APENDICE D Fórmulas para los cálculos de conductancia y transpiración.

A) Cálculo del déficit de presión de vapor (DPV)

$$1. PVS.Tf \text{ (KPa)} = e^{\frac{52.57633-6790.4985-5.02808 \ln (Tf+273)}{Tf+273}}$$

$$2. PVS Ta \text{ (KPa)} = e^{\frac{52.57633-6790.4985-5.02808 \ln (Ta+273)}{Ta+273}}$$

$$3. PV Ta \text{ (KPa)} = PVS Ta \times \frac{HR\%}{100} \text{ (PSICROMETRO)}$$

$$4. DPV \text{ (KPa)} = PVS Tf - VPTa$$

DONDE:

PVsTa = Presión de vapor de saturación a la temperatura del aire  
 PVsTf = " " " " " " " " temperatura foliar  
 PVTa = " " " a la temperatura del aire  
 DPV = Déficit de presión de vapor  
 1 y 2 En Campbell, G.S. 1977

TABLA I

B) Cálculo de la conductancia estomática (Gs) en  $\text{cmxs}^{-1}$  y en  $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ .

$$1. R = \left( \frac{100}{\text{Hr}} - 1 \right) \frac{A}{\text{Fc}} \frac{(\text{cm}^2)}{(\text{cm}^3\text{s}^{-1})} \quad \text{Fc} = V_1 \times e^{(v_2 \times F_a)}$$

$$\text{Gs} = \frac{1}{2} \text{cms}^{-1} \quad \text{Gs}(\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1})^{(a)} = \frac{\text{Gs cm}^{-1} \times \text{P}(\text{mbar})}{8.31(273+\text{Tf})}$$

DONDE:

R = resistencia difusiva

Hr = Humedad relativa (porómetro)

A = Area de abertura de la cámara ( $\text{cm}^2$ )

Fc = Flujo corregido

Gs = Conductancia ( $\text{cms}^{-1}$ )

$V_1$  =

$V_2$  =

P(mbar) = Presión atmosférica del sitio de trabajo

(a) en Körner, 1973



TABLA I

C) Cálculo de la transpiración en  $\mu\text{g cm}^2 \text{s}^{-1}$

1. Cálculo del DDV ( $\text{gm}^{-3}$ )

$$\text{DDV} = \text{DSVTf} - \text{DVTa}$$

$$\text{DSVTf} = \text{PVSTf} / 4.62 \times 10^{-4} (\text{Tf} + 273)$$

$$\text{DVTa} = \text{CVTa} / 4.62 \times 10^{-4} (\text{Ta} + 273)$$

DONDE:

DDV = Déficit de densidad de vapor

DSVTf = Densidad de saturación de vapor a temperatura foliar.

DVTa = Densidad de vapor a la temperatura del aire.

$$P = 4.62 \times 10^{-4} \text{PvT}$$

P = Presión de vapor de agua en KPa

Pv = Presión de vapor de agua en  $\text{gm}^{-3}$

T = Temperatura del aire en °K

$$\text{Transpiración } (\mu\text{gcm}^{-2}\text{s}^{-1}) = \text{DPV}(\mu\text{gcm}^{-3}) \times \text{Gs cms}^{-1}$$

$$E(\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1})^{(1)} = \text{Trans}(\mu\text{gcm}^{-2}\text{s}^{-1}) * 555$$

(1) En Nobel, 1970

APENDICE E

TABLA N° 1 *Clusia major* (25-06-84) Bosque Enano Nublado de Macuira. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración (E).

HORA	RAD ( $W/m^2$ )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g ( $mol/m^2 s$ )	E ( $\mu mol/m^2/s$ )
8:00	221	23.3	25.4	0.72	0.396±0.015	3.027
9:00	210	24.9	26.4	0.98	0.347±0.011	3.639
10:00	163	25.9	27.3	1.24	0.145±0.011	1.949
11:00	464	28.1	30.6	1.83	0.113±0.005	2.225
12:00	390	28.9	28.1	1.08	0.106±0.005	1.259
13:00	495	29.8	29.8	1.66	0.071±0.001	1.270
14:00	537	31.8	29.8	1.22	0.087±0.005	1.292
15:00	327	29.1	25.6	0.28	0.107±0.001	0.480
16:00	63	24.2	22.9	0.07	0.142±0.000	0.169
17:00	31	22.5	21.9	0.01	0.501±0.004	0.089

TABLA N° 2 *Clusia major* (26-06-84) Bosque Enano Nublado de Macuira. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E).

HORA	RAD ( $W/m^2$ )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g ( $mol/m^2 s$ )	E ( $\mu mol/m^2/s$ )
9:00	116	22.8	23.9	0.63	0.367±0.024	2.477
10:00	253	25.0	27.3	1.12	0.188±0.011	2.248
11:00	464	27.7	28.8	0.98	0.129±0.001	1.363
12:00	358	26.9	27.8	1.42	0.088±0.003	1.351
13:00	305	28.1	26.1	0.56	0.125±0.001	0.791
14:00	305	25.7	25.9	0.89	0.108±0.003	2.040
15:00	274	26.6	26.1	0.94	0.109±0.002	1.116
16:00	147	24.0	24.4	0.81	0.145±0.004	1.270
17:00	21	23.0	21.9	0.10	0.233±0.007	0.272

TABLA N° 3 *Dendropanax arboreus* (18-06-84) Bosque Enano Nublado de Macuira. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)
8:00	116	21.9	21.9	0.42	0.192±0.000	0.869
9:00	126	22.9	22.9	0.42	0.200±0.001	0.902
10:00	200	23.9	23.4	0.38	0.260±0.066	1.093
11:00	337	24.9	25.6	0.73	0.173±0.009	1.350
12:00	295	26.6	27.1	1.00	0.124±0.005	1.338
13:00	253	27.1	27.1	0.92	0.161±0.016	1.615
14:00	337	26.8	25.4	0.49	0.096±0.002	0.526
15:00	116	24.4	23.9	0.52	0.157±0.015	0.890
16:00	52	22.6	22.6	0.27	0.220±0.000	0.651

TABLA N° 4 *Eugenia procera* (20-06-84). Bosque Enano Nublado de Macuira. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)
7:00	31	21.0	21.9	0.24	0.242±0.004	0.607
8:00	94	23.0	23.4	0.40	0.212±0.005	0.920
9:00	242	24.3	23.9	0.62	0.149±0.006	1.008
10:00	464	25.4	25.6	1.00	0.102±0.003	1.113
11:00	526	26.1	24.1	0.56	0.103±0.006	0.647
12:00	316	26.6	23.6	0.26	0.144±0.001	0.455
13:00	137	26.1	23.4	0.31	0.143±0.003	0.511
14:00	147	26.4	23.6	0.29	0.151±0.001	0.523
15:00	116	24.9	22.9	0.31	0.168±0.002	0.609
16:00	63	24.0	22.4	0.17	0.205±0.000	0.412
17:00	21	22.3	21.4	0.12	0.313±0.002	0.447

TABLA N° 5 *Eugenia procera*. (22-06-84). Bosque Enano Nublado de Macuira. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)
9:00	84	23.6	22.6	0.15	0.600±0.066	1.022
10:00	126	24.0	22.9	0.34	0.653±0.091	2.496
11:00	189	23.6	22.9	0.31	0.530±0.027	1.840
12:00	94	23.6	22.9	0.34	0.077±0.000	2.892
13:00	179	24.2	22.9	0.25	0.064±0.001	2.863
14:00	200	23.6	22.6	0.32	0.583±0.034	2.089
15:00	252	-	-	-	-	-
16:00	63	22.5	21.9	0.17	0.729±0.000	1.412
17:00	21	22.0	21.6	0.33	0.569±0.009	2.058

TABLA N° 6 *Eugenia procera* (25-06-87) Bosque Enano Nublado de Macuira. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración (E).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)
8:00	221	23.3	25.4	0.72	0.391±0.031	2.990
9:00	210	24.9	26.1	0.92	0.266±0.009	2.620
10:00	163	25.9	28.3	1.46	0.175±0.018	2.746
11:00	464	28.1	31.6	2.08	0.136±0.006	3.031
12:00	390	28.9	28.8	1.24	0.113±0.007	1.524
13:00	495	29.8	30.1	1.74	0.093±0.001	1.744
14:00	537	31.8	29.6	1.17	0.090±0.006	1.169
15:00	327	29.1	26.8	0.62	0.117±0.007	0.812
16:00	63	24.2	23.4	0.16	0.166±0.003	0.300
17:00	31	22.5	22.1	0.04	0.471±0.013	0.238

TABLA N° 7 *Eugenia procera* (26-06-84) Bosque Enano Nublado de Macuira. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración (E).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)
9:00	116	22.8	22.9	0.46	0.237±0.001	1.176
10:00	253	25.0	25.0	0.66	0.202±0.004	1.446
11:00	464	27.7	29.1	1.05	0.142±0.014	1.600
12:00	358	28.2	26.4	0.96	0.111±0.004	1.176
13:00	305	26.6	27.6	1.11	0.128±0.002	1.527
14:00	305	25.7	26.6	1.03	0.106±0.002	1.173
15:00	274	26.6	25.9	0.9	0.111±0.004	1.088
16:00	147	24.0	24.4	0.81	0.149±0.009	1.313
17:00	21	23.0	22.4	0.18	0.234±0.001	0.467

TABLA N° 8 *Euphorbia cotinifolia* (22-06-84) Bosque Enano Nublado de Macuira. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración (E).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DVP (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)
9:00	84	23.6	22.9	0.20	0.596±0.055	1.322
10:00	126	24.0	22.9	0.34	0.534±0.019	2.042
11:00	189	23.6	22.9	0.31	0.475±0.023	1.650
12:00	94	23.6	23.4	0.43	0.561±0.045	2.616
13:00	179	24.2	22.9	0.25	0.482±0.000	1.386
14:00	200	23.6	22.9	0.37	0.414±0.031	1.696
15:00	253	-	-	-	-	-
16:00	63	22.5	22.1	0.21	0.666±0.143	1.508
17:00	21	22.0	21.1	0.25	0.513±0.000	1.447

TABLA N° 9 *Guapira fragrans* (24-06-84) Bosque Enano Nublado de Macuira. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración (E).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)
11:00	267	22,5	22,4	0.25	0.963±0.175	2.665
12:00	214	22.3	22,6	0.32	0.718±0.195	2.446
13:00	149	21.8	21.9	0.22	0.551±0.017	1.331
14:00	128	21.3	21.4	0.22	0.635±0.03E	1.487
15:00	75	21.3	21.1	0.12	1.111±0.176	1.469

TABLA N° 10 *Guapira fragrans* (25-06-84) Bosque Enano Nublado de Macuira. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)
8:00	221	23.3	23.1	0.31	0.388±0.013	1.298
9:00	210	24.9	23.9	0.51	0.304±0.047	1.698
10:00	163	25.9	25.1	0.81	0.382±0.075	2.799
11:00	464	28.1	26.8	0.97	0.206±0.004	2.191
12:00	390	28.9	26.1	0.67	0.194±0.023	1.459
13:00	495	29.8	27.6	1.17	0.111±0.014	1.431
14:00	537	31.8	30.1	1.29	0.155±0.001	2.211
15:00	327	29.1	26.4	0.54	0.188±0.002	1.148
16:00	63	24.2	23.1	0.11	0.229±0.012	0.292
17:00	31	22.5	21.9	0.01	0.407±0.019	0.072

TABLA N° 11 *Guapira fragrans* (05-07-84) Bosque Enano Nublado de Macuira. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)
10:00	232	24.5	23.6	0.27	0.284±0.024	0.845
11:00	316	24.5	23.6	0.24	0.352±0.052	0.933
12:00	284	24.5	23.4	0.32	0.381±0.041	1.375
13:00	337	25.7	24.9	0.54	0.253±0.037	1.488
14:00	232	24.0	23.1	0.29	0.334±0.037	1.070
15:00	63	22.3	21.9	0.15	0.601±0.005	0.996
16:00	63	22.0	21.4	0.17	0.563±0.003	1.056

TABLA N° 12 *Guapira fragrans* (05-07-84) Bosque Enano Nublado de Macuira. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración (E).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)
9:00	116	22.8	22.6	0.41	0.031±0.051	1.378
10:00	253	25.0	23.9	0.46	0.453±0.029	2.308
11:00	464	27.7	25.1	0.21	0.253±0.054	0.657
12:00	358	25.9	26.1	1.07	0.135±0.004	1.578
13:00	305	28.1	25.1	0.37	0.207±0.015	0.895
14:00	305	25.7	26.4	0.99	0.146±0.000	1.568
15:00	274	26.6	25.6	0.84	0.175±0.010	1.609
16:00	147	24.0	24.4	0.81	0.230±0.000	2.022
17:00	21	23.0	21.9	0.10	0.261±0.002	0.305



TABLA N° 13 *Maytenus* sp. (18-06-84) Bosque Enano Nublado de Macuira. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)
8:00	116	21.9	21.9	0.42	0.162±0.000	0.733
9:00	126	22.9	23.4	0.50	0.198±0.001	1.073
10:00	200	23.9	23.1	0.33	0.187±0.004	0.689
11:00	337	24.9	25.4	0.69	0.172±0.012	1.278
12:00	295	26.6	26.6	0.90	0.135±0.05	1.317
13:00	253	27.1	26.6	0.82	0.111±0.003	1.000
14:00	337	26.8	27.6	0.94	0.097±0.005	0.982
15:00	116	24.4	24.4	0.61	0.131±0.004	0.861

TABLA N° 14 *Myrsine guianense* (20-06-84) Bosque Enano Nublado de Macuira. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)
7:00	31	21.0	21.4	0.16	0.285±0.010	0.486
8:00	94	23.0	22.6	0.27	0.190±0.002	0.559
9:00	242	24.2	23.9	0.63	0.163±0.005	1.126
10:00	464	25.4	24.9	0.87	0.188±0.055	1.787
11:00	516	26.6	24.9	0.64	0.153±0.003	1.080
12:00	316	26.1	23.6	0.34	0.178±0.017	0.697
13:00	137	26.4	24.4	0.44	0.228±0.019	1.104
14:00	147	24.9	23.4	0.48	0.255±0.052	1.365
15:00	116	24.0	22.6	0.47	0.164±0.001	0.856
16:00	63	24.0	22.6	0.20	0.254±0.022	0.594
17:00	21	22.3	21.6	0.16	0.278±0.004	0.486

TABLA N° 15 *Mirsiné guianense* (22-06-84) Bosque Enano Nublado de Macuira. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)
9:00	84	23.6	22.9	0.20	0.629±0.029	1.395
10:00	126	24.0	23.1	0.38	0.612±0.038	2.554
11:00	189	23.6	23.1	0.35	0.555±0.011	2.117
12:00	94	23.6	23.1	0.38	0.586±0.017	2.424
13:00	179	24.2	22.9	0.25	0.530±0.048	1.523
14:00	200	23.6	22.9	0.37	0.480±0.036	1.969
15:00	253	-	-	-	-	-
16:00	63	22.5	21.9	0.17	0.531±0.044	1.028
17:00	21	22.0	21.1	0.25	0.570±0.009	1.607

TABLA N° 16 *Mirsiné guianense* (24-06-84) Bosque Enano Nublado de Macuira. Curso diario radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)
10:00	256	22.0	21.9	0.25	0.594±0.021	1.593
11:00	267	22.5	21.4	0.09	0.736±0.072	0.830
12:00	214	22.3	21.9	0.20	0.755±0.110	1.690
13:00	149	21.8	21.4	0.14	0.578±0.009	0.928
14:00	128	21.3	20.9	0.14	0.686±0.000	1.067
15:00	75	21.3	21.1	0.12	0.896±0.000	1.184

TABLA No 17 *Myrsine guianense* (05-07-84) Bosque Enano Nublado de Macuira. Curso diario  
 de radiación global, (RAD); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferen-  
 cias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración,  
 (E).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (mmol/m <sup>2</sup> /s)
10:00	-	24.5	23.6	0.27	0.290±0.024	0.864
11:00	-	24.5	23.5	0.20	0.391±0.026	0.897
12:00	-	24.5	23.1	0.27	0.299±0.000	0.922
13:00	-	25.7	25.4	0.63	0.231±0.011	1.587
14:00	-	24.0	23.9	0.43	0.362±0.000	1.677
15:00	-	22.3	21.9	0.15	0.611±0.005	1.013
16:00	-	22.0	21.4	0.17	0.647±0.000	1.212

TABLA N° 18 *Capparis* sp (1) (29-06-84) Bosque Seco Caducifolio de Macuira. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta), Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración (E)

HORA	RAD (W m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)
8:00	137	26.2	24.9	0.29	0.176±0.026	0.549
9:00	116	26.5	24.9	0.44	0.166±0.005	0.790
10:00	168	26.6	26.4	0.86	0.206±0.035	1.840
11:00	210	27.1	27.3	1.18	0.156±0.011	1.903
12:00	221	28.4	28.1	1.05	0.111±0.004	1.205
13:00	274	29.4	27.8	0.94	0.151±0.005	1.497
14:00	221	27.7	27.1	0.98	0.122±0.005	1.249
15:00	94	26.6	26.1	0.38	0.136±0.002	0.546
16:00	116	27.7	25.9	0.66	0.146±0.002	1.024
17:00	52	25.7	25.6	0.73	0.148±0.001	1.130
18:00	10	25.0	24.6	0.43	0.192±0.001	0.860

TABLA N° 19 *Capparis* sp (2) (29-06-84). Bosque Seco Caducifolio de Macuira. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta), Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E)

HORA	RAD ( /m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)
8:00	137	26.2	24.9	0.29	0.231±0.027	0.723
9:00	116	26.5	24.9	0.44	0.203±0.056	0.968
10:00	168	26.6	27.1	1.00	0.143±0.001	1.483
11:00	210	27.1	27.8	1.29	0.155±0.006	2.065
12:00	221	28.4	29.1	1.27	0.151±0.022	1.979
13:00	274	29.4	28.8	1.16	0.112±0.000	1.354
14:00	221	27.7	27.1	0.98	0.137±0.000	1.397
15:00	94	26.6	26.4	0.44	0.147±0.007	0.677
16:00	116	27.7	25.6	0.60	0.152±0.001	0.970
17:00	52	25.7	25.4	0.69	0.248±0.079	1.798
18:00	10	25.0	24.9	0.48	0.185±0.003	0.932

TABLA N° 20 *Capparis verrucosa* (30-06-84) Bosque Seco Caducifolio de Macuira. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta), Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración (E).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)
9:00	116	25.7	24.5	0.30	0.417±0.123	1.339
10:00	105	27.1	25.4	0.62	0.419±0.107	2.760
11:00	73	27.7	26.6	0.54	0.310±0.026	1.781
12:00	211	28.1	27.6	0.87	0.232±0.008	2.107
13:00	126	27.1	26.8	0.83	0.185±0.005	1.594
14:00	158	29.1	26.6	0.74	0.251±0.014	1.977
15:00	211	27.4	27.3	0.49	0.165±0.005	0.831
16:00	73	26.1	26.1	0.34	0.179±0.008	0.622
17:00	42	25.4	24.9	0.42	0.234±0.022	1.030
18:00	10	24.2	24.1	0.07	0.312±0.000	0.236

TABLA N° 21 *Hymenaea courbaril* (03-07-84) Bosque Seco Caducifolio de Macuira. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta), Temperatura foliar, (Tf), Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)
8:00	200	26.1	25.1	0.34	0.250±0.012	0.917
9:00	295	27.9	26.1	0.59	0.199±0.006	1.260
10:00	253	27.1	25.9	0.29	0.188±0.006	0.556
11:00	548	27.9	26.6	0.77	0.122±0.013	0.990
12:00	358	28.4	28.6	1.27	0.163±0.002	2.146
13:00	242	28.4	27.8	1.10	0.167±0.010	1.903
14:00	168	26.4	26.6	1.0	0.163±0.004	1.684
15:00	105	27.9	26.1	0.67	0.167±0.001	1.190
16:00	137	26.1	26.1	0.54	0.209±0.001	1.165

TABLA N° 22 *Hymenaea courbaril* (06-07-84) Bosque Seco Caducifolio de Macuira. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta), Temperatura foliar, (Tf), Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)
8:00	221	26.1	25.4	0.57	0.421±0.041	2.507
9:00	221	29.1	26.4	0.30	0.247±0.247	0.832
10:00	443	31.0	28.3	0.74	0.290±0.035	2.311
11:00	210	27.9	26.1	0.52	0.215±0.110	1.194
12:00	474	31.0	28.1	0.83	0.184±0.022	1.634
13:00	495	30.8	29.8	1.34	0.190±0.036	1.659
14:00	495	31.3	29.1	1.18	0.145±0.009	1.814
15:00	495	30.3	28.6	0.97	0.136±0.003	1.390
16:00	232	30.8	27.1	0.38	0.140±0.021	0.614

TABLA N° 23 *Hymenaea courbaril* (07-07-84) Bosque Seco Caducifolio de Macuira. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)
8:00	116	26.4	25.6	0.39	0.542±0.009	2.335
9:00	263	27.7	25.6	0.46	0.327±0.020	1.693
10:00	337	29.6	26.6	0.45	0.223±0.011	1.169
11:00	242	30.8	27.6	0.49	0.200±0.020	1.143
12:00	348	28.4	27.8	0.94	0.230±0.010	2.374
13:00	221	29.4	29.3	1.11	0.232±0.012	2.823
14:00	253	30.8	27.6	0.67	0.212±0.029	1.613
15:00	295	29.1	29.8	1.28	0.171±0.027	2.372
16:00	210	29.1	26.6	0.34	0.235±0.064	0.928
17:00	116	26.6	25.9	0.62	0.279±0.009	1.899
18:00	10	25.7	25.1	0.15	0.269±0.002	0.499

TABLA N° 24 *Lonchocarpus sp* (04-07-84) Bosque Seco Caducifolio de Macuíra. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta), Temperatura foliar, (Tf), Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E)

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)
8:00	200	27.9	25.6	0.27	0.255±0.015	0.784
9:00	305	28.9	26.4	0.41	0.238±0.021	1.075
10:00	337	30.8	26.8	0.15	0.242±0.037	0.479
11:00	327	30.3	28.3	0.99	0.177±0.163	1.847
12:00	411	31.8	28.8	0.85	0.135±0.015	1.234
13:00	168	29.1	28.8	1.13	0.168±0.003	1.901
14:00	232	30.0	28.1	0.91	0.124±0.014	1.190
15:00	105	28.4	27.1	0.83	0.133±0.009	1.164
16:00	73	28.1	26.6	0.51	0.133±0.008	0.729
17:00	31	25.9	25.6	0.50	0.156±0.002	0.821
18:00	10	25.4	24.9	0.16	0.271±0.001	0.472

TABLA N° 25 *Morisonia americana* (01-07-84) Bosque Seco Caducifolio de Macuíra. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta), Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E)

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)
8:00	284	24.2	25.1	0.29	0.225±0.001	0.645
9:00	295	26.9	27.1	0.18	0.152±0.012	0.284
10:00	147	26.6	26.4	0.93	0.171±0.012	1.645
11:00	179	26.6	27.1	1.07	0.111±0.003	1.222
12:00	211	26.6	29.1	1.65	0.138±0.003	2.327
13:00	168	27.1	29.8	1.81	0.124±0.008	2.309
14:00	126	27.1	27.3	1.25	0.115±0.003	1.497
15:00	126	27.7	28.1	1.30	0.128±0.002	1.130
16:00	73	26.4	26.8	1.07	0.096±0.001	1.090
17:00	42	25.4	25.6	0.33	0.150±0.000	0.508

TABLA N° 26 *Prosopis* sp. (06-07-84) Bosque Seco Caducifolio de Macuira. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E)

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)
8:00	221	26.1	25.4	0.57	0.331±0.006	1.972
9:00	221	29.1	27.1	0.44	0.319±0.023	1.527
10:00	443	31.0	27.8	0.63	0.297±0.023	2.045
11:00	210	27.9	27.1	0.72	0.201±0.009	1.528
12:00	474	31.0	28.6	0.94	0.195±0.021	1.947
13:00	495	30.8	28.8	1.11	0.138±0.004	1.617
14:00	495	31.3	29.6	1.30	0.133±0.002	1.905
15:00	495	30.3	28.1	0.86	0.136±0.004	1.261
16:00	232	30.8	27.6	0.49	0.144±0.016	0.781

TABLA N° 27 *Prosopis* sp. (07-07-84) Bosque Seco Caducifolio de Macuira. Curso diario radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)
8:00	116	26.4	26.6	0.59	0.453±0.030	2.749
9:00	263	27.7	26.8	0.69	0.259±0.034	1.890
10:00	337	29.6	27.6	0.66	0.193±0.032	1.362
11:00	242	30.8	28.8	0.75	0.226±0.006	1.823
12:00	348	28.4	28.3	1.05	0.183±0.017	2.003
13:00	221	29.4	27.6	0.73	0.190±0.003	1.482
14:00	253	30.8	28.3	0.82	0.240±0.029	1.105
15:00	295	29.1	27.6	0.78	0.188±0.012	1.558
16:00	210	29.1	26.6	0.34	0.218±0.005	0.822
17:00	116	26.6	25.9	0.62	0.266±0.007	1.702
18:00	10	25.7	24.9	0.11	0.267±0.005	0.327



TABLA N° 28 *Trichilia havanensis* (02-07-84) Bosque Seco Caducifolio de Macuira. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta), Temperatura foliar, (Tf) Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E)

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (mol/m <sup>2</sup> /s)
8:00	284	26.6	25.6	0.63	0.285±0.014	2.893
9:00	147	27.4	25.6	0.65	0.295±0.008	2.034
10:00	242	29.1	25.9	0.60	0.323±0.006	2.098
11:00	327	30.3	27.1	0.56	0.230±0.012	1.410
12:00	263	29.1	27.6	1.02	0.148±0.035	1.599
13:00	168	29.4	27.1	0.79	0.180±0.015	1.519
14:00	400	29.4	28.1	1.09	0.160±0.008	1.823
15:00	116	27.7	26.8	0.84	0.143±0.012	1.265
16:00	94	27.4	26.4	0.77	0.240±0.031	1.946
17:00	31	25.7	25.1	0.47	0.244±0.017	1.216

TABLA N° 29 *Sapium aucuparium* (30-06-84) Bosque Seco Caducifolio de Macuira. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta), Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	g (mol/m <sup>2</sup> s)	E (mol/m <sup>2</sup> /s)
9:00	116	25.7	26.6	0.70	0.306±0.042	2.206
10:00	105	27.1	27.1	0.96	0.247±0.003	2.458
11:00	73	27.7	27.8	0.79	0.278±0.003	2.289
12:00	211	28.1	27.8	0.91	0.213±0.008	2.033
13:00	126	27.1	26.4	0.75	0.250±0.046	1.952
14:00	158	29.1	27.8	0.99	0.191±0.011	1.983
15:00	211	27.4	27.1	0.44	0.262±0.015	1.216
16:00	73	26.1	26.1	0.34	0.209±0.023	0.727
17:00	42	25.4	24.9	0.42	0.234±0.022	1.030

TABLA N° 30 *Actinostemon concolor* (29-10-84). Bosque Enano Nublado de Santa Ana. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E); Potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ); Potencial de turgor ( $\Psi_t$ ).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	K (mol/m <sup>2</sup> s)	E ( $\mu$ mol/m <sup>2</sup> /s)	Bar	
							$\Psi_f$	$\Psi_t$
10:00	117	20.0	21.5	0.33	0.196 $\pm$ 0.035	0.686	- 95	15
12:00	259	20.3	21.6	0.39	0.142 $\pm$ 0.022	0.581	- 96	13
13:00	242	21.9	21.3	0.13	0.170 $\pm$ 0.003	0.244	- 99	14
14:00	137	23.4	22.7	0.54	0.108 $\pm$ 0.005	0.636	- 16	10
15:00	70	21.9	22.4	0.69	0.082 $\pm$ 0.002	0.617	- 1 25	11
16:00	36	23.5	21.9	0.19	0.127 $\pm$ 0.006	0.285	- .89	13
17:00	36	19.9	19.4	0.31	0.121 $\pm$ 0.004	0.413	- 63	15
18:00	5	18.8	19.4	0.18	0.221 $\pm$ 0.002	0.420	- 6.	14

TABLA N° 31 *Ardisia cuneata* (31-10-84). Bosque Enano Nublado de Santa Ana. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E); Potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ); Potencial de turgor ( $\Psi_t$ ).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	K (mol/m <sup>2</sup> s)	E ( $\mu$ mol/m <sup>2</sup> /s)	Bar	
							$\Psi_f$	$\Psi_t$
11:00	333	20.9	24.1	1.04	0.198 $\pm$ 0.011	2.188	- 1 65	10
12:00	525	21.3	22.6	0.70	0.160 $\pm$ 0.009	1.198	- 1 70	10
13:00	617	23.7	25.6	1.21	0.098 $\pm$ 0.004	1.273	- 2 03	07
14:00	618	22.4	26.4	1.34	0.094 $\pm$ 0.008	1.338	- 1 88	08
15:00	117	21.5	25.1	1.20	0.115 $\pm$ 0.006	1.471	- 2 02	07
16:00	366	20.5	21.1	0.35	0.152 $\pm$ 0.010	1.575	- 1 38	13
17:	158	19.1	19.6	0.16	0.202 $\pm$ 0.004	0.337	- 1 23	14

TABLA N° 32 *Ardisia cuneata* (31-10-84). Bosque Enano Nublado de Santa Ana. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E); Potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ); Potencial de turgor ( $\Psi_t$ ).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	K (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)	Bar	
							$\Psi_f$	$\Psi_t$
10:00	511	21.8	23.6	0.65	0.210±0.015	1.451	- 27	12
10:00	621	22.0	23.6	0.81	0.227±0.000	1.966	- 33	12
12:00	642	23.0	22.6	0.56	0.183±0.006	1.118	- 1 35	06
13:00	662	22.0	21.7	0.61	0.198±0.076	1.311	- 1 48	05
14:00	300	22.3	23.1	0.75	0.122±0.006	0.984	- 1 48	05
15:00	247	20.7	22.7	0.60	0.187±0.016	1.200	- 1 30	06
16:00	160	20.3	20.2	0.27	0.210±0.006	0.615	- 85	09

TABLA N° 33 *Ardisia cuneata* (30-10-84). Bosque Enano Nublado de Santa Ana. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E); Potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ); Potencial de turgor ( $\Psi_t$ ).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	K (mol/m <sup>2</sup> s)	E (μmol/m <sup>2</sup> /s)	Bar	
							$\Psi_f$	$\Psi_t$
10:00	511	21.8	24.1	0.74	0.202±0.027	1.576	- 08	09
11:00	621	22.0	27.1	1.48	0.141±0.031	2.208	- 1 50	05
12:00	642	23.0	26.6	1.29	0.120±0.009	1.658	- 1 38	05
13:00	662	22.0	25.9	1.35	0.125±0.008	1.796	- 1 90	02
14:00	300	22.4	23.6	0.82	0.088±0.001	0.778	- 1 85	03
15:00	247	20.7	21.6	0.43	0.144±0.003	0.659	- 1 88	02
16:00	160	20.3	20.8	0.36	0.220±0.016	0.845	- 93	08

TABLA N° 34 *Clusia mayor* (31-10-84). Bosque Enano Nublado de Santa Ana. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E); Potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ); Potencial de turgor ( $\Psi_t$ ).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	K (mol/m <sup>2</sup> s)	E ( $\mu$ mol/m <sup>2</sup> /s)	$\Psi_f$ (Bar)
11:00	333	20.8	22.4	0.76	0.136 $\pm$ 0.023	1.114	- 1 16
12:00	525	21.3	22.9	0.75	0.115 $\pm$ 0.007	0.922	- 1 30
13:00	617	23.7	27.3	1.55	0.087 $\pm$ 0.002	1.453	- 1 45
14:00	618	22.4	29.6	2.04	0.081 $\pm$ 0.011	1.765	- 1 57
15:00	117	21.5	26.4	1.45	0.088 $\pm$ 0.010	1.364	- 1 39
16:00	366	20.5	22.6	0.59	0.130 $\pm$ 0.005	0.815	- 1 08
17:00	458	19.1	19.6	0.16	0.221 $\pm$ 0.002	0.368	- 1 02

TABLA N° 35 *Coccoloba coronata* (30-10-84). Bosque Enano Nublado de Santa Ana. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E); Potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ); Potencial de turgor ( $\Psi_t$ ).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	K (mol/m <sup>2</sup> s)	E ( $\mu$ mol/m <sup>2</sup> /s)	$\Psi_f$	$\Psi_p$
10:00	511	20.8	21.9	0.32	0.340 $\pm$ 0.015	1.136	- 82	15
11:00	621	21.8	23.9	0.70	0.172 $\pm$ 0.003	1.277	- 1 23	13
12:00	642	22.0	25.1	1.08	0.147 $\pm$ 0.013	1.686	- 1 65	11
13:00	662	23.0	25.6	1.10	0.135 $\pm$ 0.005	1.578	- 1 58	11
14:00	300	22.0	25.8	1.33	0.130 $\pm$ 0.002	1.843	- 1 28	13
15:00	247	22.4	26.6	1.38	0.180 $\pm$ 0.005	2.650	- 1 58	11
16:00	160	20.7	21.1	0.35	0.152 $\pm$ 0.02	0.575	- 88	15
17:00	147	20.3	20.1	0.25	0.200 $\pm$ 0.005	0.556	- 85	15

TABLA N° 36 *Coccoloba swartzii* (29-10-84). Bosque Enano Nublado de Santa Ana. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor por hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E); Potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ); Potencial de turgor ( $\Psi_t$ ).

HORA	RAD ( $W/m^2$ )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	K ( $mol/m^2 s$ )	E ( $mol/m^2/s$ )	Bar	
							$\Psi_f$	$\Psi_p$
10:00	117	20.6	21.4	0.31	0.177±0.003	0.592	- 78	18
12:00	259	20.3	20.1	0.16	0.153±0.034	0.267	- 10	18
13:00	242	21.9	22.1	0.25	0.160±0.015	0.437	- 90	17
14:00	137	23.4	23.4	0.66	0.108±0.010	0.769	- 1 70	13
15:00	70	21.9	21.6	0.56	0.104±0.005	0.642	- 1 42	16
16:00	36	23.5	21.4	0.12	0.103±0.003	0.147	- 1 16	18
17:00	36	29.9	20.1	0.41	0.146±0.002	0.647	- 77	20
18:00	5	19.8	18.7	0.08	0.168±0.009	0.153	85	20

TABLA N° 37 *Guapira opposita* (29-10-84). Bosque Enano Nublado de Santa Ana. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta), Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor por hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E); Potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ); Potencial de turgor ( $\Psi_t$ ).

HORA	RAD ( $W/m^2$ )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	K ( $mol/m^2 s$ )	E ( $mol/m^2/s$ )	Bar	
							$\Psi_f$	$\Psi_p$
10:00	117	20.6	20.9	0.24	0.169±0.012	0.431	- 1 01	11
12:00	259	20.3	21.4	0.35	0.141±0.008	0.531	- 1 01	11
13:00	242	21.9	25.4	0.83	0.141±0.010	0.229	- 1 25	09
14:00	137	23.4	24.2	0.80	0.108±0.001	0.925	- 1 70	05
15:00	70	21.9	23.1	0.81	0.108±0.004	0.936	- 73	05
16:00	36	23.5	21.9	0.19	0.096±0.002	0.216	- 1 59	06
17:00	36	10.9	19.4	0.31	0.119±0.006	0.403	- 1 20	10

TABLA N° 36 *Coccoloba swartzii* (29-10-84). Bosque Enano Nublado de Santa Ana. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor por hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E); Potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ); Potencial de turgor ( $\Psi_p$ ).

HORA	RAD ( $W/m^2$ )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	K ( $mol/m^2 s$ )	E ( $mol/m^2/s$ )	Bar	
							$\Psi_f$	$\Psi_p$
10:00	117	20.6	21.4	0.31	0.177+0.003	0.592	- 78	18
12:00	259	20.3	20.1	0.16	0.153+0.034	0.267	- 10	18
13:00	242	21.9	22.1	0.25	0.160+0.015	0.437	90	17
14:00	137	23.4	23.4	0.66	0.108+0.010	0.769	- 1 70	13
15:00	70	21.9	21.6	0.56	0.104+0.005	0.642	- 1 42	16
16:00	36	23.5	21.4	0.12	0.103+0.003	0.147	- 1 16	18
17:00	36	29.9	20.1	0.41	0.146+0.002	0.647	- 77	20
18:00	5	19.8	18.7	0.08	0.168+0.009	0.153	85	20

TABLA N° 37 *Guapira opposita* (29-10-84). Bosque Enano Nublado de Santa Ana. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor por hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E); Potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ); Potencial de turgor ( $\Psi_t$ ).

HORA	RAD ( $W/m^2$ )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	K ( $mol/m^2 s$ )	E ( $mol/m^2/s$ )	Bar	
							$\Psi_f$	$\Psi_p$
10:00	117	20.6	20.9	0.24	0.169+0.012	0.431	- 1 01	.11
12:00	259	20.3	21.4	0.35	0.141+0.008	0.531	- 1 01	.11
13:00	242	21.9	25.4	0.83	0.141+0.010	0.229	- 1 25	09
14:00	137	23.4	24.2	0.80	0.108+0.001	0.925	- 1 70	05
15:00	70	21.9	23.1	0.81	0.108+0.004	0.936	- 73	05
16:00	36	23.5	21.9	0.19	0.096+0.002	0.216	- 1 59	06
17:00	36	10.9	19.4	0.31	0.119+0.006	0.403	- 1 20	10

TABLA N° 38 *Mycia splendens* (31-10-84). Bosque Enano Nublado de Santa Ana. Curso diario de radiación global, (Rad); Temperatura del aire, (Ta); Temperatura foliar, (Tf); Diferencias de presión de vapor hoja-aire, (DPV); Conductancia estomática, (g); Transpiración, (E); Potencial hídrico foliar (Wf); Potencial de turgor (Wt).

HORA	RAD (W/m <sup>2</sup> )	Ta (°C)	Tf (°C)	DPV (KPa)	K (mol/m <sup>2</sup> s)	E (mol/m <sup>2</sup> /s)	Bar Wf	Wp
11:00	333	20.9	26.7	1.54	0.133±0.022	2.166	-1 2.	07
12:00	525	21.3	24.9	1.10	0.159±0.005	2.864	-1 25	06
13:00	617	23.7	26.1	1.31	0.147±0.003	2.062	-1 45	05
14:00	618	22.4	26.7	1.40	0.142±0.004	2.121	-1 38	05
15:00	117	21.5	22.6	0.76	0.135±0.007	1.129	-1 36	06
16:00	366	20.5	21.5	0.41	0.137±0.003	0.606	96	08
17:00	158	19.1	19.9	0.30	0.223±0.001	0.468	72	10

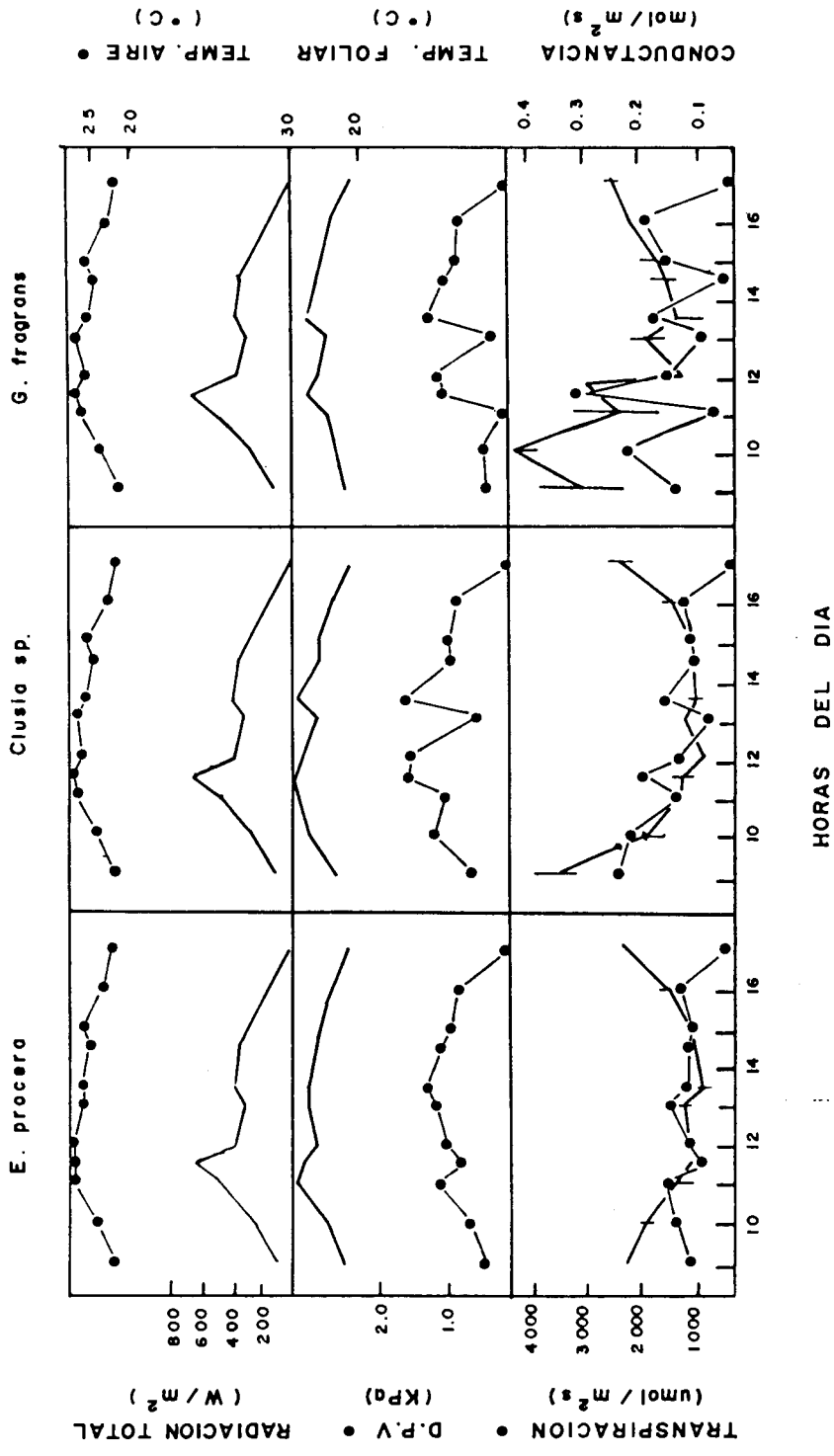


Figura 1. Curso diario de variables microclimáticas y de repuestas fisiológicas en *E. procera*, *Clusia sp.* y *G. fragrans* en el Bosque Enano Nublado de la Serranía de Macuira (26/06/84). Las barras verticales representan  $\pm 1$  error típico.



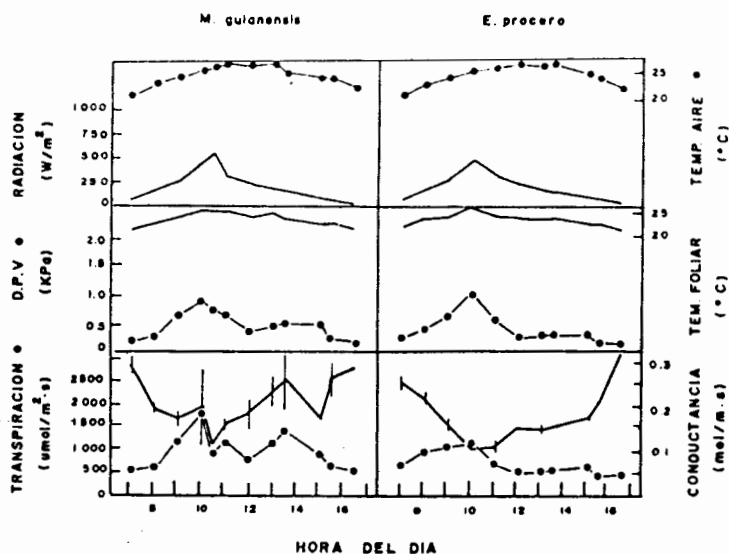


Figura 2. Curso diario de variables microclimáticas y de repuestas fisiológicas en *M. guianensis* y *E. procera* en el Bosque Enano Nublado de la Serranía de Macuira (20/06/84). Las barras verticales representan  $\pm$  error típico.

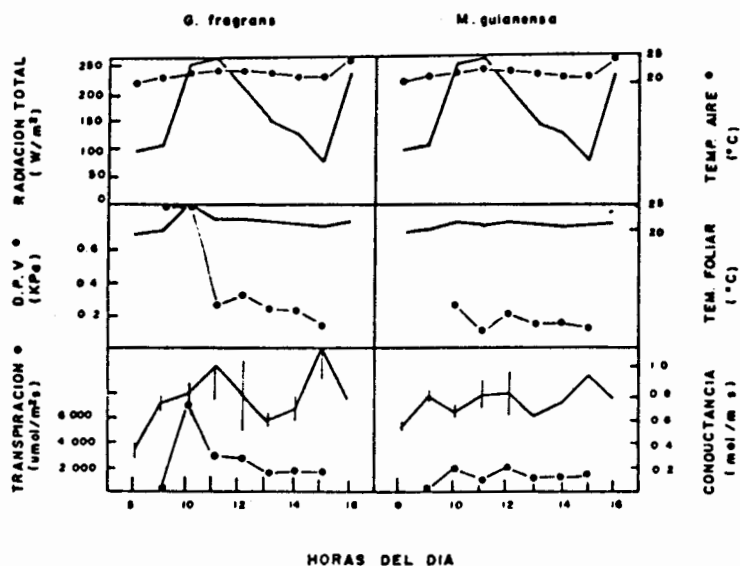


Figura 3. Curso diario de variables microclimáticas y de repuestas fisiológicas en *G. fragrans* y *M. guianensis* en el Bosque Enano Nublado de la Serranía de Macuira (24/06/84). Las barras verticales representan  $\pm$  el error típico.

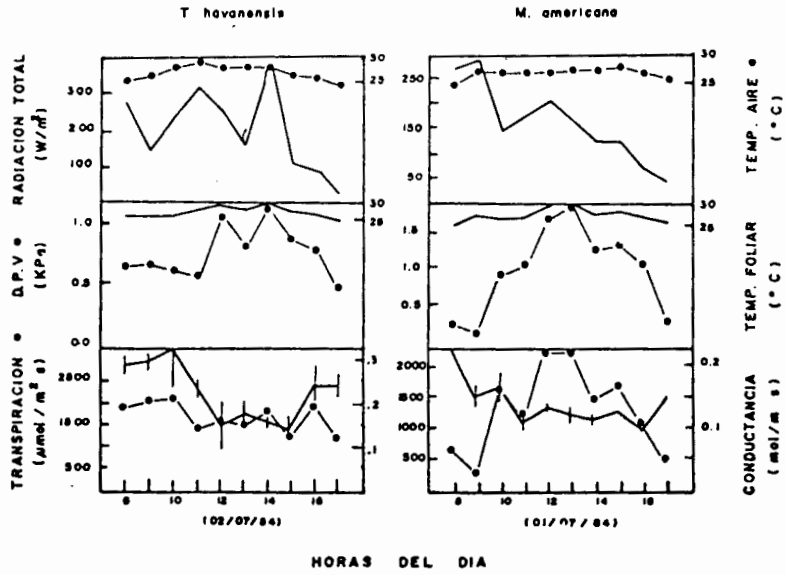


Figura 4. Curso diario de variables microclimaticas y de repuestas fisiologicas en *T. havanensis* y *M. americana* en el Bosque Seco Caducifolio de la Serrania de Macuira. Las barras verticales representan  $\pm 1$  error tipico (02/07/84).

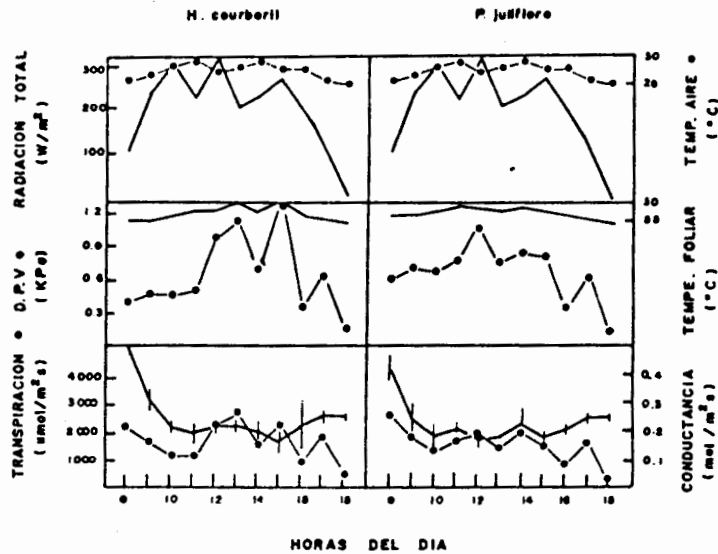


Figura 5. Curso diario de variables microclimaticas y de repuestas fisiologicas en *H. courbaril* y *P. juliflora* en el Bosque Seco caducifolio de la Serrania de Macuira (07/07/84). Las barras verticales representan  $\pm$  error tipico.

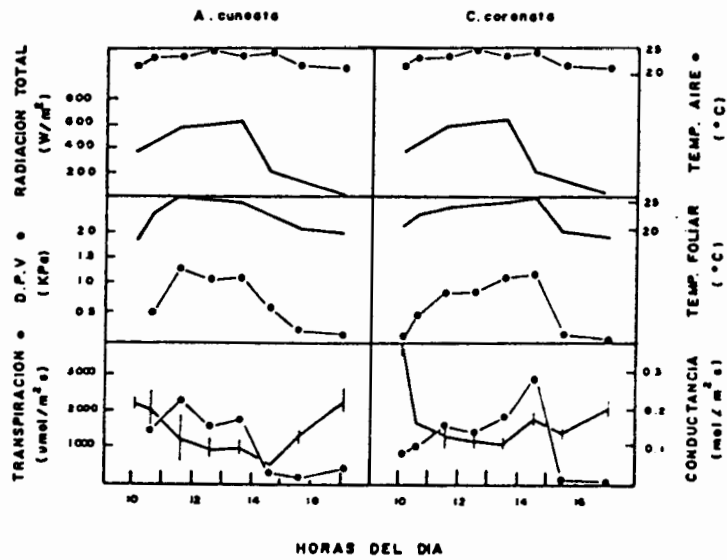


Figura 6. Curso diario de variables microclimáticas y de repuestas fisiológicas en *A. cuneata* y *C. coronata* en el Bosque Enano Nublado del Cerro Santa Ana (30/10/84). Las barras verticales representan  $\pm 1$  error típico.

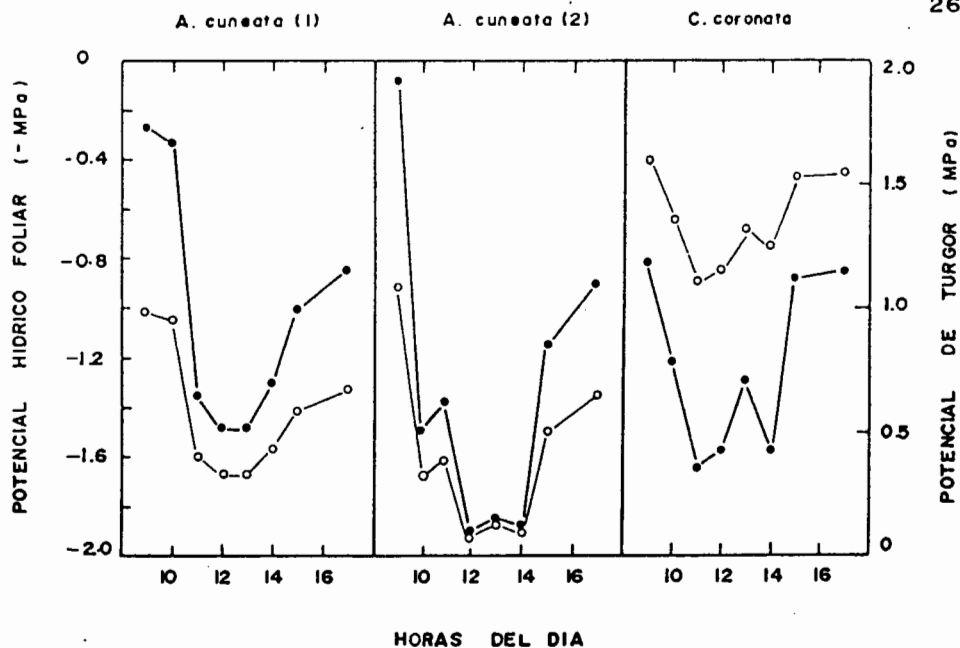


Figura 7. Curso diario de potencial hidrico foliar (●), y potencial de turgor (○) calculado de las curvas presion-volumen, en *A. cuneata* bajo condiciones de sombra (1) y sol (2) y en *C. coronata*. Bosque Enano Nublado de Santa Ana (30/10/84).

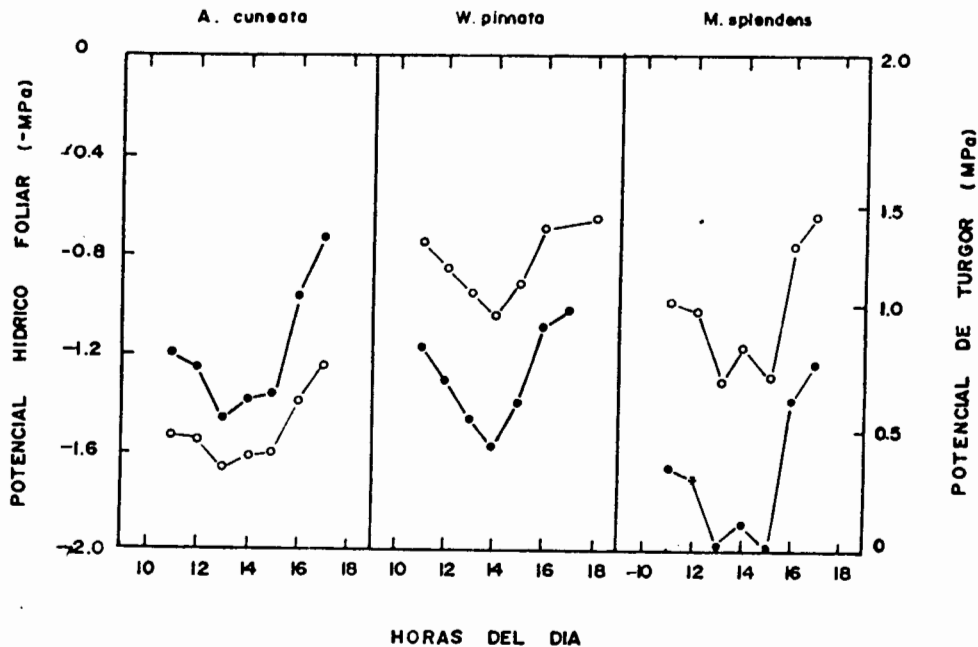


Figura 8. Curso diario de potencial hidrico foliar (●) y potencial de turgor (○), calculado de las curvas presion-volumen, en *A. cuneata*, *W. pinnata* y *M. splendens*. Bosque Enano Nublado de Santa Ana (31/10/84).

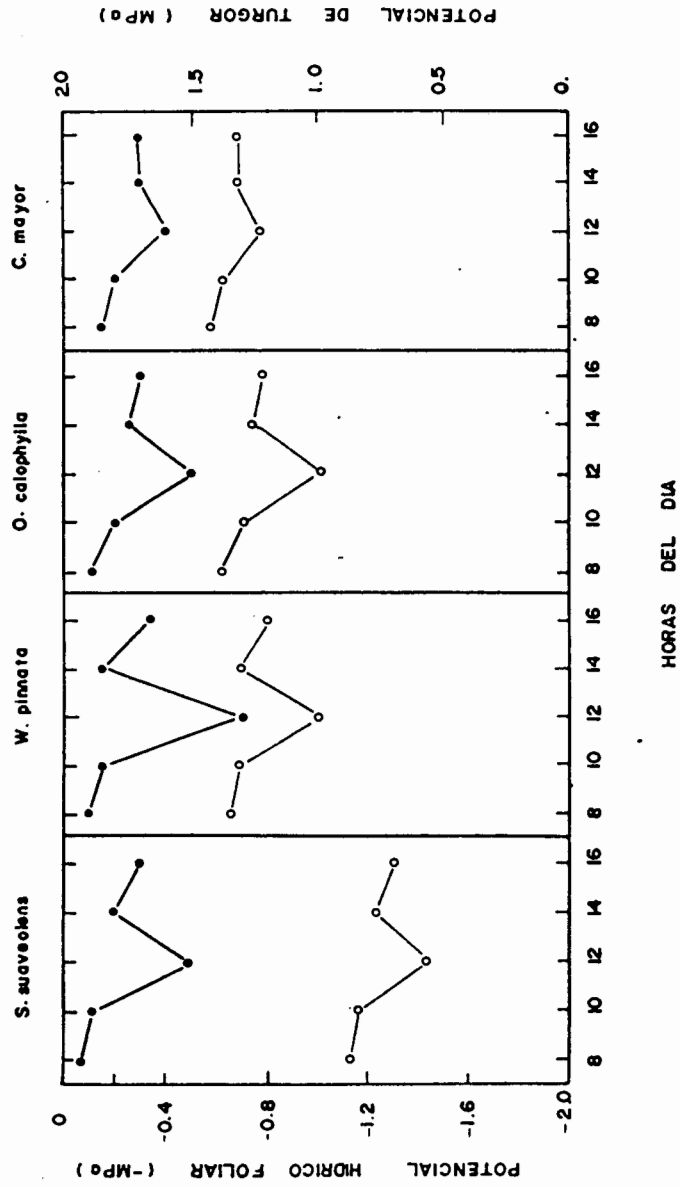


Figura 9 . Curso diario de potencial hidrico foliar (●), y potencial de turgor (○) calculado de las curvas presion-volumen en *S. suaveolens*, *W. pinnata*, *O. calophylla* y *C. mayor*. Bosque Enano Nublado del Zumbador (3/8/85).

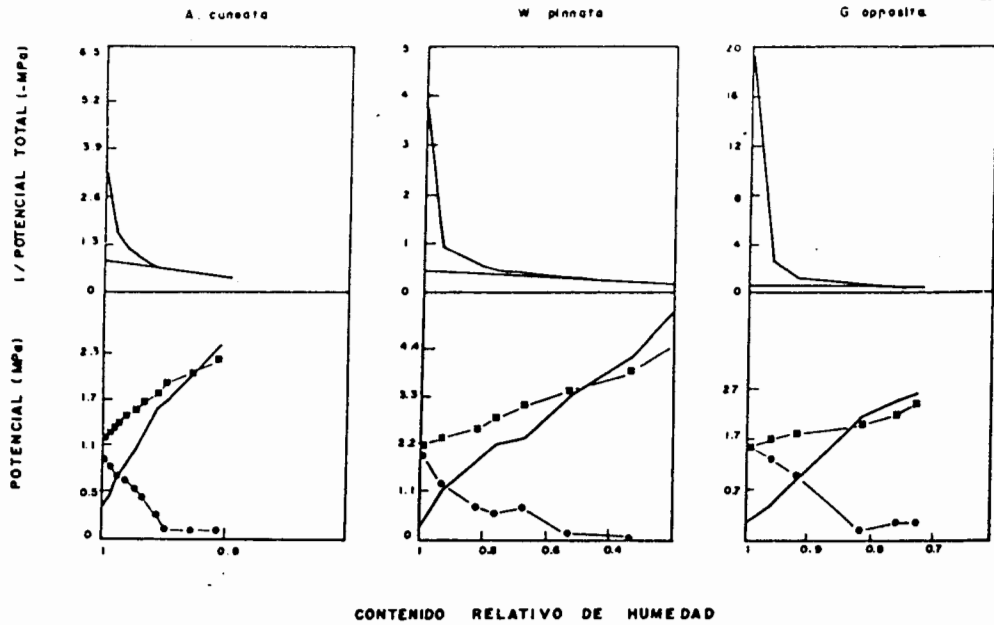


Figura 10. Curva típica de presión-volumen y diagrama de Hoffer de *A. cuneata*, *W. pinnata* y *G. opposita*. Bosque Enano Nublado de Santa Ana. Potencial osmótico (■), potencial de turgor (●). La línea continua en el diagrama representa el potencial foliar total.

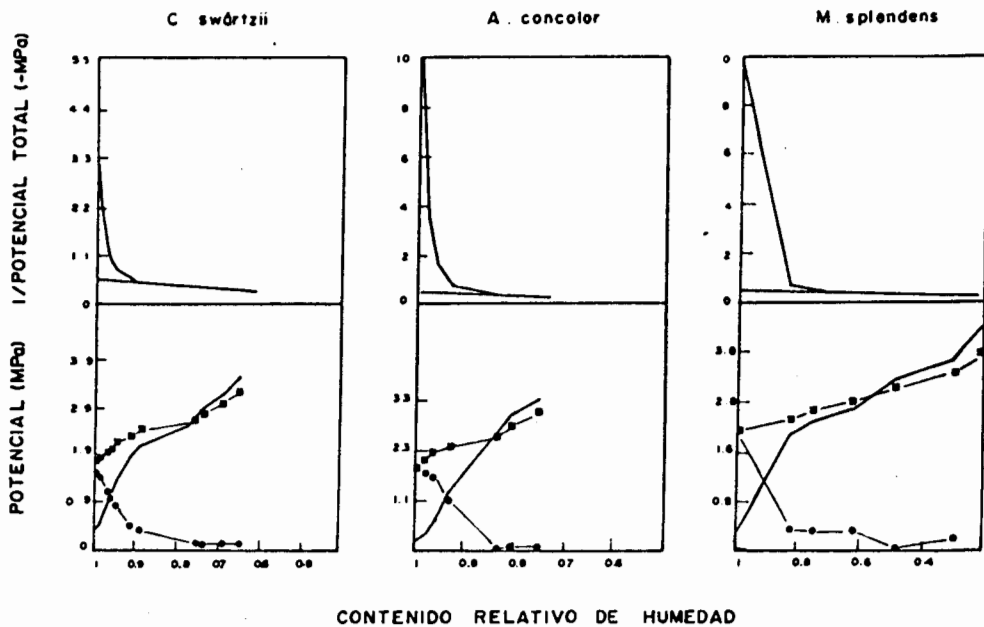
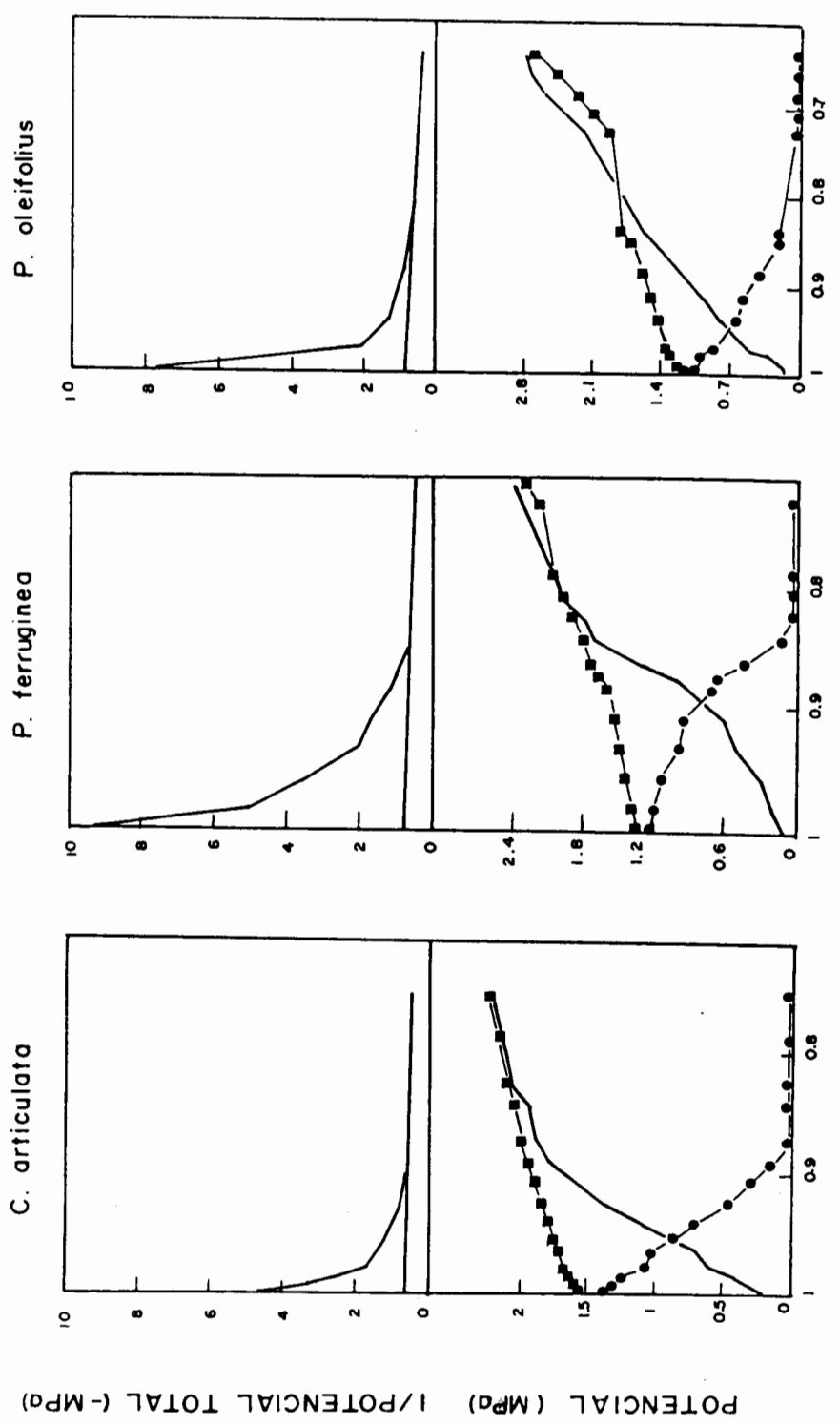


Figura 11. Curva típica de presión-volumen y diagrama de Hoffer de *C. swartzii*, *A. concolor* y *M. splendens*. Bosque Enano Nublado de Santa Ana. Potencial osmótico (■), potencial de turgor (●). La línea continua en el diagrama representa el potencial foliar.



CONTENIDO RELATIVO DE HUMEDAD

Figura 12 . Curva tipica de presion-volumen y diagrama de Hofferler de *C. articulata*, *P. ferruginea* y *P. oleifolius*. Bosque Enano Nublado del Zumbador. Potencial osmótico (●), potencial de turgor (■). La linea continua en el diagrama representa el potencial foliar total.

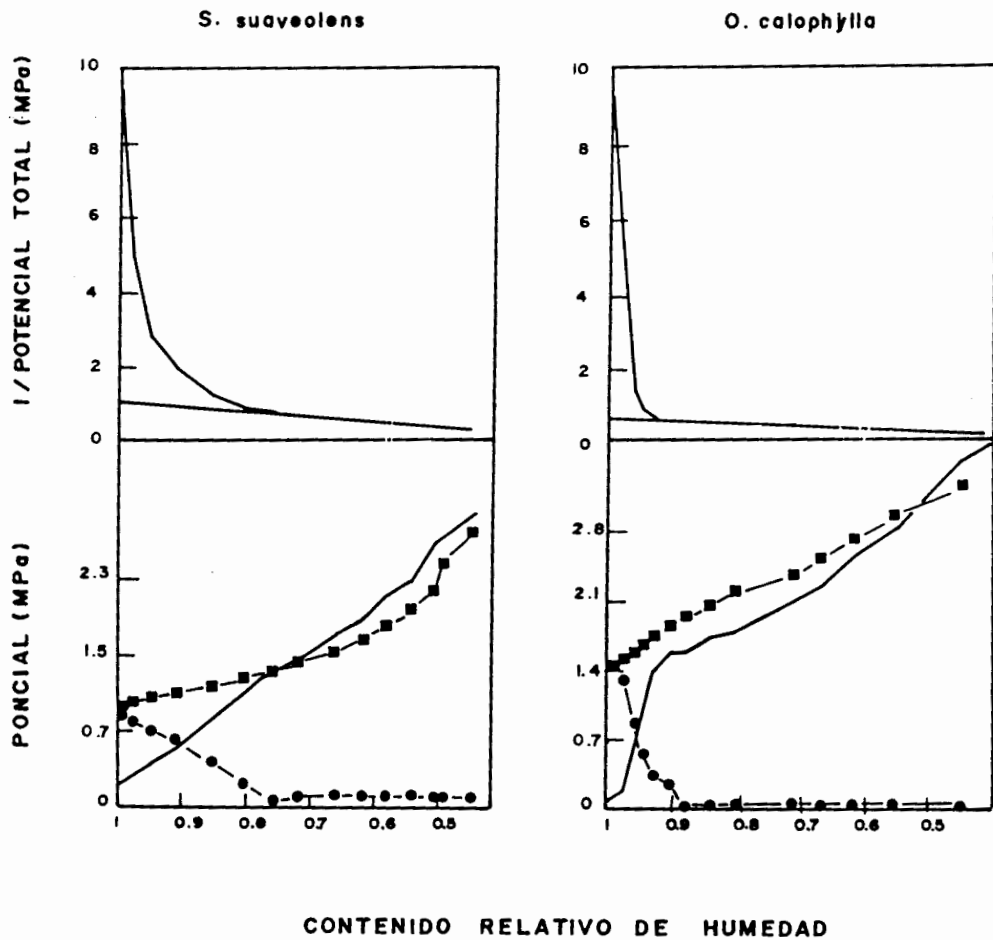
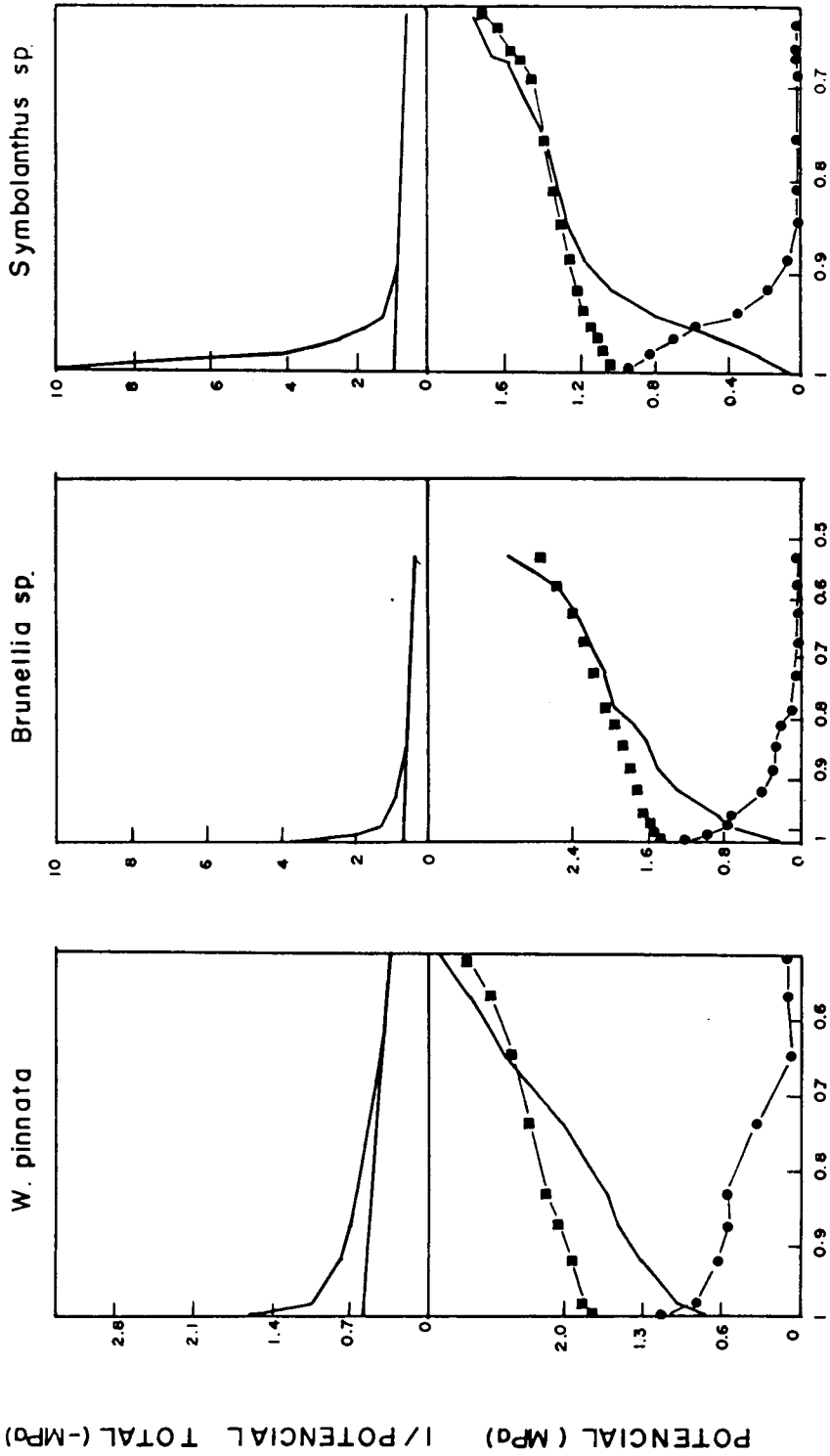


Figura 13. Curva típica de presión-volumen y diagrama de Hoffler de *S. suaveolens* y *O. calophylla*. Bosque Enano Nublado de Santa Ana. Potencial osmótico (■), potencial de turgor (●). La línea continua en el diagrama representa el potencial foliar total.





CONTENIDO RELATIVO DE HUMEDAD

Figura 14. Curva típica de presión-volumen y diagrama de Hoffer de *W. pinnata*, *Brunellia sp.* y *Symbolanthus sp.* Bosque Epiano Nublado del Zumbador. Potencial osmótico (■), potencial de turgor (●). La línea continua en el diagrama representa el potencial foliar total.

APENDICE F

TABLA N° 1. Características de las mallas usadas en los colectores de neblina (neblinómetros).

NOMBRE COMERCIAL: Malla plástica para invernadero (Venezuela)

	MALLA NEBLINOMETRO	MALLA CONTROL
Material	plástico	plástico
Color	verde	verde
Plástico/área	36 %	37 %
Tamaño hueco	1.6 mm <sup>2</sup>	30 mm <sup>2</sup>
# huecos/área	40/cm <sup>2</sup>	2.1/cm <sup>2</sup>

TABLA N° 2. Cálculo del índice de área foliar para laderas de barlovento y sotavento del Bosque Enano Nublado de Macuira. (IAF) índice de área foliar. (ab) abundancia relativa de las especies en las cuadrículas (Sugden, 1976). ( $\bar{X}$ ) IAF media por cuadrícula.

---

BARLOVENTO

ESPECIES	CUADRICULA 1		CUADRICULA 2	
	IAF	ab	IAF	ab
G. fragrans	1.47	0.49 = 0.72	1.47	x0.49 = 0.72
E. procera	2.93	0.11 = 0.32	2.93	x0.02 = 0.06
R. guianensis	6.99	0.40 = 2.79	6.99	x0.76 = 5.31
$\bar{X}$		= 3.83 m <sup>2</sup> /m <sup>2</sup>		= 6.09 m <sup>2</sup> /m <sup>2</sup>

SOTAVENTO

ESPECIES	CUADRICULA 10		CUADRICULA 11	
	IAF	ab	IAF	ab
G. fragrans	1.47	x0.74 = 1.08	1.47	x0.83 = 1.22
E. procera	2.93	x0.26 = 0.76	2.93	x0.17 = 0.50
$\bar{X}$		1.85		1.72

---

**TABLA N° 3.** Precipitación e intercepción mensual de neblina en los Bosques Enanos Nublados de Macuira, Santa Ana y Copey. Para Macuira se dá la precipitación en el Bosque Seco Espinoso (BSE) a 85 msnm y en el BEN a 650 msnm. La intercepción de neblina está en mm y como porcentaje del agua mensual.

MESES	MACUIRA			SANTA ANA			COPEY			
	BSE	BOSQUE ENANO NUBLADO			INTERCEP.		INTERCEP.		INTERCEP.	
	LLUVIA (mm)	LLUVIA (mm)	INTERCEP. (%)	LLUVIA (mm)	INTERCEP. (%)	LLUVIA (mm)	INTERCEP. (%)	LLUVIA (mm)	INTERCEP. (%)	
E	31.9	77.5	89	133	136	481	53	481	187.6	27
F	6.2	44.2	93	133	156	803	53	803	249	23
M	11.7	50.7	90	110	200	248	64	248	268.9	52
A	35.0	77.5	82	100	300	278	75	278	168.1	37
M	2.0	43.4	61	160	140	306	48	306	196	39
J	6.3	32.9	81	26	266	248	91	248	135	35
J	0.6	26.2	90	26	266.6	277	91	277	118.9	29
A	1.3	33.9	86	180	365.0	291	66	291	187	39
S	38.7	106.7	67	225	375.0	189	62	189	171	48
O	328.3	158.5	75	146	107		42			
N	274.8	126.6	69	228	167		42			
D	70.1	74.9	83	173	183	570	42	570	322	36
	806.9	853.0		1.630		3.692				

TABLA N° 4. Balance hidrológico en el Bosque Enano Nublado de Macuira en días de alto y bajo déficit de presión de vapor (DPV). (RAD) radiación; (EVAP.) evaporación.

BAJO DPV	RAD. (W/m <sup>-2</sup> )	EVAP. (g/m <sup>2</sup> )	TRANSPIRACION		DESCARGA SUELO (g/m <sup>2</sup> )
			ESTOM. (g/m <sup>2</sup> )	FOLIAR (g/m <sup>2</sup> )	
22-06-84		1.700	3.727	2.925	
24-06-84	154	1.100	2.324	1.940	1.423
05-07-84	189	1.700	2.151	1.811	1.614
ALTO DPV					
20-06-84	180	3.600	2.472	2.225	-----
25-06-84	281	3.600	2.825	2.508	-----
26-06-84	272	3.600	2.664	2.368	-----

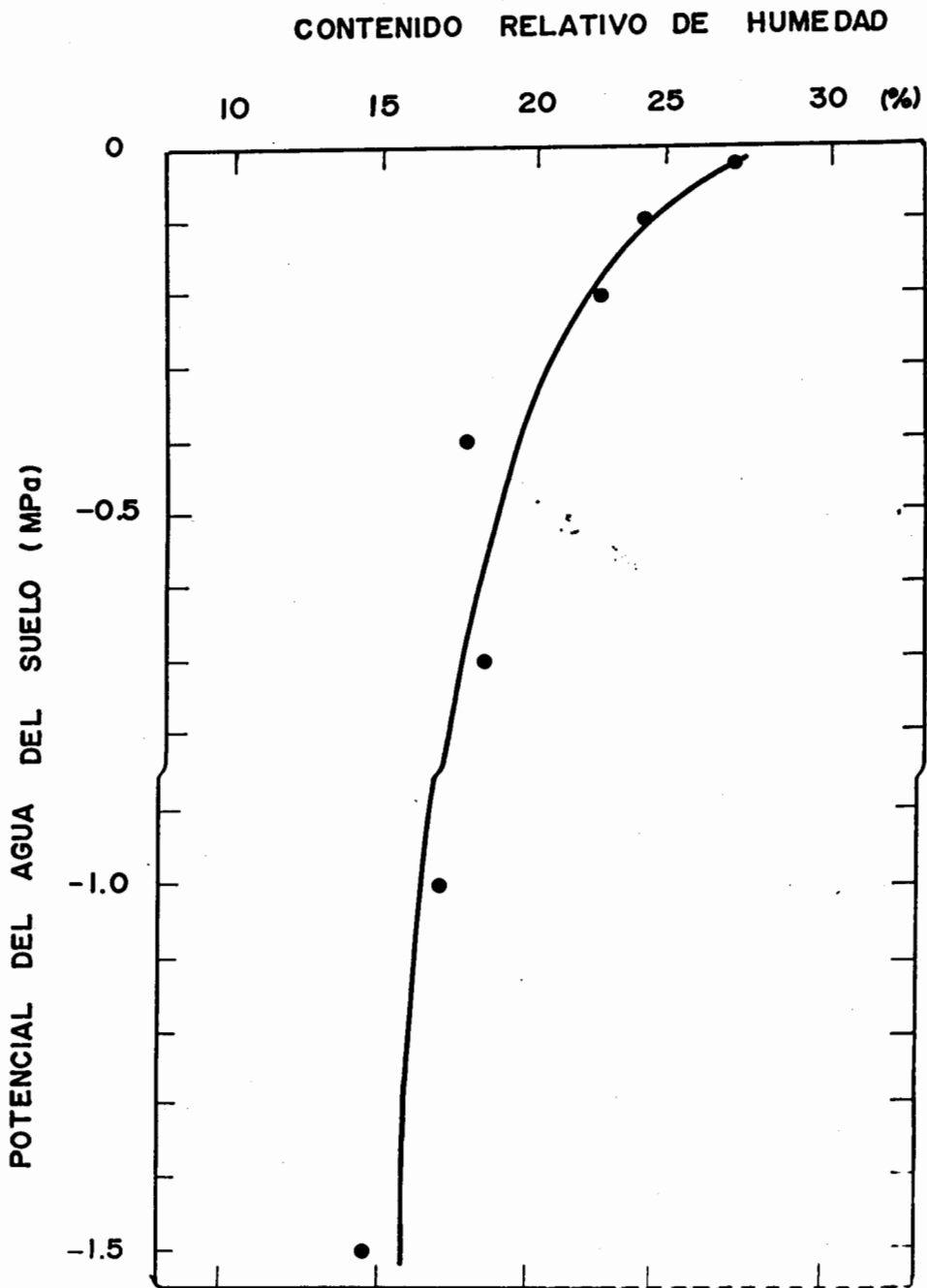


Figura 1 . Curva de pF del suelo del Bosque Enano Nublado de Macuira. Relacion entre el contenido relativo de humedad y el potencial del agua del suelo en el horizonte A. La linea continua representa la regresion exponencial entre estas dos variables ( $r = 0.96$ ,  $p = 0.01$ )