

PATRONES ESTRUCTURALES Y DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE POBLACIONES DE *BROSIMUM RUBESCENS* TAUB. EN RELACIÓN CON LA VARIABILIDAD FISIOGRAFICA EN LA RIBERA COLOMBIANA DEL RÍO AMAZONAS"

Por:

Pablo A. Palacios

Tesis presentada para optar por el grado de:

MAGÍSTER EN ESTUDIOS AMAZÓNICOS

Línea de investigación: Ecosistemas Biodiversidad y Conservación

MAESTRÍA EN ESTUDIOS AMAZÓNICOS
UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
SEDE LETICIA

Escrita bajo la dirección de:
Maria Argenis Bonilla PhD

Jurados
Alvaro Duque PhD
Liliana Rosero PhD

2005

CONTENIDO

Resumen	1
Capítulo I. Introducción.....	3
Objetivos.....	5
Marco teórico.....	5
La especie	12
El área de estudio.....	15
<i>Delimitación de los paisajes de la orilla colombiana del río Amazonas</i>	16
Capítulo II. Relieve y suelos de los pasiajes asociados a las poblaciones de <i>Brosimum rubescens</i> Taub.....	27
Introducción.....	27
Métodos	27
Resultados.....	32
Relieve.....	33
Gradiente de variación fisicoquímica en suelos	35
Discusión	45
Capítulo III. Aspectos de la Estructura poblacional y patrón espacial de distribución de <i>Brosimum rubescens</i> Taub. en las unidades de paisajes de la orilla colombiana del río amazonas	51
Introducción.....	51
Métodos	52
DESCRIPCIÓN Y ANÁLISIS DEL DESEMPEÑO ESTRUCTURAL	52
<i>Estructura de clases Diamétricas</i>	54
DESCRIPCIÓN Y ANALISIS DE LA ESTRUCTURA DEL PATRÓN DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL ..	55
Resultados.....	58
CARACTERIZACIÓN DE LA ESTRUCTURA POBLACIONAL.....	58
<i>Tamaño y Densidad Poblacional</i>	58
<i>Descripción de las poblaciones en función de las variables estimadas</i>	59
DESEMPEÑO ESTRUCTURAL	61
<i>Variación del comportamiento de las variables de Desempeño Estructural en las unidades de paisaje</i>	61
<i>Relación entre las variables de Desempeño Estructural</i>	64
<i>Modelos de relación entre DAP y altura Total</i>	65
ESTRUCTURA DEL PATRÓN DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL	69
Discusión	76
Capítulo IV. ¿Determinismo o Dispersión en el arreglo natural de las poblaciones de <i>Brosimum rubescens</i> Taub	84
Introducción.....	84
Escala Regional	85
ESCALA REGIONAL EN LAS UNIDADES DE TIERRA FIRME.....	86
Escala Local.....	92
Pautas para un manejo sostenible de las poblaciones de <i>B. rubescens</i>	93
Bibliografía consultada.....	96

Listado de figuras

Figura 1.1. Area de estudio	17
Figura 1.2. Variación mensual promedio de Temperatura en la ribera colombiana del río Amazonas	18
Figura 1.3. Variación mensual promedio de precipitación en la ribera colombiana del río Amazonas	18
Figura 1.4. Balance hídrico del sector de Leticia	19
Figura 1.5. Balance hídrico del sector de Amacayacu	19
Figura 1.6. Unidades geológicas de la ribera colombiana del río Amazonas.....	25
Figura 2.1. Transectos de reconocimiento en subpaisajes sin poblaciones de <i>B. rubescens</i>	28
Figura 2.2. Transectos de muestreo.....	29
Figura 2.3. Ordenación ACP de las muestras en un gradiente de variación en A.2.1.....	37
Figura 2.4. ACP biplot de variables fisicoquímicas de suelo y lugares de muestreo en A.2.1.	37
Figura 2.5. Ordenación ACP de los muestreos en dos gradientes de variación en P.1.1 ...	38
Figura 2.6. ACP biplot de variables fisicoquímicas de suelo y lugares de muestreo en P.1.1.	38
Figura 2.7. Ordenación ACP de muestreos en gradientes de dispersión de P.1.2.....	39
Figura 2.8. ACP biplot de variables fisicoquímicas de suelo y lugares de muestreo en P.1.2.	40
Figura 2.9. Ordenación ACP de los muestreos en dos gradientes de variación en P.1.3. ...	40
Figura 2.10. ACP biplot de variables fisicoquímicas de suelo y lugares de muestreo en P.1.3.	41
Figura 2.11. Ordenación ACP de los muestreos en un gradiente de variación en P.1.4.	41
Figura 2.12. ACP biplot de variables fisicoquímicas de suelo y lugares de muestreo en P.1.4.	42
Figura 2.13. Ordenación ACP de los muestreos en un gradiente de variación en C.1.1.....	42
Figura 2.14. ACP biplot de variables fisicoquímicas de suelo y lugares de muestreo en C.1.1	43
Figura 2.15. Análisis de Función Discriminante. Segregación de las unidades de muestreo.	44
Figura 3.1. Variables medidas en campo	53
Figura 3.2. Esquema de trazado de transecto.	55
Figura 3.3. Distribución de la densidad poblacional (Ind./Ha) de <i>Brosimum rubescens</i> por clase diamétrica por unidad de paisaje.	59
Figura 3.7. Estructura del patrón distribución espacial en la población de la Unidad A.2.1.	70
Figura 3.8. Estructura del patrón distribución espacial en la población de la Unidad P.1.1.	71
Figura 3.9. Estructura del patrón distribución espacial en la población de la Unidad P.1.2.	72
Figura 3.10. Estructura del patrón distribución espacial en la población de la Unidad P.13..	73
Figura 3.11. Estructura del patrón distribución espacial en la población de la Unidad P.14.	74

Figura 3.12. Patrón de distribución espacial de individuos <i>Brosimum rubescens</i> . Agrupados en bloques de 100 m y por clases diamétricas.	75
Figura 4.1. Distribución de pendientes y clases diamétricas en los dos primeros ejes varianza.....	90
Figura 4.2. Análisis de Correspondencia Canónica	91

Listado de tablas

Tabla 1.1. Sinopsis de las unidades de paisaje de la Ribera Colombiana del río Amazonas	26
Tabla 2.1. Perímetro (N) de cada subpaisaje y longitud de la unidad de muestreo (n) con base en un 1,41% de error tolerable.	30
Tabla 2.2. Variables fisicoquímicas medidas	32
Tabla 2.3. Localización de las unidades de muestreo, % de tipo de relieve presente y variación de altura entre el punto más alto y bajo	34
Tabla 2.4. Nomenclatura de frecuencia de pendiente expresada en valores absolutos y porcentaje. Escala 1:10; n=500.	34
Tabla 2.5. Frecuencia de pendiente expresada en grado escala 1:10; n=500	36
Tabla 2.6. autovalores y varianzas de las funciones discriminantes canónicas	43
Tabla 2.7. Matriz de estructura de las funciones	44
Tabla 3.1. Clasificación y descripción de clases diamétricas usadas. Fuente Arango (2002)	54
Tabla 3.2. densidad poblacional por Ha de <i>Brosimum rubescens</i>	58
Tabla 3.4. Numero los individuos distribuidos por clases diamétricas en cada unidad de muestreo	61
Tabla 3.5. Coeficiente de correlación de Pearson (a) A.2.1. n=326, (b) P.1.1 n=32, (c) P.1.3 n=43, (d) P.1.4 n=7, (e) P.1.2 n=10	64
Tabla 4.1. Porcentaje de distribución e la población de <i>B. rubescens</i> con relación a la pendiente en las unidades de paisaje A.2.1, P.1.1, P.1.3, P.1.3, P.1.4	89
Tabla 4.2. Tabla de contingencia AFC	90

Listado de anexos

Anexo 2.1. Resumen descriptivo de relieve en A.2.1.....	108
Anexo 2.2. Resumen descriptivo de relieve P.1.1	108
Anexo 2.3. Resumen descriptivo de relieve P.1.3	109
Anexo 2.4. Resumen descriptivo de relieve C.1.1.....	110
Anexo 2.5. Resumen descriptivo de relieve P1.4.....	110
Anexo 2.6. Resumen descriptivo de relieve P.1.2.....	111
Anexo 2.7. Resultados físico-químicos de muestras del suelo.....	112

RESUMEN

Se estudian aspectos de estructura poblacional: densidad, patrón de distribución de clases diamétricas y patrón de distribución espacial de poblaciones de *Brosimum rubescens* Taub. existentes en las unidades de paisaje previamente establecidas que conforman un gradiente ambiental en la orilla colombiana del río Amazonas.

Con base en un reconocimiento previo de la zona de estudio se reconoció que paisajes contenían poblaciones de la especie, estableciéndose muestreos representativos basados en el tamaño y heterogeneidad de los paisajes cinco unidades muestreo de 15000 m² cada una. En ellas y sobre una longitud de 5000 m continuos por 3 m de ancho se tomaron aleatoriamente muestras desuelo y se cuantificó todos los individuos de la población para contestar las siguientes preguntas: ¿Cómo son las características edáficas, topográficas y en general las condiciones fisiográficas asociadas al mosaico de paisaje donde ocurren poblaciones de *Brosimum rubescens*? ¿Cómo es la estructura poblacional de *Brosimum rubescens* en los diferentes paisajes del área de estudio ¿Cuál su patrón espacial de distribución? ¿Podemos establecer correlaciones entre la estructura y distribución de las poblaciones de *Brosimum rubescens* y las características edáficas y topográficas de los paisajes?

Los resultados de las variables físicoquímicas de suelos muestras segregan las unidades ecosistémicas a nivel de Paisaje. Los paisajes de la Formación Pebas y El terciario superior Amazónico y las Terrazas recientes y subrecientes del plano de inundación del ríos Amazonas. Sin embargo, las características de los suelos no diferencian el subnivel de paisajes de las la Formación Pebas que se propuso como P.1.2 y P.14 .

Las poblaciones de *B. rubescens* presentan desempeños estructurales disímiles en las diferentes unidades que permiten no obstante, asociarlas a las unidades de paisaje, con-

formando los siguientes agrupaciones poblaciones: a) P.1.2 y P.14, b) P1.1 y P.13 y c)A.2.1. Estos desempeños agrupamientos se expresan de manera similar en tamaño, y densidad poblacional, y en los patrones de distribución de clases diamétricas y distribución espacial. El grupo a) puede explicarse como la misma población muestreada en dos lugares diferentes de la misma unidad de paisaje, dado que el análisis de suelo agrupa ambas unidades como una sola. En el grupo b), los suelos no explican el comportamiento similar entre las dos poblaciones. El grupo c) La población y al unidad es totalmente diferentes las anteriores.

a escala regional la inundación periódica o la presencia de suelos mal drenados es un factor determinista que inhibe el desarrollo de las poblaciones de *B. Rubescens*. La pendiente es un segundo factor determinista que controla el tamaño de las poblaciones de la especies. Por tanto la teoría determinista explica en parte el desempeño estructural de la *B. Rubescens*.

Aspectos como dispersión y dispersión de *B. rubescens* dentro las unidades de tierra firme pueden ser explicados por procesos probabilísticos. Sin embargo el tamaño de población observado no permite establecer explicaciones mas precisas.

A escala local el tamaño, la densidad el patrón de distribución de clases diamétricas y el patrón espacial de distribución, puede ser explicado en términos probabilísticos. Sin embargo los datos obtenidos no permiten hacer una mejor precisión al respecto.

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN

En la Amazonia colombiana han primado históricamente actividades económicas de tipo extractivista alrededor de ciertas especies vegetales y animales, sin reinversión regional de los excedentes económicos y con efectos de riesgo en la supervivencia de las poblaciones naturales objeto de la extracción. Estas dos connotaciones contribuyen con un paulatino empobrecimiento social y ecológico de la región (Domínguez 1994, Acosta *et. al.* 1997).

En la ribera colombiana del río Amazonas (sur del Trapecio Amazónico) se encuentra el mayor asentamiento humano del departamento del Amazonas, coincidente con el área de mayor grado de intervención y presión sobre el entorno natural y los recursos naturales del Departamento (Botero 1999) (Figura 1.1). Allí se fortalece una actividad económica fundamentada en la extracción de recursos naturales que adiciona valor agregado al producto final. La elaboración de productos artesanales involucra una variedad creciente de artículos, entre ellos, la producción de tallas de madera elaboradas con el duramen de una especie arbórea, *Brosimum rubescens* Taub. (Fajardo 1986). Personas de las comunidades indígenas Yagua, Cocama, Ticuna, Uitoto que habitan, sectores rurales y urbanos de Puerto Nariño y Leticia, trabajan de forma independiente o asociada para comercializar sus productos en el mercado local; algunos de ellos establecen relaciones de mercadeo a través de redes hacia el interior del país (Herrera 1992, Gorki 1996), convirtiéndose la elaboración de artesanías en una actividad productiva cada vez más importante dentro de los procesos económicos local y regional (Parcomun 1996). El oficio artesanal produce ingresos representativos para las familias de los artesanos siendo una actividad principal en su cotidianidad. (Peñuela-Salazar 2002). En el caso de las tallas de *Brosimum rubescens* la materia prima es obtenida en el bosque maduro, bien sea, en áreas de apertura de cultivos, en trochas de ca-

cería, o la adquieren de personas que comercializan piezas de esta madera.

El pigmento de tonalidades rojizas de la madera de *B. rubescens* hace que las tallas sea uno de los productos artesanales de mayor demanda, incrementándose de forma paulatina la presión sobre la especie. Los árboles elegidos para su aprovechamiento tradicionalmente han sido individuos muertos dado que la madera de *B. rubescens* puede permanecer largos períodos de tiempo en la intemperie sin que sea alterada por condiciones climáticas o actividad biológica (Acero 1979). No obstante, la tendencia en el incremento en la demanda por madera, hace que cualquier proceso de extractivismo resulte insostenible en el tiempo, en especial el efectuado sobre especies arbóreas con baja densidad de individuos aprovechables en el medio natural, lo que puede posiblemente dar lugar a una extinción local del recurso (Avery 1983). *B. rubescens* no es la excepción.

A pesar de la importancia que adquiere *B. rubescens* para la economía local y regional, el conocimiento actual de la especie está circunscrito a su taxonomía, sistemática (Berg 1972, Berg & Simonis 2000), al conocimiento de algunas propiedades físicas y químicas de la madera (Acero 1979, 1982; PRORADAM 1979; Frazão 1990; Iwakiri 1990; Correa & Bernal 1995) y al reconocimiento de aspectos descriptivos sobre usos y formas de manejo empleados por culturas indígenas (La Rotta 1989, Sánchez 1997, Peñuela-Salazar 2002). Desconocemos aspectos básicos sobre la biología de la especie: fenología, polinización, mecanismos de dispersión, enfermedades, ecología poblacional y oferta ambiental, ecosistemas específicos. Ámbitos de conocimiento esenciales para la búsqueda de formas de aprovechamiento sustentable de la especie que eviten procesos de extinción local y detrimento de los procesos económicos de las comunidades que comercializan productos elaborados a partir de la madera de *B. rubescens*.

Objetivos

El presente trabajo pretende obtener una línea base de conocimiento sobre algunos aspectos relacionados con la oferta ambiental de las poblaciones de *Brosimum rubescens* en el área de estudio, medida ésta, a través de la expresión del tamaño, densidad estructura y patrón de distribución espacial que adquiere las poblaciones de la especie en las diferentes unidades de paisaje o ecosistemas que conforma el espacio heterogéneo del área de estudio.

Objetivo general

Determinar la estructura y el patrón espacial de distribución de las poblaciones naturales de *Brosimum rubescens* Taub. en función de las características edáficas y de relieve de las unidades de paisaje fisiográfico en la ribera colombiana del río Amazonas.

Objetivos específicos

- Tipificar ambientalmente el área de estudio (fisiografía, suelos y relieve).
- Describir y analizar aspectos del desempeño estructural de las poblaciones de la especie.
- Describir y analizar sus patrones espaciales de distribución.
- Reconocer posibles relaciones entre estructura y patrones de distribución espacial de las poblaciones de *B. rubescens* y las características edáficas y de relieve de los paisajes en las que viven.

Marco teórico

Estructura poblacional

La Población Biológica es definida como un grupo de organismos o individuos de una misma especie que viven en un área y tiempo determinados, que potencialmente pueden reproducirse libremente durante su periodo de vida (Solomon 1977, Gotelli 1998, Krebs 1999, Akçakaya *et al.* 2000, Gibson, 2002).

Dansereau (1957, citado por Muller-Dombois & Ellenberg 1974) define la estructura vegetal como la organización espacial de individuos que forman tipos de asociaciones particulares, reconocibles por su apariencia o fisonomía sometidos a cambios graduales en el tiempo. Kershaw (1964, citado por Muller-Dombois & Ellenberg *op. cit.*) diferencia tres componentes en la estructura de la vegetación: a) “estructura vertical” o estratificación en estratos, b) “horizontal, distribución espacial” o patrones de dispersión de los individuos de poblaciones y comunidades (Solomon *op. cit.*) y c) “estructura cuantitativa”, referida a la densidad de poblaciones y comunidades. Shimwell (1972, citado por Muller-Dombois & Ellenberg *op. cit.*) adiciona un cuarto componente: “estructura en tiempo” refiriéndose al proceso de sucesión clímax.

En resumen Muller-Dombois & Ellenberg (*op. cit.*) consideran que la estructura poblacional hace referencia a: (a) densidad –número de individuos por unidad de área (Begon *et al.* 1986), (b) distribución (desempeño) de los individuos de acuerdo con su edad, tamaño, sexo, estado o cualquier otro carácter fenotípico, y (c) dispersión o patrones de distribución espacial (Solomon *op. cit.*, Begon *et al. op. cit.*, Mc Peek & Kalisz 1993, Dale 1999).

En una población vegetal las edades, el tamaño de los individuos y los patrones de dispersión se distribuyen de manera diferencial en el tiempo y en el espacio (Barbour *et al.* 1998).

Hutchings (1997) argumenta que: (a) la estructura poblacional es el resultado de procesos bióticos y abióticos entre sus miembros. (b) Estos procesos pueden haber actuado igualmente sobre los ancestros y claramente pueden afectar la estructura genética de la población. (c) La estructura espacial es un legado del arreglo espacial de los árboles parentales y sus interacciones que han ocurrido en el pasado. (d) La estructura de edades refleja igualmente oportunidades pasadas de reclutamiento y los riesgos de mortalidad a que cada

reclutamiento fue expuesto. Señala cuatro aspectos en la estructura de poblaciones de plantas: desempeño estructural, estructura por edad, estructura espacial, y estructura genética.

Desempeño Estructural (Performance structure)

El desempeño estructural es una expresión de las oportunidades de crecimiento alcanzado y exhibido por cada uno de los miembros de la población en el transcurso de su desarrollo. Se cualifica y cuantifica en términos de biomasa, tamaño (altura, altura, volumen, DAP), productividad, adaptabilidad o fitness (capacidad de un individuo para transmitir exitosamente sus genes a la siguiente generación) (Hutchings *op. cit.*). En la selva tropical de Guyana, Clark *et al.* (1998) han evidenciado una tasa baja de mortalidad en árboles (DAP >10 cm) entre 1 y 3 %. Por el contrario, en la estructura de plántulas una alta tasa de mortalidad es generalizada; causada principalmente por su sensibilidad a la variación en la disponibilidad de recursos, a la herbivoría y al ataque de patógenos mayor que en árboles adultos (Zagt 1997, Hutchings *op. cit.*, Clark *et al. op. cit.*).

Estructura por edades (age structure)

La estructura por edad (age structure) correlaciona cualquier aspecto del desempeño estructural con la edad (tiempo cronológico a partir de la germinación de la semilla, hasta la senescencia del árbol adulto); lo cual requiere monitoreo en intervalos de tiempo regulares, e involucra periodos de tiempos acordes con el ciclo de vida de la especie en estudio (Avery 1983, Akçakaya *et al. op. cit.*). Dado los tiempos prolongados del ciclo de vida y que la variación de muchos factores del desempeño estructural son más dependientes de la heterogeneidad del hábitat y de relaciones bióticas como competencia, herbivorismo y enfermedad, resulta poco práctico usar la estructura de edad para prever el comportamiento del desempeño estructural de las poblaciones de especies vegetales en la mayor parte de las especies arbóreas de bosque tropical (Hutchings *op. cit.*).

Estructura de clase (stage structure)

Por tanto, se prefiere establecer una “estructura de clase” (stage structure) o fases de crecimiento alcanzado por los individuos, v. gr. plántula, juvenil vegetativo, reproductivo, senescente, en las cuales una misma fase puede ser alcanzada por individuos de diferentes edades. La diferenciación de las fases se hace con base en variables del desempeño estructural, siendo las más usadas las que indican tamaño (v. gr. DAP, altura). (Hutchings *op. cit.*, Akçakaya *et al. op. cit.*). No obstante, la distribución de tallas en los individuos de una misma especie puede variar entre diferentes localidades en función de la composición de las especies de la comunidad, (relaciones interespecíficas) lo que a su vez es influenciado por la heterogeneidad del hábitat (Primack *et al.* 1985, Zagt & Werger 1997).

Demográficamente, en bosques amazónicos (Zagt & Werger *op. cit.*) las especies de una comunidad pueden optar por cuatro modelos para mantener sus respectivas poblaciones: (a) especies poco eficaces como competidoras y de baja frecuencia en la comunidad. Dadas las condiciones se trataría de especies raras, con altas posibilidades de desaparecer del lugar. Sin embargo, si la especie concentra sus semillas y plántulas en sitios específicos, podría mantener su frecuencia en algunos parches. Este mecanismo se considera típico de especies con bajo vigor. Las poblaciones con estas características mantienen muy baja su abundancia y su estructura poblacional, dominada por adultos (DAP>10cm), con una cantidad escasa y variable de juveniles y plántulas (altura <1m). (b) Poblaciones que presentan un predominio en cantidad de plántulas, seguidas por un reducido número de juveniles y finalmente un aumento en la abundancia de adultos, exhiben una distribución bimodal de estructura de clase. La frecuencia de una especie de este tipo se atribuye a una más baja presión de mortalidad sobre el estadio adulto en comparación con el estadio juvenil previo. (c) Poblaciones con distribución de clases de tamaño uniforme, generalmente corresponden

a especies altamente competitivas, poco abundantes a nivel de la comunidad, debido a que tienen cortos períodos de vida, con escasa supervivencia de plántulas y /o infrecuente reproducción.

(d) Poblaciones frecuentes en la comunidad y altamente competitivas, en las cuales existe un alto número de clases juveniles en relación con los individuos adultos y una reducción en el número de árboles de una clase de tamaño a la próxima, presentándose un flujo adecuado de regeneración hacia las clases de tamaño mayores con una estructura en forma de “J invertida” (Whitmore 1998). Este tipo de estructura poblacional es característico de especies primarias tolerantes a diferentes condiciones ambientales, las cuales mantienen una tasa de crecimiento de plántulas más o menos constante. La muerte de un individuo adulto es reemplazada en determinado momento por individuos de una clase de menor tamaño, manteniendo así en equilibrio la población (Foster & Hubbell 1990). Este comportamiento representa el ideal de una población estable y auto-sostenible (FAO 1981).

Densidad y patrón espacial de distribución

Las plantas no están distribuidas uniformemente en el espacio y en el tiempo. Diferencias en condiciones ambientales, relaciones entre individuos vecinos y la historia del lugar tienen influencia en aspectos de densidad y de dispersión (patrón de distribución espacial). Por ello, las especies muestran adaptaciones específicas a diferentes condiciones ecológicas, que se reflejan en densidades y distribución disímil, a lo largo de un gradiente ambiental (Wittaker 1978, Barbour *et al.* 1998).

Densidad es el número de individuos por unidad de área. (Barbour *et al. op. cit.*, Stiling 1999). Un mismo número de individuos en un área dada, puede presentar tres distintos patrones de dispersión o tipos de patrón de distribución espacial: (a) al azar, (b) agrupada, enjambre, parcheada o contagio (Remmert 1988) (c) y regular.

En un patrón al azar, la localización de una planta no tiene conexión alguna con la localización de otro individuo de la misma especie; su variación es igual a la media. En un patrón agregado, la presencia de un individuo sugiere que hay una elevada probabilidad de encontrar en un lugar cercano otro miembro de la misma especie; su variación es superior a la media; por ello se dice que este tipo de distribución es hipo-dispersa. Por último en un patrón regular, los miembros de una especie parecen repelerse entre sí, su variación es menor a la media; La probabilidad de encontrar un individuo próximo es más baja que la esperada para la distribución al azar o agregada, por ello se dice que esta distribución es “hiper-dispersa”.

La distribución poblacional puede variar en función de la distribución de clases de tamaño de la población, debido a que cada clase de tamaño presenta diferentes tasas de mortalidad y reclutamiento potenciales. Así, una población con distribución agregada por gran presencia de plántulas y juveniles, puede tener más tarde una distribución regular o al azar, cuando se examinen los individuos finalmente establecidos (Primack *et al.* 1985, Zagt 1997, Clark *et al.* 1998, 1999, Stiling 1999).

Influencia de condiciones abióticas sobre la estructura poblacional

El patrón espacial de distribución y la densidad de una población están directamente relacionados con la existencia de gradientes ambientales que contempla microhábitats únicos con condiciones óptimas requeridas para la germinación e implantación exitosa de fases progresivas de desarrollo de individuos de cualquier especie, de modo tal que aspectos de desempeño estructural, densidad y patrón espacial de distribución reflejan la localización de estos microhábitats. Se denota igualmente, tendencia hacia una mayor densidad cuando la heterogeneidad ambiental tiende a ser más homogénea (Hutchings *op. cit.*). El mismo autor plantea que la dependencia de factores ambientales locales son variables más determinantes en la definición de la estructura y dinámica de las poblaciones que su variabilidad genética.

La variabilidad topográfica amplía la variedad de microhábitats y promueve la distribución no azarosa de las especies y de sus respectivas poblaciones. A nivel local mantienen la complejidad y la diversidad de un ecosistema (Basnet 1992). Clark *et al.* (1998, 1999), sustentan que la diversidad arbórea alta en las selvas tropicales está directamente relacionada con el comportamiento de las poblaciones, al mantener distribuciones espaciales no azarasas dependientes con factores edáficos, que incluye tipo de suelos y posición topográfica de los individuos en relación con la pendiente. Un 49% de 235 especies arbóreas estudiadas, por Hubbell & Foster (1986 en Clark *et al.* 1998), expresaron patrones de distribución espaciales no azarosos, significativamente asociados ya sea con el tipo de suelo o con el grado de pendiente.

Las fluctuaciones generales de abundancia poblacional entre diferentes localidades son analizadas por Schmida & Wilson (1985, en Clark *et al.* op .cit), quienes proponen la explicación de “Efecto de masa”: En ambientes poco propicios para el desarrollo de determinadas poblaciones, los autores han observado que en ocasiones existe la presencia esporádica de individuos de especies poco aptas para estos ambientes. El mantenimiento de densidades en áreas no preferenciales se argumenta por altas tasas de dispersión, provenientes de hábitats adyacentes aptos para soportar una alta abundancia de la especie dispersora. Así mismo, cuando existe presión antrópica sobre determinada especie en lugares adyacentes a un sitio de muestreo no intervenido, la abundancia de la especie en el lugar sin intervención puede disminuir, debido a que no cuenta con la fuente de dispersión de semillas desde lugares periféricos.

Estudios sobre comunidades vegetales en la Amazonia colombiana que incluyen la presencia de *B. rubescens*, evidencian que tanto en la cuenca media del río Caquetá (Duijvenvoorden & Lips 1993, Sánchez 1997), como en la orilla colombiana del Amazonas (To-

rres 1998, Palacios 2001) la especie tiene una baja densidad poblacional de individuos adultos > 10 cm. y se distribuye a lo largo de un gradiente ambiental.

La especie

Brosimum rubescens es una especie neotropical, perteneciente a la familia Moraceae, del subgénero Brosimeae (Berg 1972, Berg & Simonis 2000, Gil 2002), ligada a usos y prácticas culturales de etnias en la Amazonia. (Güeti 2002, Negedeca 2002).

Tiene su centro de distribución en Amazonia. En Colombia sigue el curso de los valles del Magdalena, del Cauca y de la Costa Pacífica, penetrando a Mesoamérica por el Istmo de Panamá. Su límite norte se sitúa al sur de Costa Rica. (Berg, 1972, Berg & Simonis 2000). Duivenvoorden & Lips (1993) reportan la especie en bosques de zonas de tierra firme: en terrazas subcrecientes, y antiguas del cuaternario y en planicies disectadas terciarias, en suelos profundos, desde moderados a bien drenados en la cuenca media del río Caquetá. Sánchez (1997) reporta la presencia de la especie en terrazas bajas y altas de la llanura aluvial de río Caquetá; en terrazas de llanuras aluviales de ríos amazónicos; en planos de origen sedimentario del terciario y en mesas de arenisca de formas de roca dura. Palacios (2001) reporta la especie en la zona del sur del Trapecio Amazónico en terrazas subcrecientes y en el mosaico de paisajes formado por las superficies disectadas del terciario. La especie en el Neotrópico se distribuye en alturas comprendidas entre los 30 y 910 m.s.n.m. (M0 2002).

B. rubescens son árboles monoicos, con una altura entre 14 y 32 (40) m; con DAP entre 12 y 65 (78) cm; de fuste cónico; la base del tronco es generalmente cilíndrica en plántulas y plantas juveniles; a medida que la planta incrementa su altura y DAP (edad), genera bambas redondeadas. La elongación del tallo en plántulas sigue un modelo plagio-

trópico; esta tendencia se mantiene en plantas juveniles al desarrollar ramas plagiotrópicas hacia la parte inferior de la copa y ortotrópicas hacia la parte superior de la misma; Las ramas plagiotrópicas emergen del tronco con un ángulo menor de 90° sin embargo durante el alargamiento del tronco, la dirección de las ramas cambia a un ángulo próximo a los 180°. La copa en árboles adultos presenta una cobertura por lo general asimétrica; con un diámetro promedio de 11,5 m aunque puede variar entre 2,8 y 21 m; un volumen promedio de 1.001,15 m³ aunque puede variar entre 81,84 y 4.935,88 m³. La corteza muerta es marrón - rojiza, a menudo cubierta por líquenes que forman parches de tonalidades gris-verdoso, extendidos sobre la superficie de la corteza de árboles adultos. En plantas juveniles los parches son de color marrón verde y blanco que circundan el tronco. La corteza en individuos juveniles desprende en láminas delgadas, cuando el individuo alcanza un DAP entre los 10 y 60 cm aproximadamente, la corteza es cubierta por lenticelas horizontales. Al alcanzar un diámetro superior a los 90 cm de DAP y una altura mayor a 40 m, la corteza se hace papilosa. En árboles adultos, la corteza alcanza un grosor entre 0,7 -1.2 cm. Las lenticelas son inconspicuas en plántulas <1 cm de DAP. En la mayoría de individuos con DAP entre 1 y 4 cm, éstas son conspicuas. Alrededor de los 10 cm o más de DAP, el desprendimiento de escamas desaparece y la corteza adquiere su color rojizo –marrón típico, las lenticelas se disponen en forma horizontal y paralelas sobre el tronco, formando anillos muy juntos, adquiriendo de esta manera las características típicas reconocibles de individuos adultos. A medida que el individuo incrementa su diámetro y altura la lenticelas se hacen transversalmente oblongas, al alcanzar el individuo más de 60 cm de DAP, son ya de formas redondeadas, hemisféricas, las líneas de lenticelas han desaparecido; entonces la corteza toma una apariencia de glomérulo denso. La corteza viva es marrón crema, con fibras longitudinales irregulares, más oscuras, con exudado blanco, que brota al herir la corteza,

por puntos, en forma lenta, abundante, hasta cubrir toda el área afectada. La albura es de color crema-amarillento; en el estadio de plántula ocupa cerca de 95% del volumen del tallo; a medida que la planta crece en altura y diámetro su volumen se reduce. Cuando la planta tiene entre 15-20 cm, la albura es un 66% del total del tallo, el 32%, corresponde al volumen del duramen y la corteza es aproximadamente el 2% del volumen total; la médula es inconspicua. En árboles > 40 cm DAP la albura es el 26- 28%, el duramen es el 54 -57%, la médula es el 12-14% y la corteza es alrededor del 3-6%. La albura hacia la base del fuste de árboles adultos tiene una disposición asimétrica. El duramen mantiene su forma cilíndrica en toda la superficie del tronco. El aumento en el porcentaje del volumen de la médula en árboles viejos parece inducir a infestación de termitas que penetran al tronco por la parte basal de mismo dañando la médula. La infestación devora el tejido medular, ahuecando el tronco. Fustes de individuos muertos encontrados y examinados no muestran infestación alguna de termitas. Esto permite suponer que la infestación puede ocurrir solo en individuos muy viejos (> 75 cm de DAP). El duramen varía de tonalidades de rojo-rosado, rojo a vino-tinto oscuro. Las Hojas son simples, alternas, dísticas. En plántulas menores a 30 cm de longitud hay un crecimiento tipo helicoidal del tallo que confiere una forma espiralada a la disposición de las hojas; de cartáceas a subcoriáceas, de elípticas a oblongo-elípticas, (2) 2,8-11,7 (13) cm de longitud por (1) 1,2- 3,7 (6,5) cm de ancho. Haz glabra, envés esparcidamente pubescente a glabro, verde-amarillento. Nervadura central prominente en ambas caras, de pubérula a glabra por el envés, con 10 - 22 venas secundarias perpendiculares a la principal que se unen hacia la margen en arcos, venas terciarias y cuaternarias inconspicuas por la haz, insertas por el envés, conforman retículos. Ápice de acuminado a caudado, acumen, 0,3-0,8 cm; base aguda, usualmente desigual; pecíolo de 0,02-0,1 cm de longitud, usualmente acanalado; estípulas terminales, connadas, de glabras esparcida a pubescentes

entre 0.2-1.2-(2.5) cm de longitud. Inflorescencias en cabezuelas, verde-amarillentas, globosas-esferoides, axilares, 1 por axila, 0.6- 1.2 cm de diámetro, superficie cubierta por brácteas planas, peltadas, glabrescentes, pedicelo 1-2 cm de longitud, glabro. Flores masculinas y femeninas dispuestas indistintamente en la cabezuela; estambres café-rojizos, filamentos glabros, anteras con dehiscencia longitudinal; Estilo blanco, estigma bífido café rojizo. Infrutescencias sincárpicas, globosas a reniformes amarillas al madurar, de 0,5-2,2 cm de diámetro. Frutos compuestos de 1-3 semillas inmersas en un receptáculo carnoso 0,5-1,5 cm de diámetro de rojo a marrón, globosas, reniformes, piramidales. En cada infrutescencia sólo entre 1 y 3 ovarios son fecundados, engendrando semillas viables.

En Brasil, el periodo de floración de la especie se reporta a lo largo de todo el año, aunque con mayor incidencia entre noviembre y enero (Berg 1972). En la zona de Araracuara y el Trapecio Amazónico se ha observado árboles con flores y frutos en marzo y abril (Peñuela-Salazar 2002). Las observaciones muestran que en la ribera del río Amazonas la floración y fructificación parecer ser asincrónica.

El área de estudio

La ribera colombiana del río Amazonas, área del estudio, es el límite mas austral de Colombia; se extiende a lo largo de 116 km, abarcando una superficie con forma trapezoide, aproximada a los 2.798,64 Km², comprendida entre 70°38'48,83" longitud Oeste - 3°35'59,29" latitud Sur, 69°50'43,63" longitud Oeste - 3°50'25,85" latitud Sur, 69°54'59,94" longitud Oeste - 4°15'42,64" latitud Sur y 70°46'17,99" longitud Oeste - 3°51'44,15" latitud Sur. Corresponde a la región sur del "Trapecio Amazónico colombiano" (Figura 1.1). Esta pequeña porción de territorio selvático al igual que el resto de la cuenca amazónica es en realidad un gran mosaico de ecosistemas (Murça-Pires & Prance

1985, Prance 1987); mosaico que conforma hábitats yuxtapuestos especializados, causa y efecto de interrelaciones complejas entre factores ambientales, factores bióticos y entre estos últimos y los primeros que dan por resultado una de las biotas más diversas y ricas del mundo (Gentry 1990a Gentry 1990b, Palacios 2001), de forma tal que la extraordinaria riqueza en especies, se debe a la complejidad y heterogeneidad de los hábitats en los cuales están contenidas, y a su vez la multiplicidad de éstos, se debe a la diversidad de la biota adaptada a las expresiones concretas de los factores que conforman estos hábitats (Gentry 1990b).

Una delimitación de los ecosistemas que probablemente inciden en el tamaño, estructura y distribución espacial de las poblaciones naturales de *B. rubescens* se efectuó con base en los paisajes propuestos para la orilla colombiana del río Amazonas (Palacios *et al.* 2002) (Tabla 1.1)

Delimitación de los paisajes de la orilla colombiana del río Amazonas

a) Clima

El clima en la ribera colombiana del río Amazonas, de acuerdo con la clasificación de Köppen (1948, citado por Eslava *sf*) corresponde a un clima Tropical Lluvioso de Selva “Afi”, por presentar precipitaciones mensuales no inferiores a 60 mm y diferencias de temperatura menores a 5 °C, entre el mes más cálido (octubre 26,2 °C) y el mes más frío (julio 25,1 °C). Según el sistema de Caldas-Lang (Eslava *op. cit.*, Rangel & Luengas 1997), el área de estudio tiene un clima Cálido muy Húmedo, caracterizado por una temperatura media anual de 25.8 °C y una precipitación media anual de 3203 mm (Figura 1.2, 1.3).

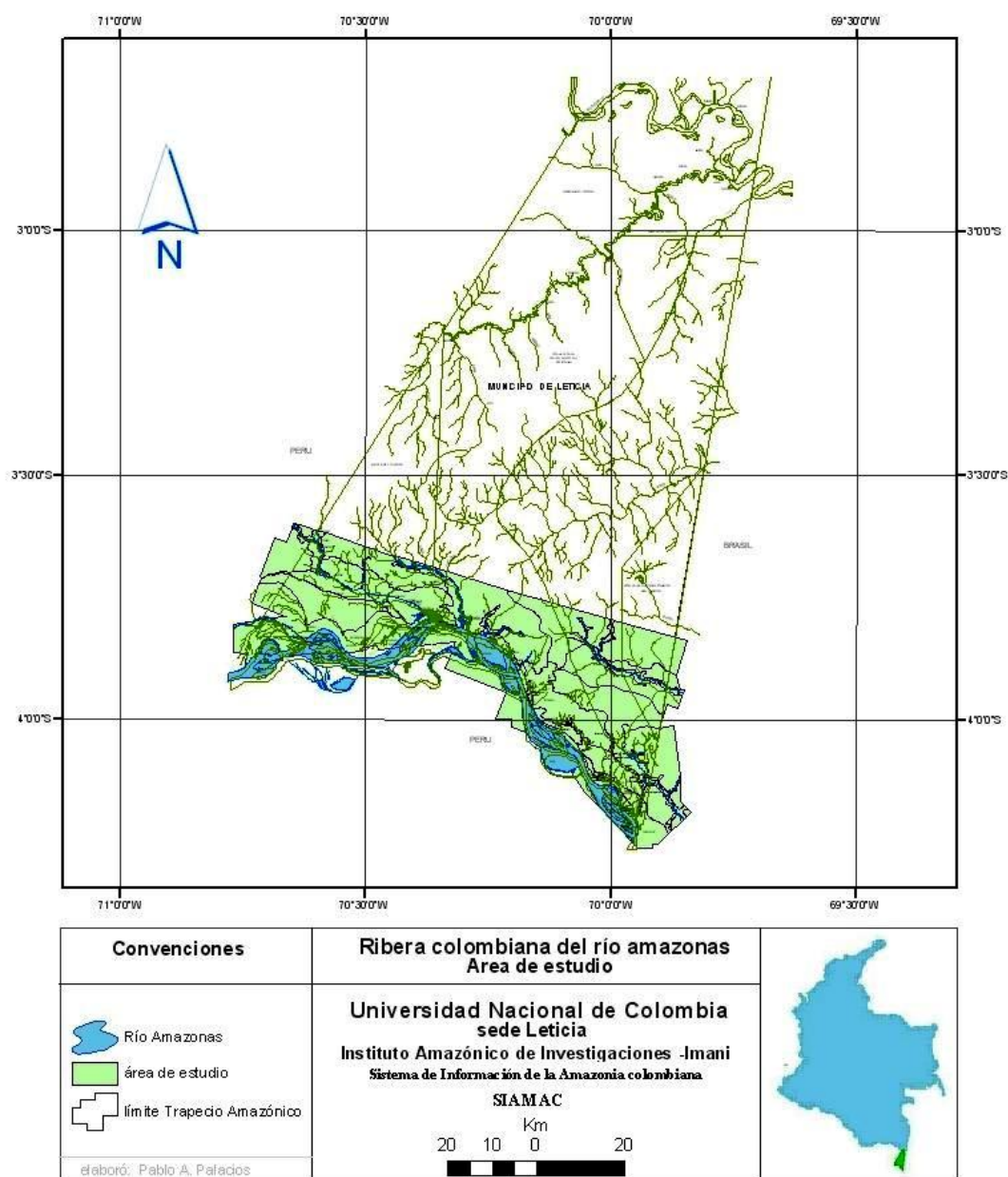


Figura 1.1. Ubicación del área de estudio. Fuente: Sistema de Información de la Amazonia colombiana

El régimen de precipitación es monomodal, existiendo un periodo de menor lluvia comprendido entre los meses de julio (222 mm) a agosto (211 mm) y un periodo lluvioso que ocurre entre los meses de septiembre a junio, siendo los meses de abril (351 mm) y

mayo (341 mm) los de mayor precipitación (Figura 1.3). Los valores de precipitación son siempre mayores a los de evapotranspiración, por ello el suelo siempre permanece con un exceso de agua que varía según el mes sin que se observe en él deficiencia alguna (estrés hídrico) en época alguna del año. Etter (1992) denomina a este atributo: “régimen de humedad Perúdico” (Figuras 1.4 y 1.5).

□

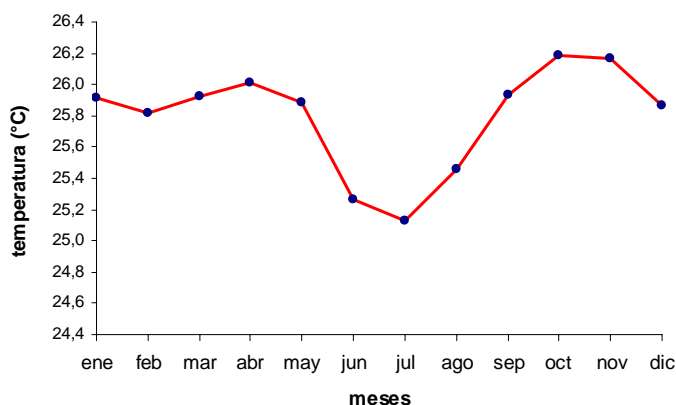


Figura 1.2. Variación mensual promedio de Temperatura en la ribera colombiana del río Amazonas. Fuente IDEAM: Apto Vásquez Cobo (Leticia) 4°,09' latitud sur; 69°,57' longitud oeste; 84 m.s.n.m. Datos examinados 1968-1998. Parque Amacayacu; 3°,49' latitud sur; 70°,19' longitud oeste; 82 m.s.n.m. Datos examinados 1992-1998

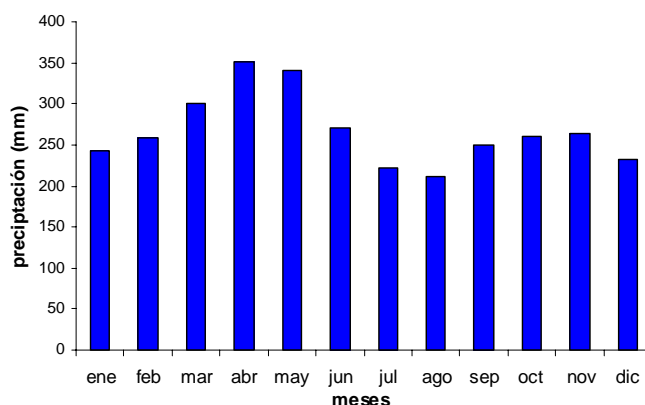


Figura 1.3. Variación mensual promedio de precipitación en la ribera colombiana del río Amazonas. Fuente IDEAM: Apto Vásquez Cobo (Leticia) 4°,09' latitud sur; 69°,57' longitud oeste; 84 m.s.n.m. Datos examinados 1968-1998. Parque Amacayacu; 3°,49' latitud sur; 70°,19' longitud oeste; 82 m.s.n.m. Datos examinados 1992-1998.

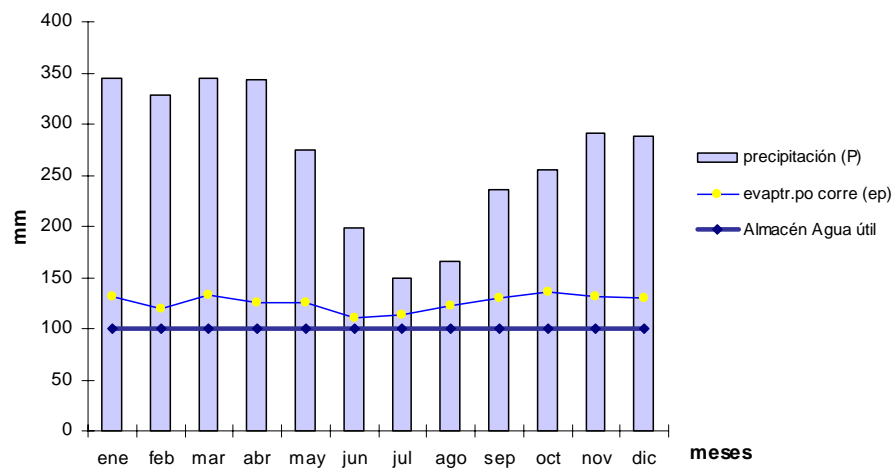


Figura 1.4. Balance hídrico del sector de Leticia. Fuente IDEAM: Apto. Vásquez Cobo (Leticia) 4°,09' latitud sur; 69°,57' longitud oeste; 84 m.s.n.m. Datos examinados 1968-1998.

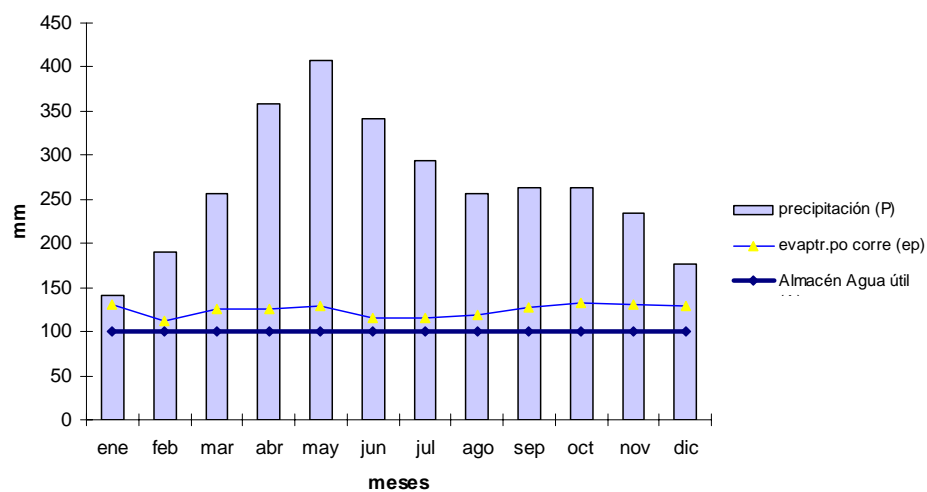


Figura 1.5. Balance hídrico del sector de Amacayacu. Fuente IDEAM: Parque Amacayacu; 3°,49' latitud sur; 70°,19' longitud oeste; 82 m.s.n.m. Datos examinados 1992-1998.

b) Geología

En la orilla colombiana del río Amazonas hay formaciones geológicas pertenecientes a dos periodos del Terciario y dos periodos del Cuaternario (Figura 1.6)

Terciario Amazónico

El Terciario Amazónico constituye la mayor parte del subsuelo del Trapecio Amazónico y de la cuenca Amazónica; en general origina un relieve ondulado de colinas, producto de procesos de disecación que lo ha afectado desde el Mioceno en forma notoria y que afloran ocasionalmente a lo largo de los cauces de los ríos y caños (PRORADAM 1979, Herrera, 1997, Botero 1999, IGAC 2003a, 2003b). En la zona de estudio encontramos dos formaciones de este período:

a) La Formación Pebas (Tml)

Informalmente denominada “Terciario inferior Amazónico” (PRORADAM 1979), es renombrada por Khobzi *et al.* (1980) y Hoorn (1990, 1991) como Formación Pebas. Los sedimentos de la formación Pebas se acumularon en un lapso de tiempo comprendido entre el Mioceno Medio (16,3-10,4 millones de años AP), hasta el Mioceno Tardío (6,5-5,3 millones de años AP) bajo condiciones de tipo marino-marginal, en un ambiente de pantanos y lagunas con influencia esporádica de procesos fluviales y de mareas, alternándose las condiciones de aguas dulces con las salobres. Los episodios fluviales que se conocen en la formación Pebas son el producto de una red fluvial proveniente de la cordillera de los Andes que forma posiblemente el antecesor más antiguo del actual río Amazonas (Hoorn 1991).

En la orilla colombiana del río Amazonas, la Formación se extiende hacia el noroccidente desde el sector de los Yaguas, orilla del río Amazonas, recostándose sobre la falla Santa Sofía-Puerto Nariño, hasta la confluencia del río Loreto Yacu con el Amazonas. A partir de allí, bordea la margen izquierda del río Loretoyacu para penetrar en el nororiente de la Amazonia peruana. El relieve del paisaje muestra un patrón de disecación regular con valles en forma de U, poco profundos (Duivenvoorden & Lips 1993, Botero 1999) (Figura 1.6).

b) Terciario Superior Amazónico (Tma).

Con este nombre informal, propuesto por Galvis *et al.* 1979 (citados por Hoorn 1990, Herrera 1997, Botero 1999) se conoce una extensa depositación de areniscas provenientes de ambientes de deportación de sedimentos de un régimen fluvial de poca sinuosidad, perteneciente a sistemas de paleocorrientes con rellenos aluviales, correspondientes a depósitos de desborde sobre una antigua planicie aluvial cuyos drenajes provenían de la zona del Escudo de las Guayanas (Hoorn 1988, citado por Hoorn 1990, IGAC 2003a). Se presume que la edad de esta Formación está comprendida entre el Mioceno Tardío (6,5-5,3 millones de años AP) y el Plioceno (5,3-1,6 millones de años AP) (Herrera *op. cit.*). Sin embargo (Hoorn 1995, citado por IGAC 2003) asigna una edad tentativa comprendida entre el Mioceno Medio (16,3-10,4 millones de años AP) y Mioceno Tardío (6,5-5,3 millones de años AP); es decir la misma edad de la Formación de Pebas. Hoorn (com. pers.) piensa que en el periodo comprendido entre el Mioceno Medio al Mioceno Tardío ocurrió simultáneamente dos tipos de sedimentación una influenciada por el levantamiento de los Andes y la trasgresión del Caribe y otra, producto de la denudación del Escudo Guayanés. Navarrete (1995 citado por Botero *op. cit.*) sugiere que la Formación se originó en la edad Langiense-Serravaliense (16,6–11,2 millones AP del Mioceno Medio; mientras que la Formación Pebas inició su acumulación en la edad Serravalliano (11,2-15,1 millones de años AP). La edad propuesta para la Formación es entonces 16,6-1,6 millones de años. En el área de estudio la formación se extiende al norte y al noreste en forma de cuña triangular invertida con el vértice hacia el a sur más o menos a 30 km dirección sur-norte y 25 km en dirección sur-noreste de la localidad de Leticia (Figura 1.6).

Cuaternario Amazónico

En los últimos diez millones de años (última parte del Neogeno y todo el Cuaternario) eventos tales como la consolidación del levantamiento de los Andes que delineó la forma actual de las cuencas de los ríos Magdalena, Cauca, Orinoco y Amazonas; la formación gradual del istmo de Panamá, cuyo levantamiento unió la biota terrestre de Norte y Suramérica, cambió la circulación oceánica global, desarrolló condiciones oceanográficas y biotas marinas diferentes en los lados opuestos del istmo; y la ocurrencia de glaciaciones recurrentes a lo largo del Pleistoceno, que produjo fluctuaciones en el nivel del mar entre 100 y 120 m por debajo de su nivel actual, disminución de la temperatura marina superficial y terrestre entre 5 y 6 °C y 4-9 °C respectivamente en promedio con respecto a la media actual, (siendo en Amazonia por lo menos 5-6 °C grados más baja durante el “último glacial máximo” (LGM)), afectando la concentración media de CO₂ en el alrededor de 0.02% - 0.03%, contribuyeron a la delimitación de los ecosistemas actuales en dos períodos de sedimentación: el Pleistoceno entre 1,75 (±0,05) millones y 10000 años AP y el Holoceno entre 10000 años hasta el presente (Colinvaux 1996, Jackson & Budd 1996, Iron *et al.* 1997, Hooghiemstra & van der Hammen 1998, Bright 2000).

a) Sedimentos Pleistocénicos (Qt)

Como consecuencia del descenso y ascenso del nivel de aguas se perfilaron terrazas en el paisaje ribereño, en algunos lugares con pendientes pronunciadas en forma similar a escalones y en otros con suaves declives en forma de rampas. La reducción de la temperatura oceánica disminuyó la cantidad de humedad disponible en la atmósfera, reduciendo de manera variable la precipitación en algunas zonas de la región tropical. Ello aparentemente contribuyó con procesos de contracción y expansión del bosque en función de la dinámica de la glaciación global imperante en la época. Hoy en día se proponen posibles áreas, dis-

persas a lo largo de la Amazonia y en otras zonas bajas de Suramérica en donde se presume la supervivencia del bosque tropical. Estos centros han sido interpretados como refugios, lugares estables con temperatura y precipitación apropiadas para mantener dentro de sus límites un bosque biodiverso, confinado a estos lugares durante los periodos glaciares (Haffer 1967, 1969, 1987; Vanzolini 1970, Prance 1987, Morley 2000), o como lugares muy inestables y dada esa inestabilidad se favoreció la inmigración y emigración de especies permanentemente a lo largo los fluctuantes cambios climáticos Colinvaux (1996). Evidencias sobre la permanencia de los bosques durante la edad de hielo se registra en el polen confinado en los sedimentos de edad Pleistocénica de zonas aledañas al río Amazonas (Colinvaux *op. cit.*, Kastner & Goñi 2002). No obstante, existen sedimentarios de edad pleistocénica que contienen arenas eólicas, evidencia de la existencia de un clima más seco al actual en algunas zonas de la Amazonia colombiana (PRORADAM 1979). Según dataciones de van der Hammen *et al.* (1991) los depósitos Pleistocénicos que varían en 55000, 30000 y 12500 años en algunas regiones de la Amazonia colombiana.

En el área de estudio la unidad se concentra en dos cuñas triangulares situadas hacia el extremo sur este del trapecio debajo de la ciudad de Leticia, separadas por sedimentos holocénicos (Figura 1.6). La existencia de un mosaico de terrazas continuas con pendiente suaves en forma de rampa y la inexistencia de suelos con procesos de laterización (IGAC 2003b) sugiere que hubo probablemente un régimen de humedad perúdicico durante la edad de hielo que garantizó un suministro de agua en las corrientes fluviales y humedad constante en el suelo suficientes para mantener una heterogénea cobertura boscosa.

b) Sedimentos Holocénicos (Qa)

Conformada por dos subunidades: Llanuras de Inundación, Playas actuales formadas con materiales que van desde limos hasta arenas con grava fina (Botero *op. cit.*). La edad de la

formación oscila entre los 11 mil años AP hasta la época actual.

En el área de estudio Qa se extiende hacia zona sur-occidental y en las islas, es una zona influenciada directamente por la dinámica del río Amazonas (Figura 1.6).

Paisajes Fisiográficos

Con base en herramientas metodológicas de la ecología de paisaje se efectuó un reconocimiento de aspectos fisiográficos, descritos a partir de características mesoclimáticas, geomorfológicas, litológicas y relieve, con el fin de especializar, identificar y delimitar los ecosistemas que condicionan las poblaciones naturales de *Brosimum rubescens* en el área de estudio (Riaño *et al.* 2001, Palacios *et al.* 2002). La Tabla 1.1 Resume la sinopsis de los paisajes encontrados en el área de estudio.

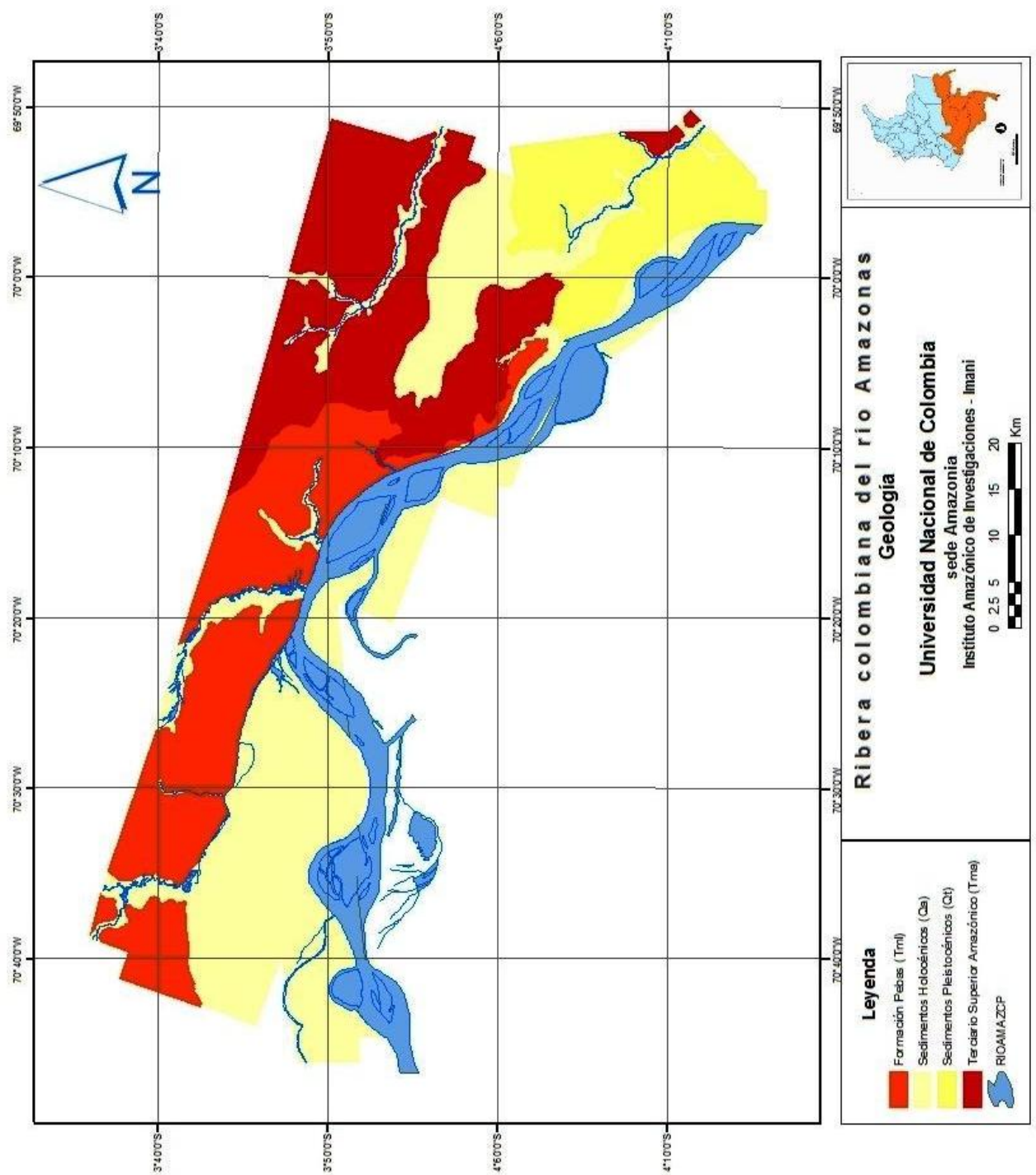


Figura 1.6. Unidades geológicas de la ribera colombiana del río Amazonas.

Tabla 1.1. Sinopsis de las unidades de paisaje de la Ribera Colombiana del río Amazonas

PROVINCIA FISIOGRAFICA	UNIDAD CLIMÁTICA	GRAN PAISAJE	PAISAJE	SUBPAISAJE	SÍMBOLO
MEGACUENCA DE SEDIMENTACIÓN DEL LA AMAZONA COLOMBIANA	CÁLIDO HÚMEDO Y SUPER-HÚMEDO	A LLANURA ALUVIAL DE DESBORDE DEL RÍO AMAZONAS	1 PLANO DE INUNDACIÓN DE RÍO MEANDRICO	1 ISLOTES Y PLAYONES	A.1.1
				2 COMPLEJO DE ORILLALES Y BASINES ACTUAL	A.1.2
				3 COMPLEJO DE ORILLALES SUBACTUAL A RECIENTE	A.1.3
				4 TERRAZA MEDIA SUBACTUAL A RECIENTE	A.1.4
			2 TERRAZA RECIENTE A SUBRECIENTE	2 SUPERFICIE PLANA A LIGERAMENTE ONDULADA	A.2.1
			3 TERRAZA ANTIGUA PLEISTOCÉNICA	1 SUPERFICIE ONDULADA	A.3.1
		C LLANURA ALUVIAL DE RÍOS AMAZÓNICOS	1 COMPLEJO DE INUNDACIÓN AGUAS NEGRAS	1 TERRAZAS Y VALLES EROSIONALES	C.1.1
			P SUPERFICIES SEDI-MENTARIAS DEL TERCARIO	1 COMPLEJO DE SUPERFICIES CON DIFERENTES GRADO DE DISECCIÓN	1 SUPERFICIE CON DIFERENTES RELIEVES, FUERTEMENTE ONDULADA, PENDIENTES LLANA A MUY FUERTE, DRENAJE NULO A RÁPIDO
		2 SUPERFICIE CON DIFERENTES RELIEVES, MODERADAMENTE ONDULADA, PENDIENTES MODERADA A LLANA, DRENAJE EXTERNO DE MEDIO A NULO			P.1.2.
		3 SUPERFICIE CON DIFERENTES RELIEVES, ONDULADA, PENDIENTES DE MODERADA A LLANA EN OCASIONALMENTE FUERTE, DRENAJE DE MEDIO A NULO, OCASIONALMENTE RÁPIDO			P.1.3
		4 SUPERFICIE ATERRAZADA, LIGERAMENTE ONDULADA, PENDIENTES DE LLANA A MODERADA, OCASIONALMENTE FUERTE, DRENAJE EXTERNO DE NULO A MEDIO OCASIONALMENTE RÁPIDO			P.1.4

CAPÍTULO II. RELIEVE Y SUELOS DE LOS PASIAJES ASOCIADOS A LAS POBLACIONES DE *BROSIMUM RUBESCENS* TAUB.

Introducción

La distribución de los hábitats no es continua dentro de un ecosistema espacial y temporalmente; por el contrario, tiende a conformar gradientes que llegan a constituir complejos mosaicos. A menudo, hábitats próximos pueden diferir significativamente en la abundancia o calidad de requerimientos necesarios para una eficiente supervivencia y reproducción de las poblaciones y construirse en barrera para la distribución de los organismos. La historia del lugar, las diferencias en condiciones ambientales y la relación medio abiótico - biótico y la escala en consideración tienen marcada influencia en las características particulares de los hábitats y en la riqueza y abundancia de las poblacionales que soportan (Wittaker 1978, Maurer 1994, Barbour *et al.* 1998).

En este capítulo se abordan tres preguntas con las cuales se busca una aproximación a la caracterización ambiental del área de estudio en que se circunscribe las poblaciones de *B. rubescens*.

- a) ¿Qué rasgos de relieve caracterizan a las unidades paisaje?
- b) ¿Qué variables físicoquímicas y de relieve son útiles para caracterizar las diferentes unidades paisaje?
- c) ¿Las variables físicoquímicas usadas pueden ser atributos diagnósticos que pueden contribuir con la caracterización de de unidades de paisaje propuestas?

Métodos

A partir de la estratificación del área de estudio en unidades de paisajes de diferente escala (Tabla 1.1) se efectuó un reconocimiento en aquellas unidades en las cuales la literatura no

reporta la existencia de poblaciones de *B. rubescens* (Duivenvoorden & Lips 1993, Sánchez 1997, Urrego, 1997) con el fin de constatar dicha presunción.

La inspección se efectuó en transectos de aproximadamente 2 km de longitud cada uno, para lo cual se fijó un rumbo determinado con la ayuda de una brújula “Recta”, posicionando los puntos del transecto con coordenadas geográficas, mediante el uso de un GPS Garmin 12. El reconocimiento de las unidades verificadas se representa en la Figura 2.1.

Con base en la confirmación de terreno, el diseño de muestreo se enfocó hacia las unidades de paisaje donde presumiblemente existen poblaciones naturales de *B. rubescens* (Figura 2.2).

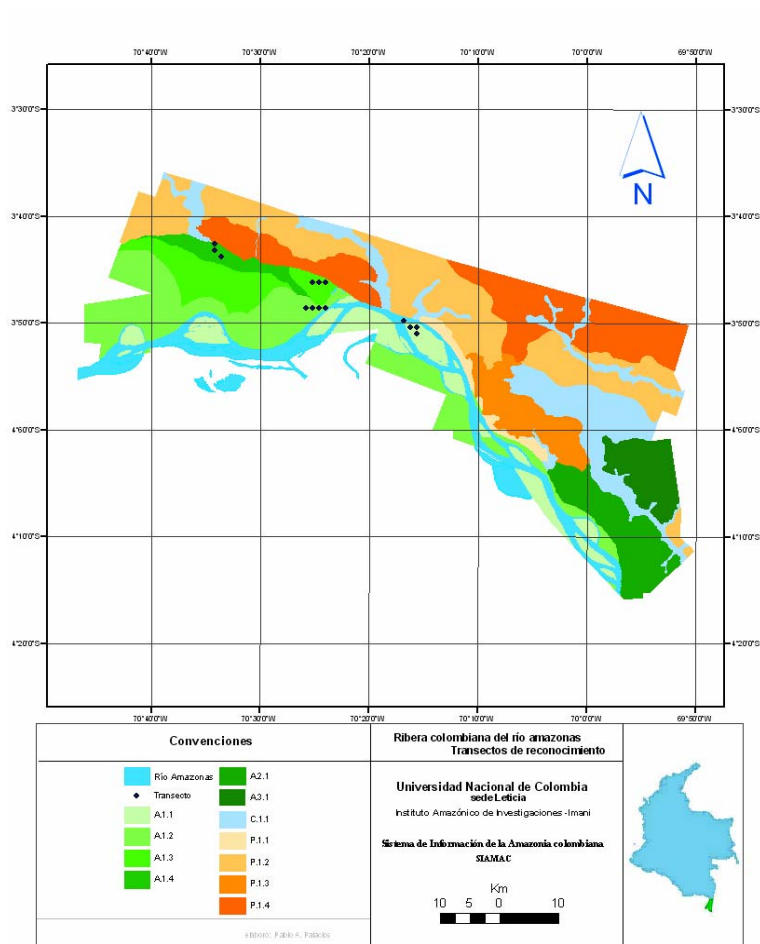


Figura 2.1. Transectos de reconocimiento en subpaisajes sin poblaciones de *B. rubescens*.

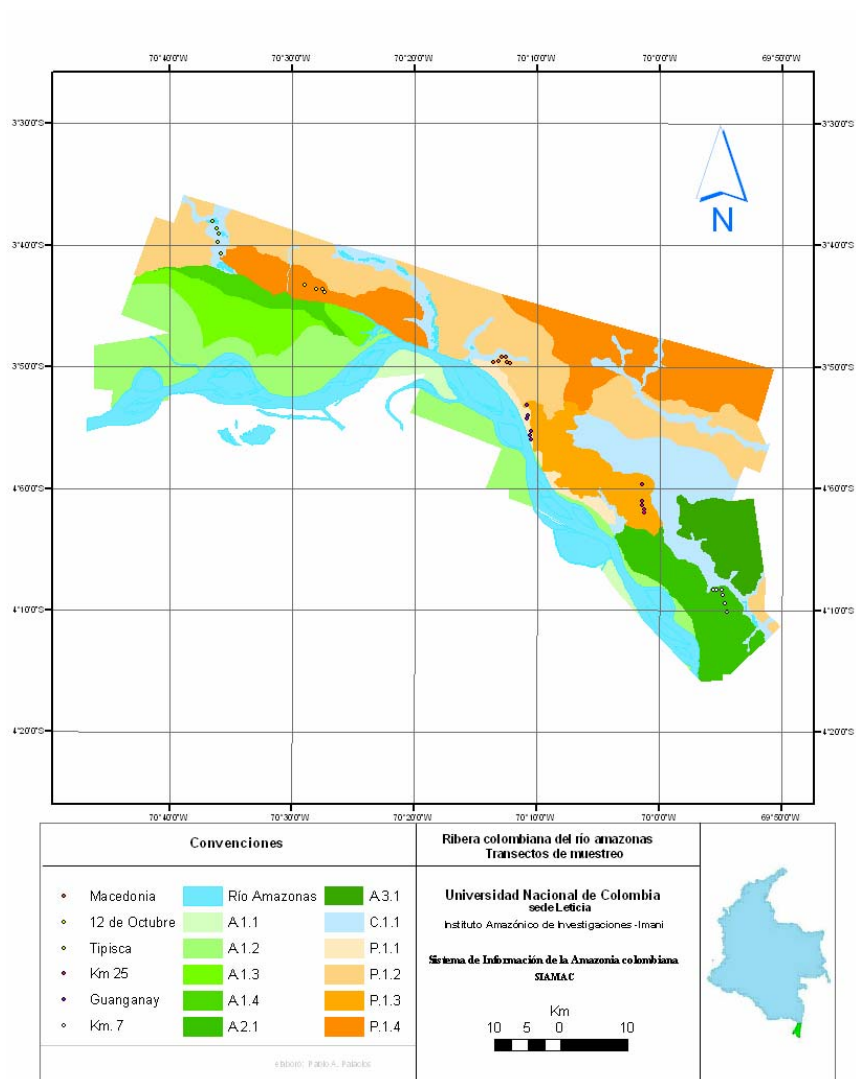


Figura 2.2. Transectos de muestreo.

El tamaño de transecto (unidad de muestreo) se calculó con base en 1,41% de error de muestreo tolerable. Teniendo en cuenta el perímetro total ocupado por cada subpaisaje (tabla 4.1) se fijó una longitud de cinco mil metros. El cálculo se efectuó usando la siguiente fórmula general para determinar el tamaño de cada unidad de muestreo (Hurtado 2004):

$$n = \frac{N * n_o}{N + n_o}$$

N = perímetro del subpaisaje

n = longitud del transecto

$$n_o = \text{primera aproximación a la longitud del transecto} = \frac{1}{E_o^2}$$

E_o = error tolerable en longitud del transecto

De esta manera se estableció siete unidades de muestreo independientes, de 5.000 m de longitud cada una, que corresponden casi al 1,41% de error tolerable de muestreo, sobre las cuales se midieron los valores de las variables de relieve y fisicoquímicas de los suelos.

Tabla 2.1. Perímetro (N) de cada subpaisaje y longitud de la unidad de muestreo (n) con base en un 1,41% de error tolerable.

Subpaisaje	perímetro (m)	Longitud transecto (1,41% E _o)
A.2.1	146.625,94	5.030
A.3.1	59.719,05	5.030
C.1.1	464.232,37	5.030
P.1.1	78.875,66	5.030
P.1.2	398.483,71	5.030
P.1.3	93.823,51	5.030
P.1.4	247.870,68	5.030

En cada transecto, el punto de inicio (0 m) se marcó en la mayoría de los transectos, a partir de un individuo de *B. rubescens*. A partir de esta señalización se escogió un rumbo al azar con ayuda de una brújula “Recta”, observando dos criterios:

- a) *Criterio paisajístico*: la totalidad de la extensión del transecto debería estar ubicada dentro de los límites de la unidad de paisaje correspondiente, evitando el efecto de borde.

- b) *Criterio poblacional*: Dado que *B. rubescens* es una especie umbrófila y de sucesión tardía, el transecto debería atravesar por bosque maduro, fisonómica y estructuralmente homogéneo.

La señalización de los transectos se hizo con estacas identificadas con banderas rojas, localizadas cada 10 metros, unidas una a la otra con una cuerda de poliuretano; en la medición se usó un decámetro “Pro-series” de fibra de vidrio, de 30 m de longitud. Ocasionalmente la dirección del transecto se modificó por la presencia de perturbaciones en la fisonomía de la vegetación o por la proximidad a otra unidad de paisaje.

Relieve:

A lo largo del transecto se registró la pendiente del terreno, usando el clinómetro de una brújula “Recta”. Para tal efecto se empleó dos estacas de 1,70 m de longitud cada una, con una marca de referencia para el observador, situada a los 1,63 m. de altura. Con base en el registro de los grados de inclinación en cada punto, se obtuvo un perfil topográfico que registró las variaciones de relieve y permitió interpretar el tipo del mismo.

Suelos:

A lo largo de los transectos se tomó en forma aleatoria entre 6 y 10 muestras de suelo superficial (0 -20 cm de profundidad), de dos kilos cada una. En esta fracción de suelo que puede abarcar el horizonte A, en ocasiones AB, o la porción superior del horizonte B, se presenta la mayor cantidad de raicillas y una de mayor tendencia de concentración de nutrientes (Duivenvoorden & Lips 1993, Urrego 1997, IGAC 1997, 2003a, 2003b, Bernal & Torres 1998, Botero 1999). Se midieron las variables resumidas en la Tabla 2.2:

El análisis de físico-químico de las muestras de suelo se llevó a cabo en el laboratorio de suelos de la Fundación “Terra Preta”, siguiendo protocolos estandarizados en los métodos descritos por IGAG (1995).

Se ordenó el gradiente de variación ambiental exhibido por las características fisicoquímicas de los suelos a lo largo de cada unidad de paisaje por medio de Análisis de Componentes Principales ACP del paquete Multivariate Statistical Package (MVSP) ver. 3.31, usando una matriz de correlación dado que las variables empleadas usa diferentes escalas. Mediante un Análisis Factorial Discriminante (AFD) (de SPSS ver. 12) se establece la escala de paisaje que mejor relaciona o discrimina los suelos y las unidades de paisaje.

Tabla 2.2. Variables fisicoquímicas medidas

<i>Físicas:</i>	Granulometría:	Porcentaje arena Porcentaje limo Porcentaje arcilla	
	Textura		
<i>Químicas:</i>	Porcentaje de carbono		
	PH 1:1		
	Fósforo disponible (en partes por millón – p.p.m.)		
	Aluminio (milequivalente por 100g - meq/100g-)		
	Complejo de cambio (meq/100gr)	(Capacidad de Intercambio catiónico –CIC-,	
		bases totales –BT.,	
		Calcio	
		magnesio	
		potasio	
	Porcentaje de saturación	sodio	
Saturación total (ST)			
calcio			
magnesio			
potasio			
	aluminio		

Resultados

El resultado de los muestreos de reconocimiento, mostró siete unidades en las cuales pueden existir poblaciones de *B. rubescens* (Figura 2.2). No fue posible hacer muestreo alguno en el subpaisaje A.3.1 por dificultades de accesibilidad al mismo.

Relieve

El relieve de los paisajes con excepción de A.2.1 es un mosaico de terraza, colinas y valles de formas que varían entre escalonadas, onduladas con pendientes ente planas a escarpadas (Tablas 2.4-2.5, Anexos 4.1-4.6), con alturas variables entre los 50 y 100 m de altura sobre el nivel del río (Tabla 4.3). El Paisaje A.2.1 se caracteriza por ser una terraza plana que no supera os 4.50 m de elevación a largo de la unidad (Tabla 2.3).

En P.1.1 el relieve conforma un *complejo mosaico* topográfico con 44 unidades diferenciadas a lo largo de la unidad. Las terrazas conforman 50% del relieve, con formas escalonadas, colinadas, en menor proporción de onduladas a planas, exhiben pendientes moderadas, o, de suaves a planas y en menor proporción con pendientes fuertes. Su drenaje externo es lento, en menor proporción nulo u ocasionalmente es rápido. Las colinas conforman un 32% del relieve, de formas redondeadas y subredondeadas, en menor proporción agudas y subagudas; de pendientes entre moderada, fuerte y muy fuerte y drenaje externo de medio a rápido. Los valles conforman un 18% del relieve, son de forma aguda y en menor proporción escalonada, con pendientes muy fuerte a fuerte y en menor proporción moderadas a suaves; su drenaje externo es predominantemente rápido y ocasionalmente medio. Esta unidad presenta menor porcentaje de terrazas y mayor porcentaje de colinas y valles. Menor cantidad de superficies con pendientes planas y mayor tendencia en la presencia de pendientes de “muy fuerte” a “escarpada” con relación a los restantes transectos.

El relieve de P.1.3 conforma un *mosaico de paisajes* con 20 unidades diferenciadas a lo largo la unidad: Las terrazas conforman un 65% del relieve; en ellas predomina formas onduladas (ocasionalmente ligeramente o fuertemente ondulada), en menor proporción escalonada y ocasionalmente plana; con pendiente preponderantemente suave y en menor

proporción moderada o plana; su drenaje externo es predominantemente, lento en menor proporción, medio y ocasionalmente nulo. Las colinas conforman un 30% del relieve, de formas predominantemente redondeadas, en menor proporción subredondeadas; de pendientes entre moderadas a fuertes, con drenaje externo preponderantemente medio, ocasionalmente fuerte. Los valles conforman un 5% del relieve del transecto, son de forma escalonada, con pendientes moderadas y drenaje externo medio.

Tabla 2.3 Localización de las unidades de muestreo, % de tipo de relieve presente y variación de altura en el punto más alto y bajo

Transecto	Nombre del sitio	Paisaje	Coordenadas geográficas en punto inicial de muestreo		variación de altura relativa (m)	% Tipo de relieve		
			longitud Oeste	latitud Sur		terrazza	colina	valle
01	km 7	A.1.2	69°55'16.00"	04°07'56.10"	4.36	100	0	0
02	Guanganay	P.1.1	70°10'29.01"	04°55'59.94"	60	50	32	18
03	km 25	P.1.3	70°01'15.20"	04°01'58.90"	65	65	30	5
04	Tipisca	C.1.1	70°34'44.60"	03°40'31.00"	54	100	0	0
05	12 de Octubre	P.1.4	70°30'18.40"	03°43'24.90"	81	100	0	0
06	Macedonia	P.1.3	70°13'34.30"	03°50'39.30"	100	69	25	6

Tabla 2.4. Nomenclatura de frecuencia de pendiente expresada en valores absolutos y porcentaje. Escala 1:10; n=500

Pendiente	A.2.1	A.2.1%	P.1.1	P.1.1%	P.1.2	P.1.2%	P.1.3	P.1.3%	P.1.4	P.1.4%	C.1.1	C.1.1 %
plana	497	99.4	205	41.0	256	51.2	200	40.0	283	56.6	257	51.4
suave	3	0.6	50	10.0	68	13.6	73	14.6	60	12.0	50	10.0
moderada	0	0.0	134	26.8	130	26.0	141	28.2	124	24.8	123	24.6
fuerte	0	0.0	40	8.0	20	4.0	49	9.8	16	3.2	31	6.2
muy fuerte	0	0.0	58	11.6	26	5.2	33	6.6	17	3.4	37	7.4
escarpada	0	0.0	13	2.6	0	0.0	4	0.8	0	0.0	2	0.4

En C.1.1 se conforma un *mosaico complejo de terrazas* de diferentes alturas y dirección. A lo largo de la unidad se diferencia 12 unidades topográficas con formas preponderantemente onduladas y en menor proporción escalonadas y subagudas, con pendientes predominantemente moderadas y en menor proporción plana, suave y fuerte. El drenaje externo es predominantemente medio y en menor proporción nulo, lento o rápido.

En P.1.4 se conforma un *mosaico de terrazas de diferentes alturas y disección*. A lo largo de la unidad se diferencia 14 unidades topográficas con formas predominantemente ondulada (ocasionalmente ligeramente ondulada), en menor proporción escalonada a plana y ocasionalmente colinoide. Con ligero predominio de pendiente moderada, proporcionalmente suave y llana, y ocasionalmente fuerte; su drenaje externo es predominantemente, medio en menor proporción nulo o lento y ocasionalmente rápido.

En P.1.2 Se conforma un *mosaico de relieves de terrazas colinas y valles*. A lo largo de la unidad se diferencia 16 unidades topográficas. Las Terrazas con un 69%, de formas con predominio ondulada, a ligeramente ondulada y escalonada, y en menor proporción plana. De pendientes preponderantemente suaves y en menor proporción moderadas o planas. El drenaje externo es proporcionalmente medio, lento o nulo. Las colinas conforman un 25% del relieve, de formas subredondeadas y en menor proporción redondeadas y subagudas; de pendientes moderadas y drenaje externo de medio.

Los valles conforman un 6% del relieve del transecto, son de forma escalonada, con pendientes moderadas y drenaje externo medio.

Gradiente de variación fisicoquímica en suelos

El Anexo 2.7 resume la variación de la composición fisicoquímica de los suelos de cada unidad de paisaje muestreado.

En A.2.1 La ordenación por componentes principales muestra un gradiente de dispersión uniforme y agrupado entre los diferentes puntos muestreados a lo largo del transecto. Con excepción del la muestra 02 que se aleja del patrón típico de variación. (Figura 2.3).

Tabla 2.5 Frecuencia de pendiente expresada en grado escala 1:10; n=500

% Pendiente en (°)	% Pendiente en (°)							% Pendiente en (°)						
	A.2.1	P.1.1	P.1.2	P.1.3	P.1.4	C.1.1		A.2.1	P.1.1	P.1.2	P.1.3	P.1.4	C.1.1	
00	86.2	23	30.2	21.6	37.6	30.4	20	0	4.2	2.2	1.8	1.6	3.4	
01	11.6	6.2	11	4.2	10	7.8	21	0	0.6	0.2	0	0	0.2	
02	1.6	11.8	10	14.2	9	13.2	22	0	0.4	0.6	0.2	0	1.2	
03	0.4	0.6	3.8	0.2	3.2	2.6	23	0	0	0	0	0	0.2	
04	0.2	9.4	7.2	14.4	6.4	6.6	24	0	0.6	0	0.6	0	0	
05	0	0	2.6	0	2.4	0.8	25	0	0	0	0	0	0	
06	0	7.8	5.6	6.2	4.2	4.8	26	0	0.6	0	0.2	0	0	
07	0	0.2	0.2	0	0.8	0.6	27	0	0	0	0	0	0	
08	0	8.8	5.4	7.2	4	4	28	0	1	0	0.4	0	0.2	
09	0	1.4	2	2	3.6	4.6	29	0	0.2	0	0	0	0	
10	0	6.8	11.4	11.4	10.4	9.4	30	0	0.8	0	0.2	0	0	
11	0	1.8	1.4	1.4	1.8	1.2	31	0	0.2	0	0	0	0	
12	0	3.6	2.2	4.8	1.4	3.4	32	0	0.4	0	0	0	0	
13	0	0	0.2	0	0	0.2	33	0	0	0	0	0	0	
14	0	2.2	0.6	2.2	0.6	1	34	0	0	0	0	0	0	
15	0	0.2	0	0	0.2	0	35	0	0	0	0	0	0	
16	0	2	1	2.8	1	1.6	36	0	0	0	0	0	0.2	
17	0	0	0	0.4	0.2	0	37	0	0	0	0	0	0	
18	0	4.4	2.2	3.2	1.6	2.2	38	0	0	0	0.2	0	0	
19	0	0.8	0	0.2	0	0.2								

La variación en saturación total de Aluminio y el porcentaje de arena influye en los muestreos 1, 8, 15, y 6, conformado un extremo de la variación del gradiente; la variación de Potasio, Fósforo disponible, saturación de Potasio, porcentaje de Carbono influyen en los muestreos 4, 5, 3, y 7, conformando el otro extremo de variación del gradiente. A su vez la variación de Complejo de intercambio catiónico, porcentaje de limo y Ph, Magnesio y la saturación de Magnesio no tiene influencia alguna en el gradiente de variación de los suelos de A.2.1. Saturación total, Aluminio, Saturación de Ca, tienen gran influencia en el la conformación del suelo atípico del muestreo 2; sin embargo estas variables no tiene influencia alguna en gradiente de típico del los suelos del paisaje (Figura 2.4).

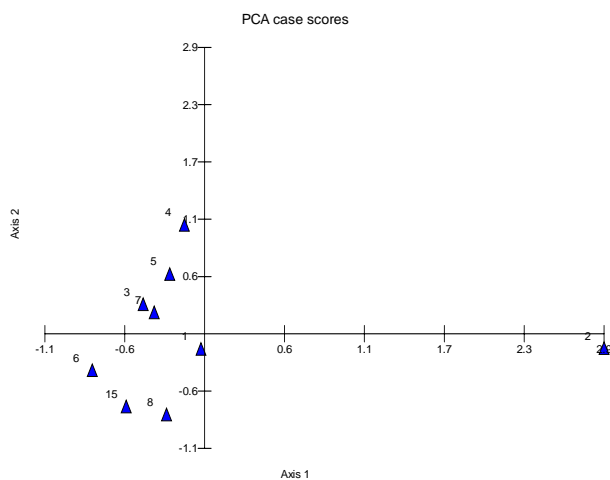


Figura 2.3. Ordenación ACP de las muestras en un gradiente de variación en A.2.1.

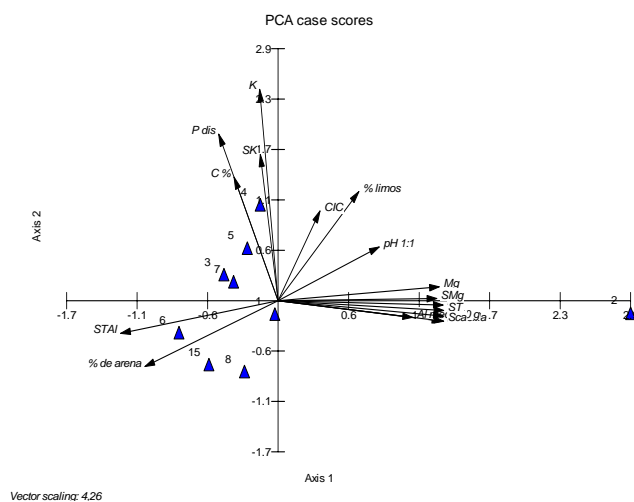


Figura 2.4. ACP biplot de variables físicoquímicas de suelo y lugares de muestreo en A.2.1.

En P.1.1 se presenta dos gradientes de dispersión denotado en la Figura 2.5 por los grupos situados a la izquierda y derecha de la gráfica. El comportamiento de los dos gradientes de variación físicoquímica de los suelos presenta una tendencia asociativa con la topografía. El gradiente de la izquierda de la Figura 2.5 (muestras 12, 10, 11, 13) presentan pendientes entre moderadas a fuertes; mientras que los suelos del gradiente de la derecha (muestras 9, 14, 17, 16) se asocian con pendientes entre planas a suaves. (Anexos 2.2, 2,7).

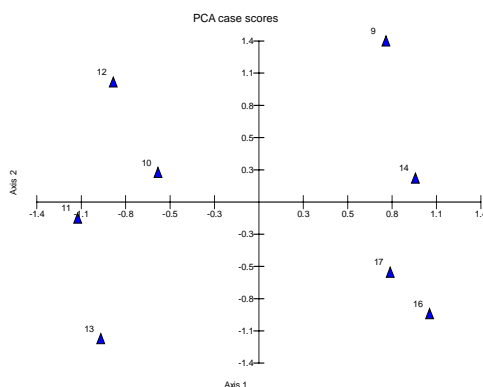


Figura 2.5. Ordenación ACP de los muestreos en dos gradientes de variación en P.1.1

La variación de la saturación de calcio la saturación total, el calcio y la saturación de magnesio, las bases totales y el pH el magnesio, el porcentaje de arcilla, la capacidad de intercambio catiónico, el potasio influyen en la variación de gradiente que se da sobre pendientes moderadas a fuertes; mientras que el porcentaje de arena la saturación total de aluminio, aluminio, fósforo disponible, porcentaje de limo, porcentaje de carbono y saturación de potasio influyen en la variación del gradiente de suelos situados sobre pendientes planas a suaves (figura 2.6).

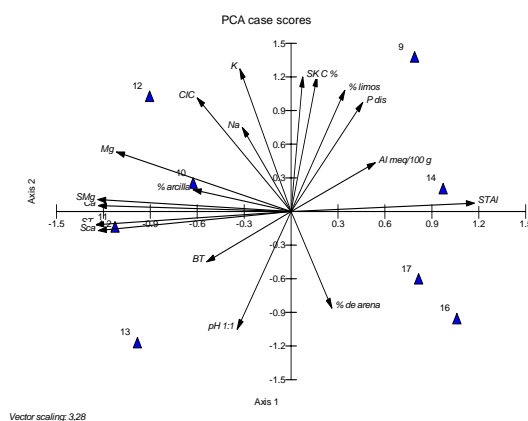


Figura 2.6. ACP biplot de variables fisicoquímicas de suelo y lugares de muestreo en P.1.1.

En P.1.2 se forma un gradiente de variación uniforme a lo largo del transecto, sin embargo ocurren variaciones atípicas en los suelos 2 y 10 (figura 2.7).

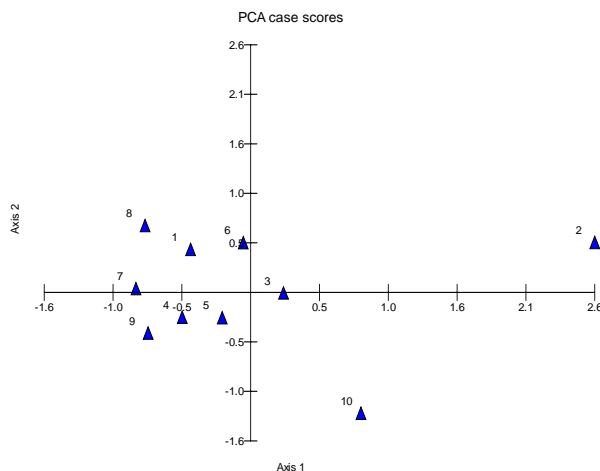


Figura 2.7. Ordenación ACP de muestreos en gradientes de dispersión de P.1.2.

VARIABLES de saturación total de aluminio, porcentaje de limo, y saturación de potasio influyen en la conformación del gradiente que agrupa el 80% de los puntos muestreados. Por su parte, en el muestreo 2 (suelos atípico) es influenciado por un mayor contenido de porcentaje de arcilla, la mayor cantidad de bases totales, calcio, sodio, saturación total de bases, saturación de calcio y saturación de magnesio. El otro suelo atípico (muestra 10) es influenciado por el mayor contenido de arena, carbono, mayor capacidad de intercambio catiónico, potasio y sodio. (Anexo 2.7, Figura 2.8)

En P.1.3 se diferencia dos amplios gradientes de variación (Figura 2.9), a diferencia de P.1.1, los gradientes no presentan asociación alguna con la topografía del terreno (Anexos 2.3, 2.7).

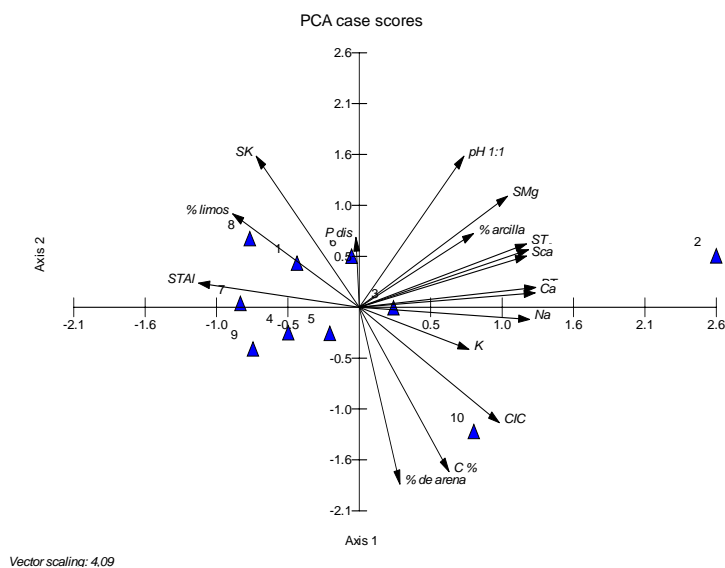


Figura 2.8. ACP biplot de variables fisicoquímicas de suelo y lugares de muestreo en P.1.2.

La saturación total de aluminio, el valor de Ph y el % de arena define el gradiente de la izquierda del Figura 2.9; mientras que la arcilla, limo, aluminio, capacidad de intercambio catiónico, calcio, sodio, bases totales magnesio, saturación de calcio, carbono, saturación de magnesio saturación total de bases, saturación de potasio y fósforo disponible definen el otro gradiente de variación de suelos en la unidad (figura 2. 10)

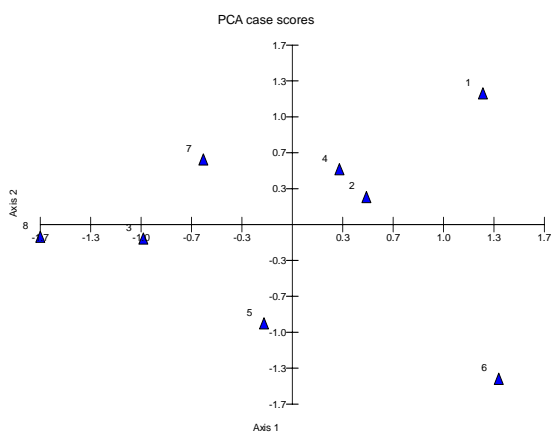


Figura 2.9. Ordenación ACP de los muestreos en dos gradientes de variación en P.1.3.

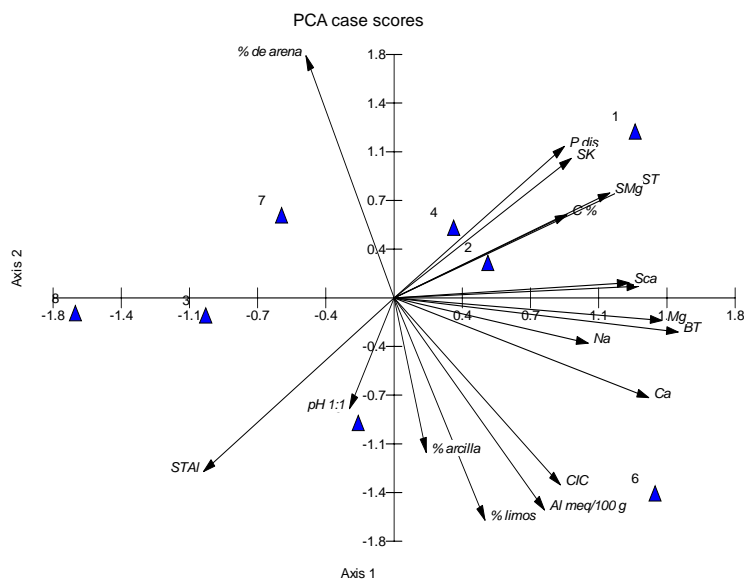


Figura 2.10. ACP biplot de variables fisicoquímicas de suelo y lugares de muestreo en P.1.3.

En P.1.4 se forma un gradiente de variación dispersa a lo largo del transecto, con la ocurrencia de dos variaciones atípicas (muestras 5 y 6) Figura 2.11.

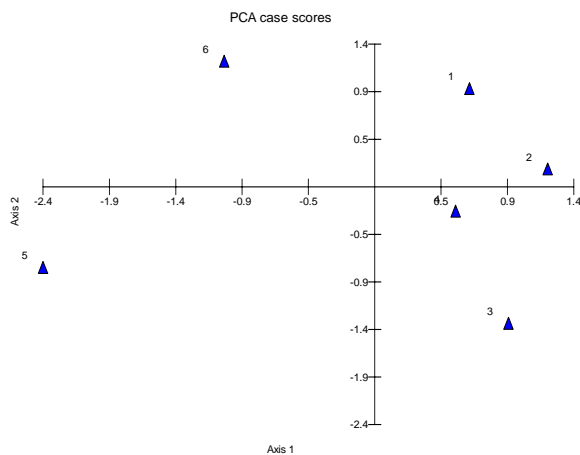


Figura 2.11. Ordenación ACP de los muestreos en un gradiente de variación en P.1.4.

La saturación total de aluminio, el contenido de aluminio, arena, carbono, potasio y la capacidad de intercambio catiónico son las variables que tipican el gradiente en la Unidad. A su vez el suelo atípico de la muestra 5, está influenciado por la presencia de limo y las satura-

ciones de potasio y calcio. El suelo atípico de la muestra 6 está influenciado por la proporción de calcio, magnesio, sodio, fósforo disponible, saturación de magnesio, cantidad de arcilla, y el valor de pH (Figura 2.12).

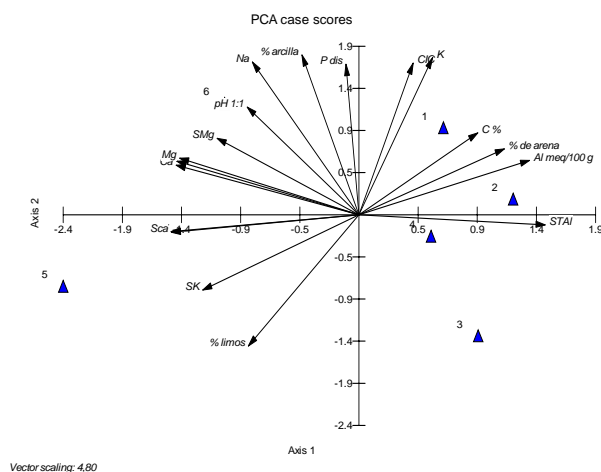


Figura 2.12. ACP biplot de variables fisicoquímicas de suelo y lugares de muestreo en P.1.4.

En C.1.1 los suelos forma un gradiente homogéneo; sin embargo el muestreo 6 tiene una expresión atípica con respecto al gradiente formado el resto de muestreos (Figura 2.13).

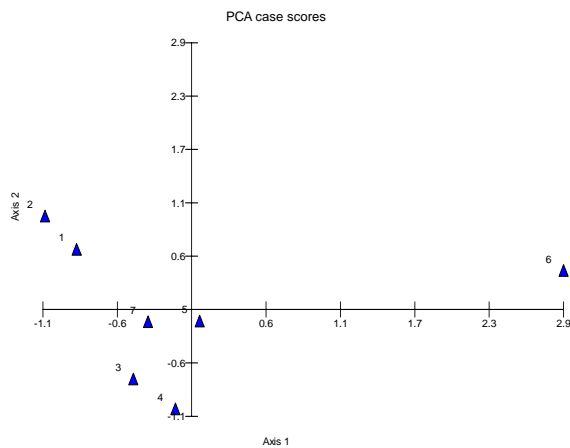
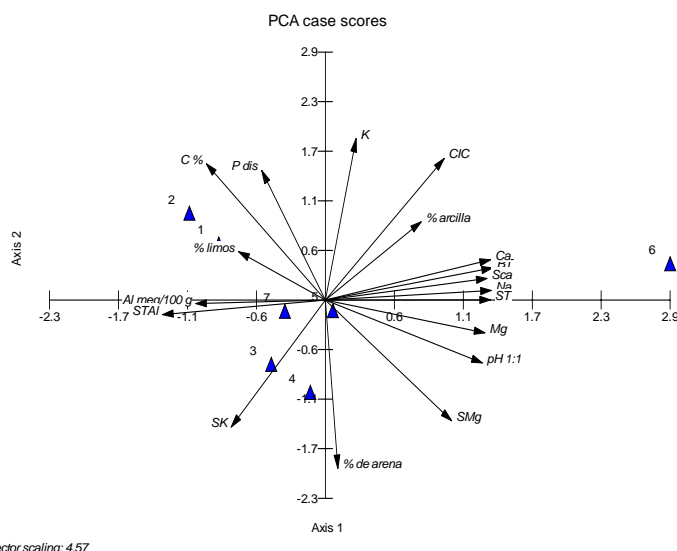


Figura 2.13. Ordenación ACP de los muestreos en un gradiente de variación en C.1.1.

La saturación total de aluminio, de potasio, la cantidad de aluminio, fósforo disponible, el porcentaje de carbono y de limos influencia la conformación del gradiente en esta

Unidad. Valores de potasio, calcio, sodio, bases totales, saturación total y el porcentaje de arcilla tipifican el suelo atípico de la muestra 6 (figura 2.14).



Vector scaling: 4,57
Figura 2.14. ACP biplot de variables fisicoquímicas de suelo y lugares de muestreo en C.1.1

Por medio de un análisis factorial discriminante con 19 variables fisicoquímicas y seis unidades de muestreo: Tra 01=7 , Tra 02= 8, Tra 03= 8, Tra 04=7, Tra 05= 6, Tra 06=10 se examina el agrupamiento o discriminación de los suelos muestreados en el área de estudio.

Se conforman cinco funciones discriminantes canónicas (tabla 2.6); las dos primeras absorben el 86.51% de la varianza,

Tabla 2.6. Autovalores y varianza de las funciones discriminantes canónicas

Función	Autovalor	% de varianza	% acumulado	Correlación canónica
1	13.7272136	47.06578991	47.06578991	0.96545248
2	11.5054729	39.44822206	86.51401196	0.95918456
3	2.42786768	8.324304825	94.83831679	0.84158984
4	0.78570825	2.693917405	97.53223419	0.66332353
5	0.71974885	2.467765807	100	0.64693102

La matriz de estructura de las funciones (tabla 2.7) muestra las correlaciones intra-grupo combinadas entre las variables discriminantes y las funciones discriminantes canóni-

cas tipificadas. El magnesio, las bases totales y el sodio son las variables determinantes en la segregación de las muestras.

Tabla 2.7. Matriz de estructura de las funciones

	Función 1	Función 2	Función 3	Función 4	Función 5
Mg	-0.3435	-0.0504	-0.0660	-0.1443	0.1927
BT	-0.2301	0.0293	-0.0984	-0.2116	0.1132
Na	0.0191	0.1683	-0.0859	-0.1061	0.0393
CO	-0.0153	-0.2159	0.5746	-0.0418	-0.1826
P	-0.1815	-0.2540	0.5723	0.0696	0.1907
K	-0.1126	0.0234	0.4337	0.0855	0.0366
CCC	-0.1322	0.0100	0.3907	-0.0095	-0.0624
Al	-0.0215	0.1975	0.2652	0.1217	-0.1108
SMg	-0.2813	0.0066	-0.0750	-0.4915	0.2517
Sca(a)	-0.1718	0.1005	-0.0991	-0.4212	0.1309
ST	-0.1992	0.0821	-0.1125	-0.4155	0.1595
SK	-0.0140	0.0606	0.0348	-0.4152	0.1141
Sal	0.2320	-0.0323	0.1373	0.3256	-0.1406
Ca	-0.1535	0.0803	-0.0815	-0.2735	0.0910
pH	-0.1124	0.0990	-0.1722	-0.1853	-0.1427
limo	-0.1950	0.1714	0.1478	0.0192	-0.3892
arena	0.1744	-0.1116	-0.0550	0.1312	0.3055
arcilla	0.0203	-0.0047	-0.0982	-0.0880	0.2832

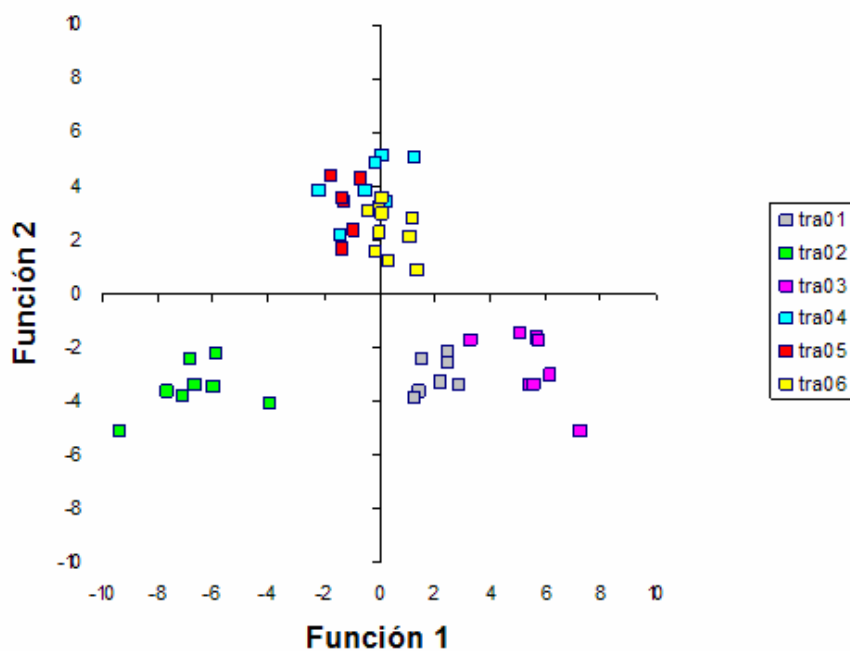


Figura 2.15. Análisis de Función Discriminante. Segregación de las unidades de muestreo.

La figura 2.15 muestra segregación entre la unidad A.2.1 (TRA01) y la unidad P.1.3 (TRA03) aunque, muestran mutua influencia. A su vez la unidad P.1.1 (TRA02) está claramente segregada del resto de unidades; mientras que las unidades P.1.2 (TRA06), P.1.4 (TRA 05) y C.1.1 (TRA04) conforman un solo grupo no discriminado.

Discusión

Tres tipos básicos de relieve: terrazas, colinas y valles constituyen las formas fisiográficas básicas; siendo la terraza el tipo a partir de cual deriva las colinas y los valles por procesos denudativos (villota 1985 Stabler & Strabler 1997). Las unidades de paisaje examinadas poseen una diversidad de relieve que confieren a los paisajes rasgos diferentes de complejidad fisonómica. Estos rasgos de complejidad fisonómica se pueden jerarquizar con base en aspectos tales como el tipo de relieve, sus formas y pendientes, altura relativa y el número de formas que se alternan dentro del mosaico que se conforman dentro de cada unidad:

1.1. Unidades de paisaje con un solo tipo de relieve

1.1.1. Terraza con una sola forma

1.1.1.1. forma plana a ligeramente ondulada, pendiente plana en casi toda su extensión, con una variación de altura menor a 5 m entre su punto más alto y bajo..... **A.2.1**

1.1.2. Terrazas con varias formas

1.1.2.1. Formas ligeramente, ondulada, escalonada y colinoide), pendientes plana en un 51%, suave 10%, moderada 25% fuerte 6% y muy fuerte 7%, escarpada en un 0.4% del total de su extensión; con una variación de altura de 100 m entre su punto más alto y más bajo.....**C.1.1**

- 1.1.2.2. Formas plana, ligeramente, ondulada, escalonada, colinoide, pendientes plana en un 56%, suave 12%, moderada 25% fuerte 3%, muy fuerte 3% del total de su extensión; con una variación de altura de 81 m entre su punto más alto y más bajo..... **P.1.4**

1.2. Unidades de paisaje con más de un tipo de relieve

1.2.1. Mosaico simple con 20 o menos unidades topográficas.

- 1.2.1.1. Conformado por un 65% de terrazas, 30% de colinas, 5% de valles; con formas plana, ligeramente ondulada, ondulada, fuertemente ondulada, escalonada, subredondeada, redondeada; pendiente plana en un 40%, suave 15%, moderada 28%, fuerte 10%, muy fuerte 7% escarpada 1% del total de su extensión; con una variación de altura de 54 m entre su punto más alto y más bajo **P.1.3**

- 1.2.1.2. Conformado por un 69% de terrazas, 25% de colinas, 6% de valles; con formas plana, ligeramente ondulada, ondulada, ondulada, escalonada, subredondeada, redondeada, subaguda; pendiente plana en un 51%, suave 14%, moderada 26%, fuerte 4%, muy fuerte 5% del total de su extensión; con una variación de altura de 65 m entre su punto más alto y más bajo **P.1.2**

- 1.2.2. Mosaico complejo con cuarenta o más unidades topográficas; conformado por un 50% de terrazas, 32% de colinas 17% de valles; con formas plana, ligeramente ondulada, ondulada, escalonada, colinoide, subredondeada, redondeada, subaguda, aguda ; pendiente plana en un 41%, suave 10%, moderada 27%, fuerte 8%, muy fuerte 12%, y escarpada 3% del total de su extensión

sión, con una variación de altura de 60 m entre su punto más alto y más bajo

..... **P.1.1**

La formación de la terraza del paisaje A.2.1 está claramente asociada con procesos de la dinámica del río Amazonas desde el Pleistoceno hasta el presente. La conformación del complejo de terrazas en C.1.1, sugiere la existencia de un sistema de terrazas altas y bajas dado la amplitud del rango de altura encontrada; la acción de las corrientes fluviales de ríos de origen amazónico ha incidido sobre sedimentos provenientes de la Formación Pebas en la zona estudiada. La existencia de otro grupo de terrazas erosionadas formando cimas colinoide, y terrazas escalonas en P.1.4., cuyo origen es igualmente Formación Pebas, que esta zona del área de estudio tiene una historia denudativa común, muy posiblemente diferenciada por la influencia de la densidad del patrón de drenaje de cada unidad.

Las unidades con más de un tipo de relieve presentan el mismo patrón de formas de relieve y de patrón de disección. Su diferenciación reside en las magnitudes que toma los mismos. Sobresale la unidad P.1.1 que constituye el paisaje más complejo, éste referido al número tipos y formas que se suceden en la unidad de muestreo y a la tendencia de mayores valores que toman sus pendientes. Posiblemente esta mayor complejidad relativa puede ser explicada como producto del levantamiento del bloque norte del río Amazonas, con respecto al bloque sur en el sector comprendido entre la desembocadura del río Loreto Yacú y proximidades de la localidad de Arara, debido a un fenómeno de subducción del bloque sur que crea una falla activa (IGAC 1997, Botero 1999).

La expresión de las variables medidas caracterizan a los suelos estudiados como suelos ácidos con niveles altos (tóxicos) de aluminio, baja concentración de bases totales y de bajos niveles de fósforo disponible entre otros, las cuales se enmarcan dentro de las ca-

racterísticas típicas para los suelos amazónicos colombianos (PRORADAM, 1979, Dui-venvoorden & Lips 1994, IGAC 1997, 2003a, 2003b, Urrego 1997, Bernal & Torres 1998, Botero 1999).

La dinámica de los componentes físicos y químicos en los suelos establece una serie de patrones que determinan su fertilidad, así un pH ácido induce que la saturación de bases como calcio, magnesio sea baja, a la vez aumenta la solubilidad del aluminio que reacciona con el escaso fósforo, limitando aun más su disponibilidad para las plantas (Urrego *op.cit*); sin embargo, valores de CIC del muestreo efectuado presenta valores entre moderado a muy alto, mientras que la materia orgánica tiene valores entre moderadas y altos, excepcionalmente muy alt. Estas variaciones en la magnitud de los valores (anexo 2.7) posiblemente repercuten en la relación planta-suelos de algunas especies.

En cada una de las unidades de paisaje estudiada se observa una conformación de gradientes de variación con base en límites inferiores y superiores de variación de los valores de las variables.

Los paisajes A.2.1, P.1.2, P.1.4 y C.1.1 conforman un gradiente de variación con la presencia de áreas donde el suelo se comporta atípicamente. Los límites de variación de un grupo determinado de variables caracterizan el gradiente formado. Dos paisajes P.1.1 y P.1.3 conforman dos grupos de gradientes claramente diferenciados. En P.1.1 éstos parecen estar asociados con la topografía del terreno, no así, los gradientes encontrados en P.1.3, los gradientes de variación no se asocian con la topografía del terreno, son otras causas las que explican su existencia.

No obstante, el análisis funcional discriminante agrupa y discrimina por las características físicoquímica de los suelos a las unidades de paisaje, estableciendo 4 grupos diferenciados a partir de los muestreos realizados en las unidades de paisaje A2.1, P.1.1, P.1.2

P.13. P.1.3 y C1.1 Los suelos de P.1.2 (TRA 02) muestran una clara diferenciación de los demás, siendo un buen indicador del subpaisaje. Los suelos de la unidad A.2.1 (TRA01) es segregada de los suelos de la unidad P.1.3 (TRA03) aunque el análisis los considera próximos debido a que las variables de mayor peso que los caracterizan son las mismas, pero se segregan por el peso de las complementarias.

Los suelos de las unidades C1.1 (transecto 04), P.1.2 (transecto 06) P.1.4 (transecto 05). Conforman un solo grupo. Esta situación se puede explicar en función de los sedimentos geológicos a partir de los cuales evolucionan estas unidades. Todas ellas están directamente asociadas con la formación Pebas. A partir de procesos denudación se delinear los paisajes de las unidades P.1.4 P.1.5 y P.1.2.; esta última es producto del proceso originado por la falla activa que actúa sobre el lugar donde se ubica espacialmente la subunidad. La dinámica generada diferencia claramente sus suelos y su relieve de las primeras. Los criterios fisionómicos usados para diferenciar las P.1.4 y P.1.2 no tienen sustento en el gradiente de variación fisicoquímica del suelo, que las considera como una sola unidad de subpaisaje.

Los suelos de C.1.1 también son considerados como suelos correspondientes a la misma unidad de pasaje de las dos anteriores. Esto puede tener su explicación en la dinámica actual de las corrientes del río Loreto Yacu que atraviesa la zona del muestro la formación Pebas y la generación sus suelos se hace con sedimentos originarios de la formación Pebas. El proceso evolutivo que actúa en estos suelos ha alcanzado una diferenciación significativa con respecto a los suelos circundantes de las unidades de la Formación Pebas.

Sin embargo esta explicación no puede ser aplicada de manera general a toda el área de estudio. Muy probablemente este subpaisaje debe tener diferencias apreciables en la constitución y gradiente de variación de sus suelos en la zona nororiental donde los ríos

atraviesan unidades de la Formación del Terciario Superior Amazónico. Algo similar debe ocurrir con los subpaisajes P.1.4 y P1.5 de la zona nororiental del área de estudio, cuyos sedimentos son del terciario superior Amazónico.

Desde el punto de vista de las características de variación del gradiente de condiciones fisicoquímicas de los suelos en las unidades de paisaje. Se diferencia dos Grandes Paisaje: “Llanura aluvial de desborde del río Amazonas”, con un paisaje: “Terraza reciente a subreciente “y un subpaisaje “superficie Plana a ligeramente ondulada”. Y “Superficie del terciario” con un paisaje: “Complejo de superficies con diferentes grado de disección” y tres subpaisajes: “Superficie con diferentes relieves, fuertemente ondulada, pendientes llana a muy fuerte, drenaje nulo a rápido” (P.1.1), “Superficie con diferentes relieves, ondulada, pendientes de moderada a llana en ocasionalmente fuerte, drenaje de medio a nulo, ocasionalmente rápido” (P.1.3) y un tercer subpaisaje de agregación conformado por P.1.2 +P.1.4 + C.1.1 (llanuras aluviales de origen amazónico condicionadas por la Formación Pebas).

CAPÍTULO III. ASPECTOS DE LA ESTRUCTURA POBLACIONAL Y PATRÓN ESPACIAL DE DISTRIBUCIÓN DE *BROSIMUM RUBESCENS* TAUB. EN LAS UNIDADES DE PAISEJES DE LA ORILLA COLOMBIANA DEL RÍO AMAZONAS

Introducción

Un bosque es el producto de la expresión de convivencia de numerosas poblaciones de diferentes especies que conforman una comunidad reconocible e identificable de otras comunidades por la organización o arreglo que adoptan sus individuos dentro de las poblaciones, formando tipos de asociaciones particulares, reconocibles por su apariencia fisonómica o estructura adoptada (Dansereau 1957, citado por Muller-Dombois & Ellenberg 1974).

El modelo estructural de la comunidad y de las poblaciones que la conforman son el resultado de la interacción de procesos bióticos y abióticos que suceden en un espacio y tiempo determinados; de tal manera que una caracterización de las estructuras de poblacionales actuales, en una misma especie, puede ser disímil en hábitats diferentes pero puede colegir sobre las características estructurales futuras que adoptará la población en cuestión y sobre el legado heredado de sus ancestros (Hutchings 1997, Zagt & Werger 1997).

A través de dos preguntas se presentan algunos aspectos del comportamiento estructural de cada una de las poblaciones que vive en las diferentes unidades de paisaje que conforman el mosaico del área estudiada:

- a. ¿Cómo es la estructura poblacional de *Brosimum rubescens* en los diferentes paisajes del área de estudio? Más exactamente ¿variables como tamaño, densidad y patrón de distribución espacial de clases en las poblaciones de *Brosimum rubescens* presentan o no variaciones en las diferentes unidades donde habitan?

- b. ¿Cómo es su patrón de distribución espacial de las poblaciones en las diferentes unidades de paisaje del área de estudio?

La aproximación a estas dos preguntas se elabora con base en los planteamientos de, Hutchings (*op. cit*), Zagt & Werger (*op. cit*), Ludwig & Reynolds (1988) y Dale (1999).

Métodos

Los aspectos de estructura abordados fueron: desempeño estructural (estructura de clases diamétricas, tamaño y densidad), y estructura del patrón de distribución espacial, los cuales se estudiaron en unidades de muestreo discretas, correspondientes a los transectos descritos en el capítulo II.

DESCRIPCIÓN Y ANÁLISIS DEL DESEMPEÑO ESTRUCTURAL

A lo largo de los transectos se contabilizaron todos los individuos, en sus diferentes estadios de crecimiento **a)** Plántula: Esporofito incipiente, que se desarrolla a partir de una semilla germinada (Raven *et al.* 1999), **b)** Juvenil: Individuo con desarrollo de cambium vascular que no ha alcanzado el estado reproductivo (Raven *et al. op. cit*) y **c)** Adulto: Estadio caracterizado por el desarrollo de estructuras reproductivas (Zagt & Werger 1997).

De cada individuo se registraron las siguientes variables: **1)** Altura total; **2)** altura a la primera rama; **3)** DAP; **4)** Radios de copa.

La altura en plántulas se midió con una regla de 1 m de longitud. La altura en árboles se calculó midiendo la distancia X al fuste del árbol, multiplicada por la tangente del ángulo obtenido por el observador a través de un clinómetro (Figura 3.1a).

El DAP se midió a 1.30 m de altura. En individuos con ramificaciones, por debajo de los 1.30 m de altura, se midió inmediatamente por debajo la ramificación (Figura 3.1b).

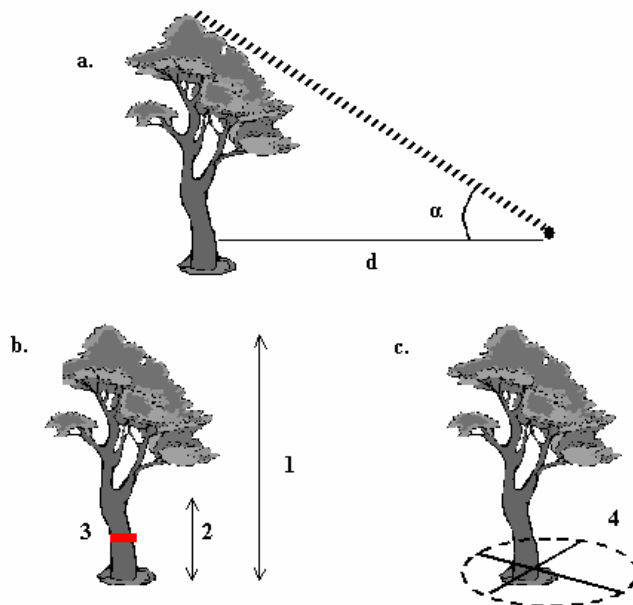


Figura 3.1. Variables medidas en campo **a.** Método para calcular la altura de los árboles, **d:** *Distancia del observador al árbol*, **α :** *Angulo*, **●:** *Observador*. **b.** 1: *Altura Total (HT)*, 2: *Altura a la Primera Rama (HPR)*, 3: **DAP**, **c.** 4: **Radio de Copa**. Fuente Arango (2002).

Se calculó el área basal, volumen del fuste y volumen de copa a partir de la estimación de la proyección de copa (Figura 3.1c). DAP, altura total (HT), altura a la primera rama (HPR) rama, de acuerdo con las siguientes ecuaciones:

Volumen de fuste: Se estimó a partir de la siguiente ecuación (Freitas 1996):

$$V_f = g * F_f * HPR$$

Donde: $g = \text{área basal} = (\pi / 4) * DAP^2$

$F_f = \text{Factor de forma} = 0,7$

$HPR = \text{Altura a la primera rama}$

Volumen de copa: Se estimó a partir de la ecuación propuesta por Bongers & Popma, (1988), adaptada por Overman *et al.* (1990).

$$V_c = 0.167 * D1 * D2 * (HT - HPR) * \pi$$

Donde: D1, D2 = Primer y segundo diámetro de copa

HT = Altura Total

HPR = Altura a la Primera Rama

Estructura de clases Diamétricas

Dada la imposibilidad de establecer una aproximación de estructura poblacional de *Brosimum rubescens* basada en una distribución por edades, se estableció un criterio de estructura por clases diamétricas basada en criterios ecológicos (Arango 2002, Palacios & Arango 2005) (Tabla 3.1). Con base en la frecuencia de individuos en cada uno de paisajes se construyó un modelo de distribución estructural por clases diamétricas de cada una de las poblaciones muestreadas.

Tabla 3.1. Clasificación y descripción de clases diamétricas usadas. Fuente Arango (2002)

Clases de DAP (cm)	Clase de Tamaño	Criterio
0 – 1	Plántula1 (P11)	En este rango de DAP los individuos se consideran como plántulas. (Zagt & Werger 1997).
1 – 4	Plántula2 (P12)	Hasta un DAP de 4 cm. (Clark <i>et al.</i> 1998)
4 – 10	Juvenil (J)	Etapa pre-reproductiva (Zagt & Werger 1997, Clark <i>et al.</i> 1998)
10 – 20	Adulto joven (A)	Desde DAP = 10 cm se consideran adultos a individuos de especies tropicales arbóreas (Zagt & Werger 1997, Clark <i>et al.</i> 1998)
20 >	Adulto Aprovechable (AA)	A partir de esta talla son aprovechados los árboles de <i>Brosimum rubescens</i> (PRORADAM 1979).

A partir de los datos de las variables obtenidas en campo se elaboró una tabla de frecuencias de clases diamétricas, usando hojas de cálculo de Excel; se efectuó un análisis de correlación de Pearson, previa verificación de normalidad de los datos usando MINITAB 13. La densidad poblacional se calculó con base en el número de individuos encontrados por ha, en cada una de las unidades de paisaje.

DESCRIPCIÓN Y ANALISIS DE LA ESTRUCTURA DEL PATRÓN DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL

Con base en parcelas contiguas, a lo largo de los transectos se definió y analizó la ocurrencia de la distribución espacial de las poblaciones naturales de *B. rubescens* en diferentes unidades de paisaje. La demarcación de las parcelas se efectuó con la ayuda de estacas marcadas con banderas rojas, situadas cada 10 metros una de la otra y unidas entre si por medio de una cuerda. La amplitud de la parcela se midió con una cuerda de 1.5 m de longitud a cada lado de la línea central, para un total del área de la unidad de muestreo de 15.000 m², subdividida en 500 subparcelas de 30 m² cada una. En cada una de estas parcelas se registró el número de individuos y su ubicación en un eje cartesiano (Figura 3.2).

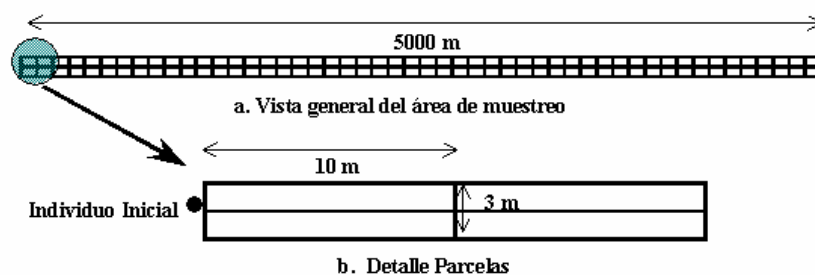


Figura 3.2. Esquema de trazado de transecto. Fuente Arango (2002).

El análisis de la estructura de patrones de distribución espacial se efectuó mediante un examen de cambios de varianza en la ocurrencia del número de individuos por parcelas de 100 m de longitud en cada uno de los transectos, usando el método Varianza Cuadrática

Local de Dos Términos (Two-Term Local Quadrat Variance –TTLQV-) (Ludwig & Reynolds 1988). Los agrupamientos se realizan en bloques de comparación de varianza de 100 m de longitud y se representan gráficamente las varianzas obtenidas. El análisis se usa para el total de la población y para casa una de las clases diamétricas.

TTLQV es uno de los métodos desarrollados, dentro de los llamados “Métodos de Varianza Cuadrática por Bloques” que evidencia y analiza patrones espaciales de distribución de poblaciones en unidades ecosistémicas continuas.

La unidad de muestreo es elegida a partir de un transecto seccionado o una rejilla cuadrículada de cuadrantes contiguos.

Presupuestos del método:

- a) Las poblaciones ocurren continuamente a través de una comunidad en un ecosistema.
- b) Examina los cambios de media y varianza de los individuos en la cuadrícula con relación a un rango de amplitud diferente de cuadrícula a través de cambios en el tamaño del cuadrante vía combinación de cuadrantes contiguos que identifica la *intensidad* (rangos de densidad presente) y la distancia entre parches de individuos.
- c) El número de individuos por cuadrante es fuertemente influenciado cuando el tamaño de cuadrante es doblado. Esta acción no tiene repercusión cuando el patrón de distribución es al azar, pero si tiene repercusión cuando la población tiene un patrón agrupado.

La varianza en TTLQV se calcula de acuerdo con:

$$Var(b)1 = [1/(N-1)] * \left\{ \left[\frac{(x_1 - x_2)^2}{2} \right] + \left[\frac{(x_2 - x_3)^2}{2} \right] + \dots + \left[\frac{(x_{N-1} - x_N)^2}{2} \right] \right\}$$

$$Var(b)2 = [1/(N-3)] * \left\{ \left[\frac{(x_1 + x_2 - x_3 - x_4)^2}{4} \right] + \left[\frac{(x_2 + x_3 - x_4 - x_5)^2}{4} \right] + \dots + \left[\frac{(x_{N-3} + x_{N-2} - x_{N-1} - x_N)^2}{4} \right] \right\}$$

Hasta el último bloque.

Donde :

$Var(b)$ = varianza del bloque (b)

N = Número total decuadrantes.

El número de boques total es la mitad de Número de cuadrantes

x = número de individuos de cada cuadrante.

La ecuación a menudo se sintetiza de la siguiente forma:

$$Var(b) = \sum_{i=1}^{N+1-2b} \left(\sum_{j=1}^{i+b-1} x_j - \sum_{j=1+b}^{i+2b-1} x_j \right)^2 * \frac{1}{2b(N+1-2b)}$$

Las varianzas obtenidas se grafican contra la amplitud de bloque. Si los individuos tienen patrón al azar sobre la zona de estudio, la gráfica puede fluctuar irregularmente sin un patrón definido, la fluctuación de la varianza es grande. Si el patrón es uniforme, las varianzas estimada son generalmente bajas y no tienen a fluctuar a medida que la amplitud del bloque aumenta; se obtiene un grafica casi recta. Si los individuos tienen un patrón agrupado en su distribución, las varianzas tienden a formar picos. El número de amplitud del bloque donde aparece el pico multiplicado por el valor de la distancia de cada cuadrante es equivalente al radio de dispersión, por lo que dos veces este valor indica la distancia entre cada parche de agrupamiento. Si la varianza del pico es grande y aguda, el agrupamiento es fuerte, entonces se dice es un patrón de gran intensidad. Si la varianza del pico es baja, el patrón es de baja intensidad y el patrón de agrupamiento no es bien definido (Ludwig & Reynolds 1988, Krebs 1999).

No obstante, el modelo tiene limitaciones. Ludwig & Reynolds (1988) recomiendan un número de bloques hasta $N/10$ ya que por encima de este valor la estimación pierde precisión.

Los picos que se forman en el bloque 1 y se extienden más del 50% de la longitud del transecto no tienen significancia alguna de agrupamiento. Sin embargo Campbell *et al*

(1998) sugieren que picos de varianza encontrados en los bloques 1, 2 y 3 ocurren frecuentemente por azar y no indican un patrón biológico significativo.

Resultados

CARACTERIZACIÓN DE LA ESTRUCTURA POBLACIONAL

Tamaño y Densidad Poblacional

La unidad de muestreo de las superficies planas a ligeramente onduladas de la terraza reciente a subreciente de la llanura aluvial de río Amazonas (A2.1) contiene el 78% de la población total del área de estudio, con una densidad poblacional 217 individuos por hectárea. El 22% restante corresponde a cuatro poblaciones que ocupan paisajes del Terciario Superior Amazónico (P.1.3) con un tamaño de 1% y una densidad de 29 individuos por hectárea, y en la Formación Pebas con tres subpaisajes: P.1.1 con un tamaño de 0,8% y una densidad de 21 individuos por hectárea; P.1.2 y P.1.4 contienen poblaciones de 0,2% cada una y densidades poblacionales de 7 y 5 individuos por ha respectivamente.

La tabla 3.2 resume la densidad por hectárea del total de individuos y por clases diamétricas en cada una de las unidades de paisaje (UP) donde vive *Brosimum rubescens*. La figura 3.3 grafica la distribución de densidad por clase diamétrica en cada una de las unidades de paisaje en donde se distribuye B. Rubescens.

Tabla 3.2. Densidad poblacional por Ha de *Brosimum rubescens*.

UP	densidad de individuos por ha					n (total)
	n _{P11}	n _{P12}	n _J	n _A	n _{AA}	
A.2.1	169	20	7	1	20	217
P.1.1	5	7	3	3	3	21
P.1.2	2	3	0	1	1	7
P.1.3	7	11	4	3	3	29
P.1.4	2	0	0	0	3	5

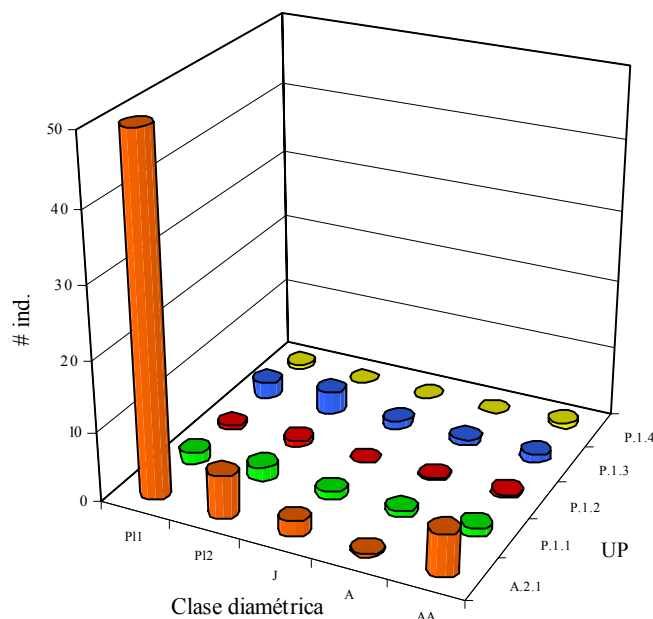


Figura 3.3. Distribución de la densidad poblacional (Ind./Ha) de *Brosimum rubescens* por clase diamétrica por unidad de paisaje.

Descripción de las poblaciones en función de las variables estimadas

En todas las poblaciones los valores acumulados de área basal, volumen de fuste y volumen de copa, se concentran en los individuos AA, adultos aprovechables que tiene $DAP > 20$ cm.

La población más grande por unidad de ha está localizada sobre el paisaje A.2.1 la más pequeña se localiza sobre la unidad P.1.4; sin embargo valores acumulados más altos de área basal y volumen de copa se encuentran en la unidad P.1.4 no obstante su tamaño, debido a que concentra los árboles más corpulentos de toda la zona de estudio.

Los valores acumulados de estructura corresponden a la población que habita en la unidad P.1.2

La tabla 3.3 resume los valores de cada variable estimada por hectárea y su porcentaje acumulado por clase diamétrica.

Tabla 3.3. Resumen de variables acumuladas por ha por clase diamétrica de las poblaciones de los paisajes A.2.1, P.1.1, P.1.2, P.1.3, P.1.4

Unidad de paisaje A.2.1

Clase Diamétrica (cm)	No Individuos/ha	Abundancia relativa	área basa l (m ²) / ha	% del área basal total / ha	volumen fuste (m ³) / ha	% del volumen árbol total / ha	volumen copa (m ³) / ha	% del volumen de copa total / ha
0 – 1	169	77,88	0,0013	0,042059353	0,0003	0,1462	2,4261	2,0202E-05
1 – 4	20	9,22	0,0053	0,171830785	0,0045	2,1527	1042384,0487	8,679909295
4 – 10	7	3,23	0,0244	0,789476343	0,0617	29,6091	2928317,6053	24,38403699
10 – 20	1	0,46	0,0190	0,612986858	0,0851	40,8552	137119,1690	1,141788337
> 20	20	9,22	3,0463	98,38364666	29,4950	99,4889	7901335,0635	65,79424517
Valor acumulado	217	100,00	3,0964	100	29,6465	100,0000	12009158,3125	100

Unidad de Paisaje P.1.1

Clase Diamétrica (cm)	No Individuos/ha	Abundancia relativa	área basa l (m ²) / ha	% del área basal total / ha	volumen fuste (m ³) / ha	% del volumen árbol total / ha	volumen copa (m ³) / ha	% del volumen de copa total / ha
0 – 1	5	23,81	0,0000940	0,027862525	0,0000	0,0006	0,4744528	0,017031728
1 – 4	7	33,33	0,0025	0,746156873	0,0019	0,0746	32,57141959	1,169236569
4 – 10	3	14,29	0,0047	1,396075497	0,0058	0,2255	92,0784936	3,305399132
10 – 20	3	14,29	0,0396	11,7300455	0,1646	6,4164	61,3856624	2,203599421
> 20	3	14,29	0,2904	86,0998596	2,3929	93,2829	2599,18967	93,30473315
Valor acumulado	21	100,00	0,3373	100	2,5652	100,0000	2785,6996985	100

Unidad de paisaje P.1.2

Clase Diamétrica (cm)	No Individuos/ha	Abundancia relativa	área basa l (m ²) / ha	% del área basal total / ha	volumen fuste (m ³) / ha	% del volumen árbol total / ha	volumen copa (m ³) / ha	% del volumen de copa total / ha
0 – 1	2	28,57	0,000070	0,11	0,000014	0,00	0,090558	0,01
1 – 4	3	42,86	0,000784	1,18	0,000381	0,11	10,381359	1,61
4 – 10	0	0,00	0,000000	0,00	0,000000	0,00	0,000000	0,00
10 – 20	1	14,29	0,008181	12,35	0,028634	8,20	176,281459	27,31
> 20	1	14,29	0,057186	86,36	0,320252	91,69	458,786488	71,07
Valor acumulado	7	100,00	0,0662	100	0,34928198	100,0000	645,539865	100

Unidad de paisaje P.1.3

Clase Diamétrica (cm)	No Individuos/ha	Abundancia relativa	área basa l (m ²) / ha	% del área basal total / ha	volumen fuste (m ³) / ha	% del volumen árbol total / ha	volumen copa (m ³) / ha	% del volumen de copa total / ha
0 – 1	7	25,00	0,0002	0,0472	0,00003418	0,0011	1,31370	0,0398
1 – 4	11	39,29	0,0041987	1,0549	0,00529657	0,1708	558,63690	16,9198
4 – 10	4	14,29	0,0195	4,9094	0,03829676	1,2350	489,58328	14,8284
10 – 20	3	10,71	0,0312	7,8354	0,13305556	4,2906	599,49687	18,1574
> 20	3	10,71	0,3429	86,1530	2,92438978	94,3025	1652,63868	50,0546
Valor acumulado	28	100,00	0,3980	100	3,10107283	100,0000	3301,66943	100

Unidad de paisaje P.1.4

Clase Diamétrica (cm)	No Individuos/ha	Abundancia relativa	área basal (m ²) / ha	% del área basal total / ha	volumen fuste (m ³) / ha	% del volumen árbol total / ha	volumen copa (m ³) / ha	% del volumen de copa total / ha
0 – 1	2	40,00	0,000020	0,000588	0,000002	0,000005	0,031505	0,001083
1 – 4	0	0,00	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000
4 – 10	0	0,00	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000
10 – 20	0	0,00	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000
> 20	3	60,00	3,381147	99,999412	40,463808	99,999995	2909,955695	99,998917
Valor acumulado	5	100,00	3,3812	100	40,46381004	100,0000	2909,987200	100

DESEMPEÑO ESTRUCTURAL*Variación del comportamiento de las variables de Desempeño Estructural en las unidades de paisaje*

Las poblaciones muestreadas en diferentes unidades de paisaje registraron diferencias, además de tamaño y densidad, en el número de individuos contenidos dentro de cada clase diamétrica (tabla 3.4) (Figura 3.4) , lo que produce al interior de cada población modelos diferentes en la estructura de distribución poblacional (Figura 3.5).

Tabla 3.4. Numero de individuos distribuidos por clases diamétricas en cada unidad de muestreo

	No. Total	No. De individuos por clases diamétricas				
		P11	P12	J	A	AA
TRA01	326	253	30	11	2	30
TRA02	32	8	10	5	4	5
TRA03	43	11	17	6	4	5
TRA05	7	3	0	0	0	4
TRA06	10	3	4	0	1	2

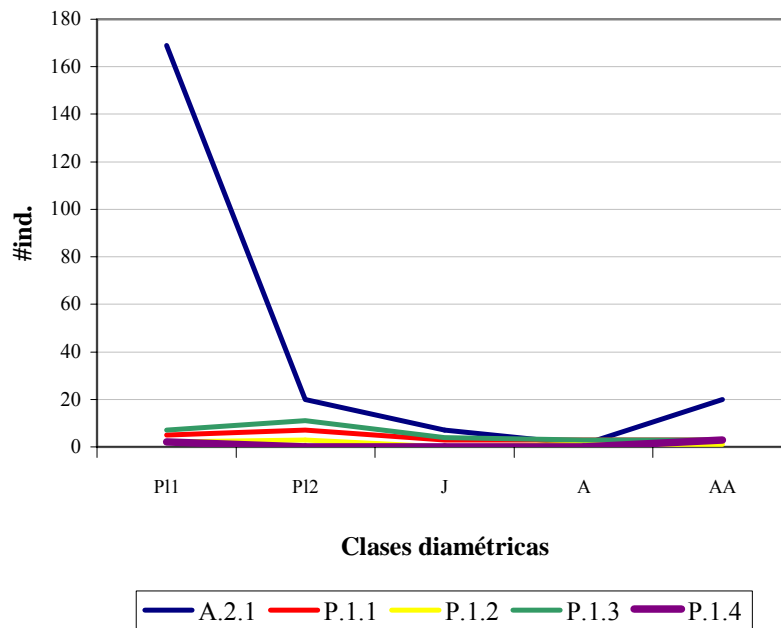


Figura 3.4. Distribución de individuos en clases diamétricas por ha en las unidades de paisaje

Las poblaciones de P.1.1 (Formación Pebas) y P.1.3 (Terciario Superior Amazónico) presentan modelos en forma de “S” invertida en los cuales la cantidad e individuos de la clase PI1 es menor a la cantidad de individuos de la clase PI2, igualmente en ambos se denota un menor de individuos de la clase A, y un mayor número de individuos de la clase AA a los esperados (Figura 3.4b,c) .

La población en P.1.4 (Formación Pebas) presenta un modelo en forma de “U” con la presencia de individuos de dos clases diamétricas PI1 y AA, hay ausencia total en el área de muestreo de individuos de las clases PI2, J y AA (Figura 3.4d).

La población en P.1.2 (Formación Pebas) presenta un modelo “híbrido” entre “S” y “U”, Al igual que el primero el número de plántulas de la clase PI1 es inferior al número de individuos de la clase PI2, al igual que el modelo “U” no hubo registro de la clase J dentro de la unidad de muestreo (Figura 3.4e). Al igual que en las unidades restantes la cantidad de individuos de la clase A son menos y la cantidad de AA son mayores a los esperados.

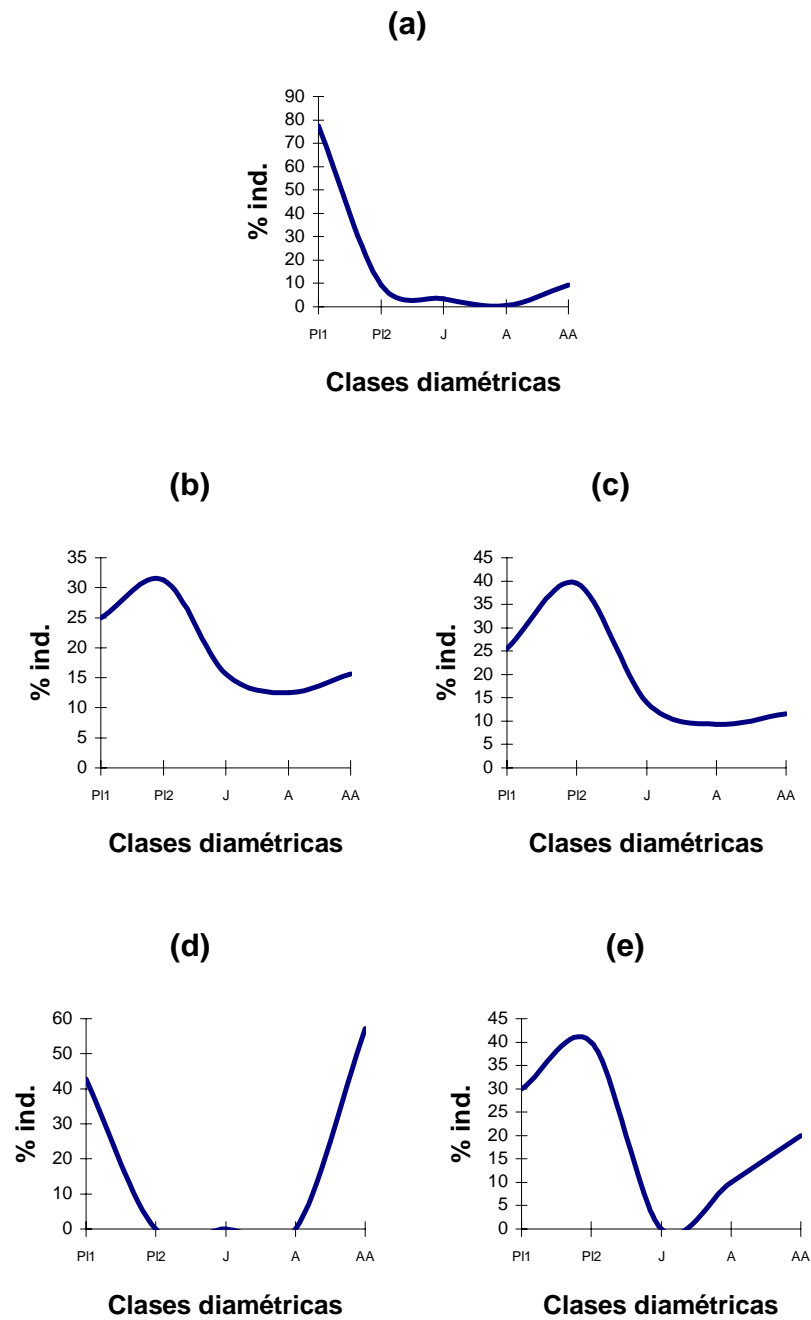


Figura 3.5. Estructura de las distribuciones poblacionales en (a) A.2.1 (TRA01), (b) P1.1 (TRA02), (c) P1.3 (TRA03), (d) P1.4 (TRA05), (e) P1.2 (TRA06) PI1=Plántula1 (0-1 cm), PI2=Plántula2 (1-4 cm), J=Juvenil (4-10 cm), A=Adulto (10-20 cm), AA= Adulto Aprovechable (>20 cm).

Relación entre las variables de Desempeño Estructural

Las variables morfométricas mediadas y estimadas: presentan coeficientes de correlación positivos $0 < r < 1$, con una significación (entre $p < 0,000$ y $p < 0,01$) en todas las unidades de muestreo (tabla 3.5).

Tabla 3.5. Coeficiente de correlación de Pearson (a) A.2.1. n=326, (b) P.1.1 n=32, (c) P.1.3 n=43, (d) P.1.4 n=7, (e) P.1.2 n=10

(a)

	DAP	AT	APR	G	VF
AT	0,962				
p	0,000				
APR	0,859	0,894			
p	0,000	0,000			
G	0,945	0,852	0,738		
p	0,000	0,000	0,000		
VF	0,832	0,733	0,761	0,917	
p	0,000	0,000	0,000	0,000	
VC	0,678	0,617	0,506	0,710	0,558
p	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000

(b)

	DAP	AT	APR	G	VF
AT	0,934				
p	0,000				
APR	0,888	0,940			
p	0,000	0,000			
G	0,932	0,778	0,756		
p	0,000	0,000	0,000		
VF	0,840	0,679	0,717	0,965	
p	0,000	0,000	0,000	0,000	
VC	0,942	0,845	0,808	0,979	0,939
p	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000

(c)

	DAP	AT	APR	G	VF
AT	0,947				
p	0,000				
APR	0,934	0,929			
p	0,000	0,000			
G	0,950	0,865	0,821		
p	0,000	0,000	0,000		
VF	0,917	0,827	0,802	0,986	
p	0,000	0,000	0,000	0,000	
VC	0,798	0,821	0,639	0,826	0,764
p	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000

	DAP	AT	APR	G	VF
AT	0,939				
p	0,002				
APR	0,977	0,906			
p	0,000	0,005			
G	0,966	0,827	0,970		
p	0,000	0,022	0,000		
VF	0,919	0,753	0,947	0,988	
p	0,003	0,051	0,001	0,000	
VC	0,997	0,923	0,961	0,968	0,919
p	0,000	0,003	0,001	0,000	0,003

	DAP	AT	APR	G	VF
AT	0,990				
p	0,000				
APR	0,965	0,945			
p	0,000	0,000			
G	0,979	0,948	0,957		
p	0,000	0,000	0,000		
VF	0,893	0,845	0,940	0,955	
p	0,000	0,002	0,000	0,000	
VC	0,763	0,724	0,903	0,797	0,905
p	0,010	0,018	0,000	0,006	0,000

Modelos de relación entre DAP y altura Total

Dado en los coeficientes de correlación son significativos, se identifica el modelo que mejor se ajusta a las relación DAP:Altura total (AT) en cada una de las poblaciones de *B. rubescens*:

En la población de la unidad de paisaje A.2.1 (muestra TRA01), la relación entre DAP y AT es significativa ($r^2 = 0.96$, $F_{1,323} = 7131.71$, $p < 0.001$) y se ajusta a una ecuación potencial cuya expresión es:

$$AT = 66,62 * DAP^{0.89}$$

En la población de la unidad de paisaje P.1.1 (muestra TRA02), la relación entre DAP y AT es significativa ($r^2 = 0.95$, $F_{1,30} = 661.33$, $p < 0.001$) y se ajusta a una ecuación potencial cuya expresión es:

$$AT = 71,22 * DAP^{0.83}$$

En la población de la unidad de paisaje P.1.2 (muestra TRA06), la relación entre DAP y AT es significativa ($r^2 = 0.93$, $F_{1,8} = 115.14$, $p < 0.001$) y se ajusta a una ecuación potencial cuya expresión es:

$$AT = 78,68 * DAP^{0.90}$$

En la población de la unidad de paisaje P.1.3 (muestra TRA03), la relación entre DAP y AT es significativa ($r^2 = 0.88$, $F_{1,41} = 311.87$, $p < 0.001$) y se ajusta a una ecuación potencial cuya expresión es:

$$AT = 85,98 * DAP^{0.89}$$

En la población de la unidad de paisaje P.1.4 (muestra TRA05), la relación entre DAP y AT es significativa ($r^2 = 0.98$, $F_{1,5} = 416.34$, $p < 0.001$) y se ajusta a una ecuación potencial cuya expresión es:

$$AT = 29,88 * DAP^{0.77}$$

Todas las poblaciones sin importar su tamaño o unidad de paisaje se ajustan al modelo potencial. Las clases menores se ajustan al modelo potencial y las clases mayores se alejan a la predicción que hace el modelo (Figura 3.6). Biológicamente el modelo explica un crecimiento lento, con una tasa de incremento de la relación (DAP: AT) inferior a la expresada por modelos lineales que para la misma relación tendría valores más altos de crecimiento expresado en la relación DAP: AT.

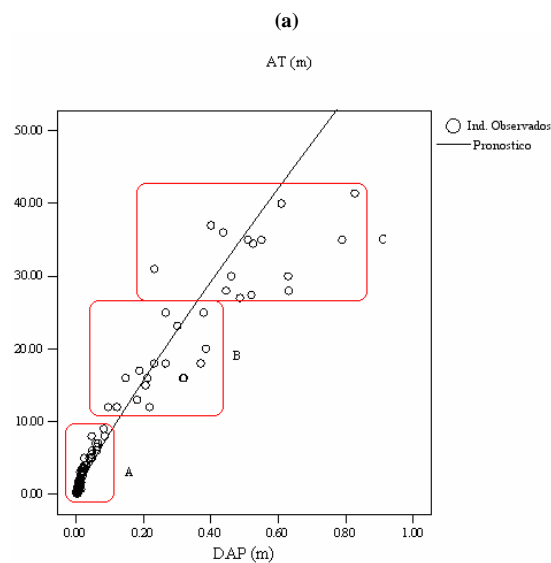
En A.2.1 los individuos de P11 P12 J y A (entre 0,005 y 20 cm de DAP) se ajustan al modelo de predicción, por encima de este DAP, los individuos tienen a dispersarse. Cuando los individuos alcanzan un DAP entre 40 - 80 el incremento la altura alcanzada es menor a la predicha por el modelo. (Figura 3.6a).

La población de P.1.1 predice potencialmente el crecimiento de los individuos entre 0 y 10 cm de DAP por encima de éste DAP los individuos se alejan del pronóstico. Los árboles que alcanzan entre 30 y 50 cm de DAP tienen alturas entre 25 y 30 m, menores a la predicción del modelo (Figura 3.6b).

La población de P.1.2 predice potencialmente el crecimiento de los individuos entre 0 y 5 cm de DAP por encima de éste DAP los individuos se alejan del pronóstico. Los árboles que alcanzan entre 20 y 30 cm de DAP tienen alturas hasta 20 m, menor a la predicción del modelo. Esta población parece no desarrollarse en DAP y altura, en comparación con las poblaciones de A.2.1 y P.1.1. (figura 3.6c).

La población de P.1.3 predice potencialmente el crecimiento de los individuos entre 0 y 12 cm de DAP por encima de éste DAP los individuos se alejan del pronóstico del modelo. Los árboles que alcanzan entre 35 y 50 cm de DAP tienen alturas entre 20 y 37 m, menor a la predicción del modelo. (figura 3.6d).

La población de P.1.4 predice potencialmente el crecimiento de los individuos entre 0 y 50 cm de DAP. Solo conforma dos grupo, debido al tamaño de la población. Los árboles que alcanzan entre 100 y 210 cm de DAP tienen alturas entre 30 y 40 m, menor a la predicción del modelo. (figura 3.6e). Esta población aunque más escasa tiene los árboles más grandes (relación DAP, AT)



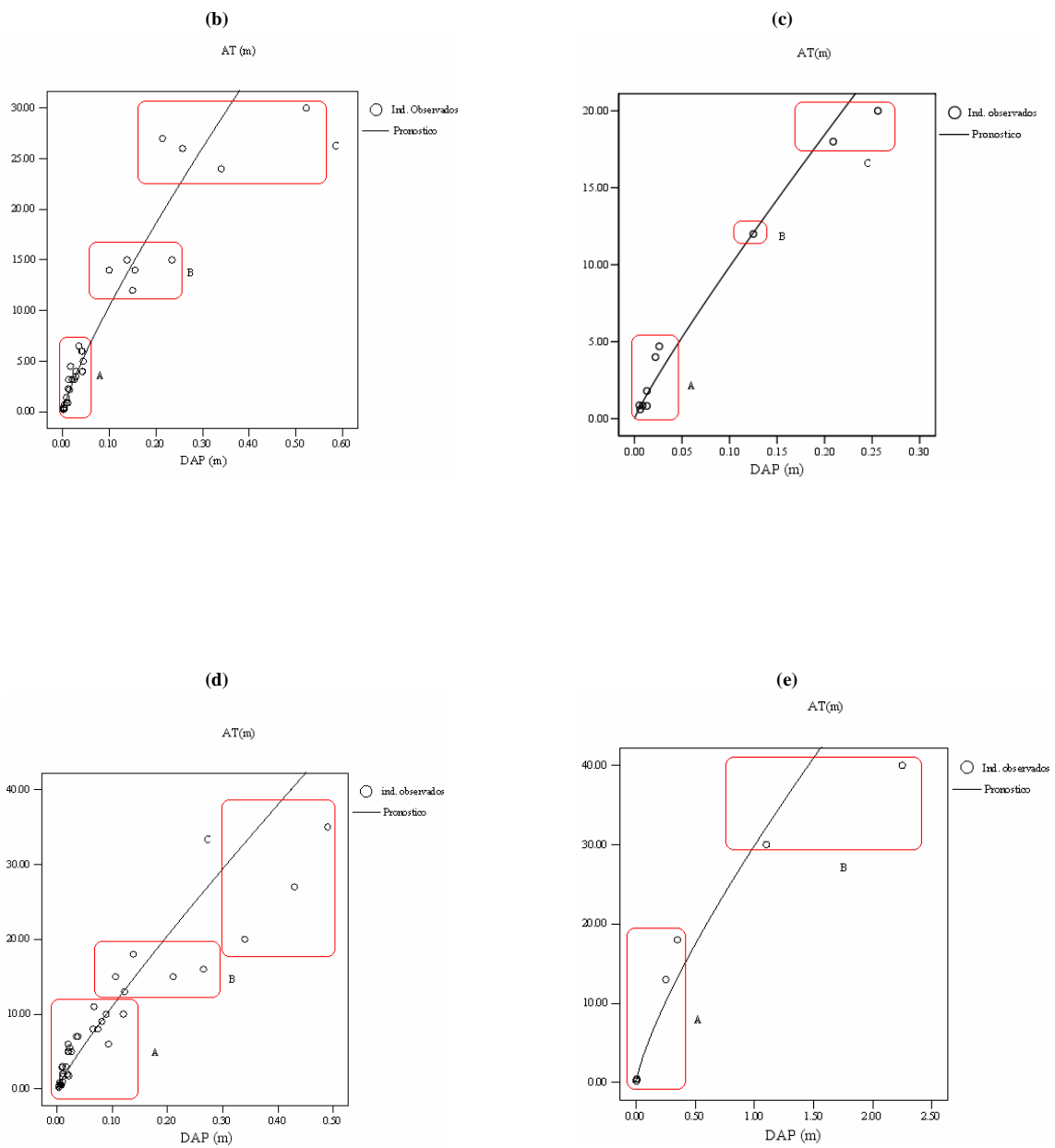


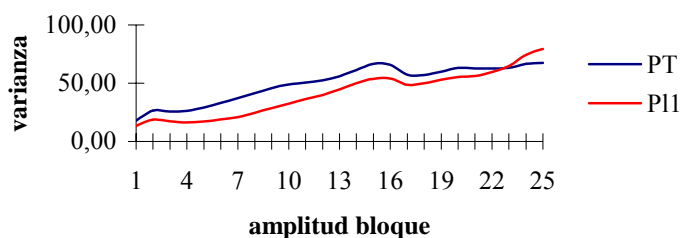
Figura 3.6. Modelo de regresión potencial entre DAP y la altura total AP de la totalidad de los individuos en (a)A.2.1 (TRA01), (b) P1.1 (TRA02), (c) P1.3 (TRA03), (d) P1.4 (TRA05), (e) P1.2 (TRA06) A, B, C grupos.

ESTRUCTURA DEL PATRÓN DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL

El resultado del agrupamiento de los individuos en bloques de 100 m, usando el método Varianza Cuadrática Local de Dos Términos (Two-Term Local Quadrat Variance – TTLQV) arrojó 25 bloques en cada unidad de muestreo de 5000 m de longitud, con el siguiente comportamiento:

En la unidad A.2.1 la Población Total (PT) presenta un patrón de distribución al azar, con una tendencia a un agrupamiento de baja intensidad entre los 2800 - 3250 m. Plántula 1 (P11), tiene un patrón de distribución al azar. Plántula 2 (P12) presenta un patrón de distribución de agregación fuerte y de alta intensidad entre los 1200 – 2000 m. Juvenil (J) tiene una distribución espacial agregada, con picos de agregación fuerte y gran intensidad entre 4400 - 5000 m; igualmente hay otros dos picos menores de agregación baja y baja intensidad entre 3000 – 3400 m. Los picos entre el bloque 1 -3 y 5-7 no tienen significancia biológica. Adulto (A) presenta igualmente un patrón agregado con un pico de agregación débil y baja intensidad localizado entre 1100 – 1800 m. La población Adulto Aprovechable (AA) tiene un patrón agregado, con una expresión de baja intensidad entre 600–1600 m; un pequeño pico de fuerte agregación y alta intensidad entre 2800 – 3200 m (Figura 3.7).

A.2.1



A.2.1

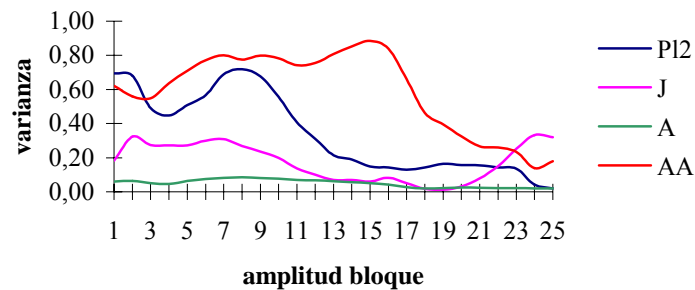


Figura 3.7. Estructura del patrón distribución espacial en la población de la Unidad A.2.1. PT= población total, P1= plántula $0 < \text{DAP} < 1$ cm, P12, plántula $1 < \text{DAP} < 4$ cm J= juvenil $< 4 < 10$ cm, A=adulto joven $10 < \text{DAP} < 20$ cm., AA adulto aprovechable, $\text{DAP} > 20$ cm.

En la unidad P.1.1 la Población Total (PT) presenta un patrón al azar, con un pseudopico de agregación entre el bloque 3 y 5 que no tiene significancia biológica alguna. Plántula 1 (P1), tiene un patrón agregado con un pico de agregación fuerte y alta intensidad entre 4200 – 4500, con un pseudopico de agregación entre el bloque 3 - 5 que no tiene significancia biológica alguna. Plántula 2 (P12) presenta un patrón de distribución de agregación con un pico de agregación fuerte y de alta intensidad entre 2200 - 2600 m, y un pico de agregación débil y de intensidad baja entre 4600 - 5000m. Los pseudopicos de agregación entre el bloque 3-5 y 16–20 no tienen significancia biológica alguna. Juvenil (J) tiene una distribución espacial agregada, con un pico de fuerte agregación de gran intensidad entre 4200 - 4500 m. Adulto (A) presenta igualmente un patrón agregado con un pico de agregación débil a y baja intensidad entre 2600 – 4200. La Población de Adulto Aprovechable (AA) tiene un patrón agregado, con una expresión de fuerte agregación y de alta intensidad en los picos situados entre 3000-34000 y 3800 -4200. El pico situado entre los bloques 3 y 5 no tiene significancia biológica. (Figura 3.8).

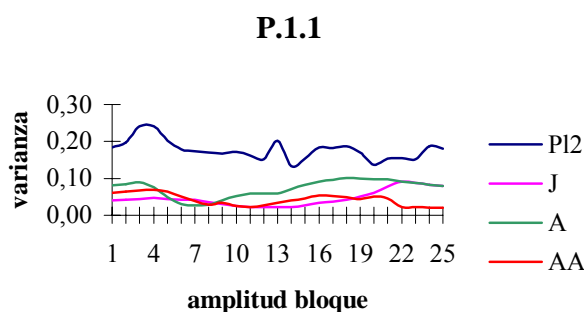
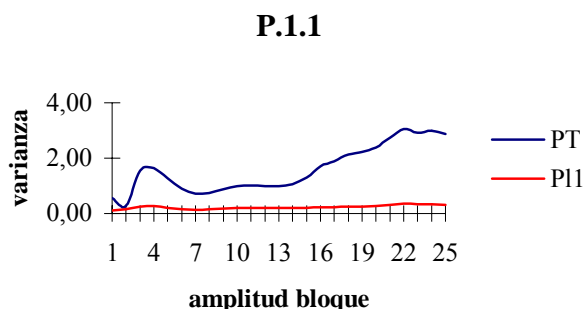


Figura 3.8. Estructura del patrón distribución espacial en la población de la Unidad P.1.1. PT= población total, P1= plántula $0 < \text{DAP} < 1$ cm, P12, plántula $1 < \text{DAP} < 4$ cm J= juvenil $< 4 < 10$ cm, A=adulto joven $10 < \text{DAP} < 20$ cm., AA adulto aprovechable, $\text{DAP} > 20$ cm.

En la unidad P.1.2 la Población Total (PT) presenta un patrón de distribución agregado con un pico de agregación fuerte y de alta intensidad entre 4600-5000 y un pico de agregación débil y de baja intensidad entre 1000 – 2600 m. Plántula1 (P11) presenta un patrón de distribución de agregación débil e intensidad baja entre 22000 – 2600 m. Plántula2 (P12) presenta un patrón de distribución agregación débil e intensidad baja entre 1000 – 2000 m. El método no detecta los individuos situados hacia los 4100 m. Adulto (A) no presenta patrón alguno interpretable. La población Adulto Aprovechable (AA) tiene una tendencia de patrón agregado, sin embargo forma sólo un pseudopico entre el bloque 21 - 23. Los individuos que se localizan hacia en los primeros 100 m y hacia el metro 4300, no son detectados por el método. (Figura 3.9).

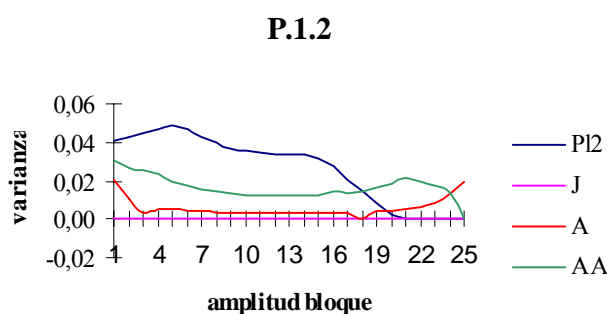
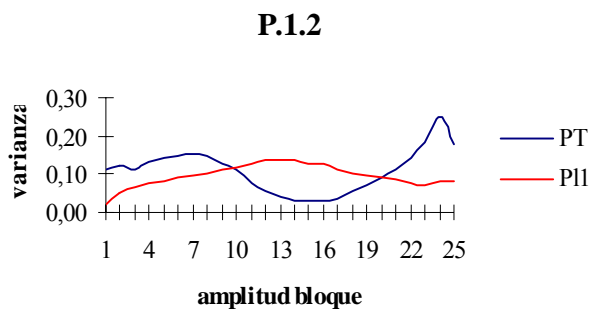


Figura 3.9. Estructura del patrón distribución espacial en la población de la Unidad P.1.2. PT= población total, P1= plántula $0 < \text{DAP} < 1$ cm, P12, plántula $1 < \text{DAP} < 4$ cm J= juvenil $< 4 < 10$ cm, A=adulto joven $10 < \text{DAP} < 20$ cm., AA adulto aprovechable, $\text{DAP} > 20$ cm.

En la unidad P.1.3 la Población Total (PT) presenta un patrón de distribución agregado con tres picos de agregación fuerte y de alta intensidad en 600-1000, 3000 -2400, y 4000 - 45000 m. Plántula 1 (P11) presenta un patrón de distribución de agregación fuerte y de alta intensidad entre 600 y 1200 m . El método no detecta la agregación de individuos hacia los 4600 m que debería ser fuerte y de alta intensidad. Plántula 2 (P12) presenta un patrón de distribución de agregación fuerte y alta intensidad entre 200 – 600 m, no reconoce el pico situado de los individuos situados entre los 4800-5000 que debería ser de agregación fuerte y alta densidad. Igualmente forma tres pseudopicos 3 -6, 13-17 y 21-24 que no

tienen significancia biológica alguna. En Juvenil (J) el patrón parece indicar una distribución al azar, no agrupa los individuos localizados entre 1600-1800 m. Adulto (A) presenta un patrón agregado con un pico de agregación fuerte y alta intensidad entre 3100 – 4800. La Población de Adulto Aprovechable (AA) tiene un patrón agregado, con una expresión de agregación fuerte y alta intensidad en los picos situados entre 100 – 500 m, y 4200- 4800 (Figura 3.10).

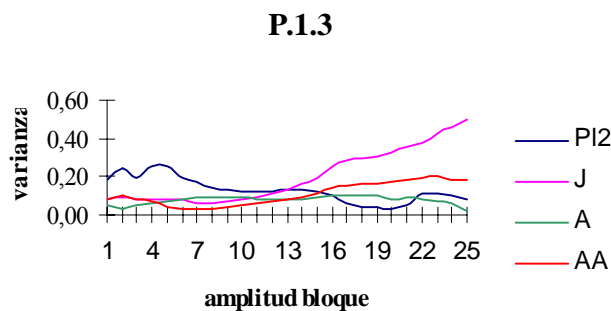
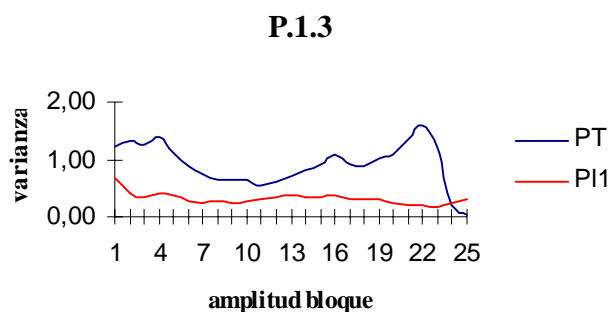


Figura 3.10. Estructura del patrón distribución espacial en la población de la Unidad P.13. PT= población total, P1= plántula $0 < \text{DAP} < 1$ cm, PI2, plántula $1 < \text{DAP} < 4$ cm J= juvenil $4 < 10$ cm, A=adulto joven $10 < \text{DAP} < 20$ cm., AA adulto aprovechable, $\text{DAP} > 20$ cm.

En la unidad P.1.4 la Población Total (PT) presenta un patrón de distribución agregado con dos picos de agregación fuerte y de alta intensidad en 200-400, 2000 -3000 m.

Plántula1 (P1) presenta un patrón de distribución de agregación fuerte y de alta intensidad entre 200 – 400 m. El Pico localizado en el bloque 21-23 no tiene significancia biológica. La Población de Adulto Aprovechable (AA) tiene un patrón agregado, con una expresión de agregación débil y baja intensidad en los picos situados entre 1800 – 2400 m. (Figura 3.11).

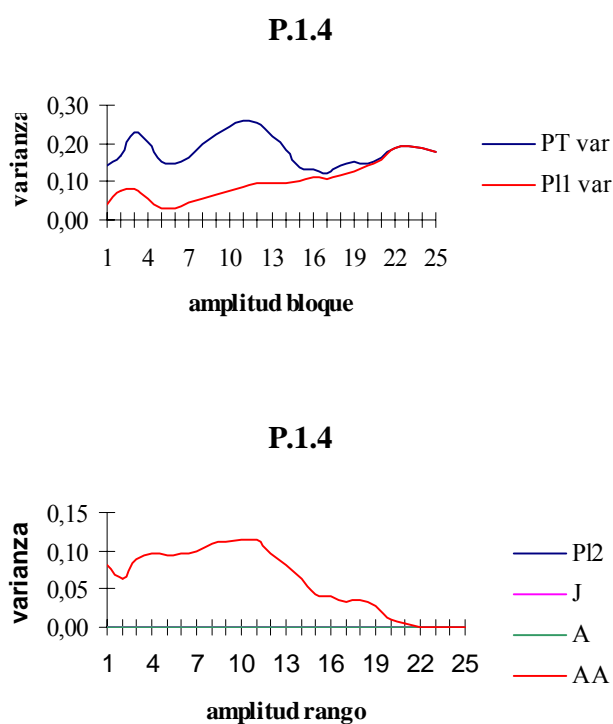
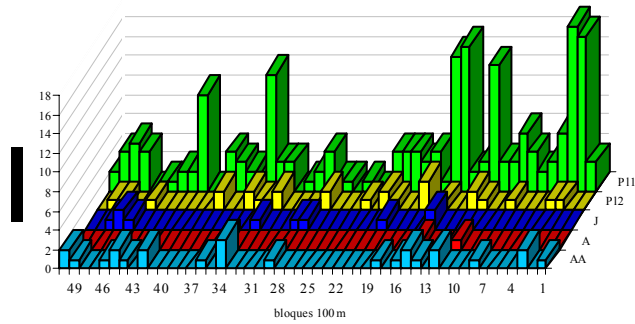


Figura 3.11. Estructura del patrón distribución espacial en la población de la Unidad P.14. PT= población total, P1= plántula $0 < \text{DAP} < 1$ cm, P12, plántula $1 < \text{DAP} < 4$ cm J= juvenil $< 4 < 10$ cm, A=adulto joven $10 < \text{DAP} < 20$ cm., AA adulto aprovechable, $\text{DAP} > 20$ cm.

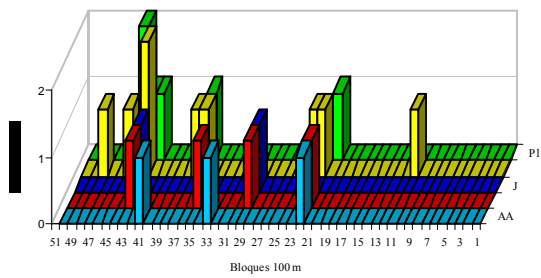
La figura 3.12 visualiza el patrón espacial de distribución, agrupando los individuos en bloques de 100 m, y cuantificando el número de individuos presentes en cada bloque y por cada clase diamétrica.

TRA01

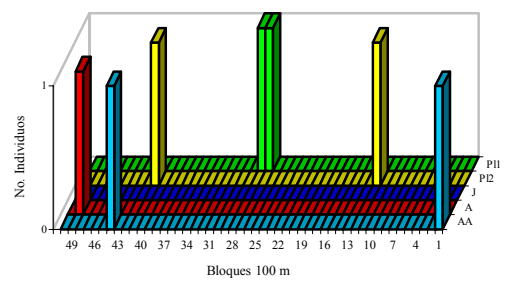


P.1.1

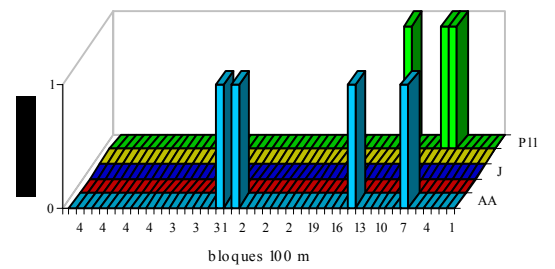
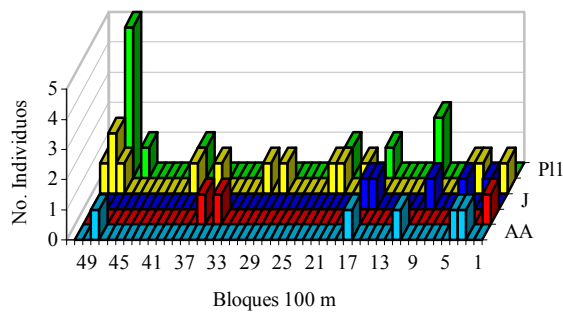
P.1.2



P.1.3



P.1.4



Fi-

gura 3.12. Patrón de distribución espacial de individuos *Brosimum rubescens*. Agrupados en bloques de 100 m y por clases diométricas.

Discusión

De las 16 unidades de paisaje identificadas en el área de estudio sólo hay presencia de poblaciones de *Brosimum rubescens* en cinco de ella: Corresponden a formaciones de terrazas recientes a subrecientes de la llanura aluvial de río Amazonas (A.2.1) y a paisajes de Terciario Superior Amazónico y formación Pebas que abarcan cuatro unidades, diferenciadas por el origen de sus sedimentos, composición del suelo y el grado de disección. Todas ellas poseen suelos profundos.

Los tamaños de las poblaciones y la densidad de *B. rubescens* dentro de estos paisajes no es similar (Tabla 3.2) Las “Superficies Planas a Ligeramente Ondulada de Terrazas Recientes a Subrecientes de la Llanura Aluvial del Río Amazonas (A.2.1) concentran el 77% de la población total estimada, con una densidad de 217 individuos/ ha. Mientras que las unidades del Terciario (Formaciones Terciario Superior Amazónicas (P.1.3) y Formación Pebas (P.1.1, P.1.2 y P.14) presentan densidades poblaciones que oscilan entre 29 y 5 individuos/ha que representan el 23% de la población estimada de la zona de estudio.

¿Es esta diferencia en densidad poblacional debida a factores ambientales que condicionan la presencia o ausencia de poblaciones de *B. rubescens* en ciertos espacios geográficos o su presencia o ausencia se debe a eventos estocásticos, independientes de la naturaleza de los ambientes?

La presencia o ausencia de poblaciones de *B. rubescens* en las unidades de paisaje a nivel de Gran Paisaje “A”, “C” y “P” tiende a ser significativa. La diferencia en densidad y tamaños de población observados entre dos grandes paisajes; “A” y “P” y igualmente tiende a ser significativa; No obstante entre las diferentes unidad paisaje “P” (Terciario) la

distribución de la abundancia ((21, 7, 29, 5) puede a ser explicada por causa de eventos estocásticos.

Los valores de área basal, volumen de copa y volumen de fuste de las poblaciones presentan diferencias significativas que pueden ser explicadas en términos biológicos y ecológicos (desarrollo de los individuos, tamaño de población, etc.) más que a factores de condicionamiento ambiental. No obstante la diferencias existentes entre desarrollo biológico y las características ecológicas sugieren que éstas, en el caso de los paisajes del Terciario (P) pueden ser efecto otras particularidades ecológicas y/o particularidades debidas a factores ambientales.

Estructuralmente las poblaciones *B. rubescens* difieren significativamente de unidad a unidad de paisaje presentando tres formas principales y una derivada: “J” invertida “S” invertida y “U” con una forma derivada “V”. La adopción de cualquiera de estas formas de distribución estructural tiene significado ecológico a nivel de la población y a nivel de la comunidad. (Zagt & Werger 1997).

En A.2.1 la forma de “J” invertida de la población sugiere una población óptimamente estructurada con un gran porcentaje de individuos que son reclutados como plántulas, con un número decreciente de individuos en las clases de diámetro más grande. El modelo hace suponer que *Brosimum rubescens* es en esta unidad de paisaje una especie frecuente y altamente competitiva. El número decreciente de individuos de clases de pequeño diámetro a clases de mayor diámetro permite suponer un flujo adecuado de regeneración, o reclutamiento de individuos a la clase inmediatamente superior, en donde la muerte de un individuo es reemplazada por individuos de una clase menor manteniendo tamaño constante de la población (Foster & Hubbell 1990, Zagt & Werger *op.cit.* Clark et al, 1998, Clark & Clark 1999).

No obstante, hay un número de individuos reclutados como juveniles y adultos aprovechables con respecto a lo esperado (éste último evento sucede en todas las poblaciones), que expresan un bajo reclutamiento de plántulas P12 y adultos jóvenes, que puede ser explicado de dos maneras:

a): Es el reflejo de perturbaciones pasadas, actuantes sobre la población, concretamente referidas con posibles tasas más altas de mortalidad de P11 y P12, sucedidas en el pasado que se reflejan actualmente en la actual estructura de J.

b) Probablemente hay una mayor tasa de crecimiento y desarrollo de la población cuando los individuos son reclutados como P12 y A, lo que permite a los individuos cambiar de clases con intervalos en menor tiempo que los insumidos por P12, dada la altura total y el volumen de copa alcanzado por los individuos en esta clase. Posiblemente aprovechan mejor la luminosidad disponible y los recursos disponibles para ser convertidos con mayor rapidez en biomasa en el caso de individuos reclutados como juveniles. La mayor cantidad relativa de AA, puede ser explicada con base en una probable mortalidad muy baja de individuos y una larga longevidad de los mismos en hábitats óptimo para ellos, lo que permite una mayor permanencia de los individuos al alcanzar esta categoría. (Zagt & Werger *op.cit*).

Los modelos en “S” invertida de las poblaciones situadas en los paisajes P.1.1 y P.1.3 sugieren un modelo intermedio entre el modelo de distribución bimodal (modelo b) y regular (modelo c) de Zagt & Werger (*op. cit.*). Ecológicamente son poblaciones con distribuciones tendientes a la uniformidad, altamente competitivas, poco abundantes a nivel de la comunidad con escasa supervivencia de plántulas y/o infrecuente reproducción. Aunque el porcentaje total de P11 es bajo en ambas poblaciones, el porcentaje total P12 es comparativamente mayor lo cual se ajusta al modelo (b) de Zagt & Werger (*op.*

cit.). El comportamiento de las clases J A y AA, es explicado por el apartado b anteriormente expuesto. La existencia de estas dos poblaciones puede ser atribuidos a condiciones poco favorables para el reclutamiento implantación de individuos de la especie en las unidades de paisaje P.1.1 y P.1.3, más marcada en P1.1 cuya población es un 40% más pequeña que la población de P.1.3.

Las estructuras de las poblacionales situadas en los paisajes P.1.2 y P.14, que corresponden en conjunto al 4% de la población total del área de estudio, adoptan un modelo en “U” y en “V” respectivamente, se ajustan a una combinación entre el modelo (a) y (b) de Zagt & Werger (*op. cit.*). Ecológicamente son poblaciones poco eficaces como competidoras, de baja frecuencia en la comunidad. Dado el tamaño de las poblaciones, *B. rubescens* se comporta como una especie rara con altas posibilidades de desaparecer del lugar, principalmente en P.1.4. Sin embargo, hay algunos parches favorables en los cuales los individuos se han establecido con éxito, denotado por la presencia de árboles con los mayores diámetros área basal, volumen de fuste y volumen de copa registrados en toda el área de estudiada. No obstante se considera que las poblaciones en estas unidades de paisaje tienen muy baja habilidad de reclutamiento exitoso durante la fase de implantación y crecimiento de los individuos.

Contrariamente a lo supuesto el modelo que mejor explica la relación entre DAP y altura en las poblaciones es el potencial y no el lineal: el modelo potencial se ajusta a las primeras clases diamétricas, prediciendo eficientemente la relación DAP altura en todas las poblaciones examinadas. Biológicamente el modelo denota una baja tasa más de crecimiento de las plantas, inferior a la tasa de crecimiento si la población se ajustase a un modelo lineal. El comportamiento de las poblaciones en todos los modelos evidencian que a medida que se incrementa la relación DAP: altura total, el modelo pierde

progresivamente eficiencia en su predicción, sobreestimando la relación. La expresión de las constantes de la ecuación dependen en gran medida del número de individuos y de la expresión en magnitud de la relación DAP:AT que puede tomar en cada caso examinado. La expresión gráfica de los modelos en cada una de las poblaciones expresa genéricamente una tendencia a la conformación de tres agrupamientos un grupo A, marcadamente densodependiente, que puede ser explicado por razones de tipo ecológico, (tasa de mortalidad alta, debido a causas diversa, como herbívismo, enfermedad, competencia intra e interespecífica, etc.). Un segundo agrupamiento B con menos individuos que denota una baja tasa de reclutamiento con respecto a la primera que puede ser explicada por razones ecológicas y fisiológicas (Andrade *et al* 2004) y un tercer agrupamiento C que se aleja completamente del modelo, con límites de incremento en la altura total de individuos no obstante un incremento de DAP que puede ser explicado por condicionamientos ecológicos y ambientales de cada sitio.

Los métodos para la definición de los patrones de distribución espacial en poblaciones vegetales, varían de acuerdo con los objetivos de cada trabajo, y están muy relacionados con la escala de trabajo. (Dale 1999, Dale *et al.* 2002, Fortín *et al* 2002, Perry *et al* 2002). El presente estudio se centró en el reconocimiento de la oferta ambiental (tamaños poblacionales, densidad, expresión de la estructura poblacional) a una escala regional. De tal manera que se seleccionó un método de varianza cuadrática el TTLQV (Ludwig & Reynolds 1988, Campell *et al* 1998) para definir el comportamiento de la distribución espacial a una escala regional, y permitir observar diferencias y semejanzas de las poblaciones entre las diferentes unidades de paisaje o ecosistemas, como aspecto complementario para caracterizar la oferta ambiental de *B. rubescens* en el área de estudio. No obstante el método sacrifica el análisis detallado a escalas más pequeñas

(locales) que identifican y evidencian en mejor forma procesos de reclutamiento en las diferentes clases diamétrica.

TTLQV permitió evidenciar las diferentes tendencias del patrón de distribución espacial en las poblaciones de *B. rubescens* estudiadas; sin embargo, los resultados señalan otras limitaciones del método. Es poco susceptible a poblaciones con muy bajo número de individuos y/o a su posición de éstos en las unidades de muestreo. Su poder de predicción se afecta o no detecta el modelo de distribución como en el caso de juveniles (J) de la población de P.1.3 y adultos (A) en la población de P.1.4 o la conformación de pseudopicos de agregación donde no hay individuos. No obstante, el método en términos generales denotó las tendencias de la estructura del patrón de distribución espacial de las poblaciones de *B. rubescens* a escalas de trabajo regional.

Las poblaciones de especies vegetales tienen marcada tendencia a distribuirse en forma agregada. En el caso de Pteridophytos y angiospermas herbáceas de comunidades vegetales de la amazona noroccidental, su distribución es explicada por la variabilidad en fisiografía y suelos; sin embargo as especies arbóreas (del dosel) parecen depender menos de las restricciones medioambientales y su distribución no está siempre asociada con la fisiografía o los suelos (Duque 2002) en concordancia con la teoría de dispersión propuesta por Hubbell (2001).

En especies arbóreas la mayoría de los estudios se han efectuado con poblaciones cuyo DAP es mayor a 10 cm (población adulta), excepcionalmente incluyen poblaciones cuyo DAP mayor a 2,5 cm. Se atribuye a factores tales como denso-dependencia en mortalidad, oferta irregular de microhábitats propicios para la germinación y reclutamiento de individuos en subsiguientes fases de su desarrollo y crecimiento, ligados a topografía, condiciones nutricionales de suelos, competencia, herbivorismo, como algunos de los factores con-

troladores de los patrones estructurales y espaciales y de tamaño de las poblaciones que afectan igualmente la biodiversidad del sitio. (Armesto *et al.* 1986, Basnet 1992 Fangliang *et al.* 1997, Hutchings 1997, Clark *et al.* 1998, 1999, Hay *et al.* 2000).

Las poblaciones de *B. rubescens* en el área de estudio mantienen como tendencia general, un patrón de distribución espacial agregado de distribución. Con excepción de la población de Plántula1 (P11) situadas en la población de la unidad A.2.1 que exhiben un patrón de dispersión aleatorio en esta escala de observación. Sin embargo un examen de la distribución espacial de bancos de plántulas de *B. rubescens* bajo árboles parentales (Lopera 2004) sugiere que ésta “puede depender de la distribución de los micrositos adecuados y que las plántulas de mayor tamaño pueden hacer más favorables las condiciones del suelo y el microambiente, para las plántulas de menor tamaño”.

La agregación es manifiesta en los individuos de clases diamétricas mayores. La reducción en el número de individuos reclutados en P12 en esta población, se puede atribuir a una mortalidad densodependiente de los individuos de las plántulas P11 concentrados bajo los árboles parentales, fenómeno que conocido como el efecto Jansen-Connell (Condit 1995, Hutchings 1997), una consecuencia de ello es la afectación del patrón de distribución al azar, transformándose en un patrón de distribución agregado que se mantiene a través de las clases diamétricas mayores. La agregación puede ser explicado bien sea por la explotación de micrambientes favorables para la especie, usando una perspectiva desde la teoría del nicho, y/o por razones ecológicas de competitividad ecológica, apertura de claros que favorecen el desarrollo de individuos con tamaños juveniles. Causas que pueden ser explicadas desde la teoría de la dispersión con base en una perspectiva de la aleatoriedad de la ocurrencia de dichos fenómenos.

El patrón de espacial de distribución de las poblaciones en las otras unidades de paisaje de la Formación Pebas (P.1.1, P1.2, P.14) y de P.1.3 de la Formación del Terciario Superior es agregado en todas ellas y en cada una de las clases diamétricas de las poblaciones permitiendo hacer las siguientes presunciones desde una perspectiva de la teoría del nicho:

- a) La existencia de un patrón al azar en la menor clase diamétrica (0,1 -1,0 cm), presupone una hábitat altamente favorable para la población que se manifiesta en :
 - I. Tamaño de la población relativamente grande con respecto a otras poblaciones de la especie en otros hábitats menos favorables y/o con respecto a otras especies de la comunidad que aprovechan el mismo hábitat.
 - II. Un modelo estructural en forma de “J” invertida.
- b) La ocurrencia de un patrón agregado en la menor clase diamétrica (0,1 -1,0 cm), presupone ambientes menos favorables para el reclutamiento de individuos como consecuencia de disponibilidad variable pero restringida de microhábitats propicios para la especie; denotado por:
 - I. Tamaño de las poblaciones relativamente pequeñas a muy pequeñas con respecto a otras poblaciones de la especie en otros hábitats más favorables y/o con respecto a otras especies de la comunidad que aprovechan el mismo hábitat.
 - II. Modelo estructurales en forma de “S” invertida, “V” o “U”.

El método usado no permite una aproximación detallada que defina y cuantifique el patrón encontrado. Métodos que usan la distancia media de una planta a otra o que usen la varianza de la distancia entre individuos producen una información más detallada en áreas de trabajo pequeñas (Gibson 2002).

CAPÍTULO IV. ¿DETERMINISMO O DISPERSIÓN EN EL ARREGLO NATURAL DE LAS POBLACIONES DE *BROSIMUM RUBESCENS* TAUB

Introducción

Dos teorías tratan de explicar el origen de la diversidad y distribución de los organismos.

Una de ellas la llamada Teoría del “Determinismo” o del “Nicho” que tuvo su primer desarrollo con el concepto de comunidades clímax de Clements a inicios del siglo XX, o proceso último, al cual puede llegar por etapas predecibles y sucesivas una comunidad de plantas, hasta alcanzar un punto de equilibrio (Crawley 1986). Un segundo desarrollo se originó a partir del concepto de partición de nicho como la sumatoria de adaptaciones individuales de los organismos a su ambiente biótico y abiótico, asentó las bases de la teoría que sostiene que las comunidades ecológicas tienen arreglos limitados de especies que pueden coexistir en equilibrio bajo un particionamiento estricto de recursos limitados (Hubbell 2001).

La segunda o Teoría de la “Dispersión” o “No-Equilibrio” tuvo su origen en el concepto “individualista” de Gleason (principios del siglo XX). Gleason propuso que la estructura de una comunidad de plantas es el resultado de continuas y cambiantes causas que no poseen relación entre un área y otra, donde los procesos se suceden de manera aleatoria y priman sobre la estructura y cambios en la comunidad (Crawley *op. cit.*). La Teoría sostiene que las comunidades ecológicas son abiertas en continuo cambio sin arreglos de especies en equilibrio, cuya presencia o ausencia está gobernada por la especiación y dispersión aleatoria la deriva ecológica y la extinción (Hubbell *op. cit.*).

El presente capítulo examina posibles explicaciones sobre el por qué la distribución, densidad patrón estructural y patrón de distribución espacial de las poblaciones de *B. rubescens* con relación al mosaico de paisajes identificados en el área de estudio. Abordando la cuarta pregunta de investigación: ¿Podemos establecer correlaciones entre la estructura y distribución de las poblaciones de *Brosimum rubescens* y las características edáficas y topográficas de los paisajes? Desde la perspectiva de las dos teorías ya mencionadas a escalas regional y local.

Escala Regional

Usando criterios de Duque-M (2002) & Pitman *et al* (1999) *B. rubescens* es una especie del dosel, de sucesión tardía, de bosque maduro, generalista en hábitats de tierra firme.

El área de estudio comprende 197.475,93 ha de las cuales 39.841,23 ha corresponden a planos inundables, y 157.634,70 a tierra firme. Geológicamente la tierra firme comprende tres sustratos sedimentarios, uno Pleistocénico y dos terciarios: Formación Pebas (con mayor proporción de arcilla) y Terciario Superior Amazónico (con mayor proporción de arena).

Sobre el mosaico de Tierra firme se distribuye indistintamente las poblaciones de *B. rubescens*. Mientras que en ambientes sujetos a inundación o mal drenados no se halló población alguna de *B. rubescens*

En una escala de análisis regional el patrón de distribución de las poblaciones *B. rubescens* tiene un efecto determinante a efecto de la inundación y/o mal drenaje, por ello su distribución no es completamente aleatoria sobre el 100% del área de estudio. Sin embargo sobre la tierra firme que ocupa el 80% del área total la distribución de las poblaciones

es aleatoria. Como su poblaciones con excepción de una de ellas, tienen baja densidades y se distribuye sobre el 100% de la superficie de la tierra firme, se puede categorizar a *B. rubescens* es una especie generalista en hábitats de tierra firme. Cuya distribución es mejor explicada por procesos probabilísticos.

ESCALA REGIONAL EN LAS UNIDADES DE TIERRA FIRME

En las unidades de paisaje de tierra firme, muestreadas A.2.1, P.1.1, P.1.2, P.1.3, P.1.4, con base en tamaños de área representativa del tamaño de la respectiva unidad (15.000 m² cada una), las poblaciones de *B. rubescens* presentan diferencias en tamaño, densidad poblacional, patrón estructural de las clases diamétricas y en menor proporción en el patrón de distribución espacial que podemos agrupar en tres grupos:

- a) Paisajes P.1.1 y P.1.3: Con una población de 32 y 43 individuos respectivamente en 15000 m² y una densidad estimada en 21-29 individuos/ha. respectivamente Un modelo estructural de clases diamétricas en “S” invertida. Un patrón de distribución espacial aleatorio en el conjunto de la población total y agregados en las restantes clases diamétricas en la población de P.1.1 y agregados en todos su componentes estructurales en la población P.1.3.
- b) Paisajes P.1.2 y P.1.4: Con una población de 10 y 5 individuos respectivamente en 15000 m² ; una densidad estimada en 7-5 individuos/ha. respectivamente Un modelo estructural de clases diamétricas en “V y U” respectivamente. Un patrón de distribución espacial agregado en todos su componentes estructurales existentes en la unidades de muestreo.
- c) Paisaje A.2.1: Con una población de 326 individuos en 15000 m² ; una densidad estimada en 217 individuos/ha. Un modelo estructural de clases diamétricas en “J” in-

vertida. Un patrón de distribución espacial aleatorio en el conjunto de la población total y en Plántulas1 (P11) y agregado en las clase en las restantes clases diamétricas.

¿Son estos tipos de agrupamiento, resultado de las diferencias y/o semejanzas de comportamiento entre las poblaciones, explicado por un sistema en equilibrio, producto del condicionamiento ambiental o son partes de sistemas en no-equilibrio, regidos por procesos probabilísticos?

Las características fisicoquímicas de los suelos en las unidades de paisajes se segregan y agrupan de acuerdo con la naturaleza de las variables estudiadas (Figura 2.15). Conformándose cuatro grupos definidos. Los suelos de la unidad P.1.1 forman un tipo de suelos muy diferentes a los suelos de las restantes unidades. Los suelos P.1.3 y A.2.1 tienden a ser similares aunque hay una clara separación de los mismos. Mientras que los suelos P.1.2 y P.1.4 y C.1.1, comparten las mismas características fisicoquímicas y conforma un solo grupo homogéneo. La única diferencia entre los paisajes C.1.1 y P.1.2 –P.1.4, radica en que los primeros son planos inundables sometidos a anegación periódica, los segundos son suelos de tierra firme no sometidos a anegación en periodo alguno.

De acuerdo con la teoría de la Dispersión, habría la misma probabilidad hallar poblaciones de *B. rubescens* en cualquiera de estas unidades. Sin embargo sólo en dos de ellas no sujetas a inundación se pueden encontrar poblaciones de *B. rubescens*.

El efecto de la anegación periódica y/o la existencia de suelos con mal drenaje es un factor que controla negativamente la existencia de poblaciones de *B. rubescens*. Por tanto la presencia o ausencia de *B. rubescens* es explicada en este caso por la teoría del Nicho.

De otra parte las similitudes de los tamaños de población, densidad, patrón estructural de clases diamétricas y patrón de distribución espacial, manifestados en las poblaciones

localizadas en P.1.2 y P.1.4, evidencia que además de la homogeneidad en las características fisicoquímicas de suelos, la ocurrencia de las poblaciones dentro de éstas es potencialmente probabilística.

Las características fisicoquímicas de los suelos de P.1.1 y P.1.3 las segrega en grupos ambientalmente diferentes. De acuerdo con la teoría del Determinismo se debería encontrar poblaciones con tamaños, densidades, patrones estructurales de clase y patrones de distribución espacial, igualmente diferentes. Sin embargo las características de las poblaciones son similares. La ocurrencia de ella no obedece a patrones deterministas. El comportamiento en este caso en unidades ambientalmente diferentes desde el punto de la naturaleza del suelo es aleatorio.

Un tercer agrupamiento es conformado por la población de la unidad A.2.1, unidad que no obstante de tener suelos fisicoquímicamente parecidos a los de la unidad P.1.3, presenta diferencias significativas en las variables poblacionales estudiadas.

Una diferencia entre la Unidad A.2.1 y las restantes unidades de paisajes que sostienen poblaciones de *B. rubescens* es su topografía. En la unidad A.2.1 es plana, en las restantes unidades la topografía es ondulada, desde leve a muy fuertemente disectada con algunos planos llanos.

¿Es la topografía un factor controlador que determina las características estructurales de las poblaciones de *B. rubescens*?

La Tabla 4.1 muestra que el 84.2% de los individuos ocurre sobre pendientes planas disponibles en las unidades de paisaje; con una tendencia marcada (más del 80%) de ocurrencia de las plántula entre (DAP entre 0 y 1 cm) P11 y los árboles aprovechables (DAP>20 cm) AA. La tendencia observada es una disminución progresiva del porcentaje

de individuos que soportan pendientes cada vez más pronunciadas. Solo el 0.5% de los individuos, plántulas P1.1 se encuentran en pendientes escarpadas.

Tabla 4.1. Porcentaje de distribución e la población de *B. rubescens* con relación a la pendiente en las unidades de paisaje A.2.1, P.1.1, P.1.3, P.1.3, P.1.4.

C. D.	plana	suave	moderada	fuerte	muy fuerte	escarpada.
P11	92.8	2.3	3.6	0.0	0.9	0.5
P12	63.5	3.8	17.3	5.8	7.7	1.9
J	70.6	0.0	17.6	5.9	5.9	0.0
A	41.7	16.7	16.7	16.7	8.3	0.0
AA	82.1	2.6	12.8	2.6	0.0	0.0
Total	84.2	2.9	7.9	2.0	2.3	0.6

Mediante un análisis factorial de correspondencias se buscó establecer si la tendencia observada corresponde efectivamente a una relación condicionante de la pendiente sobre la estructura de las clases diamétricas de *B. rubescens*. Los resultados de la tabla de contingencia (tabla 3.2) y de Chi-cuadrado observado de 63.819 y su valor crítico de 31.410 con 20 grados de libertad con un $p < 0,0001$ muestran que a un umbral de significación $\alpha = 0.05$ existe una relación de dependencia entre el grado de pendiente y la estructura de las clases diamétricas de las poblaciones de *B. rubescens*.

La Figura 3.1. Visualiza la relación con base en los dos primeros ejes que recogen el 96% de varianza: La plántulas (P11,) juveniles y adultos aprovechables establecen una estrecha relación de dependencia con pendientes plana, suave y moderada. Las plántulas P12, aunque relacionadas con las anteriores pendientes, su relación es menos fuerte, dado que el 7,7% y el 1,9% de su población ocurre en pendientes fuertes y escarpadas. La ocurrencia de adultos jóvenes parece estar más influenciada por pendientes muy fuerte. Pendientes fuertes y escarpadas no se relaciona significativamente con la estructura poblacional. Esta segunda apropiación interpretativa confirma la doble condición de factor condicionante y controlador de la pendiente en las poblaciones de *B. rubescens*

Tabla 4.2. Tabla de contingencia AFC

	Pendiente - plana	Pendiente - suave	Pendiente - moderada	Pendiente - fuerte	Pendiente - muy fuerte	Pendiente - escarpada
CT - A	5	1	3	1	2	0
CT - AA	31	2	4	1	1	0
CT - J	12	0	3	1	1	0
CT - P11	205	5	9	0	3	0
CT - P12	35	2	8	4	1	2

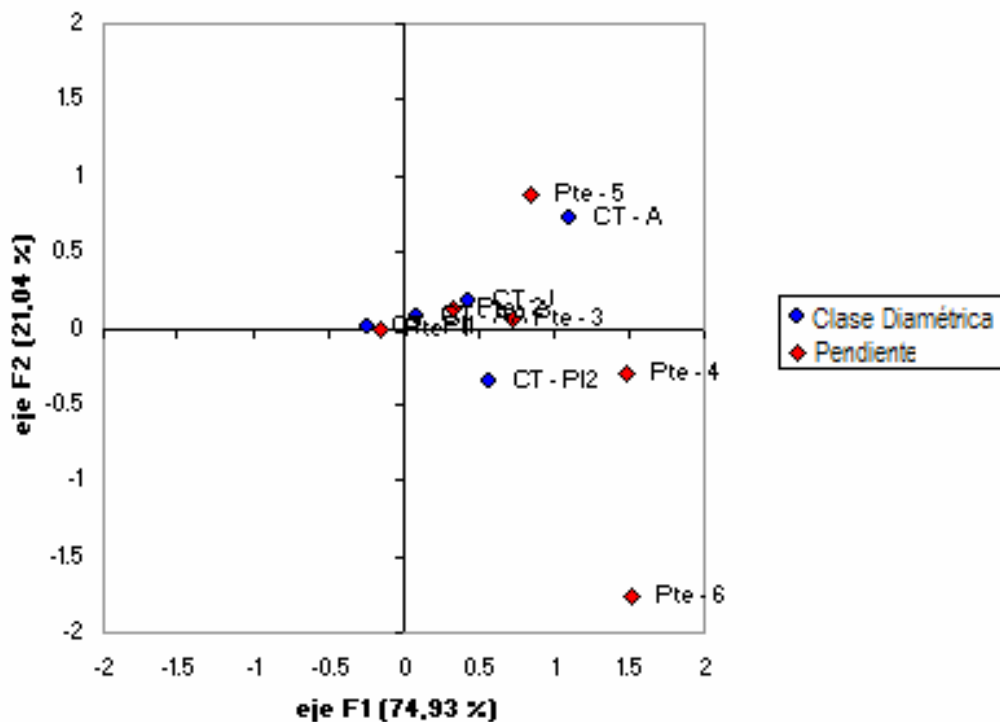


Figura 4.1. Distribución de pendientes y clases diamétricas en los dos primeros ejes varianza. Pendiente.1= Plana, Pendiente.2 =suave, Pendiente.3=moderada, Pendiente.4 fuerte, Pendiente.5=muy fuerte, Pendiente.6= escarpada.

Con base en los resultados se puede inferir que la pendiente se constituye conjuntamente con la anegación y/o mal drenaje de suelos, en dos factores deterministas que afectan la estructura poblacional de *B. rubescens*.

No obstante, la pendiente no explica las diferencias en las características estructurales encontradas en las poblaciones de las unidades de paisaje disectadas. Aparentemente éstas dependen de procesos aleatorios. Para evidenciar esta hipótesis se efectuó un análisis

de correspondencia canónica, que busca la relación de dependencia entre variables bióticas (morfométricas de los individuos de las poblaciones) y las variables fisicoquímicas de los suelos asociados a los individuos de las inmediaciones.

Los dos primeros ejes recogen el 82,5% de la varianza acumulada (el primer eje recoge el 75,2% de la varianza y el segundo el 7,3%, respectivamente).

La figura 3.2 muestra que las líneas de los vectores de las variables explicativas de suelo tienen una serie de comportamientos diversos:

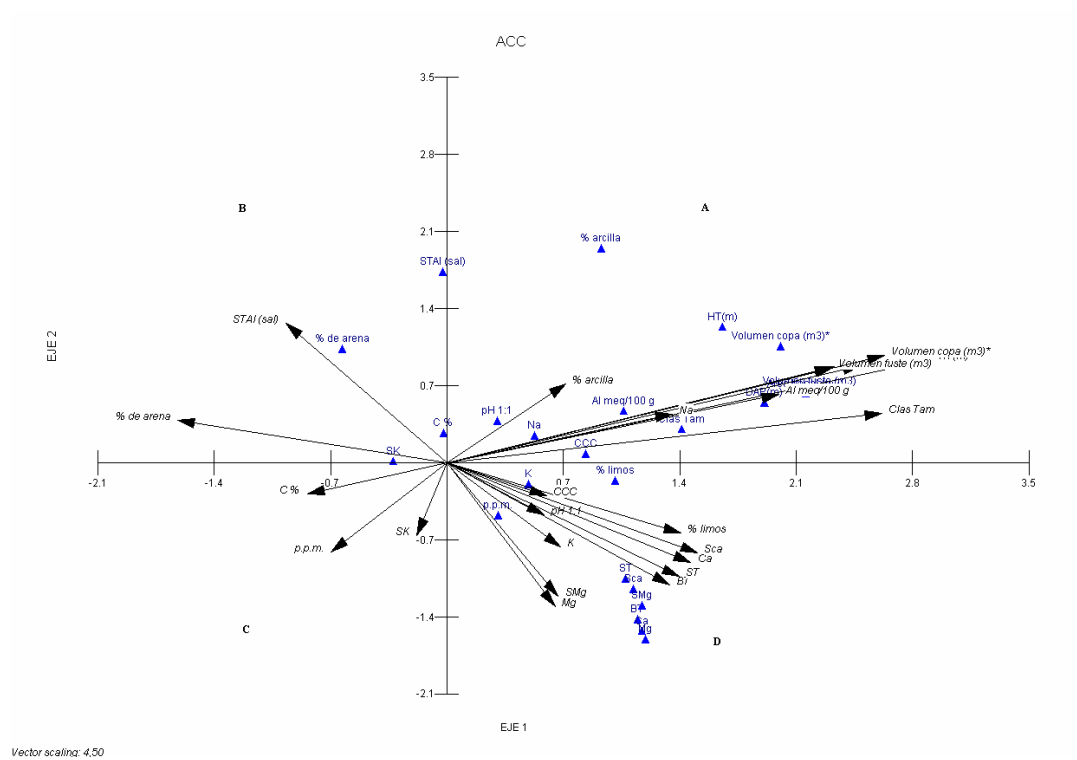


Figura 4.2. Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) → Dirección Vector Ambiental y/o biótico
▲ Variables ambientales y/o Bióticas..

Los vectores de las variables morfométricas (Cuadrante A) se correlacionan positivamente con Al meq/100g, Na y % arcilla.

Sin embargo estas variables no tienen un peso significativo en los suelos de las unidades estudiadas lo cual permite suponer procesos probabilísticos en la estructura de pobla-

ción en las unidades, a otras variables ambientales no contempladas que pueden influir en la estructura de las poblaciones y/o causas de tipo que pueden tener influencia sobre la estructura. Los resultados no permiten explicar si procesos deterministas o probabilísticos influyen sobre la estructura poblacional en las unidades disectadas.

Escala Local

El patrón de las distribución de las clases diamétricas en la población localizada en la unidad A.2.1 corresponde a una población de una especie tropical óptimamente por presentar una estructura en “J” invertida, El reclutamiento de individuos en cada clase puede ser explicado por proceso probabilísticos. En las restantes poblaciones situadas en las unidades de P.1., P.1.2, P.1.3 y P.1.4 al mediar un factor determinantes como es el caso de pendiente, el proceso de reclutamiento parece estar mediado por este factor, pero puede igualmente puede explicarse en términos probabilísticos, teniendo en cuenta únicamente los hábitats que son ya determinados por la pendiente. Lo cual podría comprobarse con un esquema de muestreo de la población, únicamente sobre estos hábitats de la unidad con base en un tamaño de población más adecuado para el análisis.

En conclusión a escala regional la inundación periódica o la presencia de suelos mal drenados es un factor determinista que inhibe el desarrollo de las poblaciones de *B. Rubescens*. La pendiente es un segundo factor determinista que controla el tamaño de las poblaciones de la especies. Por tanto la teoría determinista explica en parte el desempeño estructural de la *B. rubescens*.

Aspectos como dispersión y distribución de *B. rubescens* dentro las unidades de tierra firme pueden ser explicados por proceso probabilísticos. Sin embargo el tamaño de población observado no permite establecer explicaciones mas precisas.

A escala local el tamaño, la densidad el patrón de distribución de clases diamétricas y el patrón espacial de distribución, puede ser explicado en términos probabilísticos. Sin embargo los datos obtenidos no permiten hacer una mejor precisión al respecto.

Pautas para un manejo sostenible de las poblaciones de *B. rubescens*

Para las personas cuyo sustento gira en pequeña o buena parte de la disponibilidad de *Brosimum rubescens* para la elaboración de artesanías o deben hacer cumplir una normatividad, el significado práctico que tiene los resultados de este estudio puede ser significativo.

Brosimum rubescens es una especie que solo crece en bosques maduros poco intervenido de tierra firme. No crece en rastrojo, aunque los árboles adultos pueden sobrevivir cuando son dejados en medios de aberturas hechas al bosque. Sin embargo, debajo de ellas no se ha observado reclutamiento de plántulas (Lopera com. Pers.).

La ribera colombiana del río Amazonas es el resultado de un largo proceso geológico que ha originado un mosaico complejo de ecosistemas. De las 11 subunidades de paisajes, caracterizadas el 20% del área está constituido por seis paisajes sujetos a inundación periódica y/o con suelos mal drenados. Esta condición es un factor limitante para el establecimiento de poblaciones de *B. rubescens*.

A su vez la tierra firme comprende cinco unidades que representan el 80% del área de estudio y que pueden albergar potencialmente poblaciones de *Brosimum rubescens*. Sólo en una superficie que corresponde al 10% del total de área de estudio se concentra el 78%

del total de la población Esta área corresponde a la unidad de paisaje A.2.1 ecosistema que reúne las condiciones de hábitat más favorables para el desarrollo de las poblaciones de la especie.

La pendiente del terreno en los restantes paisajes P.1.1, P.1.2, P.1.3, P.1.4 de tierra firme es el segundo factor condicionante para el establecimiento y desarrollo de poblaciones de *B. rubescens*. Los terrenos planos con pendientes llanos es el hábitat “preferido por la especie para desarrollar sus poblaciones es por ello que la disección del terreno limita el desarrollo de las poblaciones, no así si implantación. Plántulas entre 0,1 y 1 cm de DAP se han encontrado en todas las pendientes.

Las condiciones de bosque maduro para la reproducción de la especie y el área de hábitat propicio restringido crean un marco potencial de fragilidad para la sobrevivencia de la misma. Si el ecosistema donde mejor se desarrolla sufre transformaciones que supere la tolerancia de la especie a dichas transformaciones.

Un posible manejo de la especie con criterios de sustentabilidad es posible hacerlo en principalmente en la unidad A.2.1 donde se puede efectuar algunas manipulaciones sobre las poblaciones.

Los resultados de estructura muestran que la “J” invertida de crecimiento de los individuos en A.2.1 se tiende a estabilizar cuando los individuos alcanzan un diámetro de 1 cm de DAP. La probabilidad que un individuo llegue a ser un adulto aprovechable es aproximada al 80%. El patrón de distribución aleatorio que exhiben las plántulas menores a 1 cm, hace suponer que cualquier espacio con cobertura natural de bosque maduro, es óptimo. Posiblemente competencia intra e interespecífica, herbivoría u otras causas ecológicas actúan como factores condicionantes que transforma el patrón de distribución aleatorio de

las plántulas menores a 1 cm de DAP a un patrón agregado en plántulas mayores a 1 cm de DAP.

Una sencilla práctica tutorial sobre las plántulas P11 con base en un cuidado nodriza, hasta que el individuo supere el cm de DAP, incrementaría el reclutamiento de individuos en clases diamétricas más grandes.

Igualmente una caracterización detallada de los parches de hábitats en aquellas unidades donde se reportan poblaciones menos grandes de *B. rubescens*, complementado con un implantación y cuidado de plántulas puede contribuir con un incremento poblacional importante en estos ecosistemas.

No obstante hay peligro inminente que amenaza la sobrevivencia de la especie, ello puede conducir a una extinción local de *Brosimum rubescens* en A.2.1 que ha sido reducida a la mitad del área total del bosque maduro al inicio de este estudio, con ello la población total calculada también se redujo a la mitad (Palacios 2004). En momento actual el área de bosque maduro se ha reducido adicionalmente en un 20- 30%. Dado que estas tierras son destinadas para urbanizar las ciudades de Leticia y Tabatinga, adicionalmente se ha incrementado la transformación de la cobertura natural en campos de cultivo y potrero. El área mejor conservada de la unidad se localizaba en el sector Brasileño, pero dado los programas presidenciales en el vecino país la adjudicación masiva de predios con fines productivos podrían reducir drásticamente la población, alterando su estructura poblacional, hasta llevarla a su extinción en el corto plazo.

Bibliografía consultada

- Acero, D. L. E.** 1979. *Principales plantas útiles de la Amazonia colombiana*. Proyecto Radargramétrico del Amazonas Editores Guadalupe, Bogotá. pp. 10-235.
- Acero, D. L. E.** 1982. *Propiedades, usos y nominación de especies vegetales de la Amazonia colombiana*. Corporación de Araracuara - DAINCO., Bogotá. 82 pp.
- Acosta, L. E., N. R Anzola, C Arias, G. Fajardo, C. A Salazar, & C Torres** 1997 Estructura y dinámica social cultural y económica del Area PAT, Cap. 7. 267-364. En: *Zonificación Ambiental para el plan Modelo Colombo-Brasilero (Eje Apaporis Tabatinga: PAT)*. Linotipia (ed.), Santafé de Bogotá, D.C.
- Akçakaya H. R., M. A. Burgman & L. R. Ginzburg** 1999. *Applied population ecology. Principles and computer exercises*. Second edition Sinauer Associates, Massachusetts.
- Andrade, J. L. E. A. Graham & G. Zotz** 2004 Determinantes morfofisiológicos y ambientales de la distribución de epífitas en el dosel de bosques tropicales pp. 139-156. En: Cabrera, H. M. *Fisiología ecológica en plantas. Mecanismos y respuestas al estrés en los ecosistemas*. EUV Chile.
- Armesto, J. J., J. D. Mitchell & C. Villagran** 1986. A comparison of spatial patterns of trees in some tropical and temperate forests. *Biotropica* 18(1): 1-11.
- Arango Isaza, L.** 2002. *Caracterización comparativa de la estructura poblacional y el patrón de distribución de Brosimum rubescens Taubert, Moraceae, en dos unidades fisiográficas del Trapecio Amazónico*. Tesis de Grado, Pontificia Universidad Javeriana. 72 pp.

- Avery, T. E.** 1983. *Forest Measurements*. 3rd. edition. McGraw-Hill, New York.
- Barbour, M. G., J. H. Burk, W. D. Pitts, F. S. Gilliam & M. W. Schwartz** 1998. *Terrestrial Plant Ecology*. Third edition The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. California.
- Basnet, K.** 1992. Effect of topography on the pattern of trees in Tabonuco (*Dacryodes excelsa*) dominated rain forest in Puerto Rico. *Biotropica* 24: 31-42.
- Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend** 1986. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, USA.
- Bernal, H & M. Torres D.** 1998. Suelos. pp. 29-28 en Palacios, P. A. & M. Torres D. (eds.) *Aproximación al conocimiento y potencialidades de las coberturas vegetales en el municipio de Leticia, Amazonia colombiana*. Informe final, CINDED, Instituto Amazónico de Investigaciones -Imani, Universidad Nacional de Colombia.
- Berg, C. C.** 1972. *Flora Neotropica. Olmedieae, Brosimeae*. Monograph N° 7. Hafner Publishing Company, Inc., New York.
- Berg, C. C. & J. E. Simonis** 2000. *Flora de Venezuela, Moraceae-Cecropiaceae*. Instituto Botánico de Venezuela , editorial Replit C.A, Caracas.
- Botero, P. (ed.)** 1999. Paisajes fisiográficos de la Orinoquia-Amazonia (ORAM) Colombia. *Análisis geográficos* 27-28: 1-361.
- Bright, M.** 2000. *Andes to Amazon. A guide to wild South America*. BBC worldwide Ltd., London.
- Campbell, J. E., S. B. Franklin, D. J. Gibson & J. A. Newman** 1998 Permutation of Two-Term Local Quadrant Variance Analysis: General concepts for interpretation of peaks. *Journal of Vegetation Science* 9: 41-44.

- Clark, D. , D. A. Clark, & M. Read.** 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology* 86: 101-112.
- Clark, D. Palmer & M. Clark, D A.** 1999. Edaphic factors and the landscape scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80 (8): 2662-2675.
- Condit, R.** 1995. Research in large long term tropical forest plot. *Tree* 10: 18-22.
- Colinvaux, P. A.** 1996. Quaternary Environmental history and forest diversity in the neotropics. pp. 359-405. *en* Jackson, J. B. C., A. F. Budd & A. G. Coates (eds) *Evolution and environment in Tropical America*. The University of Chicago Press, USA.
- Correa, J. E. & H. Y. Bernal** 1995. *Moraceae. Especies vegetales promisorias de los países del Convenio Andrés Bello*. Tomo XI. Santafé de Bogotá. pp. 389-399.
- Dale, M. R. T.** 1999. *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge University Press. USA.
- Dale, M. R. T., D. Phillip, M. J. Fortin, P. Legendre, D. E. Myers & M. S. Rosenberg** 2002 Conceptual and mathematical relationship among methods for spatial analysis. *Ecography* 25:558-577.
- Domínguez, C.** 1994. *Nación y Etnias, conflictos Territoriales en la Amazonia colombiana*. Disloque (ed.), COAMA, Unión Europea.
- Duivenvoorden, J. & Lips, H.** 1993. *Ecología del Paisaje del Medio Caquetá*. Estudios en la Amazonia colombiana IIIA, IIIB. Tropenbos. Tercer mundo editores, Colombia.
- Duque-M., A. J.** 2002. Comentarios al concepto y la definición de comunidades . vegetales en la Amazonía noroccidental. *Crónica Forestal y del Medio Ambiente*. 16:,:89-98..

- Eslava-R., J. A.** s.f. *Apuntes de meteorología y Climatología General*. Grupo de meteorología. Postgrado “Especialización en Meteorología”, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Inédito. 248 pp.
- Etter, A.** 1992. Caracterización ecológica general y de la intervención humana en la Amazonia colombiana. pp. 27- 67. en Andrade, G. I., A. Hurtado & R. Torres (eds) *Amazonia colombiana diversidad y conflicto*. CEGA. Agora Impresores, Bogotá.
- Fajardo, G.** 1986. Estudio de la cultura material y comercialización de artesanías en las comunidades Ticuna del Amazonas colombiano. Informe Técnico. Convenio Artesanías de Colombia-Universidad Nacional. Inédito.
- FAO** 1981. *Manual of Forest Inventory*. FAO Forestry Working Paper N° 27, Rome.
- Fangliang, He, P.** Legendre & LaFrankie, J. V. 1997. Distributions patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of vegetation Science* 8: 105-114.
- Fortin, M. J. M. R. Dale & J. ver Hoef** 2002 Spatial Analysis ecology. pp 2010-2058. En El Shaarawi, A. H. & W. W. Piegorisch (eds.) *Encyclopedia of Environmetrics*. John Wiley & Son Ltd, USA.
- Foster, R. B. & Hubbell, S. P.** 1990. Estructura de la vegetación y composición de especies en un lote de 50 hectáreas en la Isla de Barro Colorado. En *Ecología de un Bosque Tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Editado por Leigh, E., Stanley, A., Windsor, D. Smithsonian Press. Washington D.C.
- Frazaõ, F. J.** 1990. Utilización de las maderas de especies natives y exóticas de la Amazonia enfocado hacia producción de celulosa kraft. *Acta Amazónica* 20: 257-270.
- Freitas, L.** 1996. *Caracterización florística y estructural de cuatro comunidades boscosas de la Llanura Aluvial inundable en la zona de Jenaro Herrera, Amazonia Peruana*. Documento Técnico N° 21 IIAP. Iquitos, Perú.

- Gentry, A.** 1990a. Selva húmeda tropical. Introducción.13-36 en Villegas Editores. (ed.) *Selva húmeda de Colombia*. Villegas Editores, Bogotá.
- Gentry, A.** 1990b. La región Amazónica.53-69 en Villegas Editores. (ed.) *Selva húmeda de Colombia*. Villegas Editores, Bogotá.
- Gil, I. A.** 2002. *Las Moráceas de la región de Araracuara –Amazonia colombiana*. Tesis de Grado, Universidad Nacional de Colombia. 218 pp.
- Gibson, D. J.** 2002. *Methods in comparative plant population ecology*. Oxford University Press Inc., New York.
- Gorki, J.** 1996. *Informe de la Producción Artesanal en el Trapecio Amazónico*. Monografía. Artesanías de Colombia.
- Gotelli, N. J.** 1998. *A primer of ecology*. Sinauer Associates Inc. 2nd edition. Massachusetts, USA.
- Güeti, S.** 2002. Mito de la creación de palo sangre pp. 142-144. En Peñuela Salazar, M 2002. *Estudio etnobotánico del género Brosimum Sw. (Moraceae) y su potencial de uso en Leticia y Araracuara (Amazonia colombiana)*. Tesis de Grado, Universidad Nacional de Colombia. 155 pp.
- Haffer, J.** 1967. Speciation in Colombian forest birds west of the Andes. *Am. Mus. Novit.* 2294:1-57.
- Haffer, J.** 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.
- Haffer, J.** 1987. Quaternary history of tropical America. pp. 1-18. en Whitmore, T. C. & G. T. Prance(eds) *Biogeography and Quaternary history in Tropical America*. Clarendon Press, Oxford.
- Hay J. D., M.o X. Bizerril, A. M. Calouro, E. M. N. Costa, A. A. Ferreira, M. L. A. Gastal, C. D. Goes Junior, D. J. Manzan, C. R. Martins, J. M.G. Monteiro, S.**

- A. Oliveira, M. C. M. Rodrigues, J. A. S. Seyffarth & E. B. M. T. Walter** 2000. Comparação do padrão da distribuição espacial em escalas diferentes de espécies nativas do cerrado, em Brasília, DF. *Rev. bras. Bot.* 23(3).
- Herrera, N.** 1992. *Artesanía y Organización Social de su Producción*. Documento Técnico: Centro de Investigación y documentación: “CENDAR”, Artesanías de Colombia. Santafé de Bogotá.
- Herrera, M.** 1997. Geología. pp. 137-165 en IGAC (eds.) *Zonificación ambiental para el modelo Colombo – Brasileiro (Apaporis – Tabatinga)*. Editorial Linotipia Bolívar, Santafé de Bogotá.
- Hooghiemstra, H. & T. van der Hammen** 1998. Neogene and Quaternary development of the neotropical rain forest: the forest refugia hypothesis, and a literature overview. *Earth-Science Reviews* 44: 147–183.
- Hoorn, C.** 1990. Evolución de los ambientes sedimentarios durante el terciario y el Cuaternario en la Amazonia colombiana. *Colombia Amazónica* 4(2): 97 – 116.
- Hoorn, C.** 1991. Nota Geológica; la formación Pevas (“terciario inferior Amazónico”): Depósitos fluido-lacustres del Mioceno Medio a Superior. *Colombia Amazónica* 5(2): 119 – 130.
- Hubbell, S. P.** 2001. *The unified theory of biodiversity and biogeography*. Monographs in population biology 32. Princeton University, New Jersey .
- Hurtado C.** 2004. *Bioestadística 2004. Notas de Clase*. Inédito. 18 pp.
- Hutchings, M. J.** 1997. The Structure of Plant Populations. *En*: Crawley, M. J. (ed.). *Plant Ecology*. Blackwell Science, New York.
- IGAC** 1997. *Zonificación ambiental para el plan modelo Colombo-Brasileiro(eje Apaporis-Tabatinga: PAT)*. Editorial Linotipia Bolívar, Santafé de Bogotá, Colombia.

- IGAC 2003a.** *Aspectos ambientales para el Ordenamiento Territorial del Trapecio Amazónico. INPA III.* Imprenta Nacional de Colombia, Colombia.
- IGAC 2003b.** *Estudio general de suelos y zonificación de tierras del departamento de Amazonas.* Imprenta Nacional de Colombia, Colombia.
- Iron, G. W. J. Junk & J. A. S. N. de Mello** 1997 The large central Amazonia river floodplains near Manaus: Geological, climatological, hydrological and geomorphological aspects. pp. 23-46. *En* Junk, W, J. (ed) *The central Amazon floodplain.* Springer-Verlag, Germany.
- Iwakiri, S.** 1990. Rendimiento y condiciones de partición de 20 especies maderables de la Amazonia. *Acta Amazónica* 20: 271-281.
- Jackson J. B. C & A. F. Budd.** 1996. Evolution and environment: Introduction and overview. pp. 1-20. *En* Jackson, J. B. C., A. F. Budd & A. G. Coates (eds) *Evolution and environment in Tropical America.* The University of Chicago Press, USA.
- Kastner, T. P. & M. A. Goñi** 2002. Constancy in the vegetation of the Amazon Basin during the late Pleistocene: Evidence from the organic matter composition of Amazon deep sea fan sediments. *Geology.* 31(4) 291–294.
- Khobzi, J., S. Kroonenberg, P. Faivre & A. Weeda** 1980. Aspectos geomorfológicos de la Amazonia y Orinoquia colombiana. *Revista CIAF.* 5(1): 97-126.
- Kreps, C. J.** 1999. *Ecological methodology.* Benjamin/cummings, USA.
- La Rotta, C.** 1989. *Especies utilizadas por la comunidad Miraña.* Fondo para la Protección Ambiental FEN, Bogotá.
- Lopera, M. C.** 2004 *Estructura poblacional y distribución espacial de las plántulas **Brosimum Rubescens** en función de la distancia al árbol parental.* Tesis de grado Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

- Ludwig, J. A. & J. F. Reynolds** 1998. *Statistical Ecology: A Primer on Methods and Computing*. Wiley Sons, New York.
- Overman, J. P. M., J. Saldarriaga, J.P. & J. F Duivenvoorden** 1990. Estimación de la biomasa aérea en el bosque del medio Caquetá, Colombia. *Colombia Amazónica*, 4 (2): 135-147. Bogotá.
- Mauher, B. A.** 1994 *Geographical population analysis: Tools for the Analysis of Biodiversity*. Blackwell Scientific Publications, USA.
- Mc Peek, M. A. & S. Kalisz** 1993. Population Sampling and Bootstrapping in Complex Designs: Demographic Analysis. *En* Scheiner, S. M. & J. Gurevitch. (eds.). *Design and Analysis of ecological experiments*. Chapman & Hall, New York.
- Missouri Botanical Garden (MO)** 2002. Flora w³ TROPICOS, Exsiccatae Data Base. http://mobot.mobot.org/cgi-bin/search_vast?ssdp=00714118.
- Morley, R.** 2000. *Origin and evolution of tropical rain forests*. John Wiley & Sons Ltd., England.
- Mueller-Dombois, D. & H. Ellenberg** 1974. *Aims and Methods of vegetation ecology*. J. Wiley & Sons (Eds.), New York.
- Murça Pires, J., G. T. Prance** 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazon. pp. 109-145. *En* Prance, G. T. & T. E Loveloy (eds.) *Key environments Amazonia*. Pergamon Press, England.
- Negedeca, C** 2002. Mitos relacionados con el “palo sangre” pp. 138-141. *en* Peñuela Salazar, M 2002. *Estudio etnobotánico del género Brosimum Sw. (Moraceae) y su potencial de uso en Leticia y Araracuara (Amazonia colombiana)*. Tesis de Grado, Universidad Nacional de Colombia. 155 pp.

- Palacios, P. A.** 2001. Caracterización ecológica de una comunidad vegetal en un ambiente fisiográfico en la llanura aluvial del río Amazonas, Municipio de Leticia. pp. 337-372 en Franky Calvo, C E. & C. G. Zárate B. (eds.) *Mundo Imani. Estudios en la Amazonia colombiana*. Editorial Unilibros, Bogotá.
- Palacios, P. A., E Riaño U., F J. A. Gutiérrez R. & J. A. Sánchez E.** 2002. Mapa fisiográfico preliminar de la ribera colombiana del río Amazonas. Memoria explicativa. pp. 1-12 en Palacios, P. A. (ed.) *Valoración de la oferta ambiental de palo de sangre (*Brosimum rubescens taubert*), como especie promisorio en la elaboración de artesanías, en el sur del trapezio amazónico* COLCIENCIAS, Imani, Universidad Nacional de Colombia, Leticia.
- Palacios, P. A.** 2004. Vulnerabilidad de las poblaciones naturales de especies maderables de la Amazonia colombiana. *Brosimum rubescens* (palo sangre). Estudio de caso en el sur del Trapecio Amazónico. pp.189-200. en Ochoa, D. & C. A. Guio. *Control social y coordinación: Un camino hacia la sostenibilidad amazónica*. Defensoría del Pueblo, Bogotá
- Palacios, P. A. & L. Arango Isaza** 2005. Estructura, densidad y patrones de distribución espacial de poblaciones naturales de *Brosimum rubescens* Taub., en dos unidades fisiográficas del Trapecio Amazónico (Amazonia colombiana). *Acta Amazónica* (aceptado abril 2004).
- Parcomun** 1996. *Plan económico y social para el desarrollo sustentable del Departamento del Amazonas*. Común Presencia editores. Santafé de Bogotá.
- Peñuela-Salazar, M.** 2002. *Estudio etnobotánico del género Brosimum Sw. (Moraceae) y su potencial de uso en Leticia y Araracuara (Amazonia colombiana)*. Tesis de Grado, Universidad Nacional de Colombia. 155 pp.

- Perry, J. N., A. M. Liebhold, M. S. Rosenberg, J. Dungan, M. Miriti, A. Jakomuika & C. Pousty** 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods quantifying spatial pattern in ecological data *Ecography* 25:578-600.
- Pitman, N. C. A. , J. Terborgh, M. R. Silman & P. Nuñez** 1991. Tree species distributions in an upper forest. *Ecology* 80(8):2651-2661.
- Prance, G. T.** 1987. Biogeography and evolution of neotropical Plants. pp. 46-65. *En* Whitmore, T, C. & G. T. Prance *Biogeography and quaternary history in tropical America*. Oxford science publications, New York.
- Primack, R. B., P. S. Ashton, P. Chai & H. S. Lee.** 1985. Growth rates and population structure of Moraceae trees in Sarawak, East Malaysia. *Ecology* 66: 577- 588.
- PRORADAM** 1979. *Amazonia colombiana y sus recursos*. Tomo I. Memoria Técnica, Italgraf. Bogotá.
- Rangel, O & B. Luengas** 1997. Clima y Aguas. Cap. 1, págs. 49-68 en: *Zonificación ambiental para el plan modelo Colombo-Brasilero (eje Apaporis-Tabatinga: PAT)*. Editorial Linotipia Bolívar, Santafé de Bogotá, Colombia.
- Raven, P. H., R. F. Eeverrt, & S. E. Eichhorn** 1999. *Biology of Plants*. Sixth Edition. W. H. Freeman and Company. New York.
- Remmert, H.** 1988. *Ecología: Autoecología, ecología de poblaciones y estudio de ecosistemas*. Editorial Blume, Barcelona.
- Riaño-U. E, F J. A. Gutiérrez R. & J. A. Sánchez** 2001.: *Mapa fisiográfico preliminar de la ribera colombiana del río Amazonas*. Informe de avance Memoria explicativa. 13 pp.
- Sanchez, M.** 1997. *Catalogo preliminar comentado de la flora del Medio Caquetá*. Estudios en la Amazonia colombiana XIII. Tropenbos. Colombia.

- Solomon, M. E.** 1977. *Population dynamic*. The Institute of Biology's. Studies in biology No. 18. Edward Arnold Publishers. UK.
- Stiling, P.** 1999. *Ecology : Theories and Applications*. Tercera edición. Prentice Hall, New Jersey.
- Strabler N. & A. H. Strabler** 1997. *Geografía física* Ediones Omega, Barcelona.
- Torres, M.** 1998. *Aproximación al conocimiento y potencialidades de las coberturas vegetales en el Municipio de Leticia (Amazonas)*. Informe Técnico. Inédito. SINCHI. Leticia.
- Urrego G., L. E** 1997. *Los bosques inundables del medio Caquetá. Caracterización y sucesión*. Estudios en la Amazonia colombiana XIV. Tropenbos. Impreandes Presencia, Colombia.
- Van der Hammen, T., J. F. Duivenvoorden, J. M. Lips, L. E. Urrego & N. Espejo** 1991. El Cuaternario tardío edel área del Medio Caquetá (Amazonia colombiana). *Colombia Amazónica* 5(1): 63-90.
- Vanzolini, P. E.** 1970. Zoología sistemática geografía e a origem das espécies. *Inst. Geográfico São Paulo. Serie teses e monografias* 3: 1-56.
- Villota, H.** 1985. *Geomorfología aplicada a estudios de suelo y vegetación. Notas de clase*. Ministerio de Obras Públicas y Transporte. Centro Interamericano de Fotointerpretación CIAF, Bogotá. 47 pp.
- Villota, H.** 1997. Una nueva aproximación a la clasificación fisiográfica del Terreno 1997. *Revista CIAF*. 15: 83-115. **Botero, P.** (ed.) 1999. Paisajes Fisiográficos de Orinoquia - Amazonia (ORAM) Colombia. *Análisis Geográficos*: 27 – 28:1-361.
- Whitmore, T. C.** 1998. *An Introduction to Tropical Rian Forest*. Oxford University Press Inc. 2^{da} Edition. New York.

Wittaker, R. H. 1978. *Communities and ecosystems*. 2^{da} edición, macMillan. New York.

Zagt, R. T. & M. J. A. Werger 1997. Community structure and demography of primary species in tropical rain forest pp. 21-38. *En* Zagt, R. J (ed.) *Tree demography in the tropical rain forest in Guyana*. Tropenbos- Guyana Series 3. Tropenbos – Guyana Program, Georgetown.

Zagt, R. J. 1997. Seedling dynamics of *Chlorocardium rodiei* in logged over rain forest in Guyana. pp.139-166 *en* Zagt, R. J (ed.) *Tree demography in the tropical rain forest in Guyana*. Tropenbos- Guyana Series 3. Tropenbos – Guyana Program, Georgetown.

Anexo 2.1 resumen descriptivo de relieve en A.2.1

Topografía No.	distancia (m)	tipo	forma	extensión (m)	Altura relativa. (m)	tipo de pendiente en grados (media ponderada)	tipo de drenaje externo (media ponderada)
01	0-1350			1350	1.75	plana (0)	nulo
02	1350-1360			10	0.52	Suave (3)	lento
03	1360- 3230			1870	1.92	Plana (0)	nulo
04	3230-3240	terrazza	Plana a ligera-mente ondulada	10	0.52	Suave (3)	lento
05	3240-3550			110	0.69	plana (0)	nulo
06	3550-3560			10	0.70	suave (3)	lento
07	3560-3630			70	0.17	Plana (0)	nulo
08	3630-3640			10	0.52	Suave (4)	lento
09	3640-5000			1360	1.35	Plana (0)	nulo

Anexo 2.2. Resumen descriptivo de relieve P.1.1

Topografía No.	distancia (X) m	tipo	forma	extensión (m)	altura relativa (m)	tipo de pendiente en grados (media ponderada)	tipo de drenaje externo (media ponderada)
01	0-160	valle	escalonado		170	5.6 suave (3)	lento
02	160-250	terrazza	escalonada		90	6.5 moderada (7)	medio
03	250-400	terrazza	escalonada		150	18.7 moderada (8)	medio
04	400-520	colina	subredondeada		120	11.0 moderada (8)	medio
05	520-660	terrazza	escalonada		140	6.9 suave (4)	lento
06	660-740	colina	redondeada		80	6.0 moderada (9)	medio
07	740-930	terrazza	escalonada		190	13.7 moderada (7)	medio
08	930-1070	colina	subredondeada		140	17.1 fuerte (13)	rápido
09	1070-1190	terrazza	ondulada		120	2.4 suave (4)	lento
10	1190-1310	colina	subredondeada		120	8.1 moderada (8)	medio
11	1310-1420	terrazza	escalonada		110	3.5 suave (3)	lento
12	1420-1660	terrazza	escalonada		240	14.4 suave (5)	lento
13	1660-1690	valle	agudo		30	8.6 muy fuerte (24)	rápido
14	1670-1740	terrazza	escalonada		70	8.9 fuerte (14)	rápido
15	1720-1760	valle	agudo		40	5.7 muy fuerte (17)	rápido
16	1740-1820	colina	subredondeada		80	8.4 moderada (10)	medio
17	1790-1830	valle	agudo		40	6.3 muy fuerte (18)	rápido
18	1810-1860	colina	redondeada		50	6.9 fuerte (16)	rápido
19	1840-1900	valle	escalonado		60	10.5 fuerte (16)	rápido
20	1860-1960	colina	redondeada		100	10.5 moderada (11)	medio
21	1960-2050	terrazza	escalonada		90	2.8 plana (2)	nulo
22	2050-2120	terrazza	colinoide		70	6.1 moderada (9)	medio
23	2120-2420	terrazza	ligeramente ondulada		300	5.6 plana (2)	nulo
24	2420-2510	colina	aguda		90	13.6 fuerte (12)	rápido
25	2510-2670	terrazza	ligeramente ondulada		160	3.7 suave (3)	lento
26	2670-2900	terrazza	colinoide		230	9.5 suave (5)	lento

Topografía No.	distancia (X) m	tipo	forma	extensión (m)	altura relativa (m)	tipo de pendiente en grados (media ponderada)	tipo de drenaje externo (media ponderada)
27	2900-3110	terrazza	plana	210	2.0	plana (1)	nulo
28	3110-3360	terrazza	escalonada	250	7.4	suave (3)	lento
29	3360-3530	terrazza	colinoide	170	10.8	moderada (7)	medio
30	3530-3620	terrazza	escalonada	90	6.2	suave (5)	lento
31	3620-3750	colina	subaguda	150	11.4	moderada (8)	medio
32	3750-3870	terrazza	ligeramente ondulada	120	2.5	plana (1)	nulo
33	3870-3920	colina	aguda	50	5.2	fuerte (13)	rápido
34	3920-4090	terrazza	ondulada	170	10.6	moderada (8)	medio
35	4090-4160	colina	aguda	70	12.4	muy fuerte (19)	rápido
36	4160-4210	terrazza	plana	50	0.0	plana (1)	nulo
37	4210-4300	colina	redondeada	90	14.6	muy fuerte (19)	rápido
38	4260-4324	valle	agudo	64	13.2	muy fuerte (20)	rápido
39	4300-4350	colina	subredondeada	50	9.4	muy fuerte (19)	rápido
40	4324-4380	valle	agudo	56	9.4	fuerte (16)	rápido
41	4350-4510	terrazza	colinoide	160	15.9	moderada (10)	medio
42	4510-4650	colina	redondeada	140	23.1	muy fuerte (18)	rápido
43	4590-4820	valle	escalonado	230	20.5	moderada (11)	medio
44	4820-5000	terrazza	ondulada	180	7.3	moderada (8)	medio

Anexo 2.3. Resumen descriptivo de relieve P.1.3

Topografía No.	distancia (X) m	tipo	forma	extensión (m))	altura relativa (m)	tipo de pendiente en grados (media ponderada)	tipo de drenaje externo (media ponderada)
01	0-270	terrazza	ondulada	270	12.5	moderada (6)	medio
02	270-530	colina	redondeada	260	50.0	fuerte (12)	rápido
03	530-730	colina	redondeada	200	15.1	moderada (8)	medio
04	730-950	terrazza	plana	220	1.9	plana (1)	nulo
05	950-1380	terrazza	ondulada	430	27.2	suave (5)	lento
06	1380-1770	terrazza	fuertemente ondulada	390	38.7	moderada (10)	medio
07	1770-2000	terrazza	escalonada	230	2.1	plana (1)	nulo
08	2000-2200	colina	redondeada	200	18.9	moderada (11)	medio
09	2200-2410	terrazza	ondulada	210	4.2	suave (4)	lento
10	2410-2540	colina	redondeada	130	15.2	fuerte (12)	medio
11	2540-2650	colina	redondeada	180	21.6	fuerte (12)	medio
12	2720-2990	terrazza	escalonada	270	12.8	suave (3)	lento
13	2990-3170	valle	escalonado	180	20.0	moderado (10)	medio
14	3170-3800	terrazza	ondulada	630	17.8	suave (5)	lento
15	3800-3920	terrazza	escalonada	120	6.1	suave (4)	lento
16	3920-4060	colina	subredondeada	140	15.2	moderada (11)	medio
17	4060-4390	terrazza	ondulada	330	11.1	suave (5)	lento
18	4390-4550	terrazza	ligeramente ondulada	160	6.7	suave (4)	lento
19	4550-4800	terrazza	escalonada	250	10.6	moderada (6)	medio
20	4800-5000	terrazza	ondulada	200	9.4	moderada (6)	medio

Anexo 2.4. Resumen descriptivo de relieve C.1.1

Topografía No.	distancia (X) m	tipo	forma	extensión (m) (x)	altura relativa (m) (Y)	tipo de pendiente en grados (media ponderada)	tipo de drenaje externo (media ponderada)
01	0-360	terraza	ondulada	360	13	moderada (6)	medio
02	400-640	terraza	escalonada	240	4	plana (2)	nulo
03	640-1380	terraza	ondulada	740	15.8	suave (5)	lento
04	1380-1480	terraza	colinada	100	14.3	fuerte (14)	rápido
05	1480-2010	terraza	ondulada	530	25.6	moderada (8)	medio
06	2010-2490	terraza	ondulada	480	13	moderada (6)	medio
07	2490-2930	terraza	escalonada	440	3.3	plana (2)	nulo
08	2930-3700	terraza	ondulada	700	36.2	moderada (6)	medio
09	3700-4120	terraza	ligeramente ondulada	420	3.8	suave (3)	lento
10	4120-4370	terraza	ondulada	250	22.5	moderada (9)	medio
11	4370-4620	terraza	escalonada	250	3	plana (1)	nulo
12	4620-5000	terraza	ondulada	380	10.6	suave (5)	lento

Anexo 2.5. Resumen descriptivo de relieve P1.4.

Topografía No.	distancia (X) m	tipo	forma	extensión (m) (x)	altura relativa (m) (Y)	tipo de pendiente en grados (media ponderada)	tipo de drenaje externo (media ponderada)
01	0-420	terraza	ligeramente ondulada	420	6.0	plana (2)	nulo
02	420-690	terraza	escalonada	270	15.7	suave (4)	lento
03	690-940	terraza	colinoide	250	13.0	moderada (6)	medio
04	940-1260	terraza	ondulada	320	23.7	moderada (6)	medio
05	1260-1550	terraza	escalonada	290	16.4	suave (5)	lento
06	1550-1910	terraza	ondulada	360	9.0	suave (4)	lento
07	1910-2510	terraza	plana	600	4.9	plana (1)	nulo
08	2510-2770	terraza	ondulada	260	12.1	moderada (6)	medio
09	2770-3080	terraza	ondulada	310	11.9	moderada (6)	medio
10	3080-3620	terraza	ondulada	540	22.9	moderada (6)	medio
11	3620-3850	terraza	plana	230	3.5	plana (1)	nulo
12	3850-4160	terraza	ligeramente ondulada	310	8.4	suave (4)	lento
13	4160-4910	terraza	escalonada	750	14.0	plana (2)	nulo
14	4910-5000	terraza	escalonada	90	17.3	fuerte (14)	rápido

Anexo2.6. Resumen descriptivo de relieve P.1.2

Topografía No.	distancia (X) m	tipo	forma	extensión (m)	altura relativa (m)	tipo de pendiente en grados (media ponderada)	tipo de drenaje externo (media ponderada)
01	0-190	terrazza	ligeramente ondulada	190	4.4	plana (2)	nulo
02	190-290	valle	escalonado	100	8.6	moderada (10)	medio
03	290-340	terrazza	plana	50	1.2	plana (2)	nulo
04	340-490	colina	redondeada	150	14.1	moderada (10)	medio
05	490-860	terrazza	ligeramente ondulada	370	6.1	suave (3)	lento
06	860-1050	colina	subredondeada	190	16.8	moderada (7)	medio
07	1050-1740	terrazza	ondulada	690	14.3	suave (4)	lento
08	1740-2060	terrazza	escalonada	320	5.4	suave (3)	medio
09	2060-2260	terrazza	ondulada	200	14	moderada (8)	medio
10	2260-2420	terrazza	escalonada	160	9	suave (4)	lento
11	2420-2630	terrazza	ondulada	210	7.1	moderada (6)	medio
12	2630-2830	colina	subredondeada	200	18.7	moderada (10)	medio
13	2830-3440	terrazza	ligeramente ondulada	610	5.3	plana (2)	nulo
14	3440-3850	terrazza	ondulada	410	13.1	moderada (8)	medio
15	3850-4140	colina	subaguda	290	20.2	moderada (8)	medio
16	4140-500	terrazza	ondulada	860	13.2	suave (3)	lento

Anexo 2.7. Resultados físico-químicos de muestras del suelo.

Mues-tra	Ubic.	Pres. B. r.	Prof. (cm)	% arena	% limos	% arcilla	Text. (Bouy.)	% C0	P dispo- nible (p.p.m.)	pH 1:1	Al (meq / 100 g)	Complejo cambio catiónico (meq/100gr)						Porcentaje de saturación				
												CIC	BT	Ca	Mg	K	Na	ST	SCa	SMg	SK	SAI
A.2.1.01.03	m 1154,5	si	0-20	54	34	12	FA	7.1	7.7	3.5	8.8	40.7	0.61	0.21	0.25	0.21	0.03	1.50	0.3	0.6	0.50	93.5
A.2.1.01.04	m 1303	no	0-20	48	38	14	F	5.2	16.0	4.2	6.0	28.7	1.08	0.24	0.56	0.28	0.04	3.80	0.8	2.0	1.00	84.7
A.2.1.01.05	m 2250	no	0-20	54	34	12	FA	3.7	10.4	4.3	5.5	20.0	0.73	0.12	0.36	0.24	0.01	3.70	0.6	1.8	1.20	88.2
A.2.1.01.15	m 2848	si	0-20	66	22	12	FA	2.8	8.2	3.6	6.0	18.0	0.60	0.10	0.36	0.10	0.05	3.30	0.6	2.0	0.60	91
A.2.1.01.06	m 3145	si	0-20	72	18	10	FA	4.6	9.5	3.5	5.8	25.0	0.54	0.12	0.24	0.15	0.03	2.20	0.5	1.0	0.60	91.5
A.2.1.0107	m 3389	no	0-20	56	30	14	FA	3.9	10.4	3.6	6.0	19.2	0.72	0.16	0.35	0.20	0.01	3.80	0.8	1.8	1.00	89.3
A.2.1.0108	m 4238	no	0-20	54	30	16	FA	2.1	5.6	4.2	5.8	16.5	0.35	0.10	0.16	0.07	0.02	2.10	0.6	1.0	0.40	94.3
P.1.1.02.09	m 00	no	0-20	38	46	16	F	3.5	10.0	3.9	6.8	24.0	2.60	0.84	1.52	0.23	0.05	10.80	3.5	6.3	1.00	72.3
P.1.1.02.10	m 125	no	0-20	46	42	12	F	2.8	9.5	4.2	2.8	23.5	9.00	6.70	2.10	0.17	0.03	38.30	28.5	8.9	0.70	23.7
P.1.1.02.11	m 275	no	0-20	38	34	28	FA	1.7	4.8	4.6	7.5	27.2	11.0	8.00	2.80	0.17	0.02	40.40	29.4	10.3	0.60	40.5
P.1.1.02.12	m 1024,5	si	0-20	48	42	10	F	3.5	13.4	4.3	2.5	28.0	9.80	6.30	3.20	0.25	0.04	35.00	22.5	11.4	0.90	20.3
P.1.1.02.13	m 1095	no	0-20	50	32	18	F	1.4	2.1	4.8	1.4	18.5	7.70	5.60	1.96	0.08	0.04	41.60	30.2	10.6	0.40	15.3
P.1.1.02.14	m 2110	si	0-20	42	40	18	F	2.2	11.8	3.8	7.8	23.5	2.70	1.30	1.25	0.12	0.02	11.40	5.5	5.3	0.50	74.3
P.1.1.02.16	m 3159	si	0-20	54	40	6	FA	1.8	6.9	4.6	4.5	14.3	14.00	0.50	0.76	0.08	0.02	9.80	3.5	5.3	0.60	76.3
P.1.1.02.17	m 3243	si	0-20	56	32	2	FA	2.6	10.0	4.9	4.0	21.0	2.60	1.20	1.25	0.13	0.02	12.40	5.7	6.0	0.60	60.6
P.1.3.0301	m 00	si	0-20	78	10	12	FA	1.6	2.5	4.1	2.5	10.3	0.60	0.30	0.10	0.11	0.05	5.80	2.9	1.0	1.10	80.6
P.1.3.0302	m 24,65	si	0-20	72	10	18	FA	1.9	1.5	3.7	3.7	13.0	0.50	0.25	0.08	0.09	0.06	3.80	1.9	0.6	0.70	88.1
P.1.3.0303	m 373	si	0-20	66	10	24	FArA	1.2	0.7	4.1	2.5	10.3	0.30	0.20	0.05	0.04	0.02	2.90	1.9	0.5	0.40	89.3
P.1.3.0304	m 450	no	0-20	72	12	16	FA	1.4	0.7	3.9	2.8	9.5	0.50	0.30	0.10	0.05	0.03	5.20	3.2	1.1	0.50	84.8
P.1.3.0305	m 800	no	0-20	52	32	16	F	1.2	0.5	4.6	4.2	12.6	0.40	0.30	0.05	0.08	0.05	3.20	2.4	0.4	0.60	91.3
P.1.3.0306	m 2781	si	0-20	34	44	22	F	1.5	0.5	4.0	6.1	15.6	0.70	0.45	0.13	0.09	0.06	4.40	2.8	0.8	0.60	89.7
P.1.3.0307	m 4310	no	0-20	76	16	8	FA	1.4	0.3	3.8	2.6	7.7	0.30	0.15	0.05	0.06	0.05	3.90	1.9	0.6	0.80	89.6
P.1.3.0308	m 4901	si	0-20	70	16	14	FA	1.3	0.3	4.1	2.7	9.5	0.20	0.05	0.03	0.04	0.03	2.10	0.5	0.3	0.40	93.1
C.1.1.0401	m 00	no	0-20	40	44	16	F	1.3	1.0	3.9	10.5	21.2	0.81	0.33	0.29	0.16	0.03	3.80	1.6	1.4	0.75	92.8
C.1.1.0402	m 150	no	0-20	58	36	16	F	1.0	1.0	4.3	11.0	13.5	1.86	1.15	0.49	0.15	0.07	13.80	8.5	3.6	1.11	85.5

Mues-tra	Ubic.	Pres. B. r.	Pro- fun. (cm)	% arena	% limos	% arcilla	Text. (Bouy.)	% C0	P dispo- nible (p.p.m.)	pH 1:1	Al (meq / 100 g)	Complejo cambio catiónico (meq/100gr)						Porcentaje de saturación				
												CIC	BT	Ca	Mg	K	Na	ST	SCa	SMg	SK	SAI
C.1.1.0403	m 306	no	0-20	50	34	16	F	2.0	12.0	3.6	10.0	21.5	0.72	0.29	0.25	0.16	0.02	3.30	1.3	1.2	0.74	93.2
C.1.1.0404	m 1930	no	0-20	66	30	14	FA	0.7	1.0	4.2	8.5	17.5	1.54	0.43	0.93	0.14	0.04	8.80	2.4	5.3	0.80	84.7
C.1.1.0405	m 3696	no	0-20	58	38	14	FA	1.1	1.0	4.4	6.0	18.7	2.97	2.25	0.49	0.16	0.07	15.90	12.0	2.6	0.86	66.9
C.1.1.0406	m 4218	no	0-20	50	30	20	FArA	0.6	1.0	5.0	4.3	29.0	12.50	10.50	1.64	0.16	0.20	43.10	36.2	5.6	0.55	26.0
C.1.1.0407	m 4670	no	0-20	46	44	10	F	1.3	1.0	4.2	6.0	17.5	2.83	2.30	0.33	0.14	0.06	16.20	13.1	1.9	0.80	68.0
P.1.4..0501	m 00	no	0-20	52	30	18	F	1.9	4.0	4.2	7.5	23.7	5.06	4.00	0.82	0.16	0.08	21.30	16.9	3.4	0.64	56.00
P.1.4..0502	m 608	si	0-20	50	36	14	F	1.8	1.0	4.1	10.0	23.5	3.50	2.70	0.57	0.16	0.07	14.90	11.50	2.4	0.68	74.00
P.1.4.0503	m 920	no	0-20	48	40	12	F	1.1	1.5	4.3	6.8	14.0	2.54	1.90	0.50	0.10	0.04	18.10	13.50	3.6	0.71	70.30
P.1.4.0504	m 2835	si	0-20	40	44	11	FL	1.5	1.0	4.2	8.1	25.0	4.75	3.90	0.62	0.16	0.07	19.00	15.60	2.5	0.64	66.70
P.1.4..0505	m 4540	no	0-20	36	50	14	FL	1.1	1.0	5.2	3.0	16.0	9.82	8.00	1.64	0.10	0.08	61.30	50.00	10.2	5.00	17.00
P.1.4..0506	m 4940	si	0-20	44	36	20	F	1.1	4.0	4.8	6.3	23.7	8.90	7.00	1.64	0.16	0.10	37.60	29.50	18.4	0.68	41.40
P.1.2..0601	m 00	si	0-20	40	52	8	FL	0.9	1.0	4.4	7.1	13.0	1.97	1.62	0.21	0.10	0.04	15.10	12.50	1.6	0.77	78.30
P.1.2..0602	m 272	no	0-20	48	28	24	F	2.0	1.0	5.0	9.0	28.0	10.45	8.50	1.64	0.16	0.15	37.30	30.30	5.9	0.57	46.20
P.1.2..0603	m 1140	si	0-20	46	30	24	F	1.4	1.0	4.3	12.0	22.0	2.40	1.70	0.49	0.16	0.05	10.90	7.70	2.2	0.73	83.30
P.1.2..0604	m 1780	no	0-20	44	42	14	F	1.9	1.0	3.9	11.0	20.5	0.93	0.50	0.24	0.16	0.03	4.50	2.40	1.2	0.78	92.20
P.1.2..0605	m 2050	no	0-20	52	38	10	F	1.5	1.0	4.3	7.5	18.7	1.46	0.90	0.38	0.12	0.06	7.80	4.80	2.0	0.64	83.70
P.1.2..0606	m 2210	no	0-20	43	46	12	F	1.2	3.5	4.6	6.0	18.8	2.29	1.70	0.38	0.15	0.06	12.70	9.40	2.1	0.83	72.30
P.1.2..0607	m 2607	si	0-20	56	40	4	FA	0.7	1.0	4.5	3.8	8.8	0.42	0.14	0.16	0.07	0.05	4.80	1.60	1.8	0.79	90.00
P.1.2..0608	m 3010	no	0-20	36	54	10	FL	1.1	1.0	4.4	6.0	11.8	0.91	0.50	0.25	0.12	0.04	7.70	4.20	2.2	1.01	86.80
P.1.2..0609	m 3390	no	0-20	50	42	8	F	1.1	1.0	4.1	6.0	18.3	0.49	0.24	0.10	0.11	0.04	2.70	1.30	0.5	0.60	92.40
P.1.2..0610	m 3560	si	0-20	60	34	6	FA	4.5	1.0	4.1	5.5	31.0	4.67	4.00	0.41	0.16	0.10	15.10	12.90	1.3	0.52	51.50