

PRODUCTIVIDAD DEL BOSQUE NATURAL EN VARIAS ZONAS DE VIDA DE VENEZUELA Y SU RELACIÓN CON ALGUNAS VARIABLES CLIMÁTICAS Y EDAFICAS

Torres-Lezama¹, A.; Bello, N.² y Ramírez, H.¹

¹Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Grupo de Investigación BIODÉSUS, INDEFOR, Mérida-Venezuela. E-mail. torres@ula.ve

²Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales, Mérida

RESUMEN

La comprensión de los cambios que experimentan los bosques naturales en su productividad ayuda a adoptar opciones válidas para la planificación del manejo forestal y el desarrollo de sistemas que aseguren la sostenibilidad del bosque. En este trabajo se estudia el patrón de variación interanual de la productividad del bosque tropical en varias zonas de vida (*sensu* Holdridge) de Venezuela. A partir de una red de parcelas permanentes de crecimiento con una serie de mediciones anuales que supera los 30 años, se escogieron 24 parcelas de 0,25 ha (50 m x 50 m), distribuidas en seis zonas de vida de la región tropical: bosque espinoso (be-T), bosque muy seco (bms-T), bosque seco transición a húmedo (bs/hT), bosque húmedo (bh-T), bosque húmedo montano bajo (bh-MB) y bosque húmedo montano (bh-M). La productividad del bosque se estimó a través de mediciones sucesivas de las circunferencias a la altura de pecho de los árboles, desde el establecimiento de las parcelas. La biomasa aérea se calculó por individuos con diámetros mayores o iguales a 10 cm, por zona de vida y para el total del período, aplicando ecuaciones de regresión desarrolladas para los bosques tropicales. El bh-T(km92) presentó la mayor productividad promedio anual por hectárea, con 3,83 Mg, disminuyendo en los bs/h-T (2,86), bh-T de Río Grande (2,64), bms-T (2,33), bh-M (2,09), be-T (-0,01) y, por último, el bh-MB (-0,43). Estos resultados se interpretan considerando las condiciones climáticas, la textura, el contenido de carbono y nitrógeno del suelo, y la dinámica del bosque.

Palabras clave: clima, manejo forestal, nitrógeno del suelo, productividad del bosque tropical, textura del suelo, Venezuela.

ABSTRACT

The understanding of changes in the productivity of natural forests helps to adopt valid options for forest management planning and the development of systems that assure forest sustainability. In this paper we study interannual variation of tropical forest biomass productivity in several life zones (*sensu* Holdridge) of Venezuela. This was possible because this country has a network of growth permanent plots that has been measured with a near annual frequency for over 30 years; an exceptional case in the tropics. Twenty four 0.25 ha (50 m x 50 m) plots, located in six life tropical zones, were chosen: thorn woodland (T-tw), very dry forest (T-vdf), moist transition dry forest (T-m/df), moist forest (T-mf), lower montane moist forest (T-M-wf) and montane wet forest (T-M-wf). Forest productivity is estimated based on successive measurements, from the time of plot establishment, of tree girth at breast height, subsequently converted to diameter (d). Aerial biomass is calculated with individuals of $d \geq 10$ cm by life zone and for the total period through regression equations developed for tropical forests. The T-mf (km92) presented the highest mean annual productivity per hectare with 3,83 Mg, following in descendent order the T-m/df (2,86), T-mf of Río Grande (2,64), T-vdf (2,33), T-M-wf (2,09), T-tw (-0,01) and the T-M-wf (-0,43). These results are interpreted with regard to climatic characteristics, soil texture, carbon and nitrogen soil content, and forest dynamics.

Key words: climate, forest management, soil nitrogen, soil texture, tropical forest productivity, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

La comprensión de los cambios en productividad de los bosques naturales, y de los factores que la determinan, ayuda a adoptar opciones válidas para la planificación del manejo forestal y el desarrollo de sistemas que contribuyan a asegurar la sostenibilidad del bosque. Específicamente, el entendimiento de cómo el almacenamiento y producción de materia orgánica en los bosques tropicales se relaciona con el clima, es una necesidad crítica para el manejo (cf.

Brown y Lugo, 1982; Delaney *et al.*, 1998).

Además, una escasez de la disponibilidad del nitrógeno en el suelo a menudo limita más la productividad de las plantas que cualquier otro elemento nutricional (Parker *et al.*, 1984; Axelsson, 1986; Paul y Clark, 1989; Binkley, 1991; Martin *et al.*, 1991; Payne, 1993). Su papel como limitante del crecimiento del bosque tropical ha sido demostrado; por ejemplo, en Hawai (Vitousek *et al.*, 1987), Jamaica (Tanner *et al.*, 1990) y Venezuela (Tanner, Kapos y Franco, 1992).

Otra característica del suelo que afecta el buen desarrollo del bosque es la textura, ya que esta influye en la porosidad, retención de humedad, permeabilidad y la capacidad de intercambio catiónico, factores que a su vez determinan la actividad de los microorganismos descomponedores de restos orgánicos (Childs *et al.*, 1985; Hassett y Banwart, 1992). Asimismo, la exploración de mejores condiciones por parte de las raíces de las plantas en las épocas críticas es afectada por la compactación que sufren algunos suelos de características pesadas (Papendick y Elliott, 1983; Payne, 1993).

Los diferentes cambios que experimenta el contenido de N en el suelo, sumado a la textura del mismo, se reflejan indirectamente en la composición florística, dinámica y funcionamiento del bosque tropical; sin embargo, estos efectos no han sido estudiados en detalle (cf. Crow, 1980; Brown y Lugo, 1982; Lang y Knight, 1983; Lieberman *et al.*, 1985; Veillon, 1985; Brown y Lugo, 1991).

Afortunadamente, en Venezuela existe la posibilidad de estudiar las interacciones entre la productividad del bosque tropical, el clima, el contenido de nitrógeno y la textura del suelo, ya que se cuenta con una red de parcelas permanentes de crecimiento con una serie de mediciones anuales que supera los 30 años, un caso excepcional en el mundo tropical, distribuidas en diferentes zonas de vida. Estas parcelas fueron establecidas con la finalidad de estimar el crecimiento anual y la productividad global de la madera y leña de los tipos de bosques estudiados, en relación con parámetros ecológicos (cf. Veillon, 1985, 1995). No obstante, recientemente han demostrado ser de gran utilidad para el entendimiento de la dinámica del bosque (e.g. Carey *et al.*, 1994), así como de la distribución del carbono en los principales compartimientos del mismo (e.g., Delaney *et al.*, 1996).

En ese trabajo se analiza el patrón de variación interanual de la productividad del bosque tropical y se relaciona la misma con el clima, el contenido de materia orgánica, nitrógeno y la textura del suelo, en varias zonas de vida de Venezuela.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Los trabajos de campo se desarrollaron en 24 parcelas permanentes de crecimiento (Cuadro 1), distribuidas

en seis zonas de vida de los bosques venezolanos (Figura 1), según el sistema de clasificación de Holdridge (cf. Ewel, Madriz y Tosi, 1968). La mayoría de las parcelas (21) son de 0,25 ha (50 m x 50 m) y las tres restantes de 1 ha (100 m x 100 m). La figura 2 resume las variaciones de temperatura promedio y la pluviosidad media anual para cada lugar donde se encuentran las parcelas. Una descripción detallada de cada uno de los sitios se encuentra en trabajos previos (Veillon, 1985; Bello, 1996).

Determinación de biomasa y productividad

La productividad del bosque se expresó como la tasa de cambio que experimenta la biomasa por unidad de área en el tiempo ($Mg\ ha^{-1}\ año^{-1}$), y se estimó a través de mediciones sucesivas de las circunferencias de los árboles a la altura de pecho, desde el establecimiento de las parcelas para conocer el patrón de variación interanual (cf. Veillon, 1985).

Se calculó la biomasa por individuos con diámetros mayores o iguales a 10 cm, por zona de vida y para el total por periodo, aplicando las ecuaciones de regresión desarrolladas por Brown, Gillespie y Lugo (1989) y mejoradas por Brown e Iverson (1992), para los bosques tropicales; incluyendo hojas, ramitas, ramas, corteza y fuste. No se estimó la biomasa de otros componentes vivos del suelo, tales como renuevos, arbustos, bejucos y epífitas, porque ellos representan una pequeña fracción del total y no existen bases de datos disponibles para ser extrapolados a gran escala. Tampoco se hicieron estimaciones de biomasa subterránea.

Estudio de suelos

Muestreo de suelos para el análisis químico

De la experiencia obtenida en muestreos para determinar la materia orgánica del suelo, Brown y Lugo (1991) encontraron que 10 muestras tomadas en un área de tamaño similar al de las parcelas de estudio (0,25 ha) proveen coeficientes de variación y promedios aceptables; por lo que se utilizó esa misma intensidad de muestreo. Las muestras fueron colectadas aleatoriamente dentro de cada parcela, usando un barreno de suelo estándar de 2,0 cm de diámetro interno, después de remover cuidadosamente la hojarasca para exponer el suelo mineral. Las profundidades del muestreo fueron de 0-25 cm y

Cuadro 1. Descripción de las parcelas permanentes en bosques naturales ubicadas en seis zonas de vida (*sensu* Holdridge) de Venezuela.¹

Zona de vida ²	N ³	Localización	Elevación (m)	Pendiente (%)	Pluv. media anual (mm)/Nº meses secos	Temp. media anual (°C)
be-T	2	Caujarao, Edo. Falcón.	50	10-40	485 / 9 - 10	28,5
bms-T	2	Cerro El Coco, Clarines, Edo. Anzoátegui	130	10-40	800 / 7	26,8
bs/h-T	6	El Caimital, Edo. Barinas.	150	1	1500 / 4 - 6	25,5
	3	Ticoporo, Edo. Barinas				
bh-T	2	Río Grande, Imataca,	270	5-20	2500 / 1	25,5
	2	Km 92, El Dorado, Edo. Bolívar	210	5-20	3200 / 1	25,5
bh-MB	5	San Eusebio, Edo. Mérida	2320- 2450	10-60	1400 - 1560 / 3	15,0
bh-M	2	La Mucuy, Edo. Mérida	2640-3000	15-70	2136 - 1800 / 1-2	10,5

¹Fuente: Veillon 1985, 1989, 1995; Bello, 1996; ²T = tropical; b = bosque; e = espinoso; ms = muy seco; s/h = seco transición a húmedo; h = húmedo; MB = montano bajo; M = montano; ³N = número de parcelas.

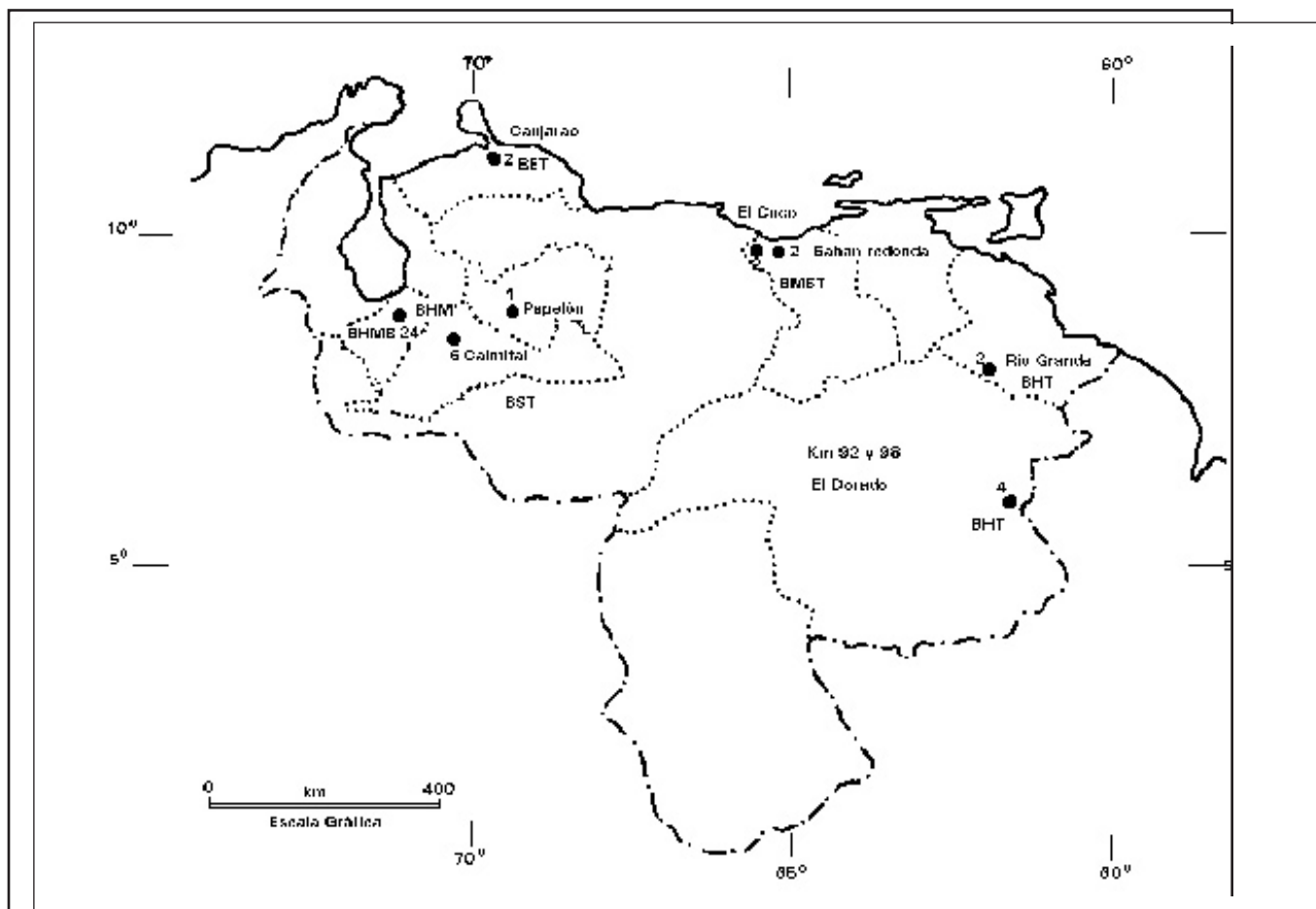


Figura 1. Mapa de ubicación de las parcelas permanentes en bosques naturales ubicadas en seis zonas de vida (*sensu* Holdridge) de Venezuela.

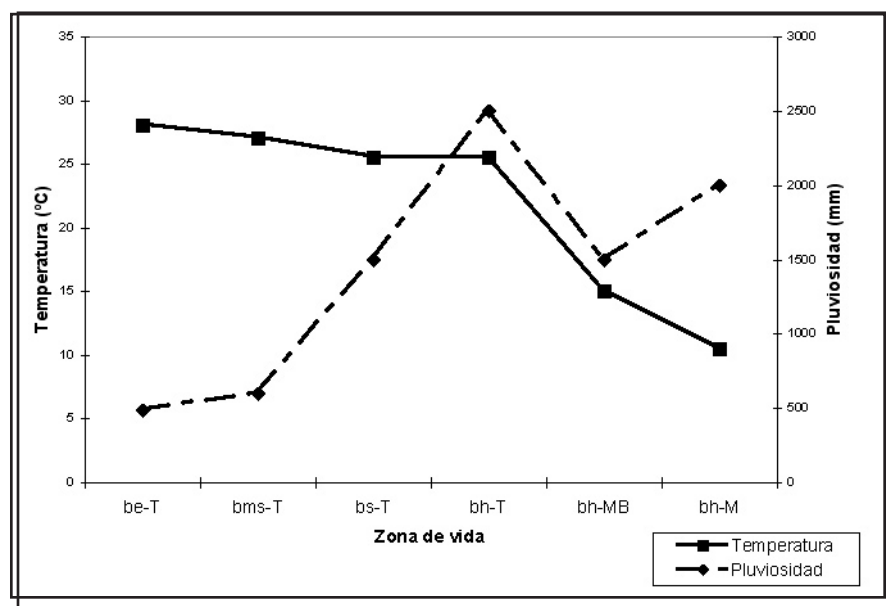


Figura 2. Variación de la temperatura y pluviosidad media anual en las parcelas permanentes en bosques naturales ubicadas en seis zonas de vida (*sensu* Holdridge) de Venezuela.

25-50 cm, ya que es allí donde se encuentra la mayor cantidad de nitrógeno disponible para las plantas. En las parcelas donde se encontró una alta pedregosidad y afloramientos rocosos se tomaron solamente 10 muestras a la profundidad 0-25 cm.

El material colectado se colocó en pequeñas bolsas de algodón, obteniéndose un total de 20 muestras por parcela. Finalmente, las muestras por profundidad se mezclaron aleatoriamente por pares, obteniendo 5 muestras/profundidad/parcela. Las muestras de suelos fueron transportadas al Instituto de Investigaciones para el Desarrollo Forestal (INDEFOR), donde se secaron al aire libre y pasaron por un tamiz de 2 mm para eliminar las gravas, raíces y otros desperdicios orgánicos no descompuestos.

Muestreo y descripción de calicatas

Por cada parcela muestreada se abrió y describió una calicata hasta una profundidad de 1,50 m, en uno de los bordes, y se tomaron muestras de suelo por cada horizonte o capa presente en los perfiles, para el análisis de nitrógeno y textura. En las parcelas ubicadas en pendiente, la calicata se abrió en el punto medio, a la derecha o izquierda del límite de la parcela, tomando como referencia el sentido de la pendiente. Se procedió a la descripción del perfil hasta 1,50 m de profundidad o hasta donde la pedregosidad o los afloramientos rocosos lo permitieron, y mediante el

uso de barreno se continuó hasta 2,0 m. Las variables consideradas por horizontes diferenciables fueron: espesor de las capas, textura, estructura, color, raíces, pedregosidad y consistencia.

Análisis de laboratorio

Textura

Para la determinación de la textura en las muestras procedentes de las calicatas, previamente pasadas por tamiz de 2 mm, se utilizó el método hidrométrico (Gee y Bauder, 1986). Adicionalmente, 10 muestras de suelo tomadas aleatoriamente dentro de cada parcela, a una profundidad de 0-50 cm, se mezclaron hasta obtener una buena homogeneización; de estas se tomó una submuestra y se realizó el mismo análisis textural.

Mediante una hoja de cálculo se determinó el porcentaje de las partículas de arcilla, arena y limo. Posteriormente se establecieron las clases texturales de los horizontes para cada uno de las calicatas mediante el triángulo de textura (Hassett y Banwart, 1992).

Determinación de nitrógeno y carbono

De las muestras de suelo colectadas, tanto con barreno como en las calicatas (horizontes), se tomaron sub-muestras para determinar las reservas de N total siguiendo la metodología estándar de Kjekdahl.

Previamente al análisis de carbono, sólo las muestras tomadas con barreno se mezclaron hasta obtener una buena homogeneización para una profundidad de 0-50 cm, luego se tomó una submuestra para el respectivo estudio siguiendo el método de oxidación seca, utilizando un analizador de Carbono Leco y técnica estándar (Nelson y Sommers, 1982). Los totales de N y C se expresaron en kg N/ha y Mg C/ha, respectivamente. Se utilizó la densidad aparente, obtenida de las calicatas, para calcular los totales de cada elemento.

Manejo de datos e interpretación

Con el conjunto de valores de diámetro (d) provenientes de las evaluaciones de campo, se creó una base de datos. Adicionalmente, se elaboró un programa con las ecuaciones de regresión desarrolladas por Brown e Iverson (1992), el cual permitió el cálculo de la biomasa (1994-1989); posteriormente se estimó la productividad por parcelas en las diferentes zonas de vida.

Se realizó un análisis de correlación lineal simple entre la productividad total del bosque para un periodo de cinco años (1989-1994), por categorías diamétricas y para todas las categorías versus el contenido de carbono, nitrógeno, arena, limo y arcilla de los suelos a una profundidad de 0-25 y 25-50 cm, para determinar el grado de asociación que pudiera existir entre la biomasa del vuelo y las variables del suelo.

Debido a que en este análisis solamente se evalúa el grado de asociación o correlación entre dos variables, también se realizó el análisis de correlación parcial, el cual mide la correlación entre una variable dependiente y una independiente, manteniendo constantes a las demás variables que puedan influir en el crecimiento, incluyendo algunas propias del suelo como temperatura, humedad, compactación, aireación y otros macronutrientes.

Los resultados de productividad para las 24 parcelas fueron analizados y comparados por zonas de vida, en función de las diferencias del contenido de N y textura del suelo. En la interpretación final, también se incluyó información climática puntual, especialmente la relativa a temperatura y precipitación, compilada por Veillon (1989).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Textura de suelos

En las parcelas ubicadas en las zonas de vida be-T, bms-T, bs/h-T (Caimital) y bh-MB predominan los

suelos con una clase textural media a fina, arcilloso, franco-arcilloso, franco-arcillo-limoso, arcillo-limoso y franco-limoso; con un alto contenido de arcilla (30-50 %) y limo (40 - 50%); mientras que la arena está por debajo del 30% (Cuadro 2). En contraste, en las parcelas de los bs/h-T de Ticoporo, bh-T y bh-M predominan los suelos con textura media a gruesa: arcillo-limoso, franco y franco-arenoso. Los porcentajes de arcilla son bajos, ubicándose generalmente por debajo del 30 %, el limo y la arena oscilan entre 30 y 50 %. Los resultados del análisis granulométrico a una profundidad de 0 - 50 cm mostraron la misma tendencia señalada arriba (cf. Bello, 1996).

Carbono orgánico (C), nitrógeno (N) y relación C/N

El contenido promedio de C en los suelos estudiados, a una profundidad de 0-50 cm, fue de 3,22 %; observándose una gran variabilidad entre ellos. Los valores extremos oscilan entre 1,4-8,86 % de C. Un 50% de los sitios estudiados contienen valores de C entre 1,04 y 1,88 %. Se observa un incremento notable de C desde el bs/h-T hasta alcanzar un valor máximo en el bh-M de La Mucuy (Figura 3a). Un patrón similar a éste fue encontrado por Díaz-Romeu, Valerdi y Fassbender (1970) en los suelos de América Central, y Ochoa *et al.* (2000) en Venezuela.

Este incremento del contenido de C puede atribuirse principalmente a una disminución en la actividad microbiana y la descomposición de la M.O., como consecuencia de la disminución de la temperatura con la altitud. Estos resultados se corresponden con los encontrados por otros autores (e.g. Alexander y Pichott, 1979; Brown y Lugo, 1982). Shanks y Olson (1961) en comparaciones hechas a diferentes altitudes en rodales naturales, concluyeron que la hojarasca tiene una descomposición media de casi 2% por 1°C de la disminución de la temperatura.

Por otra parte, el porcentaje de C aumenta desde el bs/h-T hasta el bms-T y luego vuelve a disminuir en el be-T. La diferencia entre el contenido de materia orgánica, en los suelos ubicados en las zonas de vida más secas (be-T y bms-T), puede explicarse parcialmente por el aumento de la precipitación y de la densidad de la vegetación, ya que el primero contiene 272 árb/ha mientras que en el segundo es de 583 árb/ha; la mayor densidad del último se traduce en un incremento en la adición anual de restos orgánicos. En la zona de vida más seca (be-T) además de que

Cuadro 2. Análisis textural de los suelos por horizontes apreciables en parcelas permanentes en bosques naturales ubicadas en seis zonas de vida (sensu Holdridge) de Venezuela.

Zona de vida	Parcela	Horiz.	Arena %	Limo %	Arcilla %	Clase textural de suelo
Bosque espinoso tropical:	P - 1	A	21	26	53	arcilloso
		B	17	24	59	arcilloso
	Caujarao	P - 3	A	23	29	48
Bosque muy seco tropical: Clarines	P - 3	A	28	36	35	franco arcilloso
		B	17	28	55	arcilloso
	P - 4	C	24	22	54	arcilloso
Bosque seco tropical: Caimital	P - 4	A	27	36	38	franco arcilloso
		B	32	18	50	arcilloso
		C	61	20	19	franco arcilloso
	P - 1	A1	12	41	47	arcilloso
		A2	2	43	55	arcilloso
	P - 2	A1	11	53	36	franco-arcillo-limoso
A2		10	51	40	franco-arcillo-limoso	
P - 3	A1	22	30	48	arcilloso	
	A2	6	44	50	arcillo-limoso	
P - 4	A1	16	44	40	arcillo-limoso	
	A2	4	46	51	arcillo-limoso	
P - 5	A1	10	45	45	arcillo-limoso	
	A2	12	38	50	arcilloso	
	B1	47	31	22	franco	
	B2	16	51	33	franco-arcillo-limoso	
P - 6	A1	4	44	52	arcilloso	
	B	1	45	54	arcilloso	
Ticoporo	P - 1	A1	42	41	17	franco
		A2	56	35	10	franco-arenoso
		B	44	35	21	franco
	P - 2	A1	5	73	22	franco limoso
		A2	6	49	44	arcillo-limoso
		B	3	54	43	arcillo-limoso
	P - 3	A1	5	61	34	franco-arcillo-limoso
		A2	7	57	39	franco-arcillo-limoso
		B	25	45	30	franco arcilloso
Bosque húmedo tropical: Río Grande	P - 5	A	76	8	17	franco arenoso
		B	32	9	59	arcilloso
Km. 92	P - 6	A	56	11	33	franco-arcillo-arenoso
		B	20	20	60	arcilloso
	P - 1	A	60	31	9	franco arenoso
Bosque húmedo montano bajo: San Eusebio	P - 2	B	38	18	44	arcilloso
		A	75	16	8	arena-limoso
		B1	71	12	17	franco arenoso
	P - 1	B1	50	27	23	franco
		A1	4	68	29	franco-arcillo-limoso
P - 2	B1	4	24	73	arcilloso	
	A1	9	69	22	franco limoso	
P - 3	B1	6	37	57	arcilloso	
	A1	10	75	14	franco limoso	
	B1	9	52	39	franco-arcillo-limoso	
	A1	5	80	15	franco limoso	
P - 4	B1	7	49	44	arcillo limoso	
	A1	10	57	34	franco-arcillo-limoso	
	B1	15	38	47	arcilloso	
P - 5	B2	31	44	25	franco	
	A1	42	49	9	franco	
	A2	46	38	15	franco	
Bosque húmedo montano: Mucuy	P - 6	A1	42	49	9	franco
		A2	46	38	15	franco
	P - 8	A1	52	44	4	franco arenoso
	A2	51	43	5	franco arenoso	

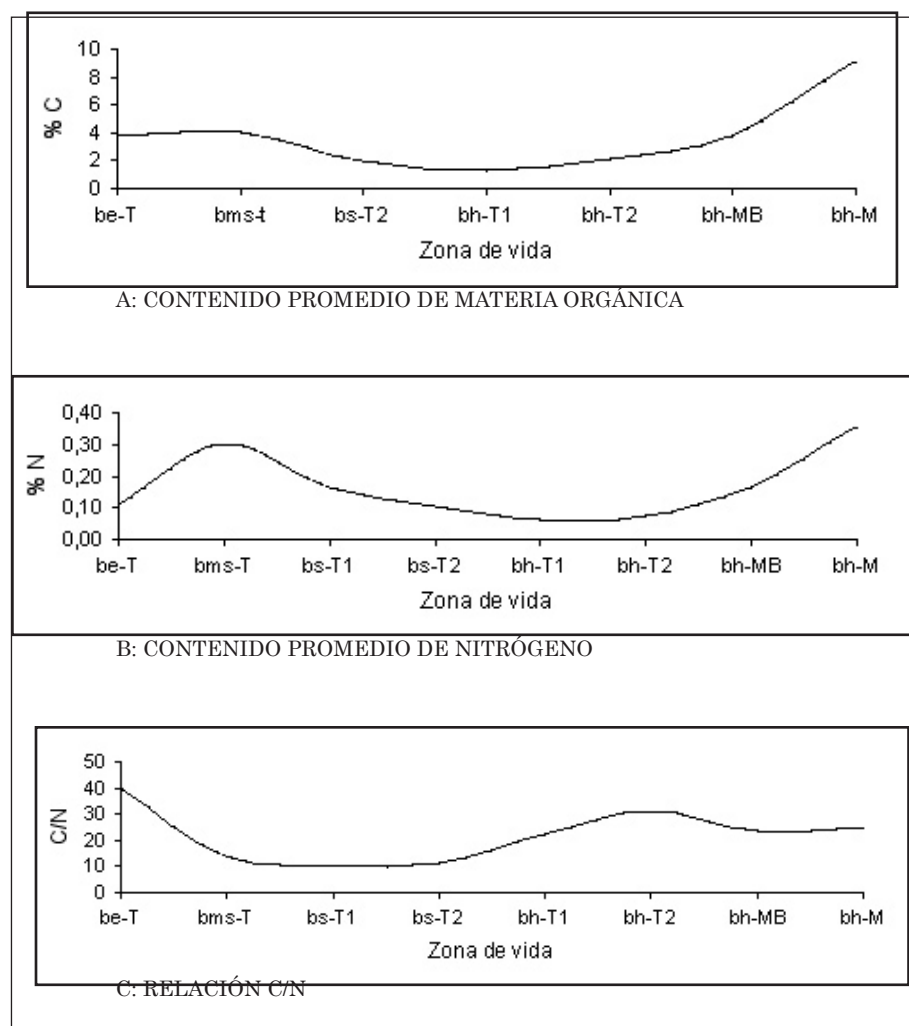


Figura 3. Contenido de materia orgánica, nitrógeno y relación C/N por zonas de vida a una profundidad de 0-50 cm en las parcelas permanentes en bosques naturales ubicadas en seis zonas de vida (*sensu* Holdridge) de Venezuela.

se incorporan pocos desechos orgánicos al suelo, las altas temperaturas y probablemente los niveles de pH tendiendo de neutros a básicos favorecen los procesos de mineralización de la materia orgánica; mientras que en el bh-MB ocurre lo contrario.

Sin embargo, las reservas de carbono orgánico en el suelo del bms-T son menores que en el be-T (Cuadro 2). Aquí podría estar influenciando, entre otros factores, la textura del suelo, la cual es más arcillosa en el último sitio. Las arcillas absorben las enzimas de descomposición inactivándolas; adicionalmente, las altas superficies de los suelos arcillosos estabilizan las moléculas orgánicas, protegiéndolas parcialmente de la descomposición de los micro-organismos; en contraste con los residuos orgánicos presentes en la solución del suelo o los que existen como piezas discretas de M.O. en el mismo (Foth, Millar y Turk, 1975;

Hassett y Banwart, 1992). Igualmente, el mayor contenido y reserva de C en los suelos de los sitios ubicados en be-T y bms-T, respecto a los bs/h-T y bh-T, puede deberse a un mayor contenido de arcilla.

El alto contenido y reserva de M.O. acumulada en los sitios de mayores altitudes (bh-MB y bh-M) puede atribuirse parcialmente a la acidez de estos suelos. La diferencia en cuanto a contenido de C en estos dos bosques puede explicarse también por el tipo de suelo arcilloso predominante en bh-MB versus el arenoso de bh-M. En este último, se favorece la aireación y, por consiguiente, la descomposición de la M.O. En un estudio realizado a diferentes altitudes de la Cordillera de Los Andes en Venezuela, Hetsch y Fölster (1992) indican que la cantidad de materia orgánica depende primeramente de la producción primaria neta vegetal y la tasa de descomposición microbiana.

Cuadro 3. Reserva de carbono orgánico y nitrógeno total en el suelo de las parcelas permanentes en bosques naturales ubicadas en seis zonas de vida (*sensu* Holdridge) de Venezuela.

Zona de vida	Sitio de estudio	n	Mg C/ha (EE) ²	Total Nkg N/ha (EE) ²	kg N/ha (EE) ³
be-T	Caujarao	10	384±20	5678±509	5678±509
bms-T	Clarines	10	245±62	10442±685	12046±450
		5			8839±919
bs/h-T	Caimital	30	158±62	5397±56	7619±317
		30			3177±124
	Ticoporo	15	112±42	3349±76	4405±214
		15			2295±118
bh-T	Río Grande	10	167±18	3258±33	4118±176
		10			500±52
	Km. 92	10	213±27	4235±05	5381±303
		10			3089±301
bh-MB	Carbonera	25	390±10	7706±59	7739±650
		25			7672±539
bh-M	Mucuy	10	385±83	7917±41	7917±410

n: tamaño de la muestra

2: Resultados para una profundidad de 0 – 50 cm.

3: Resultados para dos profundidades, 0 - 25 cm y 25-50 cm, a excepción del be-T y el bh-M (solo 0 – 25 cm).

EE: error estándar de la media

El contenido promedio de N en el suelo, a una profundidad de 0 - 50 cm, fue de 0,16 %. Asimismo, el contenido y reserva de N aumenta desde el bh-T (0,05 % N y 3743 kg N/ha) hasta el bh-M (0,35 % N y 7917 kg N/ha) y del bh-T hasta el bms-T (0,31 % N y 5398 kg N/ha); en el be-T vuelve a disminuir (0,09 % N y 5678 kg N/ha) (Figura 3b).

El bajo contenido de N en los suelos de las parcelas ubicadas en los bh-T puede atribuirse principalmente a la alta tasa de descomposición del material orgánico depositado en el suelo, lo que resulta en una mayor liberación de N mineral y, por lo tanto, en una rápida asimilación por las plantas o pérdidas por lixiviación. La relación C/N para todos los sitios varió entre 9 y 40 (Figura 3c); el valor máximo correspondió al be-T y el mínimo al bs/h-T (Caimital).

La relación C/N de la M.O. es, a menudo, un buen indicador de la velocidad de descomposición de los restos orgánicos depositados en el suelo por la acción de los microorganismos que utilizan la M.O. agregada al suelo, como fuente de energía para estimular su actividad y crecimiento, liberándolo luego como CO₂, durante el proceso de descomposición (Payne, 1993; Pastor *et al.*, 1985; Waring y Schelesinger, 1985).

Los valores probables críticos de la relación C/N

generalmente se ubican entre 15 y 30; esto significa que si el material agregado contiene menos N que el requerido por los microorganismos, entonces toma el adicional requerido de la solución del suelo por la absorción de NH⁴⁺ y NO³⁻ para suplir sus necesidades (Black, 1975). No obstante, Pritchett (1975) establece que el N de los materiales orgánicos queda disponible para las plantas después que la relación C/N se aproxima a 10:1. Las relaciones C/N de los bh-T, bh-MB y el bh-M entran en la primera condición y la del bs/h-T y bms-T en la segunda. En ambos casos, el N contenido en el suelo se considera suficiente para suplir tanto los requerimientos de los microorganismos como los de las plantas superiores. El be-T se caracteriza por presentar la más alta relación C/N; lo que indica que el material depositado en estos suelos es muy pobre en N, resultando en una inmovilización de este último por los micro-organismos del suelo, lo que se traduce en una reducción de la disponibilidad del mismo para las plantas.

La mayor cantidad del N en el suelo proviene de la materia orgánica; por tal motivo, todos los factores que afectan a esta última, también se reflejan en el contenido y reserva de N en el suelo. Entre los agentes más importantes se encuentran el agua, el oxígeno,

el pH y la temperatura. Se ha encontrado que la intensidad máxima de descomposición de M.O. se alcanza a condiciones de humedad relativa entre 60-80 % (Thompson y Troeh, 1980; Thaiutsa y Granger, 1979). Así mismo, Brown y Lugo (1982) sostienen que pequeñas diferencias de C y N entre suelos se deben más a factores bióticos que a las diferencias inherentes al suelo mineral.

Las reservas de N no siguen el mismo patrón de la M.O., el valor máximo se obtuvo para el bms-T, seguido por los bh-M, bh-MB, be-T y, por último, el bh-T de Río Grande (Cuadro 3). La máxima cantidad de reserva de N a una profundidad de 0 - 25 cm se encuentra en el bms-T y después disminuye pasando por el bh-M, bh-MB, bs/h-T de Caimital, be-T, bh-T del Km 92, bs/h-T de Ticoporo y, finalmente, el bh-T de Río Grande. A una profundidad de 25 - 50 cm, el N se incrementa a partir del bs/h-T de Ticoporo hasta alcanzar el máximo en el bms-T.

Patrón de variación interanual de la productividad de los bosques

El análisis del cambio interanual de la productividad de los bosques, dentro de las parcelas por zona de vida, revela la existencia de una fluctuación sin ningún patrón definido aparente (Figura 4). La fluctuación de la productividad puede clasificarse como leve en be-T (Figura 4a), moderada y sin presentar valores negativos en el bms-T (Figura 4a). En las parcelas del bs/h-T de Caimital se observa una fluctuación moderada (Figura 4b); en una sola oportunidad la productividad alcanza un valor negativo importante y es en el año 1979 ($-3,30 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$). Por el contrario, en las parcelas ubicadas en Ticoporo (bs/h-T), la fluctuación es alta y se observa un patrón de crecimiento bastante rápido (Figura 4b).

En las parcelas ubicadas en los dos tipos de bosques húmedos tropicales de la región de Guayana (Figura 4c), la fluctuación de la productividad puede considerarse como moderadamente fuerte. Para los bosques en las parcelas de la región de los Andes (Figura 4d), el bh-MB es el que presenta la fluctuación más fuerte en productividad.

Estas tendencias coinciden con las encontradas por Brown y Lugo (1982), donde la biomasa total del bosque exhibió un valor pico o alto en las zonas de vida húmeda y valores más bajos hacia la zona de vida muy húmeda o zonas de vida más secas. La producción de biomasa aérea arbórea varió considerablemente sobre todas las zonas de vida ($1-11 \text{ Mg ha}^{-1}$

año⁻¹), sin una tendencia significativa. Las tasas más altas de producción de madera se reportaron para los bosques premontano en la zona de vida húmeda; las más bajas para un bosque en zona de vida seca. Los valores calculados por Brown, Gillespie y Lugo (1989) para varias zonas de vida de Venezuela y Brasil demostraron que la zona de vida húmeda tiene la mayor cantidad de biomasa por unidad de área, seguida por la transición de zona de vida húmeda a seca y, por último, la zona de vida seca. Esas ecuaciones también fueron aplicadas a tablas de volumen provenientes de inventarios y que representan más de veinte millones de ha de los bosques tropicales de Asia (Brown e Iverson, 1992). El estimado para la mayoría de los bosques húmedos tropicales cubiertos por los inventarios fue menor de 250 Mg/ha con una media de 225 Mg/ha ; para los bosques secos fue inferior con 100 Mg/ha y una media de 82 Mg/ha . Para todos los bosques incluidos, varió entre 50 Mg/ha y 500 Mg/ha (Brown y Lugo, 1991).

Relación entre la productividad y algunas variables edáficas

La productividad total del bosque por categorías diamétricas, y para todas las categorías, no exhibió asociación lineal significativa, a un nivel de significancia (α) de 5 %, con el contenido de N en el suelo, a una profundidad de 0-25 cm; con coeficientes de correlación (r) entre $-0,246$ y $0,286$. En la segunda profundidad (25-50 cm), sólo la primera categoría diamétrica (10-30 cm) mostró asociación lineal positiva significativa, a un $\alpha = 5 \%$; con coeficiente de correlación (r) de $0,519$.

Según el análisis de correlación parcial, el contenido de N en el suelo para la primera profundidad no mostró asociación significativa con la productividad, a un $\alpha = 5\%$. Para la segunda profundidad y en la primera categoría diamétrica se consiguió una asociación entre la productividad y el N en el suelo, a un $\alpha = 5 \%$; con un $r = 0,346$, menor que el primero.

La productividad y el contenido de arena en el suelo, no mostraron asociaciones lineales significativas, a un nivel de probabilidad de 95%, en las dos profundidades. Estos resultados se mantienen en el análisis de correlación lineal parcial para la primera profundidad. En la segunda, sólo la primera categoría diamétrica (10-30 cm d) mostró una buena asociación lineal negativa significativa con un $r = 0,713$, significativo al 7%.

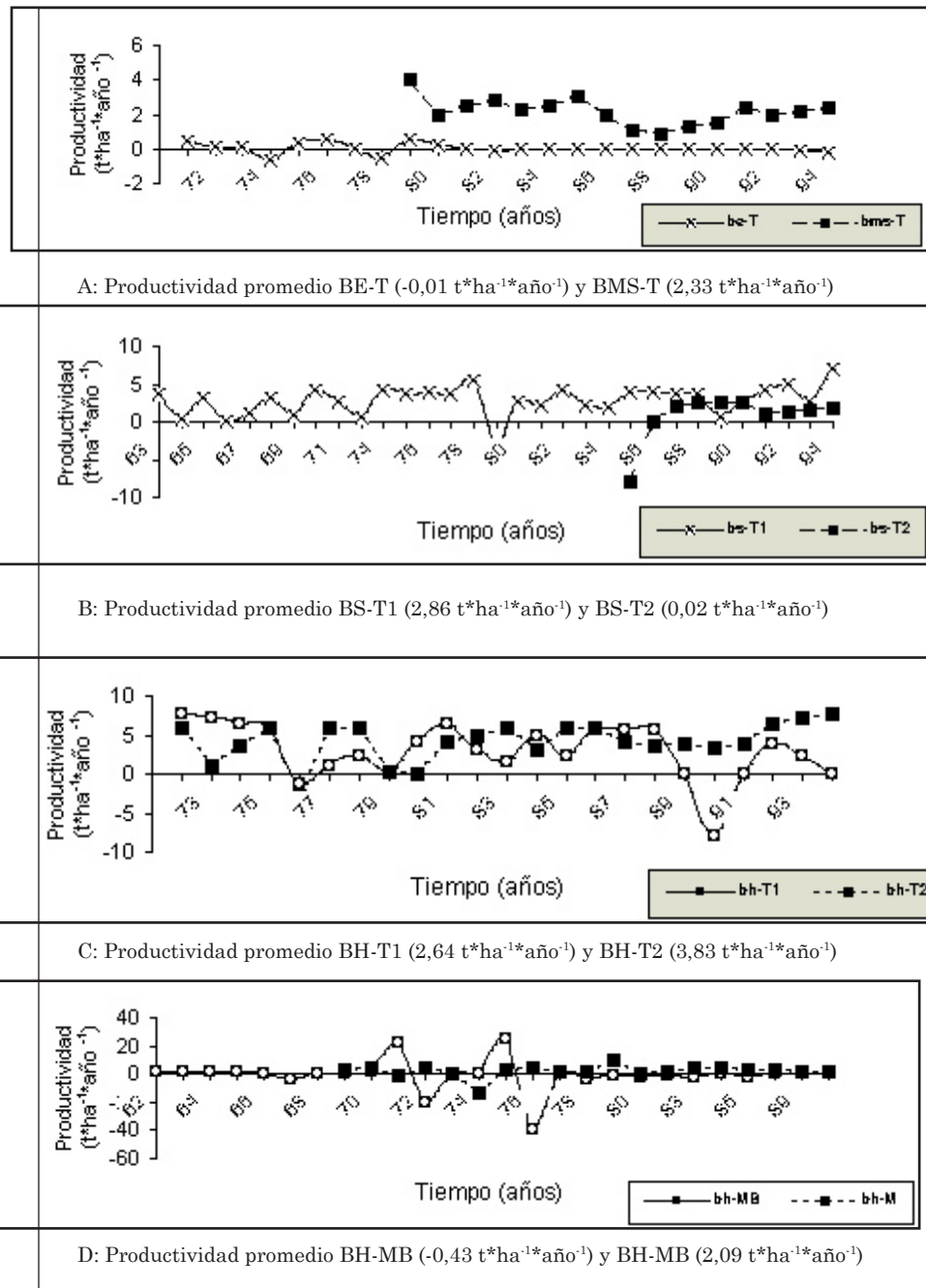


Figura 4. Variación interanual de la productividad del bosque natural en las parcelas permanentes en bosques naturales ubicadas en seis zonas de vida (*sensu* Holdridge) de

El contenido de limo en el suelo tampoco mostró una asociación significativa en el análisis de correlación simple, tanto para la primera como la segunda profundidad, así como para el análisis de correlación lineal parcial en la primera profundidad. En este último análisis, la productividad de la categoría diamétrica 10 - 30 cm mostró asociación lineal significativa negativa con el contenido de limo en el suelo;

con un $r = -0,71$.

Entre el contenido de arcilla en el suelo a una profundidad de 0 - 25 cm y la productividad del bosque se encontró una asociación significativa positiva (0,526) y negativa (-0,561), respectivamente, para las categorías diamétricas 10 - 30 y 30 - 50 cm. Las demás categorías diamétricas no mostraron asociación significativa con la arcilla. Estos resultados fueron encontrados, también, cuando el análisis se

realizó para todas las categorías diamétricas y el total de la profundidad de 25 - 50 cm.

En el análisis de correlación parcial entre la arcilla y la productividad, la categoría diamétrica 70 - 90 cm d, mostró asociación lineal positiva, a un nivel de significancia del 5%, con un $r = 0,538$. Las demás categorías diamétricas y todas las categorías no mostraron asociación lineal con el contenido de arcilla de suelo en ninguno de los análisis.

Algunos factores que influyen en la productividad del bosque natural en Venezuela

Aunque el contenido de N en el suelo en la zona de vida be-T es de 0,09 %, superando al bh-T (0,06 %) y muy próximo al bs/h-T (0,13 %), pareciera no ser un factor limitante en el incremento de la productividad. En cambio, las condiciones climáticas muy áridas del lugar, principalmente la alta temperatura y la baja precipitación media anual (28,5 °C y 485 mm, respectivamente), con 9 meses secos, influyen fuertemente en el crecimiento del bosque. La baja productividad de este bosque también es reflejo de la edad, la posición fisiográfica donde se encuentra (ladera de aproximadamente 35 % de pendiente), sobreexplotación, el pastoreo extensivo e incontrolado, la erosión del suelo, y la baja densidad arbórea con individuos de poco diámetro (< 30 cm d) y de poca altura (< 6 m). Otro factor que podría estar influyendo en la productividad es el escaso volumen disponible de suelo, debido a la abundancia de rocas y gravas tanto en la superficie como en la parte interior del suelo, acompañado de una textura arcillosa, que tiende a compactarse en la época de sequía, limitando el crecimiento radical a poca profundidad del suelo y el agua disponible para las plantas y que también afecta la absorción de nutrientes.

En la zona de vida bms-T el clima es más favorable que el anterior, con una temperatura media anual de 28,3 °C, precipitación media anual de 527 mm y 7 meses secos, esto origina condiciones más húmedas y frescas que resultan en un mayor crecimiento en los árboles; ejemplo de ello, es la presencia de individuos superiores a los 80 cm d y alturas que superan a los 20 m. En relación a las propiedades del suelo en el lugar, en primera instancia existe un alto contenido de N, con lo cual se asegura que en el mismo no escasee y, por lo tanto, no se bloqueen los procesos de crecimiento y reproducción de bosque. En segundo lugar, aunque el área posee alto contenido

de rocas y gravas, tanto en la superficie como en el subsuelo, el volumen del mismo para el crecimiento radical es mayor que en el be-T. Adicionalmente, la clase textural varía de franco-arcillosa a franco arenosa; es decir, hay un mayor predominio de arena, lo cual mejora la aireación del suelo y el movimiento y difusión de gases, elementos requeridos para la propagación de raíces para el crecimiento de las plantas y los microorganismos descomponedores de la materia orgánica.

En las zonas de vida bs/h-T (Llanos Occidentales) y bh-T (región de Guayana), en donde existen árboles de gran tamaño (alturas > 25 m y diámetros > 90 cm), la masa forestal se recupera rápidamente después de una caída de árboles por lluvias fuertes o vientos huracanados. La misma es favorecida por las condiciones climáticas, principalmente la temperatura y la precipitación, factores que influyen positivamente tanto en el desarrollo de la vegetación como en la actividad de los microorganismos, que actúan como agentes descomponedores de los restos orgánicos. Los nutrientes liberados por la descomposición, especialmente el contenido del N en el suelo, son inmediatamente absorbidos por las plantas y utilizados en sus procesos fisiológicos. Por otra parte, los suelos de estos bosques son bastantes profundos, de textura franco-arcilloso, franco-arcillo-limoso hasta franco-arcilloso-arenoso, los cuales permiten que las raíces de las plantas exploren mayor superficie y volumen de suelo en busca de mejores condiciones para su desarrollo.

En las zonas de vida bh-MB y bh-M, en donde prevalecen condiciones climáticas con temperaturas moderadas y precipitaciones altas, la mayoría de los árboles se encuentran por debajo de los 50 cm de diámetro, aunque otros superan los 70 cm. En este último se encuentra un exceso de árboles seniles que presentan un crecimiento casi estancado (Veillon, 1985); lo que afecta fuertemente el rodal. Otro factor importante de estos bosques es la mortalidad de árboles. Según Franklin, Shugart y Harmon (1987), la misma se atribuye a una combinación de elementos como la senescencia, competencia, vientos fuertes y enfermedades que se incrementan con la edad del bosque. De acuerdo a un estudio realizado por Carey et al. (1994), en el bh-T y en el bh-MB de Venezuela, la mayor mortalidad anual ocurre en los árboles de gran tamaño y la mayoría mueren en pie (64 %), seguidos por los caídos (17 %), descopados (11 %) y otras causas desconocidas (11 %).

Los bosques mencionados presentan una gran

variabilidad entre ellos respecto a la productividad anual promedio por hectárea, con 2,09 y -0,43 Mg para el bh-M y el bh-MB, respectivamente. Este valor negativo se puede explicar, parcialmente, por la mortalidad de algunos árboles, especialmente si son de diámetro grande. La alta tasa de producción de bh-M, en comparación al bh-MB, se puede atribuir principalmente al suelo en este lugar, de textura arenosa, característica que favorece la aireación del suelo, descomposición de la materia orgánica y penetración de las raíces en busca de nutrientes especialmente el N, que se encuentra en mayores concentraciones (0,35 %) que en el bh-MB, en donde predomina una textura arcillosa con 0,17 % de N en el suelo.

Entre otras factores biofísicos que parecen tener una gran influencia en la productividad de los bosques dentro de las parcelas de crecimiento, y que por lo tanto ameritan más atención, se incluyen: a) los factores bióticos y abióticos que afectan el contenido o reserva de humedad en el suelo y la tasa de descomposición de la materia orgánica; y b) los contenidos en el suelo de otros macronutrientes, tales como fósforo, potasio, calcio y magnesio. Otro aspecto que merece mayor atención es la mortalidad de los árboles, ya que la acumulación de la biomasa es fuertemente influenciada por este factor. Además, este estudio daría una idea de la potencialidad de la cantidad de restos orgánicos que serían incorporados gradualmente al suelo durante la descomposición.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue parcialmente financiado por el Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico de la Universidad de Los Andes (CDCHT-ULA), y fondos suministrados a través del Convenio de Cooperación suscrito entre el Instituto de Silvicultura (ULA), el Departamento de Recursos Naturales y Ciencias Ambientales (Universidad de Illinois) y el Servicio Forestal de los Estados Unidos (Instituto Internacional de Dasonomía Tropical de Puerto Rico). El análisis químico de los suelos se realizó en la Universidad de Illinois; la cooperación de Matt Delaney en esta etapa y en la fase de campo es altamente apreciada. Agradecemos al profesor Alí D'Jesús al Ing. For. Julio Serrano y Per. For. Pedro Salcedo del Instituto de Investigaciones para el Desarrollo Forestal (antes Instituto de Silvicultura), ULA, por su cooperación y ayuda en el campo; a la Dra. Sandra Brown por su asesoría, al Dr. Wilfredo Franco por sus valiosos comentarios, al Dr.

Mauricio Jerez por el asesoría estadística y al Prof. Leonardo Lugo por la revisión del manuscrito.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALEXANDER, E. B. y J. PICHOTT. 1979. Soil organic in relation to altitude in equatorial Colombia. *Turrialba* 29:193-188.
- AXELSSON, B. O. 1986. Differences in yield at different sites: an irrigation - fertilization study of nutrient flux during fast growth. pp. 171-183. In: *Forest site and productivity*. Gessel, S. P. (ed.). Martinus Nijhoff. Dordrecht.
- BELLO Q., N. 1996. Relación entre la productividad del bosque y el contenido de nitrógeno y la textura del suelo en varias zonas de vida de Venezuela. Tesis MSc. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Centro de Estudios de Postgrado. Mérida, Venezuela.
- BINKLEY, D. 1991. Connecting soils with forest productivity. In: *Proceedings Management and productivity of western-montane forest soils*. United State, Department of Agriculture, Forest Service (ed). General Technical Report 280. Intermountain Research Station.
- BLACK, C. A. 1975. *Relaciones suelo-planta*. Tomo II. 2a. ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires., 866 p.
- BROWN, S. y A. E. LUGO. 1982. The storage and production of organic matter in tropical forest and their role in the global carbon cycle. *Biotropica* 14:161-197.
- BROWN, S. y A.E. LUGO. 1991. Effects of forest clearing and succession on the carbon and nitrogen content of soils in Puerto Rico and the U.S. Virgin Islands. *Plant and Soil* 124-53-64.
- BROWN, S.; GILLESPIE, A. J. y A. E. LUGO. 1989. Biomass estimation methods for tropical forest with applications to forest inventory data. *Forest Science* 35:881-902.
- BROWN, S. y L. R., IVERSON. 1992. Biomass estimates for tropical forests. *World Resource Review* 43:366-384.
- CAREY, A.V.; BROWN, S.; GILLESPIE, A.J. y A. LUGO. 1994. Tree mortality in mature lowland tropical moist and tropical lower montane moist forest of Venezuela. *Biotropica* 26(3):255-265.
- CHILDS, S. W.; SHADE, S. P.; MILES, D. W. R.; SHEPARD, E. y H. A. FROEHLICH. 1985. Soil physical properties. In: *Importance to long-term forest productivity*. Perry, D.R. y Powers, R.F. (eds.). Timber Press. Portland, Oregon.

- CROW, T. 1980. A rainforest chronicle: a 30 year record of change in structure and composition at El Verde, Puerto Rico. *Biotropica* 12:42-55.
- DELANEY, M.; BROWN, S.; LUGO, A.; TORRES-LEZAMA, A. y N. BELLO QUINTERO. 1998. The quantity and turnover of dead wood in permanent forest plots in six life zones of Venezuela. *Biotropica* 30(1):2-11.
- DELANEY, M.; BROWN, S.; LUGO, A.; TORRES-LEZAMA, A. y N. BELLO QUINTERO. 1996. The distribution of organic carbon in major components of forests located in six life zones of Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 13:697-708.
- DIAZ - ROMEU, R.; VALERDI, F. y H., FASSBENDER. 1970. Contenido de materia orgánica y nitrógeno en suelos de América Central. *Turrialba* 20:185-192.
- EWEL, J. J.; MADRIZ, A. y J.A. TOSI. 1968. *Zonas de Vida de Venezuela. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico*. MAC. Caracas, Venezuela. 264 p.
- FOTH, H. D.; MILLAR, C. E. y L. M. TURK 1975. *Fundamentos de la Ciencia del Suelo*. 2a. ed. CECSA, México. 433 p.
- FRANKLIN, J.F.; SHUGART, H.H. y M. HARMON. 1987. Tree death as an ecological process. The causes, consequences and variability of tree mortality. *Bioscience* 37:550-556.
- GEE, G. W. y J. W. BAUDER. 1986. Particle-size analysis. pp. 383-441. In: *Methods of soil analysis*. Klute, A. (ed.). Part I. Physical and mineralogical methods. Agronomy Monographs.
- GILLESPIE, A. J. R.; BROWN, S. y A. E. LUGO. 1992. Tropical forest biomass estimation from truncated stand tables. *Forest Ecology and Management* 48:69-87.
- HASSETT, J.J. y W.L. BANWART. 1992. *Soil and their environment*. Prentice Hall. New Jersey. 424 p.
- HETSCH, W. y H. FÖLSTER 1982. Estudio de la relación Clima - Pedogénesis en la Cordillera de Los Andes de Venezuela. In: VII Congreso Venezolano de la Ciencia del Suelo. Franco, W. (ed.). Volumen Especial. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales. Mérida, Venezuela.
- LANG, G. y H. KNIGTH. 1983. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10 years period in a tropical moist forest. *Ecology* 64:1075-1080.
- LIEBERMAN, D., LIEBERMAN, M., PERALTA, R. y G. HARTSHORN. 1985. Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. *Journal of Ecology*. 73:915-924.
- MARTIN, F. J.; TONN, J.R.; GRAHAM, R. T.; HARVEY, A. E.; K. y K. GEIERHAYES. 1991. Nitrogen fixation in forest soil of Inland Northwest. pp. 101-109. In: *Proceedings management and productivity of western montane forest soil*. United States Department of Agriculture, Forest Service (ed.). General Technical Report INT - 280.
- NELSON; D. W. y L. E. SOMMERS. 1982. Total carbon, organic carbon, and organic matter. pp. 539-552. In: *Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and microbial properties*. Page, A. L. (ed.). *Agronomy Monograph* N° 9. 2a. ed. American Society of Agronomy.
- OCHOA, G.; OBALLOS, J.; SÁNCHEZ, J.; SOSA, J.; MARRIQUE, J. y J. VELÁSQUEZ. 2000. Variación del carbono orgánico en función de la altitud, cuenca del río Santo Domingo, Mérida-Barinas, Venezuela. *Revista Geográfica Venezolana* 41:79-87.
- PAPENDICK, R.I. y L.F. ELLIOT. 1983. Soil physical factors that affect plant health. pp. 168-180. In: *Challenging problems in plant health*. Kommedahl, T. y P.H. Williams (eds.). American Phytopathological Society. St. Paul, Minnesota.
- PARKER, L. W.; SANTOS, P. F; PHILLIPS, J. y W. G. WHITFORD. 1984. Carbon and nitrogen dynamics during the decomposition of litter and roots of a Chihuahuan Desert annual, *Lepidium lasiocarpum*. *Ecological Monographs* 54:339-360.
- PASTOR, J.; POST, W.; ZINKE, P. y A.G. STAGEN-BERGER. 1985. Global patterns of soil nitrogen storage. *Nature* 317:613-616.
- PAUL, E. y F.E. CLARK. 1989. *Soil microbiology and biochemistry*. Academic. New York. 275p.
- PAYNE, W. J. A. 1993. *Tropical soil and fertilizer use*. Longman, Malaysia. 274 p.
- PRITCHETT, J. 1986. *Suelos forestales. Propiedades, conservación y mejoramiento*. Limusa. México. 634 p.
- SHANKS, R F y J.S. OLSON. 1961. First-year breakdown of leaf litter in southern Appalachian Forest. *Sci.* 134:194-195.
- TANNER, E. V; KAPOS, S.; FRESKOS, J.R. y A.M. THEOBALD. 1990. Nitrogen and phosphorus fertilization of Jamaica montane forest trees. *Journal of Tropical Ecology* 6:231-238.
- TANNER, E. V; KAPOS, V. y W. FRANCO. 1992. Nitrogen and phosphorus fertilization effects on venezuelan montane forest trunk growth and litterfall. *Ecology* 73:78-86.
- THAIUTSA, B. y O. GRANGER. 1979. El clima: la descomposición de la hojarasca en el bosque tropical. *Unasylva* 31(126):28-35.

- THOMPSON, L.M. y F.R. TROEH, 1980. *Los suelos y su fertilidad*. 4 ed. Reverte. Barcelona, España. 649 p.
- VEILLON J. P. 1985. El crecimiento de algunos bosques naturales de Venezuela en relación con los patrones del medio ambiente. *Revista Forestal Venezolana* 29:5-120.
- VEILLON, J.P. 1989. *Los Bosques Naturales de Venezuela*; Parte I, El medio ambiente. Instituto de Silvicultura, Universidad de Los Andes. Totdmann. Caracas, Venezuela. 118 p.
- VEILLON, J.P. 1995. *Los Bosques Naturales de Venezuela*: Parte II. Los bosques xerófilos de las zonas de vida: Bosque Espinoso Tropical (BET) y Bosque muy seco Tropical (BMST). Serie forestal. Universidad de Los Andes, MARNR. Mérida, Venezuela. 55 p.
- VITOUSEK, P.M. WALKER, L.D.; WHITEAKER, D. y P.A. MATSON. 1987. Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science* 238:802- 804.
- WARING, R.H. y W.H. SCHELENSIGER 1985. *Forest ecosystems: Concepts and management*. Academic. San Diego, California. 340 p.