

MODELACIÓN DE LA CAÍDA DE HOJARASCA FINA EN UN BOSQUE SECUNDARIO HÚMEDO
TROPICAL: TRANSICIÓN ORINOQUÍA-AMAZONIA, CUENCA DEL RÍO GUAVIARE, COLOMBIA.

JANPIER SANTIAGO RIVERA ROJAS

UNIVERSIDAD DE PAMPLONA
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
PAMPLONA, COLOMBIA

2021

MODELACIÓN DE LA CAÍDA HOJARASCA FINA EN UN BOSQUE SECUNDARIO HÚMEDO
TROPICAL: TRANSICIÓN ORINOQUÍA-AMAZONIA, CUENCA DEL RÍO GUAVIARE, COLOMBIA.

JANPIER SANTIAGO RIVERA ROJAS
TRABAJO DE GRADO
PRESENTADO COMO REQUISITO PARA
OPTAR AL TÍTULO DE BIÓLOGO

Director:

MIGUEL ANTONIO MURCIA RODRÍGUEZ
Biólogo, MSc. Ecología, Dr. Sci. Prof.
Grupo de investigación: Biología Vegetal
UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Codirector:

LUIS ROBERTO SÁNCHEZ MONTAÑO
Biólogo. Prof. MSc. Sci.
Director del Herbario Catatumbo
UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

UNIVERSIDAD DE PAMPLONA
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
PAMPLONA, COLOMBIA

2021

AGRADECIMIENTOS

El autor expresa sus más sinceros agradecimientos a:

A mi madre, DEYANID ROJAS GONZALES, por su infinito apoyo desde el inicio de mi vida y carrera profesional, siendo uno de los pilares fundamentales para la culminación de este trabajo académico.

A mis abuelos, RUBÉN SANCHEZ Y ANA GONZALES, por su apoyo logístico para la recolección del muestreo y culminación de mi tesis.

Al Prof. Biólogo. MSc. Ecología. Dr. Sci. MIGUEL ANTONIO MURCIA RODRÍGUEZ, por su apoyo incondicional y formación académica en las diferentes asignaturas del programa de biología.

Al Botánico. Prof. MSc. Sci. LUIS ROBERTO SANCHEZ MONTAÑO, por su participación en el avance de mi trabajo de grado y formación académica. **Uno de los mejores Botánicos de Colombia.**

A la Profesora, Bióloga, MSc. MARTHA PATRICIA OCHOA REYES, por la excelente formación académica a lo largo de las asignaturas tomadas en el programa de biología.

A mis amigos, DUVAN HERNANDEZ Y JIMMY REYES, por su gran apoyo durante nuestra formación académica y avance en mi trabajo de grado.

A la UNIVERSIDAD DE PAMPLONA, por la formación académica y profesional.

A todos aquellos que de una u otra forma contribuyeron con la culminación de este trabajo

DEDICATORIA

Dedico este manuscrito a mi hija, EMMA VICTORIA RIVERA CASTILLO por ser la motivación más grande en mi vida, superación personal y amor más puro.

A mi adorable madre, DEYANID ROJAS GONZALES por su amor incondicional, apoyo en mi formación académica y por enseñarme el valor, respeto hacia NATURA, que hicieron hoy en día estuviera en el programa de Biología como ciencia fáctica.

También a mi padre, ROBER JULIO RIVERA PARRADO por su apoyo moral, amor y sacrificio para formar a una gran persona.

A mi hermano, NICOLAS DAVID RIVERA ROJAS por su apoyo y cariño.

A la madre de mi hija, ALEJANDRA CASTILLO GAITÁN, por su sacrificio, comprensión y apoyo durante mi carrera.

ÍNDICE

Resumen	1
Abstract.....	2
1. Introducción.....	3
1.1.Planteamiento del Problema.....	5
1.2.Justificación.....	7
1.3.Marco Referencial	8
1.3.1. Marco conceptual	8
1.3.2. Marco Geográfico.....	9
2. Objetivos	11
2.1.Objetivo General	11
2.2.Objetivos Específicos	11
3. Materiales y Métodos	12
3.1.Descripción del área de estudio.....	12
3.2.Etapa de campo.....	12
3.3.Fase de laboratorio.....	14
3.3.1. Etiquetado, secado, pesada y almacenamiento de las muestras de hojarasca fina.....	14
3.4.Determinación taxonómica de las muestras botánicas.....	15
3.4.1. Separación de la hojarasca foliar por morfoespecie.....	15
3.5.Obtención de variables meteorológicas.....	16
3.6.Análisis Estadísticos.....	16
4. Resultados	18
4.1.Variables meteorológicas	18
4.2.Hojarasca fina	20
4.2.1. Hojarasca a nivel de componentes	22
4.3. Modelo lineal de efectos mixtos	28
4.3.1. Hojarasca foliar	28
4.4.Análisis de componentes principales (ACP)	31
4.5.Modelos multivariados de especies inerciales	32
5. Discusión	36
5.1.Comportamiento diferencial de la caída hojarasca fina media mensual	36
5.1.1. Hojarasca foliar	36

5.1.2. Estructuras reproductivas	37
5.1.3. Detritus	37
5.2. Modelo lineal generalizado.....	37
5.3. Ordenamiento de las especies más productoras de hojarasca foliar.....	38
6. Conclusiones	40
7. Recomendaciones.....	41
8. Bibliografía.....	42

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Sinecia sucesional secundaria de BHT, “Transición Orinoquia-Amazonia”, Detalle de la vegetación arbustiva	10
Figura 2. Ubicación del área de estudio, vereda San Francisco (Caserío el Resbalón), Bosque secundario húmedo tropical de transición Orinoquia-Amazonia, cuenca del río Guaviare-Colombia.....	13
Figura 3. Distribución sistemática de colectores de hojarasca (N=29), puntos rojos (Colectores adicionales), Bosque secundario húmedo tropical de transición Orinoquia-Amazonia, cuenca del río Guaviare-Colombia....	14
Figura 4. Comportamiento diferencial en la precipitación media anual en el municipio de San José del Guaviare-Colombia, estación meteorológica el Trueno: 1983-2021.....	18
Figura 5. Comportamiento medio anual del brillo solar (h) del municipio de San José del Guaviare, Colombia: Estación meteorológica el trueno, 1983-2019.....	19
Figura 6. Relación de las variables meteorológicas, San José del Guaviare: Estación el trueno (1983-2021). Temperatura media anual y humedad relativa media anual.....	19
Figura 7. Comportamiento diferencial de la caída de hojarasca fina mensual (g/col) en una fase sucesional secundaria del bioma de bosque húmedo tropical: Transición Orinoquia-Amazonia, cuenca del río Guaviare (N=348), febrero 2020- enero de 2021.....	20
Figura 8. Comportamiento diferencial de la caída de hojarasca fina por colector en (g/col), en una fase sucesional secundaria de bosque húmedo tropical: Transición Orinoquia-Amazonia, cuenca del río Guaviare, febrero 2020-enero de 2021.....	21
Figura 9. Modelación de la caída de hojarasca fina (Precipitación y Brillo solar) en un bosque húmedo tropical de tierras bajas, cuenca del río Guaviare, febrero 2020-enero de 2021.....	22
Figura 10. Aporte medio anual de los componentes de la caída de hojarasca fina (N= 348), bosque húmedo tropical: Transición Orinoquia-Amazonia, cuenca del río del Guaviare, febrero 2020-enero de 2021.....	23
Figura 11. Comportamiento de la caída de hojarasca fina media anual (g/col) en una fase sucesional secundaria del bosque húmedo tropical: Transición Orinoquia-Amazonia, cuenca del río Guaviare; febrero de 2020- enero de 2021. A. Hojarasca foliar (N=348) B. Ramas (N=348) C. Estructuras reproductivas (N=348) D. Detritus (N=348).....	23
Figura 12. Modelación de la caída de hojarasca foliar en un bosque húmedo tropical de tierras bajas, cuenca del río Guaviare, Colombia (N= 12). Febrero de 2020 a enero de 2021	25
Figura 13. Modelación de la caída media mensual de las estructuras reproductivas (ER) en un bosque secundario húmedo tropical: Transición Orinoquia-Amazonia cuenca del río Guaviare (N=12). Febrero de 2020 a enero de 2021.....	26
Figura 14. Modelación de la caída de estructuras reproductivas (ER) en un bosque húmedo tropical de tierras bajas, cuenca del río Guaviare, Colombia (N=12). Febrero de 2020 a enero 2021.....	26
Figura 15. Modelación de la caída de detritus en un bosque húmedo tropical de tierras bajas, cuenca del río Guaviare, Colombia (N=12): febrero de 2020 a enero de 2021.....	27

- Figura 16.** Comportamiento de la hojarasca fina acumulada. **Hojarasca fina acumulada** = 0.83363 (Días) -9.932 ($p= 2.2e-16$; $N=348$).....28
- Figura 17.** Simulación residual de la hojarasca foliar a nivel de colector ($N=29$). Bosque secundario húmedo tropical: Transición Orinoquia-Amazonia (Cuenca del río Guaviare). Febrero de 2020 a enero del 2021.....29
- Figura 18.** Modelo lineal generalizado de efectos mixtos (Fijo: Tiempo & Aleatorio: Colector; distribución Poisson), para los predichos. Bosque secundario húmedo tropical: Transición Orinoquia-Amazonia (Cuenca del río Guaviare). Febrero de 2020 a enero de 2021.....30
- Figura 19.** Modelo lineal generalizado de efectos mixtos (Fijo: Tiempo & Aleatorio: Colector; distribución Poisson), para la hojarasca foliar acumulada. Bosque secundario húmedo tropical: Transición Orinoquia-Amazonia (Cuenca del río Guaviare). Febrero de 2020 a enero de 2021.....30
- Figura 20.** Comparación de los valores observados vs los predichos para la hojarasca foliar acumulada. Modelo lineal generalizado de efectos mixtos (Fijo: Tiempo & Aleatorio: Colector; distribución Poisson). Bosque secundario húmedo tropical: Transición Orinoquia-Amazonia (Cuenca del río Guaviare). Febrero de 2020 a enero de 2021.....31
- Figura 21.** Primer plano factorial del ordenamiento de las especies más productoras de hojarasca foliar en un bosque húmedo tropical de tierras bajas, cuenca del río Guaviare, Colombia: febrero de 2020 a enero de 2021...32
- Figura 22.** Modelación de la caída de hojarasca foliar de *Capirona decorticans* (Rubiaceae) en un bosque húmedo tropical de tierras bajas, cuenca del río Guaviare, Colombia: febrero de 2020 a enero de 2021.....33
- Figura 23.** Modelación de la caída de hojarasca foliar de *Terminalia amazonia* (J.F. Gmel) Excell (Combretaceae) en un bosque húmedo tropical de tierras bajas, cuenca del río Guaviare, Colombia: febrero de 2020 a enero de 2021.....34
- Figura 24.** Modelación de la caída de hojarasca foliar de *Duroia maguirei* Steyermark (Rubiaceae) en un bosque húmedo tropical de tierras bajas, cuenca del río Guaviare, Colombia: febrero de 2020 a enero de 2021.....34

RESUMEN

En una fase sucesional de bosque secundario húmedo tropical de transición Orinoquia-Amazonia, en la cuenca del río Guaviare (municipio de San José del Guaviare, Colombia), se estudió la caída de hojarasca fina (CHF) durante el periodo de febrero de 2020 a enero de 2021. La CHF se recolectó utilizando 29 colectores de hojarasca distribuidos aleatoriamente en una parcela de 140 por 240 m, a 20 m uno con respecto del otro (Fig. 3) y con un área de 0,2 m². El material se separó por componentes (hojas, ramas, estructuras reproductivas, detritus y material indefinido). Se obtuvo el peso seco de la hojarasca fina y las hojas se determinaron hasta especie. Para determinar y comparar el ordenamiento de las especies más productoras de hojarasca foliar, se aplicó un análisis de varianza (ANOVA) y un análisis de componentes principales (ACP). La máxima CHF ($p < 0,05$), se produjo en diciembre ($49,225 \pm 28,840$ g/col, con un error típico (ET) de $= 5,355$) y la mínima en junio y julio ($16,135 \pm 6,183$; $15,470 \pm 4,897$ g/col, respectivamente con ET = $1,148$; $0,909$). La hojarasca foliar acumulada (HFA) en el tiempo exhibió una tendencia cuadrática por el ajuste del modelo lineal generalizado (Distribución: Poisson e identidad: Cuadrática) $y = 0,454 x^2 - 0,788$ ($R^2 = 0.8102$), que mediante este análisis de efectos mixtos (fijos: días y aleatorios: colector), se logró estimar el intervalo de confianza de la producción media anual de la HFA en $195,804$ g/col.año, con valores máximo y mínimo de $217,693$ - $173,914$ g/col.año. Los componentes de la CHF de mayor aporte fueron las hojas (56,52%) y las ramas (24,96%), seguido de las estructuras reproductivas (5,59%) y por último el detritus (12,92%). La especie de mayor producción de hojarasca foliar fue *Capirona decorticans* con ($2,208 \pm 5,032$ g/col.año, con ET = $0,269$) y *Terminalia amazonia* la especie con mayor información, con un coeficiente de correlación de $0,994$ respecto a la primera componente principal.

La precipitación es la variable de mayor asociación con la producción de hojarasca fina para el bosque sucesional de tierras bajas, lo que nos indica que el déficit hídrico controla la producción por medio de la abscisión como respuesta a la falta de agua en el sistema.

Palabras claves: Ecological succession, mixed models, ecological restoration, Guaviare river basin.

ABSTRACT

In a successional phase of the Orinoquia-Amazonia transitional humid tropical secondary forest, in the Guaviare river basin (municipality of San José del Guaviare, Colombia), the fall of fine litter (CHF) was studied during the period from February 2020 to January 2021. The CHF was collected using 29 randomly distributed litter collectors in a plot measuring 140 by 240 m, 20 m from each other (Fig. 3) and with an area of 0.2 m². The material was separated by components (leaves, branches, reproductive structures, detritus and undefined material). The dry weight of the fine litter was obtained and the leaves were determined to species. To determine and compare the ordering of the most producing species of leaf litter, an analysis of variance (ANOVA) and a principal component analysis (PCA) were applied. The maximum CHF ($p < 0.05$), occurred in December (49.225 ± 28.840 g / col, with a standard error (ET) of = 5.355) and the minimum in June and July (16.135 ± 6.183 ; 15.470 ± 4.897 g / col, respectively with ET = 1.148; 0.909). The accumulated leaf litter (HFA) in time exhibited a square trend due to the adjustment of the generalized linear model (Distribution: Poisson and identity: Quadratic) $y = 0.454 x^2 - 0.788$ ($R^2 = 0.8102$), which by means of this effect analysis mixed (fixed: days and random: collector), it was possible to estimate the confidence interval of the mean annual HFA production at 195.804 g / col. year, with maximum and minimum values of 217.693 -173.914 g / col. year. The CHF components with the highest contribution were leaves (56.52%) and branches (24.96%), followed by reproductive structures (5.59%) and lastly detritus (12.92%). The species with the highest leaf litter production was *Capirona decorticans* with (2.208 ± 5.032 g / col. Year, with ET = 0.269) and *Terminalia amazonia* the species with the highest information, with a correlation coefficient of 0.994 with respect to the first main component. Precipitation is the variable most associated with the production of fine litter for the successional lowland forest, which indicates that the water deficit controls production through abscission in response to the lack of water in the system.

Keywords: ecological succession, statistical modeling, successional synecia, ecological niche.

1. INTRODUCCIÓN

Aproximadamente la mitad de la superficie de bosques del mundo se encuentran en la zona tropical, donde el 47% están situados en África tropical, el sudeste asiático y algunas islas de Oceanía y el 52% restante se localiza en los trópicos americanos (FAO, 2009). En la actualidad, los bosques húmedos tropicales representan la mayor extensión forestal del neotrópico y del planeta, siendo estos considerados como uno de los ecosistemas más importantes del mundo por su contribución a los ciclos biogeoquímicos (Soares Filho *et al.*, 2006).

Con este referente, también se integra la Amazonia colombiana que es considerada una de las regiones biogeográficas del país con mayor biodiversidad, donde más del 50% de las formas vivientes están representadas (J. Hernández, ineditado).

La ecorregión suroriental del país, por su ubicación biogeográfica cuenta con una transición de zonobioma húmedo tropical de la Orinoquía-Amazonia (Ideam *et al.*, 2007). Este se caracteriza por presentar diferentes biotopos, por limitar con la Orinoquía en el norte, con el escudo Guayanés en el oriente y con la Amazonia colombiana en el sur.

Dentro de esta extensión de bosque húmedo tropical de transición, se encuentra el departamento del Guaviare, en donde se vienen presentando altas tasas de deforestación, de tal manera que en los últimos cinco años se ha provocado la tala de 33.869 ha de bosque primario, cifra que según el IDEAM en el 2020 se incrementarán de manera exponencial si no se ejecutan planes de conservación, protección y restauración de manera inmediata.

El dinamismo de los bosques tropicales es el producto de un amplio rango de factores y procesos que ocurren a diferentes escalas espaciales y temporales (Scatena, 2002). El retorno anual de materia orgánica y elementos minerales al suelo a través de la hojarasca es uno de los principales factores de renovación de los ecosistemas boscosos (Palma *et al.*, 1998). La cantidad y calidad de la hojarasca tienen relación con la formación del suelo y el mantenimiento de su fertilidad, (Rai & Proctor, 1986), esto permite que el 90% del fósforo y nitrógeno absorbido por las plantas proviene del reciclado de materia orgánica aportada por la caída de hojarasca de los árboles (Chapin *et al.*, 2002).

La hojarasca no solo juega un papel fundamental en la circulación de nutrientes (Martín *et al.*, 1996), sino que actúa como protección a la capa edáfica de las variaciones de temperatura y humedad, disminuyendo la erosión, mejorando la infiltración del agua (Schutz, 1990), y sirviendo de hábitat y, alimento a muchos organismos y microorganismos que conforman una red trófica compleja (Atlas & Bartha, 2002; Campbell, 1987; Smith & Smith, 2001) aportando al desarrollo,

estabilidad y fertilidad de este último (Bray & Gorham, 1964).

Estimar la acumulación de hojarasca fina en un bosque de tierras bajas constituye una base fundamental para el entendimiento en la capacidad de almacenamiento de biomasa; además, de ser muy importante por su relación directa con el incremento de CO₂ atmosférico, debido al papel que cumplen los bosques como sumideros y reservorios de carbono (Quinto *et al*, 2007). En otras palabras, la producción de hojarasca representa una fracción de la productividad primaria neta (PPN) de un bosque, donde es regulada fundamentalmente por los diferentes procesos biológicos y climáticos, aunque también son relevantes la topografía, condiciones edáficas, especie vegetal, edad y densidad del bosque (Hernández *et al*, 1992).

Por con siguiente, el actual trabajo tiene como finalidad aportar datos, que permitirá comprender el funcionamiento de la caída de hojarasca en una sucesión secundaria de bosque tropical de tierras bajas, con características transicionales de Orinoquia-Amazonia. Para lograr este fin, se pretende modelar la producción de la caída de hojarasca fina en el ámbito anual en dicha fase sucesional (cuenca del río Guaviare, Colombia). De tal manera que, esta información pueda ser aplicada en planes y proyectos de restauración ecológica de nuestros bosques tropicales en el departamento del Guaviare para su conservación, en pro de la rehabilitación de las condiciones edáficas.

1.1. Planteamiento del problema

Los bosques húmedos tropicales de tierras bajas son de gran importancia por su contribución a los ciclos de agua y carbono (Soares Filho *et al.*, 2006). También, por su alta riqueza y complejidad ecológica (Hartshorn, 2002). El departamento del Guaviare tiene aproximadamente 20% de BHT (Díaz & Pérez, 2018) donde en la actualidad, se presenta una deforestación masiva que es ocasionada en su mayor medida por la bonanza de la ganadería en la región (IDEAM, 2007) y el 70% de estos bosques primarios son intervenidos para la construcción de pastizales que permitan la actividad extensiva.

A raíz de esto, el estudio de la caída de hojarasca fina (CHF) es indispensable para comprender la dinámica y poder ser utilizados en la disminución de las actividades antropogénicas de gran escala. La producción de hojarasca varía en un ecosistema en función del tiempo, latitud y de las condiciones climáticas muy particulares; precipitación (mm), humedad relativa (%), oscilaciones diarias de la temperatura del aire y del suelo (Cabrera, 1996; Herzog *et al.*, 2012; Larcher, 2005; Londono, 2014; Suárez, 2017).

Por consiguiente, en la sinecia sucesional del bosque secundario húmedo tropical de transición Orinoquía-Amazonia, se estudiará si el comportamiento en la CHF, exhibe una tendencia que explique significativamente ($p < 0,05$) la producción anual en relación con un conjunto de variables meteorológicas. Para tal aproximación al comportamiento de la producción de hojarasca en sus diferentes componentes, se hace necesario modelar estadísticamente las oscilaciones y tendencia de la producción de hojarasca de las especies inerciales de mayor producción e información en el ámbito anual, para su uso en proyectos y planes de conservación, restauración ecológica y recuperación de la capa edáfica.

Con el propósito de estudiar la fase sucesional secundaria del zonbioma del bosque húmedo tropical de tierras bajas, surge la necesidad de plantear la siguiente pregunta biológica (*hipótesis de trabajo*): ¿La producción anual en la hojarasca de las especies inerciales, por su máxima producción y variabilidad en la sinecia sucesional del bosque secundario húmedo tropical de transición Orinoquía-Amazonia, en la cuenca del río Guaviare, Colombia, exhiben una tendencia estadística en relación con las oscilaciones mensuales de algunas variables meteorológicas?

H₀: ninguna variable meteorológica influye en la producción anual de hojarasca de las especies inerciales, en una comunidad sucesional secundaria del bosque húmedo tropical (cuenca del río Guaviare-Colombia), en el ámbito meteorológico a través del tiempo.

H₁: al menos una variable meteorológica influye en la producción anual de hojarasca de las especies inerciales, en una comunidad sucesional secundaria del bosque húmedo tropical (cuenca del río Guaviare-Colombia), en el ámbito meteorológico a través del tiempo.

H₂: De las variables meteorológicas estudiadas, esperaríamos que la precipitación sea la variable de mayor impacto sobre la producción de CHF en esta comunidad sucesional secundaria del bosque húmedo tropical estudiado. Esto debido a que las fluctuaciones anuales más importantes se observan en los patrones de precipitación, con una marcada estación seca. Y, por otra parte, está bien establecido que una de las respuestas más importantes al estrés hídrico en plantas es la pérdida de hojas (especies caducifolias)

1.2. Justificación

Los bosques húmedos tropicales (BHT) se encuentran circunscritos a las zonas climáticas intertropicales (Humboldt, 1997). Para el departamento del Guaviare, comprender los escenarios sucesionales con transformaciones en los sistemas de bosques tropicales que producen hojarasca fina es de suma importancia para mitigar la degradación ecosistémica producida por la deforestación masiva (IDEAM, 2017). Ante este evento ecológico, sin registros para la región, surge la necesidad de estudiar cómo contribuyen las especies inerciales, que tienen como atributo la máxima producción y mayor variabilidad de hojarasca fina, en el ámbito anual y meteorológico, en la sucesión ecológica de desarrollo del bosque secundario de transición Orinoquia-Amazonia. Por tanto, la perturbación antrópica enmarcada por el desplazamiento incipiente del paisaje ha fragmentado sustancialmente la biocenosis, generando pérdidas de información en una comunidad de bosque secundario húmedo tropical. Así, se espera que el estudio de especies dominantes por su alta productividad y máxima variabilidad total en el tiempo, permitan entender el comportamiento de la producción de hojarasca fina en un periodo anual.

A raíz de esta problemática se hace necesario comprender, comparar y establecer modelos estadísticos que infieran sobre el comportamiento de la producción de hojarasca fina, siendo de interés para encontrar las verdaderas tendencias o patrones no lineales que exhiban en función de un conjunto de factores por medio de modelación mixta (Dixon *et al.*, 1994; Hernández, 2014). De esta forma, se realizarán aportes con el propósito de entender la naturaleza y el comportamiento porcentual anual de la producción de hojarasca fina como proceso ecológico en la sucesión de interés (Odum, 1986).

En general, estimar el rol productor de hojarasca fina de estos ecosistemas de tierras bajas y su contribución en la productividad primaria neta del bioma, siendo esta, el principal componente bioindicador (Bray & Gorham, 1964) en los sistemas boscosos tropicales (Clark *et al.*, 2001, Malhi *et al.*, 2011). Esto nos permitirá aproximarnos al entendimiento de cómo influyen los procesos meteorológicos en las sucesiones secundarias, los cuales modifican sustancialmente la variabilidad y el funcionamiento de los ecosistemas intertropicales de tierras bajas para el suroriente colombiano (Armenteras & Gast, 2003; Quinto, 2015; Torreta, 1999; Saura, 2012).

1.3. Marco referencial

1.3.1. Marco conceptual

Colombia posee gran variedad de flora, fauna y ecosistemas que le atribuyen como uno de los países megadiverso del mundo (Armenteras *et al*, 2003). Rudas *et at.* (2007), sugieren que la biodiversidad en Colombia se concentra primordialmente en las zonas bajas y en las sinecias de las cordilleras. Los bosques húmedos tropicales de tierras bajas tienen gran importancia en ciclos biogeoquímicos del planeta. Estos ostentan gran biodiversidad, suelos con capas fértiles, afluentes hídricos y variedad climática.

La hojarasca fina es la materia vegetal que por medio de la abscisión cae de la cobertura arbórea, constituida por sus principales componentes: Hojas, ramas, flores, frutos y semillas. Su descomposición tiene un papel fundamental en la rehabilitación de la capa edáfica, ciclado de nutrientes y renovación ecosistémica (Palma *et al*, 1998). Según Quinto *et al.* (2007) es uno de los componentes principales (Bray & Gorham,1964) de la producción primaria neta (PPN). Por tal razón, la hojarasca fina ha sido utilizada como una medida confiable de la PPN en ecosistemas boscosos tropicales en estado dinámico estable (Clark *et al.*, 2001; Malhi *et al.*, 2011).

La productividad neta de una comunidad es la fracción acumulada de materia orgánica que los heterótrofos no utilizan, es decir, es la producción primaria neta, menos el consumo de los organismos heterótrofos, durante un periodo que mínimo es de un año (Odum, 1984). Las estimaciones de la productividad primaria neta y bruta, tiene un alto grado de complejidad, esto implica un gran esfuerzo en tiempo y dedicación, por lo que es más parsimonioso utilizar la caída de hojarasca fina como medida de la PNN (Arenas, 1995; Hernández & Murcia, 1995). En general, la producción de hojarasca fina representa entre el 20% y el 30% de la producción neta (Margalef, 1980).

Por otro lado, la CHF está determinada por factores ambientales, latitud, altitud, el tipo de suelo, la composición de las especies, la sucesión del bosque y tiempo de desarrollo. Sin embargo, la liberación de los bioelementos está determinado por las propiedades propias de la hojarasca fina, como son sus características morfológicas, fisiológicas y químicas; esta última, refiriéndose a si poseen compuestos lignificados que dificultan su descomposición (López *et al.*, 2010; Osman, 2013).

Un porcentaje sustancial de la energía y del carbono fijado anualmente en los ecosistemas

forestales, es aportado como hojarasca fina (Olson, 1963). En diversos estudios se ha documentado que la hojarasca fina tiende a ser mayor en bosques lluviosos tropicales de baja altitud (Vitousek & Sanford, 1986; Chave *et al.*, 2010).

La acumulación de la hojarasca fina resulta del equilibrio entre la celeridad de caída de hojas muertas y la celeridad de descomposición. La primera es función de la producción y la segunda es función de la hojarasca acumulada, que es mucho mayor en las zonas tropicales (de ambientes calientes) que en los ambientes fríos (Van Wesemael, 1993).

1.3.2. Marco geográfico: sinecia sucesional de bosque tropical de tierras bajas

Este trabajo se realizó en un bosque húmedo tropical de transición Orinoquía-Amazonia durante el periodo comprendido entre el 12 de febrero de 2020 al 12 de enero de 2021, específicamente en una fase sucesional de bosque secundario de aproximadamente 30 años regeneración natural y 10 años en proceso de restauración ecológica asistida por parte del SINCHI en el 2010, con alto grado de vegetación dominante y especies precursoras de porte leñoso. Está ubicada en la vereda San Francisco (Caserío: El Resbalón), en la cuenca del río Guaviare, al suroriente colombiano del municipio de San José del Guaviare. El área de estudio se ubica altitudinalmente entre los 210-230 msnm, con una inclinación con respecto a la horizontal de 10° y coordenadas geográficas: “2°33’00.29” N 72°29’22.84 O” (Rivera, 2020). La caracterización vegetal del bosque secundario húmedo tropical: Transición Orinoquia-Amazonia presenta mosaicos de sabanas fragmentadas por la formación de potreros y parche boscosos aislados con una cobertura heterogénea. Para el área de estudio, presenta un comportamiento caducifolio y semicaducifolio con una gran variedad de palmas endémicas de la región como lo son el Asaí, Pusui, entre otras.

En esta comunidad, se evidencian una mayor proporción de relictos de matorral donde hubo una fuerte intervención para la formación de pastizales para la actividad ganadera (Sánchez & Rivera, 2021). De igual manera, representada por estar en transición con la comunidad de bosque maduro y la segunda etapa sucesional (secundaria) de la serie ecológica de desarrollo de la transición por la mezcla espesa de diferentes biotipos que emergen como manifestación de la diversidad orográfica y morfoestructural del suroriente colombiano.



Figura 1. Sinecia sucesional secundaria de BHT, “Transición Orinoquia-Amazonia”, Detalle de la vegetación arbustiva (Fotografía tomada por: Rivera & Tribales, 2021).

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo general

2.1.1. Modelar la tendencia anual de la producción de hojarasca fina en un bosque secundario húmedo tropical de transición Orinoquía-Amazonia, cuenca del río Guaviare, Guaviare-Colombia.

2.2. Objetivos específicos

2.2.1. Determinar el comportamiento anual de la producción de hojarasca fina en un bosque de sucesión secundaria húmedo tropical, transición Orinoquía-Amazonia, cuenca del río Guaviare.

2.2.2. Relacionar las oscilaciones mensuales de las variables meteorológicas con la fluctuación de la caída de hojarasca fina en la sucesión secundaria del bosque húmedo tropical de transición Orinoquía-Amazonia, cuenca del río Guaviare.

2.2.3. Estimar la tasa media de la producción anual de la hojarasca fina acumulada en un bosque secundario húmedo tropical de transición Orinoquía-Amazonia, mediada por la modelación de efectos mixtos: fijos (tiempo) y aleatorios (colectores), en la cuenca del río Guaviare, Colombia.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Descripción del área de estudio

Esta investigación de trabajo de grado se llevó a cabo en la verdea San Francisco (Caserío el Resbalón) municipio de San José del Guaviare, en el predio de la Granja Integral Autosuficiente San Nicolas (2°33'00.29" N 72°29'22.84 O) (Figura 2), con una elevación de 233 msnm, con área total de 9,5 Ha de bosque secundario húmedo tropical de transición Orinoquía-Amazonía con 30 años de conservación y 10 de años de restauración ecológica por parte del Instituto Amazónico de Investigaciones Científica (SINCHI) como lo son el Abarco (*Cariniana pyriformis*), Cuyubí (*Minuartia guianensis* Aubl.), Achapo (*Cedrelinga cateniformis*) como representativas por su valor económico, su uso en construcción y su madera fina (Giraldo B *et al.*, 2013). De acuerdo con la clasificación climática de Koppen, el área corresponde a un clima tropical estacional (Am), con una precipitación media anual de 2650 mm. La temperatura media anual es de 25.8 °C. La época lluviosa se presenta entre abril y noviembre, con precipitaciones que oscilan entre 250 y 300 mm mensuales. Entre agosto y septiembre se presenta un período menos lluvioso de una a dos semanas, llamado «veranillo» y el período seco ocurre entre diciembre y febrero (Martínez, 1993).

3.2. Etapa de campo

Con el propósito de estudiar la producción anual-mensual de hojarasca fina comunidad sucesional secundaria del bosque húmedo tropical de transición Orinoquía-Amazonia, se determinó la producción de hojarasca en sus diferentes componentes: Hojas (**Hf**), Ramas (**Rm**), Estructuras reproductivas (**Er**) y Detritus (**Dt**) en el ámbito comunitario. Se ubicaron al azar 29 colectores de hojarasca fina de manera sistemática (*zigzag*), que abarcaron la totalidad del área más conservada, modificando la metodología original utilizada por Murcia (2010) y Galván (2013) para los bosques andinos (N=20), en la cual se adicionaron nueve colectores laterales (Fig. 3). Los colectores cuentan con un diámetro de 50 cm para obtener un área de colección de 0,2 m² y profundidad de 40 cm contruidos con doble capa de lona sintética y alambre galvanizado calibre 18. Estos se sujetaron con nylon a troncos y ramas de los árboles más cercanos, a 60 cm del suelo y separados a una distancia de 20 m entre colector para asegurar la interdependencia. Fueron distribuidos en una parcela de 140 m × 260 m, cuya envergadura está determinada por el grado de desarrollo seral del bosque secundario. Los muestreos se realizaron durante los periodos comprendidos entre el 12 de febrero de 2020 al 12 de enero de 2021. Los elementos estructurales provenientes de la producción mensual de las especies

arbóreas, se depositaron en bolsas de papel con su respectivo rotulo para su posterior determinación taxonómica (hojas) y preservación del material vegetal total acumulado durante los 12 meses de estudio continuo.

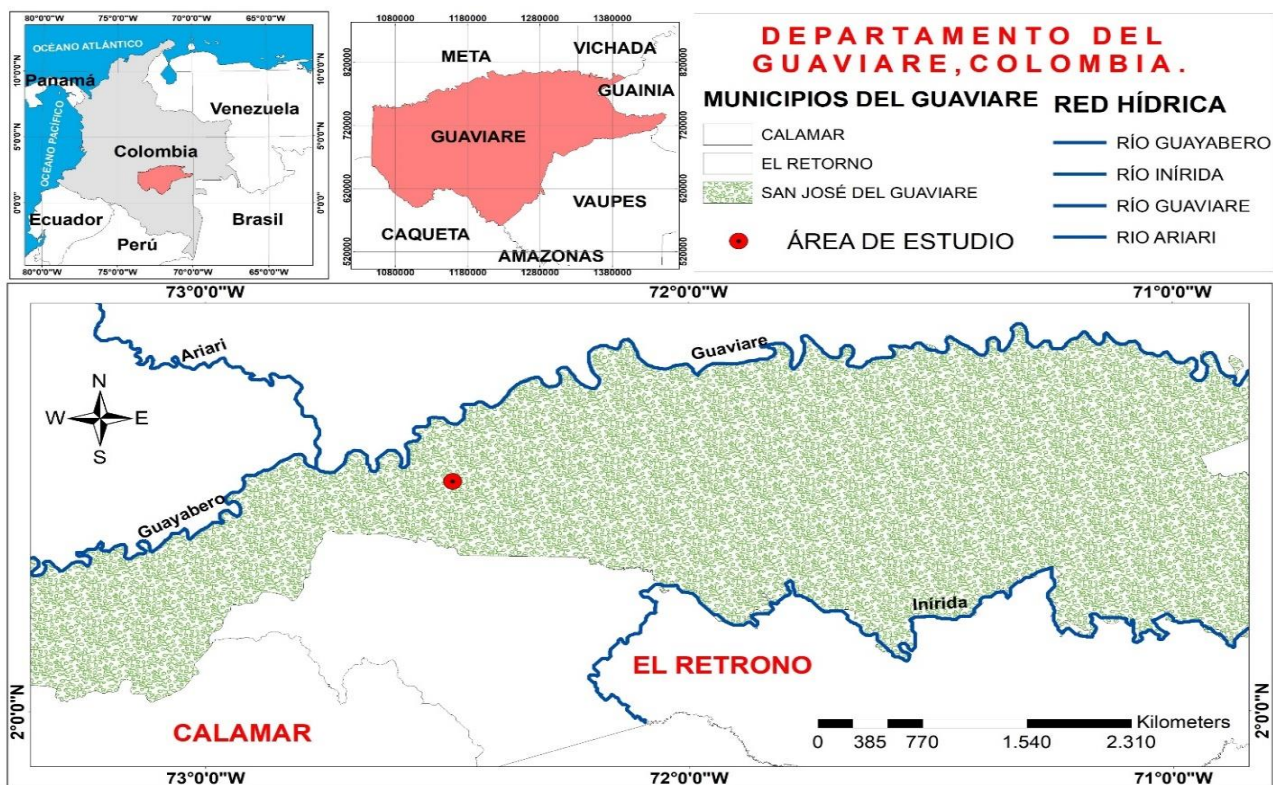


Figura 2. Ubicación del área de estudio, vereda San Francisco (Caserío el Resbalón), Bosque secundario húmedo tropical de transición Orinoquía-Amazonia, cuenca del río Guaviare-Colombia. Una vez colectada la hojarasca fina (hojas, ramas, frutos, Inflorescencias y detritus) de los 29 colectores cada mes, las muestras se trasladaron a la casa de almacenamiento que presenta características en madera, piso con cemento y un cuarto en donde se tomó el peso húmedo a cada bolsa de papel que contienen las muestras etiquetadas con la información correspondiente al colector, la fecha y el sitio de muestreo. Posteriormente se realizó una deshidratación previa mediante la utilización de un horno a gas, a una temperatura entre 60-65°C, durante 3 h para evitar la contaminación por hongos y que las muestras de la caída de hojarasca fina se dañen. Posteriormente se guardaron en el lugar previniendo la humedad, insectos y calor para su almacenamiento previo antes de ser transportadas a la Universidad de Pamplona.

Para el traslado de las muestras botánicas colectadas y de la hojarasca fina se utilizó poliestireno expandido para la prevención del daño en las muestras para la ruta desde la Vereda San Francisco-San José del Guaviare. De igual manera para la ruta San José del Guaviare – Bogotá y por último Bogotá-Pamplona, todo con el respectivo permiso de movilización emitido por la entidad reguladora

del Departamento del Guaviare (CDA).

La hojarasca fina colectada se guardó en siete (7) costales de nylon para su conservación, los cuales contenían los componentes estructurales en bolsas de papel que a su vez estaba en doble bolsas plásticas de 30 kg de la fase sucesional estudiada.

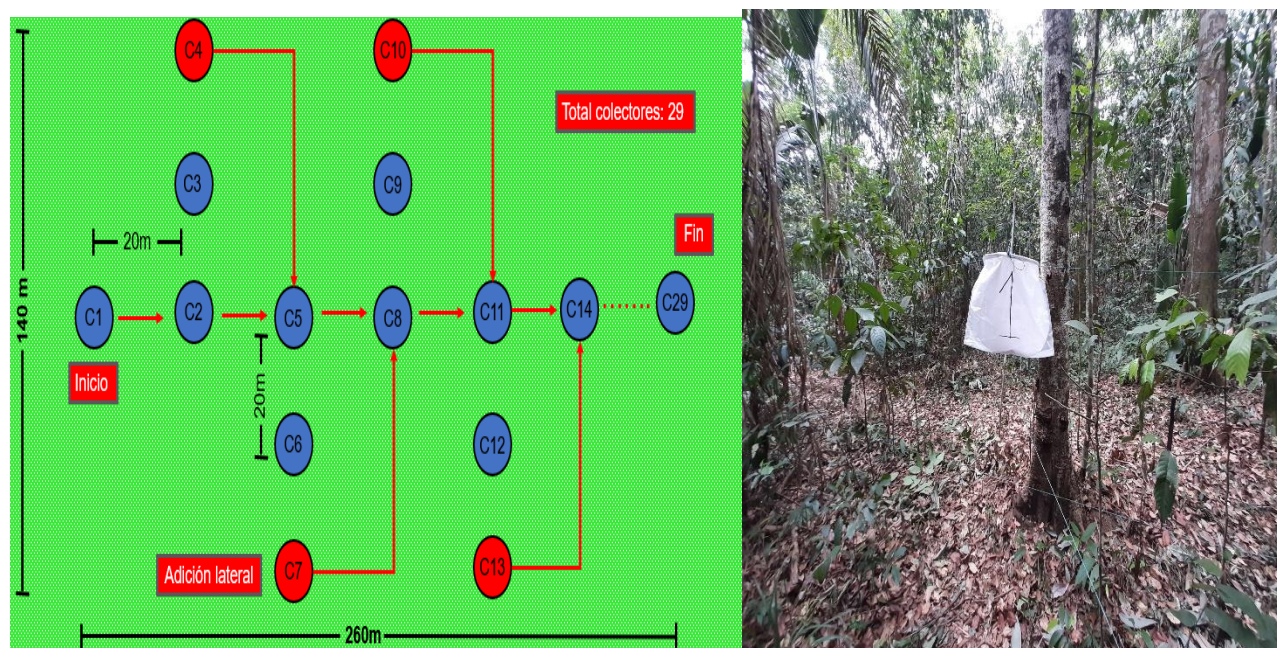


Figura 3. A. Distribución sistemática de colectores de hojarasca (N=29), puntos rojos (Colectores adicionales). **B.** Colector uno. Bosque secundario húmedo tropical de transición Orinoquía-Amazonia, cuenca del río Guaviare-Colombia.

3.3. Fase de laboratorio

3.3.1. Etiquetado, secado, pesada y almacenamiento de las muestras de hojarasca fina.

Una vez terminada la movilización por la ruta nacional establecida hacia la Universidad de Pamplona, se procedió a cambiar las bolsas de papel de las muestras de Hf y el periódico de las muestras botánicas, donde se rotularon con los datos establecidos para su deshidratación total en el horno de control y calidad a 60-65 °C durante 72 h para obtener un peso seco constante.

Las muestras de CHF se llevaron al laboratorio de Fisiología Vegetal en la Universidad de Pamplona donde se ordenaron de forma sistemática por componentes. Se depositó por separado la hojarasca fina a nivel de componentes en bolsas de papel de 3 kg y se le asignó un rotulado a cada bolsa con el día, mes y año de colecta (inicio: 12-02-2020) y fase sucesional (secundaria). Posteriormente, se reembolsó el material original de hojarasca fina contenido en las bolsas de papel, almacenando la hojarasca foliar en nuevas bolsas de papel por especie y fecha correspondiente. Teniendo en cuenta

el tamaño del material de necromasa foliar, las nuevas bolsas de papel fueron rotuladas según las especies consideradas para el estudio, donde se obtuvo su peso seco (g) y fecha de colecta. También se obtuvo el peso seco para los demás componentes con ayuda de una balanza analítica con precisión de 0,001 g y se tabularon en el software Excel versión 2016.

Las especies dominantes que se destacaron en el ámbito anual, tienen como atributo la máxima producción de hojarasca foliar (rasgo esencial). En la sucesión secundaria del bosque húmedo tropical, fueron: *Capirona decorticans*, *Terminalia amazonia* y *Duroia maguirei*.

3.4. Determinación taxonómica de las muestras botánicas

Para la determinación de las muestras botánicas hasta especie, se utilizó el herbario amazónico virtual del SINCHI (<https://www.sinchi.org.co/coah/consulta-de-especimenes-coah>), el catálogo de plantas de Colombia de la Universidad de Colombia (<http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co>), la base virtual de Trópicos (<https://www.tropicos.org/home>) y claves taxonómicas para cada familia (Las familias y género de plantas leñosas del Noroeste de América del Sur para Colombia, Ecuador y Perú).

3.4.1. Separación de la hojarasca por morfoespecies

En el caso de la hojarasca foliar (**Hf**), se determinó taxonómicamente el material vegetal mediante comparación con material colectado, material de referencia de HECASA y bibliografía; para lo cual, las hojas se separaron por morfoespecies con la ayuda previa del material botánico clasificado hasta especies. Una vez realizado la separación de la Hf por su especie correspondiente a cada colector y mes, se procedió a registrar el peso seco, mediante la utilización de una balanza analítica con precisión de 0,001 g. Una vez obtenidos todos los datos, las muestras se almacenarán debidamente en el laboratorio de Fisiología Vegetal (ER-209) de la Universidad de Pamplona.

3.5. Obtención de las variables meteorológicas

Se solicitaron al Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM) las variables meteorológicas medidas por la estación El trueno del departamento del Guaviare desde el año de apertura hasta la culminación del muestreo (1983-2021), donde fueron suministradas las siguientes variables:

Tabla 1. Variables meteorológicas siniestradas por la IDEAM

ESTACIÓN METEOROLÓGICA EL TRUENO (SAN JOSÉ DEL GUAVIARE)	
VARIABLE	UNIDAD
Precipitación	mm
Temperatura	°C
Humedad relativa	%
Brillo solar	h
Nubosidad	Octas
Velocidad del viento	m/s

A demás, se descargaron las variables de la NASA (<https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/>) para hacer un comparativo en el modelado de la hojarasca fina.

3.6. Análisis estadísticos

Para determinar el grado de asociación lineal entre las oscilaciones de las variables meteorológicas y las fluctuaciones mensuales de los componentes de la **CHF**, se realizó un análisis de correlación de Pearson; mientras que, su comportamiento se determinó mediante un análisis de regresión lineal múltiple (Nayebi, 2020). Sin embargo, para las Er y Dt que exhibieron un comportamiento univariado de tipo no lineal, se procedió a establecer el modelo de regresión de mejor ajuste (R^2), con sus respectivas validaciones estadísticas (Murcia, 2010; Westfall & Arias, 2020). Para establecer si la dinámica de los **CHF** es constante a lo largo del año, se establecieron análisis de varianza multivariado (ANOVA).

La modelación y estimación de los intervalos de confianza (95%) de la producción media anual de la hojarasca fina acumulada (**PHFA**), se determinaron mediante un análisis de modelo de efectos mixtos (Galecki & Burzykowski, 2013), donde el efecto fijo es el tiempo acumulado en días ($N=365$), y el efecto aleatorio es ejercido por los colectores ($N=29$) y para la producción de hojarasca foliar acumulada (**PHfA**) se utilizó un modelo lineal generalizado de efectos mixtos (intercepto aleatorios), con una distribución poisson e identidad cuadrática el cual es una transformación de los datos. Este análisis se realizó mediante la aplicación del paquete lme4 v. 1.1-23, descrito por Bates *et al*, 2020 en el repositorio **CRAN** de El Proyecto **R** para Computación Estadística (2021).

Para la selección y el ordenamiento de las especies arbóreas más productoras de hojarasca foliar del bosque secundario húmedo tropical de la cuenca del río Guaviare, se realizaron dos tipos de análisis: un análisis de varianza (**ANOVA**) a una vía de clasificación (gramos de hojarasca foliar por colector

por muestreo en función de la especie) y otro mediante la aplicación de un análisis de componentes principales (**ACP**) para establecer el grado de información o variabilidad que recoge cada especie dentro de la comunidad vegetal, con el fin de poder establecer su modelado a través del efecto de las oscilaciones de las variables meteorológicas y establecer que especies avanzan o retroceden en la sucesión ecológica (Murcia,2010)

4. RESULTADOS

4.1. Variables meteorológicas

El departamento del Guaviare presenta una fluctuación mensual en las variables meteorológicas en el espacio temporal, para la precipitación (mm), temperatura del aire (°C), humedad relativa (%), brillo solar (), nubosidad (Octas) y velocidad del viento (m/s); donde se pudo evidenciar lo siguiente:

La precipitación media anual ($229,158 \pm 140,657$, con $ET= 6,551$) para el municipio de San José del Guaviare registrada por la estación El trueno para los años 1983-2021, presenta una fluctuación de tipo unimodal donde se formaron seis (6) grupos homogéneo. Los meses de mayor precipitación fue mayo y junio ($368,013 \pm 116,723$; $353,318 \pm 117,309$ mm/año, respectivamente, con $ET= 5,436$; $5,464$). Los meses de enero, febrero y diciembre fueron de menor precipitación ($60,823 \pm 63,199$; $78,685 \pm 54,745$; $104,358 \pm 74,325$, respectivamente, con $ET= 10,119$; $8,766$; $12,057$) (Fig. 4)

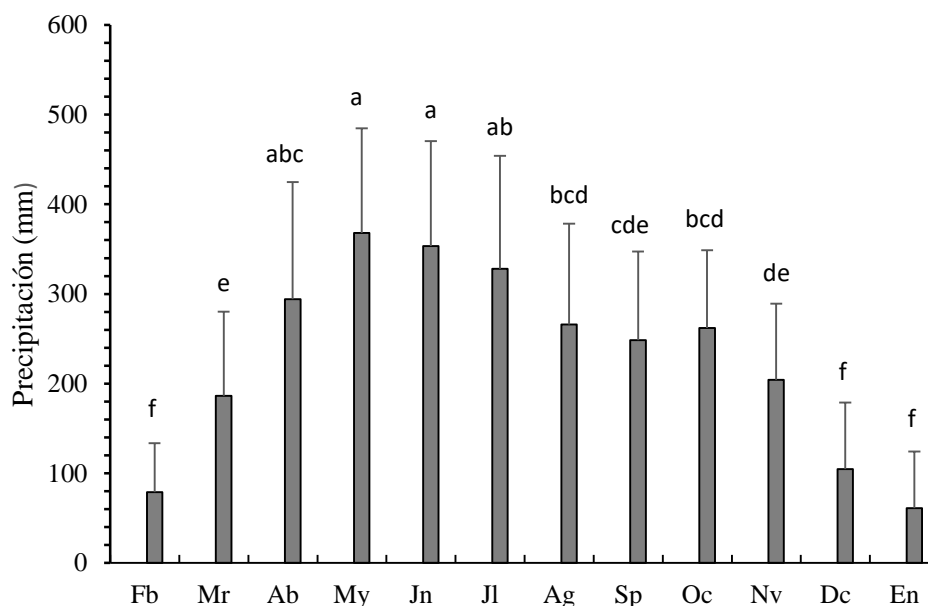


Figura 4. Comportamiento diferencial en la precipitación media mensual en el municipio de San José del Guaviare-Colombia, estación meteorológica el Trueno: 1983-2021 (ANOVA $p= 2,771E-12$; $N=461$)

Por otro lado, la media anual ($1,341 \pm 1,738$ h/año, con $ET= 0,224$) para el brillo solar (Fig 5.), se evidencia la formación de un (1) subconjunto homogéneo ($p= 0,698$) donde el comportamiento mensual no difiere en el espacio temporal para los años 1983-2019.

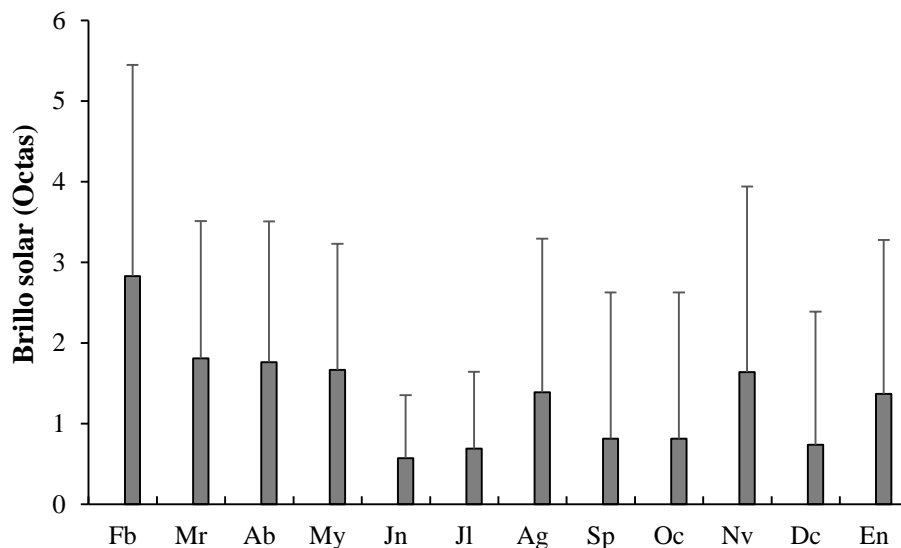


Figura 5. Comportamiento medio mensual del brillo solar (h) del municipio de San José del Guaviare, Colombia: Estación meteorológica el trueno, 1983-2019 (ANOVA $p= 1,321E-8$; $N=60$).

Con respecto a la temperatura media anual del aire ($25,606 \pm 0,851$ °C/año, con $ET= 0,086$) para San José del Guaviare, se evidencia que los meses de mayor temperatura son enero y febrero ($26,403 \pm 0,759$; $26,664 \pm 0,721$ °C/mes, respectivamente, con $ET= 0,128$; $0,122$); mientras que, julio es el mes de menor temperatura del aire ($24,373 \pm 0,397$ °C/mes, con $ET= 0,068$). Para la humedad relativa media anual, se evidencia la formación de cuatro (4) subconjuntos homogéneos, donde el mes de menor humedad relativa (%) fue febrero ($72,568 \pm 5,802$ %/mes, con $ET= 2,595$) y julio como mes de mayor humedad ($0,690 \pm 0,951$ %/mes, con $ET= 0,425$).

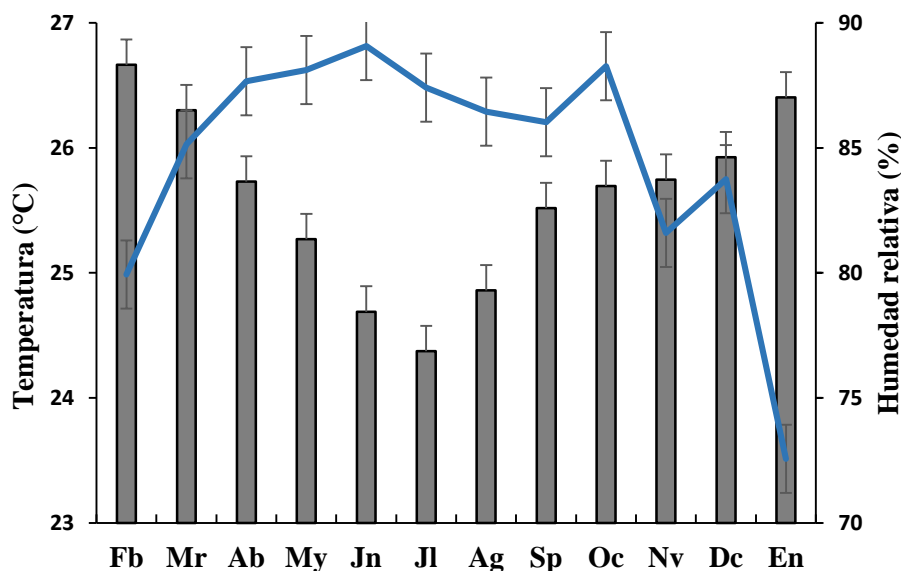


Figura 6. Relación de las variables meteorológicas, San José del Guaviare: Estación el trueno (1983-2021). Temperatura media mensual (ANOVA $p= 1,311E-10$; $N=98$) y humedad relativa media mensual (ANOVA $p= 2,722 E-12$; $N=98$)

4.2. Hojarasca fina

En el bosque húmedo tropical de sucesión secundaria: Transición Orinoquia-Amazonia (Cuenca del río Guaviare, Colombia), exhibió una fluctuación marcada (Fig. 7) en el comportamiento de la caída de hojarasca fina (CHF) media mensual: el mes de mayor producción fue diciembre ($49,225 \pm 28,840$ g/col, con un error típico (ET) de $= 5,355$); mientras que, junio ($16,135 \pm 6,183$ g/col, con $ET= 1,148$) y julio ($15,470 \pm 4,897$ g/col, con $ET= 0,909$) fueron los meses de menor producción. Obteniéndose un promedio anual de CHF de $27,046 \pm 16,077$ g/col, con un $ET= 0,861$; para una producción hojarasca fina acumulada de $1476,560$ g/m².año.

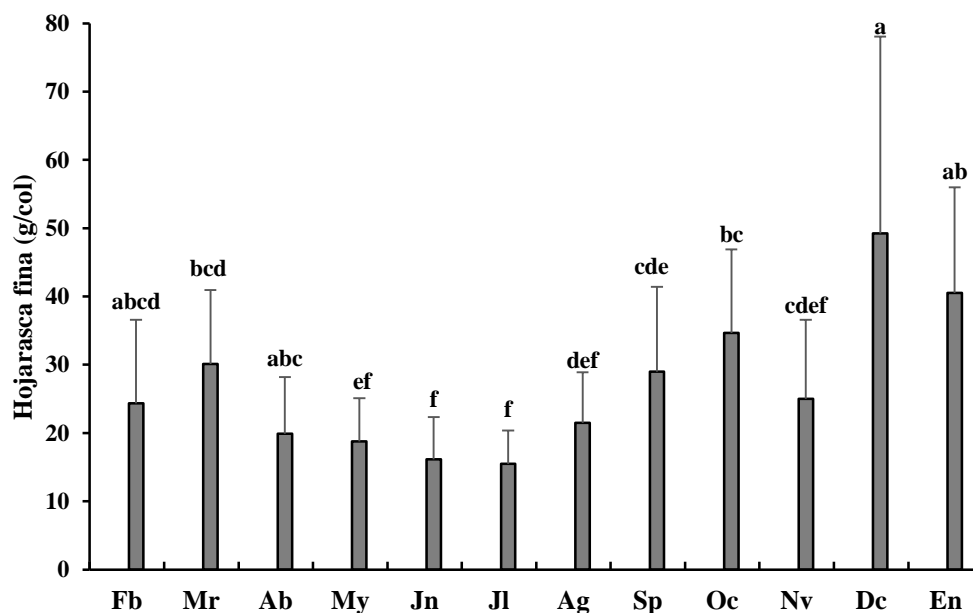


Figura 7. Comportamiento diferencial de la caída de hojarasca fina mensual (g/col) en una fase sucesional secundario del bioma de bosque húmedo tropical: Transición Orinoquia-Amazonia, cuenca del río Guaviare, febrero 2020 a enero de 2021. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas (ANOVA $p= 1,38 E -28$, $N=348$).

Para la producción de hojarasca fina mensual (Fig. 7), se evidenció la formación de seis (6) subconjuntos homogéneos; donde junio y julio fueron los meses de menor producción, ocupando el primer subconjunto ($p= 0,181$). Por otro lado, diciembre es el mes de mayor producción de CHF, ubicándose

en el último subconjunto homogéneo ($p=0,304$), lo que concuerda con el primer plano factorial del ACP (Fig. 20), como veremos más adelante, donde los cuadrados rojos que se alejan del centroide representa el mes de diciembre. Mientras que, para los demás subconjuntos distribuidos en los meses restantes, tienen un comportamiento heterogéneo en su distribución; determinando que la CHF varía en todo el año de muestreo.

En la producción de hojarasca fina (PCHF) a nivel de colectores, se formaron tres (3) subconjuntos homogéneos (Fig. 8). Evidenciándose así, que el primer subconjunto fue el de menor producción, pero con mayor significancia estadística ($0,133$), donde se ubica el colector catorce (14) de menor producción ($12,884 \pm 7,348$ g/col, con $ET=1,364$). Seguidamente, se encuentra el subconjunto dos ($p=0,121$) y, por último, el tercer subconjunto homogéneo con la mayor PCHF y menor significancia estadística ($0,051$); el cual contiene el colector 12 ($46,634 \pm 42,324$ g/col, con $ET=7,859$)

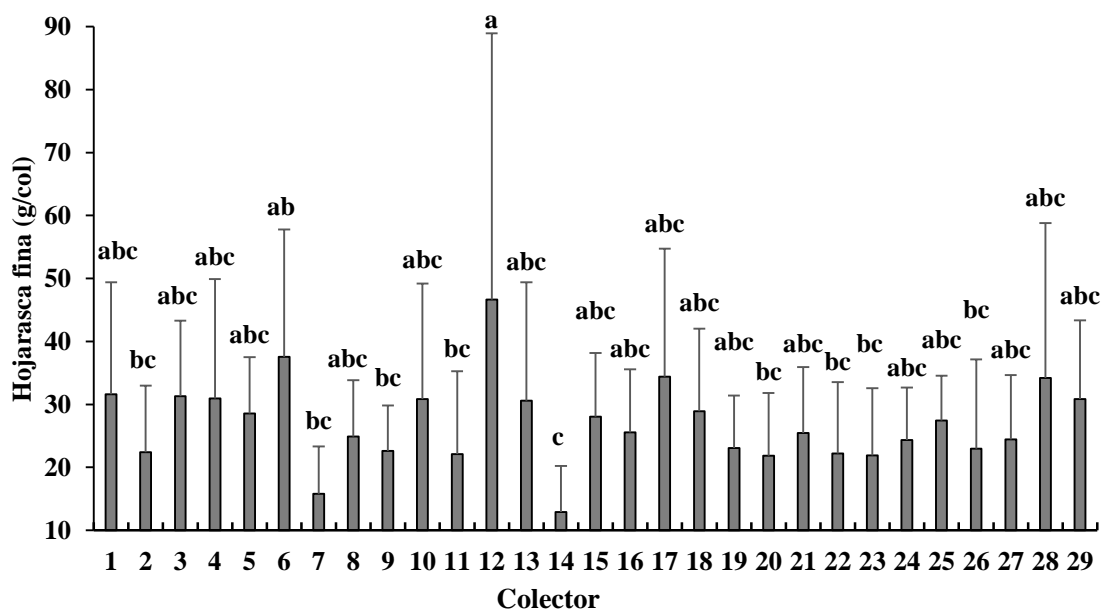


Figura 8. Comportamiento diferencial de la caída de hojarasca fina media anual por colector en (g/col), febrero 2020 a enero de 2021. Barras con letras diferentes indican diferencias (ANOVA $p=0,00002$; $N=12$)

La CHF se logró modelar multivariadamente (Fig. 9), donde la precipitación (mm) y el brillo solar (h) son las variables meteorológicas que explican el comportamiento bimodal en la producción de hojarasca fina en el bosque secundario húmedo tropical: Transición Orinoquia-Amazonia en un 76,3 % ($R^2=0,763$; $p=0,002$) de la variabilidad de los datos. Donde, por la disminución de la precipitación y brillos solar a

cero, la hojarasca fina es de 59,082 g/col.

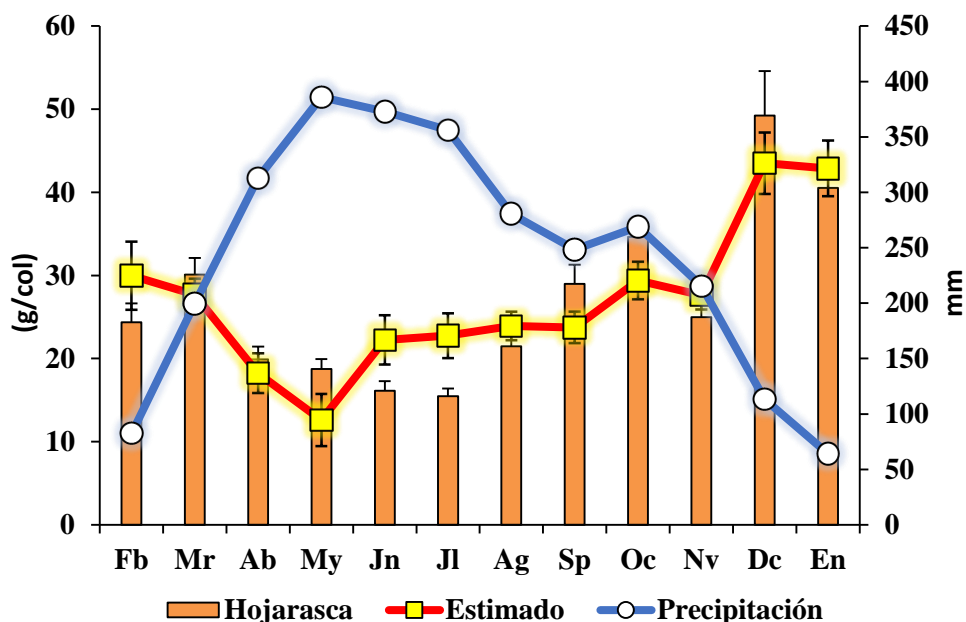


Figura 9. Modelación de la caída de hojarasca fina: $\text{Hojarasca} = -0,087(\text{Precipitación}) - 1,552(\text{Brillo solar}) + 59,082$. $R^2 = 0,763$ ($p = 0,002$). Febrero de 2020 a enero de 2021.

4.2.1. Hojarasca a nivel de componentes

Con respecto a la producción de hojarasca fina a nivel de componentes (Fig. 10), se observó la formación de tres subconjuntos homogéneos. Las hojas son el primer componente de mayor producción media anual ($15,323 \pm 10,311$ g/col, con $ET = 0,553$), seguidamente por las ramas ($6,074 \pm 5,997$ g/col, con $ET = 0,321$) y por último el subconjunto de menor producción media anual, donde se ubican las estructuras reproductivas y detritus ($2,278 \pm 5,148$; $3,372 \pm 3,704$ g/col, respectivamente, con $ET = 0,015$; $0,199$), con aportes del 56,52%; 24,96%; 5,59% y del 12,92%.

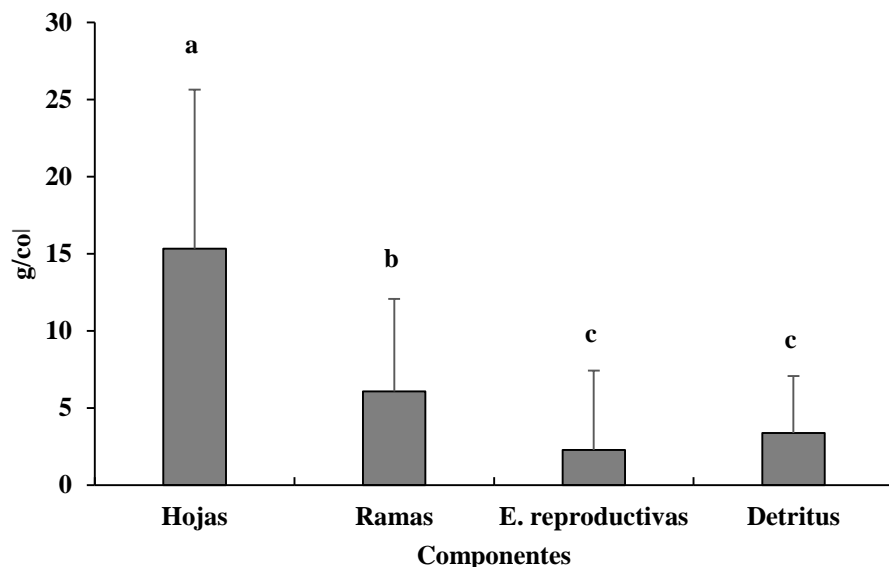
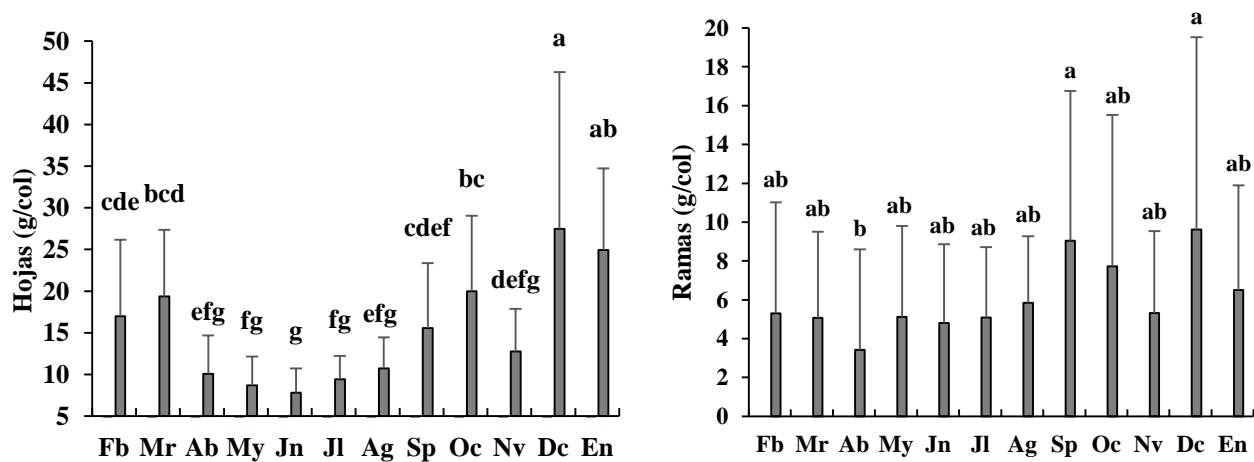


Figura 10. Aporte medio anual de los componentes de la caída de hojarasca fina (ANOVA $p= 3,741E-137$, $N= 348$).

Las hojas correspondieron al componente de mayor producción media mensual (Fig. 11A), donde se evidencia la formación de siete (7) subconjuntos homogéneos. Siendo, junio el mes de menor producción de hojarasca foliar ($9,417 \pm 2,794$ g/col, con $ET = 0,519$) y una significancia (0,495). Por otro lado, el mes de mayor producción fue diciembre ($27,489 \pm 18,792$ g/col, con $ET= 3,489$) y una significancia (0,991). Mientras que, para el año de muestro se observa oscilaciones de comportamiento unimodal, donde el resto de meses tienen variaciones significativas.



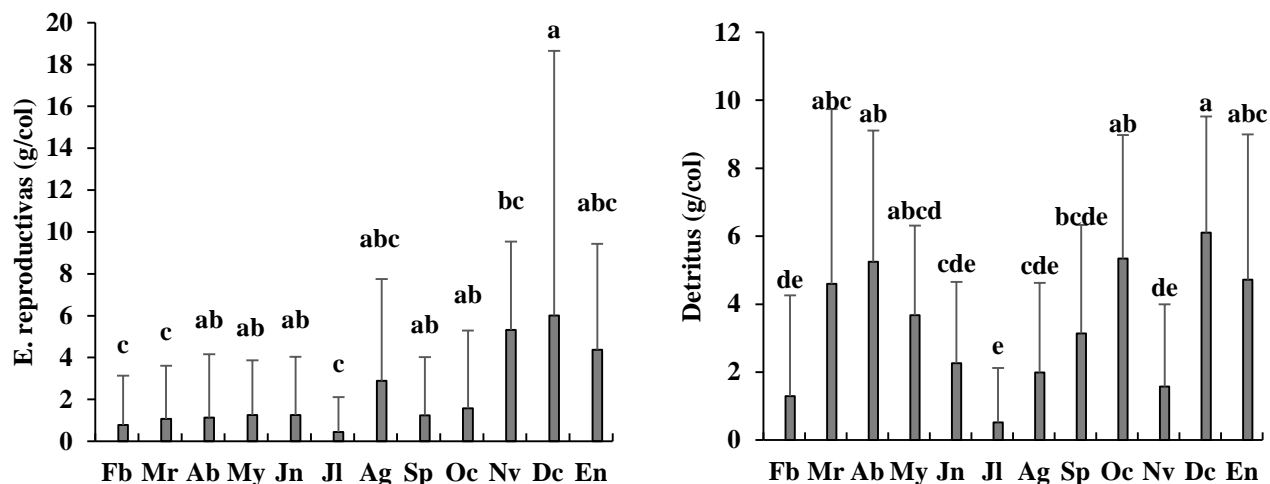


Figura 11. Comportamiento de la caída de hojarasca fina media anual (g/col) .Barras con letras diferentes indican diferencias significativas. **A.** Hojarasca foliar (ANOVA $p=4,434E-28$; $N=348$) **B.** Ramas (ANOVA $p=0,001$; $N=348$) **C.** Estructuras reproductivas (ANOVA $p=0,000003$; $N=348$) **D.** Detritus (ANOVA $p=5,568E-14$; $N=348$).

Por otro lado, para la modelación lineal multivariada en la producción hojarasca foliar, se logró relacionar con nuevamente con la precipitación y brillo solar como variables explicativas para el comportamiento de la abscisión foliar para este bioma con una significancia (0,0003) y un porcentaje explicativo del 83,4 % ($R^2= 0,834$) (Fig. 12).

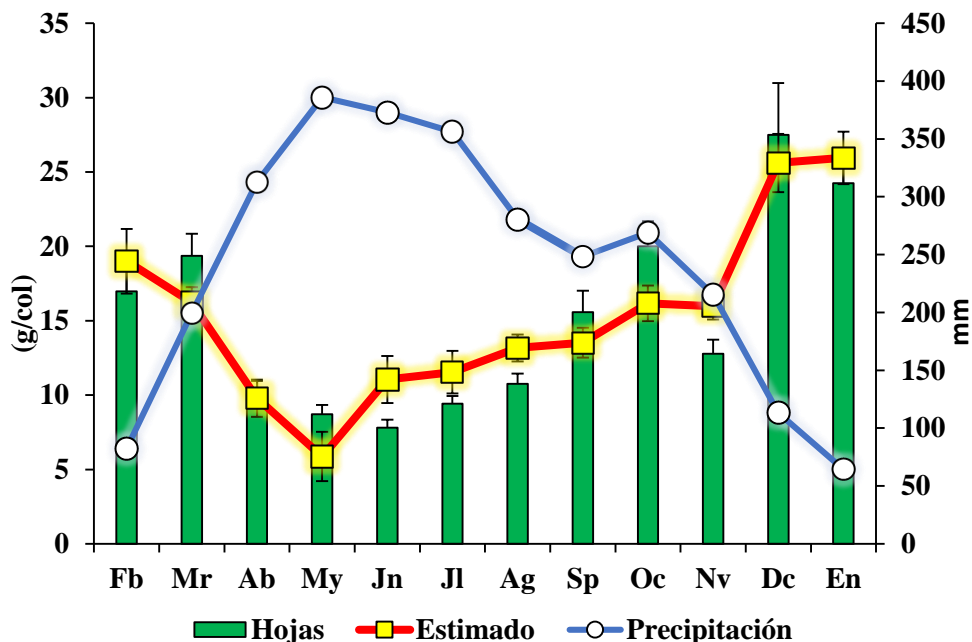


Figura 12. Modelación de la caída de hojarasca foliar: $\text{Hojarasca foliar} = -0,059(\text{Precipitación}) - 0,834(\text{Brillo solar}) + 35,224$. $R^2 = 0,834$ ($p = 0,0003$).

Para la producción media mensual de ramas en el bosque húmedo estudiado, se evidenció que los meses de mayor producción fueron septiembre y diciembre ($9,040 \pm 7,717$; $9,617 \pm 9,903$ g/col, respectivamente, con $ET = 1,433$; $1,839$), ocupando el segundo subconjunto homogéneo con una significancia del 0,078. Para abril, el mes de menor producción ($3,429 \pm 5,166$ g/col, con $ET = 0,959$), se ubica en el primer subconjunto homogéneo (0,180). Para los demás meses, muestra un comportamiento constante en la caída de las ramas para el bioma de transición Orinoquia-Amazonia (Fig. 11B). Las Rm segundo componente de mayor producción ($6,074 \pm 5,996$, con $ET = 0,321$) no tuvo ninguna relación con las variables meteorológicas para el departamento del Guaviare.

La producción media mensual en las Er para el bosque, presenta un comportamiento diferencial y formación de tres (3) subconjuntos homogéneos. Los meses de menor producción son febrero, marzo y julio ($0,776 \pm 2,351$; $1,069 \pm 2,541$; $0,445 \pm 1,671$ g/col, respectivamente, con $ET = 0,437$; $0,472$; $0,310$) donde se ubican en el primer subconjunto homogéneo con una significancia estadística ($p = 0,098$). Además, se observa que el mes de mayor producción fue diciembre ($6,015 \pm 12,637$ g/col, con $ET = 2,347$) con mayor significancia ($p = 0,386$) y posicionándose en el último subconjunto (Fig. 11C).

Las Er se modelo de manera univariada con la velocidad mínima del viento (Fig. 13) con un porcentaje explicativo del 64,4% ($R^2 = 0,644$; $p = 0,002$). A demás, la nubosidad explicó el comportamiento de las ER, explicando el 48,1% ($R^2 = 0,481$; $p = 0,012$) de la variabilidad en la producción (Fig. 11)

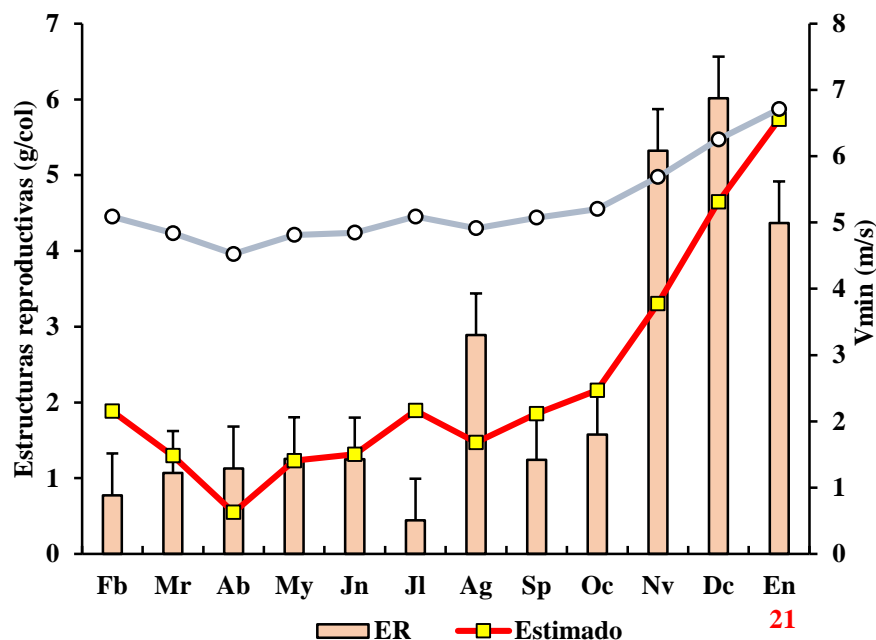


Figura 13. Modelación de la caída media mensual de las estructuras reproductivas (Er): $Er = 2,372$ (Velocidad mínima) $- 10,183$. $R^2 = 0,644$ ($p = 0,002$)

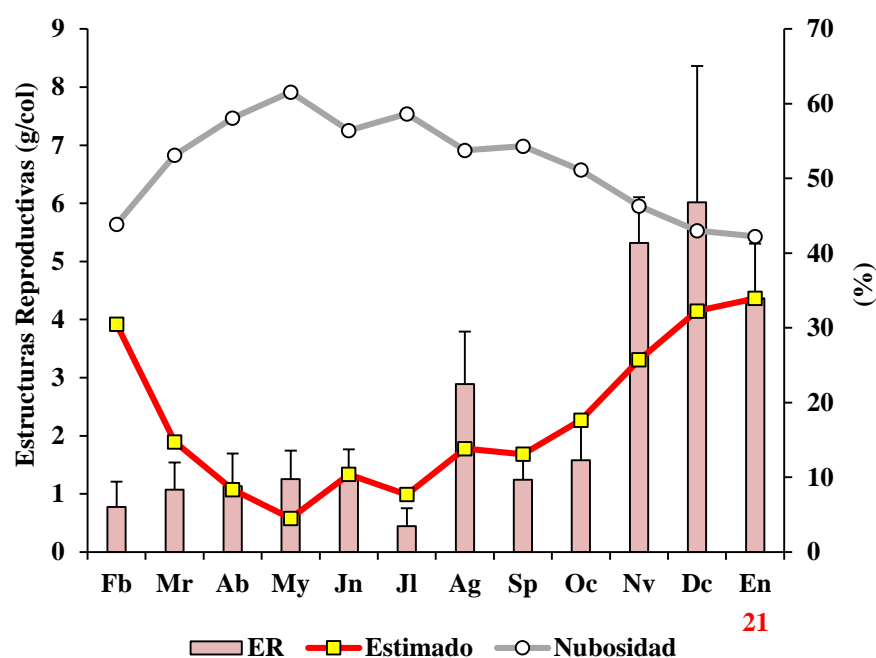


Figura 14. Modelación de la caída de estructuras reproductivas: $Er = 1/(\text{Nubosidad})509,317 - 7,696$. $R^2 = 0,481$ ($p = 0,012$).

En lo que respecta a la producción del detritus, se manifiesta la formación de cinco (5) subconjuntos homogéneos. El mes de mayor producción es diciembre ($6,103 \pm 3,422$ g/col, con $ET= 0,635$), ubicado en el último subconjunto ($p= 0,187$). Por otro lado, julio como mes de menor producción ($0,525 \pm 1,593$ g/col, con $ET = 0,299$), con una significancia estadística ($p= 0,112$) para el primer subconjunto homogéneo (Fig. 11D).

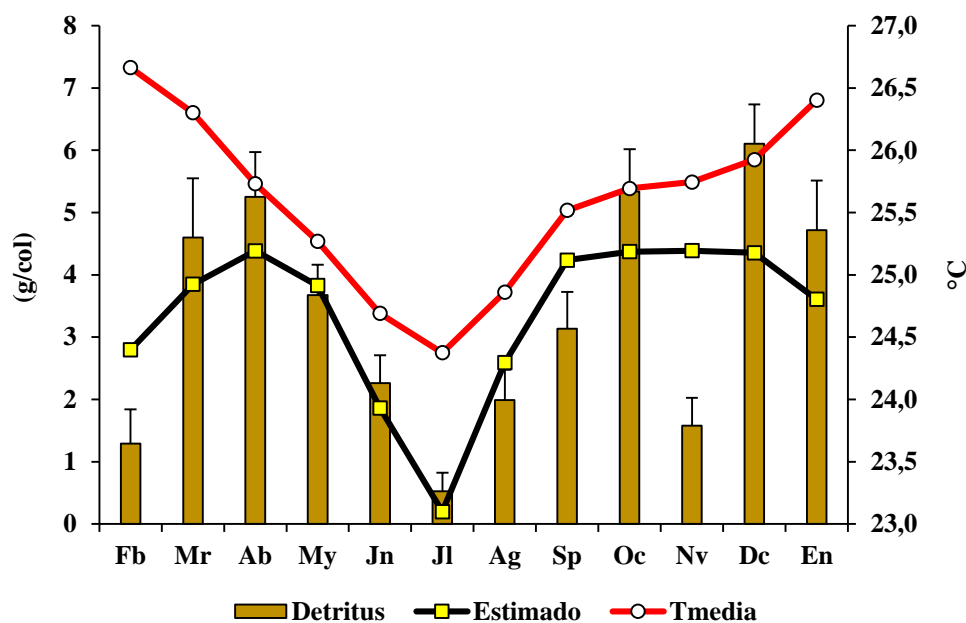


Figura 15. Modelación de la caída de detritus. $\text{Detritus} = 107,86(\text{Tmedia}) - 2,09(\text{Tmedia})^2 - 1386,48$. $R^2 = 0,50$ ($p = 0,0442$).

La producción media mensual del detritus del bioma, se modelo cuadráticamente con la temperatura media del aire con un porcentaje explicativo de la variabilidad del 50% ($R^2= 0,50$; $p= 0,0442$). Esto nos indica que a medida que la temperatura media del aire aumenta en el sistema la caída de detritus es mayor, como se evidencia para el mes de diciembre (Fig. 11D). Podemos observar que los meses de mayor temperatura (Diciembre y enero) y en los que la precipitación es menor la acumulación de detritus se da para esta estación, lo que protege la capa edáfica de esta variación y reduciendo posiblemente la erosión para que una vez las condiciones sean favorables se inicie el proceso de descomposición (Abril a Junio) y se libere los nutrientes al sistema para su asimilación y por último, para junio donde la temperatura es menor y la precipitaciones altas, las plantas formen nuevamente las estructuras perdidas en la estación de acumulación.

4.3. Modelo lineal de efectos mixto

Para la determinación de la productividad primaria neta del bosque secundario de tierras, se realizó un modelo de lineal de efectos mixtos (fijo: tiempo; aleatorio: colectores) de intercepto aleatorios donde se pudo estimar su producción en 1476,560 g.m².año, donde varios autores indican que el 50% de la biomasa corresponde a carbono, estimándose 738,280 g/C.m².año capturado para el bosque secundario.

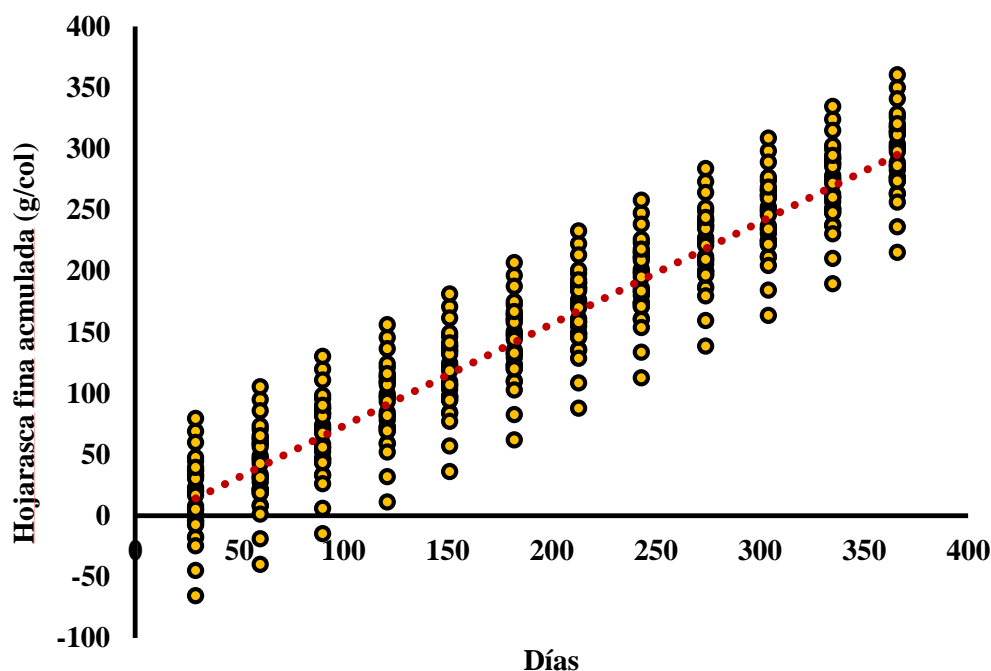


Figura 16. Comportamiento de la hojarasca fina acumulada. $\text{Hojarasca fina acumulada} = 0.83363 (\text{Días}) - 9.932$ ($p = 2.2e-16$; $N = 348$)

El comportamiento de la hojarasca fina acumulada no pudo ser modelada por efectos mixtos ya que el intercepto no es significativo ($p = 0,161$) debido a que la varianza de los datos en el tiempo influye, notándose una heterocedasticidad en el comportamiento ya que los residuos del modelo no tienen normalidad.

4.3.1. Hojarasca foliar

La producción de hojarasca foliar acumulada (PHFA) para el bioma sucesional secundario de tierras bajas se logró estimar mediante la modelación lineal generalizada de efectos mixto (Fijo: Tiempo;

Aleatorio: Colectores (N=29)). Esta presenta una distribución Poisson con una identidad cuadrada. Esto permitió ajustar la variación de los datos para que cumplieran los requisitos de validación (Supuestos) donde los residuos de los estimados por la simulación (N=245) se ajustarán al mejor modelo. De tal manera que, basado en el test de Levene para las desviaciones dentro del grupo de uniformidad significativa para la hojarasca foliar a nivel de colectores (N=29) (Fig. 16), se observa que los boxplot rojos (Sobre y subestimaciones en la producción de hojarasca foliar acumulada) su varianza a lo largo de año de muestreo permitió ser diferencial frente a los demás colectores (Boxplot grises) para la simulación residual en el comportamiento de la abscisión foliar en el bioma secundario húmedo tropical de tierras bajas debido a los valores atípicos presentes en algunos colectores, pero que a pesar de esto el modelo cumple todas las validaciones y modela la HFA.

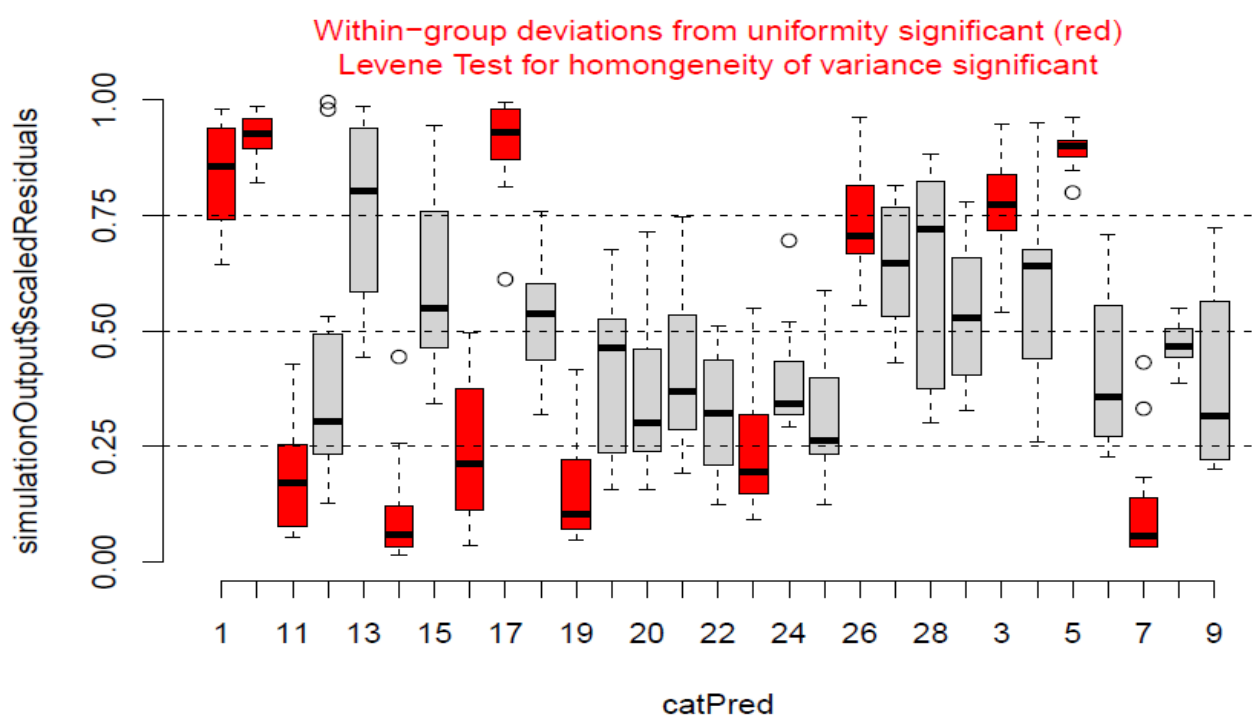


Figura 17. Simulación residual de la hojarasca foliar a nivel de colector (N=29). Boxplot rojos (Sobreestimados $> 0,75$ & subestimados $< 0,25$)

El comportamiento diferencial de los predichos a nivel de colector para bosque secundario es marcado, ya que la mayoría de colectores a lo largo del espacio temporal están entre 10 a 150 g de hojarasca foliar acumulada, permitiendo entender que la HFA a pesar de tener una variabilidad a lo largo del sistema, esta tiende a aumentar en ubicaciones específicas para los colectores variantes que pasan más de los 200 g/col (Fig. 17). Mientras tanto, en el comportamiento de PHFA a nivel de colectores (Fig. 18), se evidencia una fuerte varianza para cada uno a lo largo del tiempo, presentando diferencia en densidades

por los valores atípicos, pero que la mayoría están en la misma área bajo la curva.

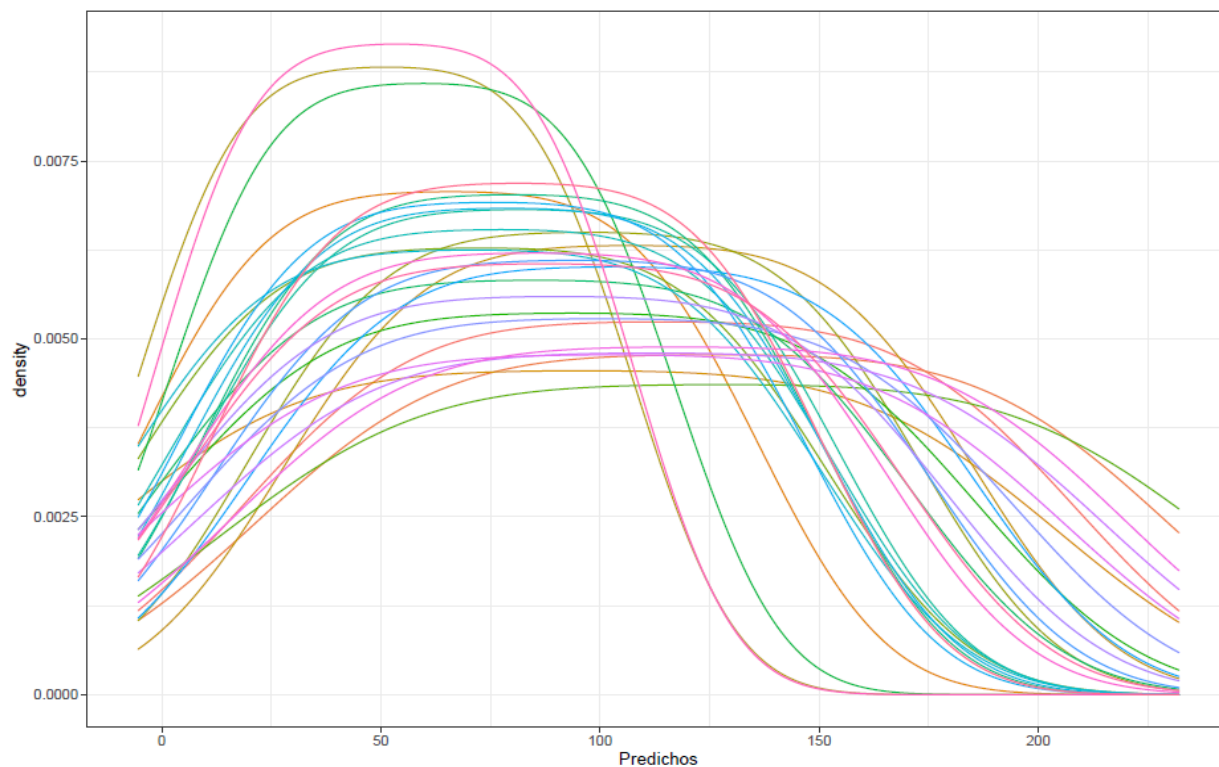


Figura 18. Modelo lineal generalizado de efectos mixtos (Fijo: Tiempo & Aleatorio: Colector; distribución Poisson), para los predichos. Bosque secundario húmedo tropical: Transición Orinoquia-Amazonia (Cuenca del río Guaviare). Febrero de 2020 a Enero de 2021.

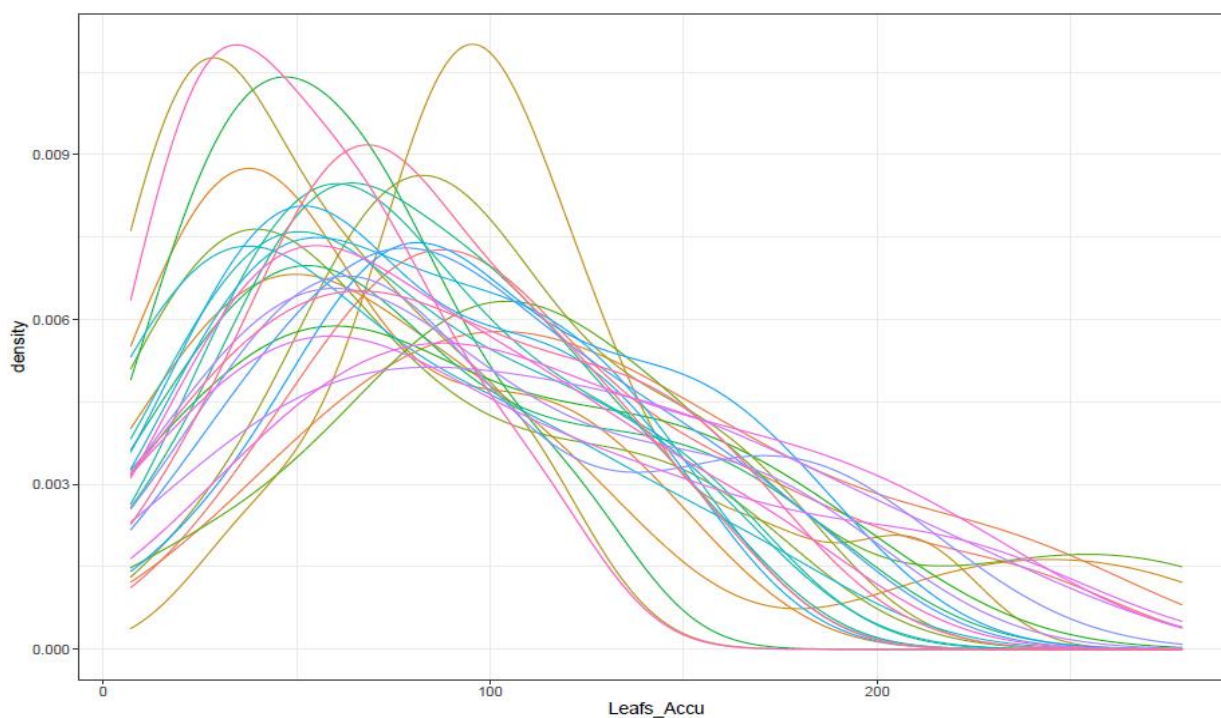


Figura 19. Modelo lineal generalizado de efectos mixtos (Fijo: Tiempo & Aleatorio: Colector; distribución Poisson), para los predichos. Bosque secundario húmedo tropical: Transición Orinoquia-Amazonia (Cuenca del río Guaviare). Febrero de 2020 a Enero de 2021.

distribución Poisson), para la hojarasca foliar acumulada. Bosque secundario húmedo tropical: Transición Orinoquia-Amazonia (Cuenca del río Guaviare). Febrero de 2020 a Enero de 2021.

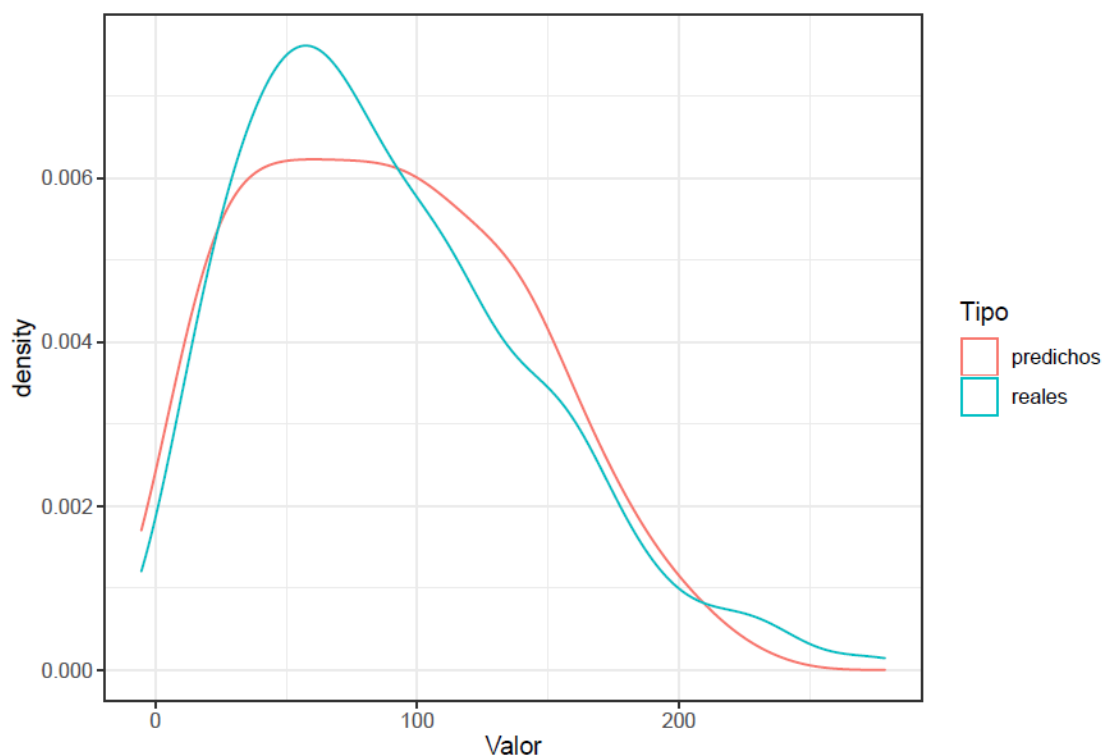


Figura 20. Comparación de los valores observados vs los predichos para la hojarasca foliar acumulada. Modelo lineal generalizado de efectos mixtos (Fijo: Tiempo & Aleatorio: Colector; distribución Poisson). Bosque secundario húmedo tropical: Transición Orinoquia-Amazonia (Cuenca del río Guaviare). Febrero de 2020 a Enero de 2021.

Se observa que los valores predichos vs observados (Fig. 19) presentan cierto grado de similitud en el comportamiento de la PHFA para la sucesión secundaria de tierras bajas en el departamento del Guaviare, donde el área bajo la curva para ambos determina que la mayoría de colectores en el sistema capturan entre 30 a 150 g/col de hojarasca foliar acumulada.

4.4. Análisis de componentes principales (ACP) aplicado a la producción de hojarasca foliar.

Para la determinación de las especies inerciales más productoras de hojarasca foliar (PHF), se realizó un análisis de componentes principales (ACP), donde se utilizaron 21 especies que produjeron hojarasca foliar, de las cuales 11 produjeron la máxima variabilidad de la hojarasca foliar, abarcando el 52,56 %

de los 5332,5 g/col de hojarasca fina.

De acuerdo, con el ACP se seleccionaron ocho (8) componentes que abarcan las 11 especies productivas, donde el primer plano factorial (Componente 1 y 2) determinaron que *Capirona decorticans*, *Terminalia amazonia* y *Duroia maguirei* son las especies inerciales de mayor productividad y máxima variabilidad en el espacio temporal (Fig. 20), donde el primer plano factorial explican el 47,7% de toda la variabilidad de la PHF. Además, el ACP también corrobora que el mes de diciembre es el de mayor caída de hojas como estrategia adaptativa de las plantas frente el déficit hídrico.

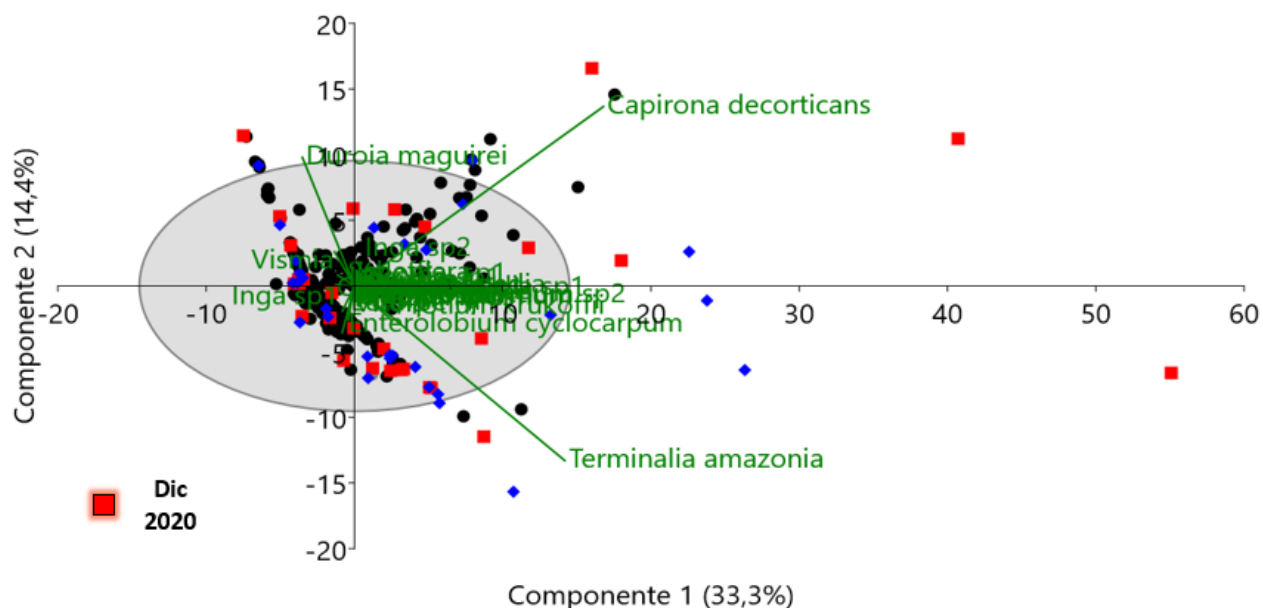


Figura 21. Primer plano factorial del ordenamiento de las especies más productoras de hojarasca foliar en un bosque húmedo tropical de tierras bajas, cuenca del río Guaviare, Colombia: febrero de 2020 a enero de 2021.

4.5. Modelación multivariada de especies inerciales

Basados en los resultados obtenidos por el ACP (Fig. 20), *Capirona decorticans* es la especie inercial con mayor producción de hojas ($2,208 \pm 5,032$ g/col, con $ET= 0,269$), donde el mes de diciembre es el de mayor caída ($5,511 \pm 11,002$ g/col, con $ET= 2,043$), junio y julio los meses de menor producción ($1,176 \pm 2,235$; $0,938 \pm 1,965$ g/col, respectivamente con $ET= 0,1741$; $0,365$). Se evidencia, una fuerte relación con las fluctuaciones estacionales de las lluvias (mm) y el brillo solar (h), con respecto a las variaciones en la CH para esta especie a lo largo de la sucesión. El modelo explica el 71% del comportamiento de la abscisión foliar ($R^2 = 0,71$; $p=0,004$) como respuesta a los déficits hídricos del sistema (Fig. 21).

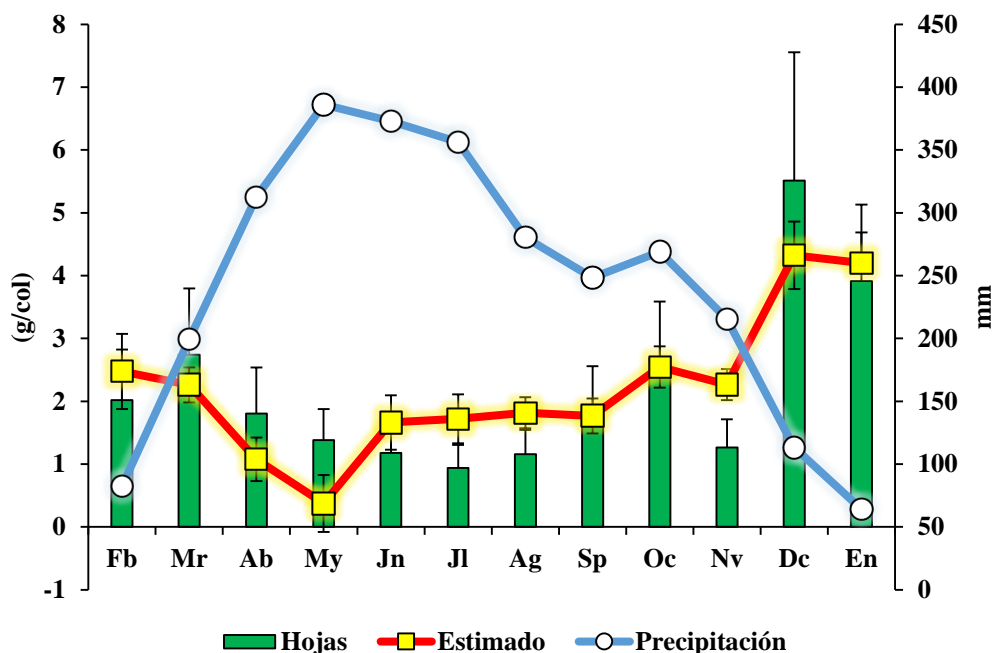


Figura 22. Modelación de la caída de hojarasca foliar de *Capirona decorticans* (Rubiaceae) en un bosque húmedo tropical de tierras bajas, cuenca del río Guaviare, Colombia: febrero de 2020 a enero de 2021. Hojas = $-0,011(\text{Precipitación}) - 0,209(\text{Brillo solar}) + 6,335$. $R^2 = 0,71(p=0,004)$.

Para *Terminalia amazonia* segunda especie más productora de hojas de acuerdo con el ACP y con la máxima información (ANOVA), su comportamiento es modelado por las lluvias y el brillo solar en relación con la caída de hojas, donde diciembre ($7,169 \pm 9,839$ g/col, con ET = 1,827) es el de mayor producción y marzo, abril, mayo, junio, julio, agosto, septiembre, octubre y noviembre ($2,002 \pm 2,277$; $1,292 \pm 1,651$; $1,011 \pm 1,192$; $0,819 \pm 0,898$; $0,889 \pm 1,092$; $2,074 \pm 2,286$; $2,313 \pm 2,331$; $3,011 \pm 3,505$; $1,608 \pm 1,967$ g/col, respectivamente con ET= 0,423; 0,307; 0,221; 0,167; 0,385; 0,432; 0,651; 0,365) los meses de menor producción a lo largo de espacio sucesional y temporal.

La hojarasca foliar de *T. amazonia* tiene una relación con las fluctuaciones estacionales de la lluvia y el brillo solar (Fig. 22), llegando un grado de explicación del 86,1 % ($R^2 = 0,861$; $p=0,00013$) para la abscisión foliar de esta especie inercial como mecanismo adaptativo por las limitaciones hídricas.

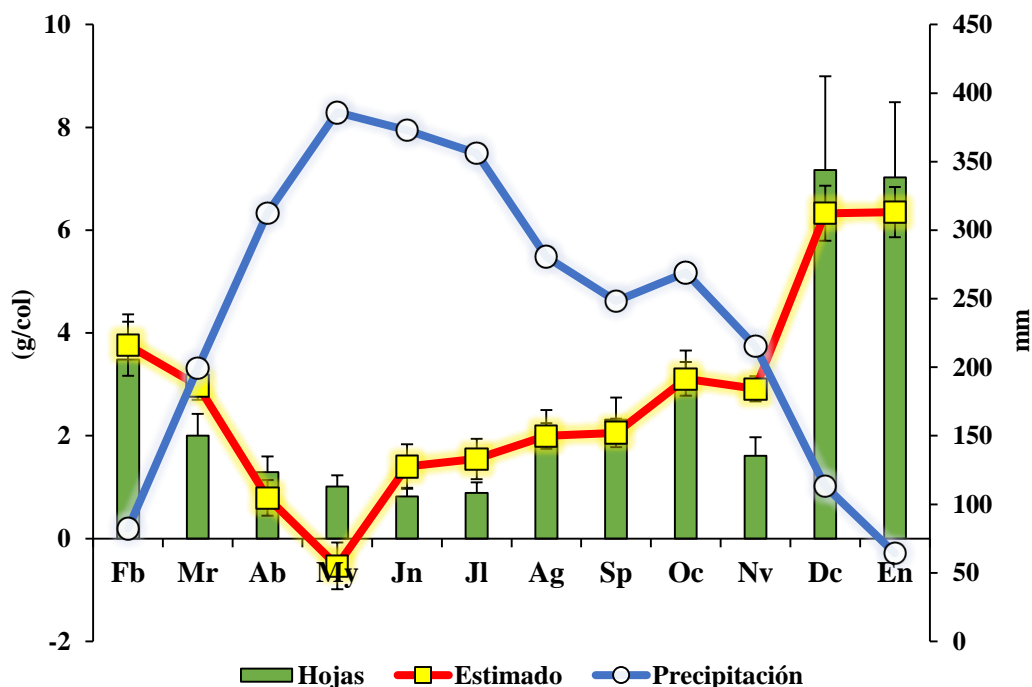


Figura 23. Modelación de la caída de hojarasca foliar de *Terminalia amazonia* (J.F. Gmel) Excell (Combretaceae): **Hojas** = $-0,02(\text{Precipitación}) - 0,304(\text{Brillo solar}) + 9,716$ $R^2 = 0,861$ ($p=0,00013$).

Por otro lado, *Duroia maguirei* tercera especie más productora de hojarasca foliar ($1,189 \pm 3,538$ g/col, con $ET= 0,189$) para el sistema secundario, presenta una fuerte relación con la precipitación (mm) y la humedad relativa (%) (Fig. 23). El comportamiento de la abscisión foliar no varía a lo largo del espacio temporal formando un (1) solo subconjunto homogéneo ($p= 0,949$). Esta relación explica el 72,8% ($R^2 = 0,782$; $p=0,001$) de la caída de hojarasca foliar para esta especie en el sistema secundario.

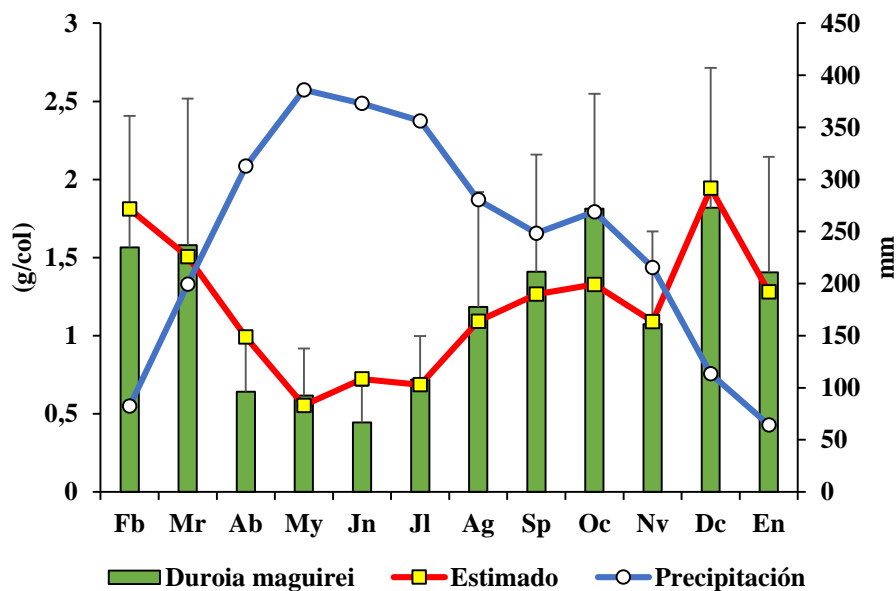


Figura 24. Modelación de la caída de hojarasca foliar de *Duroia maguirei* Steyermark (Rubiaceae) en un bosque húmedo tropical de tierras bajas, cuenca del río Guaviare, Colombia: febrero de 2020 a enero de 2021. Hojas = $-0,006(\text{Precipitación}) + 0,088(\text{Humedad Relativa}) - 4,665$. $R^2 = 0,782$ ($p=0,001$) **VIF** (Factor de inflación de la varianza = **3,524**) Índice de condición (**80,806**): colinealidad. Correlación Precipitación vs Humedad relativa ($r=0,846$; $p=0,00051$)

5. DISCUSIÓN

5.1. Comportamiento diferencial de la caída hojarasca fina media mensual

Con respecto al comportamiento de la CHF media mensual, se registra un comportamiento fluctuante para los diferentes meses de muestreo (Fig. 7). Como se registró en otros estudios, la caída de hojarasca se asocia con la distribución estacional de la precipitación (Fig. 9), ya que la pérdida de la biomasa senescente aérea que cae periódicamente a la superficie del suelo es una estrategia de adaptación de las plantas a los déficits hídricos (Brando *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2014). Además, la sucesión secundaria tiene una menor cobertura foliar, por lo que el brillo solar que llega al suelo es mayor e inversamente proporcional a la retención de humedad en la capa edáfica, lo que hace que aumente la producción de CHF como respuesta a los déficits hídricos. Esto ocasiona que los efectos de la sequía sean más severos, como se observa en el BSHT, en este estudio.

5.1.1. Hojarasca foliar

El componente de la hojarasca foliar se comporta de igual forma que la CHF al ser el de mayor aporte al sistema (Fig. 10). La hojarasca foliar también se relaciona con las fluctuaciones estacionales de las lluvias para el departamento del Guaviare, ya que la abscisión foliar es un mecanismo de adaptación de las plantas de la sucesión a la disminución hídrica (Fig. 12).

La relación negativa entre la fluctuación mensual de la lluvia para el Guaviare y la variación de la producción de hojarasca foliar (HF) indican que la disponibilidad de agua es capaz de controlar la producción y caída de hojas. El pico de producción de HF ocurre en los meses donde las tasas de lluvia son más bajas (Sayer *et al.*, 2006) y, en consecuencia, las sequías prolongadas resultan en una mayor producción (Aryal *et al.*, 2014) y transferencia de necromasa foliar al suelo, corroborando esto, por nuestros resultados obtenidos para el bosque secundario húmedo tropical de tierras bajas. El aumento de la caída foliar en períodos de sequía puede favorecer la recuperación de la vegetación durante la época de lluvias, ya que los árboles necesitarán más nutrientes y energía para reconstruir la biomasa perdida debido a la severidad de la sequía anterior. Sin embargo, aunque estas características revelan que los ecosistemas secundarios se están ajustados al clima local, no indican que la comunidad arbórea sea resistente a eventos de sequía extrema.

5.1.2. Estructuras reproductivas

Por otro lado, dado que las variaciones en cuanto a la disponibilidad hídrica pueden afectar directamente la fenología del ecosistema (Wright *et al.*, 1999), permite entender que la formación de estructuras reproductivas ocurre principalmente durante la temporada de lluvias, para asegurar la permanencia de la especie en el ecosistema (Sakai *et al.*, 2006; Almeida *et al.*, 2015). Por esa razón, se evidencia que la mayor caída de estructuras reproductivas es para el mes de diciembre donde la precipitación es menor (Fig. 11C), lo que indica que el déficit hídrico disminuye la reproducción de las plantas. Por consiguiente, la disminución en la nubosidad como variable explicativa (Fig. 14), se relaciona con la caída de ER debido a que el incremento de la radiación solar que llega al suelo es mayor, provocando un incremento de temperatura y disminución de la humedad edáfica, generando un desequilibrio en el flujo hídricos hacia los órganos reproductores de las plantas, incrementando su abscisión por el déficit en el bioma. Además, en el sistema se evidencia mayor caída de semillas, lo que induce que esto es un mecanismo de respuesta que permite que las semillas se conserven ya que la humedad edáfica es menor, evitando daños estructurales por bacterias y hongos; para así, apenas las condiciones sean óptimas se inicien el proceso de germinación de las plantas en el bioma.

La velocidad mínima del viento se relacionó de manera negativa con la caída de Er, lo que facilita la dispersión de polen para la fertilización y de semillas a otros sectores del ecosistema, garantizando un éxito reproductivo y la supervivencia de las plantas (Fig. 13).

5.1.3. Detritus

La mayor producción de Dt para el sitio de estudio ocurrió en el mes de diciembre donde las lluvias son bajas y la humedad del sistema disminuye, lo que impide la descomposición de material vegetativo por la actividad de los microorganismos que dependen de la humedad del aire (Aduan *et al.*, 2003). De tal manera, se evidencia una relación con la temperatura media del aire, ya que para este mes el aumento de la radiación solar que llega directamente a la capa edáfica es mayor; disminuyendo el porcentaje de humedad por la reducción de la copa vegetal que presenta la sucesión de tierras bajas, lo que impide el proceso de descomposición.

5.2. Modelo lineal generalizado

Con base en la productividad primaria bruta (PPB) estimada mediante el modelo lineal generalizado de efectos mixto, se determinó que la producción de la hojarasca fina total acumulada, es este estudio es

superior comparado a lo registrado por Murcia (2010) para el orobioma del bosque alto andino de Norte de Santander.

Para los bosques tropicales de tierras bajas la CHF, según Sakai *et al.*, (2006) y Almeida *et al.*, (2015) su producción alcanza el doble que, para los demás bosques tropicales de mayor altitud, es por eso que a pesar de que el área de estudio presenta limitaciones hídricas y aumento gradual de la temperatura en la capa edáfica por la incidencia del brillo solar que llega directamente al sistema, el aumento de la abscisión foliar es el mecanismo adaptativo más óptimos que tiene las plantas para mantener inalteradas las funciones en el ecosistema, garantizando la supervivencia mediante la acumulación de biomasa senescente aérea; para que una vez la condiciones sean favorable, se dé el proceso de descomposición y liberación de nutrientes esenciales para la formación de estructuras foliares.

5.3. Ordenamientos de las especies más productoras de hojarasca foliar

El ordenamiento porcentual del nivel de producción de los géneros (ANOVA) difiere en la clasificación dada por el aporte porcentual inercial (ACP) de los géneros más productores de hojarasca. La hojarasca foliar realiza aporta la mayor producción anual de hojarasca fina en el BSHT, con un estimado de 834,551 g/m².año, provenientes 21 especies, 12 géneros, 18 familias, 10 órdenes en los 29 colectores.

Con base en los coeficientes de correlación de las especies con los dos componentes principales del primer plano factorial y la respectiva conformación de la norma de sus vectores (Fig.13), se determinó que *Capirona decortincans* es una especie inercial con la mayor producción de hojarasca foliar, seguido de *Terminalia Amazonia* y por ultimo *Duroia maguirei* para el BSHT de tierras bajas. Según la modelación multivariada, *C. decorticans* y *T. amazonia* se relacionan fuertemente con la variabilidad mensual de las lluvias donde la mayor abscisión foliar se presenta para los meses de menor precipitación, siendo un mecanismo frente al déficit hídrico, disminuyendo el porcentaje de humedad disponible para las plantas (Peixoto, Marimon, Cavalheiro *et al.*, 2018). Mientras que, *D. maguirei* presenta una relación negativa con las fluctuaciones mensuales de las lluvias y la humedad (Fig. 23) con respecto a la abscisión foliar, pero no siendo afectada a mayores escalas por la limitación hídrica que presenta el sistema en los meses de sequía ya que no hay variaciones en el transcurso de los meses; a pesar de poseer el mayor área foliar a comparación de las otras especies inerciales, lo que indica que lo mecanismos adaptativos frente al déficits son eficientes para mantener inalteradas la condiciones propias de la planta.

C. decorticans y *D. maguirei* son especies semicaducifolias pertenecientes a la familia de las Rubiaceae, que se presentan en gran abundancia a lo largo del área de estudio, permitiendo que en la gran mayoría

de colectores presentara material foliar y así ser una de las especies más productoras del sistema. Por otro lado, *T. amazonia* es la especie con mayor variabilidad (ANOVA) del sistema debido su gran tamaño y copa que permite que las fluctuaciones mensuales en la caída de hojarasca foliar sean colectadas. Esta especie perteneciente a la familia de las Combretaceae es una especie forestal nativa de suma importancia para la región por su valor socioeconómico y calidad en la madera.

De acuerdo con lo anterior, estas tres (3) especies son de gran importancia por el aporte de hojas al sistema, lo que permite una recuperación en los diferentes ciclos biogeoquímicos, rehabilitación de la capa edáfica para la sucesión estudiada y pueden ser utilizadas para procesos de restauración ecológica asistida.

6. CONCLUSIONES

La producción anual de la hojarasca fina, en una fase sucesional secundaria de bosque húmedo tropical: Transición Orinoquia-Amazonia de tierras bajas, es fluctuante en el tiempo como espacialmente; con lo cual el modelo multivariante consiguió una mejor predicción de la productividad primaria del bosque estudiado.

La hojarasca foliar contribuye el mayor aporte para la sucesión del bosque húmedo tropical, con un estimado de 1476,560 g/m².año, donde el modelo lineal generalizado de efectos mixto (Fijo: Tiempo & Aleatorio: Colector) explica de mejor manera el comportamiento oscilatorio en el espacio temporal en el ecosistema, proveniente de 21 especies, 12 géneros, 18 familias, 10 órdenes encontrados en los 29 colectores; siendo Rubiaceae y Combretaceae las familias de mayor aporte.

El ordenamiento porcentual a nivel de producción para las especies (ANOVA) difiere en la clasificación suministrada por el aporte porcentual inercial (ACP) de las especies más productoras de hojarasca foliar; donde *Capirona decorticans*, *Duroia maguirei* y *Terminalia amazonia* como las más destacadas para el año de muestreo.

La caída de hojarasca fina en la sucesión secundaria está controlada por las fluctuaciones estacionales de las variables meteorológicas para el departamento del Guaviare, donde las disminuciones de las lluvias, brillo solar, nubosidad, humedad y el aumento de la velocidad mínima del viento y temperatura media del aire modelan la producción de hojarasca fina del bosque.

7. RECOMENDACIONES

Para estudios posteriores de la sucesión secundaria para el bioma húmedo tropical de tierras bajas: Transición Orinoquia-Amazonia, se empleen colectores de Dacron para evitar el deterioro por la humedad, daños por la familia formicidae y la compactación del material foliar por las lluvias.

Realizar estudios para determinar el contenido de nutrientes de carbono, nitrógeno y azufre en la hojarasca foliar de las especies más productoras y correlacionarlas con las oscilaciones mensuales de las variables meteorológicas.

Estudiar otras fases sucesionales del bosque húmedo tropical de tierras bajas que permitan dilucidar más claramente las relaciones entre la caída de hojarasca y los factores meteorológicos, así como su producción en cada fase sucesional; lo que permitiría establecer un modelo que describa el comportamiento de la caída de hojarasca en este bioma.

Implementar investigaciones acerca de la tasa de descomposición de la hojarasca fina en esta sucesión secundaria

8. BIBLIOGRAFÍA

- Aduan RE, Vilela MF, Klink CA (2003) Ciclagem de carbono em ecossistemas terrestres - o caso do Cerrado brasileiro. Embrapa Cerrados, Brasília
- Almeida EJ, Luizão F, Rodrigues DJ (2015) Producción de hojarasca en bosques intactos y talados selectivamente en el sur de la Amazonia en función del área basal de vegetación y densidad de plantas. *Acta Amaz* 45: 157–166
- Arenas, H. (1995). Dinámica de la hojarasca en un bosque nativo altoandino y un bosque de Eucalyptus en la región de Monserrate, Colombia. En: Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino de la cordillera Oriental de Colombia. Mora-Osejo, L. y Sturm, H. (eds.), tomo II. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras No. 6, Bogotá, Colombia. 457-484.
- Armenteras, D., Gast, F., & Villareal, H. (2003). Andean forest fragmentation and the representativeness of protected natural areas in the eastern Andes, Colombia. *Biological Conservation*, 113(2), 245–256. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00359-2](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00359-2).
- Aryal DR, De Jong BHJ, Ochoa-Gaona S, Esparza-Olguin L, Mendoza-Vega J (2014) Agricultura, ecosistemas y reservas de carbono ambientales y cambios en los bosques secundarios tropicales del sur de México. *Agr Ecosyst Environ* 195: 220–230
- Atlas & Bartha, 2002. Ecología microbiana y microbiología ambiental. Cuarta edición. Pearson Educación, S.A. Madrid, España, 677 pp.
- Brando PM, Nepstad DC, Davidson EA, Trumbore SE, Ray D, Camargo P (2008) Efectos de la sequía en la basura, la producción de madera y el ciclo del carbono subterráneo en un bosque amazónico: resultados de un experimento de reducción de la caída. *Philos T Roy Soc B* 363: 1839–1848
- Bray, J. & E. Gorham .1964. Litter production in forests of the world. *Adv. Ecol.Res.*
- Cabrera, H. M. (1996). Low temperature and altitudinal limits in plant ecosystems: Species responses to cold in tropical and subtropical mountains. *Revista Chilena de Historia Natural*, 69(3), 309–320.

Campbell (1987). Ecología microbiana. Primera edición. México, D.F., México, Editorial Limusa. 268 págs.

Chapin, F.; P. Matson & H. Mooney. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer. Nueva York.

Chave J, Navarrete D, Almeida S, Álvarez E, Aragão LEOC, Bonal D, Châtelet P, Silva-Espejo JE, Goret JY, von Hildebr P, Jiménez E, Patiño S, Peñuela MC, Phillips OL, Stevenson P, Malhi Y 2010. Patrones estacionales regionales de caída de basura en América del Sur tropical. *Biogeociencias*, 7 (1): 43-55.

Clark, D.B. 2002. Los factores edáficos y la distribución de las plantas, p. 193-221. In M.R

Díaz & Pérez (2018). Diagnóstico de la afectación a los ecosistemas estratégicos en el área de influencia del casco urbano de San José del Guaviare por el régimen de actividades de subsistencia y de economía extractiva. Retrieved from https://ciencia.lasalle.edu.co/ing_ambiental_sanitaria/1104

FAO. 2009. Situación de los bosques del mundo 2001. FAO, Roma, Italia. (Consultado: octubre 19, 2020, www.fao.org/docrep/003/y0900s/y0900s05.htm#P0_0).

Hartshorn, G.S. 2002. Biogeografía de los bosques neotropicales, p. 59-81. In M.R. Guariguata & G.H.

Hernández I., M., I. Santa R. y J. F. Gallardo. 1992. Dinámica de la descomposición de la hojarasca forestal en bosques de la Cuenca de Duero (provincia de Zamora): modelización de la pérdida de peso. *Arid Soil Res. Rehab.* 6:339-355.

Hernández, M. & M.A. Murcia. (1995). Estimación de la productividad primaria de *Espeletia grandiflora*

H & B y *Pinus patula* Schl & Cham en el páramo “El Granizo” Cundinamarca, Colombia. En: Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino cordillera oriental de Colombia. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras 6: 503-520.

Herzog, S. K., Martinez, R., Jorgensen, P. M., & Tiessen, H. (2012). Cambio Climático y Biodiversidad en los Andes Tropicales.

Ideam - Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, IGAC-Instituto Geográfico Agustín Codazzi, IAvH-Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, IIAP-Instituto de Investigaciones Ambientales del Pacífico Jhon von Neumann, Invemar-Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andrés e Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi. 2007. Ecosistemas continentales, costeros y marinos de Colombia. Bogotá, Colombia.

Kattan (eds.). Ecología y conservación de bosques neotropicales. LUR, Cartago, Costa Rica.

Larcher, W. (2005). Climatic constraints drive the evolution of low temperature resistance in woody plants. *Journal of Agricultural Meteorology*, 61(4), 189–202. <https://doi.org/10.2480/agrmet.61.189>.

Londono, C., Cleef, A., & Madrinán, S. (2014). Angiosperm flora and biogeography of the páramo region of Colombia, Northern Andes. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 209(2), 81–87. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.11.006>.

López H., J. M., H. González, I. Cantú, R. G. Ramírez, M. V. Gómez, M. Pando, J. I. Sarquís, N. Coria, R. K. Maiti and N. C. Sarkar. 2010. Adaptation of native shrubs to drought stress in north-eastern Mexico. *International Journal of Bio-resource and Stress Management* 1(1):30-37.

Malhi Y, Doughty C, Galbraith D. 2011. The allocation of ecosystem net primary productivity in tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366 (1582): 3225-3245

Margalef, R. (1980): Ecología. Ediciones Omega, S. A., Barcelona, 951 p

Murcia, M. A. R. (2010). Productividad primaria neta del bosque alto andino en la cuenca del río Pamplonita (Norte de Santander - Colombia). (Sucesión regenerativa del bosque alto andino).

Odum, E. (1986). *Fundamentals of ecology* (3a edición).

Olson, J.S. 1963. Energy storage and the balance producers and descomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 322-331

Palma, R.; J. Prause, A. Fontanive & M. Jiménez. 1998. Litter fall and litter decomposition in a forest of Parque Chaqueño Argentino. *Forest Ecology and Management*. Argentina.

Peixoto, KS, Marimon-Junior, BH, Cavalleiro, KA et al. Evaluación de los efectos de la reducción de las precipitaciones sobre la caída de basura y la capa de basura en las fitofisiognomías de la transición Amazonia-Cerrado.

Quinto, M. H., & Moreno, H. F. (2015). Efectos de las precipitaciones sobre las características del suelo en los bosques húmedos tropicales de la región biogeográfica del Chocó. *Revista Facultad Nacional de Agronomía*, 69(1), 7813–7823. <https://doi.org/10.15446/rfna.v69n1.54749>.

Quinto, M.; P. Ramos, B. Abadia. 2007. Cuantificación de la caída de hojarasca como medida de productividad primaria neta en un bosque pluvial tropical en Salero, Choco, Colombia. *Revista Institucional Universitaria tecnológica del Choco*.

Quinto-Mosquera H, Moreno-Hurtado FH. 2014. Diversidad florística arbórea y su relación con el suelo en un bosque pluvial tropical del Chocó Biogeográfico. *Revista Árvore, Viçosa*, 38 (6): 1123-1132.

Rai S. & J. Proctor. 1986. Ecological studies on four rainforests in Karnataka, India. II. Litterfall. *Journal Ecology*.

RUDAS G., MARCELO D., ARMENTERAS D., RODRÍGUEZ N., MORALES M., DELGADO L.C. Y SARMIENTO A. 2007. Biodiversidad y actividad humana: relaciones en ecosistemas de bosque subandino en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D. C., Colombia. 128 p.

Sakai S, Harrison RD, Momose K, Kuraji K, Nagamasu H, Yasunari T, Chong L, Nakashizuka T (2006) Las sequías irregulares desencadenan la floración masiva en los bosques tropicales estacionales de Asia. *Am J Bot* 93: 1134–1139

Saura, M. S. (2012). Effects of climate change on leaf litter decomposition across post-fire plant regenerative groups. *Environmental and Experimental Botany*, 77, 274–282. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.11.014>.

Sayer EJ, Tanner EVJ, Cheesman AW (2006) El aumento de la caída de hojarasca cambia la distribución fina de las raíces en un bosque tropical húmedo. *Suelo vegetal* 281: 5–13

Scatena, F.N. 2002. El bosque neotropical desde una perspectiva jerárquica, p. 23-41. *In* M.R. Guariguata & G.H. Kattan (eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. LUR, Cartago,

Costa Rica.

Schutz, C. 1990. Site relationships for *Pinus patula* in the Eastern Transvaal Escarpment Area. Ph.D. Thesis.

SMITH, R. & SMITH, T. 2001. Ecología. Cuarta edición. Madrid, España. Pearson Educación, S.A. 642 pp.

Soares-Filho, B.S., D.C. Nepstad, L.M. Curran, G.C. Cerqueira, R.A. Garcia, C.A. Ramos, E. Voll, A. McDonald, P. Lefebvre & P. Schlesinger. 2006. Modelling conservation in the Amazon basin. *Nature* 440: 520-523.

Suárez, M. M. E., Villaseñor, J. L., & Mata, L. L. (2017). Climatic domains of the Sierra Madre Oriental and its relationship to floristic diversity. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(1), 224–233. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.01.020>.

Torreta, N. K., & Takeda, H. (1999). Carbon and nitrogen dynamics of decomposing leaf litter in a tropical hill evergreen forest. *European Journal of Soil Biology*, 35(2), 57–63. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(99\)00111-9](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(99)00111-9).

Van Wesemael, B. (1993). Descomposición de hojarasca y distribución de nutrientes en perfiles de humus en algunos bosques mediterráneos en el sur de la Toscana. *Ecología y ordenación forestal*, 57, 99-114. [http://dx.doi.org/10.1016/0378-1127\(93\)90165-J](http://dx.doi.org/10.1016/0378-1127(93)90165-J)

Vitousek PM, Sanford RL. 1986. Ciclos de nutrientes en bosques tropicales húmedos. *Revisión anual de ecología y sistemática*, 17: 137-167.

Wright SJ, Carrasco C, Calderón O, Paton S (1999) La oscilación sur de El Niño, producción variable de frutos y hambruna en un bosque tropical. *Ecología* 80: 1632–1647

Zhang H, Yuan W, Dong W, Liu S (2014) Patrones estacionales de caída de basura en el ecosistema forestal en todo el mundo. *Complejo Ecol* 20: 240–247