



# HERRAMIENTAS DE LA BIOLOGÍA PARA LA GESTIÓN FORESTAL DE LOS ECOSISTEMAS EN LA AMAZONIA

Jaime Alberto Barrera, Sandra Yanneth Castro  
y María Soledad Hernández<sup>1</sup>

Vista aérea río Vaupés, Luis Fernando Jaramillo

## Resumen

**D**urante la última década, muchos estudios han revelado que uno de los impactos más fuertes de la destrucción de los bosques se presenta en la funcionalidad de los ecosistemas. Para entender esta funcionalidad, es importante abordar el estudio desde el punto de vista de varias disciplinas de la biología como, la ecología y la fisiología.

Este artículo presenta un esquema para comprender la respuesta del bosque a las demandas del cambio global, bajo enfoques y mediciones llevadas a cabo en la Amazonia a nivel de ecosistemas y especies, en diversas escalas espacio-temporales y en diferentes niveles de organización, bajo el auspicio del programa de Sostenibilidad e Intervención del Instituto Sinchi.

El estudio se aborda desde la estructura y composición de los ecosistemas hasta el análisis de los flujos netos y el intercambio de gases de las plantas. Con este análisis, se infiere que el entendimiento que los procesos biológicos y ecofisiológicos determinan en gran medida el intercambio neto de CO<sub>2</sub> y agua, además de la estructura, composición y funcionalidad de los ecosistemas forestales, lo que permite aproximar a una gestión integral de los mismos, para favorecer la

sostenibilidad biológica y social de los ecosistemas en la región amazónica colombiana.

## Palabras clave

Ecosistemas forestales, ecofisiología, carbono, biodiversidad.

## Abstract

During the last decade, many studies have shown that one of the strongest impacts of the destruction of tropical forest is presented in the functionality of ecosystems. In order to understand this functionality, it is important to approach this study from the point of view of various disciplines such of Biology, as Ecology and Physiology.

This article presents a framework for understanding the response of forests to global change demands, under a range of approaches and measurements carried out in the Amazon ecosystem and species level in various spatial and temporal scales and in different levels of organization, under the auspices of Sustainability and Intervention program Sinchi Institute.

<sup>1</sup> Investigadores. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas, Sinchi.

The study approaches from the structure and composition of ecosystems to the analysis of CO<sub>2</sub> and water net flows and gas exchange of plants. This analysis concludes that understanding the biological and ecophysiological processes, largely determine the net exchange and the structure, composition and function of forest ecosystems which allows an approximation to the integrated management thereof, for sustainability biological and social ecosystems in the Colombia Amazonian region.

## Key words

Forest Ecosystem, Ecophysiology, Carbon, Biodiversity.

## Introducción

El reciente y considerable aumento atmosférico del dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) no tiene precedentes en los últimos 400.000 años (Petit *et al.*, 1999, Falckowski *et al.*, 2000). Las mediciones de las relaciones O<sub>2</sub>/N<sub>2</sub> indican que el aumento continuado del CO<sub>2</sub> es el resultado de procesos de combustión antropogénica, que causan la disminución en el tiempo de las concentraciones atmosféricas de O<sub>2</sub> (Keeling *et al.*, 1996).

El aumento en las concentraciones de CO<sub>2</sub> y otros gases (como CH<sub>4</sub>, N<sub>2</sub>O, CFC, HCFC) tienen el potencial de provocar cambios profundos en el clima de la Tierra, lo que conlleva a un continuo aumento de las temperaturas de la superficie de la Tierra, registradas en los últimos 25 años (IPCC 2001).

Los principales efectos del cambio global sobre la biosfera marina y terrestre ya se han demostrado (Schimel *et al.*, 2001), por lo tanto, la comprensión del intercambio neto de carbono y agua entre los ecosistemas terrestres y la atmósfera es crucial para evaluar los diversos aspectos del cambio global y su efecto en la biosfera (IPCC 2001).

Además, la pérdida global de biodiversidad durante las últimas décadas plantea la gran preocupación por la funcionalidad integral de los ecosistemas (Heywood & Watson 1995, Loreau *et al.*, 2001). La posibilidad que nos encontremos ante la principal amenaza para el funcionamiento y la estabilidad del ecosistema es

alta, con la posible pérdida de servicios importantes del ecosistema para la sociedad (Costanza *et al.*, 1997, Daily *et al.*, 2000).

Los bosques cubren aproximadamente el 28% de la superficie terrestre y almacenan cerca de 46% del carbono terrestre en la biosfera, tanto superficial como subterráneo (WBGU, 1998). La deforestación, con la consecuente degradación del suelo, la conversión a pastizales y la ordenación forestal intensiva han alterado las reservas de carbono en los bosques y, por ende, las contribuciones forestales para el equilibrio del carbono global en el futuro (Schimel *et al.*, 2001).

Así mismo, la pérdida de la biodiversidad en los trópicos se ha hecho más visible durante las últimas décadas, y se manifiesta en la transformación de los paisajes. La intervención del hombre a través del tiempo ha acelerado los procesos naturales, e incluso ha eliminado algunos ecosistemas, lo que por supuesto genera un desequilibrio ambiental en muchos lugares del planeta.

La amenaza a la biodiversidad es uno de los aspectos alarmantes de la crisis de deforestación tropical. Los bosques tropicales son los más antiguos, diversos y más complejos ecológicamente entre las comunidades terrestres (Myers, 1984). Con una ocupación solamente del 7% de la superficie de la Tierra, probablemente sostiene la mitad de formas de vida del planeta (Wilson, 1988). Una de las principales características de los bosques tropicales es su gran riqueza de especies o su gran número de especies por unidad de área. Por ejemplo, la Amazonia y el sudeste de Asia son áreas extraordinariamente diversas en especies y presentan desde 100 hasta 300 especies por hectárea (Peters, 1996).

Los bosques son cruciales en el mantenimiento de la estabilidad de los ríos y cuencas hidrográficas. La deforestación en las cabeceras de los ríos ha producido inundaciones devastadoras, que generaron pérdidas económicas por daños a estructuras físicas y de muchas vidas humanas (Laurance, 1999).

Estos ecosistemas influyen en el clima regional. La IPPC (1996), por ejemplo, considera que la pérdida de los bosques en la región amazónica causa la dis-

minución de la evapotranspiración. Este fenómeno reduce las lluvias del basin en cerca del 20%, lo que causa una disminución de la humedad, alta temperatura superficial y estaciones con fuertes sequías. Con la pérdida de cobertura vegetal también se incrementa la reflectividad de la radiación solar o albedo, que podría alterar los patrones de lluvias tropicales, y aún el de las zonas de latitudes templadas (Myers, 1984).

Según Buchmann (2002), los expertos afirman que la biodiversidad proporciona muchos beneficios fundamentales para el hombre, más allá del suministro de materias primas. La pérdida de biodiversidad tiene efectos negativos sobre varios aspectos del bienestar humano, como la seguridad alimentaria, la vulnerabilidad ante desastres naturales, la seguridad energética y el acceso al agua limpia y a las materias primas.

Diferentes enfoques consideran a las especies en un espectro que va desde considerar que cada especie es única y desempeña un papel insustituible en el ecosistemas, hasta aquella en que las especies se superponen en funciones, al grado en que la remoción de una o varias puede ser sustituida por otras (redundancia o compensación funcional). Se ha visto que una o pocas especies desempeñan un papel determinante en la estabilidad y funcionamiento del ecosistema, más allá de lo que su biomasa o “peso relativo” representa (Naeem, 2000). Los retos particulares surgen cuando se trabaja con los bosques, debido a su tamaño, complejidad y los muchos usos que la sociedad obtiene de ellos.

El propósito de este artículo es mostrar herramientas de la biología, como la ecología y la fisiología vegetal, que facilitan el conocimiento de la realidad biológica y ecológica de los bosques de la Amazonia. Así mismo, busca comprender su respuesta a las demandas de cambio global, bajo enfoques en diferentes niveles de organización y mediciones espacio-temporales que, usados de manera integral, permitan el desarrollo de alternativas productivas sostenibles. A través de éstas se generarán procesos de innovación y transferencia de tecnología, para mejorar las condiciones de vida y reconvertir los procesos de intervención inadecuados en alternativas de manejo sostenible con bases científicas, y así cumplir con los

objetivos propuestos en el programa de Sostenibilidad e Intervención del Instituto Sinchi.

## **Biodiversidad**

El término diversidad biológica ha evolucionado desde sus primeras interpretaciones como riqueza de especies en 1980 por Lovejoy, o los conceptos de Norse and McManus en el mismo año, que integran a este concepto la diversidad ecológica y la diversidad genética; pero es en 1985, en el Foro Nacional de Biodiversidad en Estados Unidos, donde comienza a aplicarse el término de biodiversidad, aunque autores como Ghilarov consideran que inicialmente fue utilizado en debates políticos.

El concepto de biodiversidad o diversidad biológica ha tenido muchas interpretaciones, como lo resume Hamilton (2005), orientadas en algunos casos como sinónimo de riqueza de especies, otros como diversidad de especies, en conceptos más amplios como “toda la variedad de vida sobre la tierra” u otros más específicos que destacan las especies amenazadas.

En la actualidad, una de las interpretaciones al término biodiversidad es realizado desde la biología de la conservación, que lo define y explica como la suma de todas las cosas vivas que pueden ser vistas desde diferentes niveles. Si estos niveles se organizan de manera jerárquica, desde genes, poblaciones-especies, comunidades-ecosistemas y paisajes, pueden ser entendidos de forma más sencilla, ya que estas jerarquías se encuentran anidadas, es decir que los niveles más altos encierran los niveles más bajos, y en éstos la diversidad puede ser descrita o dividida en composición, estructura y función (Orians & Groom, 2006; Noss, 2006).

## **Evaluación de la biodiversidad**

Además, del significado que tiene la biodiversidad en sí misma, también es un parámetro útil en el estudio y la descripción de las comunidades ecológicas, tomando como base que la diversidad en una comunidad depende de la forma como se reparten los recursos ambientales y la energía a través de sistemas biológicos complejos, su estudio puede ser una de las

aproximaciones más útiles en el análisis comparado de comunidades o de regiones naturales.

La biodiversidad tiene varios componentes que se expresan a diferentes escalas, y estas condicionan la forma como se medirá ésta (Halfter y Ezcurra, 1992). Rabinowitz, (1986) citada por Halfter y Ezcurra (1992) describe tres niveles de la biodiversidad: el genético, el ecológico y el biogeográfico, según la cantidad y proporción de los diferentes elementos biológicos que contenga el sistema.

Aunque se ha hablado de pérdida de diversidad, y es fácilmente perceptible para nosotros la disminución de la cobertura vegetal y todas las implicaciones que esto trae, es necesario utilizar herramientas que nos permitan sustentar de forma técnica estas apreciaciones. Por tal motivo, se debe contar con la mayor cantidad de información sobre los ambientes naturales, lo que significa saber qué hay en ellos, cómo son y cómo funcionan, para evaluar su estado actual, su posible manejo y predecir las posibles respuestas o cambios que se presenten por factores ambientales o antrópicos.

Una de las principales dificultades que se presentan en dichas evaluaciones es encontrar una metodología comparable, que se pueda monitorear en el tiempo en diferentes estudios; además de determinar qué datos o indicadores son convenientes para las evaluaciones, sin que se den algunas sesgos hacia ciertos grupos (Dobson, 2005).

## Evaluación de la composición

Un componente importante de la biodiversidad es la variación entre los individuos de una especie o población, dado que esta variación alberga una gran cantidad de información genética diferente, que permite que algunos individuos de la población respondan adecuadamente a cambios ambientales, se adapten y se mantengan en generaciones futuras (Orians & Groom, 2006).

Al respecto, estudios como los realizados sobre la diversidad del género *Couepia* (*Chrysobalanaceae*) en la Amazonia colombiana, muestran que especies como *Couepia dolichopoda* (Aqüire) presentan un amplia varia-

bilidad en sus poblaciones naturales. Esto es sugerido por los altos niveles de polimorfismo genético observados a través de marcadores moleculares (Barrera *et al.*, 2006).

La variación de las especies —entendidas como grupos de poblaciones naturales que se cruzan actual o potencialmente, y tienen aislamiento reproductivo con otros grupos (Orians & Groom, 2006)—, es un elemento significativo para la biodiversidad.

Algunos reportes recientes muestran el escaso conocimiento que tenemos de nuestras especies, y rescatan la importancia de la taxonomía como herramienta útil en la meta de conservación de especies. Se estima que de cerca de 7 a 15 millones de especies sólo se han descrito alrededor de 1,7 millones (Mace, 2004).

Cualquier estudio, y en especial los de conservación, debe identificar de manera plena, la especie o especies que son objeto de investigación, y/o las especies existentes en el área de estudio. Estos datos ayudan no sólo a caracterizar la zona, sino también a tomar medidas de conservación, de ser necesario, dado que con esta información podemos ver en un primer plano la diversidad de especies tan sólo con los listados, y posteriormente ser un registro de distribución que combinado con información secundaria puede determinar la presencia de especies raras o endémicas y en el nivel espacial en el que se encuentran ya sea local, regional o nacional.

Dado que las especies son unidades fundamentales en la evolución y presentan el resultado de diferentes procesos adaptativos, nos permiten describir un área y su respectivo estado conservación. Los estudios florísticos exhiben especies cuya presencia indica el tipo de ecosistema de una región determinada, o permiten establecer qué especies caracterizan el hábitat de nuestra especie objetivo.

Por ejemplo, en la caracterización del hábitat de la especie *C. dolichopoda* (Barrera *et al.*, 2006), en la región de Araracuara (Caquetá) esta especie se presenta junto con las especies *Eschweilera coriacea*, *Clathrotropis macrocarpa* y *Oenocarpus bataua*, características de bosques de tierra firme en la región amazónica (Cárde-

nas *et ál*, 2004; Duivenvoorden & Lips, 1993). Con respecto a la caracterización del hábitat de la especie arbustiva *Myrciaria dubia* (Camu camu), en el corregimiento de Tarapacá (Amazonas), esta especie comparte su hábitat con *Psidium densicomum* (Guayabilla), *Eugenia lambertiana*, *Symmeria paniculata* y *Macrolobium acaciifolium*, especies reconocidas por encontrarse en zonas inundables.

En el estudio de los bosques del área de colonización de Mitú (Vaupés), donde también se estableció la densidad de las palmas *Oenocarpus bataua* y *Euterpe precatoria*, se registró la presencia de *Monopteryx angustifolia* y *Eperua leucantha*, especies representativas en bosques sobre suelos de baja fertilidad de arenas blancas (Medina, García & Cuevas, 1990).

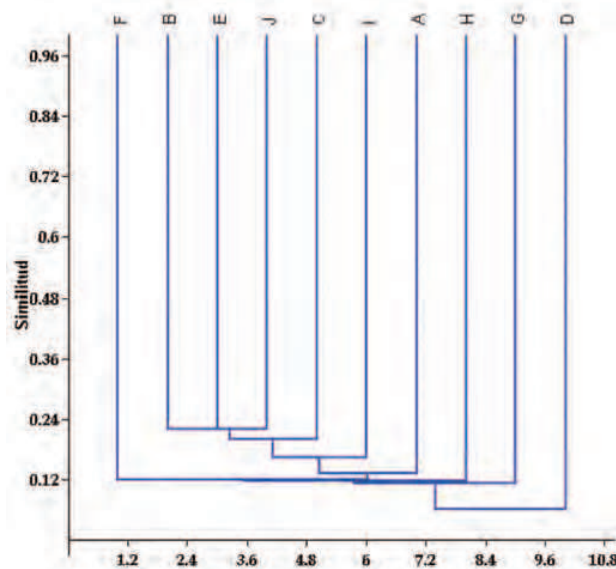
Los índices de similitud en los estudios florísticos permiten marcar el grado de diferencia entre las comunidades. Los índices más frecuentes son los coeficientes de similitud de Jaccard y Sorensen, ambos trabajan con apartir de la relación presencia/ausencia (Krebs, 1999). En el estudio que se adelantó en los bosques de las áreas de colonización de Mitú, que en general corresponden a relictos de bosque con algún grado de intervención,

se evaluaron 10 levantamientos que fueron comparados con un análisis de similitud de Jaccard, con apoyo del programa estadístico Past, mediante el método gráfico de análisis de agrupamiento de Jaccard.

En la figura 1 se observa que los levantamientos se dividen en dos grandes grupos: uno correspondiente al levantamiento D y el otro grupo con el resto de levantamientos. Esto muestra que no existe similitud entre los dos grupos, es decir, que el levantamiento D no comparte ninguna especie con el resto de levantamientos.

Mediante el análisis del levantamiento D se encuentra la presencia de especies como *Miconia* cf. *poepigii* y *Vismia* cf. *Japurensis*, entre otras especies poco frecuentes en bosques secundarios, lo que prueba que éste es un bosque secundario, argumento unido a otras características como su estructura y la cercanía a la comunidad indígena Ceima Cachivera.

A pesar que la similitud es baja entre los demás levantamientos, que se explica en parte por la alta diversidad de especies en estos bosques, es posible agrupar estos nueve levantamientos en un solo tipo de bosque para un análisis posterior.



**FIGURA 1.** ANÁLISIS DE AGRUPAMIENTO DE JACCARD PARA LAS DIEZ PARCELAS ESTUDIADAS EN ÁREAS DE COLONIZACIÓN MITÚ (VAUPÉS).

## Evaluación de la estructura

Una comunidad, en su estructura, se define por la distribución en sentido vertical y horizontal de parámetros ecológicos como la abundancia, densidad o la frecuencia, que permiten diferenciar la fisonomía de un bosque.

En el sentido vertical, la característica que mejor refleja este aspecto es la estratificación, mientras que en sentido horizontal lo son la densidad, el área basal y la cobertura (Rangel & Vásquez, 1997).

El número de especies (riqueza) junto con el número de individuos (abundancia) en una comunidad o ecosistema son parámetros que describen su estructura y constituyen la forma de medir la diversidad de especies en una comunidad (Orians & Groom, 2006). Se destaca que la comunidad biológica es definida por las especies existentes dentro de ella y sus respectivas interacciones (Hamilton, 2005).

Otras medidas que se destacan en la estructura, son: la densidad, que es el número de individuos sobre el área total muestreada, o el Índice de Valor de Importancia (IVI), que es la suma de las variables frecuencia, abundancia y dominancia relativas, caso en el que la dominancia o área basal de la especie es el área basal de todas las especies en el estrato.

Un aspecto difícil de las evaluaciones de diversidad es conservar el procedimiento metodológico, para que los datos sean comparables en diferentes regiones (Dobson, 2005). Por ejemplo, cuando se quiere estimar la abundancia de individuos, el censo en cuadrantes es uno de los métodos más conocidos en ecología, pero su forma y tamaño en general tienden a variar de acuerdo al objetivo y al tamaño del individuo o grupo de individuos que estén en estudio (Krebs, 1999).

En Colombia, Rangel & Vásquez (1997), compilan algunos trabajos realizados en el país y proponen di-

**TABLA 1.** ÍNDICES DE VALOR DE IMPORTANCIA PARA DOS LEVANTAMIENTOS EN EL ÁREA DE COLONIZACIÓN DE MITÚ 1 (VAUPÉS).

Especie	Frecuencia relativa	Densidad relativa	Dominancia relativa	Índice valor importancia
<i>Eperua leucantha</i>	21,95	39,29	40,83	102,07
<i>Micropholis splendens</i>	12,20	10,71	15,78	38,69
<i>Pseudosenefeldera inclinata</i>	17,07	14,29	3,40	34,76
<i>Taralea oppositifolia</i>	4,88	3,57	10,13	18,58
<i>Neocouma ternstroemiacea</i>	4,88	3,57	6,75	15,20
<i>Monopteryx angustifolia</i>	2,44	1,79	3,41	7,64
<i>Oenocarpus bataua</i>	2,44	1,79	0,87	5,10

**TABLA 2.** ÍNDICES DE VALOR DE IMPORTANCIA PARA DOS LEVANTAMIENTOS EN EL ÁREA DE COLONIZACIÓN DE MITÚ 2 (VAUPÉS).

Especie	Frecuencia relativa	Densidad relativa	Dominancia relativa	Índice valor importancia
<i>Monopteryx angustifolia</i>	14,63	18,18	50,34	83,16
<i>Hevea pauciflora</i>	7,32	6,82	5,31	19,45
<i>Oenocarpus bataua</i>	7,32	6,82	2,33	16,46
<i>Aspidosperma excelsum</i>	2,44	2,27	8,80	13,51
<i>Clathrotropis macrocarpa</i>	7,32	6,82	1,67	15,81
<i>Eperua leucantha</i>	2,44	2,27	2,42	7,13
<i>Bathysa bracteosa</i>	4,88	4,55	1,47	10,89

ferentes tamaños de superficies de acuerdo a rangos altitudinales. Para la región amazónica, aunque la forma de los cuadrantes varía, el tamaño de las áreas mínimas de muestreo tiende a mantenerse.

Para la Amazonia colombiana, una de las metodologías seguidas con frecuencia es la de Cárdenas *et ál.*, (1997). Estos muestreos de vegetación se realizan de acuerdo con los estratos arbóreo o fustal, arbustivo o latizales y herbáceo o brizal, midiendo las variables ampliamente utilizadas (Cárdenas *et ál.*, 1997; Rangel & Vásquez, 1997).

En las tablas 1 a 4 se muestran los IVI para el estrato arbóreo, en muestreos de 0,1 Ha en tres áreas de la región amazónica: Mitú (Vaupés), Morelia y Araracuara (Caquetá), desarrollados en diferentes proyectos del grupo de sostenibilidad.

Este índice permite determinar las especies con mayor representatividad en el ecosistema. En el caso de

Mitú (tabla 1), los valores de IVI de dos levantamientos en la zona muestran las especies *E. leucantha* y *M. angustifolia* dominan en los levantamientos.

Se puede observar las diferencias en los índices de valor de importancia en las tres comunidades vegetales muestreadas en tres regiones apartadas de la región amazónica. Las especies con mayor IVI en los bosques en Mitú dominan con valores mucho más altos que las predominantes *Pourouma cf. guianensis* en Morelia o *Clathrotropis macrocarpa*, en los bosque de Araracuara.

Existen métodos matemáticos para calcular la diversidad, ampliamente conocidos como *índices de diversidad*. Estos índices toman dos aspectos de la comunidad: la riqueza de especies y la equitatividad, que se refiere a la distribución de abundancia entre las especies (Hamilton, 2005). Los índices de Shannon-Wiener\* y Margalef\* son utilizados con mucha frecuencia (ver tabla 5).

**TABLA 3.** ÍNDICES DE VALOR DE IMPORTANCIA PARA DOS LEVANTAMIENTOS EN MORELIA (CAQUETÁ).

Frecuencia relativa	Densidad relativa	Dominancia relativa	Índice valor importancia	Frecuencia relativa
<i>Pourouma cf. guianensis</i>	6,024	8,989	25,865	40,878
<i>Vantanea sp.</i>	1,205	1,124	6,286	8,615
<i>Senefeldera macrophylla</i>	2,41	3,371	1,765	7,545
<i>Qualea cf. Ingens</i>	2,41	2,247	2,369	7,026
<i>Drypetes sp.</i>	1,205	1,124	3,981	6,309
<i>Viola multinervia</i>	2,41	2,247	1,597	6,254
<i>Mabea cf. Occidentales</i>	1,205	2,247	1,138	4,59

**TABLA 4.** ÍNDICES DE VALOR DE IMPORTANCIA PARA DOS LEVANTAMIENTOS EN ARARACUARA (CAQUETÁ).

Especie	Frecuencia relativa	Densidad relativa	Dominancia relativa	Índice valor importancia
<i>Clathrotropis macrocarpa</i>	3,03	5,714	2,705	11,449
<i>Oenocarpus bataua</i>	4,04	3,81	2,393	10,243
<i>Eschweilera punctata</i>	3,03	2,857	4,353	10,24
<i>Gustavia hexapétala</i>	2,02	2,857	2,764	7,641
<i>Brosimum guianense</i>	3,03	2,857	1,186	7,073
<i>Clathrotropis nitida</i>	3,03	2,857	9,45	6,833

TABLA 5. ÍNDICES DE DIVERSIDAD EN 3 COMUNIDADES VEGETALES DE LA AMAZONIA.

Departamento	Localidad	Levantamiento	Densidad	Riqueza	*Shannon-Wiener	*Margalef
Caquetá	Morelia	2	89	76	4,20	11,58
Caquetá	Morelia	3	89	76	4,23	11,58
Caquetá	Puerto Rico	5	89	76	4,28	11,58
Caquetá	Araracuara	7	95	62	3,77	9,15
Caquetá	Morelia	1	69	61	4,07	9,82
Caquetá	Puerto Rico	4	71	59	4,01	9,43
Amazonas	Chorrera	8	67	49	3,78	7,91
Caquetá	Puerto Rico	6	60	44	3,66	7,28
Vaupés	Mitú	17	69	44	3,54	7,04
Vaupés	Mitú	19	76	41	3,54	6,4
Vaupés	Mitú	10	49	33	3,35	5,7
Vaupés	Mitú	15	49	33	3,35	5,7
Caquetá	Solano	9	58	27	3,04	4,44
Vaupés	Mitú	11	61	27	2,88	4,38
Vaupés	Mitú	18	44	27	3,06	4,76
Vaupés	Mitú	14	63	23	2,74	3,68
Vaupés	Mitú	16	50	23	2,68	3,90
Vaupés	Mitú	12	56	21	2,27	3,44
Vaupés	Mitú	13	45	19	2,6	3,28

En la evaluación de las palmas arbóreas *Oenocarpus bataua* en Mitú, se censaron 397 individuos con una densidad promedio de 20 individuos/Ha. *E. precatória* registró 146 individuos en 20 hectáreas de bosque, de modo que presentó una densidad de 7 individuos por Ha. En otros estudios realizados por el Instituto Sinchi para el Trapecio Amazónico, se encontró que estas especies tienen densidad de 23 individuos de *O. bataua* y 22 de *E. precatória* por hectárea.

De cualquier manera, en la evaluación de sistemas sostenibles, los modelos demográficos de las especies deben ser usados para encontrar los límites de la intensidad de la producción. Pero cuando se desea predecir la respuesta de una especie a un posible plan de manejo o diseño de tratamientos silviculturales, que contrarresten los efectos negativos de la extracción sobre el abastecimiento de los productos de la población, es necesario aplicar modelos basados en el entendi-

miento de los procesos de reclutamiento en los bosques tropicales (Boot & Gullison, 1995).

### Desde la biología hacia la ecofisiología y funcionalidad del ecosistema

Una comunidad de especies que ocupan un lugar e interactúan entre ellos, forman un ecosistema. En la naturaleza, los ecosistemas pueden ser considerados bajo distintos niveles de organización, en términos de estructura (cuantificación de componentes) y función (casual de las relaciones, tipo y cantidad de materia y energía en la determinación del modelo estructural) (Naeem, 2000).

Para predecir los efectos de la diversidad de las especies en el funcionamiento de los ecosistemas, y establecer comparaciones entre éstos, es necesario agrupar las especies en un término menos amplio que el de productores o consumidores, pero más amplio que el de



especie, basados en características taxonómicas, morfológicas, fisiológicas y sus atributos fenológicos, sobre todo en aquellos atributos relacionados con el tamaño de la planta y el uso de recursos. Este objetivo puede conseguirse a través de la clasificación de las especies en grupos funcionales (Walker, 1992).

Un grupo funcional es un conjunto de especies que juegan el mismo papel en mantener y regular los procesos del ecosistema. Las características utilizadas para clasificar las especies en grupos funcionales dependerán del tipo de ecosistema y del objetivo del estudio (Walker, 1995). Por lo tanto, preguntarnos si podemos predecir procesos de los ecosistemas según las características de las especies, o si el cambio del número de especies en un ecosistema implica alteraciones de los procesos del ecosistema, resulta de gran relevancia, tanto para integrar conocimientos de ecología de poblaciones y de ecosistemas, como para fundar bases ecológicas para la conservación de los sistemas naturales.

El estudio funcional del comportamiento de las plantas en su medio ambiente relaciona la ecología y la fisiología, con lo que surge una nueva disciplina, la ecofisiología. Ésta permite la realización de predicciones cuantitativas del comportamiento de plantas (Fitter & Hay, 2002). Las primeras investigaciones en este campo se basaron en observaciones de campo, mediante la aplicación de técnicas rudimentarias, mientras que en el último medio siglo los trabajos se volvieron más complejos y precisos, pues se utilizan equipos de medición portátiles en campo (Lassoie Hinckley, 1991).

Entonces, surgen varias preguntas durante la gestión ambiental de un ecosistema forestal: ¿cuáles son los flujos netos de carbono de los ecosistemas?, ¿cuáles ecosistemas son sumideros de carbono y cuáles son fuentes del mismo?, ¿dónde y en qué etapa de desarrollo se puede encontrar?, ¿cuán grande es la variabilidad intra e interanual de NEE (Net Ecosystem Exchange)?, ¿cómo cambia el NEE en respuesta a los cambios ambientales o después de los disturbios?, ¿qué factores regulan los procesos y respuestas de los ecosistemas a las nuevas condiciones?, ¿cómo puede ser dividido el NEE entre los componentes de los ecosistemas?, ¿cómo puede el manejo forestal

cambiar para aumentar la ganancia neta de carbono de los bosques?

Estas preguntas tienen su equivalente entre las que plantean los ecofisiólogos: ¿cuáles son las tasas fotosintéticas y respiratorias de las plantas?, ¿cuáles plantas crecen más rápido y asignan más carbono en los tejidos leñosos perennes?, ¿dónde y en qué fase de desarrollo pueden ser encontradas?, ¿qué efecto tiene la fenología y el ciclo largo de desarrollo en las tasas de crecimiento y en los ciclos de vida de las plantas?, ¿cómo se lleva a cabo el intercambio gaseoso en la planta? y ¿cómo es la asignación del carbono, según los patrones de cambio en las condiciones ambientales o después de los disturbios que sucedan? (Buchmann, 2002).

En el siglo XX, los ecofisiólogos han llevado a cabo experimentos de campo, en primer lugar sobre las relaciones de agua de la planta, a continuación, sobre la fotosíntesis y las adaptaciones de las plantas al medio ambiente. En la década de 1980, el desarrollo de nuevos métodos y equipos para la determinación de las relaciones funcionales ha favorecido el desarrollo de modelos que describen los mecanismos fisiológicos de respuesta de las plantas a los ambientes cambiantes (Lambers *et al.*, 1998).

Siendo así, ¿desempeña la ecofisiología vegetal un papel importante para evaluar la respuesta de los bosques al cambio global en las grandes escalas espacio-temporales? Muchas de las relaciones funcionales determinadas experimentalmente (por ejemplo, la respuesta de la luz y los estomas, que limitan el intercambio gaseoso de la hoja, dependen de la temperatura y de la respiración) se utilizan en la investigación del cambio global (Buchmann y Schulze 1999).

Se puede referenciar un ejemplo actual a partir de los estudios, mediante la técnica de covarianza turbulenta para estimar el intercambio de neto de CO<sub>2</sub> de los ecosistemas (NEE). Esto se basa en las relaciones entre factores abióticos y las respuestas fisiológicas de las plantas para explicar flujos netos compuestos de los ecosistemas y para llenar lagunas en estos conjuntos de datos (por ejemplo, durante el mantenimiento de las estaciones de medición de flujos (Falge *et al.*, 2001a, 2001b).

Al examinar las relaciones hídricas de los ecosistemas, los flujos netos NEE están relacionados con déficit de vapor agua (Arneth *et al.*, 1998), a través de la teoría básica de dependencia del intercambio de gas en la planta, desarrollada por la ecofisiología (Lambers *et al.*, 1998).

### Aproximaciones en estudios ecofisiológicos en Amazonia

Una técnica para medir intercambio de CO<sub>2</sub> es el uso de sistema IRGA, acoplado a las torres de flujo (sistemas abiertos) sobre el dosel de masas vegetales características, o mediante el uso de equipos portátiles con sistema de cámaras cerradas en las especies, que constituyen la principal masa forestal de las coberturas.

Una torre de flujo con un sistema de covarianza *eddy* (o de remolino), más comúnmente conocido como *eddy covariance*, necesita un anemómetro sónico para medir la velocidad del viento con altas frecuencias (por lo general a 10 ó 20 Hz) y un analizador infrarrojo de gas de alta frecuencia, para medir las concentraciones de H<sub>2</sub>O y CO<sub>2</sub> en el aire. Estos sensores se fijan en la punta de una torre fina, sobre la altura promedio del dosel. La torre tiene que ser lo más fina posible para minimizar las distorsiones del flujo.

Con frecuencia, una estación meteorológica opera en la torre de flujo, junto con el sistema de covarianza *eddy*. Esto es útil por varias razones: los sensores son más potentes y comparables al de otras estaciones meteorológicas instaladas en otras partes; mide los flujos de las turbulencias y otras variables como la precipitación, la radiación solar y la radicación neta; y los datos pueden ser almacenados en archivos más pequeños, para ser distribuidos y transmitidos.

Si medimos el flujo de CO<sub>2</sub> de un ecosistema de forma continua durante un año, podremos cuantificar la cantidad de CO<sub>2</sub> que dicho ecosistema absorbe (sumidero) o emite (fuente) al año (NEE). De igual modo, podremos determinar el promedio diario de flujo de CO<sub>2</sub> durante una temporada (días, meses y estaciones).

La otra técnica establece la necesidad de comprender que los flujos de intercambio gaseoso a lo largo del

sistema, conocidos como *continuo suelo-planta-atmósfera*, desempeña un papel clave en el funcionamiento de los ciclos de materia y energía de los ecosistemas terrestres (Ehleringer y Field, 1993).

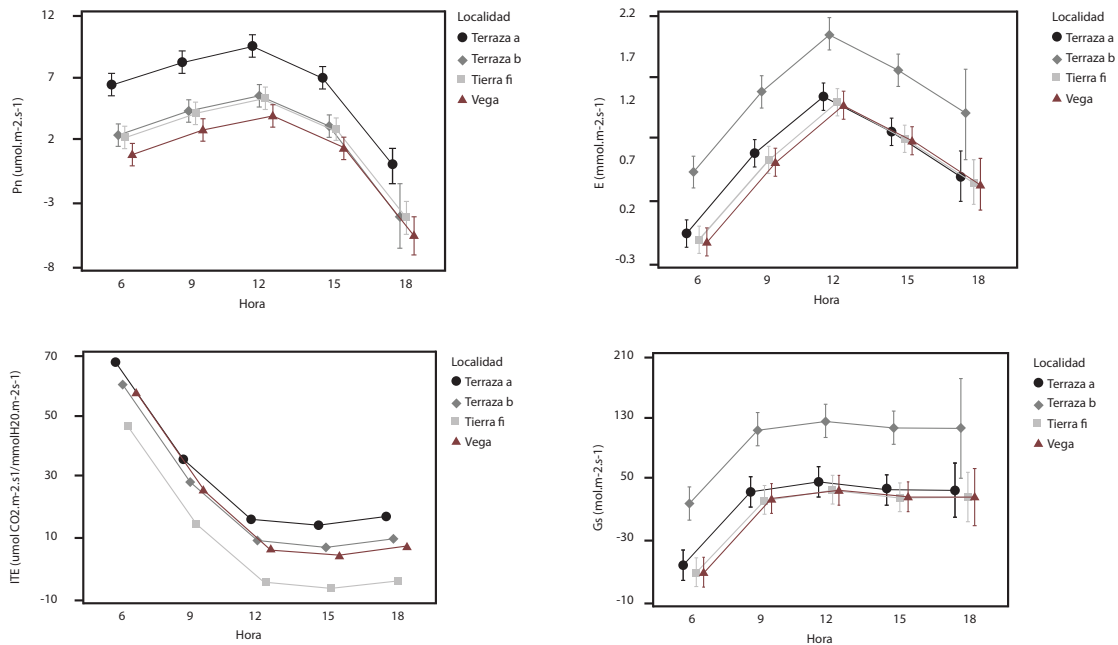
Los procesos y componentes de dicho sistema son análogos a los que operan en un circuito electrostático, incluyendo una diferencia de potencial (hídrico o eléctrico, respectivamente) que mantiene dicho flujo, así como componentes que regulan su intensidad. Por ejemplo, los órganos de almacenaje de agua operan de forma similar a un condensador, y otros órganos oponen resistencia a dicho flujo, es decir, actúan como resistencias (Cowan, 1982; Sellers *et al.*, 1996).

La caracterización de los flujos de intercambio gaseoso en la hoja implica la descripción de cinco variables de estado principales: la conductancia estomática (gs), la asimilación neta de carbono (Pn), la transpiración (E), el potencial hídrico ( $\Psi$ ) y la temperatura foliar (T<sup>o</sup>). La determinación de estas variables en las diferentes partes del dosel y a lo largo del tiempo es una tarea compleja, y a menudo se recurren a diferentes aproximaciones. Para este propósito, se usa el sistema IRGA unidad portátil, que registra estas variables en ciclos de evaluación diurnos sobre hojas individuales de plantas seleccionadas. Estos sistemas constan de un analizador de gases infrarrojo, una cámara para hojas de 2,5 cm<sup>2</sup> de área de medición y un microprocesador.

Con esta información se determina la eficiencia en el uso del agua (EUA), mediante la relación Pn/E y el coeficiente transpiratorio (cantidad de agua consumida por biomasa producida), la cual se determina estimando el área bajo la curva de PN y E para un período de 12 horas, mediante un factor de conversión de 1,5 g de CO<sub>2</sub> para la producción de 1 g de biomasa (Sestak *et al.*, 1971 citado por Lopez y Riaño, 2001).

Las variables climáticas de temperatura diaria, humedad relativa, brillo solar, radiación PAR y precipitación son monitoreadas por microestaciones climáticas dispuestas en los sitios de evaluación.

Bajo este esquema metodológico, el programa de Sostenibilidad e Intervención del Instituto Sinchi ha abor-



**FIGURA 2.** VARIABLES DEL INTERCAMBIO DE GASES ENTRE LA HOJA Y LA ATMÓSFERA MEDIDAS EN PLANTAS DE *EUGENIA STIPITATA* BAJO CONDICIONES FISIGRÁFICAS DE CAMPO DURANTE LA ESTACIÓN LLUVIOSA EN LA AMAZONIA NORTE Y OCCIDENTAL COLOMBIANA.

Nota: en la gráfica anterior, los símbolos denotan las medias y las barras el CI obtenido: Pn=Fotosíntesis Neta, E=transpiración de la hoja, ITE=Eficiencia Instantánea de la Transpiración, Gs=Conductancia estomática

dado la investigación en flujos netos NEE de los ecosistemas, partiendo desde los modelos antrópicos tipo agroforestal, y pasando por los bosques monoespecíficos de tipo oligárquico, con la perspectiva de abordar al corto plazo los flujos de  $\text{CO}_2$  y agua en ecosistemas de bosque con diferentes grados de intervención.

Los ejemplos dados a continuación ilustran el enfoque metodológico y la posible interpretación a partir de estos resultados, desde el punto de vista de la interacción de las plantas con el medio ambiente que las rodea.

Como se puede observar en la figura 2, las condiciones fisiográficas sobre las cuales se desarrollan las especies de la Amazonia determinan el comportamiento de las variables asociadas al intercambio gaseoso. También se puede establecer que la condición fisiográfica determina, en parte, las limitaciones estomáticas para el in-

tercambio gaseoso que tienen las especies amazónicas. Así, por ejemplo, cuando especies nativas como *Eugenia stipitata* se desarrollan en unidades de vega del río, a pesar de la fertilidad natural que la sedimentación permanente genera, las tasas de Pn en la temporada de lluvias, son las más bajas, hecho que se asocia a la reducción en la Gs y a bajas tasas transpiratorias. Esto permite entender que bajo estas condiciones, esta especie es más sensible a cambios en las condiciones microclimáticas, lo que se traduce en el cierre de los estomas, y afecta el intercambio gaseoso (Lopez y Riaño, 2001, de Camargo-Bortolin *et al.*, 2008).

El concepto de eficiencia en el uso del agua WUE (del inglés "Water Use Efficiency") o ITE (del inglés Instantaneous Transpiration Efficiency), de amplia difusión en las ciencias agronómicas, es de probada utilidad en modelos de producción forestal, principalmente en el ámbito de la silvicultura intensiva (Calder 1992).

**TABLA 6.** VARIABLES DEL INTERCAMBIO DE GASES ENTRE LA HOJA Y LA ATMÓSFERA MEDIDAS EN PLANTAS DE *EUGENIA STIPITATA* BAJO CONDICIONES FISIGRÁFICAS DE CAMPO DURANTE LA ESTACIÓN LLUVIOSA EN LA AMAZONIA NORTE Y OCCIDENTAL COLOMBIANA. VALORES MEDIOS DE LA ITE (EFICIENCIA INSTANTÁNEA DE LA TRANSPIRACIÓN) DE HOJAS Y CAPACIDAD DIARIA DE PRODUCCIÓN DE BIOMASA DE PLANTAS DE *EUGENIA STIPITATA* BAJO 4 CONDICIONES FISIGRÁFICAS DE CAMPO, DURANTE LA ESTACIÓN LLUVIOSA EN LA AMAZONIA NORTE Y OCCIDENTAL COLOMBIANA.

Localidad	N	ITE (mmol CO <sub>2</sub> /mmol H <sub>2</sub> O)	E mmol (H <sub>2</sub> O•m <sup>-2</sup> •s <sup>-1</sup> )	Producción de Carbono del individuo (mmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> •s <sup>-1</sup> )	Biomasa producida (g•día•m <sup>-2</sup> )
Terraza alta	114	0,00785	10,658	0,08366	106
Terraza baja	113	0,00244	19,52	0,04763	60,4
Tierra firme	124	0,00252	9,51	0,02396	30,3
Vega	115	0,00311	10,21	0,03175	40,2

El cálculo se fundamenta en la existencia de una WUE específica para cada especie o genotipo, que indica la cantidad de carbono fijada por unidad de agua transpirada. De esta manera, una sencilla multiplicación entre WUE y el agua transpirada permite determinar la producción de carbono del individuo.

El análisis de esta variable permite establecer que la sensibilidad se hace evidente en las condiciones edafoclimáticas, dado que al estimar la cantidad de agua requerida para producir un gramo de biomasa, se encontró que en tierra firme o lomerío y terraza baja, *Eugenia stipitata* tiene un mayor el consumo de agua, de 244 y 251,3 g, respectivamente; mientras que en la terraza alta es de 78,2 g, y en la vega hay un gasto de agua de 197,5 g.

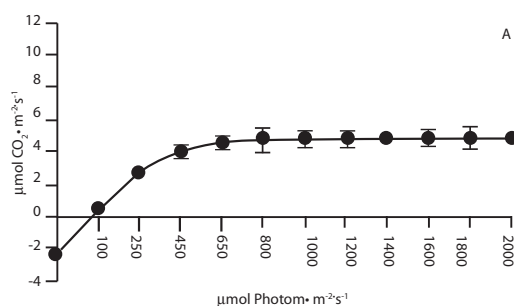
A partir de estas evaluaciones y su interpretación, se deduce que los registros de Gs indican cuáles especies pueden presentar limitaciones estomáticas para el intercambio gaseoso, mientras que las tasas transpiratorias determinan la sensibilidad a cambios en las condiciones microclimáticas. A su vez, la tasa de incorporación neta de CO<sub>2</sub> por unidad de agua transpirada estima la cantidad de agua requerida para producir un gramo de biomasa, lo cual es un indicador clave en la habilidad para capturar carbono, pues el agua es factor limitante de la capacidad de asimilación (Lopez y Riaño, 2002).

La distribución de las plantas vasculares a varios niveles dentro del dosel del bosque parece ser el resultado de un balance entre los requerimientos de luz y suministro de agua, debido al gradiente vertical de estos elementos en el bosque (Medina, 1986). En este as-

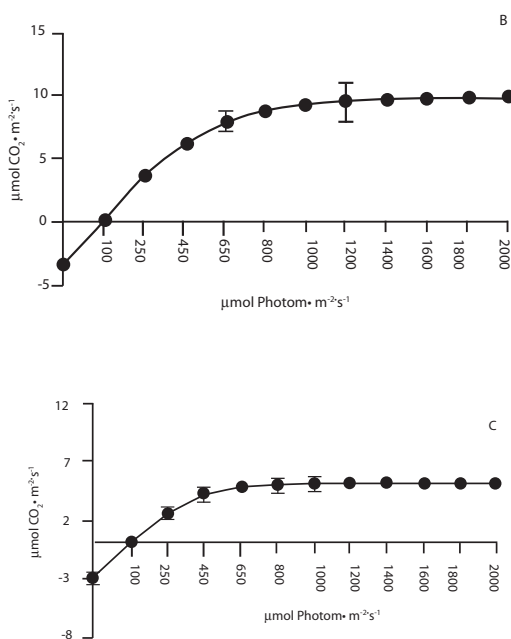
pecto, el procedimiento evalúa la respuesta de la tasa de asimilación o fotosíntesis al flujo de fotones.

En general, se este comportamiento describe una progresión curvilínea compuesta por dos etapas: i) fase inicial lineal de aumento en la tasa de asimilación, a medida que se incrementa la cantidad de luz, y que pasa por el punto de compensación lumínica; y ii) la desaceleración progresiva de la tasa de asimilación con el aumento de la cantidad de luz (por lo que disminuye la pendiente de la curva), hasta una meseta cuando alcanza la máxima tasa de fotosíntesis o asimilación máxima (Long & hallaren, 1981, citados por Moreno, 1997).

Para evaluar esta interacción se construyen curvas de asimilación de CO<sub>2</sub>, en función del flujo de radiación fotosintéticamente activa para las hojas sanas adultas, expuestas a valores de PAR entre 0 y 1887 μmol foton•m<sup>-2</sup>•s<sup>-1</sup>.



**FIGURA 3.** FOTOSÍNTESIS NETA (PN) EN FUNCIÓN DE LA DENSIDAD DE FLUJO FOTÓNICO (PPFD) EN HOJAS DE *M. DUBIA*. (A) PLANTAS ADULTAS JÓVENES, (B) PLANTAS ADULTAS Y (C) PLANTAS JUVENILES.



CONTINUACIÓN FIGURA 3.

las evaluaciones realizadas en *M. dubia* muestran la respuesta de una especie heliófita de origen natural, con comportamiento tipo bosque oligárquico, es decir, dominado sólo por una o dos especies (Peters *et ál.*, 1989). La interacción forzada con el bosque que rodea un rodal de esta especie afecta su intercambio gaseoso de manera significativa.

Los árboles denominados adultos son los individuos más gruesos y que mayor interacción tienen con la fisonomía del bosque alto denso, inundablemente característicos de las áreas de ribera donde se desarrollan estas formaciones vegetales.

Esta interacción, provoca efecto de sombreado de árboles de porte alto sobre los arbustos de *M. dubia* y, en consecuencia, la reducción en su capacidad de asimilación y el aumento en el punto de compensación de luz. Este comportamiento se hace evidente al compararlos con los individuos ubicados hacia el centro del rodal, donde la dominancia es casi exclusiva de esta especie, y los adultos jóvenes se hallan a plena exposición de luz, por lo que exhiben las tasas más altas de asimilación y puntos más bajos de compensación.

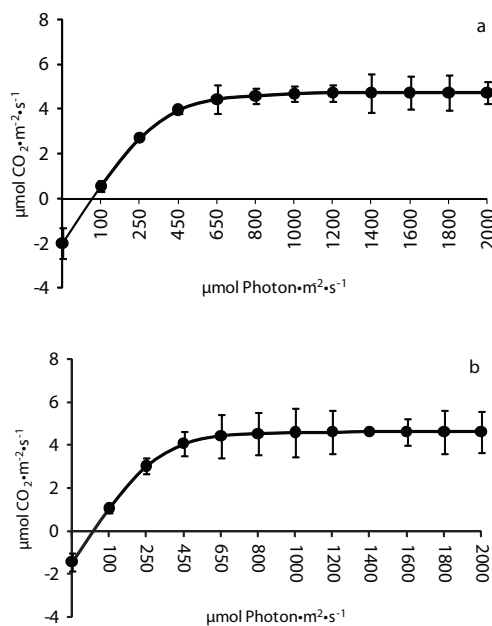


FIGURA 4. FOTOSÍNTESIS NETA (PN) EN FUNCIÓN DE LA DENSIDAD DE FLUJO FOTÓNICO (PPFD) EN HOJAS DE *E. STIPITATA*.

Nota: (a) Plantas a plena exposición y (b) plantas bajo dosel agroforestal.

TABLA 7. COEFICIENTES DE REGRESIÓN PARA LA FOTOSÍNTESIS DE PLANTAS JUVENILES, ADULTAS JÓVENES Y ADULTAS DE *M. DUBIA*, EN FUNCIÓN DE LA CANTIDAD DE LUZ DURANTE LA ESTACIÓN SECA DE TARAPACÁ, AMAZONAS

Variación	R <sup>2</sup>	a	b	c	X <sub>0</sub>	A <sub>max</sub>	PC	P
Juveniles	0,79	-1,20842	0,01271	-0,00000419	1516	8,43	98,3	0,001
Adultos jóvenes	0,90	-1,80734	0,02045	-0,00000792	1291	11,4	92	0,001
Adultos	0,81	-1,1882	0,01190	-0,00000448	1329	6,7	104	0,001

Nota: las convenciones de esta gráfica son: (a) Tasa de respiración en la oscuridad, (b) Máximo rendimiento cuántico aparente o eficiencia cuántica, (X<sub>0</sub>) Punto de saturación luminica, (A<sub>max</sub>) Tasa máxima de fotosíntesis  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , (PC) Punto de compensación luminica ( $\text{mmol de foton} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), (R<sup>2</sup>) Coeficiente de determinación, (P) Probabilidad obtenida en el Anava de la regresión y en los coeficientes del modelo  $P < 0,01$ .

**TABLA 8.** COEFICIENTES DE REGRESIÓN PARA LA FOTOSÍNTESIS DE PLANTAS DE *E. STIPITATA* A PLENA EXPOSICIÓN Y BAJO DOSEL ARBÓREO, EN FUNCIÓN DE LA CANTIDAD DE LUZ.

Variedad	R <sup>2</sup>	a	b	C	X <sub>0</sub>	A <sub>max</sub>	PC	P
Plena exposición	0,69	-0,64242	0,01527	-0,00000649	1176	8,34	43	0,001
Bajo dosel	0,66	-2,30339	0,02352	-0,00001035	1136	11,06	103	0,001

Nota: (a) Tasa de respiración en la oscuridad, (b) Máximo rendimiento cuántico aparente o eficiencia cuántica, (X<sub>0</sub>) Punto de saturación lumínica, (A<sub>max</sub>) Tasa máxima de fotosíntesis (μmol CO<sub>2</sub> • m<sup>-2</sup> • s<sup>-1</sup>), (PC) Punto de compensación lumínica (mmol de fotón • m<sup>-2</sup> • s<sup>-1</sup>), (R<sup>2</sup>) Coeficiente de determinación, (P) Probabilidad obtenida en el Anava de la regresión y en los coeficientes del modelo P < 0,01).

Con estas determinaciones, bajo las condiciones expuestas, se pueden estimar los requerimientos de luz de las especies y, por ende, seleccionar las especies para su incorporación en arreglos agroforestales y de enriquecimiento forestal. Los valores de A<sub>max</sub> no solo indican la tasa de fotosíntesis de una especie, sino que determinan su capacidad de captura de carbono bajo un ambiente determinado.

En el ejemplo (figuras 3 y 4) se encuentran dos especies originarias de la Amazonia pertenecientes a la familia Myrtaceae. La especie *E. stipitata* presenta una adaptación interesante a ambientes sombreados, ya que sus hojas bajo dosel arbóreo fotosintetizan a tasas superiores que las hojas de plantas a plena exposición; por el contrario, *M. dubia* se comporta como una especie típica heliófita, muestra tasas más bajas cuando se da bajo un ambiente sombreado y no presenta adaptaciones a estos ambientes, por ende, no se desarrollará adecuadamente bajo ambientes agroforestales.

Aunque es bien sabido que las relaciones funcionales de la ecofisiología de plantas se aplican como rutina en los estudios micrometeorológicos, recientemente se ha adquirido información detallada de NEE de los ecosistemas seleccionados en base a mediciones adicionales ecofisiológicas. Buchmann (2002) menciona que la iniciativa de incluir la ecofisiología vegetal en la red de estudios acerca del flujo de los ecosistemas a menudo se origina en la comunidad de investigación de estos temas, cuando se redescubren procesos ecofisiológicos y se buscan expertos en el tema.

## Conclusiones

Las evaluaciones presentadas bajo el enfoque multidisciplinario e integral hacen parte de la información necesaria para un conocimiento completo de los ecosistemas forestales y las respuestas de éstos al cambio global.

Los ejemplos expuestos aclaran que los procesos biológicos y ecofisiológicos determinan en gran medida los NEE y la estructura, composición y funcionalidad de los ecosistemas. Por lo tanto, reforzar el vínculo entre la biología, la ecología y la fisiología proporcionará nueva información acerca de las respuestas de los bosques al cambio global.

El conjunto de estos resultados, bajo los enfoques presentados, permiten inferir que aunque los bosques tropicales presentan una alta diversidad con una gran cantidad de opciones potenciales para su uso sostenible, es necesario diseñar planes de manejo para el desarrollo sostenible y la conservación de las especies y los bosques que quedan. Dichos planes deben basarse en un conjunto de información científica multidisciplinaria que garantice su éxito. Como siempre, las inadecuadas prácticas de manejo de los bosques llevan inevitablemente a su pérdida, con posteriores consecuencias a escala regional y global.



Bosque amazónico, Nicolás Castaño.

## Referencias

- ARNETH, A.; KELLIHER F. M.; MCSEVENY, T. M.; & BYERS, J. N. (1998). Fluxes of Carbon and Water in a *Pinus radiata* Forest Subject to Soil Water Deficit. *Journal of Plant Physiology*, Vol. 25, p.557-570.
- BARRERA, J. A.; CASTRO, S. Y.; ROZO, Y; RODRÍGUEZ, C. H.; CAICEDO, D.; BETANCURT, B.; y MARTÍNEZ, O. (2006). *Diversidad del género Couepia en la amazonia colombiana*. En: Conservación, manejo y aprovechamiento sostenible del aguñire (*Couepia dolichopoda* Prance) en el piedemonte amazónico colombiano. Rodríguez C.H., B. Betancurt, J. Barrera, D, Caicedo & Murcia U. (Eds). Bogotá: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi, p. 34-69.
- BOOT, R. & GULISSON, R. E. (1995) Approaches to Developing Sustainable Extraction Systems for Tropical Forest Products. *Ecological Applications*, Vol. 5, No. 4, p. 896-903.
- BUCHMANN, N. (2002) Plant ecophysiology and forest response to global change. *Tree Physiology*, Vol 22, p. 1.177-1.184.
- BUCHMANN, N.; & SCHULZE, E. D. (1999) Net CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O fluxes of terrestrial ecosystems. *Global Biogeochem Cycles*, Vol.13, p. 751-760.
- CÁRDENAS, D.; GIRALDO-CAÑAS, D; y ARIAS, C. (1997). Vegetación. En: *Zonificación ambiental para el plan modelo Colombo-brasilero (eje Apaporis-Tabatinga: pat)*. IGAC (Ed.). Bogotá: Editorial Linotipia Bolívar, pp. 183-228.
- CÁRDENAS, D.; LÓPEZ, R.; y ACOSTA, L. (2004). Experiencia piloto de zonificación forestal en el corregimiento de Tarapacá (Amazonas). Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas: Sinchi, p. 144.
- COSTANZA, R.; ARGE, R. D.; DE GROOT, R. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, Vol. 387, p. 253-260.
- COWAN, I.R. (1982) Regulation of Water Use in Relation to Carbon Gain in Higher Plants. In: *Encyclopedia of Plant Physiology: Physiological Plant Ecology*. Lange, O. L.; Nobel, P. S.; Osmond, C. B.; Ziegler, H. (Eds.). Berlin: Springer-Verlag, p. 589-614.
- DE CAMARGO-BORTOLIN, L. H. G; PRADO, C.; SOUZA, G. M.; & NOVAES, P. (2008). Autonomy and Network Modulation of Photosynthesis and Water Relations of *Coffea Arabica* in the Field. *Brazilian Journal of Plants Physiology*, Vol. 20, No. 2, p.141-151.
- DOBSON, A. (2005). Monitoring Global Rates of Biodiversity Change: Challenges that Arise in Meeting the Convention on Biological Diversity (CBD) 2010 Goals. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Phi. Trans. R. Soc. Lond.)*, Vol. 360, p. 229-241.
- DUIVENVOORDEN, J. F.; y LIPS, J. M. 1993. *Ecología del paisaje del medio Caquetá. Memoria Explicativa de los Mapas. Estudios en la Amazonia Colombiana III*. Bogotá: Tropenbos Colombia.
- EHLERINGER, J.R.; HALL, A. E.; FARQUHAR, G. D. (1993). Stable Isotopes and Plant Carbon-Water relations. Academic Press.
- FALGE, E; BALDOCCHI, D.; OLSON, R. *et ál.*, (2001a) Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystem exchange. *Agriculture for Meteorology*, Vol. 107, p. 43-69.
- \_\_\_\_\_. 2001b. Gap filling strategies for long term energy flux data sets. *Agriculture for Meteorology*, Vol. 107, p. 71-77.
- FALKOWSKI, P.G.; SCHOLES, R. J.; & BOYLE, E. (2000). The Global Carbon Cycle: a Test of our Knowledge of Earth as a System. *Science*, Vol. 290, p. 291-296.
- FITTER, A. H.; HAY, R.K.M. (2002). *Environmental physiology of plants*. 3<sup>rd</sup> Ed. Academic Press.
- HALFTER, G.; EZCURRA, E. (1992). ¿Que es la biodiversidad? En: *La diversidad biológica de Iberoamérica I. Acta zoológica Mexicana*. Volumen Especial, p. 3-24.
- HAMILTON, A. J. Species diversity o biodiversity? (2005). *Journal of Environmental Management*, Vol. 75, p. 89-92.
- HEYWOOD, V. H. & WATSON, R. T. (1995). *Global biodiversity assessment*. Cambridge: Cambridge University Press. 1.140 p.
- IPCC. (1996). *Climate Change Impacts, Adaptations and Mitigation of Climate Change: Scientific Technical Analyses*. Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press.
- \_\_\_\_\_. (2001). *Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press.
- KEELING, R. F.; PIPER, S. C.; & HEIMANN, M. (1996). Global and Hemispheric CO<sub>2</sub> Sinks Deduced from Changes in Atmospheric O<sub>2</sub> Concentrations. *Nature*. Vol. 381, p. 218-221.
- KREBS, C. J. (1999). *Ecological Methodology*. (2<sup>nd</sup> Ed.). Menlo Park, California: Addison Wesley Longman, Inc.
- LAMBERS, H; CHAPIN III, F. S.; & PONS, T. L. (1998). *Plant Physiological Ecology*. Berlin: Springer-Verlag.
- LASOIE, J. P.; & HINCKLEY, T.M. (Eds.). (1991). *Techniques and Approaches in Forest tree Ecophysiology*. CRC. Press.
- LÓPEZ, J.; RIAÑO, N.; & LÓPEZ, Y. (2001). Características fotosintéticas de cinco especies forestales. En: *Simposio internacional de medición y monitoreo de la captura de carbono en ecosistemas forestales*. Valdivia, Chile.
- LOREAU, M. S.; NAEEM, P. ; & INCHAUSTI (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, Vol. 294, p. 804-808.
- MACE, G. N. (2004). The Role of Taxonomy in Species Conservation. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, Vol. 359, 711-719.
- MEDINA, E. (1986). Forest, Savannas and Montane Tropical Environments. Photosynthesis in Contrasting Environments. En: Barker, N. R. & Long, S. P. (Eds.). New York: Elsevier Scientific Publishing Company, p. 140-168.
- MEDINA, E; GARCIA, V; & CUEVAS, E. (1990). Esclerophylly and Oligotrophic Environments: Relationships between Leaf

- Estructure, Mineral Nutrient Content and Drought Resistance in Tropical Rain Forest of the upper Río Negro Region. *Biotropica*, No. 22, Vol. 1, p. 51-64.
- MORENO, F. (1997). Fotosíntesis en plántulas de sajo (*Campnosperma panamensis*) y cuangare (*Otoba gracilipes*) bajo diferentes ambientes lumínicos. *Crónica forestal y del medio ambiente*, Núm. 1, Vol. 12.
- MYERS, N. (1984). *The Primary Source: Tropical Forest and Our Future*. New York: Norton.
- NAEEM, K. S. (2000). The Value of the Worlds Ecosystem Services and Natural Capital. *Nature*, Vol. 387, p. 253-260.
- NOSS, R. F. (2006). Hierarchical Indicator for Monitoring Changes in Biodiversity. En: *Principles of Conservation Biology*. 3<sup>rd</sup> Ed. Sunderland, USA: Sinauer Associates Inc.
- ORIENS, G. H.; GROOM, M. J. (2006) *Global diversity*. En: Principles of Conservation Biology. 3<sup>rd</sup> Ed. Sunderland, USA: Sinauer Associates, Inc.
- PETERS, C. M. (1996). *The Ecology and Management of Non-Timber Forest Resources*. The World Bank Technical Paper 332. Washington, D.C.
- PETTIT, J. R.; JOUZEL, J.; & RAYNAUD, D. (1999) Climate and Atmospheric History of the Past 420,000 Years from the Vostok Ice Core, Antarctica. *Nature*, Vol. 399, p. 429-436.
- RANGEL, J. O. y VELÁZQUEZ, A. (1997). Métodos de estudio de la vegetación. En: *Colombia Biótica II. Instituto de Ciencias Naturales*. Rangel, O (Ed.). Bogotá: Editorial Guadalupe.
- SCHIMMEL, D. SHOUSE, J. L.; HIBBARD, K. A. (2001). Recent Patterns and Mechanisms of Carbon Exchange by Terrestrial Ecosystems. *Nature*, Vol. 414, p.169-172.
- SELLERS, P. J; RANDALL, D. A.; COLLATZ, G. J.; BERRY, J. A.; FIELD, C. B.; DAZLICH, D. A.; ZHANG, C.; COLLELO, G. D.; BOUNOUA, L. (1996) A Revised Land Surface Parameterization SIB2 for Atmospheric GCMs: I. Model Formulation. *Journal of Climate*, Vol. 9, p. 676-705.
- WALKER, B. H. (1992). Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, Vol. 6, p. 18-23.
- WBGU. (1998). The Accounting of Biological Sinks and Sources Under the Kyoto Protocol: a Step Forwards or Backwards for Global Environmental Protection? *Advisory Council on Global Change*, Bremerhaven, Germany.
- WILSON, E. O. (Ed.). (1988). *Biodiversity*. Washington, D.C.: National Academy of Sciences.