

RIQUEZA, COMPOSICIÓN Y DISTRIBUCIÓN FLORÍSTICA DE LOS PAISAJES FISIOGRAFICOS DEL EJE DE LOS RÍOS APAPORIS Y AMAZONAS, AMAZONIA COLOMBIANA

DIEGO GIRALDO-CAÑAS

*Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, A. A. 7495, Santafé de Bogotá, Colombia.
E-mail: d-giraldo-canas@usa.net*

ABSTRACT: Giraldo-Cañas, D. 1999. Floristic composition, richness and distribution of physiographic landscapes between the Apaporis and Amazonas rivers, Colombian Amazon. *Darwiniana* 37(1-2): 25-35.

A floristic study on 15 physiographic landscapes in the south of the Colombian Amazon was carried out. In 2.8 ha, 593 vascular plants (dbh \geq 10 cm) were found, belonging to 254 genera distributed among 65 families. Nine families represent 52 % of the total number of species and comprise 65 % of the total number of individuals. The richest families are Fabaceae (78 species, 13%), Chrysobalanaceae (42 species, 7%), Euphorbiaceae (29 species, 5%), Myristicaceae (28 species, 5%), Burseraceae (27 species, 4.5%), Sapotaceae (27 species, 4.5%), Lauraceae (26 species, 4.4%), Moraceae (24 species, 4.1%) and Lecythidaceae (23 species, 4%). The richest genera are *Licania* (20 species), *Protium* (18 species), *Inga* (16 species) and *Eschweilera* (14 species). Myristicaceae, Euphorbiaceae, Moraceae and Lauraceae are dominant and abundant on well drained soils, while Chrysobalanaceae, Sapotaceae and Sterculiaceae are important families in periodically flooded landscapes. *Monopteryx uauco* Spruce ex Benth. (Fabaceae) and *Eschweilera coriacea* (A. DC.) S. A. Mori (Lecythidaceae) are the most widely distributed species in different landscapes. Plant formations on plio-pleistocenian dissected plains of curved surfaces with acute and rounded summits possess the highest floristic richness; while alluvial plains with intermediate flood level by amazonian rivers show the lowest floristic species richness. Disturbance of the mature forests is caused by geomorphological dynamics, high winds, instability of the river courses, and by human action over thousands of years.

Key words: Amazonia, Colombia, Plant diversity, Amazonian physiographic landscapes, Amazonian forests, Natural disturbance.

RESUMEN: Giraldo-Cañas, D. 1999. Riqueza, composición y distribución florística de los paisajes fisiográficos del eje de los ríos Apaporis y Amazonas, Amazonia colombiana. *Darwiniana* 37(1-2): 25-35.

Se llevó a cabo un estudio florístico en 15 paisajes fisiográficos del sur de la Amazonia colombiana. En 2,8 ha se registraron 593 especies de plantas vasculares (DAP \geq 10 cm), pertenecientes a 254 géneros y 65 familias. Nueve familias representan el 52% del número total de especies y, a la vez, constituyen el 65% del total de los individuos. Las familias más ricas son Fabaceae (78 especies, 13%), Chrysobalanaceae (42 especies, 7%), Euphorbiaceae (29 especies, 5%), Myristicaceae (28 especies, 5%), Burseraceae (27 especies, 4.5%), Sapotaceae (27 especies, 4.5%), Lauraceae (26 especies, 4.4%), Moraceae (24 especies, 4.1%) y Lecythidaceae (23 especies, 4%). Los géneros más diversos son *Licania* (20 especies), *Protium* (18 especies), *Inga* (16 especies) y *Eschweilera* (14 especies). Las Myristicaceae, Euphorbiaceae, Moraceae y Lauraceae son dominantes y abundantes en suelos bien drenados, mientras que las Chrysobalanaceae, Sapotaceae y Sterculiaceae son más importantes en los paisajes con inundación periódica. Las especies *Monopteryx uauco* Spruce ex Benth. (Fabaceae) y *Eschweilera coriacea* (A. DC.) S. A. Mori (Lecythidaceae) son las más ampliamente distribuidas en los diferentes paisajes. Las formaciones vegetales ubicadas en las planicies divididas plio-pleistocénicas de superficies onduladas con cimas agudas y redondeadas poseen la mayor riqueza específica; mientras que las formaciones con menor riqueza florística se presentan en las llanuras aluviales de ríos amazonenses con inundación de aguas intermedias. La perturbación de los bosques maduros del área está dada por la dinámica geomorfológica, los vientos huracanados, la inestabilidad de los cursos de los ríos y por la intervención antrópica milenaria.

Palabras clave: Amazonia, Colombia, Diversidad vegetal, Paisajes fisiográficos amazónicos, Bosques amazónicos, Perturbación natural.

INTRODUCCIÓN

Los diferentes tipos de vegetación y composición de especies en los bosques amazónicos exhiben distribuciones complejas (Cárdenas & Giraldo-Cañas, 1997), las cuales reflejan sus relaciones con las condiciones edáficas. El aspecto más sobresaliente de la conformación ecosistémica de la región amazónica está relacionado con las variaciones de geoforma y sustrato. La Amazonia colombiana, a pesar de presentar en la mayoría de su territorio condiciones de relieve de planicie no muy contrastantes, se caracteriza por variados grados de división y composición del subsuelo, que han creado una diversidad marcada de mosaicos en el sustrato (Herrera, 1997; Otero & Botero, 1997). Estas variaciones en el sustrato se reflejan en la cobertura vegetal y por lo tanto también en los paisajes y ecosistemas (Cárdenas & Giraldo-Cañas, 1997).

La heterogeneidad de ecosistemas se pone de manifiesto de manera especial en la diversidad de los tipos de cobertura vegetal presentes en la zona de estudio, los cuales incluyen desde formaciones boscosas de diferente grado de desarrollo y complejidad estructural, hasta variadas formaciones arbustivas y herbáceas. Estas formaciones vegetales han sido cartografiadas y caracterizadas por Cárdenas & Giraldo-Cañas (1997), quienes determinaron para la región de estudio seis tipos de bosque y dos "complejos", considerando sus parámetros (altura, cobertura, densidad, biomasa, índices de valor de importancia, usos y potencialidades de las especies, entre otros).

El presente estudio tiene por finalidad proporcionar información básica sobre la composición, riqueza y distribución de especies arbóreas y de hábitos arborescentes en los paisajes fisiográficos del eje de los ríos Apaporis-Amazonas, sur de la Amazonia colombiana.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La Amazonia colombiana tiene algo más de 40 millones de ha, lo que equivale a un 35% del territorio continental de Colombia, y el eje de los ríos Apaporis y Amazonas tiene aproximadamente un millón de ha. Este eje se encuentra limitado al sur por el río Amazonas, al norte por el río Apaporis, al

oriente por la frontera con Brasil y al occidente por la frontera con Perú, comprendiendo parte de los departamentos de Amazonas y Vaupés. El área de estudio se localiza entre los 01° 08' - 01° 11' y 03° 48' - 04° 09' S y entre 69° 28' - 71° 06' y 69° 57' - 70° 21' O. En esta zona se han determinado 17 paisajes fisiográficos, los cuales han sido caracterizados geológica y edafológicamente por Herrera (1997) y Otero & Botero (1997). Los criterios de diferenciación de los paisajes de la zona de estudio incluyen la roca madre o litología, edad, relieve, división e inundación. Estos paisajes a su vez están agrupados en seis grandes tipos de paisajes, los que se detallan en el Apéndice 1.

Trabajo de campo

Se levantaron 28 parcelas de 1000 m² cada una (100 x 10 m) en diferentes unidades de paisaje (Cárdenas & Giraldo-Cañas, 1997), las cuales fueron seleccionadas sobre la base de imágenes de satélite y fotografías aéreas siguiendo la metodología de Molina & Molina (1980), Vargas (1990), Tuomisto et al. (1994) y Botero (1997). Los resultados de este estudio están expresados en un nivel general puesto que la escala de ejecución fue de 1:100.000 (véase Botero, 1997). Las parcelas estuvieron distribuidas en 15 de los 17 paisajes fisiográficos determinados para la zona de estudio. Para las características y simbología de los paisajes véase el Apéndice 1. El porcentaje de parcelas por paisaje fisiográfico corresponde aproximadamente al porcentaje del área cubierta por cada uno de éstos en la zona de estudio (Cárdenas & Giraldo-Cañas, 1997). Así, se levantaron 2 parcelas en el paisaje R1, una en R2, dos en P1, 4 en D1, 3 en D2, dos en D3, 4 en D5, una en T1, dos en N1, una en N2, una en A1, dos en A2, y una en los paisajes A3, A5 y A6.

La forma rectangular de las parcelas favorece una menor varianza de la población sujeta a estudio (Gysel & Lyon, 1987) y disminuye además la influencia de los patrones de agregación que puedan presentar algunas especies vegetales. Se eligió para cada relevamiento la unidad de área básica de 1000 m² por ser ampliamente comparable con otros estudios amazónicos y por facilitar un mayor número de relevamientos en poco tiempo. Otra de las razones para elegir la unidad de área (1000 m²), es que así se disminuye el riesgo de incluir varios paisajes

fisiográficos dentro de una misma parcela y se evita la confusión de mezclar estimativos para la diversidad α y β (véanse Hair, 1987; Valencia et al., 1994; Duivenvoorden, 1995, 1996 y Tuomisto et al., 1995). En cada parcela se registraron todos los individuos con un diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 10 cm. Las colecciones botánicas fueron depositadas en el Herbario Amazónico Colombiano (COAH) de la ciudad de Santafé de Bogotá (Colombia). La información básica para llevar a cabo este estudio fue tomada de Cárdenas y Giraldo-Cañas (1997).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Riqueza y composición florística del área

En el total de 2,8 ha se hallaron 1.945 individuos (DAP ≥ 10 cm) representantes de 593 especies distribuidas en 254 géneros y 65 familias de plantas vasculares de acuerdo al sistema de Cronquist (1981), de las cuales una familia corresponde a las Gnetopsida, 3 a las Liliopsida y 61 a las Magnoliopsida. Los hábitos de crecimiento estuvieron representados en el siguiente orden: 558 especies de árboles, 22 de lianas, 11 de palmas y 2 de hierbas arborescentes (Heliconiaceae y Strelitziaceae). Varias colecciones constituyen primeros registros para la flora de Colombia, tales como *Pachira fuscolepidota* (Steud.) W. S. Alverson (Bombacaceae), *Sloanea davidsonii* Steud. (Elaeocarpaceae), *Swartzia huallagae* D. R. Simpson (Fabaceae), *Touroulia amazonica* Pires & A. S. Foster (Quinaceae), *Excelodendron gracile* Prance y *Couepia bracteosa* Benth. (Chrysobalanaceae). Otras muestras coleccionadas podrían corresponder a nuevas especies para la ciencia según comentarios de sus respectivos especialistas, tales como *Sagotia* sp. (Euphorbiaceae) y *Ouratea* sp. (Ochnaceae).

Las familias con el mayor número de especies son Fabaceae (78 especies, lo que equivale al 13% del total de especies registradas), Chrysobalanaceae (42 especies, 7%), Euphorbiaceae (29 especies, 5%), Myristicaceae (28 especies, 5%), Burseraceae (27 especies, 4.5%), Sapotaceae (27 especies, 4.5%), Lauraceae (26 especies, 4.4%), Moraceae (24 especies, 4.1%), Annonaceae (23 especies, 4%) y Lecythidaceae (23 especies, 4%) (Tabla 1). En cuanto a las familias más diversas a nivel genérico (Tabla 1), se tiene que la familia Fabaceae es la más rica (32 géneros), seguida por las familias Rubiaceae,

Tabla 1.- Riqueza genérica y específica de las 20 familias más diversas en el eje de los ríos Apaporis y Amazonas, Amazonia colombiana. En el inventario se consideraron todos los individuos con un DAP ≥ 10 cm en una muestra de 2,8 ha.

Familia	Número de géneros	Número de especies
Fabaceae	32	78
Caesalpinioideae	13	18
Faboideae	12	31
Mimosoideae	7	29
Chrysobalanaceae	5	42
Euphorbiaceae	17	29
Myristicaceae	5	28
Burseraceae	4	27
Sapotaceae	7	27
Lauraceae	8	26
Moraceae	11	24
Annonaceae	11	23
Lecythidaceae	4	23
Rubiaceae	18	22
Clusiaceae	9	17
Cecropiaceae	3	15
Apocynaceae	8	13
Meliaceae	4	13
Arecaceae	8	11
Bombacaceae	6	10
Sapindaceae	7	10
Vochysiaceae	3	10
Elaeocarpaceae	1	9

Euphorbiaceae, Moraceae, Annonaceae, Clusiaceae y Lauraceae, con 18, 17, 11, 11, 9 y 8 géneros, respectivamente. Las familias con el mayor número de individuos fueron Fabaceae (340 individuos, equivalentes al 17.5% del total de individuos registrados), Myristicaceae (201 individuos, 10%), Lecythidaceae (198 individuos, 10%), Euphorbiaceae (137 individuos, 7%), Chrysobalanaceae (86 individuos, 4.5%), Arecaceae (84 individuos, 4.5%). Las lianas están representadas por 22 especies (3.7%) pertenecientes a las familias Bignoniaceae, Clusiaceae, Convolvulaceae, Dilleniaceae, Gnetaceae, Loganiaceae, Hippocrateaceae, Passifloraceae y Sapindaceae. En tanto que las especies

no leñosas están representadas por las familias Arecaceae (11 especies, 2%) y Heliconiaceae y Strelitziaceae con una especie cada una. Los géneros más ricos son *Licania* (20 especies), *Protium* (18 especies), *Inga* (16 especies), *Eschweilera* (14 especies), *Virola* (11 especies), *Couepia*, *Iryanthera*, *Pouteria* y *Pourouma* con 10 especies cada uno y con 9 especies los géneros *Ocotea*, *Sloanea* y *Swartzia* (Tabla 2).

Según Valencia et al. (1994), un alto número de especies por género puede coexistir ya que las diversas especies presentan diferentes fenologías reproductivas y diferentes polinizadores y agentes de dispersión, mayormente aves y mariposas. Esta sugerencia es consistente con la alta diversidad de mariposas (Andrade, 1997) y aves (Pinilla, 1997) registradas para el eje de los ríos Apaporis-Amazonas, con 124 y 155 especies, respectivamente. En líneas generales, estos datos siguen el patrón de diversidad y composición dados para otros bosques amazónicos (véanse Prance, 1978; Campbell et al., 1986; Balslev et al., 1987; Gentry, 1988a, 1988b; Korning et al., 1991; Duivenvoorden & Lips, 1993; Gentry & Ortiz, 1993; Kalliola et al., 1993; Valencia et al., 1994; Duivenvoorden, 1995, 1996; Prieto et al., 1995; Giraldo-Cañas & López, 1997).

Algunas de las especies encontradas poseen una amplia distribución en el Neotrópico, y la mayoría de éstas son indicadoras de áreas alteradas tales como *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), *Socratea exorrhiza* H. Wendl. (Arecaceae), *Protium aracouchini* March. (Burseraceae), *Pourouma bicolor* C. Mart. (Cecropiaceae), *Hirtella triandra* Sw. (Chrysobalanaceae), *Alchornea triplinervia* Muell. Arg. (Euphorbiaceae), *Casearia javitensis* H. B. K. (Flacourtiaceae), varias especies de *Miconia* (Melastomataceae), *Cespedesia spathulata* Planch. (Ochnaceae), *Simarouba amara* Aubl. (Simaroubaceae), *Theobroma bicolor* Humb. & Bonpl. (Sterculiaceae) y otras especies son representantes de bosques maduros en valles interandinos, como por ejemplo *Oenocarpus bataua* C. Mart. (Arecaceae), *Caryocar glabrum* Pers. (Caryocaraceae), *Tabebuia serratifolia* (Vahl) Nichols. (Bignoniaceae), *Carapa guianensis* Aubl. (Meliaceae) y *Brosimum utile* (Kunth) Pittier (Moraceae) entre otras. Otros elementos son propios de bosques secundarios tales como algunas Annonaceae, *Jacaranda copaia* D. Don (Bignoniaceae), varias especies de *Cecropia*, *Pourouma* (Cecropiaceae),

Tabla 2.- Riqueza específica de los 20 géneros más diversos en el eje de los ríos Apaporis y Amazonas, Amazonia colombiana. Se consideraron todos los individuos con un DAP ≥ 10 cm en una muestra de 2,8 ha.

Género (Familia)	Número de especies
<i>Licania</i> (Chrysobalanaceae)	20
<i>Protium</i> (Burseraceae)	18
<i>Inga</i> (Fabaceae: Mimosoideae)	16
<i>Eschweilera</i> (Lecythidaceae)	14
<i>Virola</i> (Myristicaceae)	11
<i>Pourouma</i> (Cecropiaceae)	10
<i>Couepia</i> (Chrysobalanaceae)	10
<i>Iryanthera</i> (Myristicaceae)	10
<i>Pouteria</i> (Sapotaceae)	10
<i>Sloanea</i> (Elaeocarpaceae)	9
<i>Swartzia</i> (Fabaceae: Faboideae)	9
<i>Ocotea</i> (Lauraceae)	9
<i>Hirtella</i> (Chrysobalanaceae)	7
<i>Gutteria</i> (Annonaceae)	6
<i>Guarea</i> (Meliaceae)	6
<i>Chrysophyllum</i> (Sapotaceae)	6
<i>Dacryodes</i> (Burseraceae)	5
<i>Brosimum</i> (Moraceae)	5
<i>Naucleopsis</i> (Moraceae)	5
<i>Erisma</i> (Vochysiaceae)	5

Vismia macrophylla Kunth (Clusiaceae), *Senna* sp. (Fabaceae: Caesalpinioideae), varias especies de *Alchornea* (Euphorbiaceae), *Lacistema aggregatum* Rusby (Lacistemataceae), varias especies de *Ficus* (Moraceae), *Triplaris americana* L. (Polygonaceae), *Genipa williamsii* Standl. (Rubiaceae) y *Apeiba aspera* Aubl. (Tiliaceae), entre otras.

Elementos de alteración de los bosques

La composición florística predominante en el eje de los ríos Apaporis y Amazonas corresponde a bosques maduros, con elementos de bosques alterados y/o bosques secundarios producto de la modificación ocasionada por la fuerte dinámica geomorfológica que exhiben los diferentes paisajes fisiográficos de la zona de estudio (véase el Apéndice 1), donde se presentan procesos de remoción en masa bajo la forma de desplazamientos de rota-

ción y de soliflucción, creando rupturas en el dosel (claros por el derribo de árboles) con áreas menores a 0,1 ha o muy raramente hasta 2 ha, tal como se pudo comprobar en la mayoría de las áreas consideradas, en las cuales los movimientos de masas de suelo ocasionan caídas masivas de árboles.

Al respecto, Thomas (1974) menciona la importancia de estos procesos en áreas tropicales con relieve dividido y pendientes fuertes. Estos claros naturales posibilitan el establecimiento de especies pioneras (*Casearia javitensis* H. B. K., *Cespedesia spathulata* Planch., *Pourouma bicolor* C. Mart., *Tapirira guianensis* Aubl., *Triplaris americana* L., varias especies de *Cecropia*, *Miconia*, *Vismia*, entre otras). Otro factor de considerable importancia en la alteración natural de los bosques del área de estudio tiene que ver con los vientos huracanados, los cuales ya habían sido considerados por Nieuwolt (1977) como un factor muy importante en el clima tropical-ecuatorial amazónico. Estos vientos crean claros naturales gigantes con áreas que varían entre 5 y 250 ha. Los claros naturales gigantes son el resultado de una reacción en cadena, donde la caída de uno o varios árboles da inicio al derribo de un árbol tras de otro en la misma dirección del viento. Esta orientación es fácilmente observable en las imágenes consideradas y confirmada en la región. Dichos claros, reciben en la zona de estudio, el nombre de "chagras de viento" (chagra = chacra) por parte de las comunidades indígenas, las que aseguran que su ocurrencia es frecuente.

No obstante, los claros naturales ocasionados por los deslizamientos son, en general, mucho más reducidos que los que pueden ocasionar los vientos huracanados, pero dependiendo de la fisiografía y características del sustrato tienden a ser más frecuentes y regulares en tamaño (Etter & Botero, 1990). Para un mayor detalle de las características de inestabilidad geológica véase el Apéndice 1 y para detalles de los vientos huracanados véanse Etter & Botero (1990) y Nelson et al. (1994). También dentro de estos procesos de alteración debemos agregar la acción antrópica, que durante milenios fue generada por las prácticas de cultivos migratorios de las numerosas culturas aborígenes amazónicas (Meggers, 1975), y la inestabilidad de los cursos de los ríos, los que en su recorrido modifican grandes áreas de las llanuras de inundación (erosión fluvial), creándose en este proceso islas, bifurcaciones de los ríos, meandros, "madreviejas"

(meandros ahorcados). Al respecto, Salo et al. (1986), ya habían evidenciado la importancia de la dinámica de los ríos en los bosques de la Amazonia peruana. Así pues, estos procesos han jugado y siguen jugando un papel muy importante en la estructura y complejidad de los bosques estudiados, imprimiéndoles un fuerte dinamismo que se ve traducido en los patrones de composición y distribución florísticas como se detallará más adelante. Al respecto, sobre la base de los estudios poblacionales de las especies más representativas de la zona de estudio (datos inéditos), se ha observado que la distribución de las especies y la composición de éstas por paisaje fisiográfico no se encuentran en equilibrio. Esto es explicado, en parte, por los continuos procesos de alteración natural como se anotó anteriormente.

Diversidad florística de cada paisaje fisiográfico

El número promedio de especies por paisaje fue mayor en D2 (49 especies), seguido por R1 (47 especies) y P1 (46 especies); mientras que los promedios más bajos se registraron en los paisajes R2 y A1, con 19 y 24 especies, respectivamente (Tabla 3). Este patrón de riqueza de especies ya había sido registrado en otros lugares de la cuenca amazónica (Campbell et al., 1986; Balslev et al., 1987; Gentry, 1988b; Urrego, 1990; Korning et al., 1991; Duivenvoorden, 1995, 1996; Giraldo-Cañas & López, 1997; Rudas & Prieto, 1998), donde los bosques de tierra firme son más ricos que los que están sujetos a inundaciones periódicas (llanuras aluviales). Según Duivenvoorden (1995), esto es debido a que en las llanuras aluviales la inundación tiene una serie de efectos negativos, como son la baja disponibilidad de oxígeno para las raíces, baja capacidad de retención de nutrientes, baja productividad aérea, bajas tasas de descomposición orgánica, alta inmovilización de nutrientes, fuerte acidificación del suelo y baja disponibilidad de nichos.

Como estimativo de la diversidad se utilizó el cociente de mezcla (CM = nro. de especies/ nro. de individuos), el cual arrojó valores entre 0.64 (paisajes D1 y D5) y 0.33 (paisaje R2) (Tabla 3). Estos valores son el resultado del apreciable número de individuos para algunas especies en varias parcelas de diferentes paisajes fisiográficos. Por ejemplo, la especie *Eschweilera coriacea* (Lecythidaceae) presentó 21 individuos de un total de 80 en una parcela levantada en el paisaje A6 y en esta misma parcela sólo cuatro especies constituían el 50% del total de

Tabla 3.- Valores promedio para el número de especies, individuos (DAP \geq 10 cm) y cociente de mezcla por 1000 m² en 15 paisajes fisiográficos del eje de los ríos Apaporis y Amazonas, Amazonia colombiana. Características de los paisajes en el Apéndice 1.

Paisaje fisiográfico	Número de especies	Número de individuos	Cociente de mezcla
R1	47	91	0,52
R2	19	58	0,33
P1	46	74	0,62
D1	42	66	0,64
D2	49	83	0,59
D3	40	68	0,59
D5	37	58	0,64
T1	28	59	0,48
N1	28	55	0,51
N2	40	67	0,60
A1	24	68	0,35
A2	40	74	0,54
A3	41	65	0,63
A5	41	70	0,59
A6	30	80	0,38

individuos. Una situación similar se dió en una parcela del paisaje R1, donde la especie *Swartzia* sp. 2 (Fabaceae: Faboideae) presentó 15 individuos de un total de 84. En una parcela ubicada en el paisaje D2, las especies *Iryanthera ulei* Warb. (Myristicaceae) y *Ocotea schomburgkiana* Mez (Lauraceae) presentaron 11 y 10 individuos, respectivamente, de un total de 90 registrados en dicha parcela. Estos son sólo algunos ejemplos para ilustrar esta situación de la representatividad de las especies arbóreas en los bosques de la zona de estudio, ya que en todas las parcelas se presenta esta característica con mayor o menor intensidad. Estos valores de diversidad se ubican en la categoría de diversidad media a baja.

El coeficiente de mezcla también nos muestra que la distribución de los individuos por especie en la zona de estudio no es homogénea ($CM < 1$), lo que se traduce en que hay especies con dominancia ecológica. Al respecto, Cárdenas & Giraldo-Cañas (1997) encontraron (basados en los cálculos del índice de valor de importancia IVI) que en la mayoría de los bosques de la zona de estudio hay una dominancia por parte de unas pocas especies, don-

de por lo regular 4-8 especies representan el 50-60% del dominio ecológico. Sobre la base del índice IVI se encontró que las familias que presentan el mayor número de especies entre los primeros 14 puestos son Fabaceae con 30 especies, Euphorbiaceae, Lecythydaceae y Myristicaceae con 12 especies cada una, Moraceae con 9 especies, Lauraceae con 8 especies y Chrysobalanaceae y Clusiaceae con 7 especies cada una.

Composición florística de cada paisaje fisiográfico

Sólo 3 familias estuvieron representadas en los 15 paisajes fisiográficos estudiados (Lecythydaceae, Fabaceae y Myristicaceae), mientras que las Euphorbiaceae fueron registradas en 14 paisajes y las Chrysobalanaceae, Lauraceae y Sapotaceae en 13 paisajes. Cuatro familias estuvieron representadas en 12 paisajes (Annonaceae, Burseraceae, Clusiaceae y Rubiaceae), 2 familias en 11 paisajes (Arecaceae y Moraceae), mientras que las familias Apocynaceae y Cecropiaceae se presentaron en 10 paisajes cada una. Hubo 20 familias que sólo se registraron en los paisajes de tierra firme (R1, R2, P1, D1, D2, D3, D5, T1, A5 y A6): Boraginaceae, Caryocaraceae, Celastraceae, Ebenaceae, Hippocrateaceae, Icacinaceae, Lacistemataceae, Linaceae, Loganiaceae, Menispermaceae, Monimiaceae, Myrsinaceae, Polygalaceae, Proteaceae, Quinaceae, Rhizophoraceae, Simaroubaceae, Strelitziaceae, Ulmaceae y Verbenaceae. No se registró ninguna familia que fuese exclusiva de los paisajes de inundación, o sea los correspondientes a las llanuras aluviales de ríos andinenses y amazonenses (N1, N2, A1, A2 y A3).

Las familias Fabaceae, Lecythydaceae y Arecaceae son dominantes tanto en las llanuras aluviales como en los paisajes de tierra firme. Como dominantes en los paisajes de tierra firme se suman las Myristicaceae, Euphorbiaceae, Moraceae, Lauraceae, Elaeocarpaceae, Burseraceae, Meliaceae, Vochysiaceae, Bombacaceae y Humiriaceae; mientras que a las llanuras aluviales se suman las Chrysobalanaceae, Sapotaceae, Sterculiaceae y Polygonaceae. Las especies más ampliamente distribuidas en los diferentes paisajes fisiográficos son *Monopteryx uauacu* Spruce ex Benth. (Fabaceae: Faboideae) y *Eschweilera coriacea* (Lecythydaceae), presentes cada una en 9 paisajes, seguidas por *Euterpe precatória* C. Mart. (Arecaceae), *Clathrotropis nitida* Harms

(Fabaceae: Faboideae), *Rhodostemonodaphne* sp. (Lauraceae), *Pseudolmedia laevis* (Ruiz & Pav.) J. F. Macbr. (Moraceae), *Iryanthera ulei* Warb. (Myristicaceae), halladas en 7 paisajes cada una, y *Micrandra spruceana* (Bail.) R. E. Schult. (Euphorbiaceae), *Eschweilera parvifolia* Mart. ex A. DC. (Lecythidaceae) e *Iryanthera crassifolia* A. C. Sm. (Myristicaceae), las cuales se registraron en 6 paisajes cada una.

Entre las especies más características de los paisajes de tierra firme (R1, R2, P1, D1, D2, D3, D5, T1, A5 y A6) se destacan:

Arecaceae

Astrocaryum chambira Burret
Iriartea deltoidea Ruiz & Pav.
Socratea exorrhiza H. Wendl.

Burseraceae

Dacryodes nitens Cuatrec.
Protium aracouchini March.
P. hebetatum Daly
P. nodulosum Sw.

Caryocaraceae

Caryocar glabrum Pers.

Chrysobalanaceae

Varias especies de *Couepia* y *Licania*

Elaeocarpaceae

Varias especies de *Sloanea*

Euphorbiaceae

Hevea nitida C. Mart.
Neolchornea yapurensis Huber

Fabaceae: Faboideae

Clathrotropis nitida Harms

Humiriaceae

Varias especies de *Humiriastrum*

Lauraceae

La mayoría de sus especies

Lecythidaceae

Varias especies de *Cariniana*

Meliaceae

Varias especies de *Guarea*

Moraceae

Varias especies de *Brosimum*
Pseudolmedia laevis J. F. Macbr.

Myristicaceae

Compsonura capitellata Warb.
Varias especies de *Iryanthera* y *Virola*

Olacaceae

Varias especies de *Heisteria*

Simaroubaceae

La mayoría de sus especies

Tiliaceae

Apeiba aspera Aubl.

Por su parte, en las llanuras aluviales de ríos andinenses y amazonenses (paisajes N1, N2, A1, A2 y A3) las especies más típicas son:

Annonaceae

Oxandra polyantha R. E. Fr.

Arecaceae

Euterpe precatoria C. Mart.
Mauritia flexuosa L. f.
Oenocarpus bataua C. Mart.

Cecropiaceae

Cecropia membranacea Trécul
Coussapoa trinervia Spruce ex Milbr.

Clusiaceae

Garcinia macrophylla C. Mart.

Chrysobalanaceae

Varias especies de *Licania*

Fabaceae: Caesalpinioideae

Dialium guianense (Aubl.) Sandwith

Fabaceae: Faboideae

Varias especies de *Swartzia*

Fabaceae: Mimosoideae

Inga fagifolia Willd. ex Benth.
Parkia multijuga Benth.
Varias especies de *Zygia*

Myrtaceae

Myrcia sp.

Ochnaceae

Ouratea aromatica J. F. Macbr.

CONCLUSIONES

Las familias Fabaceae, Lecythidaceae, Arecaceae, Myristicaceae, Euphorbiaceae, Moraceae, Lauraceae, Elaeocarpaceae, Burseraceae, Meliaceae, Vochysiaceae, Bombacaceae y Humiriaceae son las más dominantes en los paisajes de tierra firme; mientras que las llanuras aluviales están caracterizadas por las familias Fabaceae, Lecythidaceae, Arecaceae, Chrysobalanaceae, Sapotaceae, Sterculiaceae y Polygonaceae. Las especies más ampliamente distribuidas en los diferentes paisajes fisiográficos son *Monopteryx uauco* (Fabaceae: Faboideae), *Eschweilera coriacea* (Lecythidaceae), *Euterpe precatoria* (Arecaceae), *Clathrotropis nitida* (Fabaceae: Faboideae), *Rhodostemonodaphne* sp. (Lauraceae), *Pseudolmedia laevis* (Moraceae), *Iryanthera ulei* (Myristicaceae) y *Micrandra spruceana* (Euphorbiaceae).

Uno de los elementos de alteración de los bosques maduros del eje de los ríos Apaporis y Amazonas es la alta dinámica geomorfológica. A esto se suma la inestabilidad de los cursos de los ríos, que en su recorrido modifican grandes áreas de las llanuras de inundación. Otro elemento de alteración natural son los vientos huracanados, tan comunes en la Amazonia, que generan los "claros naturales gigantes" con áreas hasta de 250 ha, situación que pudo verificarse con las imágenes de satélite estudiadas y en el campo. Por otra parte, la alteración derivada de la intervención antrópica milenaria también jugaría un destacado papel en la estructura y composición de los bosques de la región.

La zona de estudio posee una riqueza florística moderada. Las formaciones vegetales ubicadas en las planicies divididas plio-pleistocénicas de superficies onduladas con cimas agudas y redondeadas (paisaje D2) presentaron la mayor riqueza específica; mientras que las formaciones con menor riqueza florística se desarrollan en las llanuras aluviales de los ríos amazonenses con inundación de aguas intermedias (A1) y en los coluvios de remoción al pie de serranías (R2).

Por último, sobre la base de la información obtenida se puede concluir que la composición, distribución y riqueza de especies en el eje de los ríos Apaporis y Amazonas está determinada por los gradientes de inundación, drenaje y características edafológicas y geomorfológicas propios de cada paisaje fisiográfico.

AGRADECIMIENTOS

Quiero manifestar mi profundo agradecimiento a todos los compañeros del Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI, Instituto Geográfico Agustín Codazzi IGAC, Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia y Herbario Amazónico Colombiano COAH por las gratas y enriquecedoras jornadas de trabajo en la Amazonia colombiana. Agradecimientos muy especiales a los señores Miller Yukuna y Elías Yukuna, indígenas de la etnia Yukuna, por sus cálidas e innumerables enseñanzas y por su colaboración en las arduas y gratas tareas de campo. A Carlos H. Acosta-Uzeta por toda la ayuda brindada durante el desarrollo de esta contribución. A Liliana Giussani, Rosa Guaglianone, Ghilleen Prance, Scott Mori y Raúl Pozner por sus valiosos comentarios sobre el manuscrito inicial. A los diferentes especialistas botánicos por su colaboración con las determinaciones taxonómicas. A mi familia por su constante apoyo y estímulo.

BIBLIOGRAFÍA

- Andrade, G. 1997. Capítulo 6: Fauna, Mariposas, pp. 236-240, en Instituto Geográfico Agustín Codazzi (ed.), *Zonificación ambiental para el plan modelo colombo-brasilero (eje Apaporis-Tabatinga)*. Ed. Linotipia Bolívar & Cia., Santafé de Bogotá, D. C.
- Balslev, H., Luteyn, J., Ællgaard, B. & Holm-Nielsen, L. 1987. Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain forest in Amazonian Ecuador. *Opera Bot.* 92: 37-57.
- Botero, P. 1997. Marco conceptual y metodológico de la zonificación ambiental, pp. 38-45, en Instituto Geográfico Agustín Codazzi (ed.), *Zonificación ambiental para el plan modelo colombo-brasilero (eje Apaporis-Tabatinga)*. Ed. Linotipia Bolívar & Cia., Santafé de Bogotá, D. C.
- Campbell, D., Daly, D., Prance, G. & Maciel, U. 1986. Quantitative ecological inventory of terra firme and varzea tropical forest on the Río Xingú, Brazilian Amazon. *Brittonia* 38: 369-393.
- Cárdenas, D. & Giraldo-Cañas, D. 1997. Capítulo 5: Vegetación, pp. 183-228, en Instituto Geográfico Agustín Codazzi (ed.), *Zonificación ambiental para el plan modelo colombo-brasilero (eje Apaporis-Tabatinga)*. Ed. Linotipia Bolívar & Cia., Santafé de Bogotá, D. C.
- Cronquist, A. 1981. *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press, New York.
- Duivenvoorden, J. 1995. Tree species composition and rain forest-environment relationship in the middle Caquetá area, Colombia, NW Amazonia. *Vegetatio* 120: 91-113.
- 1996. Patterns of tree species richness in rain forests of the Middle Caquetá Area, Colombia, NW Amazonia. *Biotropica* 28: 142-158.
- & Lips, J. 1993. *Ecología del paisaje del Medio Caquetá: estudios en la Amazonia colombiana*. Ed. Tropenbos, Santafé de Bogotá, D. C.
- Etter, A. & Botero, P. 1990. Efectos de procesos climáticos y geomorfológicos en la dinámica del bosque húmedo tropical de la Amazonia colombiana. *Colombia Amazon.* 4: 7-21.
- Gentry, A. 1988a. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 1-34.
- 1988b. Tree species richness of upper Amazonian forest. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 85: 156-159.
- & Ortiz, R. 1993. Patrones de composición florística en la Amazonia peruana, pp. 155-166, en R. Kalliola, M. Puhakka & W. Danjoy (eds.), *Amazonia peruana: vegetación húmeda tropical en el llano subandino. Proyecto Amazonia*. Univ. de Turku y Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales de Perú, Jyväskylä.

- Giraldo-Cañas, D. & López, R. 1997. Formaciones vegetales del Guaviare (norte de la Amazonia colombiana): estructura, diversidad y análisis de agrupamientos. Centro de Documentación, Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI, Santafé de Bogotá, D. C.
- Gysel, L. & Lyon, J. 1987. Análisis y evaluación del hábitat, pp. 321-344, en R. Rodríguez Tarrés (ed.), *Manual de Técnicas de Gestión de la Vida Silvestre*. The Wildlife Society, Bethesda.
- Hair, J. 1987. Medida de la diversidad ecológica, pp. 283-289, en R. Rodríguez Tarrés (ed.), *Manual de Técnicas de Gestión de la Vida Silvestre*. The Wildlife Society, Bethesda.
- Herrera, J. 1997. Capítulo 3: Geología, pp. 135-165, en Instituto Geográfico Agustín Codazzi (ed.), *Zonificación ambiental para el plan modelo colombo-brasileño (eje Apaporis-Tabatinga)*. Ed. Linotipia Bolívar & Cia., Santafé de Bogotá, D. C.
- Kalliola, R., Puhakka, M & Danjoy, W. (eds.). 1993. *Amazonia Peruana: vegetación húmeda tropical en el llano subandino. Proyecto Amazonia*. Univ. de Turku y Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales de Perú, Jyväskylä.
- Korning, J., Thomsen, K. & Ællgaard, B. 1991. Composition and structure of a species rich Amazonia rain forest obtained by two different sample methods. *Nordic J. Bot.* 11: 103-110.
- Meggers, B. 1975. Application of the biological model of diversification to cultural distributions in tropical lowland South America. *Biotropica* 7: 141-161.
- Molina, L. & Molina, I. 1980. *Aplicación de los sensores remotos en la clasificación de bosques húmedos tropicales*. Ed. CIAF-IGAC, Bogotá, D. E.
- Nelson, B. Kapos, V., Adams, J., Oliveira, W., Braun, O. & do Amaral, I. 1994. Forest disturbance by large blowdowns in the Brazilian Amazon. *Ecology* 75: 853-858.
- Nieuwolt, T. 1977. *Tropical Climatology*. Ed. John Wiley, Nueva York.
- Otero, J. & Botero, P. 1997. Capítulo 4: Aspectos fisiográficos y edafológicos, pp. 167-183, en Instituto Geográfico Agustín Codazzi (ed.), *Zonificación ambiental para el plan modelo colombo-brasileño (eje Apaporis-Tabatinga)*. Ed. Linotipia Bolívar & Cia., Santafé de Bogotá, D. C.
- Pinilla, A. 1997. Capítulo 6: Fauna, Aves, pp. 241-254, en Instituto Geográfico Agustín Codazzi (ed.), *Zonificación ambiental para el plan modelo colombo-brasileño (eje Apaporis-Tabatinga)*. Ed. Linotipia Bolívar & Cia., Santafé de Bogotá, D. C.
- Prance, G. 1978. The origin and evolution of the Amazon flora. *Interciencia* 3: 207-222.
- Prieto, A., Rudas, A. & Rangel, O. 1995. Análisis estructural y florístico de la isla de Mocagua, río Amazonas (Amazonia colombiana). *Caldasia* 17: 463-479.
- Rudas, A. & Prieto, A. 1998. Análisis florístico del parque nacional natural Amacayacu e isla Mocagua, Amazonas (Colombia). *Caldasia* 20: 142-172.
- Salo, J., Kalliola, R., Häkkinen, I., Mäkinen, Y., Niemelä, P., Puhakka, M. & Coley, P. 1986. River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature* 322: 254-258.
- Thomas, M. 1974. *Tropical Geomorphology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Tuomisto, H., Linna, A. & Kalliola, R. 1994. Use of digitally processed satellite images in studies of tropical rain forest vegetation. *Int. J. Remote Sensing* 15: 1595-1610.
- , Ruokolainen, K., Kalliola, R., Linna, A., Danjoy, W. & Rodríguez, Z. 1995. Dissecting Amazonian biodiversity. *Science* 269: 63-66.
- Urrego, L. 1990. Apuntes preliminares sobre la composición y estructura de los bosques inundables en el medio Caquetá, Amazonas, Colombia. *Colombia Amazón.* 4: 23-30.
- Valencia, R., Balslev, H. & Paz y Miño, G. 1994. High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3: 21-28.
- Vargas, E. 1990. *Análisis y clasificación del uso y cobertura de la tierra con interpretación de imágenes*. Ed. Instituto Geográfico Agustín Codazzi IGAC, Bogotá, D. E.

Original recibido el 1 de agosto de 1998; aceptado el 18 de marzo de 1999.

Apéndice 1.- Características del relieve de los paisajes fisiográficos considerados en el eje de los ríos Apaporis y Amazonas, Amazonia colombiana (resumido de Otero & Botero, 1997).

Gran paisaje R

Relieve montañoso colinado de rocas del precámbrico.

Paisaje R1: serranías y colinas de areniscas y cuarcitas. Su relieve es fuertemente quebrado a escarpado, con pendientes superiores al 30%. Presenta fenómenos de deslizamientos y poca estabilidad física. Unidad de suelos: complejo de *typic quartzsammets-lithic humitropepts*.

Paisaje R2: coluvios de remoción al pie de serranías. Su relieve es fuertemente ondulado con divisiones poco profundas y pendientes entre 12-25%, con susceptibilidad a la erosión en surcos; presenta moderada estabilidad física. Unidad de suelos: complejo de *typic hapludox-fluventic dystropepts*.

Gran paisaje P

Peneplanicie dividida de un complejo de rocas del precámbrico.

Paisaje P1: peniplanos ondulados y alomados en complejos ígneo-metamórficos. Este paisaje presenta un relieve fuertemente ondulado a quebrado, con pendientes entre 12-50%. Sus materiales son muy friables y poco estables. Unidad de suelos: complejo de *umbric epiaquods-typic hapludox*.

Gran paisaje D

Planicies divididas plio-pleistocénicas amazónicas sobre rocas sedimentarias.

Paisaje D1: superficies onduladas con cimas amplias y subredondeadas. El relieve es ligeramente inclinado a ondulado, con pendientes entre 3-12%. Presenta moderada estabilidad, ligera susceptibilidad a la erosión y remoción en masa. Unidad de suelos: asociación *typic hapludults-typic paleudults*.

Paisaje D2: superficies onduladas con cimas agudas y redondeadas. Exhibe un relieve fuertemente ondulado, con pendientes entre 12-25%; presenta susceptibilidad moderada a la erosión y fenó-

menos de reptación y solifluxión. Unidad de suelos: asociación *typic paleudults-typic kandiuldults*.

Paisaje D3: superficies fuertemente onduladas con cimas amplias a subagudas. Su relieve es fuertemente quebrado, con pendientes entre 25-50%. Presenta fuertes procesos de deslizamientos y solifluxión y una marcada susceptibilidad a la erosión. Unidad de suelos: complejo de *typic hapludox-typic paleudults*.

Paisaje D5: superficies fuertemente onduladas con control estructural. El relieve es fuertemente ondulado a fuertemente quebrado, con pendientes entre 12-50%. Presenta una moderada estabilidad. Estas superficies están definidas por alineamientos geológicos, fallas o fracturas. Unidad de suelos: complejo de *entic hapludox-typic hapludults*.

Gran paisaje T

El único paisaje definido para la zona de estudio es el correspondiente a las terrazas antiguas pleistocénicas T1. Este paisaje presenta una superficie alta, ligeramente ondulada y dividida y es un paisaje estable aunque susceptible al encharcamiento y a la compactación de los suelos. Unidad de suelos: asociación *typic palehumults-typic hapludults*.

Gran paisaje N

Llanuras aluviales de ríos andinenses (ríos Amazonas, Caquetá y Putumayo).

Paisaje N1: llanuras de inundación de aguas barrosas. Estas llanuras presentan inundaciones frecuentes u ocasionales, nivel freático alto y fluctuante, hidromorfismo temporal y superficies con acumulación de sedimentos. Unidad de suelos: asociaciones *fluventic eutropepts-tropic fluvaquents* (ríos Amazonas y Putumayo) y *aquic dystropepts-aeric tropic fluvaquents* (río Caquetá).

Paisaje N2: terrazas recientes y subrecientes. En estas terrazas el relieve es plano a ligeramente ondulado, con pendientes inferiores al 5% y presentan una ligera división, moderada estabilidad y susceptibilidad a la erosión y a la compactación. Unidad de suelos: asociaciones *fluventic dystropepts-aquic dystropepts* (río Putumayo) y *typic hapludults-typic hapludox* (ríos Amazonas y Caquetá).

Gran paisaje A

Llanuras aluviales de ríos Amazónicos (ríos Cotuhé, Miriti-Paraná, Apaporis, Calderón, Amacayacu y sus numerosos afluentes).

Paisaje A1: llanuras de inundación de aguas intermedias. Estas llanuras están inundadas frecuentemente y presentan una acumulación actual de sedimentos aluviales. Unidad de suelos: asociación *aeric tropic fluvaquents-fluentic dystropepts*.

Paisaje A2: llanuras de inundación de aguas oscuras. Estas llanuras están inundadas frecuentemente pero con poca acumulación de sedimentos y presentan procesos de hidromorfismo. Unidad de suelos: asociación *aeric tropic fluvaquents-aquic dystropepts*.

Paisaje A3: valles aluviales menores. Presentan un relieve plano-cóncavo estrecho, inundable con frecuencia pero de corta duración. También presenta procesos de hidromorfismo. Unidad de suelos: complejo de *aeric tropic fluvaquents-histic tropaquepts-fluentic dystropepts*.

Paisaje A5: terrazas recientes de aguas intermedias. Su relieve es plano y ligeramente dividido, y no está sujeto a las inundaciones. Unidad de suelos: complejo de *vertic tropaquepts-fluentic dystropepts*.

Paisaje A6: terrazas recientes y subrecientes de aguas oscuras. Exhibe un relieve plano a ligeramente dividido, el cual no está sujeto a las inundaciones pero puede presentar susceptibilidad al encharcamiento por aguas lluvias. Unidad de suelos: complejo de *oxic dystropepts-typic hapludults*.