

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Demografía de una comunidad de árboles en un bosque de tierra firme
en el Parque Nacional Yasuní, Amazonía ecuatoriana (1995–2011)

Tesis previa a la obtención del título de
Magister en Biología de la Conservación

JESSICA JUDITH PACHECO ESQUIVEL

Quito, 2014

Certifico que la Tesis de Magister en Biología de la Conservación de la candidata Jessica Judith Pacheco Esquivel ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas. Por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Hugo Romero-Saltos, Ph.D.

Director de Tesis

Quito, 10 de diciembre de 2014

A la vida y los bosques

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación es un producto del proyecto "Dinámica de stocks de carbono en el Parque Nacional Yasuní: implicaciones para la mitigación y adaptación al cambio climático" financiado por la Secretaría Nacional de Educación Superior, Ciencia y Tecnología (SENESCYT) y la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (PUCE) (Proyecto PIC-10-300).

Mi eterna gratitud y admiración al Dr. Hugo Romero-Saltos, Director de esta tesis, por su amistad, confianza, acertada ayuda y sobre todo por la oportunidad de trabajar en el proyecto desde su inicio. Agradezco también al Dr. Renato Valencia y M.Sc. Francisco Cuesta, miembros del Comité Lector, por sus aportes durante el desarrollo de esta investigación.

Mi estimación a Mgtr. Consuelo Hernández por su ayuda con las bases de datos del PDBY, a Pablo Alvia por la identificación de los individuos en campo y al Lic. Álvaro Pérez por actualizar la taxonomía en la base de datos.

Al Lic. David Auz, también tesista del proyecto SENESCYT, por su amistad incondicional, por el gran esfuerzo que juntos compartimos durante la colección de datos en el campo y por su asesoría académica durante los análisis.

Agradezco también a todas las personas que me ayudaron como asistentes de campo para la recolección de datos (en orden alfabético): Cristian Aguilar, Nataly Charpantier, Daniel Chávez, Javier Cuadros, Marco Echeverría, Luis Gualavisí, Mayra Ninazunta, Francisco Padilla, Milton Pavón, Esteban Pinto, Edgar Quintero, Roberto Romo, Washington Santillán, Nina Velasco, Everaldo Zambrano. Además a mis amigos incondicionales Lilian Ramos y Sebastián Ruiz.

Finalmente, de manera muy especial, expreso mi gratitud a mis padres, hermanos, abuelos y a la familia Troya-Esquivel por su constante apoyo.

TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS	v
TABLA DE CONTENIDOS	vi
LISTA DE FIGURAS.....	ix
LISTA DE TABLAS.....	x
LISTA DE ANEXOS.....	xi
1. RESUMEN	12
2. ABSTRACT	14
3. INTRODUCCIÓN.....	16
3.1 DINÁMICA DEL BOSQUE	16
3.2 CARBONO Y BIOMASA	18
3.2.1 ESTIMACIONES DE BIOMASA EN BOSQUES TROPICALES	19
3.2.2 IMPACTO DE LA DEFORESTACIÓN EN LA BIOMASA DE BOSQUES TROPICALES	20
3.2.3 IMPORTANCIA DE LAS PARCELAS PERMANENTES PARA LA ESTIMACIÓN DE BIOMASA AÉREA.....	21
3.3 OBJETIVO	22
4. MATERIALES Y MÉTODOS	23
4.1 ÁREA DE ESTUDIO	23
4.2 MUESTREO DE CAMPO	24
4.2.1 UNIDADES DE MUESTREO	24
4.2.2 CENSOS	25
4.2.3 MEDICIONES DE DIÁMETRO Y ALTURA	25
4.3 CURACIÓN DE DATOS	26

4.4 ANÁLISIS DEMOGRÁFICOS.....	27
4.4.1 CÁLCULO DEL PROMEDIO DEL TIEMPO	28
4.4.2 COEFICIENTE DE MORTALIDAD EXPONENCIAL	28
4.4.3 TASA RELATIVA DE MORTALIDAD ANUAL.....	29
4.4.4 TASA RELATIVA DE RECLUTAMIENTO ANUAL.....	29
4.4.5 TASA RELATIVA DE CRECIMIENTO PROMEDIO ANUAL	30
4.5 ESTIMACIÓN DE BIOMASA	30
4.5.1 ESTIMACIÓN DE BIOMASA PARA CADA ÁRBOL	30
4.5.1.1 Ecuación alométrica	30
4.5.1.2 Estimación de altura de árboles en censos anteriores.....	30
4.5.1.3 Estimación de densidad básica de la madera.....	31
4.5.2 ESTIMACIÓN ESTADÍSTICA DE LA BIOMASA AÉREA	
TOTAL.....	32
5. RESULTADOS	33
5.1 MORTALIDAD	33
5.2 RECLUTAMIENTO	33
5.3 CRECIMIENTO	34
5.4 RELACIÓN ENTRE TASAS.....	34
5.5 ESTIMACIÓN DE BIOMASA POR CENSO	34
6. DISCUSIÓN.....	36
6.1 DEMOGRAFÍA.....	36
6.1.1 MORTALIDAD SIN FUERTES DIFERENCIAS ENTRE	
HÁBITATS, PERO SÍ ENTRE PERIODOS.....	36

6.1.2 MORTALIDAD DE ÁRBOLES: PATRONES NADA EXTRAÑOS.....	36
6.1.3 RECLUTAMIENTO SIN FUERTES DIFERENCIAS ENTRE HÁBITATS, PERO SÍ ENTRE PERIODOS	37
6.1.4 CRECIMIENTO SIN FUERTES DIFERENCIAS ENTRE HÁBITATS, PERO SÍ ENTRE PERIODOS	37
6.1.5 ÁRBOLES GRANDES: MORTALIDAD ALTA, RECLUTAMIENTO BAJO Y CRECIMIENTO BAJO.....	37
6.1.6 ÁRBOLES PEQUEÑOS: MORTALIDAD BAJA A INTERMEDIA, RECLUTAMIENTO ALTO, CRECIMIENTO INTERMEDIO A ALTO	38
6.2 BIOMASA	39
6.2.1 ESTIMACIONES DE BIOMASA: SIMILARES A OTROS ESTUDIOS.....	39
7. LITERATURA CITADA.....	41
8. FIGURAS	54
9. TABLAS	61
10. ANEXOS	67

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** A: Ubicación de la parcela de 50 ha del PDBY, con respecto a la Reserva Étnica Waorani (REW) y el Parque Nacional Yasuní (PNY), B: Ubicación de la parcela del PDBY respecto a la Estación Científica Yasuní (ECY). Modificado de Pérez *et al.* (2014). 55
- Figura 2.** Ubicación de los cuadrantes de 20 m × 20 m en las 25 ha occidentales de la parcela de 50 ha del PDBY. Cada curva de nivel indica una diferencia de 2 m de altitud. 56
- Figura 3.** Censos (C1–C4) de árboles en el PDBY. Los meses de inicio y fin de cada censo fueron aproximados. E: Enero, J: Junio, D: Diciembre, $\overline{\Delta t}$ = promedio del tiempo (años) para cada periodo censal: C1–C2, C2–C3 y C3–C4. 57
- Figura 4.** Demografía de árboles (1995–2011) en tres periodos censales (ver Figura 3). Los valores graficados corresponden a las tasas demográficas de los árboles con $DAP \geq 1$ cm de los Anexos 2–4. 58
- Figura 5.** Demografía de árboles (1995–2011) por categoría diamétrica en tres periodos censales (ver Figura 3). Los valores graficados corresponden a las tasas demográficas de los árboles en diferentes categorías diamétricas de los Anexos 2–4. 59
- Figura 6.** Estimación de biomasa aérea por categoría diamétrica en cada censo (ver Tabla 5). 60

LISTA DE TABLAS

- Tabla 1.** Tasas anuales de mortalidad y reclutamiento en algunos bosques Neotropicales representativos. DAP: diámetro a la altura del pecho, $\overline{\Delta t}$: promedio de tiempo, m : tasa anual de mortalidad (% a⁻¹), r : tasa anual de reclutamiento (% a⁻¹), *: Vida media calculada en el presente estudio..... 62
- Tabla 2.** Estimaciones de biomasa aérea en algunos bosques húmedos tropicales representativos de tierras bajas de la Amazonía con similares características al área de estudio (Yasuní)..... 63
- Tabla 3.** Correcciones de diámetro y altura realizadas previamente a las estimaciones de biomasa. D_x : Diámetro inicial de un árbol, D_y : diámetro del mismo árbol luego de un intervalo de tiempo, h_x : altura inicial de un árbol, h_y : altura del mismo árbol luego de un periodo de tiempo, NA: no aplica. 64
- Tabla 4.** Tasas relativas de mortalidad y reclutamiento para árboles con DAP ≥ 10 cm en los 25 cuadrantes de 20 m \times 20 m del presente estudio. DAP: diámetro a la altura del pecho, $\overline{\Delta t}$: promedio de tiempo, m : tasa anual de mortalidad, r : tasa anual de reclutamiento.. 65
- Tabla 5.** Número de árboles vivos utilizados para la estimación de biomasa total (Mg ha⁻¹) por censo y hábitat. En paréntesis se presentan los límites de confianza al 95%. El número de individuos de esta tabla difiere del total de individuos registrados en cada censo (N de los Anexos 2–4) debido a las correcciones realizadas para los análisis de biomasa (ver Tabla 3). 66

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. A y B: Metodología para medir el diámetro de los árboles en el punto de medición del diámetro (PMD). C y D: Metodología para estimar su altura (h)..... 68

Anexo 2. Mortalidad, reclutamiento y crecimiento de la comunidad de árboles en COLINA y VALLE en los tres periodos de estudio. Los análisis se disgregan por categoría diamétrica. λ = coeficiente de mortalidad, m = tasa relativa de mortalidad anual (% a⁻¹), r = tasa relativa de reclutamiento anual (% a⁻¹), c = tasa relativa de crecimiento promedio anual (cm a⁻¹), $\overline{\Delta t}$ = promedio del tiempo (años) entre dos censos..... 69

Anexo 3. Mortalidad, reclutamiento y crecimiento de la comunidad de árboles en COLINA en los tres periodos de estudio. Los análisis se disgregan por categoría diamétrica. λ = coeficiente de mortalidad, m = tasa relativa de mortalidad anual (% a⁻¹), r = tasa relativa de reclutamiento anual (% a⁻¹), c = tasa relativa de crecimiento promedio anual (cm a⁻¹), $\overline{\Delta t}$ = promedio del tiempo (años) entre dos censos..... 70

Anexo 4. Mortalidad, reclutamiento y crecimiento de la comunidad de árboles en VALLE en los tres periodos de estudio. Los análisis se disgregan por categoría diamétrica. λ = coeficiente de mortalidad m = tasa relativa de mortalidad anual (% a⁻¹), r = tasa relativa de reclutamiento anual (% a⁻¹), c = tasa relativa de crecimiento promedio anual (cm a⁻¹), $\overline{\Delta t}$ = promedio del tiempo (años) entre dos censos..... 71

1. RESUMEN

Esta investigación describe la demografía forestal y los cambios de la biomasa en la parcela de 50 ha del Proyecto Dinámica del Bosque de Yasuní (PBDY), utilizando cuatro censos de árboles con $DAP \geq 1$ cm en 25 cuadrantes ($20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$), distribuidos equidistantemente en las 25 ha occidentales de la parcela. Los cuatro censos son C1 (mayo 1995 – abril 1999), C2 (diciembre 2002 – octubre 2003), C3 (marzo 2007 – septiembre 2009) y C4 (septiembre 2011 – diciembre 2011). Estos censos corresponden a tres periodos de tiempo: C1–C2 ($\bar{\Delta t} = 6.29 \text{ a}$), C2–C3 ($\bar{\Delta t} = 4.81 \text{ a}$) y C3–C4 ($\bar{\Delta t} = 3.73 \text{ a}$). Los análisis se disgregan por hábitats (colina y valle) y por categorías diamétricas.

La mortalidad, reclutamiento y crecimiento no presentaron fuertes diferencias entre hábitats, pero sí entre periodos. A nivel de toda la comunidad (colina y valle), la tasa de mortalidad más alta se presentó en el periodo C3–C4 ($2.54 \% \text{ a}^{-1}$), mientras que la tasa más baja fue en el periodo C2–C3 ($1.90 \% \text{ a}^{-1}$). Estos valores son similares a los observados en otros bosques tropicales. La mortalidad de árboles en todos los periodos y hábitats presentó los valores más altos en árboles con $DAP \geq 20$ cm. La tasa de reclutamiento para toda la comunidad estudiada incrementó tres veces su valor desde el periodo C1–C2 al periodo C2–C3: de 2.49 a $7.45 \% \text{ a}^{-1}$, respectivamente. El periodo C3–C4 presentó un reclutamiento similar al periodo C2–C3. La categoría diamétrica de 1–5 cm fue siempre la que aportó con el mayor número de nuevos individuos (reclutamiento más alto), en todos los periodos y hábitats. Las tasas de crecimiento de toda la comunidad en los tres periodos de estudio presentaron un patrón relativamente similar y fluctuaron entre 0.019 cm a^{-1} y 0.024 cm a^{-1} . Las categorías diamétricas más pequeñas mostraron un crecimiento mayor que el observado para los árboles grandes.

La estimación de biomasa para cada uno de los censos presentó el valor más alto en el censo C2 (240.1 Mg ha^{-1}) y el valor más bajo en el censo C4 (205.6 Mg ha^{-1}). La

biomasa de colina registró una biomasa 2.6–2.7 veces más alta que la biomasa del valle. A pesar de ser muy abundantes, los árboles en las categorías diamétricas pequeñas acumularon muy poca biomasa. En contraste, los árboles con DAP ≥ 20 cm, que son mucho menos abundantes, presentaron la mayor cantidad de biomasa. Los valores de biomasa aérea estimados son similares a los valores reportados en otros estudios en bosques Neotropicales.

Palabras clave: demografía, mortalidad, reclutamiento, crecimiento, biomasa, Yasuní.

2. ABSTRACT

This research describes the demographics and forest biomass changes in the Yasuní 50-ha plot using four censuses of trees with DAP ≥ 1 cm in 25 quadrats (20 m \times 20 m), distributed in the 25 western hectares of the plot. The four censuses were C1 (May 1995 – April 1999), C2 (December 2002 – October 2003), C3 (March 2007 – September 2009) and C4 (September 2011 – December 2011). These surveys fall into three periods: C1–C2 ($\overline{\Delta t}$ = 6.29 years), C2–C3 ($\overline{\Delta t}$ = 4.81 y) and C3–C4 ($\overline{\Delta t}$ = 3.73 y). Analyses were disaggregated into habitats (hill and valley) and diameter categories.

Mortality, recruitment and growth showed no marked differences among habitats, but they showed differences between different periods. At the community-wide level (hill and valley together), the highest mortality rate was observed at the C3–C4 period with 2.54% a^{-1} , while the lowest rate was in the period C2–C3 with 1.90% a^{-1} . These values were similar to those observed in other tropical forests. Tree mortality in all periods and habitats presented the highest values on trees with DBH ≥ 20 cm. The recruitment rate for the whole community studied increased three times its value from period C1–C2 to period C2–C3: 2.49 to 7.45% a^{-1} , respectively. The C3–C4 period presented a recruitment rate similar to the C2–C3 value. The 1–5 cm diameter class was always the class that had the highest number of new individuals (higher recruitment) in all periods and habitats. The growth rates for the entire community in the three study periods presented relatively similar patterns and ranged from 0.019 cm a^{-1} and 0.024 cm a^{-1} . The small diameter categories showed higher growth rates than those observed for the large trees..

The biomass estimates for each census showed the highest value in the census C2 (240.1 Mg ha^{-1}) and the lowest value in the C4 census (205.6 Mg ha^{-1}). Hill biomass was 2.6–2.7 times higher than the valley biomass. Despite being very abundant, trees in small diameter categories accumulated very little biomass. In contrast, trees with DBH ≥ 20 cm,

which were much less abundant, had the highest amount of biomass. The estimated biomass values were similar to those reported in other studies in Neotropical forests.

Keywords: demographics, mortality, recruitment, growth, biomass, Yasuní.

3. INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales son el hogar de ~90% de la biodiversidad del planeta y proveen innumerables servicios ecosistémicos. Estos bosques ocupan el 7% de la superficie total del planeta (Ouédrago, 1997) y tienen el potencial de ser sumideros netos de carbono, y así neutralizar parcialmente el efecto invernadero y el cambio climático global (Altamirano, 2009; Silk *et al.*, 2010). La conservación de estos bosques es importante puesto que se encuentran sometidos a una fuerte degradación y porque prevenir su degradación y deforestación es importante para reducir el desequilibrio del ciclo del carbono (Grace *et al.*, 1995; Fearnside, 1997, Houghton *et al.*, 2000).

En la Amazonía del Ecuador, uno de los pocos estudios que dispone datos de cambios temporales de dinámica forestal a largo plazo que pueden utilizarse para estimar la variación espacial y temporal de la biomasa aérea del bosque es el Proyecto Dinámica del Bosque Yasuní (PDBY). Desde 1995, en el PDBY se monitorea alrededor de 300.000 árboles con diámetro ≥ 1 cm en una parcela de 50 ha de bosque de tierra firme.

En esta investigación se utiliza información histórica de esta parcela y un censo de 25 cuadrantes de 20 m \times 20 m (1 ha en total) distribuidos equidistantemente en la mitad occidental de la parcela, con el fin de caracterizar la dinámica de individuos y los cambios en los stocks de biomasa aérea durante el periodo 1995–2011.

3.1 DINÁMICA DEL BOSQUE

Para estudiar la dinámica de los bosques se realiza cálculos a nivel de poblaciones y comunidades calculando parámetros demográficos como tasas anuales de mortalidad, reclutamiento y crecimiento.

La mortalidad se puede generar por diversos factores endógenos y disturbios exógenos que pueden afectar a las comunidades vegetales (Bormann y Likens, 1979;

Londoño y Jiménez, 1999; Arriaga, 2000; Melo y Vargas, 2003; Lugo y Scatena, 1996; Mosquera *et al.*, 2009). Entre las causas exógenas que pueden incrementar la mortalidad pueden incluirse: sustancias tóxicas, agentes patógenos, parásitos, consumidores, precipitación, huracanes, incendios, derrames de hidrocarburos, deslizamientos, entre otros (Lugo y Scatena, 1996). Lo opuesto de la mortalidad es el reclutamiento que puede indicar la capacidad del bosque de recuperarse y mantener la estabilidad ecológica del ecosistema (Mosquera *et al.*, 2009).

El desarrollo de estudios de crecimiento en bosques tropicales explica el grado de recuperación, avance y conservación de sus ecosistemas (Finegan, 1992). Sin embargo, hay varios factores que pueden influir en el crecimiento y regeneración de las plantas (van Breugel *et al.*, 2007). En ciertos ecosistemas tropicales, el factor más influyente en el crecimiento diamétrico es el volumen total de la precipitación anual, su distribución en el año, la estación seca y la humedad relativa ambiental (Enquist y Leffler, 2001; Báez *et al.* en prep.).

Es importante mencionar que la relación entre mortalidad y reclutamiento de árboles son fundamentales para mantener la regeneración natural y la biodiversidad del bosque (Fox y Connell, 1979; Brokaw, 1992; Córdoba *et al.*, 2005). Por lo tanto, dichos procesos son fundamentales en la dinámica de los bosques (Mosquera *et al.*, 2009) porque mantienen la densidad de árboles (Peralta *et al.*, 1987; Ramírez-Angulo *et al.*, 2002 Mosquera *et al.*, 2009). Estudios previos afirman que debido al cambio climático global, la sequía, la pérdida y fragmentación de hábitats, las tasas de mortalidad y reclutamiento se han incrementado en bosques tropicales (Malhi *et al.*, 2010). Esto supone un incremento en el dinamismo de los bosques tropicales que podría afectar significativamente la composición y diversidad de especies arbóreas presentes en dichos ecosistemas (Phillips *et al.*, 1994; Mosquera *et al.*, 2009; Malhi *et al.*, 2010).

En la Tabla 1 se muestran algunos valores de referencia de tasas de mortalidad y reclutamiento en bosques Neotropicales.

3.2 CARBONO Y BIOMASA

En todo el mundo existe preocupación por el calentamiento global debido al incremento en la concentración de los gases de efecto invernadero (GEI). El CO₂ es uno de los principales GEI que contribuye a este cambio, pues su concentración se ha incrementado de 280 ppm en el periodo preindustrial (Siglo XIX) a casi 400 ppm en la actualidad (Tans y Keeling, 2012; NOAA, 2014). El CO₂ puede ser objeto de diferentes reacciones químicas o puede ser fijado en la biomasa por medio de la fotosíntesis. Así, la vegetación terrestre alberga alrededor del 40% del carbono mundial (Malhi y Grace, 2000). El secuestro de CO₂ a nivel global contribuye significativamente para controlar el incremento de las emisiones de CO₂ antropogénico (Gloor *et al.*, 2012). La vegetación tropical es considerada un sumidero de carbono, con una tasa promedio de fijación de C de 1.52–2.0 Pg C año⁻¹ (Malhi *et al.*, 1999; Malhi y Grace, 2000), y un almacenamiento promedio de 130 Mg C ha⁻¹ (Asner *et al.*, 2012). Según un análisis global realizado por Saatchi *et al.* (2011), la Amazonía ecuatoriana albergaría en promedio 250–350 Mg ha⁻¹ de biomasa aérea.

Debido a la expansión agrícola, el cambio de uso de suelo y la deforestación, los estudios de dinámica de los flujos y reservas de carbono en bosques tropicales maduros, incluyendo biomasa, son importantes para evaluar el ciclo del carbono y para tomar medidas de control ante el calentamiento global (Brown y Lugo, 1992; Dixon *et al.*, 1994; Phillips y Gentry, 1994; Fearnside, 1997; Laurance *et al.*, 1999; Houghton *et al.*, 2000; Nascimento y Laurance, 2002; Malhi y Wright, 2005; Malhi *et al.*, 2006).

Existen varios métodos para realizar estimaciones de biomasa. El método directo o empírico consiste en secar y pesar todos los componentes de un ecosistema, especialmente

la vegetación, pero este proceso es muy costoso y en áreas como Yasuní, que forman parte del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP), no se las puede realizar porque implicaría el desbroce de un determinado espacio. Un segundo método utiliza funciones (modelos alométricos) desarrollados a partir de mediciones de una muestra de árboles tumbados (Brown y Lugo, 1989; Larcher, 1995; Clark, 2004). Estas funciones son aplicadas individualmente a cada árbol, y después se suma los resultados para obtener la biomasa total de un bosque. Los modelos alométricos generalmente utilizan el diámetro como indicador, sin embargo mediante estudios se ha comprobado que la inclusión de la altura (Alvarez *et al.*, 2012), la densidad básica de la madera (Baker *et al.*, 2004) y el tipo de bosque mejora significativamente las estimaciones (Brown *et al.*, 1989; Brown, 1997; Baker *et al.*, 2004; Chave *et al.*, 2006; Ter Steege *et al.*, 2006; Wang *et al.*, 2006; Nogueira *et al.*, 2008; Chave *et al.*, 2009). Un tercer método consiste en aplicar tecnología LIDAR (Laser Imaging Detection and Ranging) la cual consiste en obtener imágenes en tres planos x, y, z mediante impulsos láser que cuantifican la distancia existente entre objetos para cuantificar la estructura tri-dimensional de la vegetación (Asner *et al.*, 2013).

3.2.1 ESTIMACIONES DE BIOMASA EN BOSQUES TROPICALES

En los últimos años se han desarrollado estudios de estimaciones de biomasa en bosques de la Amazonía (Alvarez *et al.*, 2012). Aunque muchas áreas aún no han sido muestreadas intensamente, existen en la Amazonía varias estimaciones de biomasa basadas en datos de parcelas de bosques maduros, secundarios y pantanos.

En los bosques tropicales, el incremento de biomasa de árboles en las últimas décadas al parecer ha sido significativo (Phillips *et al.*, 1998). En la Amazonía Occidental, una de las hipótesis para explicar este incremento es que los bosques están respondiendo a un disturbio humano intenso del pasado (Roosevelt *et al.*, 1991; Wright, 2005; Heckenberger *et al.*, 2007), pero esta hipótesis ha sido difícil de comprobar (Valencia *et*

al., 2009). Otra hipótesis para explicar el incremento de biomasa es la fertilización por CO₂ (Zambrano *et al.*, 2004; Gloor *et al.*, 2012); si este incremento es real, los bosques amazónicos estarían contribuyendo a la mitigación del cambio climático global porque estarían captando el exceso de CO₂ de origen antropogénico, uno de los principales GEI (Tans y Keeling, 2012).

En la Amazonía, gran parte de las estimaciones de biomasa fueron desarrolladas en Brasil, mayormente en bosques húmedos tropicales maduros y de tierra firme. Las estimaciones de biomasa para bosques de la Amazonía brasileña han ido fluctuando con el pasar del tiempo; sin embargo, los resultados obtenidos demuestran que la biomasa en la Amazonía es relativamente alta con estimaciones que pueden sobrepasar los 300 Mg ha⁻¹ en bosques maduros (Saatchi *et al.*, 2007) (Tabla 2).

Estudios realizados en bosques tropicales amazónicos utilizando metodología basada en mediciones LIDAR obtuvieron las siguientes estimaciones: Venezuela: 134 Mg ha⁻¹ (Harris *et al.*, 2012); Panamá: 113 Mg ha⁻¹ (Mascaro *et al.*, 2011) Perú: 135 Mg ha⁻¹ (Asner *et al.*, 2012) y Colombia: 93 Mg ha⁻¹ en promedio (Baccini *et al.*, 2013).

3.2.2 IMPACTO DE LA DEFORESTACIÓN EN LA BIOMASA DE BOSQUES TROPICALES

Las actividades antrópicas como el cambio de uso del suelo, quema de combustibles fósiles, degradación del hábitat y la deforestación de bosques tropicales producen del 6–17% de los GEI (van der Werf *et al.*, 2009). Estas emisiones de carbono causan alteraciones en el ciclo del carbono y aportan 480 Pg C a la atmósfera. En los años 1999–2009, por ejemplo, se emitieron 4,529 Tg de CO₂ superficial a la atmósfera (Asner *et al.*, 2010).

En los bosques tropicales, la deforestación y conversión de la tierra contribuye al aumento de los niveles de los GEI. Durante los 1990's, se perdió del 20–30% del bosque

original en el mundo, lo cual contribuyó con alrededor del 45% en el incremento de CO₂, según monitoreos desde 1850 (Malhi *et al.*, 2002). La deforestación tropical contribuye con 1.7 Pg ha⁻¹ de GEI en la atmósfera (Cummings *et al.*, 2002), contribuyendo aproximadamente con el 25% del incremento de CO₂ antropogénico (Malhi *et al.*, 2002). En el periodo 2000–2005, el incremento de CO₂ fue del 53% a nivel mundial (De Fries, 2010).

Los bosques ecuatorianos están sometidos a una fuerte presión por degradación y explotación. De hecho, Ecuador es uno de los países con la mayor tasa de deforestación en Latinoamérica. La deforestación anual en Ecuador en los periodos 1900–2000 y 2000–2008 fue de 74330.9 y 61764.5 ha a⁻¹, respectivamente; para la Amazonía, en los mismos periodos la deforestación fue de 17614.6 y 19778.6 ha a⁻¹ (MAE, 2011). Por ello es necesario establecer estrategias de conservación adecuadas para el manejo y conservación de los bosques tropicales. El oportuno conocimiento de su dinámica puede contribuir a dichas estrategias (Ramírez-Angulo *et al.*, 2002).

3.2.3 IMPORTANCIA DE LAS PARCELAS PERMANENTES PARA LA ESTIMACIÓN DE BIOMASA AÉREA

Es importante destacar que los estudios a largo plazo desarrollados en parcelas de bosque para estudiar los cambios en la biomasa son de gran importancia al momento de aplicar ecuaciones alométricas (Phillips *et al.*, 1998). El valor potencial de los datos a largo plazo en las parcelas de los bosques tropicales fue destacado en 68 sitios pantropicales para estudiar los cambios en la biomasa (Phillips *et al.*, 1998). Si se realizan repeticiones de medidas en las mismas parcelas, éstas pueden parcialmente proporcionar estimaciones directas sobre los cambios en la biomasa en bosques tropicales (Baker *et al.*, 2004) y así se puede detectar cuanto C está acumulado estos bosques (de Casthilo *et al.*, 2010) porque la

proporción de C en los tejidos vivos es, en general, la mitad de la biomasa de la planta (Malhi y Grace, 2000).

3.3 OBJETIVO

En esta investigación se utiliza información histórica de la parcela de 50 ha del PDBY y un censo de 25 cuadrantes de 20 m × 20 m (1 ha en total) distribuidos equidistantemente en la mitad occidental de la parcela, con el fin de caracterizar la dinámica de individuos y los cambios en los stocks de biomasa aérea durante el periodo 1995–2011.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 ÁREA DE ESTUDIO

Esta investigación se desarrolló en la parcela de 50 ha establecida en el Parque Nacional Yasuní (PNY) (Figura 1). El PNY, creado en 1979 y actualmente tiene una extensión de 10227.36 km², fue declarado Reserva de la Biósfera por parte de la UNESCO en 1989 (MAE, 2014). La temperatura mensual promedio, la humedad relativa mensual promedio y la precipitación media anual varían alrededor de 25°C, 80–90% y 3000–3100 mm, respectivamente; mensualmente, caen 250 mm de lluvia en promedio, con picos de lluvia en los meses de mayo y octubre aproximadamente (Finer, 2009; Romero-Saltos, 2011).

El PNY es una fuente hídrica importante conformada por los ríos Napo (límite norte del PNY), Yasuní, Tiputini, Nashiño, Cononaco y varios afluentes del Curaray (límite sur del PNY) (MAE, 2014). La geomorfología del PNY consiste en pequeñas colinas consecutivas que son el resultado del paso de fuentes hídricas milenarias. La mayoría del terreno está dominado por bosque de tierra firme colinado, con valles, a veces muy húmedos, entre colina y colina (Valencia *et al.*, 2004). En Yasuní se pueden diferenciar tres tipos de hábitats de acuerdo a su historia de inundación: tierra firme, plano inundable (cerca de los ríos) y pantano (valles con poco o ningún drenaje) (Romero-Saltos *et al.*, 2001). Los suelos predominantes son ácidos dominados por ferralsoles xánticas como limos y arcillas (Chauvel *et al.*, 1987; Tuomisto *et al.*, 2003; Valencia *et al.*, 2009) y pobres en nutrientes como fósforo (P), calcio (Ca) y potasio (K) (Chauvel *et al.*, 1987; Tuomisto *et al.*, 2003). Estos suelos son comunes en gran parte de la cuenca del Amazonas (Richter y Babbar, 1991).

La parcela permanente de 50 ha (1000 m × 500 m; rango altitudinal: 215–250 m; 0° 41' 0.5" S 76° 23' 58.9" O) del Proyecto Dinámica del Bosque Yasuní (PDBY) fue establecida en 1995 y está localizada a 1 km de la Estación Científica Yasuní (Figura 1). El objetivo a largo plazo de esta parcela es comprender la demografía de las poblaciones de cientos de especies de árboles aplicando la metodología de Condit (1998) con ligeras modificaciones, complementándose con investigaciones asociadas sobre plántulas, semillas, evolución sexual, caracteres funcionales, biomasa, lianas, entre otras investigaciones (Romero-Saltos *et al.*, 2014). La parcela forma parte de la red mundial de parcelas asociadas al Center for Tropical Forest Science (CTFS-SIGEO) del Smithsonian Tropical Research Institute (Valencia *et al.*, 2004; Romero-Saltos *et al.*, 2014). La altura del dosel es de 10–25 m, con árboles emergentes que llegan a medir hasta 40–50 m (Valencia *et al.*, 2009). El bosque de la parcela es un bosque maduro de tierra firme con un pequeño parche de bosque secundario (0.48 ha) que al momento se encuentra en un estado de regeneración avanzado (Valencia *et al.*, 2004; Romero-Saltos *et al.*, 2014). En la parcela, las áreas que poseen mayor cantidad de biomasa arbórea son las colinas (Valencia *et al.*, 2009).

4.2 MUESTREO DE CAMPO

4.2.1 UNIDADES DE MUESTREO

La unidad de muestreo en el presente estudio es un cuadrante de 20 m × 20 m (la parcela de 50 ha tiene 1250 de estos cuadrantes). Para la presente investigación se seleccionó una muestra de 25 cuadrantes, sumando un área total de muestreo de 1 ha. Cada uno de los cuadrantes se ubicó en el centro de cada una de las 25 hectáreas cuadradas (100 m × 100 m) occidentales de la parcela. Esto creó una malla de cuadrantes equidistantes entre sí (Figura 2). El hábitat topográfico de cada cuadrante fue asignado según los

criterios de Valencia *et al.* (2004): los 25 cuadrantes fueron clasificados como 16 de colina y 9 de valle.

4.2.2 CENSOS

En la parcela de 50 ha se han realizado censos periódicos desde el año 1995. Al momento, para las primeras 25 ha occidentales, existen datos de tres censos de árboles ≥ 1 cm de diámetro, con un intervalo aproximado de 5–6 años entre la mitad del periodo de un censo y la mitad del siguiente (Figura 3). Estos tres censos se abrevian en el presente documento como C1 (mayo 1995 – abril 1999), C2 (diciembre 2002 – octubre 2003) y C3 (marzo 2007 – septiembre 2009). Para el presente estudio, se realizó un cuarto censo C4 (septiembre 2011 – diciembre 2011) de árboles con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 1 cm, en los 25 cuadrantes que conforman las unidades de muestreo (Figura 3). Los cuatro censos corresponden a tres periodos de tiempo: el tiempo entre los censos C1 y C2 (periodo C1–C2), el tiempo entre los censos C2 y C3 (periodo C2–C3) y el tiempo entre los censos C3 y C4 (periodo C3–C4).

Los nuevos árboles que ingresaron a la comunidad en el C4 fueron identificados por el equipo de taxónomos del PDBY. A cada uno de estos árboles reclutas, se le amarró una placa inscrita con el código CXX-YYY, donde “CXX” corresponde al número de la columna (e.g. para la columna 2, el código sería C02) y donde “YYY” corresponde al número de recluta. Cada columna tuvo su numeración independiente para los reclutas, comenzando en 001. Los datos fueron registrados digitalmente en el campo mismo utilizando una iPad (software Numbers).

4.2.3 MEDICIONES DE DIÁMETRO Y ALTURA

En el censo del presente estudio, se midieron todos los árboles ≥ 1 cm de diámetro en el punto de medición del diámetro (PMD), definido según el protocolo de Condit (1998) y

las modificaciones propuestas por Auz (2014) diseñadas para evitar la subestimación de biomasa. Usualmente, el PMD correspondió a la altura del pecho (1.30 m). En cada PMD, se pintó una cruz roja con el fin de que en un siguiente censo se pueda realizar la medición del diámetro en el mismo PMD y así disminuir errores (Anexo 1). Para las mediciones del diámetro de individuos <10 cm se utilizó un calibrador y se registró la medida con una precisión de ± 0.01 cm (± 0.1 mm); en cambio, para los individuos ≥ 10 cm de diámetro, se utilizó una cinta diamétrica y se registró la medida con una precisión de ± 0.1 cm (± 1 mm) (Anexo 1).

Además, para cada árbol se midió su altura (h) según la metodología de Altamirano (2009). La altura de los árboles de hasta 3 m fue medida directamente con una regla graduada telescópica con un error de ± 0.1 m (Anexo 1). La altura de los árboles mayores a 3 m fue estimada mediante el teorema de Pitágoras, midiendo el cateto horizontal y la hipotenusa con la ayuda de un medidor láser (*laser range finder*, marca Optic-Logic) (Anexo 1). En el caso de un árbol cuyo diámetro a la altura del pecho (DAP) no existía (árbol quebrado, usualmente) se le asignó una altura de 1 m. La medición de la altura es importante para estimar la biomasa con mayor precisión (Brown *et al.*, 1989; Chambers, 2001; Baker *et al.*, 2004; Chave *et al.*, 2005; Chave *et al.*, 2006).

4.3 CURACIÓN DE DATOS

La nomenclatura de los nombres científicos fue definida por el grupo de taxónomos de la parcela del PDBY, los cuales trabajan alrededor de 20 años en la identificación de los miles de árboles existentes en el bosque de Yasuní. Además, se corrigieron errores obvios de digitalización de los datos de diámetro y altura. En algunos casos fue necesario volver a medir el individuo en el bosque para poder realizar las correcciones pertinentes sean de diámetro o altura.

4.4 ANÁLISIS DEMOGRÁFICOS

La dinámica poblacional se estudió mediante el cálculo de tasas demográficas a nivel poblacional, entre un censo dado y el censo siguiente. Se calculó el coeficiente de mortalidad, tasa relativa de mortalidad anual, tasa relativa de reclutamiento y tasa relativa de crecimiento promedio anual. Para estimar el coeficiente de mortalidad (λ) (Condit *et al.*, 1995; Condit *et al.*, 1999; Mosquera *et al.*, 2009; CTFS, 2014) y la tasa anual de mortalidad nos basamos en estudios realizados en la Amazonía por (Sheil *et al.*, 1995; Mosquera *et al.*, 2009). La tasa anual de reclutamiento por Condit *et al.* 1999; Carvajal-Vanegas y Calvo-Alvarado, 2013; CTFS, 2014 y la tasa promedio anual de crecimiento fue estimada según Laurance *et al.* 1999; CTFS, 2014.

Para el cálculo de la tasa demográfica de crecimiento entre dos censos contiguos, se excluyeron del análisis a todos los árboles quebrados que no tenían diámetro a la altura del pecho en el censo más reciente (registrados con un diámetro igual a “0” cm en la base de datos). Sin embargo, estos árboles sí fueron incluidos en los cálculos de las tasas de mortalidad y reclutamiento.

Adicionalmente al análisis para toda la comunidad, los análisis se disgregan por hábitat (16 cuadrantes de colina y 9 de valle) y por categoría diamétrica (1–5, 5–10, 10–15, 15–20 y ≥ 20 cm). Es importante mencionar que el rango en los individuos con DAP ≥ 20 cm es amplio debido al tamaño limitado de la muestra del presente estudio; si realizamos una categorización con rangos más disgregados, el N por categoría diamétrica sería insuficiente para poder realizar análisis demográficos poblacionales. El intervalo de 5 cm entre categoría y categoría resultó en tamaños de muestra (N) por categoría diamétrica adecuados para obtener estimaciones relativamente confiables de las tasas demográficas. Para los análisis, la categoría diamétrica de un individuo cualquiera fue determinada por el

diámetro que dicho individuo tenía en el censo inicial, sin importar la categoría a la que podría pertenecer en los siguientes censos debido a su crecimiento.

En el presente estudio no se realizaron análisis estadísticos complementarios porque en algunas categorías diamétricas el N resultaría insuficiente, como en el caso de los árboles con $DAP \geq 20$ cm.

4.4.1 CÁLCULO DEL PROMEDIO DEL TIEMPO

Para comprender el cálculo del promedio del tiempo es importante comprender que el intervalo que existe entre dos censos varía de un árbol a otro. El promedio del tiempo ($\overline{\Delta t}$) es así el promedio de los intervalos de tiempo entre un censo y otro de todos los árboles censados. Para un árbol en particular, el intervalo de tiempo entre dos censos se calculó en días, valor que luego fue dividido por 365.25 para expresarlo en años. En este estudio, existen cuatro censos (C1, C2, C3 y C4) y por lo tanto tres periodos de tiempo (periodo C1–C2, periodo C2–C3 y periodo C3–C4).

4.4.2 COEFICIENTE DE MORTALIDAD EXPONENCIAL

Para calcular el coeficiente de mortalidad (λ) se aplicó la siguiente fórmula (Condit *et al.*, 1995; Condit *et al.*, 1999; Mosquera *et al.*, 2009; CTFS, 2014; Pérez *et al.*, 2014):

$$\lambda = [\text{Ln}(N_x) - \text{Ln}(N_s)] / \overline{\Delta t}$$

donde Ln: logaritmo natural, N_x : número total de árboles vivos en el censo inicial x , N_s : número de árboles sobrevivientes entre dos censos, $\overline{\Delta t}$: promedio de los intervalos (años) transcurridos entre dos mediciones de un árbol.

El presente estudio incluye el cálculo del coeficiente de mortalidad para poder realizar comparaciones con otros estudios desarrollados en la Amazonía.

4.4.3 TASA RELATIVA DE MORTALIDAD ANUAL

Para calcular la tasa relativa de mortalidad anual (m , en %/año = % a⁻¹) se aplicó la siguiente fórmula (Sheil *et al.*, 1995; Mosquera *et al.*, 2009; Romero-Saltos *et al.*, 2014):

$$m = 1 - (N_s/N_x)^{1/\bar{\Delta t}} \times 100$$

donde N_s : número de árboles sobrevivientes entre dos censos, N_x : número total de árboles vivos en el censo inicial x , $\bar{\Delta t}$: promedio de los intervalos (años) transcurridos entre dos mediciones de un árbol.

El coeficiente de mortalidad λ se relaciona con la tasa de mortalidad (m) mediante la siguiente fórmula (Sheil *et al.*, 1995):

$$m = 1 - e^{-\lambda}$$

El presente estudio incluye el cálculo de la tasa relativa de mortalidad anual para poder realizar comparaciones con otros estudios desarrollados en la Amazonía.

4.4.4 TASA RELATIVA DE RECLUTAMIENTO ANUAL

Para calcular la tasa relativa de reclutamiento anual (r , en %/año = % a⁻¹) se aplicó la siguiente fórmula (Condit *et al.* 1999; Carvajal-Vanegas & Calvo-Alvarado, 2013; CTFS, 2014; Pérez *et al.*, 2014):

$$r = [\text{Ln}(N_y) - \text{Ln}(N_s)] / \bar{\Delta t} \times 100$$

donde Ln: logaritmo natural, N_y : número de árboles inventariados en el censo final y , N_s : número de árboles sobrevivientes entre dos censos, $\bar{\Delta t}$: promedio de los intervalos (años) transcurridos entre dos mediciones de un árbol.

4.4.5 TASA RELATIVA DE CRECIMIENTO PROMEDIO ANUAL

Para calcular la tasa relativa de crecimiento promedio anual (c , en $\text{cm/año} = \text{cm a}^{-1}$) se aplicó la siguiente fórmula (Laurance *et al.* 1999; CTFS, 2014; Romero-Saltos *et al.*, 2014):

$$c = \{\sum_i^n [\text{Ln}(D_y) - \text{Ln}(D_x)] / N\} / \overline{\Delta t}$$

donde Ln: logaritmo natural, D_x : el diámetro (cm) de un árbol en el censo inicial x , D_y : diámetro (cm) del mismo árbol en el censo final y , N : número total de árboles analizados, $\overline{\Delta t}$: promedio de los intervalos (años) transcurridos entre dos mediciones de un árbol.

4.5 ESTIMACIÓN DE BIOMASA

4.5.1 ESTIMACIÓN DE BIOMASA PARA CADA ÁRBOL

4.5.1.1 Ecuación alométrica

La biomasa (Mg) se estima utilizando una de las ecuaciones alométricas desarrolladas por Chave *et al.* (2005): la ecuación de bosques muy húmedos tropicales:

$$\text{Biomasa aérea} = \exp[-2.557 + 0.940 \times \text{Ln}(\rho D^2 h)]$$

donde D : diámetro (cm), ρ : densidad básica de la madera (g/cm^3) y h : altura (m). Para estimar la biomasa de cada árbol, sólo se tomó en cuenta el diámetro del tallo principal, excluyendo del análisis los diámetros de los tallos múltiples, de existir. Es importante mencionar que la ecuación utilizada es una ecuación preliminar porque no existe aún una ecuación alométrica propia del bosque de Yasuní.

4.5.1.2 Estimación de altura de árboles en censos anteriores

A diferencia del censo del presente estudio (C4), en los tres primeros censos (C1, C2 y C3) realizados en la parcela de 50 ha no se midió la altura (h) de los árboles. Por tanto,

para estimar h en los tres primeros censos, se aplicaron ecuaciones de regresión lineal específicas para cada especie, género y familia, desarrolladas por Auz (2014) a partir de los diámetros y alturas obtenidas en el presente estudio. Para árboles que no tuvieron una identificación alguna, se aplicó la siguiente ecuación obtenida a partir de los diámetros y alturas de todos los árboles censados en el presente estudio (Auz, 2014):

$$h = 0.868 D + 2.265 \quad R^2 = 0.66; P < 0.001$$

donde h : altura y D : diámetro.

Las regresiones lineales de Auz (2014) sobreestiman las alturas para árboles con grandes diámetros porque no presentan un comportamiento asintótico. Para corregir esto, a los árboles de los censos anteriores (C1, C2, C3) con alturas estimadas de >35 m según la ecuación, se asignó una altura de 33 m solamente, puesto que este valor correspondió al promedio de las alturas de los árboles del presente censo (C4) que están sobre el percentil 99 de los datos (28 m) (Auz, 2014).

Estudios anteriores sobre estimaciones de biomasa en la parcela 50 ha de Yasuní, excluyeron a los árboles que no tuvieron diámetro a la altura del pecho debido a que se encontraban quebrados o caídos. Sin embargo, en el presente estudio estos árboles sí fueron incluidos en las estimaciones de biomasa que utilizaron tanto la variable de diámetro como la variable de altura. Para los árboles que no presentaban diámetro en un censo dado, los valores de diámetro y/o altura se corrigieron según los criterios expuestos en la Tabla 3.

4.5.1.3 Estimación de densidad básica de la madera

La densidad básica de la madera (ρ) de cada árbol fue asignada según el promedio a nivel de especie, género y familia calculado por Auz (2014) en base a los datos 501 especies tomados en el área de estudio por Wright y Valencia (datos no publicados).

4.5.2 ESTIMACIÓN ESTADÍSTICA DE LA BIOMASA AÉREA TOTAL

La biomasa aérea total en el área de muestreo, en cada hábitat, en cada categoría diamétrica y para cada uno de los censos, corresponde a la suma de la biomasa estimada de todos los árboles vivos. En el cálculo de la biomasa aérea total en cada censo y en cada categoría diamétrica, se obtuvieron además límites de confianza al 95% aplicando la técnica estadística de bootstrap, similar a lo realizado por Valencia *et al.* (2009).

5. RESULTADOS

5.1 MORTALIDAD

La mortalidad de árboles con $DAP \geq 1$ cm en toda la muestra (Figura 4A, Anexo 2), en colina (Figura 4B, Anexo 3) y valle (Figura 4C, Anexo 4) presentó ligeras fluctuaciones en los tres periodos de estudio: el valor mínimo fue de $1.88 \% a^{-1}$ y el valor máximo fue de $2.58 \% a^{-1}$, ambos en el hábitat de colina (Figura 4B, Anexo 3). En los 25 cuadrantes, la tasa de mortalidad más alta, de alrededor de $2.54 \% a^{-1}$, fue en el periodo C3–C4, mientras que la tasa más baja, de $1.90 \% a^{-1}$, fue en el periodo C2–C3 (Figura 4, Anexo 2). La mortalidad más alta tanto en colina como en valle se registró en el último periodo (C3–C4). La tasa anual de mortalidad para árboles ≥ 10 cm (colina y valle) varió entre 2.14 y 2.62 $\% a^{-1}$ (Tabla 4).

En cuanto a la mortalidad de individuos en diferentes categorías diamétricas en todos sus periodos y hábitats presentaron el patrón más evidente en los árboles con $DAP \geq 20$ cm que a pesar de tener un rango muy amplio presenta relativamente pocos individuos, (Figura 5A–C, Anexo 2–4). Esta tendencia fue más fuerte en el valle (Figura 5C, Anexo 4).

5.2 RECLUTAMIENTO

En toda la muestra (Figura 4A, Anexo 2), o solo en el valle o en el valle y colina (Figura 4B–C, Anexo 3–4) el reclutamiento de árboles con $DAP \geq 1$ cm incrementó tres veces entre el primer y segundo periodo. Entre el segundo y tercer periodo no incrementó (Figura 4, Anexo 2–4). La tasa anual de reclutamiento para árboles ≥ 10 cm (colina y valle) varió entre 0.52 y 0.67 $\% a^{-1}$ (Tabla 4).

El reclutamiento fue evidentemente mayor en árboles con DAP de 1–5 cm, en todos los periodos y hábitats (Figura 5D–F; Anexos 2–4).

5.3 CRECIMIENTO

El crecimiento presentó tasas relativamente similares para los tres periodos de estudio y para los diferentes hábitats. Las tasas promedio de crecimiento fluctuaron entre: 0.017 cm a^{-1} en el periodo C1–C2 en el valle y 0.027 cm a^{-1} en el periodo C3–C4, en el valle igualmente. Las tasas promedio de crecimiento más bajas se registraron siempre en el primer periodo C1–C2 (Figuras 4, Anexo 2–4).

En cuanto al análisis por categorías diamétricas, los árboles que presentaron los valores más altos de crecimiento fueron aquellos con un DAP $<15 \text{ cm}$, tanto en colina como en valle (Figura 5G–I, Tablas Anexo 2–4).

5.4 RELACIÓN ENTRE TASAS

Las tasas demográficas del bosque de Yasuní, a nivel de individuos, en ocasiones muestran patrones complementarios u opuestos. En la dinámica de individuos, las tasas demográficas de reclutamiento y crecimiento muestran cierto paralelismo, es decir si el reclutamiento en un periodo dado incrementa el crecimiento en individuos también (Figura 4). En la colina, el decremento de la tasa de reclutamiento está aparentemente relacionado con un incremento en la tasa de mortalidad (Figura 4B). En el análisis por categoría diamétrica a nivel de individuos (Figura 5), los árboles con DAP $\geq 20 \text{ cm}$ presentaron la mortalidad más alta, pero su reclutamiento y crecimiento son bajos. Los árboles con DAP de $1\text{--}5 \text{ cm}$ presentaron el reclutamiento más alto pero, su mortalidad y crecimiento son moderados (Figura 5). Los árboles con DAP $<15 \text{ cm}$ presentaron el crecimiento más alto, pero su reclutamiento es muy bajo y su mortalidad moderada (Figura 5).

5.5 ESTIMACIÓN DE BIOMASA POR CENSO

Las estimaciones de biomasa para colina y valle, y para cada hábitat por separado, presentaron sus valores más altos en el censo C2 y sus valores más bajos en el censo C4

(Tabla 5). La biomasa de colina registro una biomasa hasta 2.6–2.7 veces más alta que la biomasa del valle (Tabla 5). Por último los árboles de categorías diamétricas muy pequeñas acumulan poca biomasa a pesar que son muy abundantes (Figura 6A–F). En contraste los árboles >15 cm a pesar de no ser abundantes presentan la mayor acumulación de biomasa (Figura 6A–F).

6. DISCUSIÓN

6.1 DEMOGRAFÍA

6.1.1 MORTALIDAD SIN FUERTES DIFERENCIAS ENTRE HÁBITATS, PERO SÍ ENTRE PERIODOS

La mortalidad no presentó diferencias significativas entre hábitats pero sí entre periodos (Figura 4, Anexo 2–4). Este patrón es similar a lo reportado en el estudio efectuado en toda el área de estudio i.e. 25 hectáreas, aunque el valle en este caso en el primer intervalo de tiempo tuvo la mortalidad ligeramente más alta (Valencia *et al.*, 2009).

6.1.2 MORTALIDAD DE ÁRBOLES: PATRONES NADA EXTRAÑOS

En árboles con $DAP \geq 1$ cm la tasa fue de 1.88–2.58 % a^{-1} en colina y de 1.94–2.44 % a^{-1} en valle (Figura 4, Anexo 2–4). Muller-Landau *et al.* (2006) calculó, para árboles con $DAP \geq 1$ cm, tasas de mortalidad de ca. 1–5 % a^{-1} en varios bosques Neotropicales (La Planada, Barro Colorado y Yasuní). Los resultados del presente estudio coinciden también con el estudio de Condit *et al.* (1995) quienes reportaron valores entre 2.6 ± 0.2 y 4.7 ± 0.4 % a^{-1} . Estos valores concuerdan también con lo observado en el presente estudio.

La tasa anual de mortalidad de árboles con $DAP \geq 10$ cm en el presente estudio varió de 2.14–2.62 % a^{-1} (Tabla 4). Estudios previos realizados en árboles con $DAP \geq 10$ cm en bosques Neotropicales presentaron tasas de mortalidad entre 0.65–2.85% a^{-1} (Tabla 1), lo cual incluye el rango observado en Yasuní. Algunos autores afirman que una tasa de mortalidad de ca. 3–5 % es normal y propia de un bosque que no ha sufrido alteraciones drásticas sino sólo eventos a pequeña escala relacionados a cambios graduales en el bosque (Lugo y Scatena, 1996; Londoño y Jiménez, 1999; Melo y Vargas, 2003).

6.1.3 RECLUTAMIENTO SIN FUERTES DIFERENCIAS ENTRE HÁBITATS, PERO SÍ ENTRE PERIODOS

Las tasas de reclutamiento, para los dos hábitats, se incrementaron sustancialmente entre el primer y segundo mientras en el tercer periodo se redujeron (Figura 4, Anexo 2–4). Esto se debe al altísimo reclutamiento de los árboles con DAP entre 1–5 cm durante los dos últimos periodos. El bajo reclutamiento registrado en el periodo C1–C2 podría representar un sesgo de omisión de individuos durante el censo C1, causado posiblemente por una aplicación errónea de los protocolos de muestreo (personal entrenándose) al inicio del proyecto (1994–1995).

6.1.4 CRECIMIENTO SIN FUERTES DIFERENCIAS ENTRE HÁBITATS, PERO SÍ ENTRE PERIODOS

En los dos hábitats el crecimiento diamétrico fue relativamente constante, presentado fluctuaciones entre, 0.017 cm a^{-1} a 0.027 cm a^{-1} (Figura 4; Anexo 2–4). Estas leves fluctuaciones temporales del crecimiento pueden explicarse si consideramos que el bosque de Yasuní es un bosque no estacional, es decir, climáticamente estable.

Los datos disponibles al momento no permiten evaluar algún potencial efecto del cambio climático sobre las tasas de crecimiento de los árboles, o sobre la dinámica del bosque en general. Es importante por tanto continuar con estudios de la dinámica del bosque de Yasuní a largo plazo.

6.1.5 ÁRBOLES GRANDES: MORTALIDAD ALTA, RECLUTAMIENTO BAJO Y CRECIMIENTO BAJO

La mortalidad de árboles con $\text{DAP} \geq 20 \text{ cm}$, en todos los periodos y hábitats, presenta la más alta tasa de mortalidad (Figuras 5A–C y; Anexo 2–4). Este patrón concuerda con el estudio realizado por Condit *et al.* (1992). Probablemente, la mortalidad en esta categoría

diamétrica es alta porque contiene, por una parte, árboles adultos de especies pioneras que están rápidamente muriendo (Ramírez-Angulo *et al* 2002) y, por otra parte, árboles muy viejos de especies de bosque maduro, de diámetros muy grandes, que están constantemente muriendo por razones naturales. En cambio, la mortalidad en estadios intermedios está más relacionada no tanto a la edad del árbol ni a su carácter pionero (en caso de especies pioneras), sino a la competencia por recursos (Kennard, 2002; Bigler y Bugman, 2003).

Las tasas anuales de reclutamiento y crecimiento de los árboles con DAP ≥ 20 cm presentan en general los valores más bajos (Figuras 5D–I y Anexo 2–4). Esto se debe a que los árboles de categorías diamétricas con DAP ≥ 20 llegaron a su etapa de adulto y por ende su reclutamiento y su crecimiento disminuye.

6.1.6 ÁRBOLES PEQUEÑOS: MORTALIDAD BAJA A INTERMEDIA, RECLUTAMIENTO ALTO, CRECIMIENTO INTERMEDIO A ALTO

La mortalidad de árboles con DAP de 1–15 cm, en todos los periodos y hábitats, presenta valores intermedios de mortalidad (Figura 5, Anexo 2–4). Estos valores representan la dinámica propia de un bosque no perturbado, debido a que la mayoría de procesos dinámicos se dan en estas categorías diamétricas.

En los trópicos se han reportado altas tasas de reclutamiento hasta de 2.5 % a⁻¹ (Gomes *et al.*, 2003) que podrían estar siendo influenciadas por el cambio climático (Phillips *et al.*, 2004). Las tasas de reclutamiento de los árboles en el presente estudio, excepto por los árboles con DAP de 1–5 cm, son menores a este valor. En cambio, para los árboles más pequeños (1–5 cm de DAP), en el presente estudio se observaron tasas de 3.35–11.29 % a⁻¹ (Figura 5, Anexo 2–4). Estos valores tan altos de reclutamiento no se encontraron reportados en la literatura revisada seguramente porque la mayoría de estudios de dinámica (e.g., Phillips *et al.*, 2004) son realizados en árboles con DAP ≥ 10 cm, lo cual estaría subestimando esta variable en los bosques tropicales, ya que gran parte de los

procesos de reclutamiento en el bosque se manifiestan en categorías inferiores a los 10 cm de DAP (Mosquera *et al.*, 2009).

6.2 BIOMASA

6.2.1 ESTIMACIONES DE BIOMASA: SIMILARES A OTROS ESTUDIOS

La biomasa aérea total reportada en el presente estudio se encuentra dentro del rango reportado en otros estudios realizados en bosques Neotropicales (205.6–240.1 Mg ha⁻¹; Tabla 2). Nuestros valores presentan diferencias con los valores reportados por Valencia *et al.* (2009) para el mismo bosque. Por ejemplo, para el primer censo C1, ellos reportan 261–283 Mg ha⁻¹ (intervalo de confianza al 95%), mientras que nosotros reportamos 215.859–215.869 Mg ha⁻¹ (intervalo de confianza al 95%; Tabla 5). Igualmente, en el segundo censo C2, ellos reportan 262–286 Mg ha⁻¹ (intervalo de confianza al 95%), mientras que nosotros reportamos 240.053–240.066 Mg ha⁻¹ (intervalo de confianza al 95%) (Tabla 5). Estas diferencias pueden estar influenciadas por el tamaño de la muestra del presente estudio (Tabla 5) pero también por el uso de una ecuación alométrica diferente: Valencia *et al.* (2009) utilizó una ecuación alométrica para bosques húmedos tropicales y no incluye la variable altura mientras que en el presente estudio se utilizó la ecuación que incluye altura. Auz (2014) mostró que, para el bosque de Yasuní, una ecuación alométrica para bosque *muy* húmedo tropical estima una biomasa menor a la estimada por una ecuación para bosque húmedo tropical, en un 14%. Si se aplica este % de conversión al valor mínimo de biomasa estimada para el C1 de Valencia *et al.* (2009), el valor baja de 261 a 224.5 Mg ha⁻¹, lo cual se acerca a lo estimado en nuestro estudio (ca. 216 Mg ha⁻¹). Por otra parte, varios estudios afirman que la inclusión de la variable altura en las estimaciones de biomasa mejora significativamente las estimaciones de biomasa (Brown *et al.*, 1989; Chambers, 2001; Baker *et al.*, 2004; Chave *et al.*, 2005; Chave *et al.*, 2006).

Es importante mencionar que las estimaciones de biomasa presentan ligeras incertidumbres en todos los estudios debido a que se utilizan ecuaciones desarrolladas en otros bosques tropicales. El bosque de Yasuní, es un bosque tropical no estacional para el cual no existe aún una ecuación alométrica local, desarrollada empíricamente. Por ello es importante en futuros estudios realizar una ecuación alométrica de forma empírica (mediciones realizadas en el campo) en este lugar y así minimizar la incertidumbre en las estimaciones.

Los valores de biomasa por categoría diamétrica como era de esperarse presentó su mayor aporte en árboles con $DAP \geq 20$ cm (Figura 6A–F), estos concentran en promedio entre: $0.662\text{--}0.798 \text{ Mg ha}^{-1}$ (intervalo de confianza del 95%) de la biomasa total, lo cual concuerda con los valores reportados por Cummings *et al.* (2002). Los individuos con DAP de 1–5 cm a pesar de ser abundantes no aportan tanta biomasa (Figura 6A–F).

7. LITERATURA CITADA

- Altamirano, C. (2009). Biomasa aérea y variación de la densidad básica de la madera en especies dominantes del bosque de Yasuní, Amazonía ecuatoriana. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito, Ecuador.
- Álvarez, E., Duque, A., Saldarriaga, J., Cabrera, K., de las Salas, G., del Valle, I., Lema, A., Moreno, F., Orrego, S., Rodríguez, L. (2012). Tree above-ground biomass allometries for carbon stocks estimation in the natural forest of Colombia. *Forest Ecology and Management*, 38: 16738–16742.
- Arriaga, L. (2000). Types and causes of tree mortality in a tropical montane cloud forest of Tamaulipas, Mexico. *Tropical Ecology*, 16(5): 623–636.
- Asner, G. P., Clark, J. K., Mascaro, J., Galindo García, G. A., Chadwick, K. D., Navarrete Encinales, D. A., Paez-Acosta G., Cabrera Montengro, E., Kennedy-Bowdoin, T., Duque, Á., Balaji, A., von Hildebrand, P., Maatoug, L., Phillips Bernal, J. F., Knapp D. E., García Dávila, M. C., Jacobson, J., Ordóñez M. F. (2012). High-resolution mapping of forest carbon stocks in the Colombian amazon. *Biogeosciences Discuss*, 2445–2479.
- Asner, G. P., Powell, G. N., Mascaro, J., Knapp, D. E., Clark, J. K., Jacobson, J., Kennedy-Bowdoin, Ty., Balaji, A., Paez-Acosta, G., Victoria, E., Secada, L., Valqui, M., Hughes, F. (2010). High resolution forest carbon stocks and emissions the amazon. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 107(38): 16738–16742.
- Auz, D. (2014). Estimación de biomasa vegetal aérea en el Parque Nacional Yasuní, Ecuador: métodos e incertidumbres asociadas. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas y Ambientales. Universidad Central del Ecuador. Quito, Ecuador.

- Baccini, A., Asner, G. P. (2013). Improving pantropical forest carbon maps with airborne LiDAR sampling. *Carbon Mangement*, 4 (6): 591–600.
- Baker, T. R., Phillips, O. L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore, A., Erwin, T., Killen, T. J., Laurance, S., Laurance, W. F., Lewis, S. L., LLoyd, J., Monteagudo, A., Neil, D.A., Patiño, S., Pitman, N., Silva, J. N., Martínez-Vásquez, R. (2004). Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology*, 10: 545–562.
- Bigler, C., Bugmann, H. (2003). Growth-dependent tree mortality models based on tree rings. *Canadian Journal of Forest Research* , 33: 210–221.
- Bormann, F. H., y Likens, G. E. (1979). Pattern and process in a forest ecosystem. Springer-Verlag, New York.
- Brokaw, N. (1992). Caída de árboles: frecuencia, cronología y consecuencias. E. A. Leigh, W. Rand., Windsor, D (eds.). *Ecología de un bosque tropical, ciclos estacionales y cambios a largo plazo Balboa (Panamá)*. Smithsonian Tropical Research Institute. 163–172.
- Brown, I. F., Martinelli, L. A., Thomas, W. W., Moreira, M. Z., Ferreira, C. A., Victoria, R. A. (1995). Uncertainty in the biomass of Amazonian forest: an example from Rondonia, Brazil. *Forest Ecology*, 75: 175–189.
- Brown, S. (1997). Estimating biomass and biomass change of tropical forest. *Forest resources assessment publication. Forestry papers*, 134.
- Brown, S. Lugo, A. E. (1992). Aboveground biomass estimates for tropical moist forest of the Brazilian amazon. *Interciencia*, 17: 8–18.
- Brown, S., Gillespie, A., Lugo, A. (1989). Biomass estimation methods for tropical forest whit applications to forest inventory data. *Forest Science*, 35: 881–902.

- Carvajal-Alvarado, D., Calvo-Alvarado, J. (2013). Tasas de reclutamiento, mortalidad y reclutamiento de vegetación en tres estadios sucesionales de bosque seco tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 2215–2504.
- Chambers, J., Dos Santos, J., Ribiero, R. (2001). Tree damage, allometric relationship, and above-ground net primary production in central Amazon forest. *Forest Ecology*, 152: 73–84.
- Chauvel, A., Boulet, R. (1987). On the genesis of the soil mantle of region of Manaus, central Amazonia, Brazil. *Experientia*, 43: 234–241.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., Fölser, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.P., Nelson, B. W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B., Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145: 87–99.
- Chave, J., Condit, R., Lao, S., Caspersen, J. P., Robin, B. F., Hubbell, S. (2003). Spatial and temporal variation of biomass in tropical forest: results from a large census plot in Panama. *Journal of Ecology*, 91: 240–252.
- Chave, J., Jansen, D., Lewis, S. L., Swesson, N. G., Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology*, 12: 352–366.
- Chave, J., Muller-Landau, H. C., Baker, T. R., Easdale, T. A., Steege, H., Webb, C. O. (2006). Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 Neotropical trees species. *Ecological Applications*, 16: 2356–2367.
- Clark, A. D. (2004). Tropical forest and global warming: slowing it down or speeding it up? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2: 73–80.
- Condit, R. (1998). Tropical forest census plots: Methods and results from Barro Colorado Island, Panama and comparison with other plots. Texas: Springer-Verlag.

- Condit, R., Ashton, P., Monokaran, J., LaFrankie, J. V., Stephen, P. H., Foster, R. (1999). Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 354: 1739–1748.
- Condit, R., Hubbell, S. P., Foster, R. B. (1992). Short-term dynamics of a neotropical forest. *BioScience*, 42(11): 822–828.
- Condit, R., Hubbell, S. P., Foster, R. B. (1995). Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs*, 65: 419–439.
- Córdoba, J. A., Gonzáles, D., Ramos, Y. A., Sema, D. Y., Panesso, N. A. (2005). Regeneración natural en claros de un bosque pluvial tropical en Pacurita, Chocó-Colombia. *Revista Institucional. Universidad Tecnológica del Chocó D.L.C*, 23: 11–19.
- CTFS. (2014). *Center for Tropical Forest Science, Smithsonian Tropical Research Institute*. Recuperado el 25 de Noviembre de 2014, de <http://ctfs.arnarb.harvard.edu/Public/CTFSRPackage/index.php/web/topics/mortality~slash~mortality.r>
- Cummings, D. L., Kauffman, B. J., Perry, D. A., Hughes, R. F. (2002). Aboveground biomass and structure of rainforest in the southwestern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*, 163: 293–307.
- de Castilho, C. V., Magnusson, W. E., de Araújo, R. N., Luizao, F. J. (2010). Short-term temporal changes in tree live biomass in a central Amazonian forest, Brazil. *Biotropica*, 42(1):95–103.
- DeFries, R. S., Rudel, T., Uriarte, M., Hansen, M. (2010). Deforestation driven by urban populations growth and agricultural trade in the twenty-first century. *Nature Geoscience*, 178–181.

- Dixon, R. K., Brown, S., Houghton, R. A., Solomon, A. M., Trexler, M. C., Wisniewski, J. (1994). Carbon pools and flux of global ecosystems. *Science*, 263:185–190.
- Enquist, B., Leffler, J. A. (2001). Long-term tree ring chronologies from sympatric tropical dry-forest: individualistic responses to climatic variation. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 41–60.
- Fearnside, P. M. (1997a). Greenhouse gases from deforestation in Brazilian Amazonia: net committed emissions. *Climatic change*, 35: 321–360.
- Finegan, B. (1992). The management potential of Neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecology and Management*, 47: 295–321.
- Finner, M., Vijay, V., Ponce, F., Jenkins, C. N., Kahn, T. (2009). Ecuador's Yasuní biosphere reserve: a brief modern history and conservation challenges. *Environmental Research Letters*, 1–16.
- Fox, J., Connell, J. H. (1979). Intermediate-disturbance hypothesis. *Science*, 204 (4399): 1344–1345.
- Gloor, M., Gatti, L., Brienen, R. J., Feldpausch, T., Phillips, O., Miller, J., Ometto, J. P., Ribeiro da Rocha, H., Baker, T., Houghton, R., Malhi, Y., Aragão, L., Guyot, J. H., Zhao, K., Jackson, R., Peylin, P., Sitch, S., Poulter, B., Lomas, M., Zaehle, S., Huntingford, C., Lloyd, J. (2012). The carbon balance of South America: status, decadal trends and main determinants. *Biogeosciences*, 9: 627–671.
- Gomes, E. P., Montovani, W., Kageyama, P. Y. (2003). Mortality and recruitment of trees in a secondary montane rain forest in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 63(1): 47–60.
- Graça, P., Fearnside, P. M., Cerri, C. C. (1999). Burning of Amazonian forest in Ariquemes, Rondonia, Brazil: biomass, charcoal formation and burning efficiency. *Forest Ecology and Management*, 120(1–3): 179–191.

- Grace, J. J., Lloyd, J., McIntyre, A., Miranda, P., Meir, H., Miranda, C., Moncrieff, J. M., Massheder, J., Wright, I. R., Gash, J. (1995). Carbon dioxide uptake by an undisturbed tropical rain forest in southwest Amazonia 1992 to 1993. *Science*, 270: 778–780.
- Guild, L. S., Kauffman, J. B., Ellingson, L. J., Cummings, D. L., de Castro, E. A., Babbit, R. E. (1998). Dynamics associated with total aboveground biomass, C, nutrient pools and biomass burning of primary forest and pasture in Rondonia during SCAR-B. *Journal of Geophysical Research*, 103(D24): 32091–32100.
- Harris, N. L., Brown, S., Hagen, S. C., Saatchi, S. S., Petrova, W. S., Hansen, M. C., Potapov, P. V., Lotsch, A.. (2012). Baseline map of carbon emissions from deforestation in tropical regions. *Science*, 336: 1573–1576.
- Hartshorn, G. S. (1900). An overview of neotropical forest dynamics. En G. S. Hartshorn, *Four Neotropical Rainforests* (págs. 585–599). Yale University Press, New Haven, USA.
- Heckenberger, M. J., Christian Russell, J., Toney, J. R., y Schmidt, M. J. (2007). The legacy of cultural landscapes in the Brazilian Amazon: implications for diversity. *Philosophical transactions of the Royal Society*. B 362: 197–2008.
- Houghton, R. A., Skole, D. L., Nobre, C. A., Hackler, J. L., Lawrence, K. T., Chomentowski, W. H. (2000). Annual fluxes of carbon from deforestation and regrowth in the Brazilian Amazon. *Nature*, 403:301–304.
- Kauffman, J. B., Cummings, D. L., Ward, D. E., Babbit, R. (1995). Fire in the Brazilian Amazon. I. Biomass, nutrient pools, and losses in slashed primary forest. *Oecologia*, 104: 397–408.

- Kennard, D. F., Gould, K., Putz, F. E., Frederickson, T. S., Morales, F. (2002). Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, 197–208.
- Lang, G. E., Knight, D. H. (1983). Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology*, 39: 59–72.
- Larcher, W. (1995). Carbon utilization and dry matter production. En W. Larcher, *Physiological Plant Ecology* (134–137). Berlín: Springer.
- Laurance, W. F., Fearnside, P. M., Laurance, S. G., Delamonica, P., Lovejoy, T. E., Rankin-de Merona, J. M., Chambers, J. Q., Gascon, C. (1999). Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management*, 118: 127–138.
- Lieberman, M., Lieberman, D. (1987). Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969–1982). *Journal of Tropical Ecology*, 3(4): 347–358.
- Londoño, A. C., Jiménez, E. M. (1999). Efecto del tiempo entre los censos sobre la estimación de las tasas anuales de mortalidad y reclutamiento de árboles (periodos de 1 y 4 años). *Crónica Forestal del Medio Ambiente*, 14(1): 41–58.
- Lugo, A., Scatena, F. (1996). Background and catastrophic tree mortality of tree species in lowland dipterocarp forest in peninsular Malasya. *Journal of Tropical Ecology*, 28(4): 585–599.
- MAE. (16 de octubre del 2014). Ministerio del Ambiente del Ecuador. Recuperado el 16 de octubre del 2014, de <http://suia.ambiente.gob.ec/web/yasunitransparente/pny>
- MAE. (2011). REDD + Una oportunidad para mitigar el cambio climático y contribuir a la gestión sostenible de los bosques. Quito.
- Malhi, Y., Grace, J. (2000). Tropical forest and atmospheric carbon dioxide. *Trends in Ecology and Evolution*, 15 (8): 333–337.

- Malhi, Y., Wright, J. (2005). Late twentieth-century patterns and trends in the climate of tropical forest regions. En: *Tropical forest & Global Atmospheric Change*. 3–16.
- Malhi, Y., Baldocchi, D. D., Jarvis, P. G. (1999). The carbon balance of tropical, temperate and boreal forest. *Plant Cell and Environment*, 22: 715–740.
- Malhi, Y., Meir, P., Brown, S. (2002). Forest carbon and global climate. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 1797: 1567–1591.
- Malhi, Y., Silman, M., Salinas, M., Bush, M., Meir, P., Saatchi, S. (2010). Introduction: Elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology*, 16: 3171–3175.
- Malhi, Y., Wood, D., Bakers, T. R., Wright, J., Phillips, O. L., Cochrane, T., Meir, P., Chave, J., Almeida, S., Arroyo, L., Higuchi, N., Killeen, T. J., Laurance, S. G., Laurance, W. F., Lewis, S. L., Monteagudo, A., Neill, D. A., Núñez Vargas, P., Pitman, N. C. A., Quesadas, C.A., Salomão, R., Silva, J. N. M., Torres Lezama, A., Terborgh, J., Vásquez Martínez, R., Vincenti, B. (2006). The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forest. *Global Change Biology*, 12: 1107–1138.
- Mascaro, J., Asner, G. P., Muller-Landau, H. C., van Breugel, M., Hall, J., & Dahlin, K. D. (2011). Controls over aboveground forest carbon density on Barro Colorado island, Panama. *Biogeosciences*, 8: 1615–1629.
- Melo, O., Vargas, R. (2003). Evaluación ecológica y silvicultura de ecosistemas boscosos. Universidad del Tolima, CRQ, Carder. Corpocaldas, Cortolima. 235 p.
- Metcalf, D. B., Meir, P., Aragao, L. O., Lobo-do-Vale, R., Galbraith, D., Fisher, R. A., Chavez, M. M., Maroco, J. P., da Costa, A. C. I., de Almeida, S. S., Braga, A. P., Gonçalves, P. H. I., de Athaydes, J., da Costa, M., Portela, T. T. B., Oliveira, A. A.

- R., Malhi, Y., Williams, M. (2010). Shifts in plant respiration and carbon use efficiency at a large-scale drought experiment in the eastern Amazon. *New Phytologist*, 187: 608–621.
- Mosquera, Q. H., Ibarquien, R. R., Palacios Ramos, Y. A. (2009). Mortalidad y reclutamiento de árboles en un bosque pluvial tropical de Chicó (Colombia). *Revista de la Facultad Nacional Agr. Medellín*, 62(1): 4855–4868.
- Muller-Landau, H. C., Condit, R. S., Chave, J., Thomas, S. C., Bohlman, S. A., Sarayudh, B., Davis, S., Foster, D., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Harms, K. E., Hart, T., Hubbell, S. P., Akira, I., Kassim, A. R., LaFrankie, J. V., Lee, H. S., Losos, E., Makana, J-R., Ohkubo, T., Sukumar, R., Dun, I-F., Nur Supardi, M. N., Tan S., Thompson, J., Valencia, R., Villa Muñoz, G., Wills, Ch., Yamakura, T., Chuyong, G., Dattaraja, Sh. H., Esufali, Sh., Hall, P., Henandez, C., Kenfack, D., Kiratipayoon, S., Suresh, H. S., Thomas, D., Vallejo, M. I., Ashton, P. (2006). Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forest. *Ecology Letters*, 9: 575–588.
- Nascimento, H. E., Laurance, W. F. (2002). Total aboveground biomass in central Amazonian rainforest: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management*, 168: 311–321.
- NOAA. (20 de Abril del 2013). National Oceanic & Atmospheric Administration. Recuperado el 20 de Abril del 2013, <http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/>.
- Nogueira, E. M., Nelson, B. W., Fearnside, P. M., Franca, M., Oliveira, A. A. (2008). Tree height in Brazil's "are of deforestation": shorter trees in South and Southwest Amazonia imply lower biomass. *Forest Ecology and Management*, 255: 2963–2972.
- Ouédrago, A. S. (1997). La conservación y utilización de los recursos genéticos forestales.

- Peralta, R., Hartshorn, D., Lieberman, D., Lieberman, M. (1987). Reseña de estudios a largo plazo sobre composición florística y dinámica del bosque tropical en La Selva, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 1: 23–39.
- Pérez, A., Hernández, C., Romero-Saltos, H., Valencia, R. (2014). Árboles emblemáticos de Yasuní, Ecuador. Publicaciones del Herbario QCA, Escuela de Biología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- Phillips, O. L., Baker, T. R., Arroyo, L., Higuchi, N., Killen, T. J., Laurance, W. F., Lewis, S. L., Lloyd, J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Neill, D. A., Nuñez Vargas, P., Silva, J. N. M., Terborgh, J., Vásquez Martínez, R., Alexiades, M., Almeida, S., Brown, S., Chave, J., Comiskey, J. A., Czimczik, C. I., Di Fiore, A., Erwin, T., Kuebler, C., Laurance, S. G., Nascimento, H. E. M., Olivier, J., Palacios, W., Patiño, S., Pitman, N. C. A., Quesada, C. A., Saldias, M., Torres Lezama A., Vinceti, B. (2004). Pattern and process in Amazon tree turnover 1976–2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 359: 381–407.
- Phillips, O. L., Malhi, Y., Higuchi, N., Laurance, W. F., Núñez, P. V., Vásquez, R. M., Laurance, S. G., Ferreira, L. V., Stern, M., Brown, S., Grace, J. (1998). Changes in the carbon balance of tropical forest: Evidence from long-term plots. *Science*, 282: 439–442.
- Phillips, O. L., Gentry, A. H. (1994). Increasing turnover through time in tropical forest. *Science*, 263:954–958.
- Putz, F. E. (1984). The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, 64: 1069–1074.
- Ramírez, H., Torres, A., Serrano, J. (2002). Mortalidad y reclutamiento de árboles en un bosque nublado de la cordillera de los Andes, Venezuela. *Ecotropicos*, 15(2): 177–184.

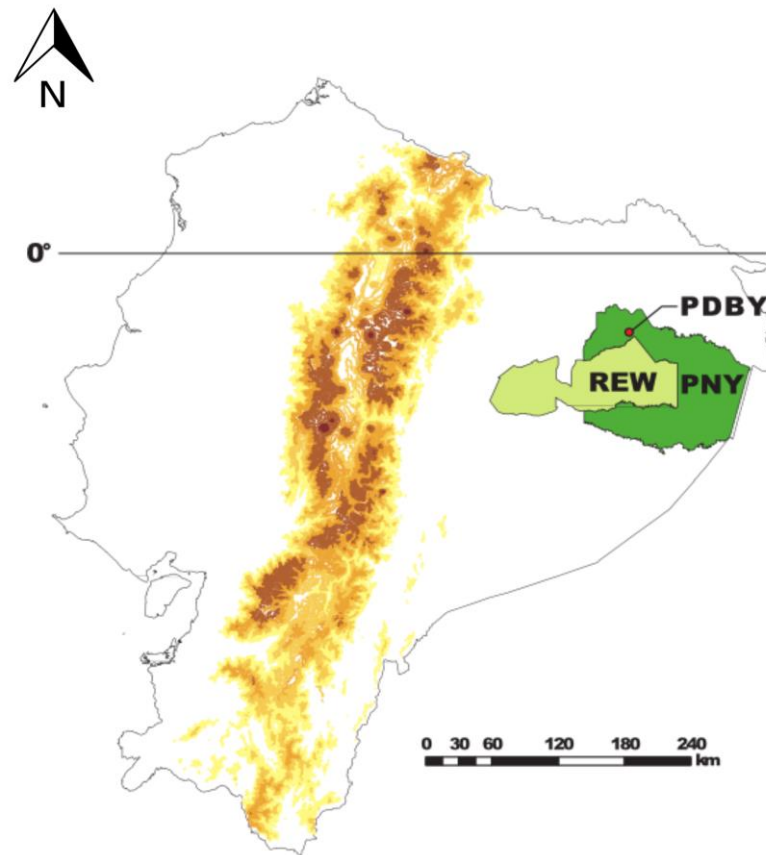
- Revilla Cardinas, J. D., Kahn, E. L., Guillaumet, J. L. (1982). Estimativa da fitomasa do reservatório da UHE de Tucuruí in: projeto Tucuruf, relatório semestral January-June 1982. En Vol 2. Limnología, macrófitas, fitomasa, degradacao de fitomasa doenas endemicas, solos. Brazil, Presidencia de la República, ELECTRONORTE, SEPLAN-CNPQ-INPA (págs. 1–11). Manaus, Brazil.
- Richter, D. D., Babbar, L. I. (1991). Soil diversity in the tropics. *Advances in Ecological Research*, 21: 315–389.
- Romero, H., Valencia, R., Macía, M. (2001). Patrones de diversidad, distribución y rareza de plantas leñosas en el Parque Nacional Yasuní y la Reserva Étnica Huaorani, Amazonía ecuatoriana. En J. Duivenvoorden, H. Balslev, J. Cavlier, C. Grandez, Evaluación de recursos vegetales no maderables en la Amazonía noroccidental. 131–162, Amsterdam: IBED.
- Romero-Saltos, H. G. (2011). Community and functional ecology of lianas in the Yasuní Forest Dynamics Plot, Amazonian Ecuador. *Tesis de Doctorado*. Coral Gables, USA.
- Romero-Saltos, H., Hernández, C y Valencia, R. (2014). Diversidad y dinámica de árboles en una parcela de gran escala. En: Pérez, A., Hernández, C., Romero-Saltos, H., y Valencia, R., (2014). Árboles emblemáticos de Yasuní, Ecuador. Publicaciones del Herbario QCA, Escuela de Biología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- Roosevelt, A. C., Housley, R. A., Imazio, D. A., Silveira, M., Maranca, S., Johnson, R. (1991). Eight millennium pottery from prehistoric shell midden in the Brazilian amazon. *Science*, 254: 1621–1624
- Saatchi, S. S., Houghton, R. A., Dos Santos Alavalá, R. C., Soares, J. V., Yu, Y. (2007). Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin. *Global Change Biology*, 13: 816–837.

- Saatchi, S. S., Harris, N. L., Brown, S., Lefsky, M., Mitchard E. T. A., Salas, W., Zutta, B. R., Buermann, W., Lewis, S. L., Hagen, S., Petrova, S., White, L., Silman, M. y Morel, A. (2011). Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 108 (24): 9899–9904.
- Saatchi, S., Marlier, M., Chazdon, R., Clark, D. B., Russell, A. E. (2011). Impact of spacial variability of tropical forest structure on radar estimation of aboveground biomass. *Remoting Sensing of the Enviroment*, 108:1–14
- Sheil, D., Burslem, D. P., y Alder, D. (1995). The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology*, 83: 331–333.
- Slik, J. W., Shin-Ichiro, A., Brearley, F. Q., Cannon, C. H., Forshed, O., Kitayama, K., Nagamasu, H., Nilus, R., Payne, J., Paoli, G., Poulsen, A.D., Raes, N., Sheil, D., Sidiyasa, K., Suzuki, E., van Valkenburg, J. L. C. H. (2010). Tropical forest. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 50–60.
- Tans, P., Keeling, R., Carbon dioxide. www.noaa.gov. Accesado el 8 de agosto de 2012
- Ter Steege, H., Pitman, N. C., Phillips, O. L., Chave, J., Sabatier, D., Duque, A., Molino, J. F., Prevoost, M. F., Spichiger, R., Castellanos, H., von Hildebrand, P., Vásquez, R. (2006). Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature*, 443: 444–447.
- Tuomisto, H., Poulsen, A. D., Ruokolainen, K., Moran, R. C., Quintana, C., Celi, C., Cañas, G. (2003). Linking floristic patterns with soil heterogeneity and satellite imagery in Ecuadorian Amazonia. *Ecological Applications*, 13: 352–371.
- Valencia, R., Condit, R., Muller-Landau, H. C., Hernandez, C., Navarrete, H. (2009). Dissecting biomass dynamics in a large Amazonian forest plot. *Journal of Tropical Ecology*, 25: 473–482.

- Valencia, R., Foster, R. B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J-C., Hernández, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magard, E., Balslev, H.,(2004). Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology*, 92: 214–229
- van Breugel, M. (2007). Dynamics of secondary forest. *PhD dissertation. C.T de Wir Graduate School Production Ecology & Resource Conservation*. Wageningen University. Wageningen.
- van der Werf, G. R., Morton, D. C., DeFries, R. S., Olivier, J. G.J, Kasibhatla, P. S., Jackson, R. B., Collatz, G. J., Randerson, J.T. (2009). CO₂ emissions from forest loss. *Nature Geoscience*, 2:737–738.
- Wang, X., Fang, J., Tang, Z., Shu, B. (2006). Climatic control of primary forest structure and DBH-height allometry in Northeast China. *Forest Ecology and Management*, 234: 263–274.
- Wright, S. J. (2005). Tropical forest in a changing enviroment. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 553–560.
- Yepes, A., Del Valle, J.I., Moreno, F.H. (2008). Mortalidad arbórea en un bosque primario premontano de los Andes colombianos. En León, J.D. (eds). (2008). *Ecología de Bosques Andinos. Experiencias de Investigación*. Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín. Colombia. 79–96.
- Zambrano, A., Franquis, F., Infante, A. (2004). Emisión y captura de carbono en los suelos en ecosistemas forestales. *Revista Latino-Americana de Enfermagem* 35: 11–20.

8. FIGURAS

A.



B.

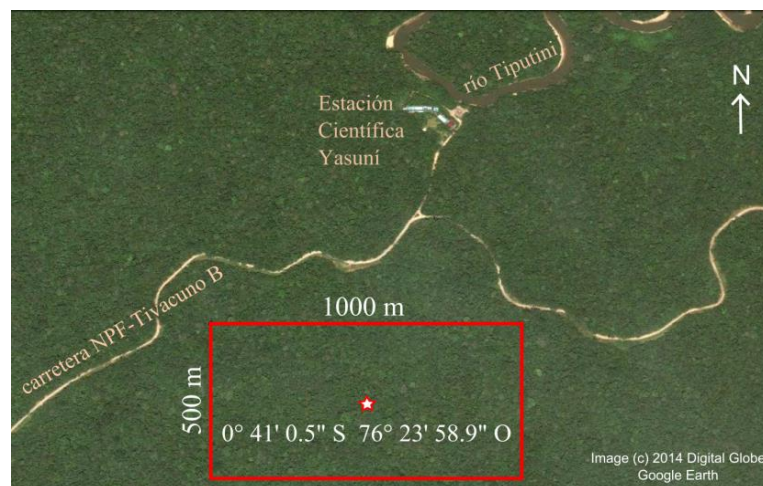


Figura 1. A: Ubicación de la parcela de 50 ha del PDBY, con respecto a la Reserva Étnica Waorani (REW) y el Parque Nacional Yasuní (PNY), B: Ubicación de la parcela del PDBY respecto a la Estación Científica Yasuní (ECY). Modificado de Pérez et al. (2014).

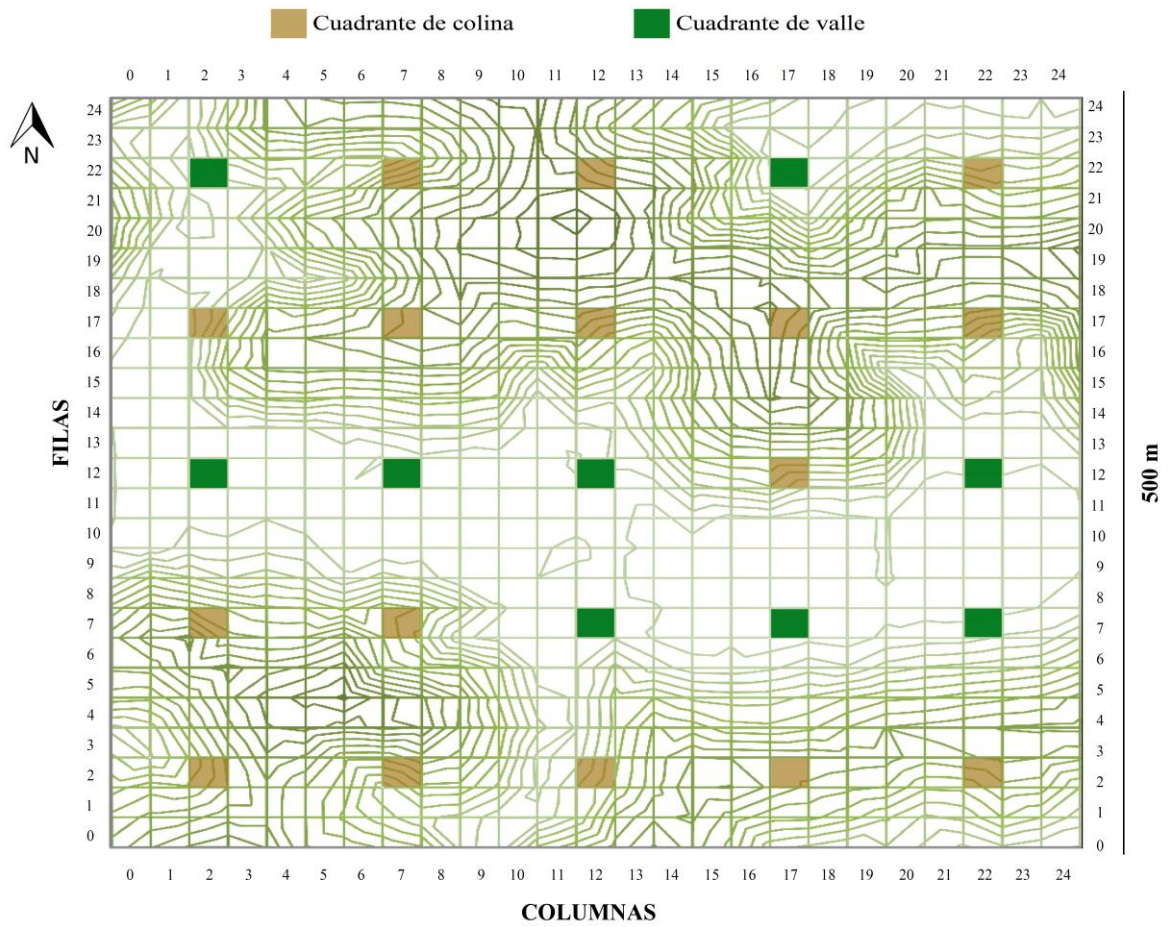
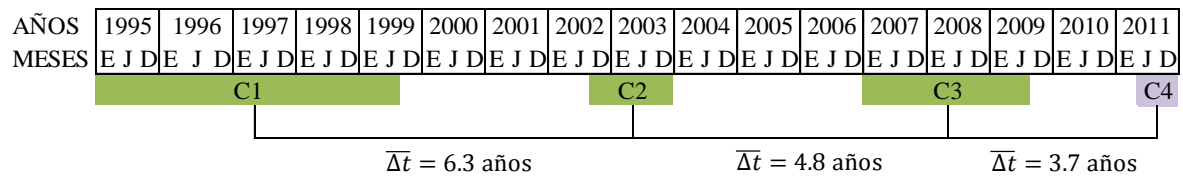


Figura 2. Ubicación de los cuadrantes de 20 m × 20 m en las 25 ha occidentales de la parcela de 50 ha del PDBY. Cada curva de nivel indica una diferencia de 2 m de altitud.



- Censos de árboles ≥ 1 cm de diámetro en las 25 ha occidentales de la parcela de 50 ha.
- Censo de árboles ≥ 1 cm de diámetro en 25 cuadrantes de $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ (presente estudio).

Figura 3. Censos (C1-C4) de árboles en el PDBY. Los meses de inicio y fin de cada censo fueron aproximados. E: Enero, J: Junio, D: Diciembre, $\bar{\Delta t}$ = promedio del tiempo (años) para cada periodo censual: C1–C2, C2–C3 y C3–C4.

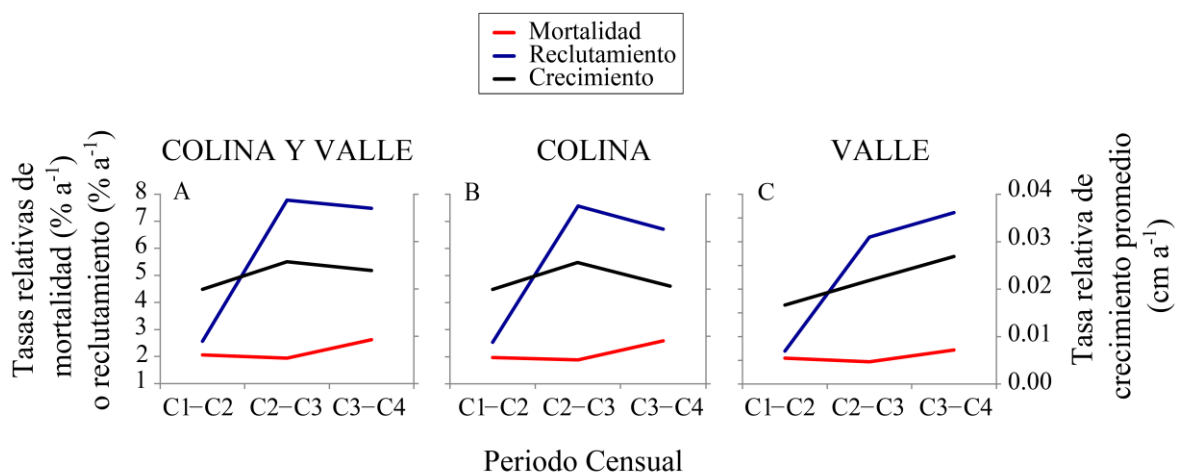


Figura 4. Demografía de árboles (1995–2011) en tres periodos censuales (ver Figura 3). Los valores graficados corresponden a las tasas demográficas de los árboles con DAP ≥ 1 cm de los Anexos 2–4.

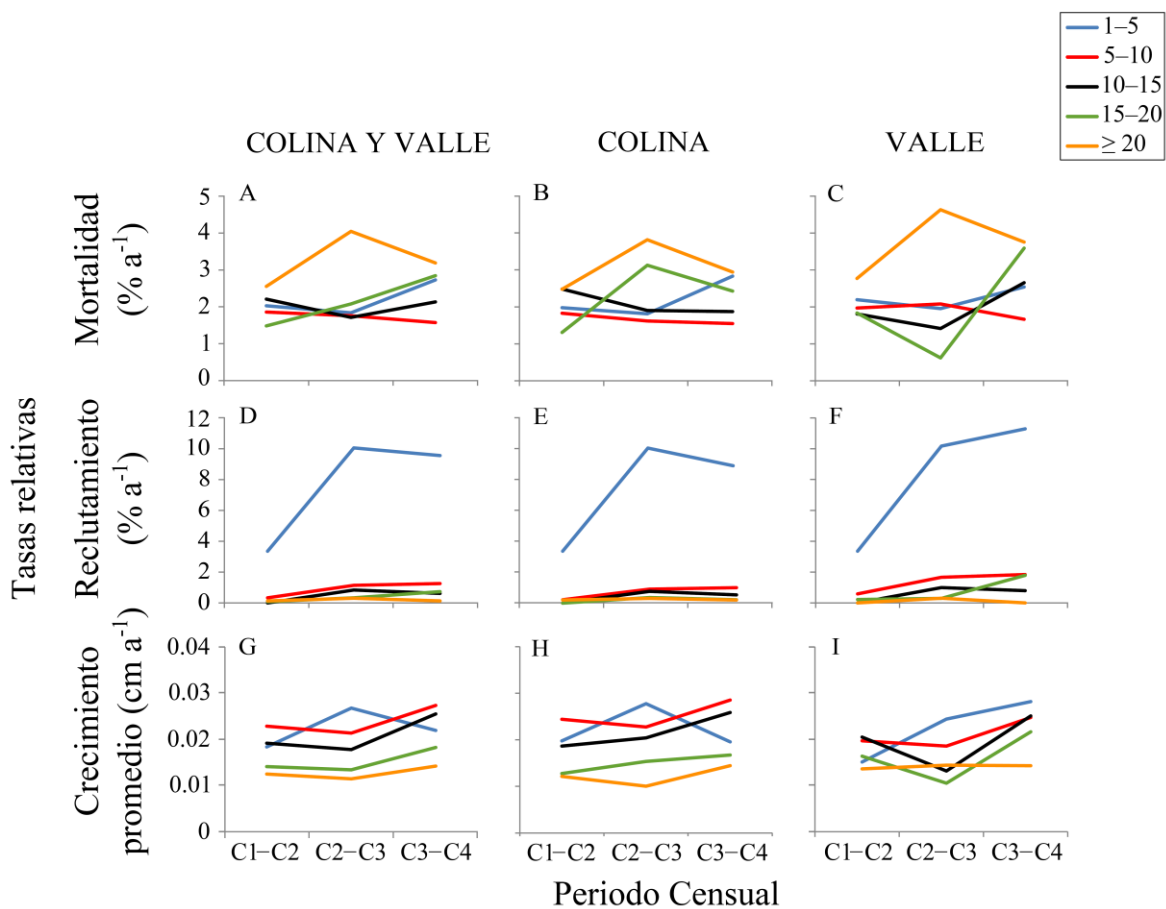


Figura 5. Demografía de árboles (1995–2011) por categoría diamétrica en tres periodos censuales (ver Figura 3). Los valores graficados corresponden a las tasas demográficas de los árboles en diferentes categorías diamétricas de los Anexos 2–4.

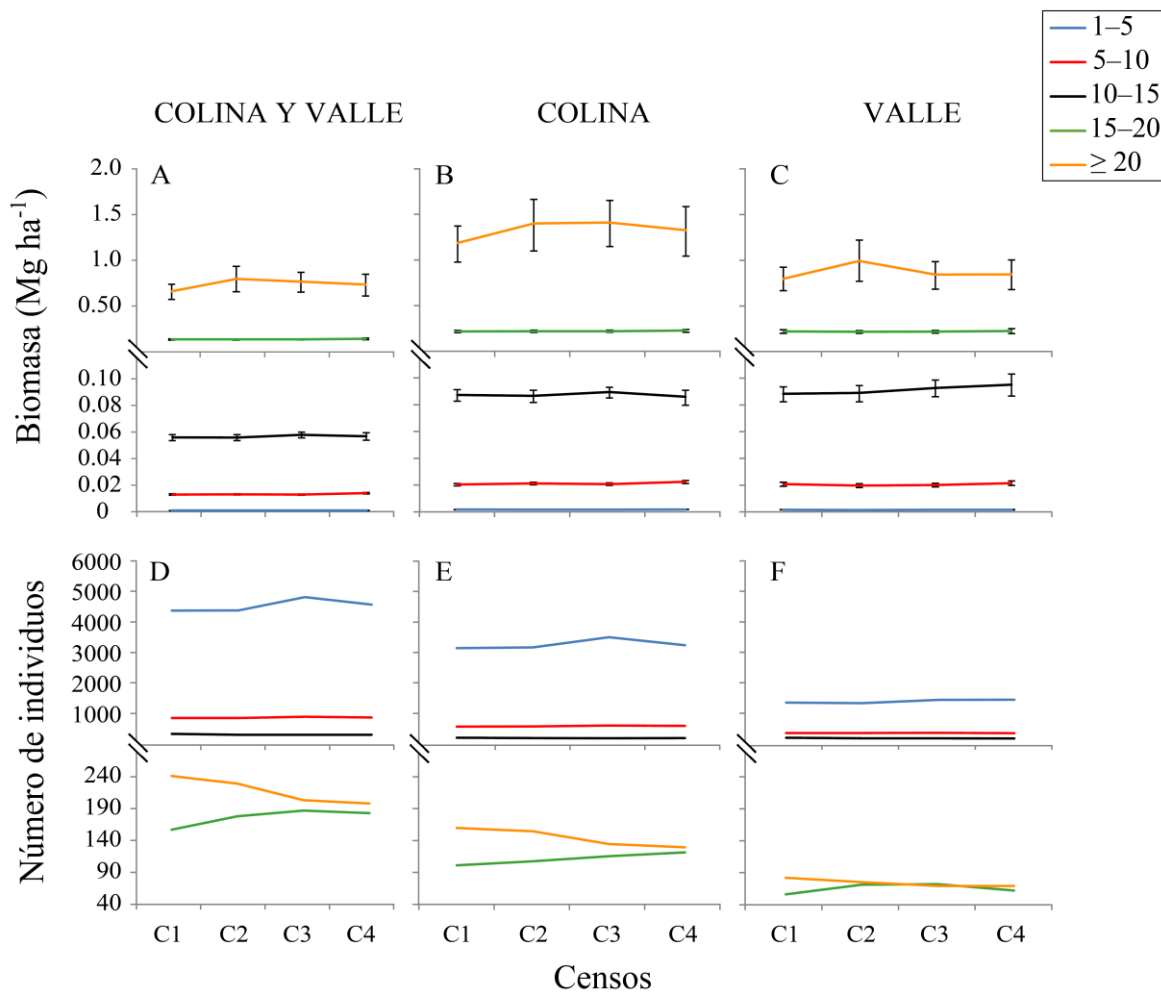


Figura 6. Estimación de biomasa aérea por categoría diamétrica en cada censo (ver Tabla 5).

9. TABLAS

Tabla 1. Tasas anuales de mortalidad y reclutamiento en algunos bosques Neotropicales representativos. DAP: diámetro a la altura del pecho, $\overline{\Delta t}$: promedio de tiempo, m : tasa anual de mortalidad (% a⁻¹), r : tasa anual de reclutamiento (% a⁻¹), *: Vida media calculada en el presente estudio.

País	Sitios	Tamaño (ha)	DAP (cm)	$\overline{\Delta t}$ (años)	Densidad de árboles (ind./ha)	m (% a ⁻¹)	r (% a ⁻¹)	Vida media del bosque (años)	Referencia
Costa Rica	La Selva	12.4	≥10	13	444	2.03	2.02	33.79	Phillips <i>et al.</i> (1994)
Costa Rica	La Selva i	4.4	≥10	13	418	1.80	-	38.16*	Liberman y Liberman (1987)
Costa Rica	La Selva ii	4.0	≥10	13	395	2.01	-	34.14*	Liberman y Liberman (1987)
Costa Rica	La Selva iii	4.0	≥10	12	529	2.24	-	30.60*	Liberman y Liberman (1987)
Panamá	Barro Colorado	1.3	≥10	5	164	1.06	-	65.04*	Putz y Milton (1983)
Panamá	Barro Colorado	1.3	≥10	10	512	1.04	-	66.30*	Lang y Knight (1983)
Venezuela	San Carlos	1	≥20	10.33	744	1.14	1.43	60.29	Phillips <i>et al.</i> (1994)
Colombia	Amazonia	1	≥10	5.17	814	0.65	0.75	106.29	Londoño y Jiménez (1999)
Colombia	Amazonia	1.8	≥10	5.17	1476	0.94	0.80	73.39	Londoño y Jiménez (1999)
Colombia	Porce, Antioquia	0.1	≥10	7	-	2.37	-	28.76	Yepes <i>et al.</i> (2008)
Colombia	Salero, Chocó	1	≥10	7	-	1.17	1.14	58.62	Mosquera <i>et al.</i> (2009)
Ecuador	Jatun Sacha	1	≥10	5	724	1.46	1.63	47.09	Phillips <i>et al.</i> (1994)
Ecuador	Añangu	1	≥10	4.92	734	1.89	1.80	36.40	Phillips <i>et al.</i> (1994)
Perú	Manú	1	≥10	11	587	1.73	-	40.2	Hartshorn (1990)
Perú	Tambopata	1	≥10	7.75	546	2.85	2.37	24.01	Phillips <i>et al.</i> (1994)
Perú	Tambopata	1	≥10	11.67	575	1.97	1.96	34.85	Phillips <i>et al.</i> (1994)
Perú	Manú	0.94	≥10	15.5	649	2.29	1.81	29.92	Phillips <i>et al.</i> (1994)
Perú	Mishana	0.95	≥10	7.58	841	1.62	1.17	42.43	Phillips <i>et al.</i> (1994)
Perú	Tambopata	2	≥10	7.75	546	2.69	2.25	25.41	Phillips <i>et al.</i> (1994)
Perú	Yanamono	1	≥10	9.75	574	2.81	2.32	24.35	Phillips <i>et al.</i> (1994)
Brasil	Manaos	5	≥10	1	3125	1.16	-	59.8	Hartshorn (1990)
Brasil	Belem	2	≥10	15	572	1.84	0.81	37.30	Phillips <i>et al.</i> (1994)

Tabla 2. Estimaciones de biomasa aérea en algunos bosques húmedos tropicales representativos de tierras bajas de la Amazonía con similares características al área de estudio (Yasuní).

País	Sitio	Biomasa promedio (Mg ha ⁻¹) (rango en paréntesis)	Tipo de bosque	Referencia
Panamá	Barro Colorado	281	Tierra firme	Chave <i>et al.</i> , 2003
Brasil	Tucuruí	155–555	Tierra firme	Revilla Cardinas <i>et al.</i> (1982)
Brasil	Tapajós, R. Caete y R. Maracassume, Sao Miguel do Guamma, Imperatriz, R. Xingu, R. Tocantins, R. Madeira, R. Guama, R. Capin, Manaus, R. Duke, Itacoatiara, Serra do Navio, Amapá.	335	Tierra firme	Brown y Lugo (1992)
Brasil	Para y Rondônia	362 (293–436)	Tierra firme-maduro	Kauffman <i>et al.</i> (1995)
Brasil	Rondônia	285	Tierra firme-secundario	Brown <i>et al.</i> (1995)
Brasil	Rondônia	362 (293–436)	Tierra firme-maduro	Guild <i>et al.</i> (1998)
Brasil	Ariquemes, Rondônia	311	Tierra firme-secundario	Graça <i>et al.</i> (1999)
Brasil	Rondônia	377 (307–533)	Tierra firme-maduro	Cummings <i>et al.</i> (2002)
Brasil	R. Duke, Manaus	(321–324)	Tierra firme	de Casthilo <i>et al.</i> (2010)
Ecuador	Yasuní	(150–300)	Tierra firme-pantano	Saatchi <i>et al.</i> (2007)
Ecuador	Yasuní (segundo censo de una parcela de 25 ha)	274 (262–286)	Tierra firme-maduro	Valencia <i>et al.</i> (2009)

Tabla 3. Correcciones de diámetro y altura realizadas previamente a las estimaciones de biomasa. D_x : Diámetro inicial de un árbol, D_y : diámetro del mismo árbol luego de un intervalo de tiempo, h_x : altura inicial de un árbol, h_y : altura del mismo árbol luego de un periodo de tiempo, NA: no aplica.

Caso	D_0	D_1	Relación entre los diámetros	Incluido/excluido del análisis	Corrección diámetrica	Corrección de altura
1 a	Sí existe el dato	Sí existe el dato	$D_y - D_x > -2$ cm	excluido	NA	NA
1 b			$D_y - D_x \leq -2$ cm	incluido	$D_y = D_x$	NA
2	Sí existe el dato	No existe el dato*	NA	incluido	$D_y = D_x$	h_x : NA $h_y = 1$ m
3	No existe el dato*	Sí existe el dato	NA	incluido	D_x se corrige con respecto al censo anterior (caso 2)	$h_x = 1$ m
4	No existe el dato*	No existe el dato*	NA	excluido	NA	NA

* El dato no existe porque el árbol estuvo quebrado o caído y no presentaba un diámetro a 1.30 m de altura.

Tabla 4. Tasas relativas de mortalidad y reclutamiento para árboles con DAP ≥ 10 cm en los 25 cuadrantes de 20 m \times 20 m del presente estudio. DAP: diámetro a la altura del pecho, $\overline{\Delta t}$: promedio de tiempo, m : tasa anual de mortalidad, r : tasa anual de reclutamiento..

Periodo censual	Tamaño (ha)	DAP (cm)	$\overline{\Delta t}$ (años)	Densidad de árboles (ind./ha)	m (% a ⁻¹)	r (% a ⁻¹)	Vida media del bosque (años)
C1–C2	1	≥ 10	6.29	$N_{C1} = 5950$ $N_{C2} = 6099$	2.14	0.67	31.90
C2–C3	1	≥ 10	4.81	$N_{C2} = 6099$ $N_{C3} = 6687$	2.52	0.55	27.14
C3–C4	1	≥ 10	3.73	$N_{C3} = 6687$ $N_{C4} = 6437$	2.62	0.52	26.12

Tabla 5. Número de árboles vivos utilizados para la estimación de biomasa total (Mg ha^{-1}) por censo y hábitat. En paréntesis se presentan los límites de confianza al 95%. El número de individuos de esta tabla difiere del total de individuos registrados en cada censo (N de los Anexos 2–4) debido a las correcciones realizadas para los análisis de biomasa (ver Tabla 3).

	Hábitat	Censo 1 mayo 1995 a abril 1999	Censo 2 diciembre 2002 a octubre 2003	Censo 3 marzo 2003 a septiembre 2009	Censo 4 septiembre 2011 a diciembre 2011
Biomasa aérea total (Mg ha^{-1})	Colina	155.5 (155.469–155.544)	173.2 (173.167–173.151)	157.6 (157.558–157.571)	149.1 (149.059–149.071)
	Valle	60.4 (60.361–60.373)	66.9 (66.854–66.871)	57.4 (57.364–57.375)	56.5 (56.464–56.476)
	Colina y Valle	215.9 (215.859–215.869)	240.1 (240.053–240.066)	215.0 (214.962–214.971)	205.6 (205.559–205.569)
Individuos (vivos) utilizados en el análisis de biomasa	Colina	4146	4272	4701	4461
	Valle	1804	1827	1986	1976
	Colina y Valle	5950	6099	6687	6437

10. ANEXOS

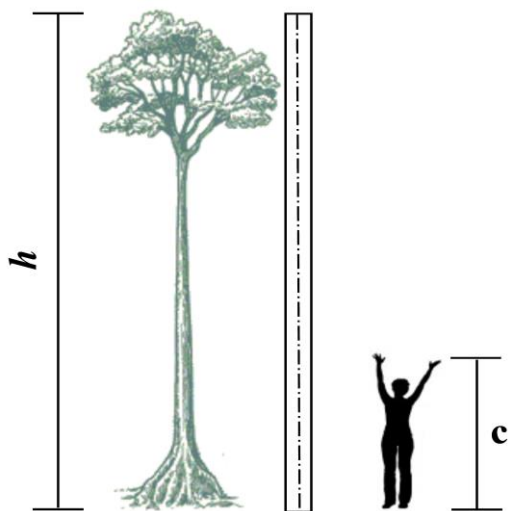
Anexo 1. A y B: Metodología para medir el diámetro de los árboles en el punto de medición del diámetro (PMD). C y D: Metodología para estimar su altura (h).



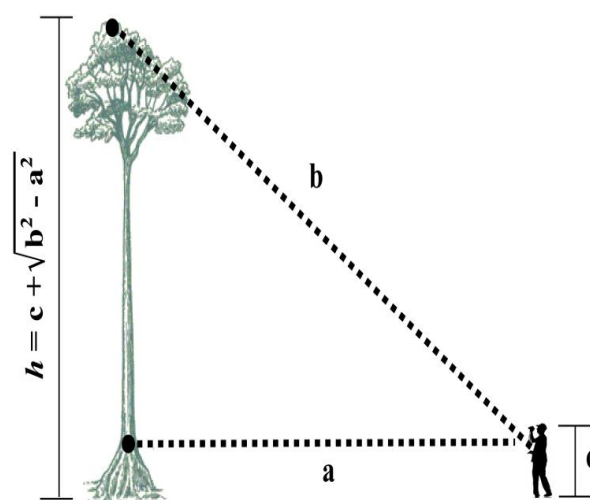
A. Medición del diámetro con calibrador. La cruz roja indica el PMD.



B. Medición del diámetro con cinta diamétrica.



C. Medición de la altura de un árbol con regla graduada.



D. Estimación de la altura de un árbol con el uso del medidor láser.

Anexo 2. Mortalidad, reclutamiento y crecimiento de la comunidad de árboles en COLINA y VALLE en los tres periodos de estudio. Los análisis se disgregan por categoría diamétrica. λ = coeficiente de mortalidad, m = tasa relativa de mortalidad anual (% a⁻¹), r = tasa relativa de reclutamiento anual (% a⁻¹), c = tasa relativa de crecimiento promedio anual (cm a⁻¹), $\bar{\Delta t}$ = promedio del tiempo (años) entre dos censos.

COLINA y VALLE												
Periodo	$\bar{\Delta t}$ en años (rango)	Categoría diamétrica	DAP (cm)	Mortalidad				Reclutamiento			Crecimiento	
				N C1 vivos	N C2 sobrev.	λ	m (% a ⁻¹)	N C2 vivos	N C1 sobrev.	r (% a ⁻¹)	N	c (cm a ⁻¹)
C1–C2	6.29 (4.0–7.6)	Categoría diamétrica	1–5	4374	3848	0.020	2.02	4381	3541	3.38	3541	0.019
			5–10	848	754	0.019	1.85	850	832	0.34	832	0.023
			10–15	330	287	0.022	2.20	303	303	0.00	303	0.019
			15–20	157	143	0.015	1.47	178	177	0.09	177	0.014
			≥20	241	205	0.026	2.54	229	227	0.14	227	0.013
			≥1	5950	5237	0.020	2.01	5941	5080	2.49	5080	0.019
C2–C3	4.81 (4.0–6.1)	Categoría diamétrica	DAP (cm)	N C2 vivos	N C3 sobrev.	λ	m (% a ⁻¹)	N C3 vivos	N C2 sobrev.	r (% a ⁻¹)	N	c (cm a ⁻¹)
			1–5	4381	4009	0.018	1.83	4816	2958	10.14	3703	0.027
			5–10	850	781	0.018	1.75	891	843	1.15	865	0.022
			10–15	303	279	0.017	1.70	299	287	0.85	292	0.018
			15–20	178	161	0.021	2.07	187	184	0.34	185	0.014
			≥20	229	188	0.041	4.02	203	200	0.31	202	0.012
≥1	5941	5418	0.019	1.90	6396	4472	7.45	5247	0.024			
C3–C4	3.73 (2.7–4.4)	Categoría diamétrica	DAP (cm)	N C3 vivos	N C4 sobrev.	λ	m (% a ⁻¹)	N C4 vivos	N C3 sobrev.	r (% a ⁻¹)	N	c (cm a ⁻¹)
			1–5	4816	4346	0.028	2.71	4568	3187	9.64	4143	0.022
			5–10	891	840	0.016	1.57	866	826	1.27	859	0.027
			10–15	299	276	0.021	2.12	302	295	0.63	302	0.026
			15–20	187	168	0.029	2.83	183	178	0.74	183	0.018
			≥20	203	180	0.032	3.17	198	197	0.14	198	0.015
≥1	6396	5810	0.026	2.54	6117	4683	7.15	5685	0.023			

Anexo 3. Mortalidad, reclutamiento y crecimiento de la comunidad de árboles en COLINA en los tres periodos de estudio. Los análisis se disgregan por categoría diamétrica. λ = coeficiente de mortalidad, m = tasa relativa de mortalidad anual (% a⁻¹), r = tasa relativa de reclutamiento anual (% a⁻¹), c = tasa relativa de crecimiento promedio anual (cm a⁻¹), $\overline{\Delta t}$ = promedio del tiempo (años) entre dos censos.

		COLINA										
Periodo	$\overline{\Delta t}$ en años (rango)	Categoría diamétrica	DAP (cm)	Mortalidad				Reclutamiento			Crecimiento	
				N C1 vivos	N C2 sobrev.	λ	m (% a ⁻¹)	N C2 vivos	N C1 sobrev.	r (% a ⁻¹)	N	c (cm a ⁻¹)
C1-C2	6.29 (4.0-7.6)	Categoría diamétrica	1-5	3110	2745	0.020	1.97	3135	2532	3.40	2532	0.020
			5-10	569	507	0.018	1.82	573	565	0.22	565	0.024
			10-15	207	177	0.025	2.46	194	194	0.00	194	0.019
			15-20	101	93	0.013	1.30	107	107	0.00	107	0.013
			≥20	159	136	0.025	2.45	154	152	0.21	152	0.012
			≥1	4146	3658	0.020	1.97	4163	3550	2.53	3550	0.020
C2-C3	4.81 (4.0-6.1)	Categoría diamétrica	DAP (cm)	N C2 vivos	N C3 sobrev.	λ	m (% a ⁻¹)	N C3 vivos	N C2 sobrev.	r (% a ⁻¹)	N	c (cm a ⁻¹)
			1-5	3135	2873	0.018	1.80	3465	2129	10.14	2664	0.028
			5-10	573	530	0.016	1.61	604	578	0.92	592	0.023
			10-15	194	177	0.019	1.89	192	185	0.77	189	0.020
			15-20	107	92	0.031	3.09	115	113	0.37	113	0.015
			≥20	154	128	0.038	3.77	134	132	0.31	133	0.010
≥1	4163	3800	0.019	1.88	4510	3137	7.55	3691	0.026			
C3-C4	3.73 (2.7-4.4)	Categoría diamétrica	DAP (cm)	N C3 vivos	N C4 sobrev.	λ	m (% a ⁻¹)	N C4 vivos	N C3 sobrev.	r (% a ⁻¹)	N	c (cm a ⁻¹)
			1-5	3465	3116	0.028	2.80	3207	2294	8.97	2971	0.020
			5-10	604	570	0.016	1.54	595	573	1.00	592	0.029
			10-15	192	179	0.019	1.86	199	195	0.54	199	0.026
			15-20	115	105	0.024	2.41	121	120	0.22	121	0.017
			≥20	134	120	0.030	2.91	129	128	0.20	129	0.014
≥1	4510	4090	0.026	2.58	4251	3310	6.70	4012	0.021			

Anexo 4. Mortalidad, reclutamiento y crecimiento de la comunidad de árboles en VALLE en los tres periodos de estudio. Los análisis se disgregan por categoría diamétrica. λ = coeficiente de mortalidad m = tasa relativa de mortalidad anual (% a⁻¹), r = tasa relativa de reclutamiento anual (% a⁻¹), c = tasa relativa de crecimiento promedio anual (cm a⁻¹), $\overline{\Delta t}$ = promedio del tiempo (años) entre dos censos.

		VALLE										
Periodo	$\overline{\Delta t}$ en años (rango)	Categoría diamétrica	DAP (cm)	Mortalidad				Reclutamiento			Crecimiento	
				N C1 vivos	N C2 sobrev.	λ	m (% a ⁻¹)	N C2 vivos	N C1 sobrev.	r (% a ⁻¹)	N	c (cm a ⁻¹)
C1-C2	6.29 (4.0-7.6)	Categoría diamétrica	1-5	1264	1103	0.022	2.14	1246	1009	3.35	1009	0.015
			5-10	279	247	0.019	1.92	277	267	0.58	267	0.020
			10-15	123	110	0.018	1.76	109	109	0.00	109	0.021
			15-20	56	50	0.018	1.79	71	70	0.23	70	0.017
			≥ 20	82	69	0.027	2.71	75	75	0.00	75	0.014
			≥ 1	1804	1579	0.021	2.10	1778	1530	2.39	1530	0.017
C2-C3	4.81 (4.0-6.1)	Categoría diamétrica	DAP (cm)	N C2 vivos	N C3 sobrev.	λ	m (% a ⁻¹)	N C3 vivos	N C2 sobrev.	r (% a ⁻¹)	N	c (cm a ⁻¹)
			1-5	1246	1136	0.019	1.90	1351	829	10.16	1039	0.025
			5-10	277	251	0.021	2.03	287	265	1.66	273	0.019
			10-15	109	102	0.014	1.37	107	102	1.00	103	0.014
			15-20	71	69	0.006	0.59	72	71	0.29	72	0.011
			≥ 20	75	60	0.046	4.54	69	68	0.30	69	0.015
≥ 1	1778	1618	0.020	1.94	1886	1335	7.19	1556	0.023			
C3-C4	3.73 (2.7-4.4)	Categoría diamétrica	DAP (cm)	N C3 vivos	N C4 sobrev.	λ	m (% a ⁻¹)	N C4 vivos	N C3 sobrev.	r (% a ⁻¹)	N	c (cm a ⁻¹)
			1-5	1351	1230	0.025	2.48	1361	893	11.29	1172	0.028
			5-10	287	270	0.016	1.62	271	253	1.84	267	0.025
			10-15	107	97	0.026	2.59	103	100	0.79	103	0.025
			15-20	72	63	0.036	3.51	62	58	1.79	62	0.022
			≥ 20	69	60	0.037	3.67	69	69	0.00	69	0.015
≥ 1	1886	1720	0.025	2.44	1866	1373	8.22	1673	0.027			