

**VARIACIÓN DE BIOMASA AÉREA Y DENSIDAD DE MADERA EN BOSQUES DE
TIERRAS BAJAS CON PLANOS DE INUNDACIÓN DE AGUAS NEGRAS Y AGUAS
BLANCAS**

**Trabajo de Tesis
Maestría en Ciencias Biológicas**

**Autora:
Luisa Fernanda Casas Caro**

**Director:
Pablo R. Stevenson**

**Laboratorio de Ecología de Bosques Tropicales y de Primatología
Departamento de Ciencias Biológicas
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia
Abril de 2013**

Resumen

La conservación de bosques naturales es clave para amortiguar efectos del cambio climático; ya que estos actúan como sumideros de carbono, captando el carbono atmosférico y fijándolo en su biomasa a través de los procesos fotosintéticos. La biomasa aérea (AGB) que presentan estos bosques es afectada por la densidad de madera, diversidad y complejidad florística, entre otros. En este trabajo evaluamos la variación de densidad de madera; planteando como hipótesis que la densidad varía según factores ambientales como características del suelo, tipo de bosque y origen de aguas en planos de inundación. Se predijo que los bosques inundables deben presentar mayor densidad de madera, siendo más alta la de aguas negras (igapó), pues son ambientes con mayor estrés que bosques de aguas blancas (várzea); además esperamos que la AGB esté asociada positivamente a la densidad de madera, DAP, altura de las plantas, y diversidad de los bosques. Finalmente, nos preguntamos cómo las estimaciones de AGB cambian usando diferentes modelos. Utilizamos 23 parcelas de 1ha, en Magdalena medio, Orinoquía y norte de Amazonía; recopilamos información florística, estructural y de densidad de madera. Es los bosques fragmentados del Magdalena medio fue donde se presentó un mayor promedio/ha de AGB, encontrando que los aportes por localidad fueron: San Juan (1516 Ton \pm 1,91), PNN Tinigua (1096 Ton \pm 1,16), Caparú (1016 Ton \pm 1,4) y Tomo Grande (301 Ton \pm 0,22). Observamos una relación positiva entre AGB y DAP ($r^2 = 0,919$, AIC = 107.18) y entre riqueza y AGB ($r = 0.58$, $n = 23$, $p = 0.003$); también una relación significativa entre composición vegetal y densidad de madera (DCA: $p = 0.004$, $r = 0,61$). Al comparar modelos para calcular AGB, los resultados variaron dejando claro que las estimaciones de biomasa aérea arrojan información incierta, por lo que se hace importante trabajar con ecuaciones y datos de densidad de madera a nivel local. Además los resultados sugieren que bosques naturales con alta diversidad y bosques fragmentados deben ser prioridad de conservación, ya que tienen un papel importante en el servicio ecosistémico de fijación de carbono, entre otros.

Introducción

La conservación de bosques naturales amortigua los efectos del cambio climático global, dado que los bosques actúan como sumideros de carbono (Bloomfield & Pearson, 2000; Smith & Scherr, 2003); pues el aumento en la producción de dióxido de carbono es disminuido por los procesos de fotosíntesis de las plantas, ya que el carbono es fijado en la biomasa (Chave *et al.*, 2009). Los bosques naturales se asocian con una alta capacidad de almacenamiento de carbono, lo que está directamente relacionado con la densidad de madera y la biomasa de las especies allí presentes (Chave *et al.*, 2003) y con una mayor diversidad y complejidad. En comparación las plantaciones forestales tienen un menor poder de captura (Kirby & Potvin, 2007), lo que puede ser explicado porque la sencillez de su composición hace que no se presenten diferentes grupos funcionales que aumenten la productividad total (Tilman *et al.*, 1997).

Se ha demostrado que la densidad de madera varía considerablemente entre diferentes especies de árboles y entre bosques neotropicales (Wiemann & Williamson, 2002; Muller Landau, 2004; Baker *et al.*, 2004). Esto no es de extrañar, pues este carácter funcional se relaciona con características morfológicas, mecánicas, fisiológicas y ecológicas de los árboles (Chave *et al.*, 2006). La densidad de madera además, es un indicador de la cantidad de carbono que la planta dispone para sus tejidos de construcción, asumiéndose tradicionalmente que el contenido de carbono de biomasa seca es cercano al 50% (Brown & Lugo, 1982; Malhi *et al.*, 2004).

La variación en la densidad de madera se debe en parte a aspectos filogenéticos, lo que hace referencia a qué tanto puede cambiar este carácter funcional dentro de especies cercanamente emparentadas. De hecho, la densidad es un carácter altamente conservado filogenéticamente, lo que implica que árboles de un mismo grupo taxonómico, van a tener valores de densidad de madera similares (Chave *et al.*, 2006). Esto quiere decir, que mucha de la variación de biomasa en una comunidad dada, es determinada por el ensamblaje de familias, géneros y especies del hábitat en cuestión (Chave *et al.*, 2006). No obstante, esta variabilidad también puede verse afectada por aspectos geográficos como gradientes ambientales, dentro de los cuales se encuentran variables como precipitación, temperatura y tipo de suelo, entre otros (Chave *et al.*, 2006; Wiemann & Williamson, 2002; Muller Landau, 2004; Baker *et al.*, 2004). Al tener

en cuenta los aspectos ambientales y filogenéticos, se entiende que la plasticidad genética, como respuesta a cambios ambientales, está limitada por la alta heredabilidad de la densidad de madera (Chave *et al.*, 2006).

La relación entre la densidad de madera y los aspectos ambientales es dependiente de muchos factores (Wiemann & Williamson, 2002; Barajas-Morales, 1987; ter Steege & Hammond, 2001). A nivel de comunidad, la baja densidad de madera suele ser asociada a etapas tempranas en la sucesión vegetal, altas tasas de crecimiento, y altas tasas de disturbio (Wiemann & Williamson, 1989; Muller Landau 2004; Wittmann *et al.*, 2006; Baker *et al.*, 2004). En general, los ambientes con mayor estrés presentan mayor densidad de madera, lo que puede estar asociado con el hecho de que una alta densidad provee mayor defensa frente a daños mecánicos y ataque por predadores y patógenos (Rowe & Speck, 2005). Se ha encontrado que especies con alta densidad de madera son más frecuentes en ambientes con poca luz, períodos de escases de agua y condiciones extremas de viento, abundancia de hongos de madera y raíces (xylopatógenos) y baja fertilidad de suelos (Chave *et al.*, 2006; Muller Landau, 2004). Por ejemplo, los planos de inundación de bosques asociados a aguas negras, presentan baja fertilidad y suelen tener alta densidad de madera (Rowe & Speck, 2005; Parolin, 2002; Parolin & Ferreira, 2004).

En la cuenca Amazónica los patrones de distribución espacial de biomasa, se explican en parte por la variación en la densidad de madera; donde la Amazonía oriental y las Guyanas (con suelos poco fértiles) presentan una mayor densidad de madera que la Amazonía occidental (Baker *et al.*, 2004; ter Steege *et al.*, 2006). Como herramienta para estimar la biomasa aérea de los bosques, conocida como AGB por sus siglas en inglés (*Above Ground Biomass*), se usan diferentes ecuaciones alométricas que incluyen variables como altura, diámetro a la altura del pacho (DAP), densidad de madera y tipo de bosque (Brown *et al.*, 1987; Chave *et al.*, 2005). Básicamente existen dos tipos de ecuaciones; las de tipo I que incluyen información sobre densidad de madera, altura y DAP ; y las de tipo II que requieren información sobre densidad de madera y DAP, pero no sobre la altura de los árboles (Chave *et al.*, 2005, Álvarez *et al.*, 2012). Las ecuaciones más ampliamente usadas a nivel tropical son las propuestas por Chave y colaboradores (2005), mientras que las ecuaciones de Álvarez y colaboradores (2012) aplican para zonas geográficas restringidas a Colombia; siendo en ambos casos más exactas las ecuaciones que incluyen datos sobre la altura de los árboles, densidad de madera y tipo de bosque (Chave *et al.*, 2003; Baker *et al.*, 2004; Vallejo-Joyas, 2005).

Para la Amazonía se ha demostrado que los resultados de las ecuaciones de AGB propuestas por Chave y colaboradores (2005), se ven afectados en un 63,4% por el área basal de los árboles y en un 29,7% por la densidad de madera. Además el 50,1% de la biomasa aérea estimada, es explicada por los individuos con un DAP ≥ 40 cm y más del 30% por individuos con DAP ≥ 70 cm (Brown & Lugo, 1992; Clark & Clark, 2000). Así los árboles de mayor talla, tienen un impacto muy fuerte en los resultados de AGB total de una localidad (Stegen *et al.*, 2011). En general, las ecuaciones que no usan información sobre altura y densidad de madera, tienden a sobrestimar o subestimar la AGB real que estos bosques pueden estar aportando; dependiendo si los modelos empleados fueron desarrollados con información de bosques compuestos por individuos de mayor o menor altura y/o DAP (Álvarez *et al.*, 2012). Otro parámetro importante a tener en cuenta en estas ecuaciones es la densidad de madera, la cual puede variar de acuerdo a aspectos ambientales de los bosques y filogenéticos de las especies (Chave *et al.*, 2006). Entre más exacta sea la información de estos parámetros, más cercanos de la realidad estarán los cálculos de biomasa aérea. Es por esto, que conocer caracteres como la densidad de madera y sus patrones de variación de acuerdo a factores geográficos nos puede permitir una mayor aproximación a la funcionalidad de los bosques y sus servicios ecosistémicos.

En el presente estudio nos propusimos determinar la variación en la densidad de madera en bosques de tierra firme e inundables, con planos de inundación de aguas blancas (várzea) y de aguas negras (igapó); es decir, con aguas de origen andino o de tierras bajas, respectivamente. Dado que los valores de la densidad de madera, son relevantes a la hora de determinar la biomasa aérea; también evaluamos si existen diferencias en la AGB presente en estos bosques, determinada a partir de diferentes ecuaciones y tipo de datos. Incluimos ecuaciones específicas para bosques colombianos desarrolladas por Álvarez y colaboradores (2012) y, ecuaciones más generales propuestas por Chave y colaboradores (2009), con bases de datos de densidad de madera recolectados en campo y provenientes de bibliografía.

Teniendo en cuenta aspectos teóricos y los resultados de estudios mencionados anteriormente, hipotetizamos que la densidad de madera debe cambiar de acuerdo a variables ambientales como características del suelo, tipo de bosque y origen de aguas en los planos de inundación. Además las estimaciones de biomasa aérea van a estar asociadas a estas variaciones, a la diversidad y composición florística de los bosques y a aspectos metodológicos. En particular, se predijo (1) que los bosques inundables deben presentar mayor densidad de madera, siendo más alta la de aguas negras (igapó) ya que por la baja fertilidad de sus suelos son ambientes con mayor estrés que los bosques de aguas blancas

(várzea) y bosques de tierra firme. (2) Dado que los valores de AGB dependen de las variables estructurales tales como: DAP, altura total, densidad de madera y abundancia de individuos; además de las características propias de los bosques como: diversidad y composición florística; proponemos que los bosques que contienen los individuos con mayor DAP son aquellos que van a presentar un mayor aporte de biomasa aérea. También esperamos que exista una diferencia entre los resultados de AGB cuando se usa información de densidad de madera proveniente de campo, comparado con datos promedio de densidad de madera, provenientes de bases de datos y ecuaciones más generales. Por último, (3) esperamos una relación positiva entre la riqueza de especies y la biomasa, ya que un mayor número de especies tiende a contener un mayor número de grupos funcionales y así pueden verse favorecidos procesos ecosistémicos, como la productividad y acumulación de biomasa (Tilman *et al.*, 1997).

Con el fin de evaluar las hipótesis propuestas tomamos datos de densidad de madera para varias especies, en las regiones del Magdalena Medio, la Orinoquía y norte de la Amazonía. Además, recopilamos y levantamos información florística y estructural de parcelas de vegetación, luego estimamos la biomasa aérea para los diferentes bosques, basándonos en ecuaciones alométricas que incluyen distintas variables y que aplican para zonas más locales o más generales.

Metodología

Área de estudio

El presente estudio lo realizamos en cuatro localidades de Colombia, las cuales se encuentran en las regiones del Magdalena Medio, la Orinoquía y el norte de la Amazonía. Las localidades de estudio fueron: (1) Centro de Investigaciones La Macarena (CIEM), ubicado a orillas del río Duda, en el Parque Nacional Natural Tinigua; el parque que se encuentra entre la cordillera oriental y la Sierra de la Macarena, en el Departamento del Meta ($2^{\circ}40'N$ y $74^{\circ}10'W$), hacia el nor-occidente de la Amazonía. (2) Reserva Tomo Grande, ubicada en la región de la Orinoquía, en el Departamento del Vichada ($4^{\circ}52'N$ y $70^{\circ}13'W$). (3) Hacienda San Juan de Carare, en la zona oriental de la cordillera central, Departamento de Santander ($06^{\circ}42'N$, $74^{\circ}08'W$) en la región del Magdalena medio y (4) Estación Biológica Caparú, en el Parque Nacional Natural (PNN) Mosiro Itajura, ubicado en el Departamento del Vaupés, muy cerca de la frontera con Brasil ($1^{\circ}4'S$, $69^{\circ}31'W$), hacia la Amazonía central. Los tres primeros sitios son Bosque Húmedo Tropical bh-T, mientras que Caparú corresponde a Bosque Muy

Húmedo Tropical bmh-T (Holdridge, 1967). Los lugares de estudio presentan diferencias en la cantidad de precipitación promedio anual, estacionalidad, cobertura vegetal, origen de los suelos y nivel de intervención antrópica, lo que permite evaluar el efecto de estos factores ambientales sobre los parámetros de densidad de madera y AGB.

- **PNN Tinigua, Centro de Investigaciones La Macarena (CIEM)**

El PNN Tinigua tiene un área de 201.857 ha, su precipitación es estacional con un periodo de sequía de alrededor de 2 a 3 meses, el cual ocurre entre diciembre y marzo. El promedio de precipitación y temperatura anual es de 2.782 mm y 25°C, respectivamente (Kimura *et al.*, 1994; Stevenson *et al.*, 2004). Los suelos de la zona de estudio tienen diferentes orígenes geológicos. A lo largo del río Duda, se encuentran suelos relativamente recientes, formados por la acumulación de sedimentos debido a la dinámica de los ríos de aguas blancas; lo cual hace que estos suelos sean más ricos en nutrientes que los de zonas no inundables y que planos de inundación de ríos de aguas negras (Botero, 1998; Stevenson *et al.*, 2004).

En cuanto a la vegetación, se observa que en esta región hay elementos de cuatro diferentes biomas: bosques amazónicos, región Andina, Orinoquía y tepui (Stevenson *et al.*, 1994). En la zona de estudio se diferencian tres tipos de bosque: 1) bosque maduro, 2) bosque abierto degradado, que junto con el bosque maduro constituyen el bosque de tierra firme y 3) bosque inundable de várzea (Stevenson *et al.*, 1994). Los cuales forman una cobertura relativamente continua, que además presenta una baja intervención antrópica (Stevenson *et al.*, 2004).

- **Reserva Tomo Grande**

Tomo grande tiene un área aproximada de 2.500 ha, y se encuentra ubicada en la altillanura disectada de los Llanos Orientales (Hernández & Sánchez, 1992). El promedio anual de temperatura oscila entre 24,5 y 27° C. La precipitación es estacional, en la cual se presenta una sola temporada de lluvias, con un máximo hacia mediados del año. La precipitación registrada en las estaciones cercanas, Las Gaviotas, sobre el caño Urimica (Vichada); y Carimagua, sobre el río Muco (Meta), registran un promedio anual de 2.673 y 2.323 mm respectivamente (Hurtado *et al.*, , 2001; Correa & Stevenson, 2010).

La zona de Tomo Grande hace parte del pedobioma de sabana tropical estacional, caracterizado por sabanas extensas y vegetación boscosa restringida a bosques de galería, con una marcada temporada seca en el año y ocurrencia de quemadas periódicas (Hernández & Sánchez, 1994; Correa & Stevenson, 2010). Dado lo anterior, la cobertura vegetal de esta área de estudio corresponde a grandes sabanas y la vegetación boscosa son principalmente bosques de galería, que podemos catalogar como tierra firme, ya que solo sufren inundaciones esporádicas en momentos de mucha lluvia. En la Reserva también hay bosques inundables, que se encuentran en las orillas del río Tomo, y corresponden a planos de inundación de ríos de aguas negras. Geográficamente la reserva hace parte de la cuenca media del Río Tomo, donde aún hay un bajo porcentaje de cobertura boscosa y un nivel intermedio de intervención antrópica (Romero *et al.*, 2009), ya que hay algo de tala selectiva y la influencia de fuegos especialmente en los bordes de los bosques de galería (observaciones de campo y comunicaciones orales de habitantes locales).

- **Hacienda San Juan de Carare**

San Juan es una finca ganadera, en la cual existen grandes fragmentos de bosque, que corresponden principalmente a >400 hectáreas de bosque de tierra firme y 70 hectáreas de bosque estacionalmente inundable por ríos de aguas blancas. Los dos tipos de bosque están separados por aproximadamente 3 km y el terreno es relativamente plano (Link *et al.*, 2010). La precipitación y temperatura promedio anual son 2.070 mm (IDEAM 2008) y 28°C, respectivamente.

El nivel de intervención antrópica en la zona es alto, de hecho el bosque se encuentra fragmentado debido a la deforestación, con el fin de crear potreros para pastoreo. Adicionalmente, se presenta tala selectiva, la cual tiene fines de autoconsumo en la hacienda San Juan, pero en los alrededores esta tala tiene fines comerciales. A pesar de eso, en estos fragmentos, aún se encuentran árboles emergentes y es de resaltar, que este parche de bosque es uno de los fragmentos más grande de la región, llegando en su totalidad a las 1.500 ha (Link *et al.*, 2010).

- **Parque Nacional Natural (PNN) Mosiro Itajura, Estación Biológica Caparú**

Caparú está ubicado en una zona geográficamente compuesta por extensas selvas de tierras bajas altamente conservadas, con suelos ácidos, poco fértiles y de textura arcillosa (Alarcón-Nieto & Palacios, 2009; Umaña, 2010). Como resultado de los factores edáficos, topográficos e hidrológicos, se han

descrito cinco tipos de bosque (Defler & Defler, 1996), siendo los más extensos: Colina y Terraza (en tierra firme) e Igapó (en bosque inundable). Los planos de inundación corresponden a aguas negras del Río Apaporis.

La región de la cuenca del Apaporis tiene un régimen de lluvias bimodal, con un promedio anual de 3.950 mm, sin una estación seca bien definida (no menos de 100 mm/mes). La temperatura promedio anual es de 25.1°C y presenta un régimen similar al de la precipitación de tipo bimodal. Su clima es de tipo Tropical lluvioso de selva húmedo y Tropical lluvioso de selva muy húmedo (Alarcón-Nieto & Palacios, 2009).

Toma de datos

Parcelas, composición florística y estructural de bosques

Para el desarrollo del presente estudio se usó información proveniente de 23 parcelas permanentes de vegetación de 1 ha, siendo 21 de 1 ha continua y 2 la suma de parcelas de menor tamaño (generalmente 0.1 ha) que en su totalidad suman 1 ha. La ubicación de las parcelas corresponde a 9 en bosques inundables y 14 en bosques de tierra firme. Las parcelas se encuentran distribuidas en PNN Tinigua (7), Caparú (6), San Juan (5) y Tomo Grande (5) (Tabla 1.). El 100% de la información florística fue levantada directamente en campo, por personal del Laboratorio Ecología de Bosques Tropicales y Primatología (LEBTYP); igualmente, cerca del 75% de la información referente a densidad de madera, también corresponde a datos recopilados en campo, y el 25% fue obtenido a partir de las bases de datos de Chave y colaboradores (2009).

Los datos fueron tomados en varios periodos de tiempo. Para la localidad de PNN Tinigua, el trabajo de campo se realizó de enero de 2000 a julio de 2001, no se pudieron hacer posteriores muestreos por razones de orden público. Para Caparú, fue durante el 2008 y de junio a diciembre de 2009. Finalmente para los otros dos sitios, es decir, Tomo Grande y San Juan, el trabajo se llevó a cabo entre febrero de 2010 y junio de 2012.

Las dimensiones de las parcelas de 1 ha, fueron 100x100 m y de las parcelas pequeñas de 0.1ha 100 x10 m; en todos los casos se hicieron subparcelas de 10X10 m y se censaron individuos con un DAP \geq 10 cm, la altura de los árboles fue medida aproximadamente en la mitad de las parcelas (Tabla 1). Para todas

las parcelas se hicieron colectas botánicas de cada especie, las cuales fueron depositadas en el Herbario de la Universidad de los Andes. En varios casos en el material también fue depositado en los Herbarios: Missouri Botanical Garden, New York Botanical Garden, Museum of Natural History, COL y COAH. Para la determinación del material, empleamos todos los Herbarios virtuales pertenecientes a los nombrados anteriormente.

Tabla 1. Información sobre las parcelas levantadas en las cuatro localidades, tipo de bosque, datos estructurales, cantidad de muestras de densidad de madera y autores.

Localidad	Tipo de bosque	Cantidad de parcelas	Datos disponibles			Cantidad muestras de madera	Autores parcelas
			Altura	DAP	Suelo		
Caparú	BI	2	No	Si	Si	Datos de bibliografía	Cano Á. (2008) & Umaña M. N. (2009)
	TF	4	No	Si	Si		Cano Á. (2008) & Umaña M. N. (2009)
Tomo Grande	BI	2	Si	Si	Si	669	Casas Luisa F. & Stevenson P. (2010)
	TF	3	Si	Si	Si		Correa Diego F. (2009)
PNN Tinigua	BI	2	No	Si	No	877	Stevenson P. <i>et. al</i> (2004)
	TF	5	No	Si	No		Stevenson P. (2000)
San Juan	BI	2	Si	Si	Si	648	Villanueva B. (2010)
	TF	3	Si	Si	Si		Villanueva B. (2010)

Suelos

Las muestras de suelo fueron tomadas en 3 de las 4 localidades (Tabla 1.), se hizo de forma sistemática colectando aproximadamente 500g de suelos en cada subparcela de 20 x 20m. Para todas las muestras se determinó el pH, capacidad de intercambio catiónico (CIC) y textura; para Tomo Grande y San Juan, adicionalmente, se determinó la capacidad de intercambio catiónico eléctrico, y la concentración de los macro y micronutrientes CO, N, Ca, K, MG, Na, AI, P.

Densidad de madera y biomasa aérea

La toma de muestras para determinar densidad de madera (WSG, *Wood Specific Gravity*), se realizó en un total de 10 parcelas permanentes de vegetación, cada una de 1 ha, en San Juan y Tomo Grande (Tabla 1). El muestreo de las especies correspondientes al PNN Tinigua, se realizó en Cercanías del pueblo de la Macarena, de Granada, Villavicencio y de San José del Guaviare (debido a la situación de orden público en la zona, nos fue imposible desplazarnos hasta los campamentos donde fueron establecidas las parcelas).

Las muestras fueron colectadas con barrenos (*increment borer*), que son un tipo de taladro que permite tomar muestras de madera de los árboles en pie. Los datos fueron tomados de forma estandarizada con base en el protocolo propuesto por Chave (2002). Todos los árboles muestreados se encuentran en un rango de diámetro entre los 10 y 30 cm de DAP. Luego de extraer las muestras de madera del árbol estos fueron curados con una masilla antifúngica hecha a base de oxiclورو de cobre. Las muestras fueron depositadas en un pitillo plástico para su adecuado almacenamiento y manipulación. Las medidas de altura de los árboles fueron tomadas por medio de estimaciones visuales realizadas por personal entrenado.

Análisis de datos

- **Densidad de madera**

Para determinar la densidad de madera se emplearon los datos de masa y volumen fresco de uno o más individuos de cada especie, el cual se determinó por medio de la fórmula:

$$\frac{\pi}{4} D^2 L$$

Donde D es el diámetro y L la longitud de la muestra.

En este caso el diámetro fue constante para todas las muestras dado que fueron tomadas con un barreno de 5.1 mm, mientras que la longitud sí fue variable, por lo cual esta medida fue tomada en el laboratorio cuando la muestra aún no había sido secada. Luego para establecer su peso seco, las muestras fueron depositadas en un horno a 103°C durante 24 horas y posteriormente fueron pesadas con balanza de

precisión. Finalmente la relación entre el volumen fresco y la masa arrojó la densidad de la madera (WSG) (Chave, 2002).

Con el fin de asignar el valor de la densidad de madera, para datos obtenidos a partir de bibliografía, se utilizó un promedio de la información disponible para el género. Si este no existía, entonces se asignaba el de la familia. Este procedimiento no es ideal, pero se basa en que la densidad de madera es un carácter filogenético altamente conservado (Chave *et.al* 2005). Para crear la base de datos que registró esta información de densidad de madera y biomasa para cada individuo, en cada una de las parcelas. Usamos el Programa estadístico R (v. 2.15.3, 0; R Core Team Development 2011) para hacer todas las pruebas estadísticas.

Con el ánimo de establecer si existen diferencias en la densidad de madera, frente al tipo de bosque y las características del suelo, realizamos un análisis de varianza (ANOVA), seguida de una prueba de Tukey post-hoc para comparar entre sitios y tipos de bosque. Para conocer si hay alguna relación entre el suelo y la densidad de madera usamos un Análisis de Componentes Principales (PCA) y un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) para establecer las variables que más peso están teniendo en la ordenación de los suelos. Hicimos regresiones lineales entre la densidad de madera, el pH y la textura. Finalmente, para San Juan y Tomo Grande las correlaciones de Pearson fueron entre densidad de madera y concentración de N, Na, P y CIC.

Luego para establecer las diferencias entre el grupo de datos de densidad de madera, tomados para en el presente estudio (densidad-PE) y los que provienen de la bibliografía (densidad-Chave), realizamos regresiones lineales.

- **Biomasa aérea (AGB)**

Para determinar la biomasa aérea presente en las diferentes parcelas, tipos de bosque y localidades usamos las ecuaciones alométricas para biomasa aérea de bosque húmedo y bosque muy húmedo, propuestas por Chave *et al.* (2005) y por Álvarez *et al.* (2012). Aplicamos 6 ecuaciones (Tabla 2) pertenecientes al tipo I y II, las cuales fueron seleccionadas de acuerdo al tipo de bosque, mayor r^2 , menor AIC (*Akaike's Information Criteria*) y a la disponibilidad de datos sobre altura para cada árbol.

Los valores de r^2 y AIC, corresponden a los que presentó cada ecuación alométrica al momento de ser elaborada por sus autores; donde un buen modelo debe tener un r^2 cercano a 1 y un bajo valor de AIC.

Tabla 2. Ecuaciones alométricas de tipo I y II, para calcular biomasa aérea (AGB) para Bosque Húmedo Tropical (*moist forest*) y para Bosque Muy Húmedo Tropical (*wet forest*), propuestas por Chave y colaboradores (2005) y por Álvarez y colaboradores (2012). D = diámetro (cm), H = altura (m) y ρ = densidad de madera (g/cm^3).

Ecuaciones alométricas		r^2	AIC
Bosque Húmedo Tropical			
Tipo I - con altura			
Chave <i>et. al</i> (2005)	$\ln(\text{AGB}) = -2.994 + 2.135\ln(D) + 0.824\ln(H) + 0.809\ln(\rho)$	0.996	818
Álvarez <i>et. al</i> (2012)	$\ln(\text{AGB}) = -2.919 + 2.081\ln(D) + 0.587\ln(H) + 0.391\ln(\rho)$	0.961	369
Tipo II– sin altura			
Chave <i>et. al</i> (2005)	$\ln(\text{AGB}) = -1.562 + 2.148\ln(D) + 0.207(\ln(D))^2 - 0.0281(\ln(D))^3 + \ln(\rho)$	0.996	1.869
Álvarez <i>et. al</i> (2012)	$\ln(\text{AGB}) = 2.406 - 1.289\ln(D) + 1.169(\ln(D))^2 - 0.122(\ln(D))^3 + 0.445\ln(\rho)$	0.958	436
Bosque Muy Húmedo Tropical			
Tipo II– sin altura			
Chave <i>et. al</i> (2005)	$\ln(\text{AGB}) = -1.302 + 1.980\ln(D) + 0.207(\ln(D))^2 - 0.0281(\ln(D))^3 + \ln(\rho)$	0.996	1.869
Álvarez <i>et. al</i> (2012)	$\ln(\text{AGB}) = 1.662 - 1.114\ln(D) + 1.169(\ln(D))^2 - 0.122(\ln(D))^3 + 0.331\ln(\rho)$	0.958	436

Una vez calculada la biomasa hicimos un análisis de varianza (ANOVA), seguida de una prueba de Tukey post-hoc para comparar entre sitios y tipos de bosque. Después realizamos correlaciones de Pearson entre la biomasa calculada con cada ecuación y con cada conjunto de datos, para identificar el efecto de usar las diferentes ecuaciones propuestas y los dos conjuntos de datos (densidad-Chave y densidad-Casas)

- **Efecto de variables estructurales en ecuaciones de AGB**

Con el interés de definir cuál de las variables estructurales presente en las ecuaciones tiene mayor efecto en el cálculo final de la biomasa aérea, realizamos un modelo de regresión múltiple entre biomasa, altura, DAP, densidad de madera y densidad de individuos, incluyendo análisis de regresión parciales para conocer el aporte de cada variable por separado.

- **Diversidad y composición florística**

Para evaluar si la densidad de madera y la biomasa aérea están relacionadas con la diversidad de los bosques, realizamos un DCA (*Detrended Correspondence Analysis*) con el fin de determinar la semejanza en la composición florística de las parcelas de las diferentes localidades y tipos de bosque; posteriormente hicimos una correlación de Pearson entre los valores de DCA y la biomasa aérea calculada. También calculamos el índice de Fisher y la riqueza de especies, con los cuales nuevamente hicimos correlaciones de Pearson, para conocer su relación con la AGB. Luego, asignamos el Índice de Valor de Importancia (IVI) para las especies de cada tipo de bosque en cada localidad (Villareal *et al.*, 2004), con el objetivo de establecer una medida de importancia ecológica de cada especie, que nos permitiera tener información particular para cada especie, para discutir sobre la composición vegetal de los bosques de los sitios muestreados.

Resultados

En las 23 parcelas muestreadas se censaron 12.960 individuos todos con medida de DAP, de los cuales aproximadamente 5.185 tuvieron información sobre altura y 2.194 sobre densidad de madera. Las parcelas cuentan con un nivel de identificación taxonómica de un 99%, siendo baja la cantidad de individuos que permanecen a nivel de morfoespecie.

- **Densidad de madera**

Identificamos diferencias significativas en la densidad de madera, para las diferentes localidades de estudio y sus tipos de bosque (ANOVA, $F=109.0$, $gl=3$, $p<0.001$). Tal como fue predicho, los bosques inundables de aguas negras (igapó) presentaron un mayor promedio de densidad de madera (Figura 1), seguidos por los bosques de tierra firme y por los bosques inundables de aguas blancas (várzea). Donde el mayor promedio de densidad de madera lo presentó el bosque de igapó en Caparú ($0.666\text{cm/g}^3 \pm 0,157$) seguido por los bosque de igapó en Tomo Grande ($0.645\text{cm/g}^3 \pm 0,106$), el bosque de tierra firme ($0.502\text{cm/g}^3 \pm 0,215$) de PNN Tinigua y el menor promedio se observó el bosque inundable ($0.465\text{cm/g}^3 \pm 0,178$).

Encontramos diferencias en la densidad de madera entre todos los tipos de bosque y localidades, con excepción de los bosque de tierra firme de Caparú y San Juan ($p=0.140$), que tienen un promedio de densidad similar entre ellos. Todas las otras interacciones que son de nuestro interés presentaron diferencias significativas (Tukey, $p<0.05$), es decir, hay diferencias entre los sitios de muestreo y entre los bosques inundables de aguas blancas y de aguas negras y de tierra firme.

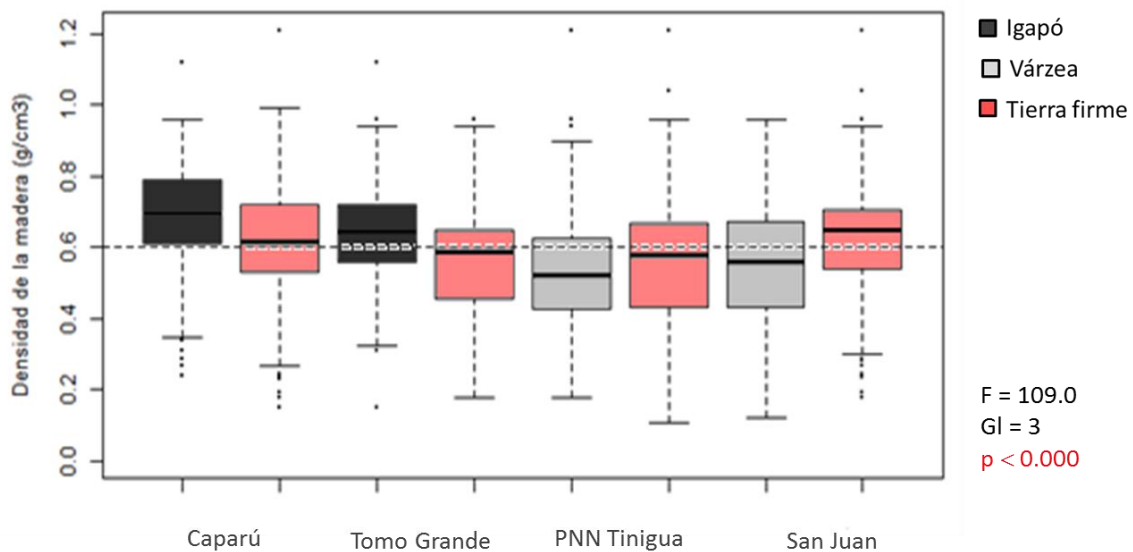


Figura 1. Diagrama de cajas para la densidad de madera en los cuatro sitios de estudio y sus diferentes tipos de bosque, donde Igapó corresponde a planos de inundación con origen de aguas negras, várzea a planos de inundación con origen de aguas blancas y tierra firme a zonas que no sufren inundación.

Suelos

En el análisis de ordenación observamos que los suelos de los bosques inundables se diferenciaron de los de tierra firme (Figura 2). Las características que agruparon los suelos, fueron principalmente el pH y la textura del suelo (principalmente contenido de arcilla, limo y arena).

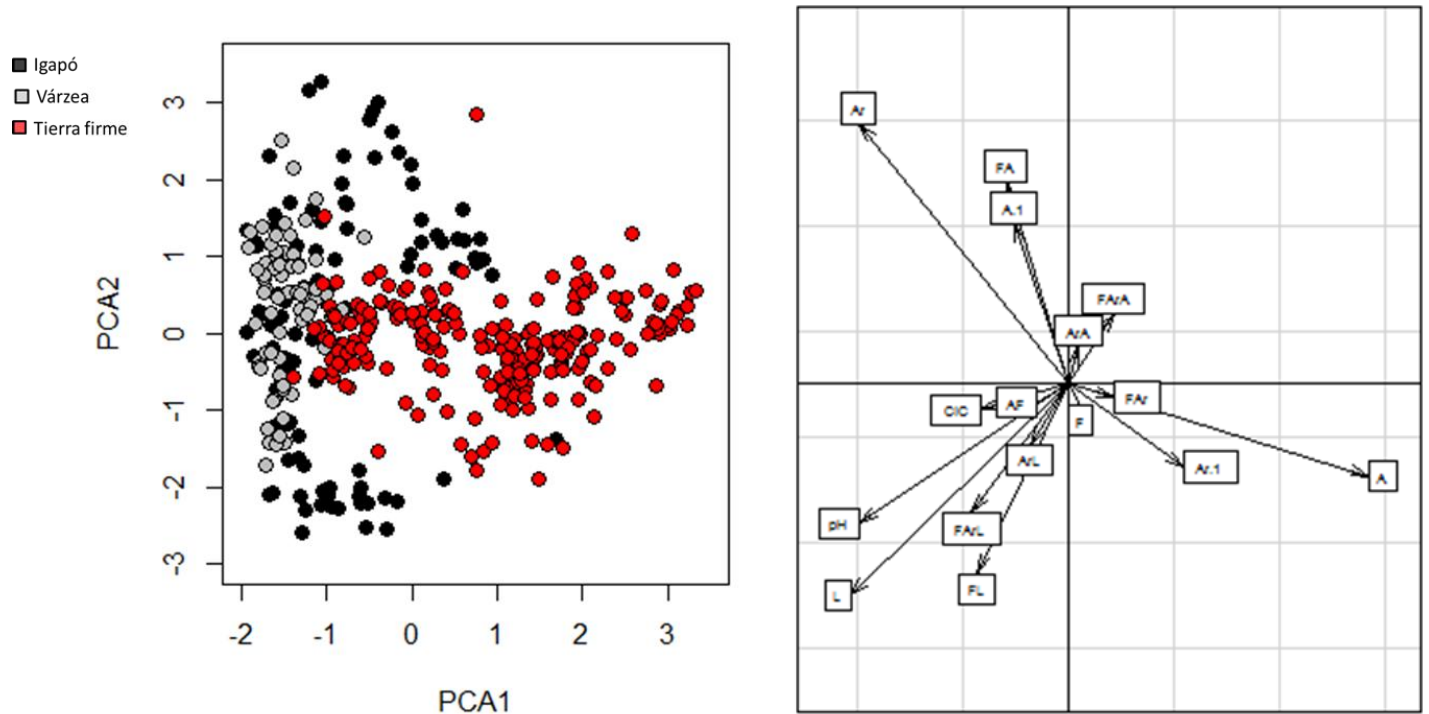


Figura 2. Ordenación de características de suelos (pH, CIC-Capacidad de Intercambio Catiónico y textura) de los bosques inundables y de tierra firme en Caparú, Tomo Grande y San Juan. Hacia la **izquierda** los resultados del análisis de Componentes principales (PCA) y hacia la **derecha** el Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) para el cual las siglas presentes corresponden a: Ar=arcilla, A=arena, L=limo, AF=Arenoso Franco, ArA=Arcilloso Arenoso, ArL= Arcilloso Limoso, F=Franco, FA=Franco Arenoso, FAr= Franco Arcilloso, FArA= Franco Arcilloso Arenoso, FArL= Franco Arcilloso Limoso, FL=Franco Limoso.

Posteriormente, con base en los componentes 1 y 2 del PCA (PCA1 y PCA2), la textura del suelo y el pH, analizamos la correlación de estos con la densidad de madera (Figura 3). Así encontramos que tan sólo el contenido de arena y limo en el suelo, tuvieron una asociación con la densidad de madera, siendo negativa la relación con el contenido de arena (Pearson $r = -0,43$, $p = 0,04$) y positiva con el contenido de limo (Pearson $r = 0,31$, $p = 0,02$). Para el caso de Tomo Grande y San Juan, que son localidades para las que disponemos de información sobre diferentes nutrientes del suelo, evaluamos la correlación entre densidad de madera, N, NA, CIC y P, sin encontrar ninguna asociación (Pearson, $p > 0,05$, $r = 0,99$).

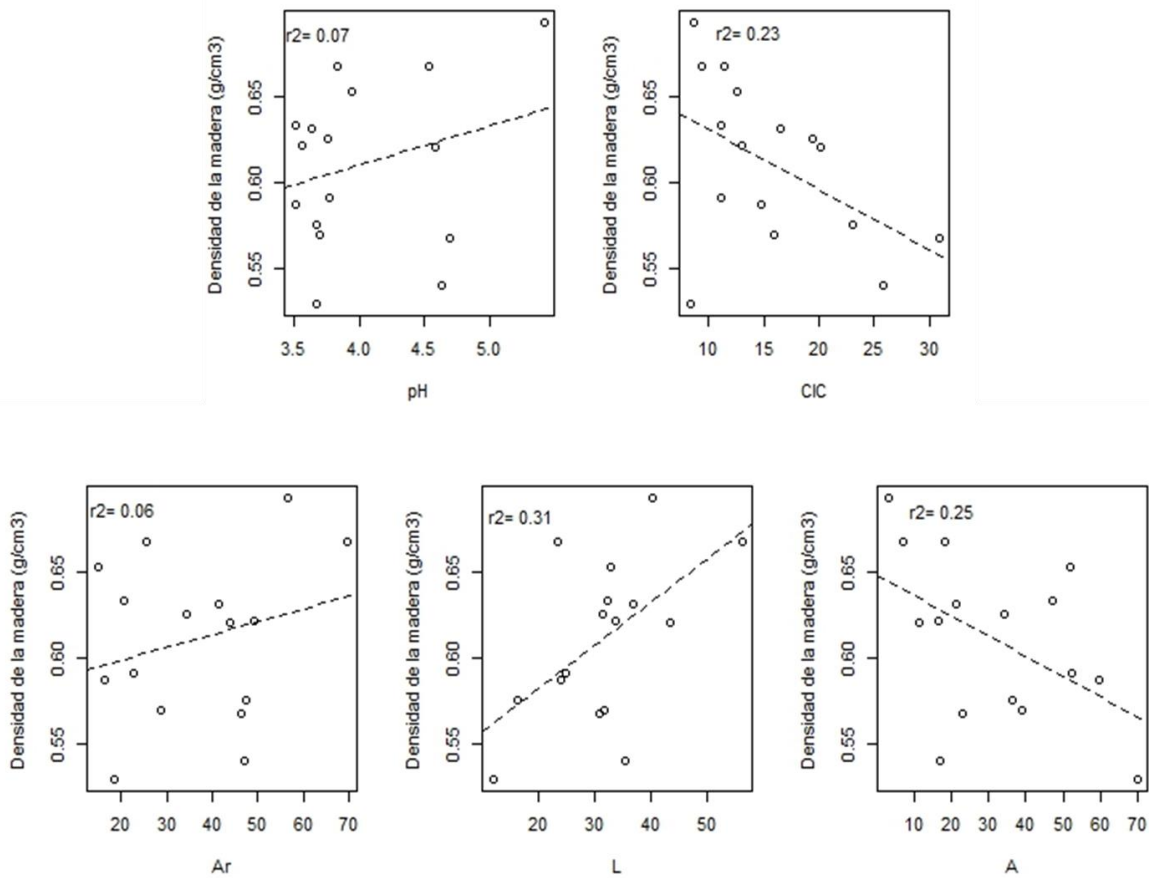


Figura 3. Regresiones entre la textura del suelo, el pH, la capacidad de intercambio catiónico (CIC) y la densidad de madera.

Comparaciones entre densidad de madera

Los datos de densidad de madera tomados en el presente estudio (Densidad-Casas) fueron comparados con los de la base de datos de Chave *et al.* (2009), para evaluar las diferencias entre datos de densidad de madera con origen local y datos que provienen de un gradiente geográfico mucho más amplio. En general, las densidades de madera son semejantes en ambos casos, cuando proceden de la bibliografía y cuando son tomadas en campo directamente, varían notablemente; siendo alto el R^2 en las tres localidades evaluadas (Figura 4).

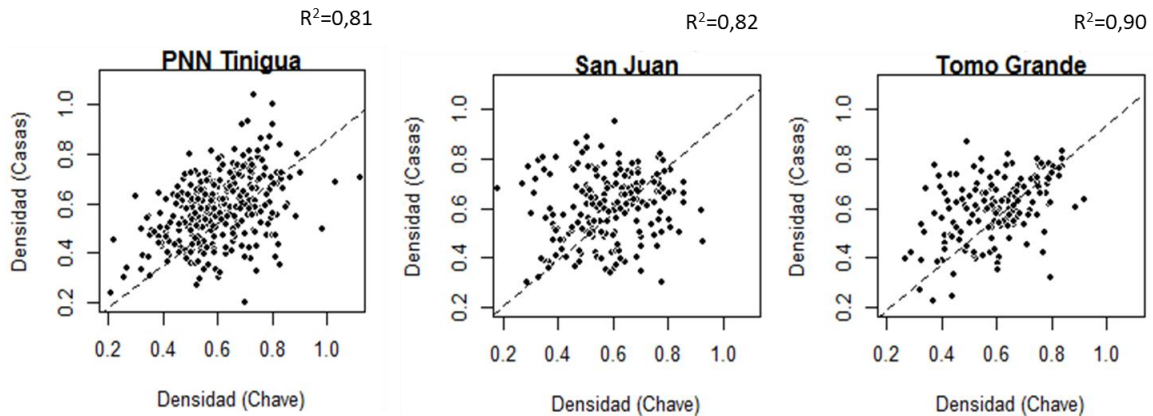


Figura 4. Relaciones lineales evaluando las diferencias entre los datos de densidad de madera provenientes del presente estudio (Densidad-Casas) y de la base de datos de Chave *et. al* (2009) (Densidad-Chave).

- **Biomasa aérea (AGB)**

La estimación de biomasa aérea difiere en sus resultados, respecto a las diferentes localidades, las ecuaciones propuestas por Chave *et al.* (2005) y por Álvarez *et al.* (2012), y al origen de los datos (densidad- Casas y densidad-Chave) (Figura 5).

Las dos primeras columnas del costado izquierdo de la figura 5, ilustran la diferencia entre el uso los dos grupos de datos de densidad de madera, mostrando que los resultados son muy similares, pues la distribución de los datos está muy ajustada a la línea media. En contraste, al comparar el uso de las diferentes ecuaciones propuestas (tercera y cuarta columna del costado derecho, Figura 5), hay diferencias; ya que los puntos se alejan notablemente de la línea media, e incluso en algunos casos tienden a tomar una distribución exponencial más que lineal.

La AGB varía de acuerdo a la ecuación que usemos para calcularla, por lo cual es importante tener unos parámetros claros para decidir cuál de todas las ecuaciones propuestas es la que mejor se acopla a nuestra área de estudio. En nuestro caso hemos determinado que es más acertado usar las ecuaciones propuestas por Álvarez y colaboradores (2012) y la información sobre densidad de madera tomada por Casas, ya que en ambos casos los datos provienen de especímenes a nivel mucho más local, lo que

automáticamente está reduciendo la variación ambiental implícita sobre la AGB y la densidad de madera. Por esta razón, en los próximos resultados incluimos análisis de AGB basados en las ecuaciones de Álvarez y nuestros estimativos de densidad de madera.

Los resultados de AGB a partir de las ecuaciones de Álvarez y colaboradores (2012) y densidad-Casas (Figura 6) muestran que la localidad que está aportando mayor AGB es San Juan (1516 Ton \pm 1,91), seguida por PNN Tinigua (1096 Ton \pm 1,16), Caparú (1016 Ton \pm 1,4) y Tomo Grande (301 Ton \pm 0,22). Sin embargo, a pesar de la variación entre tipos de bosques, vemos que los bosques inundables en todos los casos aportan mayor cantidad de AGB. Otro aspecto a resaltar es que siendo los bosques inundables de Caparú y Tomo Grande, los sitios con mayor promedio de densidad de madera, son los bosques que tienen menor biomasa, hecho que se relaciona en parte con la composición florística de cada bosque (Anexo I).

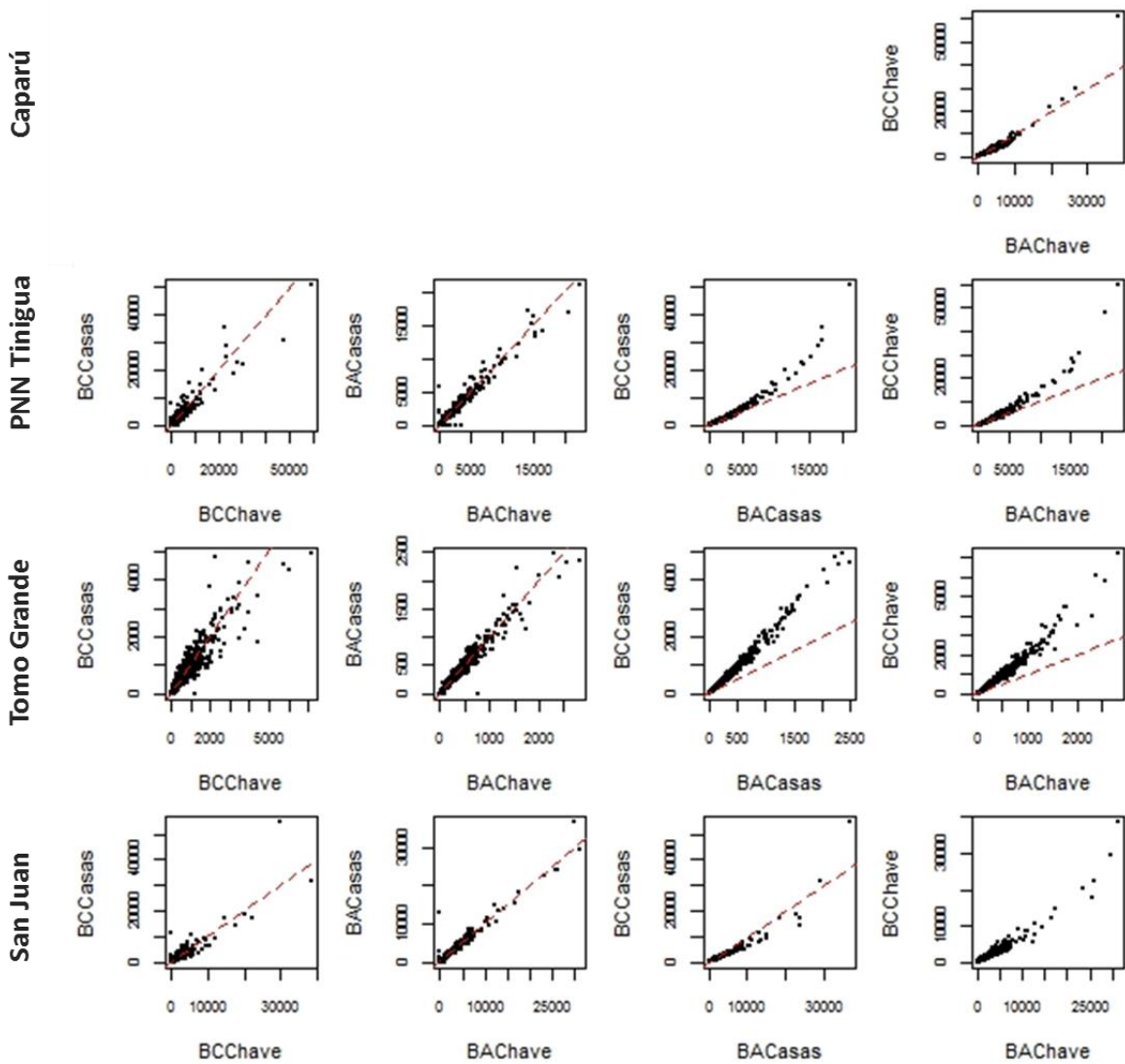


Figura 5. Comparación entre biomasa aérea calculada con ecuaciones propuestas por Chave *et al.* (2005) y por Álvarez *et al.* (2012), a partir de los datos de densidad de madera provenientes del presente estudio (Densidad-Casas) y de la base de datos de Chave *et al.* (2009) (Densidad-Chave) para cada localidad. AGB calculada con ecuaciones y densidad-Chave (BCChave), AGB calculada con ecuaciones de Álvarez y densidad-Chave (BACHave), AGB calculada con ecuaciones de Álvarez y densidad-Casas (BACasas), AGB calculada con ecuaciones de Chave y densidad-Casas (BCCasas). La ausencia de algunas gráficas para la localidad de Caparú, se debe a que los únicos datos de densidad de madera usados para calcular su biomasa aérea provienen de la base de datos Chave *et al.* (2006).

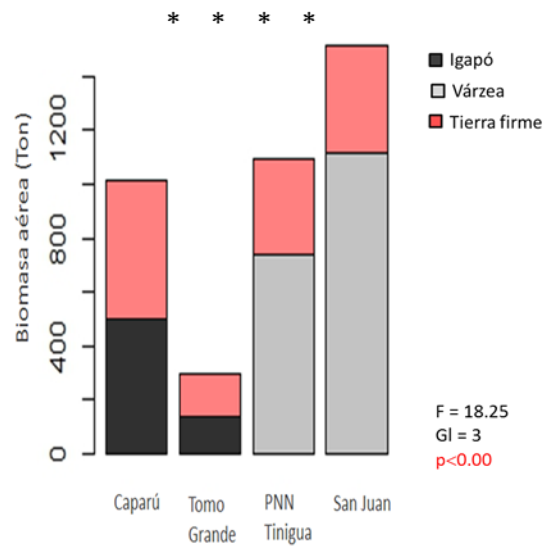


Figura 6. ANOVA, evaluando las diferencias de biomasa aérea, calculada a partir de las ecuaciones de Álvarez *et al.* (2012) y de datos de densidad de madera del presente estudio, para las cuatro localidades de estudio y los tipos de bosque. Los asteriscos indican, la diferencia significativa ($p < 0.001$) en la AGB que cada localidad aporta.

- **Efecto de variables estructurales en ecuaciones de AGB**

Al analizar la influencia de las variables estructurales como altura, DAP, densidad de madera y densidad de individuos, sobre los estimativos de biomasa aérea, encontramos que todas las variables mostraron un efecto significativo (regresión múltiple, $p < 0.001$, $gl=5054$). El DAP fue el que presentó un mayor peso en los resultados de biomasa aérea (Tabla 3), mientras la densidad de madera y de individuos mostraron valores de r^2 y AIC semejantes y la altura mostró muy poco efecto en los resultados de los cálculos de AGB, lo cual puede estar más asociado aun efecto relacionado con la metodología empleada al tomar los datos de altura, más que a la verdadera importancia de esta variable.

Tabla 3. Modelo de regresión múltiple, evaluando la influencia de las variables estructurales en los cálculos de ABG

<u>Modelos</u>	<u>R²</u>	<u>AIC</u>
DAP	0,919	107,18
<u>Densidad de individuos</u>	0,194	125,63
<u>Densidad de madera</u>	0,182	125,75
<u>Altura</u>	0,062	126,80

- **Diversidad y composición florística**

Una vez analizada la biomasa aérea y la relación entre densidad de madera y características del suelo, también evaluamos el efecto que puede tener la diversidad y composición florística de cada localidad sobre la AGB. Encontramos que la composición florística si está relacionada con la densidad de madera ($p = 0.004$, $r = 0,61$), pero no con la biomasa aérea ($p = 0.48$, $r = 0,15$) (Figura 7). Donde la cercanía de los puntos de un mismo color indica que la composición florística es similar para las parcelas de una misma localidad y que parcelas con composición florística similar muestran valores de densidad de madera semejantes.

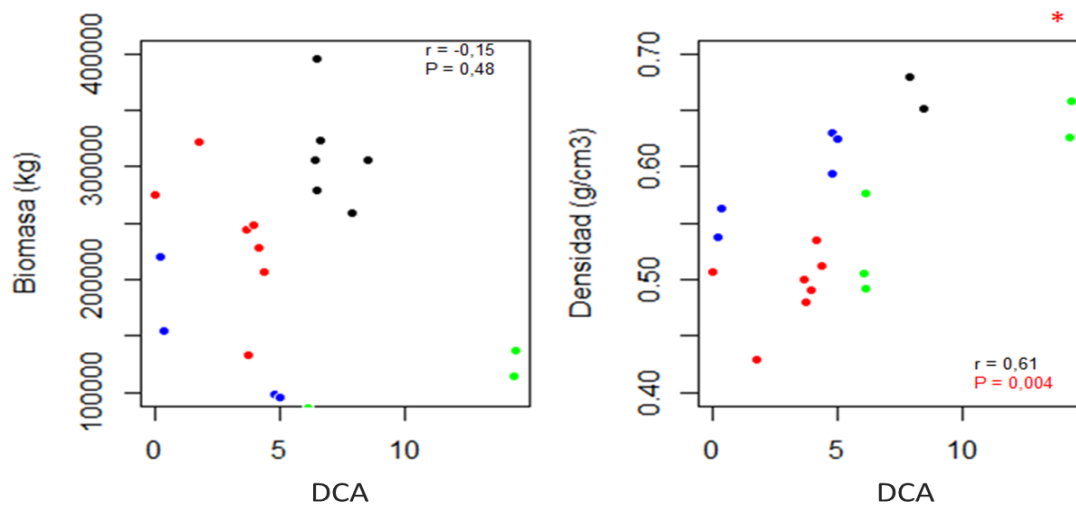


Figura 7. Correlación entre DCA (*Detrended Correspondence Analysis*) evaluando composición florística y biomasa aérea y densidad de madera. Los puntos de colores hacen referencia a las cuatro localidades de estudio, donde rojo corresponde a PNN Tinigua, azul: Tomo Grande, verde: San Juan y negro: Caparú.

Posteriormente determinamos la riqueza de especies y el índice de Fisher para cada sitio, con los que realizamos pruebas de correlación con la biomasa aérea; donde obtuvimos una relación positiva en ambos casos (Fisher: $r = 0,59$, $p=0,004$; y Riqueza de especies: $r = 0,58$ $p = 0,003$) (Figura 8).

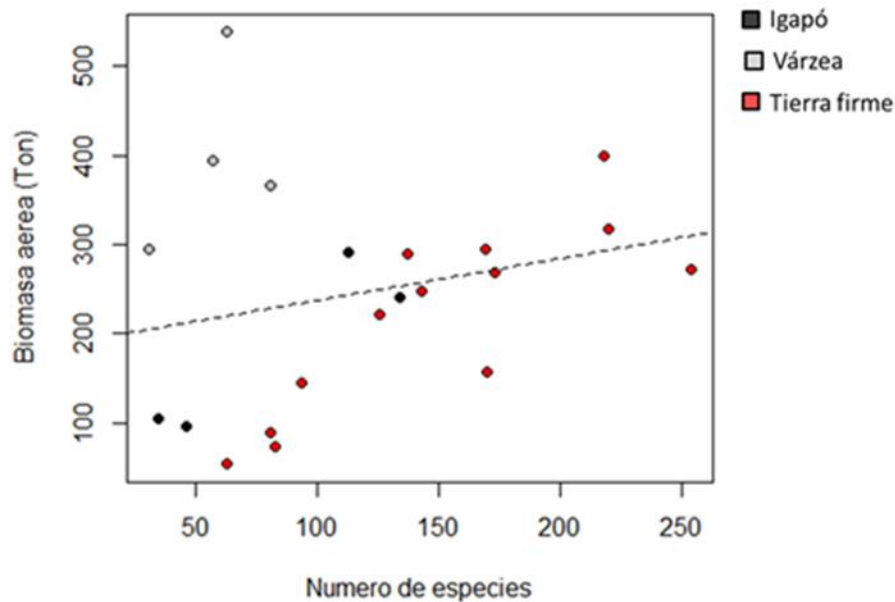


Figura 8. Correlación entre biomasa aérea, densidad de madera, y número de especies, de acuerdo a cada tipo de bosque.

Discusión

- **Densidad de madera**

La mayor densidad de madera que presentaron los bosques inundables de las localidades con planos de inundación de aguas negras, es decir, Caparú y Tomo Grande, está asociada a al hecho de que son ambientes con un alto grado de estrés; ya que tradicionalmente se conoce que los planos de inundación de estos ríos son mucho menos ricos en nutrientes que los de origen de aguas blancas (Terborgh, 1983; Botero, 1998; Junk *et al.*, 1989). Esa poca disponibilidad de nutrientes en igapó genera estrés para las plantas, lo que se relaciona con una mayor densidad de madera (Chave *et.al* 2006). Este alto promedio de densidad de madera fue seguido por el que presentaron los bosques de tierra firme, siendo mayor que

la densidad de los bosques de várzea (planos de inundación de San Juan y PNN Tinigua, Figura 1). Esta misma tendencia ocurre de igual manera en otros bosques de igapó. Los resultados de este estudio se suman a otros que también han encontrado mayor densidad de madera en bosques de tierra firme que en los planos inundables de várzea, que presentan la menor densidad de madera (Parolin 2002, Parolin & Worbes 2000, Wittmann *et. al* 2006, Baker 2004). Este patrón de variación en densidad de madera no podría explicarse necesariamente por el estrés fisiológico generado por inundaciones, sino por otros factores. Creemos que dentro de estos factores, posiblemente esté la cantidad de nutrientes disponibles en el suelo, la duración de los períodos de inundación, la edad de las etapas sucesionales y las distintas tasas de crecimiento en los bosques (Parolin, 2002; Wittmann *et al.*, 2006; Schöngart *et al.*, 2005). Estos factores pueden generar diferencias en la composición florística de bosques de tierra firme, de várzea y de igapó, que también fueron evidentes en el presente estudio- En el caso de los suelos de los planos de inundación con origen de aguas blancas hay una alta disponibilidad de nutrientes comparativamente con los bosques de igapó y de tierra firme (Junk *et al.*, 1989; de Oliveira *et al.*, 2000), lo cual va a tener un efecto en el crecimiento de los individuos allí presentes; en los planos de inundación de aguas negras las tasas de crecimiento son más lentas que en aguas blancas (Worbes, 1997), y las estrategias de crecimiento más lento se asocian con mayor densidad de madera (Chave *et al.*, 2009). Por otro lado, se ha encontrado que especies compartidas entre várzea e igapó, tienen una densidad de madera variable, donde los individuos de várzea muestran una menor densidad de madera que las de igapó; lo cual debe estar relacionado con la riqueza del suelo. También la densidad de la madera está asociada con la profundidad y la extensión del período de inundación, donde a mayor profundidad y periodos más prolongados de inundación la densidad de madera se hace mayor (Parolin, 2002; Wittmann *et al.*, 2006).

Al tener en cuenta la historia natural de los árboles presentes en los planos de inundación de várzea, se observa que en la fase inicial de establecimiento de los individuos, todos ellos tuvieron unas etapas de crecimiento muy rápidos. En relativamente poco tiempo deben alcanzar una altura que les permita no estar totalmente sumergidas durante la temporada de inundación. Luego al llegar a las etapas de juveniles estas tasas de crecimiento se desaceleran, ese crecimiento inicial acelerado se puede lograr en parte por la fertilidad del suelo. Sin embargo, la época de crecimiento rápido influye en que los individuos de bosques de várzea presenten una menor densidad de madera (Parolin, 2002; Wittmann *et al.*, 2006). Los árboles de los bosques de tierra firme no se ven sometidos a la presión ambiental de la

inundación, sugiriendo que sus tasas de crecimiento pueden ser más constantes a lo largo de la vida y menos aceleradas, por no contar con tantos nutrientes.

Adicionalmente, el bajo promedio de densidad de madera de los bosques de várzea, está relacionado con la composición de especies de los bosques, pues algunas de las especies más importantes en estos sitios (Anexo I) corresponden a especies de sucesión temprana como *Cecropia membranacea*; o a especies que no presentan realmente madera en el sentido estricto, es decir, a monocotiledóneas como *Guadua angustifolia* (Familia Poaceae), *Oeonocarpus bataua* y *Socratea exorrhiza* (Familia Araceae), por lo cual muchas veces su valor de densidad de madera es muy bajo (Baker *et. al.* . 2004). Sin embargo para los cálculos de biomasa aérea, puede ser que se esté sobrestimando o subestimando el aporte de AGB de estas mismas especies, ya que no se cuenta con modelos adecuados para la estimación de biomasa aérea de palmas y especies que tengan características morfológicas como troncos huecos (i.e., *Cecropia* spp. y *Triplaris* spp.). A pesar de esto, nuestros resultados resaltan que las localidades con composición vegetal similar tienden a tener un promedio de densidad de madera semejante (Figura 7).

La presencia de especies de sucesión más temprana en los bosques de várzea, también ocurre en otros bosques amazónicos (Parolin, 2002). Esto es apoyado por la idea de que son ambientes que parecen ser más jóvenes y con más disturbios que los bosques de tierra firme. De manera similar, pareciera que los bosques inundables de aguas negras son más antiguos, ya que no presentan una dominancia de especies pioneras. Así los bosques más maduros, están asociados a la presencia de especies con densidades de madera más altas, pues existe una relación entre los valores bajos de densidad de madera y los estados tempranos de la sucesión (Chave *et al.*, 2009; Baker *et al.*, 2004). El promedio de densidad de madera de cada tipo de bosque y de cada localidad, está directamente afectado por la composición de los bosques muestreados, soportando que en parte la variabilidad de la madera depende del ensamblaje de la comunidad, pues los resultados van a depender de las especies disponibles en un hábitat determinado (Chave *et al.*, 2005).

En cuanto a la relación de la densidad de madera con las características de los suelos, encontramos que en las localidades muestreadas, los bosques inundables se caracterizaron por tener mayor contenido de limo o arena, mientras que los de tierra firme son arcillosos. Adicionalmente, encontramos que en los suelos con contenidos medios y bajos de arena preponderan las especies de densidad alta (Figura 3.) habiendo una relación negativa entre densidad de madera y contenido de arena en los suelos. Estos

resultados soportan nuestra predicción inicial, ya que suelos arenosos suelen presentar mayor lavado de nutrientes y ser más pobres.

La variación entre los grupos de datos densidad-Casas y densidad-Chave, puede ser explicada por la influencia de los distintos ambientes sobre cada individuo, por otro tipo de variación espacial o por errores de muestreo. Se ha observado que la variación geográfica tiene un efecto sobre la densidad de madera, explicando entre el 3% y 8% de las diferencias a escalas regionales (Chave *et al.*, 2005). Algunos estudios que evalúan qué tanta variación, en la densidad de madera, puede ser explicada por las diferencias ambientales y por la filogenia, señalan que un alto porcentaje de la variación depende de la afiliación de género, en algunos casos un 46% y en otros hasta un 74%. Esto sugiere que a pesar de haber una diferencia significativa en la variación de la densidad de madera en diferentes ambientes, su rango es limitado; ya que la densidad de madera promedio de una especie es una característica altamente conservada filogenéticamente (Chave *et al.*, 2005; Baker *et al.*, 2004).

- **Biomasa aérea**

Encontramos que hay una variación entre los cálculos de biomasa aérea al emplear las diferentes ecuaciones propuestas, dependiendo de la información que usen: altura, DAP y densidad. Sin embargo, no hay un efecto tan grande al usar los datos de densidad-Casas o densidad-Chave. Al comparar las ecuaciones de los dos autores, encontramos que en todos los casos las ecuaciones propuestas por Chave y colaboradores (2005) tuvieron la tendencia a sobrestimar la AGB en comparación los resultados obtenidos con las ecuaciones de Álvarez y colaboradores (2012) (Figura 5). Esto sugiere posibles diferencias regionales en los patrones de densidad de madera, de tal forma que cuando las ecuaciones se basan en plantas de suelos pobres (i.e., muchas de las Guyanas), los estimativos resultan más altos que los utilizados para los suelos más fértiles de esta región del Noroeste de Sur América.

En general, el mayor aporte de AGB por parte de los bosques inundables, puede estar relacionado con el hecho de que los bosques de várzea, al ser ambientes ricos en nutrientes presentan una mayor productividad (Worbes, 1997) y en el caso de igapó, la alta densidad de madera, el DAP y la densidad de individuos allí presentes puede estar afectando positivamente la biomasa aérea. Otros estudios sobre variación de AGB en la Amazonía, muestran resultados contrastantes con los nuestros, donde los

bosques de tierra firme son los que aportan la mayor biomasa aérea (Hawes *et al.*, 2012; Baraloto *et al.*, 2011). Además en varios casos se evidencia una relación en la que a mayor precipitación hay mayor aporte de AGB (Malhi *et al.*, 2006; Chave *et al.*, 2004). El hecho de que San Juan sea la localidad que más biomasa aérea promedio/ha está aportando, se asocia con que es la localidad con mayor promedio de DAP, característica estructural que explica en gran medida los resultados de AGB.

Entre todos los modelos para determinar la AGB, hemos considerado que los que mejor se ajustan a nuestros sitios de muestreo son los de Álvarez y colaboradores (2012), usando el conjunto de datos de densidad de madera tomado para el presente estudio. Esto con base en el hecho que estas ecuaciones incluyen información de datos más locales, al igual que nuestra base de datos de densidad de madera. Posiblemente, datos de una región geográfica mucho más restringida disminuyen el sesgo mencionado anteriormente. A pesar que la densidad de madera se caracteriza por ser conservada filogenéticamente, estudios muestran diferencias en el porcentaje de la variación que puede estar asociada con aspectos ambientales, llegando hasta un 20% (Chave *et al.*, 2006; Baker *et al.*, 2004; Patiño *et al.*, 2009), indicando que la intensidad del efecto del ambiente es variable. Por lo tanto recomendamos para este tipo de estudios reducir los potenciales efectos ambientales, realizando la toma de datos de densidad en los lugares de muestreo.

Vale la pena resaltar que en nuestros cálculos de AGB siempre incluimos, lianas, palmas y guaduas, a pesar de que las ecuaciones usadas no son los modelos ideales para la estimación de la biomasa aérea de estas plantas. Esta inclusión fue bajo el criterio que estas especies son muy abundantes en algunos de los bosques y eliminarlas de nuestro análisis conllevaría a un mayor error en los resultados, por causa de la subestimación de la AGB. Sin embargo, es importante poder generar ecuaciones para este tipo de plantas.

- **Efecto de variables en ecuaciones de AGB**

La información sobre la densidad de madera tomada directamente en los sitios de estudio es valiosa, pues tiene en cuenta la variación de esta característica, como consecuencia de factores ambientales. Sin embargo, el peso que tiene esta variación no es tan fuerte como el de las variables estructurales, donde pueden llegar a explicar hasta el 0.60 de la varianza de AGB, contrastantemente con un 0,02 y 0,03 para

suelos y variables climáticas, respectivamente (Baraloto *et al.*, 2011). De hecho entre las variables que se usan en las ecuaciones para calcular la biomasa aérea: densidad de madera, diámetro a la altura del pecho, altura y, tácitamente, la composición vegetal; el DAP es la que presenta la correlación positiva más fuerte, indicando que a medida que aumenta el DAP de los árboles muestreados, también lo hace la AGB.

Tal como lo muestran los resultados el mayor promedio de densidad de madera en un sitio, no implica que este tendrá una alta cantidad de biomasa aérea, como el caso del bosque inundable de Caparú. Esto se debe a que la densidad de madera es una característica con menos efecto que el DAP. De hecho Baroloto *et al.*, (2011) muestra que existe una relación débil entre las variables densidad de madera y AGB. Por otro lado, la composición de especies y estructura del bosque también son muy importantes al momento de establecerse el aporte de AGB (Baker *et al.*, 2004). A pesar que en nuestras parcelas no encontramos una relación clara entre la composición de especies y biomasa aérea; sabemos que cada especie presente y su abundancia son importantes determinando la AGB, pues si una especie que se caracteriza por tener densidad de madera baja es muy abundante y su talla corresponde a un DAP grande, va a afectar de manera más fuerte los resultados de biomasa aérea.

- **Diversidad y composición florística**

El efecto de la diversidad y las funciones ecosistémicas ha sido estudiado, indicando que cuando decae la riqueza de especies también lo hace la productividad. Donde factores que modifican la composición de los ecosistemas, están afectado la función de estos (Tilman *et al.*, 1997). Tanto en plantaciones, bosques naturales tropicales y templados, se ha mostrado que la biomasa está asociado a diversidad, en número de especies, o a diversidad funcional (Tilman *et al.*, 1997; Ruiz-Jaen & Potvin, 2011). Observamos en todos los casos una tendencia en la que la menor riqueza de especies está asociada con el menor aporte de biomasa aérea (Figura 8). Pocos estudios han evidenciado la influencia de la diversidad de plantas sobre servicios ecosistémicos, como la acumulación de carbono. Por lo tanto, este trabajo provee fuerte evidencia sugiriendo que la conservación de bosques diversos se ve reforzada porque son los que presentan mayor potencial para controlar los cambios climáticos globales (al menos en nuestra región de estudio); además muestra que bosques fragmentados tiene un importante papel en aporte de biomasa aérea, dándoles un valor de conservación adicional.

Conclusiones

La variación en la densidad de madera presenta un patrón donde los bosques de igapó tienen la mayor densidad de madera, seguida por los bosques de tierra firme y por los planos inundables de várzea. Esta variación en tipos de bosques es consecuencia de la interacción de varios factores como: nutrientes disponibles en los suelos, existencia y duración de periodos de inundación, composición florística, estado de madurez de los bosques y factores filogenéticos. Respecto al aporte de AGB de los sitios y tipos de bosque estudiados, se observó que las localidades con mayor diversidad tienen la tendencia a aportar más biomasa aérea; además se resalta el hecho de que los bosques fragmentados tienen una alta biomasa aérea, lo cual aumenta su importancia al momento de conservarlos. También, está claro que las variables estructurales tienen un fuerte peso en las estimaciones de AGB, siendo el DAP la que más afecta los resultados. A pesar de que la densidad de madera es una variable estructural que no mostró una relación en los resultados de AGB, se debe resaltar la importancia de coleccionar estos datos directamente en campo, ya que esto va a disminuir el sesgo que se introduce al emplear información de densidad de madera proveniente de bibliografía.

Agradecimientos

Agradecemos a la Universidad de los Andes, Ecopetrol y LEBTYP, por su apoyo económico en esta investigación; al LEBTYP por todo su apoyo técnico. A todos los asistentes de campo de campo que con su trabajo permitieron construir esta base de datos, especialmente a Boris Villanueva, Antonio Quiñones, Francisco Castro, Ana María Aldana, Francisco Henao, Jhon Sánchez, Nathali Rodríguez, Rosario Uribe, Sasha Cárdenas, Juan Camilo Muñoz, María Fernanda Torres. A Sebastián Gonzales por su ayuda en los análisis de datos.

Literatura citada

Alarcón-nieto, g. & e. Palacios. 2009. “Estación Biológica Mosiro Itajura-Caparú: Biodiversidad en el territorio del Yagóje-Apaporis. Conservación Internacional Colombia, Bogotá, Colombia.”

Alvarez, Esteban, Alvaro Duque, Juan Saldarriaga, Kenneth Cabrera, Gonzalo De Las Salas, Ignacio Del Valle, Alvaro Lema, Flavio Moreno, Sergio Orrego,&Leonidas Rodríguez. 2012. “Tree above-ground biomass allometries for carbon stocks estimation in the natural forests of Colombia.” *Forest Ecology&Management* 267(4): 297–308.

Baker, Timothy R, Oliver L Phillipsf, Yadvinder Malhij, Samuel Almeda, Luzmila Arroyo, Anthony DI Fiore, Terry Erwin, Timothy J Killeentt, Susan G Lauranceji, William F Lauranceh, Simon L Lewist, J O N Lloyd, Abel Monteagudo, David A Neillht, Sandra Patiño, Nigel C A Pitman, J Natalino M Silva,&Rodolfo Vásquez Martínez. 2004. “Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass.” 545–562.

Barajas-Morales, J. 1987. Wood specific gravity in species from two tropical forests in Mexico. *IAWA Journal* 8:143-148.

Baraloto, Christopher, C. E. Timothy Paine, Sandra PatiÑ±o, Damien Bonal, Bruno HÃ©rault,&Jerome Chave. 2010. “Functional trait variation&sampling strategies in species-rich plant communities.” *Functional Ecology* 24(1): 208–216.

Baraloto, Christopher, Suzanne Rabaud, Quentin Molto, Lilian Blanc, Claire Fortunel, Bruno Hérault, Nallarett Dávila, Italo Mesones, Marcos Rios, Elvis Valderrama,&Paul V a Fine. 2011. “Disentangling stand&environmental correlates of aboveground biomass in Amazonian forests.” *Global Change Biology* 17(8): 2677–2688.

Beets, P. N., Gilchrist, K., & Jeffrey, M. P.: Wood density of radiata pine: effect of nitrogen supply, *Forest Ecol. Manag.*, 145, 173–180, 2001.

Bloomfield, J & Pearson, H. 2000. Land use, land-uses change, forestry and agricultural activities un the clean development mechanism: estimaties of greenhouse gas offset potencial. Mitigation and adaptations strategies for global change. 5: 9-24

Botero, P. 1998. Paisajes fisiológicos de la Orinoquia-Amazonia (ORAM), colombia. Análisisi geográficos 27-28: 1-317.

Brown, S., 1997. Estimating biomass and biomass change of tropical forests. FAO Forestry paper 134. Rome.

Brown S, Lugo AE (1982) The storage&production of organic matter in tropical forests&their role in the global carbon cycle. Biotropica 14:161–187

Chave, J, C Andalo, S Brown, M a Cairns, J Q Chambers, D Eamus, H Fölster, F Fromard, N Higuchi, T Kira, J-P Lescure, B W Nelson, H Ogawa, H Puig, B Riéra,&T Yamakura. 2005. “Tree allometry&improved estimation of carbon stocks&balance in tropical forests.” *Oecologia* 145(1): 87–99.

Chave, Jerome. 2006. “Measuring wood density for tropical forest trees.” Lab. Evolution et Diversite Biologique. Université Paul Sabatier.

Chave, Jerome, Richard Condit, Salomon Aguilar, Andres Hernandez, Suzanne Lao,&Rolando Perez. 2004. “Error propagation&scaling for tropical forest biomass estimates.” *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 359(1443): 409–20.

Chave, Jérôme, Richard Condit, Suzanne Lao, John P Caspersen, Robin B Foster,&Stephen P Hubbell. 2003. “Spatial&temporal variation of biomass in a tropical forest: results from a large census plot in Panama.” *Journal of Ecology* 91(2): 240–252.

Chave, Jerome, David Coomes, Steven Jansen, Simon L Lewis, Nathan G Swenson,&Amy E Zanne. 2009. “Towards a worldwide wood economics spectrum.” *Ecology letters* 12(4): 351–66.

Chave, Jérôme, Helene C Muller-Landau, Timothy R Baker, Tomás a Easdale, Hans Ter Steege,&Campbell O Webb. 2006. “Regional&phylogenetic variation of wood density across 2456 Neotropical tree species.” *Ecological Applications* 16(6): 2356–2367.

Correa-Gómez, D.F. & P.R. Stevenson. 2010. Estructura y diversidad de bosques de galería de una sabana estacional de los llanos orientales colombianos (Reserva Tomo Grande, Vichada). *Revista Orinoquia* 14(1): 31-48.

Defler, t.r. & s.b. defler. 1996. Diet of a group of *Lagothrix lagotrucha lagotrucha* in southeastern Colombia. *International Journal of Primatology* 17: 161-190.

De Oliveira, L. A., F. W. Moreira, N.P. Falcão & V.S.G. Pinto. 2000. Floodplain soils of central Amazonia: chemical and physical characteristics and agricultural sustainability.

Hacke, U. G., J. S. Sperry, B. E. Ewers, D. S. Ellsworth, K. V. R. Schäfer,&R. Oren. 2000. “Influence of soil porosity on water use in *Pinus taeda*.” *Oecologia* 124(4): 495–505.

Hacke, Uwe G.,&John S. Sperry. 2001. “Functional&ecological xylem anatomy.” *Perspectives in Plant Ecology, Evolution&Systematics* 4(2): 97–115.

Hawes, Joseph E., Carlos a. Peres, Louise B. Riley,&Laura L. Hess. 2012. “Landscape-scale variation in structure&biomass of Amazonian seasonally flooded&unflooded forests.” *Forest Ecology&Management* 281: 163–176. Stegen, James C, Nathan G Swenson, Brian J Enquist, Ethan P White, Oliver L Phillips, Peter M Jørgensen, Michael D Weiser, Abel Monteagudo Mendoza,&Percy Núñez Vargas. 2011.

Hernández J, Sánchez H. Biomas terrestres de Colombia. En: Halffter G. (Compilador). 1992. La Diversidad Biológica de Iberoamérica I. Volumen Especial, *Acta Zoologica Mexicana*, nueva serie. Xalapa, México, Instituto de Ecología, A.C., Pp. 153-173.

Holdridge, L.R. (1967) *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.

Hurtado G, González OC, Montaña JA. Tercera Parte: Aspectos departamentales. En Henríquez M (Editor), *Atlas climatológico de Colombia*. Bogotá, Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia IDEAM, 2001.

- Junk, W. J. *et. al* 1989. The flood pulse concept in river-floodplain system. – In: Dodge, D. P. (ed), Proceedings of the international large river symposium. Can. Spec. publ. fish. Aquat. Sci 106: 110-127
- Kimura, K., Nishimura, A., Izawa, K., & Mejia, C. A. 1994. “Annual changes of rainfall&temperature in the tropical seasonal forest at La Macarena Field Station, Colombia. Field Studies of New World Monkeys. La Macarena, Colombia.” 9, 1–3.
- Link, A., deLuna, A.G., Alfonso F., Giraldo-Beltrán, P., Ramirez, F. 2010. Initial effects of fragmentation on the density of three neotropical primate species in two lowland forests of Colombia.. Endangered species research. vol. 13:41-50.
- Malhi, Yadvinder, Timothy R Baker, Oliver L Phillips, Samuel Almeida, Esteban Alvarez, Luzmilla Arroyo, Jerome Chave, Claudia I Czimczik, Anthony Di Fiore, Niro Higuchi, Timothy J Killeen, Susan G Laurance, William F Laurance, Simon L Lewis, Lina Maria Mercado Montoya, Abel Monteagudo, David a Neill, Percy Nunez Vargas, Sandra Patino, Nigel C a Pitman, Carlos Alberto Quesada, Rafael Salomao, Jose Natalino Macedo Silva, Armando Torres Lezama, Rodolfo Vasquez Martinez, John Terborgh, Barbara Vinceti,&Jon Lloyd. 2004. “The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots.” *Global Change Biology* 10(5): 563–591. Steege, H ter,&DS Hammond. 2001. “Character convergence, diversity,&disturbance in tropical rain forest in Guyana.” *Ecology* 82(11): 3197–3212.
- Malhi Y, Wood D, Baker T.R. 2006. The regional variation of aboveground live biomass in old-growth amazonian forest. *Global Chage Biology*, 12, 1107-1138.
- Muller landau h. C. 2004. Interspecific&intersite variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica* 36: 20-32.
- Parolin, P. & Ferreira, L. V.: Are there differences in specific Wood gravities between trees in varzea&igapo (Central Amazonia)?, *Ecotropica*, 4, 25–32, 2004.
- Parolin, P.: Radial gradients in wood specific gravity in trees of central Amazonian floodplains, *Iawa J.*, 23, 449–457, 2002.

Parolin, P & Worbes, M. 2000. Wood density of trees in the black water floodplains in rio Jaú National Park, Amazonia, Brazil. *Acta amazonica* 30(3): 441-448.

Poorter, L., Wright, S.J., Paz, H., Ackerly, D.D., Condit, R., Ibarra- Manriques, G. *et. al* (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology*, 89, 1908–1920.

R development core team. 2011. R: A language&environment for statistical computing. Disponible: <http://www.R-project.org>

Romero M.N., Maldonado-Ocampo J.A., Bogotá-Gregory J.D., Usma J.S., Umaña-Villaveces A.M., Murillo J.I., Restrepo-Calle S., Álvarez M., Palacios-Lozano M.T., Valbuena M.S., Mejía S.L., Aldana Domínguez J. y Payán E. Informe sobre el estado de la biodiversidad en Colombia 2007-2008: Piedemonte orinoquense, sabanas y bosques asociados al norte del río Guaviare. Instituto de Investigaciones de recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C., Colombia. 133p.

Rowe, N. & Speck, T.: Plant growth forms: an ecological&evolutionary perspective, *New Phytol.*, 166, 61–72, 2005.

Ruiz-Jaen, M. C., & Potvin, C. (2011). Can we predict carbon stocks in tropical ecosystems from tree diversity? Comparing species and functional diversity in a plantation and a natural forest. *The New phytologist*, 189(4), 978–87.

Schöngart, J., Piedade, M. T. F., Wittmann, F., Junk, W. J., & Worbes, M.: Wood growth patterns of *Macrolobium acaciifolium* (Benth.) Benth. (Fabaceae) in Amazonian black-water&Whitewater floodplain forests, *Oecologia*, 145, 454–461, 2005.

Stevenson, P.R., Suescún, M. & Quiñones, MJ: Characterization of Forest Types at the CIEM, Tinigua Park, Colombia field studies of fauna&flora la macarena, colombia Number 14 2004

Smith, J., & Scherr, S. J. (2003). Capturing the Value of Forest Carbon for Local Livelihoods. *World Development*, 31(12), 2143–2160.

- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. (1997). The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes, *277*(August), 1300–1302.
- Umaña, M.N 2010. Ensamblaje de comunidades de árboles, palmas y lianas en tres tipos de bosque tropical de tierras bajas, Colombia: evaluación de factores ecológicos y evolutivos. Tesis de posgrado. Biblioteca Universidad de los Andes.
- Vallejo Joyas, Martha Isabel; Londono Vega, Ana Catalina; Lopez Camacho, Rene. Establecimiento de parcelas permanentes en bosques de Colombia. . Coleccion: Serie Metodos para Estudios Ecologicos a Largo Plazo. . No. 1. Bogota, D.C : Instituto de Investigacion de Recursos Biologicos Alexander von Humboldt; Programa Inventarios de Biodiversidad; Proyecto Estructura, Demografia y Dinamica del Bosque Andino; Colombia Diversa por Naturaleza, noviembre 2005. 309p. - 1 vol.- (1a. ed).
- Villareal H., M. Álvarez, S. Córdoba, F. Escobar, G. Fagua, F. Gast, H. Mendoza, M. Ospina y A. M. Umaña. 2004. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de inventarios de biodiversidad. Instituto de investigaciones Biológicas Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. 236 p.
- Wiemann, M. C., & Williamson, G. B. 1989. “No Title.” Wood specific gravity gradients in tropical dry an.
- Wiemann, M.C.. 1998. “Extreme radial changes in wood specific gravity in some tropical pioneers.” *20*(3), 344–349.
- Wittmann, F, J Schongart, & P Parolin. 2006. “Wood specific gravity of trees in Amazonian white-water forests in relation to flooding.” *IAWA ...* *27*(3): 255–268.
- Worbes, M. 1997. The forest ecosystem of the floodplains. In: W.J. Junk (ed.), The central Amazon floodplain: Ecology of a pulsating system: 223-265. Ecological Studies, Vol. 126, Springer, Berlin.
- Wright, Ian J, David D Ackerly, Frans Bongers, Kyle E Harms, Guillermo Ibarra-Manriquez, Miguel Martinez-Ramos, Susan J Mazer, Helene C Muller-Landau, Horacio Paz, Nigel C a Pitman, Lourens Poorter, Miles R Silman, Corine F Vriesendorp, Cam O Webb, Mark Westoby, & S Joseph Wright. 2007. “Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests.” *Annals of botany* *99*(5): 1003–15.

Anexo 1.

Listado de las 10 especies que presentan el mayor Índice de Valor de Importancia, para cada tipo de bosque en cada localidad de estudio. Tomado de Umaña 2010 en el caso de Caparú.

San Juan

Bosque de Tierra firme

Especie	IVI	Desidad de madera (cm/g3)
<i>Corythophora labriculata</i>	0,298	0,697
<i>Brownea stenantha</i>	0,163	0,808
<i>Virola peruviana</i>	0,093	0,489
<i>Crudia oblonga</i>	0,085	0,726
<i>Swartzia oraria</i>	0,074	0,781
<i>Oenocarpus bataua</i>	0,074	0,701
<i>Zygia ocumarensis</i>	0,070	0,732
<i>Pseudolmedia laevigata</i>	0,069	0,701
<i>Clathrotropis brunnea</i>	0,069	0,723
<i>Xylopia amazonica</i>	0,067	0,395
<i>Inga sp.</i>	0,062	0,603

Bosque inundable

Especie	IVI	Desidad de madera (cm/g3)
<i>Spondias mombin</i>	0,401	0,406
<i>Cordia collococca</i>	0,310	0,480
<i>Luehea seemannii</i>	0,262	0,569
<i>Ficus insipida</i>	0,208	0,344
<i>Genipa americana</i>	0,146	0,664
<i>Faramea capillipes</i>	0,092	0,628
<i>Pouteria baehniana</i>	0,091	0,694
<i>Guazuma ulmifolia</i>	0,085	0,514
<i>Zygia inaequalis</i>	0,077	0,697
<i>Hura crepitans</i>	0,073	0,436
<i>Senegalia polyphylla</i>	0,069	0,610

Tomo Grande

Bosque de Tierra firme

Especie	IVI	Desidad de madera (cm/g3)
<i>Jacaranda copaia</i>	0,226	0,434
<i>Attalea maripa</i>	0,212	0,584
<i>Tetragastris panamensis</i>	0,112	0,685
<i>Pourouma aurea</i>	0,109	0,398
<i>Bocageopsis multiflora</i>	0,090	0,640
<i>Pseudolmedia laevis</i>	0,085	0,638
<i>Couepia glabra</i>	0,082	0,688
<i>Conceveiba tristigmata</i>	0,081	0,769
<i>Oenocarpus bataua</i>	0,072	0,350
<i>Guatteria metensis</i>	0,068	0,573
<i>Miconia sp.</i>	0,061	0,645

Bosque inundable

Especie	IVI	Desidad de madera (cm/g3)
<i>Mabea nitida</i>	0,288	0,617
<i>Tachigali odoratissima</i>	0,265	0,572
<i>Tachigali chrysophylla</i>	0,165	0,662
<i>Duroia micrantha</i>	0,155	0,653
<i>Licania heteromorpha</i>	0,141	0,672
<i>Eschweilera parvifolia</i>	0,128	0,711
<i>Guatteria brevicuspis</i>	0,126	0,438
<i>Caraipa llanorum</i>	0,125	0,655
<i>Licania apetala</i>	0,109	0,658
<i>Laetia suaveolens</i>	0,092	0,504
<i>xylopia parviflora</i>	0,089	0,522

PNN Tinigua

Bosque de Tierra firme

Especie	IVI	Densidad de madera (cm/g3)
<i>Oenocarpus bataua</i>	0,133	0,178
<i>Protium sagotianum</i>	0,118	0,642
<i>Guadua angustifolia</i>	0,107	0,548
<i>Theobroma glaucum</i>	0,089	0,606
<i>Pseudolmedia laevigata</i>	0,073	0,683
<i>Brosimum alicastrum</i>	0,072	0,702
<i>Gustavia hexapetala</i>	0,071	0,787
<i>Pseudolmedia laevis</i>	0,060	0,685
<i>Oxandra mediocris</i>	0,058	0,686
<i>Crepidosperrum rhoifolium</i>	0,053	0,641
<i>Dalbergia sp.</i>	0,053	0,808

Bosque inundable

Especie	IVI	Densidad de madera (cm/g3)
<i>Laetia corymbulosa</i>	0,484	0,597
<i>Luehea cf. tessmannii</i>	0,448	0,503
<i>Guarea guidonia</i>	0,317	0,558
<i>Cecropia membranacea</i>	0,215	0,276
<i>Ficus insipida</i>	0,142	0,385
<i>Ficus maxima</i>	0,081	0,404
<i>Pouteria procera</i>	0,077	0,687
<i>Socratea exorrhiza</i>	0,067	0,282
<i>Inga cylindrica</i>	0,065	0,625
<i>Ficus andicola</i>	0,061	0,424
<i>Alchornea glandulosa</i>	0,060	0,421

Caparú

Bosque de Tierra firme (Colina)

Especie	IVI	Densidad de madera (cm/g3)
<i>Eschweilera coriácea</i>	102,100	0,696
<i>Eschweilera coriacea</i>	86,330	0,696
<i>Virola carinata</i>	51,970	0,513
<i>Protium cf aracouchini</i>	51,800	0,490
<i>Iryanthera ulei</i>	46,930	0,619
<i>Rinorea paniculata</i>	43,840	0,750
<i>Scleronema praecox</i>	42,640	0,593
<i>Iryanthera ulei</i>	42,600	0,619
<i>Cynometra longicuspis</i>	42,010	0,678
<i>Monopteryx uauco</i>	41,430	0,730
<i>Iryanthera laevis</i>	39,980	0,615

Bosque de Tierra firme (Terraza)

Especie	IVI	Densidad de madera (cm/g3)
<i>Oenocarpus bataua</i>	126,300	0,557
<i>Micrandra spruceana</i>	121,720	0,600
<i>Micrandra spruceana</i>	91,300	0,600
<i>Eschweilera coriacea</i>	86,490	0,696
<i>Monopteryx uauco</i>	73,900	0,730
<i>Pseudosenefeldera inclinata</i>	65,860	0,508
<i>Euterpe precatoria</i>	65,700	0,388
<i>Caraipa punctulata</i>	52,800	0,600
<i>Clathrotropis macrocarpa</i>	52,400	0,710
<i>Hevea guianensis</i>	52,370	0,571
<i>Brosimum rubescens</i>	50,400	0,825

Bosque inundable

Especie	IVI	Densidad de madera (cm/g3)
<i>Aldina heterophylla</i>	96,090	0,749
<i>Zygia cataractae</i>	89,300	0,678
<i>Caraipa densifolia</i>	89,100	0,641
<i>Eschweilera albiflora</i>	73,530	0,860
<i>Dicorynia cf. paraensis</i>	71,720	0,678
<i>Eschweilera integrifolia</i>	65,380	0,696
<i>Zygia cataractae</i>	63,700	0,678
<i>Licania egleri</i>	57,360	0,781
<i>Didymocistus chrysadenius</i>	57,040	0,678
<i>Aldina heterophylla</i>	50,900	0,749