

# EFFECTOS DE LA SEQUÍA DEL 2010 EN LAS TASAS DE MORTALIDAD DE ÁRBOLES EN UN BOSQUE DE TIERRA FIRME EN LA AMAZONIA COLOMBIANA

Gloria Cecilia Macia Ruiz<sup>1</sup>, Álvaro Javier Duque Montoya<sup>1</sup>, Dairon Cárdenas López<sup>2</sup>, Nancy Lorena Maniguaje Rincon<sup>1</sup>, Juan Sebastián Barreto Silva<sup>2</sup>

Grandes cambios en periodos cortos

## RESUMEN

En una parcela permanente de 5 ha ubicada en el Parque Nacional Natural Amacayacu (PNNA) se evaluó la influencia de la sequía en la tasa de mortalidad de 2440 árboles con DAP  $\geq 10$  cm luego de dos fuertes sequías presentadas en el 2005 y en el 2010. Los individuos fueron clasificados en dos grupos funcionales (pioneras y tolerantes) con base en la densidad de la madera. La tasa de mortalidad media fue calculada y comparada para el periodo de postsequía y durante el periodo de la sequía. Por medio de un análisis de varianza (ANOVA) y una prueba de Tukey, se evaluó si existían diferencias significativas en las tasas medias de mortalidad. Se evidenció un aumento significativo en las tasas de mortalidad entre los periodos evaluados y entre los grupos funcionales. El grupo funcional más afectado por la sequía del 2010 fue el de las especies tolerantes, el cual presentó un incremento relativo en la tasa de mortalidad del 164,4% entre los dos periodos. Los resultados acá presentes sugieren que la sequía en los bosques amazónicos puede llegar a tener un impacto importante en la supervivencia de los árboles, en el cambio climático, en la renovación de especies y, a su vez, en la composición florística de los bosques.

## Palabras claves:

Cambio climático, características funcionales, carbono, densidad de la madera, especies pioneras.

## ABSTRACT

We evaluated the effect of two droughts occurring in 2005 and 2010 in the Amazon basin on the mortality rate of 2440 trees with a diameter at breast height (DBH)  $\geq 10$  cm in a 5-ha permanent plot located in the Amacayacu National Park (PNNA). Mortality rates were evaluated between the droughts of 2005 and 2010, and after the drought in 2010. Individual trees were classified into two functional groups (pioneer and shade tolerant species) based on wood density. Significant differences in mortality rates were evaluated using an Analysis of Variance (ANOVA) and a Tukey test. We found a significant increase on mortality rates between the evaluated periods and also between functional groups. In the 2010 drought, pioneer species were the most affected group with a relative increase of the mortality rate of 164.4% between the two periods. These results suggest that drought in Amazonian forest may have an important impact on tree survival, species turn-over, carbon release, and global warming.

<sup>1</sup> Departamento de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Colombia, Calle 59A #63-20 Medellín, Colombia, Fax: +574 4309079. E-mail: gcmacia@unal.edu.co; ajduque@unal.edu.co, nlmanigu@unal.edu.co

<sup>2</sup> Herbario Amazónico Colombiano (COAH), Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. E-mail: dcardenas@sinchi.org.co, jbarreto@sinchi.org.co

**Key Words:**

Climate change, functional traits, carbon, pioneer species, wood density.

**INTRODUCCIÓN**

La Amazonia, uno de los ecosistemas más diversos del mundo, se ha visto afectada en los últimos años por dos fuertes épocas de sequía causadas por un cambio en las temperaturas superficiales del océano Atlántico (SST), las cuales se han identificado como eventos climáticos que ocurren entre 1 y 100 años. La primera de estas sequías, registrada en el 2005, tuvo impacto sobre 1,9 millones de km<sup>2</sup> de selva amazónica. La segunda, registrada en el 2010, afectó 3 millones de km<sup>2</sup> (Lewis *et al.*, 2011). El impacto directo de la primera sequía condujo a este ecosistema de bosque a una deficiencia hídrica atípica en una buena porción de sus territorios normalmente húmedos, lo cual se tradujo en una alta mortalidad de individuos y en una importante fuente de emisiones de carbono (C) a la atmósfera ( $\cong$  1,4 petagramos de C) (Phillips *et al.*, 2009). Sin embargo, el efecto sobre los bosques amazónicos de la segunda y más severa sequía no ha sido aún evaluado.

Según Phillips *et al.* (2009), las especies de más rápido crecimiento y que normalmente poseen maderas más livianas (Wright *et al.*, 2010) fueron las que murieron en mayor porcentaje, lo cual de alguna manera podría asumirse como un paliativo con respecto a la esperada menor pérdida de carbono asociada con las especies de maderas duras y de más lento crecimiento. Las especies que presentan baja densidad de la madera han invertido un menor costo energético en su construcción, lo que permite un rápido crecimiento en las dimensiones del tallo, pero una menor resistencia a los cambios del ambiente (Van Gelder *et al.*, 2006; Poorter *et al.*, 2008). Por este motivo, uno espera que la sequía o déficit hídrico aumente la tasa de mortalidad de este tipo de especies al promover la reducción en su capacidad de adquisición y fijación de carbono (Hacke *et al.*, 2001; Kitahashi *et al.*, 2008; Patiño *et al.*, 2009; Poorter *et al.*, 2010). Con respecto a las especies de maderas duras, aún si su mortalidad relativa es menor (Van Gelder *et al.*, 2006), no quiere decir que ésta no

tenga un efecto significativo sobre el aumento de emisiones de carbono por mortalidad de los bosques, así como sobre los posibles cambios estructurales y florísticos a los que se vean sometidos estos ecosistemas por causa del cambio climático (Chao *et al.*, 2008).

Teniendo en cuenta la importancia que tienen los bosques amazónicos como reservas y sumideros de carbono, y su vulnerabilidad frente a los cambios climáticos, el objetivo principal del presente trabajo es evaluar el efecto de la sequía del 2010 sobre las tasas de mortalidad arbórea en relación con grupos funcionales (pioneras y tolerantes) definidos según la densidad de la madera (siguiendo a Chave *et al.*, 2008), en una parcela de 5 ha de bosque de tierra firme en la Amazonía colombiana, localizada en el Parque Nacional Natural Amacayacu (PNNA). Se usó como control la mortalidad de una submuestra evaluada en el periodo 2005-2007, la cual fue comparada con la mortalidad estimada para el periodo 2007-2010. De esta manera, se espera responder las siguientes preguntas: (1) ¿existen diferencias significativas en la tasa de mortalidad durante los periodos evaluados?; (2) ¿existen diferencias significativas en las tasas de mortalidad presentadas por cada grupo funcional?; (3) ¿se presenta un aumento en la tasa de mortalidad en los grupos funcionales durante la época de sequía? Dando respuesta a estas preguntas se espera tener una visión más amplia del comportamiento de los bosques amazónicos y su vulnerabilidad a los cambios climáticos.

**ÁREA DE ESTUDIO**

El estudio se desarrolló en una parcela permanente ubicada en el Parque Nacional Natural Amacayacu (PNNA), localizado en el extremo sur de la Amazonia colombiana, entre las coordenadas 3°02' y 3°47' latitud Sur, y 69°54' y 70°25' longitud Oeste (Figura 1). El parque ocupa una extensión de 2930 km<sup>2</sup> y presenta un rango altitudinal que oscila entre 80 y 200 m (Rudas y Prieto, 1998). La zona de vida, según la clasificación de Holdridge (1979), es bosque húmedo tropical (bh-T), con temperatura promedio de 26,4 °C, precipitación media anual de 3310 mm representada por un régimen de lluvias unimodal, y una humedad relativa del 86%.

El área del parque reúne sistemas selváticos en ambientes boscosos de planicie aluvial inundable, bosque de tierra firme y algunas zonas pantanosas. Las principales unidades geológicas son sedimentos de la planicie del Terciario, sedimentos plio-pleistocénicos y aluviones recientes del Cuaternario (Rudas & Prieto, 1998). En general, en los suelos del área predominan las texturas que van desde arcillosas y franco-arcillosas, hasta franco-arcillo-limosas, y en ocasiones francas, principalmente en las superficies de origen sedimentario y en los planos aluviales de río Amazonas (Chamorro, 1989). Es característica común de los suelos la marcada pobreza en bases intercambiables como resultado del lavado al que han sido sometidos.

## METODOLOGÍA

### Toma de datos

El área de muestreo corresponde a cinco fajas de 1 ha ubicadas en la parcela permanente de 25 ha estable-

cida para el estudio y monitoreo de la vegetación de tierra firme. Cada faja es un rectángulo de 20 x 500 metros, dividida en 25 cuadrantes de 20 x 20 metros. Cada cuadrante está dividido en 4 subcuadrantes de 10 x 10 metros. Un porcentaje de los individuos encontrados en estas 5 ha (80%) fueron censados en el 2005. Durante este proceso se marcaron y colectaron todos los árboles, helechos arbóreos y palmas, con un diámetro a la altura de 1,3 m (DAP) mayor o igual a 10 cm. Sin embargo, durante este primer censo no fueron medidos los DAP de todos los árboles que presentaban bambas, raíces fúlcreas o malformaciones a 1,3 m del suelo (485 árboles en total). En el 2007 se dio inicio al montaje de la parcela de 25 ha, siendo necesario remontar las primeras 5 ha previamente establecidas, lo cual condujo a un traslape entre áreas de aproximadamente el 85% de las 5 ha iniciales, y a una remediación del 80% de los individuos (2440). En el censo del 2007 se mapearon, marcaron, midieron y colectaron todos los individuos con DAP  $\geq$  10 cm.

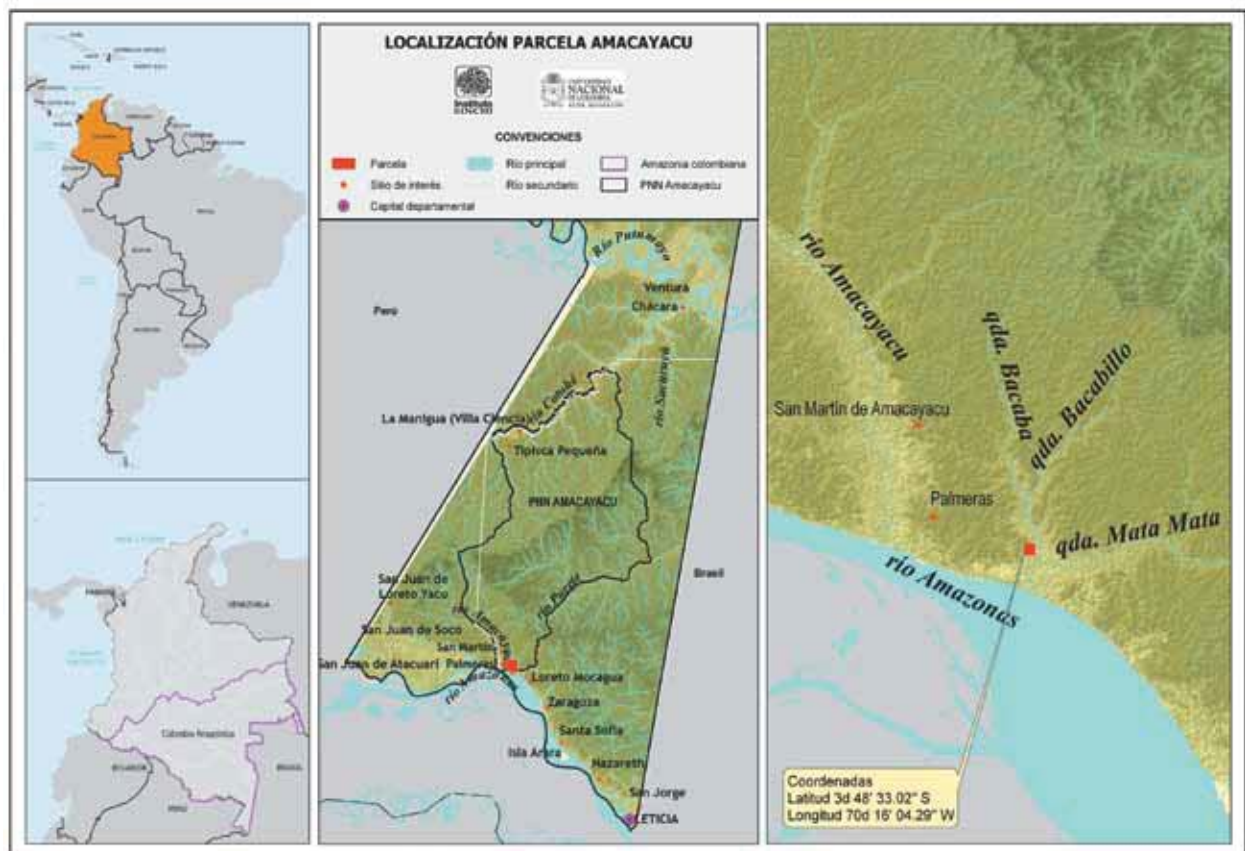


FIGURA 1. UBICACIÓN DE LA PARCELA AMACAYACU.

En el 2010, y justo cuando finalizó la sequía en el mes de noviembre, se dio inicio a un censo de mortalidad en las 5 ha.

Las muestras botánicas colectadas fueron procesadas e identificadas en el Herbario Amazónico Colombiano del Instituto Sinchi (COAH). Para la definición de los grupos funcionales, a cada individuo de la base de datos se le asignó la densidad de la madera con base en la literatura (Agudelo, 2006; Zanne *et al.*, 2009), dándole prioridad a aquellos estudios o datos más cercanos al área de estudio. En caso de no encontrar la densidad a nivel de especie, se le asignó el promedio por género o familia.

## Análisis de datos

Los grupos funcionales fueron definidos a partir de la densidad de la madera, empleando el método de cuartiles ( $Q_i$ ). En el cuartil 1 ( $Q_1$ ) se ubican el 25% de los datos y se define las especies pioneras, en el cuartil 4 ( $Q_4$ ) se encuentra el 25% de los datos en el rango superior y se define las especies tolerantes.

La tasa de mortalidad se estimó para los periodos 2005-2007 y 2007-2010 para todos los datos y para cada grupo funcional, empleando la ecuación propuesta por Sheil *et al.* (1995),  $m = 1 - (N_f/N_0)^{1/t}$ , donde  $N_f$  es el número de individuos en el censo final,  $N_0$  es el número de individuos iniciales, y  $t$  es el tiempo en años, el cual fue anualizado para obtener una tasa de mortalidad anual. Los límites de confianza para la mortalidad de todos los individuos (tasa de mortalidad del bosque) en cada periodo fueron obtenidos por técnicas de muestreo con reemplazamiento (*bootstrapping*), usando 1000 permutaciones. Para definir si existían diferencias significativas entre censos y grupos ecológicos se realizó un análisis de varianza (ANOVA), seguido de la prueba de Tukey con un nivel de confianza del 95%. Todos los análisis estadísticos fueron desarrollados en el programa de estadística R 2.12.2.

## RESULTADOS

La tasa de mortalidad se estimó para 2440 individuos pertenecientes a 407 especies de árboles, palmas y he-

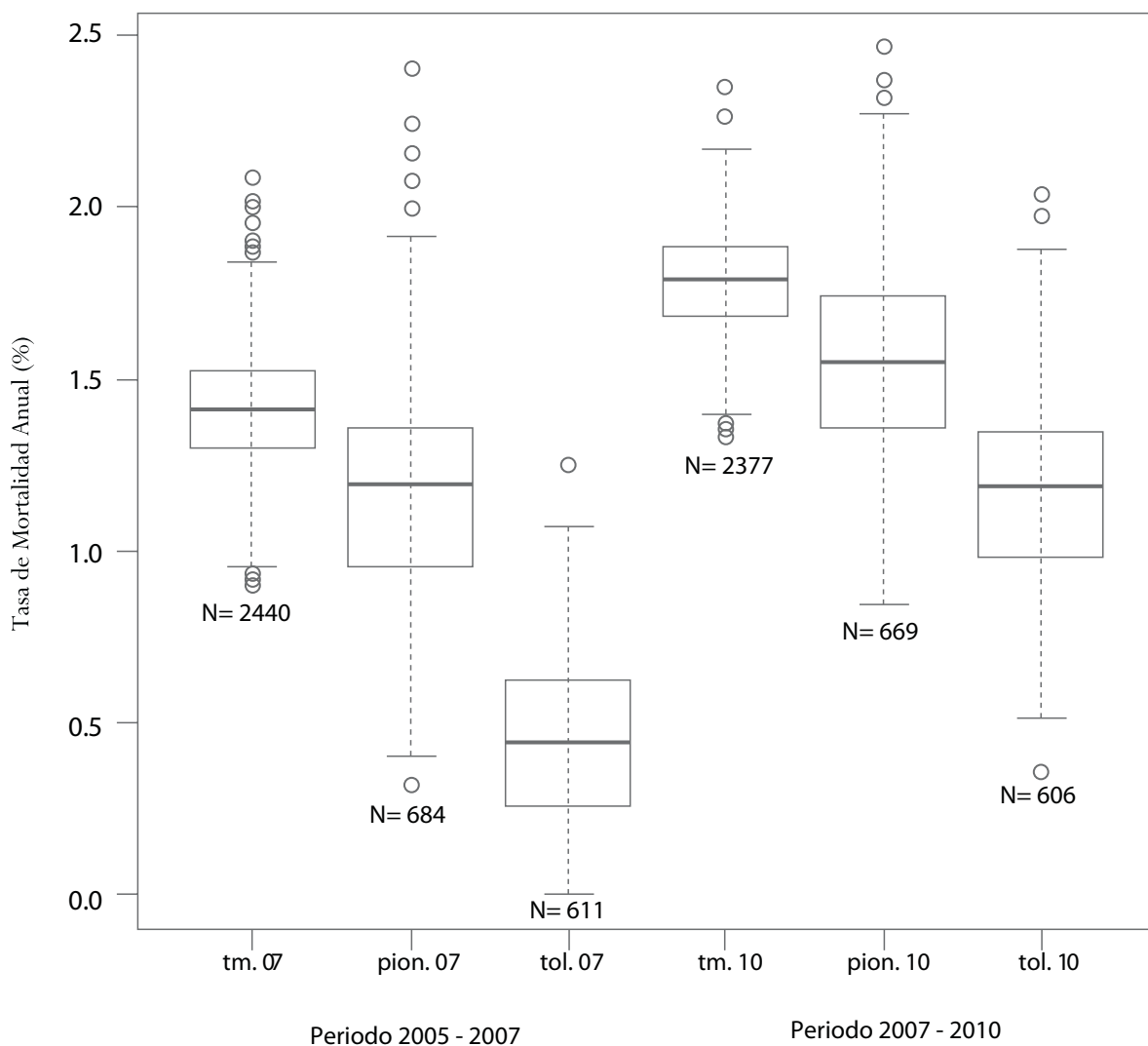
lechos arbóreos, agrupados en 58 familias. El primer cuartil ( $Q_1$ ) o especies pioneras, obtuvo un rango de densidad de la madera de 0,2-0,51 gr/cm<sup>3</sup>, y el tercer cuartil ( $Q_3$ ) o tolerantes presentó un rango de 0,71-0,96 gr/cm<sup>3</sup>.

Al analizar la tasa de mortalidad global (con todos los datos) para el periodo de postsequía del 2005-2007 y para el periodo de sequía del 2007-2010, se observa un incremento del 26,1%. El primer periodo presentó una tasa de mortalidad de 1,42% y el segundo de 1,79%. El mayor valor registrado para las tasas de mortalidad coincide con la época de sequía del 2010, lo cual nos permite inferir que este déficit hídrico está afectando la supervivencia de los árboles tropicales (Figura 2).

Las tasas de mortalidad calculadas para los grupos funcionales también evidencian un incremento significativo entre los periodos evaluados. Las especies pioneras presentaron los mayores valores en las tasas de mortalidad de los grupos funcionales, tanto en la época de postsequía del 2005 (1,20%), como durante la sequía del 2010 (1,55%). Esto coincide con los resultados obtenidos por Phillips *et al.* (2009), quienes reportan que la tasa de mortalidad es mayor para las especies de baja densidad de la madera durante la época de sequía (Figura 2).

El grupo de las especies tolerantes presentó los resultados más contrastantes en las tasas de mortalidad calculadas. En el primer periodo evaluado este grupo funcional presentó la tasa de mortalidad más baja (0,45%), la cual se incrementó hasta valores de 1,19% después de la sequía del 2010. Es posible suponer que este resultado se debe al impacto generado por el déficit hídrico dado en el periodo 2007-2010 (Figura 2) (Tabla 1).

Se encontraron diferencias significativas entre las medias de todas las tasas de mortalidad calculadas, tanto entre censos como entre grupos funcionales ( $p < 0,001$ ,  $F = 3939,18$  y  $n = 5$ ), con un nivel de confianza del 95%. Según la prueba de Tukey, de todas las posibles comparaciones solo las especies tolerantes en el periodo 2007-2010, en comparación con las especies pioneras en el periodo 2005-2007 (tol. 10 vs. pion. 07), no presentan diferencias significativas entre las tasas medias de mortalidad. Todas las

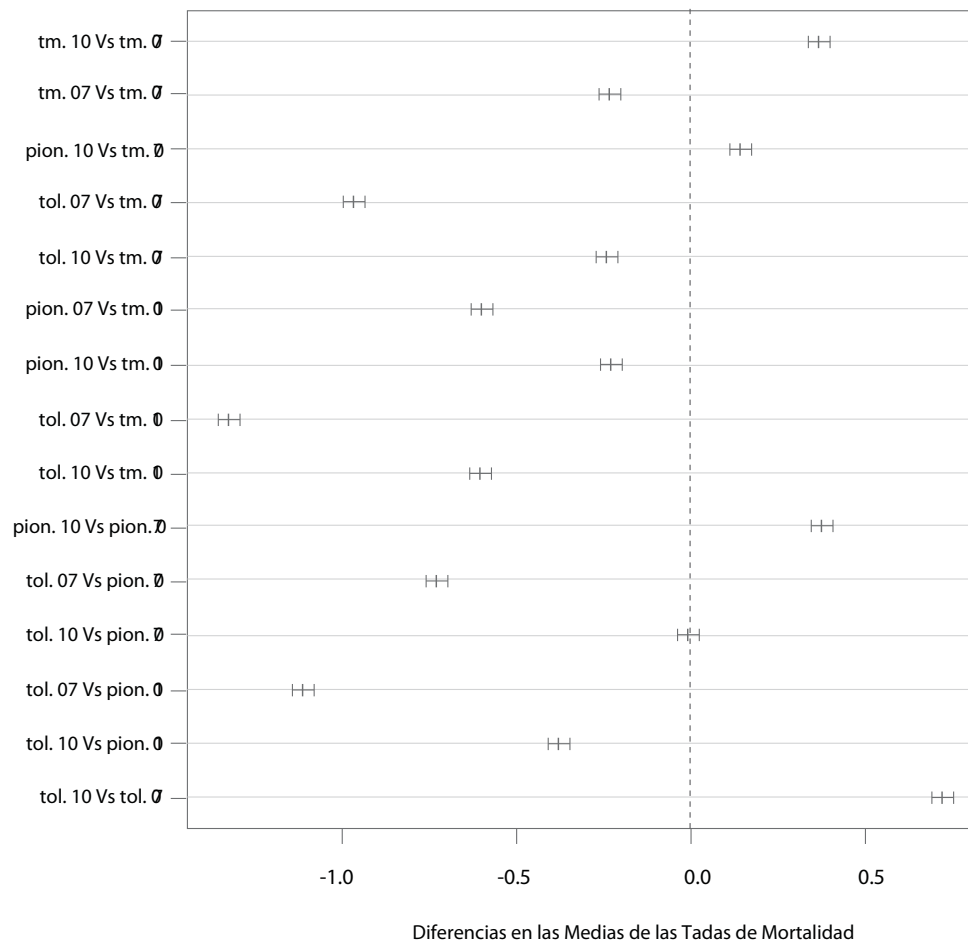


**FIGURA 2.** TASA DE MORTALIDAD MEDIA ANUAL (%) PARA CADA PERIODO EVALUADO Y PARA CADA GRUPO FUNCIONAL. N = NÚMERO DE INDIVIDUOS INICIALES ANALIZADOS EN CADA PERIODO Y GRUPO FUNCIONAL; TM.07 = TASA DE MORTALIDAD MEDIA EN EL PRIMER PERIODO (2005-2007); PION.07 = TASA DE MORTALIDAD DE LAS PIONERAS EN EL PRIMER PERIODO; TOL.07 = TASA MEDIA DE MORTALIDAD DE LAS TOLERANTES EN EL PRIMER PERIODO; TM.10 = TASA DE MORTALIDAD MEDIA EN EL SEGUNDO PERIODO (2007-2010); PION.10 = TASA DE MORTALIDAD DE LAS PIONERAS EN EL SEGUNDO PERIODO; TOL.10 = TASA MEDIA DE MORTALIDAD DE LAS TOLERANTES EN EL SEGUNDO PERIODO.

**TABLA I.** COMPARACIÓN DE LOS RESULTADOS OBTENIDOS DE LAS TASA DE MORTALIDAD EN CADA PERIODO, PARA TODOS LOS INDIVIDUOS Y PARA CADA GRUPO FUNCIONAL.

	2005-2007				2007-2010			
	N <sub>i</sub>	N <sub>f</sub>	TM (%)	LC	N <sub>i</sub>	N <sub>f</sub>	TM (%)	LC
Todos los ind.	2440	2377	1,42	1,09-1,77	2377	2242	1,74	1,49-2,07
Pioneras	684	669	1,12	0,64-1,84	669	636	1,55	1,07-2,13
Tolerantes	611	606	0,45	0,089-0,89	606	583	1,19	0,72-1,71

N<sub>i</sub> = Número de individuos iniciales en cada periodo; N<sub>f</sub> = Número de individuos al final de cada periodo; TM(%) = Tasa media de mortalidad calculada; LC = Límites de confianza para cada tasa media de mortalidad.



**FIGURA 3.** PRUEBA DE TUKEY. CADA SÍMBOLO REPRESENTA LA MEDIA Y LOS LÍMITES DE CONFIANZA DE CADA UNA DE LAS PAREJAS DE DATOS EVALUADA. TM.07 = TASA DE MORTALIDAD MEDIA EN EL PRIMER PERIODO (2005-2007); PION.07 = TASA DE MORTALIDAD DE LAS PIONERAS EN EL PRIMER PERIODO; TOL.07 = TASA MEDIA DE MORTALIDAD DE LAS TOLERANTES EN EL PRIMER PERIODO; TM.10 = TASA DE MORTALIDAD MEDIA EN EL SEGUNDO PERIODO (2007-2010); PION.10 = TASA DE MORTALIDAD DE LAS PIONERAS EN EL SEGUNDO PERIODO; TOL.10 = TASA MEDIA DE MORTALIDAD DE LAS TOLERANTES EN EL SEGUNDO PERIODO.

otras posibles comparaciones muestran una diferencia significativa entre sí (Figura 3).

## DISCUSIÓN

Phillips *et al.* (2010) sugieren que la mortalidad de los árboles tropicales incrementa con la intensidad del déficit hídrico experimentado durante épocas de sequía. Éste fue el caso presentado por la parcela Amacayacu, la cual mostró un aumento significativo en la tasa de mortalidad de árboles durante los periodos analizados. El primer periodo (2005-2007) registró una tasa de mortalidad de 1,42%, la cual es mayor que la reportada por Williamson *et al.* (2000), quienes

estimaron que la mortalidad pre-ENSO (fenómeno del niño) en la Amazonia tiene un valor promedio de 1,12% al año. Sin embargo, los valores de mortalidad post-ENSO reportados en este mismo estudio aumentaron a 1,23%, siguiendo la tendencia de nuestro estudio. Con respecto al segundo periodo en Amacayacu, el cual evaluó de forma directa el efecto de la sequía del 2010, los resultados fueron incluso menores (1,79%) que los reportados durante la sequía generada por el fenómeno del niño de 1997 (1,91% para Williamson *et al.* 2000), lo cual sugiere una alta resiliencia de la parcela de Amacayacu, si consideramos la magnitud de la última sequía.

Al comparar estos registros históricos con la tasa media de mortalidad obtenida en la parcela, se podría concluir que existen efectos retardados de la sequía del 2005, pues según Phillips *et al.* (2010) las consecuencias de una fuerte sequía pueden persistir durante dos años más, después de que esta haya terminado. Estos aumentos en las tasas de mortalidad en los bosques tropicales afectan la composición florística de los mismos, pues inmediatamente luego de una perturbación las especies que incrementan su abundancia son aquellas que presentan baja densidad de la madera (Chave *et al.*, 2008). Sin embargo, como era de esperarse, en Amacayacu las especies pioneras presentaron una mayor tasa de mortalidad que las especies tolerantes. Este aumento en la tasas de mortalidad presentado por las especies pioneras en ambos periodos evaluados reflejó la susceptibilidad de este grupo funcional a las épocas de postsequía del 2005 y a la sequía del 2010. El resultado anterior es consistente con lo reportado por Phillips *et al.* (2009), quienes encontraron que en las 25 parcelas evaluadas en la Amazonia los árboles registrados como muertos en el 2006 (postsequía) fueron 5% más livianos que en los censos previos.

Sin embargo, en Amacayacu el incremento relativo de la tasa de mortalidad durante el periodo de sequía fue más significativo para las especies tolerantes que para las especies pioneras, lo cual tiene efectos significativos en el aumento de la pérdida de carbono almacenado en los bosques y su posterior liberación a la atmósfera como respuesta a la sequía. Un incremento relativo de 164,4% en la tasa de mortalidad de las especies tolerantes en comparación con el 29,2% reportado para las especies pioneras durante la sequía del 2010, en caso de volverse recurrente, direccionaría los bosques actuales hacia sistemas menos diversos y con menos carbono almacenado en su biomasa. Si este patrón de un aumento en la mortalidad de las especies de maderas más duras se dio en toda la Amazonia, la cantidad de carbono liberada debió ser superior incluso a la reportada para la sequía del 2005 (Phillips *et al.*, 2010)

Este estudio presenta la primera evaluación del efecto de la sequía del 2010 ocasionada por un cambio en las temperaturas superficiales del océano Atlánti-

co que afectó masiva y recurrentemente los bosques amazónicos por segunda vez en menos de 10 años. Las principales conclusiones obtenidas sobre la dinámica de estos bosques tropicales llevan a pensar en el futuro de estos de una manera incierta y preocupante. Si las sequías presentadas en la Amazonia continúan dándose de manera constante y con una gran intensidad, la existencia de los bosques primarios podría verse seriamente amenazada, pues la mortalidad de especies tolerantes no es indiferente a los efectos del déficit hídrico y esto llevaría a que las especies pioneras comenzaran un proceso acelerado de colonización de claros generados en el bosque por la muerte de los árboles.

La Amazonia es un ecosistema boscoso que puede ser seriamente perturbado por los cambios ambientales. Estos efectos a su vez repercutirán en un aceleramiento del cambio climático, pues casi todos los años estos bosques han funcionado como sumideros de carbono, y estas fuertes sequías tienden a invertir este proceso con el aumento en las tasas de mortalidad (Lewis *et al.*, 2011), generando la liberación de carbono nuevamente a la atmósfera y disminuyendo las tasas de captura del mismo. Por tanto, se hace necesario prolongar y aumentar el número de estudios que analicen los efectos de las sequías en los bosques de la Amazonia, antes, durante y después de estas, para tener un conocimiento más claro de su susceptibilidad a las condiciones ambientales, y de cómo a su vez esto puede afectar la composición y renovación florística, la captura y fijación de carbono, y así mismo la liberación de este importante elemento a la atmósfera.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores presentan sus más sinceros agradecimientos a la Unidad de Manejo Especial de Parques Nacionales, y en especial a los funcionarios del Parque Nacional Natural Amacayacu por su constante colaboración. A la gente de la comunidad de Palmeras por su dedicación al trabajo y su infinita generosidad. Al Center for Tropical Forest Science (CTFS) por su valiosa asesoría y colaboración. A todas las personas que colaboraron para que este trabajo pudiera desarrollarse con éxito.

## BIBLIOGRAFÍA

- Agudelo, J. (2006). *Densidad de madera en cuatro tipos de bosque localizados sobre suelos contrastantes en la región de Leticia, Amazonía colombiana*. Trabajo de grado no publicado para optar al título de Biólogo.
- Chamorro, C. (1989). Biología de los suelos del Parque Nacional Natural Amacayacu y zonas adyacentes (Amazonas, Colombia). *Colombia Geográfica*, 15, 45-63.
- Chao, K., Phillips, O.L., Gloor, E., Monteagudo, A., Torres-Lezama, A. y Vásquez Martínez, R. (2008). Growth and Wood Density Predict Tree Mortality in Amazon Forests. *Journal of Ecology*, 96, 281-292.
- Chave, J., Condit, H., Muller-Landau, H., Thomas, S., Ashton, P., Bunyavejchewin, S., et al. (2008). Assessing Evidence for a Pervasive Alteration in Tropical Tree Communities. *PLoS Biol*, 6(3), e45. doi:10.1371/journal.pbio.0060045
- Hacke, U. G., Sperry, J. S., Pockman, W. T., Davis, S. D. y McCulloh, K. A. (2001). Trends in Wood Density and Structure are Linked to Prevention of Xylem Implosion by Negative Pressure. *Oecologia*, 126, 457-461.
- Holdridge, L. (1979). Ecología basada en zonas de vida. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas.
- Lewis, S. L., Brando, P. M., Phillips, O. L., Van der Heijden, G. y Nepstad, D. (2011). The 2010 Amazon Drought. *Science*, 331, 554.
- Patiño, S., Lloyd, J., Paiva, R., Quesada, C. A., Baker, T. R., Mercado, L. et al. (2009). Branch Xylem Density Variation across the Amazon Basin. *Biogeosciences*, 6, 545-568.
- Phillips, O. L., Aragão L. E., Lewis, S. L., Fisher, J. B., Lloyd, J., López-González, G. et al. (2009). Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. *Science*, 323, 1344-1347.
- Phillips, O. L., Van der Heijden, G., Lewis, S. et al. (2010). Drought-mortality Relationships for Tropical Forests. *New Phytologist*, 187, 631-646.
- Poorter, L., McDonald, I., Alarcon, A., Fichtler, E., Licona, J. C., Pena-Claros, M. et al. (2010). The Importance of Wood Traits and Hydraulic Conductance for the Performance and Life History Strategies of 42 Rainforest Tree Species. *New Phytologist*, 185, 481-492.
- Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G. et al. (2008). Are Functional Traits Good Predictors of Demographic Rates? Evidence from Five Neotropical Forests. *Ecology*, 89, 1908-1920.
- Rudas, A. y Prieto, A. (1998). Análisis florístico del parque nacional natural Amacayacu e isla de Mocagua, Amazonas (Colombia). *Caldasia*, 2(20), 142-172.
- Sheil, D., Burselem, D. F. y Alder, D. (1995). The Interpretation and Misinterpretation of Mortality Rate Measures. *Journal of Ecology*, 83, 331-333.
- Van Gelder, H. A., Poorter, L. y Sterck, F. J. (2006). Wood Mechanics, Allometry, and Life-history Variation in a Tropical Rain Forest Tree Community. *New Phytologist*, 171, 367-378.
- Williamson, G., Laurance, W., Oliveira, A., Delamônica, P., Gascon, C., Lovejoy, T. et al. (2000). Amazonian Tree Mortality during the 1997 El Niño Drought. *Conservation Biology*, 14, 1538-1542.
- Wright, S. J., Kitajima, K., Kraft, N., Reich, B., Wright, I. J., Bunker, D. E. et al. (2010). Functional Traits and the Growth-mortality Trade-off in Tropical Trees. *Ecology*, 91(12), 3664-3674.
- Zanne, A. E., Lopez-González, G., Coomes, D. A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S. L. et al. (2009). Global Wood Density Database. *Dryad Digital Repository*. Recuperado de <http://hdl.handle.net/10255/dryad.235>.



Playa en la isla Mocaua del río Amazonas