Southern Cross University
ePublications@SCU

School of Environment, Science and Engineering Papers

School of Environment, Science and Engineering

2000

Dinamica de los bosques de la llanura aluvial inundable de la Amazonia Peruana: efectos de las perturbaciones e implicancias para su manejo y conservacion

Gustav Nebel
Royal Veterinary and Agricultural University, Rolighedsvie, Denmark

Lars Peter Kvist
Royal Veterinary and Agricultural University, Rolighedsvie, Denmark

Jerome K. Vanclay
Southern Cross University

Hector Vidaurre
Instituto de Investigacione de la Amazonia Peruana, Peru

Publication details

Nebel, G, Kvist, LP, Vanclay, JK & Vidaurre, H 2000, 'Dinamica de los bosques de la llanura aluvial inundable de la Amazonia Peruana: efectos de las perturbaciones e implicancias para su manejo y conservacionacion', *Folia Amazonica*, vol. 11, no. 1-2, pp. 65-97.
The publisher's version of this article is available online at http://www.iiap.org.pe/Upload/Publicacion/Folia11_articulo4.pdf

ePublications@SCU is an electronic repository administered by Southern Cross University Library. Its goal is to capture and preserve the intellectual output of Southern Cross University authors and researchers, and to increase visibility and impact through open access to researchers around the world. For further information please contact epubs@scu.edu.au.

DINAMICA DE LOS BOSQUES DE LA LLANURA ALUVIAL INUNDABLE DE LA AMAZONIA PERUANA: EFECTOS DE LAS PERTURBACIONES E IMPLICANCIAS PARA SU MANEJO Y CONSERVACION[1]

Gustav Nebel[2], Lars Peter Kvist[3], Jerome Vanclay[3] y Héctor Vidaurre[4]

RESUMEN

En el periodo 1993-1997 se estudió la dinámica del bosque en nueve parcelas permanentes de muestreo de una hectárea para individuos ≥ 10 cm de DAP. Para ello se instalaron tres parcelas en cada uno de los tres tipos de bosque natural de la llanura aluvial inundable del bajo Ucayali en la Amazonía Peruana. Luego de realizar el inventario de tres parcelas en cada uno de los tres tipos de bosque, se sometió una primera parcela a una tala intensiva y una segunda a una tala ligera, dejando la tercera parcela sin intervención. Entre lo más destacable de estos bosques húmedos neotropicales, está el promedio anual de mortalidad y las tasas de repoblación en las parcelas no intervenidas: mortalidad de 2,20-3,16%/año, repoblación de 2,99-4,57%/año. La mortalidad de los individuos presentó una desviación significativa en la dispersión aleatoria hacia el agrupamiento. El incremento anual en área basal fue de alrededor de 1 m^2/ha/año, lo que corresponde a las tasas promedio de incremento anual en área basal de 3,51-3,79%/año en las parcelas no intervenidas. No se observó disminución alguna en el incremento en área basal inclusive en las parcelas interve-

1 Traducción del original en inglés "Forest dynamics in flood plain forest in the Peruvian Amazon: effects of disturbance and implications for management and conservation".

2 Universidad Real de Veterinaria y Agricultura, Departamento de Economía y Recursos Naturales, Unidad de Forestales, Rolighedsvej 23, 1958 Frederiksberg C., Dinamarca. Teléf.: 45 35 28 22 32; Fax: 45 35 28 26 71.

3 Universidad Cruz del Sur, Centro para el Manejo de Costas. PO Box 5125, East Lismore, NSW 2480, Australia.

4 Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana, Avda. Abelardo Quiñones km 2,5. Iquitos (Perú).

nidas en donde durante el primer año se redujo hasta el 35% del área basal del rodal original, por mortalidad. El incremento medio anual en diámetro aumentó de 4,0-4,5 mm/año en las parcelas no intervenidas hasta 5,3-6,8 mm/año en las parcelas intervenidas. El stock de especies maderables comerciales fue alto, con áreas basales de 2,6-10,0 m^2/ha y volúmenes de 59-240 m^3/ha. Asimismo, fueron considerables los correspondientes crecimientos de área basal y el volumen de especies maderables comerciales, alcanzando valores de 0,1-0,3 m^2/ha/año 2-9 m^3/ha/año, respectivamente. De igual manera, el incremento medio de DAP de las especies maderables fue de 3,9-9,0 mm/año, en donde los valores más altos corresponden a las parcelas intervenidas. Estos atributos sugirieron que el manejo forestal de estos bosques con fines de producción de madera, puede ser flexible y proporcionar rendimientos relativamente altos, con bases sostenibles. Se identificaron varias características especiales tanto biológicas como técnicas y se discutieron sus implicancias en el manejo y la conservación.

Palabras clave: Zonas húmedas, mortalidad, repoblación, crecimiento, incremento, sucesión forestal, silvicultura, parcelas permanentes de muestreo, dinámica de bosque.

ABSTRACT

Forest dynamics was studied from 1993 to 1997 for individuals ≥ 10 cm DBH in nine one-hectare permanent sample plots. They were established in natural flood plain forests located on the lower Ucayali river in the Peruvian Amazon. After inventores of three plots in each of three forest types, a light and a heavy felling treatment were applied to each of two plots, while a third plot was kept untreated. Average annual stem mortality and recruitment rates in the untreated plots were among the highest observed in neotropical rain forests: mortality 2,20-3,16 %/year, recruitment 2,99-4,57 %/year. Dead individuals significantly deviated from random dispersion towards clumping. The average annual basal area growth was around 1 m^2/ha/year, corresponding to average annual basal area growth rates of 3,51-3,79 %/year in the untreated plots. No decrease in basal area growth was observed even in the treated plots where up to 35% of the original stand basal area died during the first year. The average diameter growth increased from 4,0-4,5 mm/year in the untreated plots to 5,3-6,8 mm/year in the treated plots. The stocking of commercial timber species was high with basal areas of 2,6-10,0 m^2/ha and volumes of 59-240 m^3/ha. The corresponding growth of basal area and volume of commercial timber species were also considerable, reaching values of 0,1-0,3 rn2lha/year and 2-9 m^3/ha/year, respectively. Likewise, the mean DBH increment of the timber species was 3,9-9,0

mm/year, showing the highest figures in treated plots. These attributes suggested that forest management for timber production in these forests can be flexible and provide relatively high yields on a sustained basis. Several special biological and technical features of the forests were identified, and their implications for management and conservation were discussed.

Key words: Wetlands, mortality, recruitment, growth, forest succession, silviculture, permanent sample plots, forest dynamics.

1. INTRODUCCION

El uso y manejo sostenible de los bosques húmedos tropicales naturales es todavía materia de estudio y presenta interesantes problemas relacionados con las condiciones culturales, socio-económicas y políticas (por ej. Buschbacher, 1990; Vanclay, 1993; Bruenig, 1996). Sin embargo, está claro que el uso y manejo sostenible de los bosques húmedos tropicales requieren un mejor conocimiento del funcionamiento de estos ecosistemas y sus respuestas a las intervenciones de manejo (por ej. Gómez-Pompa y Burley, 1991; Hubell, 1995; Whitmore, 1995), a pesar de los recientes avances (por ej. Leigh *et al.,* 1982; Graaf, 1986; Lamprecht, 1989, 1993; Silva, 1989; Bawa y Hadley, 1990; Gómez-Pompa *et al.,* 1991; McDade *et al.,* 1994; Vanclay, 1994; Richards, 1996).

Este artículo aporta información acerca de la dinámica de los bosques de la llanura aluvial inundable de la Amazonía Peruana, tanto al estado natural como con intervención. Estos bosques se encuentran entre los más intensivamente aprovechados del área y suministran un amplio rango de productos con fines tanto comerciales como de subsistencia (por ej. Kvist *et al*., 1995, 1999a, 1999b; Kvist y Nebel, 1999), lo cual resalta la necesidad de comprender mejor su funcionamiento y respuesta a las intervenciones. No obstante esto, hasta ahora son pocos los reportes del crecimiento y la dinámica de los bosques de la llanura inundable amazónica obtenidos a través de mediciones de parcelas permanentes de muestreo (Gentry y Terbourgh, 1990; Korning y Balslev, 1994a). Se estudiaron, por un periodo de cuatro años subsiguientes a las intervenciones de tala, los procesos de la dinámica forestal relacionados con la estructura del bosque para individuos ≥ 10 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP), en algunas de las nueve parcelas permanentes de muestreo de una hectárea. Se analizaron la mortalidad, la repoblación y el crecimiento, los cuales fueron comparados con otros estudios, además se describieron los patrones de sucesión forestal. Finalmente, se discuten las implicancias para el manejo y conservación de los bosques.

2. EL AREA DE ESTUDIO

Los estudios se llevaron a cabo en tres tipos de bosque de la llanura aluvial inundable amazónica: restinga alta, restinga baja y tahuampa, aproximadamente a 10 km al suroeste de Jenaro Herrera (4º55'S, 73º44'O) en el departamento de Loreto del Perú. Los aspectos generales de los bosques de la llanura aluvial inundable peruana fueron descritos por Kvist y Nebel (1999). La ubicación, las condiciones de crecimiento, la composición florística y estructura de los estratos superiores (individuos ≥ 10 cm DAP) dentro de los bosques en estudio, fueron descritos por Nebel *et al.* (1999a). Similarmente, la composición florística y estructura del sotobosque (árboles de hasta 1,5 m de altura y 10 cm DAP) de los bosques de restinga fueron descritos y comparados con el estrato superior por Nebel *et al.* (1999b).

3. METODOS

En el periodo de julio a noviembre de 1993 se establecieron nueve parcelas permanentes de muestreo de una hectárea con tres parcelas ubicadas en cada uno de los tres tipos de bosque: parcelas 1-3 en restinga alta, parcelas 4-6 en restinga baja y parcelas 7-9 en tahuampa. Se registraron todos los individuos ≥ 8,5 cm DAP (Nebel *et al.,* 1999a), de modo que se pudiera disponer con datos de crecimiento de los individuos ≥ 10 cm DAP y también de aquéllos que crecen dentro de los tamaños de clase. Con el fin de investigar la respuesta de los bosques a las intervenciones, se efectuó la tala direccional de árboles seleccionados. La tala en las restingas alta y baja se realizó al final de diciembre de 1993 y al comienzo de enero de 1994, respectivamente. Los bosques de tahuampa no fueron intervenidos hasta después de agosto de 1994. En cada tipo de bosque se dejó una parcela sin intervenir (parcelas 3, 6 y 9), las otras dos parcelas fueron moderadamente taladas (parcelas 2, 5 y 8) e intensamente taladas (parcelas 1, 4 y 7), respectivamente. Los árboles a talar estuvieron dispersos por todas las parcelas y luego de talados fueron dejados en el mismo sitio hasta deteriorarse. Se estableció una zona de 20 m alrededor de todas las parcelas intervenidas, la que fue sometida a las mismas intensidades de tala que dentro de las parcelas. En las parcelas que fueron intensamente intervenidas se talaron 25/29 fustes/ha (18-26% del área basal), mientras que en las moderadamente intervenidas se talaron 13-15 fustes/ha (6-11% del área basal, Cuadro 1).

Las parcelas se volvieron a medir en los periodos de agosto-setiembre de 1994, setiembre-noviembre de 1995 y agosto-octubre de 1997. Las nuevas mediciones incluyeron el registro de individuos muertos y la evaluación de la posición y la forma de la

copa según la clasificación de Dawkins (Alder y Synnott, 1992). En 1994 se midió el DAP de todos los árboles, a excepción de los más grandes, en los puntos de medición marcados. Debido a que en 1994 se perdieron algunas mediciones, estos datos no se utilizaron para el análisis. En 1995 y 1997 se midió el DAP de todos los árboles previamente marcados, en los puntos de medición señalados, y se registró el crecimiento de los nuevos individuos que sobrepasaron los 8,5 cm DAP de acuerdo a los métodos usados durante el establecimiento de la parcela (Nebel *et al.,* 1999a). Usando un modelo para el crecimiento exponencial en tiempo continuo, se calcularon las tasas de mortalidad, de repoblación y de crecimiento de área basal (por ej. Begon *et al.,* 1996; Hastings, 1996; Kimmins, 1997). Las tasas anuales de mortalidad se calcularon usando un modelo para crecimiento exponencial en tiempo continuo según la fórmula siguiente (por ej. Lieberman *et al.,* 1985a; Phillips *et al.,* 1994; Condit *et al.,* 1995):

$$r_m = \frac{\ln(N_0) - \ln(N_0 - N_m)}{\Delta t}$$

Las tasas anuales de repoblación según Phillips *et al.,* 1994 son:

$$r_r = \frac{\ln(N_0 - N_m + N_r) - \ln(N_0 - N_m)}{\Delta t}$$

y las tasas anuales de crecimiento de área basal son:

$$r_g = \frac{\ln(N_0 - N_m + \Delta N) - \ln(N_0 - N_m)}{\Delta t}$$

donde N_0 es el número de fustes o del área basal al comienzo del periodo Δt; N_m y N_r son los individuos o el área basal que murió o fueron repoblados durante el periodo Δt, respectivamente; ΔN es el incremento en área basal de los individuos que sobrevivieron al periodo Δt. La vida media del rodal y el doble del tiempo del rodal (T) de la población inicial fueron calculados a partir de las tasas anuales de mortalidad de los fustes y de la repoblación de los fustes (r), respectivamente:

$$T = \frac{\ln(2)}{r}$$

Los patrones de dispersión de los individuos muertos ≥ 10 cm DAP en las parcelas no intervenidas se calcularon usando el índice de dispersión de Morisita (I_δ) calculado para tamaños cuadrados de parcelas no confiables (longitud de lado 5, 10 y 20 m, respectivamente):

$$I_\delta = \frac{\sum_{i=1}^{q} n_i.(n_i - 1)}{N.(N-1)} .q$$

donde $n_1,...,n_q$ son los números de individuos observados en cada uno de los cuadrantes q y N es el número total de individuos observados. La desviación de la aleatorización fue (I_δ = 1,0), se probó mediante la prueba de F (Greig-Smith, 1983).

Para las especies comerciales se evaluaron varios parámetros del rodal y de crecimiento. Se incluyeron en el análisis todas las especies clasificadas, al entrevistar a los pobladores de la zona, como comercialmente valiosas (Kvist *et al.,* 1999a). Para el cálculo de los volúmenes se utilizó en todas las especies un factor de forma de 0,6 (por ej. Cannell, 1984). La relación DAP-altura para cada una de las especies presentes con más de 20 individuos se determinó usando una función logarítmica, mientras que para el cálculo se agruparon los individuos de las especies menos valiosas:

$$h = a + b \,.\, \ln(d)$$

donde h es la altura y d es el DAP.

Cuadro 1. Descripción de las intervenciones de tala realizadas en las parcelas permanentes de muestreo ubicadas en bosques de la llanura aluvial inundable de Braga-Supay y Lobillo.

	Parcelas					
	1	2	3	4	5	6
Tipo de bosque	Restinga Alta	Restinga Alta	Restinga Baja	Restinga Baja	Tahuampa	Tahuampa
Tratamiento	Intensivo	Moderado	Intensivo	Moderado	Intensivo	Moderado
Fustes talados (% del total)	25 (5,3)	13 (2,9)	29 (5,5)	15 (2,5)	25 (4,8)	13 (2,6)
Área basal talada (% del total)	6,40 (25,5)	2,69 (10,8)	3,66 (18,4)	1,50 (6,3)	5,51 (20,3)	2,94 (10,2)

4. RESULTADOS

Las intervenciones con tala causaron graves daños a los rodales remanentes y en la primera evaluación, en 1994, la tasa anual de mortalidad reflejada en área basal fue de 24-41% en la tala intensiva y de 11-15% en la tala moderada (Cuadro 2, Figura 1). En los años subsiguientes a la tala, las parcelas intervenidas de la restinga baja y de la tahuampa mostraron una tasa anual de mortalidad más alta que la de las parcelas no intervenidas (Figura 1). Las tasas anuales de mortalidad de las parcelas no intervenidas, en términos de fuste y área basal, fueron relativamente altas (1,6-5,2 %/año y 0,9-4,4 %/año, respectivamente; Cuadro 2, Figura 1). En los años subsiguientes a las intervenciones las tasas anuales de crecimiento también variaron considerablemente con respecto a las tasas más altas en las parcelas intervenidas (Cuadro 2).

Para los tres tipos de bosque, el promedio de las tasas anuales de mortalidad en términos de fuste fue relativamente constante en todas las clases diamétricas. Sin embargo, los individuos más desarrollados de la restinga alta tuvieron elevadas tasas de mortalidad anual y los árboles de mediano tamaño de la tahuampa tuvieron bajas tasas anuales de mortalidad (Figura 2).

Los individuos muertos durante el periodo 1993-1997 tendieron a agruparse en las parcelas no intervenidas 3, 6 y 9 de los tres tipos de bosque (Figura 3). El índice de dispersión de Morisita (I_δ) reveló, para todas la parcelas y tamaños de cuadrantes (Figura 3), una diferencia significativa ($P < 0,001$) del rango de dispersión en relación al agrupamiento ($I_\delta > 1$).

El crecimiento anual del área basal fue de 0,71-1,16 m^2/año, con una tendencia a las más altas tasas de crecimiento absoluta y relativa en la restinga baja (Cuadro 2, Figura 4). No se observó ninguna disminución del crecimiento en área basal de las parcelas intervenidas.

El incremento medio anual en diámetro varió de 4,0 a 6,8 mm/año calculado por parcelas en los dos periodos de medición, con límites de confianza al 95% de ± 0,3-0,8 mm/año (Cuadro 2). Se encontró una pronunciada tendencia a un elevado crecimiento en diámetro, en relación a las crecientes intensidades de tala (Figura 5). Más aún, en la mayoría de las parcelas, el incremento en diámetro fue el más alto del período 1995-1997 (Figura 5). La notable diferencia entre los incrementos en diámetro en la parcela siete entre los dos periodos de mediciones puede deberse, en parte, a la tardía intervención de tala en el bosque de tahuampa (agosto-octubre 1994).

En las parcelas no intervenidas (3, 6 y 9) se observó que los promedios de las tasas anuales de mortalidad del fuste y del área basal en la restinga alta fueron los más altos (parcela 3, Cuadro 3). La restinga baja y la tahuampa (parcelas 6 y 9) tuvieron casi los mismos promedios de tasas anuales de mortalidad, sin embargo, el promedio de la tasa anual de mortalidad del área basal en la restinga baja fue considerablemente más bajo que el de la tahuampa (Cuadro 3). Los promedios de las tasas anuales de repoblación y del área basal en la restinga alta fueron los más altos (Cuadro 3). La vida media del rodal y el tiempo doble en la restinga alta son los más bajos (22 y 16 años, respectivamente) y comparado con otros bosques húmedos neotropicales, los valores para este bosque están dentro del rango más dinámico (Cuadro 3). En los tres tipos de bosque la sumatoria de los promedios de las tasas anuales de crecimiento de área basal y de repoblación sobrepasaron el promedio de las tasas anuales de mortalidad, lo cual indica que estos tipos de bosque se encuentran en la fase de crecimiento, lo cual se hace más notorio en el bosque de restinga baja (Cuadro 3).

Las especies maderables comercialmente valiosas tuvieron una densidad de 44-89 árboles por hectárea (9-17% del total de número de fustes). Estos individuos aportan una considerable área basal de 2,6-10,0 m^2/ha (10-40% del total del área basal) y un volumen de 59-240 m^3/ha (Cuadro 4). El incremento en área basal y en volumen de los individuos sobrevivientes fue de 0,1-0,3m^2/ha/año y de 2-9m^3/ha/año, los que corresponden a tasas de crecimiento de 2,4-5,3%/año (Cuadro 4). Las tasas de crecimiento en área basal de las especies maderables fueron más bajas que las demás especies en conjunto, a pesar de que éstas tuvieron incrementos medio anuales en diámetro más elevados (comparar Cuadro 2 y Cuadro 4).

Cuadro 2. Stock, mortalidad, repoblación y crecimiento de individuos ≥ 10 cm DAP en las parcelas permanentes de muestreo ubicadas en los bosques de restinga alta (parcelas 1-3), restinga baja (parcelas 4-6) y tahuampa (parcelas 7-9) de la llanura aluvial inundable de Braga-Supay y Lobillo. Las parcelas 1, 4 y 7 fueron sometidas a una tala intensiva, las parcelas 2, 5 y 8 a una tala moderada, mientras que las parcelas 3, 6 y 9 no fueron intervenidas. Los números entre paréntesis son los promedios de las tasas anuales de mortalidad, repoblación o crecimiento. El incremento en DAP presenta la media y los límites de confianza al 95%.

Parcela	Año	Periodo (años)	Individuos			Area basal (m^2)				Incremento en diámetro (mm/año)
				repoblación	mortalidad		repoblación	mortalidad	crecimiento de árboles sobrevivientes[1]	
1	93		469			25,07				
		1,04		26 (6,5)	100 (23,0)		0,23 (1,4)	8,72 (41,1)	---	---
1	94		395			17,6				
		1,13		49 (10,7)	11 (2,5)		0,46 (2,4)	0,28 (1,5)	1,55 (4,3)	5,4 (0,7)
1	95		433			18,23				
		1,92		88 (10,3)	28 (3,5)		1,00 (2,9)	0,60 (1,7)	1,86 (5,2)	6,2 (0,8)
1	97		493			20,39				
2	93		447			25,03				
		1,04		33 (7,5)	39 (8,8)		0,30 (1,3)	3,62 (15,0)		
2	94		441			22,30				
		1,17		49 (9,3)	14 (2,8)		0,45 (1,8)	0,75 (2,9)	1,69 (3,6)	5,3 (0,7)
2	95		476			23,00				
		1,92		49 (5,5)	32 (3,6)		0,58 (1,4)	1,11 (2,6)	1,62 (3,7)	5,5 (0,7)
2	97		493			23,95				

Continúa...

... Continúa

Parcela	Año	Periodo (años)	Individuos			Area basal (m^2)				Incremento en diámetro (mm/año)
				repoblación	mortalidad		repoblación	mortalidad	crecimiento de árboles sobrevivientes[1]	
3	93		452			25,19				
		1,04		23 (4,9)	12 (2,6)		0,20 (0,8)	0,43 (1,7)		
3	94		463			25,67				
		1,17		30 (5,5)	9 (1,7)		0,37 (1,3)	0,86 (2,9)	1,66 (3,0)	4,2 (0,5)
3	95		484			26,08				
		1,92		29 (3,3)	46 (5,2)	26,02	0,25 (0,5)	2,12 (4,4)	1,86 (3,9)	4,5 (0,6)
3	97		467							
4	93		526			19,88				
		1,13		36 (6,9)	79 (14,5)		0,30 (1,8)	4,73 (24,1)	---	---
4	94		483			16,27				
		1,04		6 (12,1)	15 (3,0)		0,60 (3,7)	0,80 (4,9)	1,99 (6,0)	5,9 (0,6)
4	95		531			17,17				
		1,92		102 (10,0)	47 (4,8)		0,99 (3,2)	1,46 (4,6)	2,23 (6,9)	6,8 (0,7)
4	97		586			18,75				
5	93		601			23,67				
		1,00		36 (6,3)	43 (7,4)		0,32 (1,5)	2,51 (11,2)	---	---
5	94		594			22,30				
		1,04		52 (8,3)	19 (3,1)		0,50 (2,2)	0,86 (3,8)	1,98 (4,6)	5,5 (0,5)
5	95		627			23,01				
		1,96		71 (5,9)	51 (4,3)		0,66 (1,6)	2,24 (5,2)	2,28 (5,3)	6,0 (0,7)
5	97		645			23,57				
6	93		569			24,32				
		0,83		19 (4,0)	14 (3,0)		0,16 (0,8)	0,75 (3,7)	---	---
6	94		573			24,28				
		1,08		24 (3,9)	10 (1,06)		0,24 (0,9)	0,24 (0,9)	1,66 (3,6)	4,3 (0,4)
6	95		587			25,34				
		1,92		31 (2,8)	22 (2,0)		0,28 (0,6)	0,50 (1,0)	2,13 (4,3)	4,4 (0,5)
6	97		594			27,20				

Continúa...

... Continúa

Parcela	Año	Periodo (años)	Individuos			Area basal (m^2)				Incremento en diámetro (mm/año)
				repoblación	mortalidad		repoblación	mortalidad	crecimiento de árboles sobrevivientes[1]	
7	93		521			27,14				
		1,08		7 (1,4)	72 (13,7)		0,06 (0,3)	7,52 (29,9)	---	---
7	94		456			19,94				
		1,08		41 (8,7)	42 (8,9)		0,45 (2,2)	1,52 (7,3)	1,75 (4,3)	5,3 (0,4)
7	95		456			20,31				
		1,92		58 (7,2)	65 (8,0)		0,53 (1,5)	2,09 (5,7)	1,83 (5,0)	6,6 (0,6)
7	97		449			20,46				
8	93		507			28,84				
		1,08		9 (1,7)	36 (6,8)		0,07 (0,3)	3,56 (12,1)	---	---
8	94		479			25,83				
		1,08		33 (6,6)	32 (6,4)		0,28 (1,0)	1,11 (4,1)	1,68 (3,1)	4,4 (0,3)
8	95		481			26,16				
		1,92		38 (4,3)	36 (4,1)		0,34 (0,7)	2,48 (5,2)	1,55 (3,3)	4,6 (0,4)
8	97		483			25,51				
9	93		532			26,91				
		1,08		11 (1,9)	10 (1,8)		0,09 (0,3)	0,40 (1,4)	---	---
9	94		533			27,15				
		1,13		26 (4,4)	18 (3,1)		0,25 (0,9)	1,29 (4,3)	2,03 (3,5)	4,2 (0,4)
9	95		541			27,55				
		1,92		27 (2,7)	27 (2,7)		0,24 (0,5)	1,21 (2,3)	1,70 (3,3)	4,0 (0,4)
9	97		541			28,24				

1 Los números sin paréntesis se refieren al periodo 1993-1995.

Cuadro 3. Mortalidad, repoblación y crecimiento en los bosques húmedos neotropicales de selva baja. Referencias: (1) Rankin-de-Merona (1990); (2) Phillps *et al*. (1994) y Phillps y Gentry (1994); (3) Korning y Balslev

	No, de ref,	Area	Min, DAP	Periodo de tiempo	No, de enume-raciones
		(ha)	(cm)	(años)	
Amazonas					
Brasil, Manaos, Tierra firme	1	5	10	1981-1986 (5)	1
Brasil, Manaos, Arcilla	2	2	10	1956-1971 (15)	1
Ecuador, Cuyabeno, Tierra firme, Parcela 1	3	1	10	1988-1990 (2,5)	1
Ecuador, Añangu, Tierra firme, Parcela 2	3	1	10	1986-1990 (4,9)	1
Ecuador, Añangu, Tierra firme, Transecto 1	3	1,1	10	1982-1990 (8,5)	1
Ecuador, Añangu, Tierra firme, Transecto 2	3	1	10	1982-1990 (8,5)	1
Ecuador, Jatun Sacha, Selva alta	2	1	10	1987-1992 (5,0)	1
Perú, Cocha Cashu, Llano inundable	4	0,9	10	1974-1995 (10)	1
Perú, Braga-Supay, Llano inund,, Restinga alta, Parcela 3[1]	5	1	10	1993-1997 (4,1)	2
Perú, Braga-Supay, Llano inund,, Restinga baja, Parcela 6[1]	5	1	10	1993-1997 (3,8)	2
Perú, Lobillo, Llano inundable, Tahuampa, Parcela 9[1]	5	1	10	1993-1997 (4,1)	2
Perú, Mishana, Arenoso	2	0,95	10	1983-1990 (7,58)	1
Perú, Tambopata, Pantano inundado	2	0,6	10	1993-1990 (7)	1
Perú, Tambopata, Llano inundable de altura	2	0,95	10	1983-1991 (7,75)	1
Perú, Tambopata, Llano inundable antiguo	2	1	10	1983-1991 (7,75)	1
Perú, Tambopata, Selva alta	2	1	10	1979-1991 (11,67)	5
Perú, Tambopata, Selva alta	2	2	10	1983-1991 (7,75)	1
Perú, Yanamono, Llano inundable antiguo	2	1	10	1983-1993 (9,75)	4
Venezuela, San Carlos, Tierra firme[1]	6	1	10	1975-1985 (10)	2
América Central y El Caribe					
Costa Rica, La Selva, Parcela 1	7	4,4	10	1969-1982 (13)	1
Costa Rica, La Selva, Parcela 2	7	4	10	1969-1982 (13)	1
Costa Rica, La Selva, Parcela 3	7	4	10	1969-1982 (13)	1
Panamá, Isla Barro Colorado	8	1,5	2,5	1968-1978 (10)	1
Panamá, Isla Barro Colorado, Bosque joven	9	5	19	1975-1990 (5)	1
Panamá, Isla Barro Colorado, Bosque antiguo	9	2	19	1975-1980 (5)	1
Panamá, Isla Barro Colorado,Bosque maduro	9	50	1	1982-1985 (3)	1

1 Promedio de las tasas de mortalidad, de repoblación y de crecimiento para más de un periodo.

(1994a); (4) Gentry y Terborgh (1990); (5) este estudio; (6) Uhl *et al*. (1988); (7) Lieberman *et al*. (1985a, 1990); (8) Lang y Knight (1983); (9) Putz y Milton (1982); (10) Hubbell y Foster (1990).

Tasa de morta-lidad	Media vida	Tasa de repo-blación	Tiempo doble	Mortalidad de área basal		Repoblación de área basal		Incremento medio anual en área basal de los árboles sobrevivientes	
(%/año)	(años)	(%/año)	(años)	(m^2/ha/año)	(%/año)	(m^2/ha/año)	(%/año)	(m^2/ha/año)	(%/año)
1,16	60	0,91	76	-	-	-	-	-	-
1,84	38	0,81	86	-	-	-	-	-	-
1,05	66	3,12	22	0,44	1,65	0,2	0,76	0,92	3,38
1,89	37	1,91	38	0,37	1,73	0,1	0,49	0,63	2,89
1,88	37	-	-	0,74	2,41	-	-	0,63	2,09
3,08	23	-	-	1,28	4,13	-	-	0,75	2,6
1,46	48	1,63	43	-	-	-	-	-	-
1,79	39	0,96	73	-	-	-	-	-	-
3,16	22	4,57	16	0,83	3	0,2	0,81	0,85	3,51
2,2	32	3,56	20	0,39	1,89	0,18	0,69	0,99	3,79
2,49	28	2,99	24	0,7	2,69	0,14	0,58	-	3,73
1,62	43	1,23	56	-	-	-	-	0,91	-
0,7	99	0,94	74	-	-	-	-	-	-
1,84	38	2,83	25	-	-	-	-	-	-
2,85	24	2,37	29	-	-	-	-	-	-
1,97	35	1,96	35	-	-	-	-	-	-
2,69	26	2,25	31	-	-	-	-	-	-
2,91	25	2,32	30	-	-	-	-	-	-
1,18	59	1,74	40	-	-	-	-	-	-
2,34	30	2,12	33	0,53	2,07	0,11	-	-	1,43
2,62	26	2,71	26	0,64	2,15	0,14	0,46	-	0,83
2,91	24	2,99	23	0,76	3,05	0,2	-	0,36	1,12
2,21	32	0,9	77	-	-	-	0,53	-	-
1,83	38	-	-	-	-	-	-	0,23	-
1,09	64	-	-	-	-	-	0,88	-	-
3,02	23	4,48	16	-	-	-	-	0,25	-

Cuadro 4. Stock y crecimiento de los individuos ≥ 10 cm DAP de las especies maderables comerciales en las parcelas permanentes de muestreo ubicadas en los bosques de restinga alta (parcelas 1-3), restinga baja (parcela 4-6) y tahuampa (7-9) del llano inundable de Braga-Supay y Lobillo. Las parcelas 1, 4 y 7 fueron sometidas a una tala intensiva, las parcelas 2, 5 y 8 a una tala moderada, mientras que las parcelas 3, 6 y 9 no fueron intervenidas. Los números son valores promedio y el incremento en diámetro muestra la media y los límites de confianza al 95%.

Parcela	Número de individuos	Área basal (m^3/ha)	Volumen (m^3/ha)	Incremento área basal (m^2/ha/año)	Tasa de crecimiento área basal (%/año)	Incremento volumen (m^3/ha/año)	Tasa de crecimiento volumen (%/año)	Incremento DAP (mm/año)
1	52	6,0	146	0,3	4,3	6	4,3	9,0 ± 3,0
2	64	6,2	136	0,2	2,7	4	2,7	6,2 + 1,6
3	74	10,0	240	0,3	3,3	8	3,4	6,8 ± 1,9
4	47	4,4	116	0,2	4,9	6	5,3	7,3 ± 2,3
5	73	7,0	181	0,2	2,7	5	2,5	6,9 ± 1,9
6	75	9,1	286	0,3	3,3	9	3,0	6,2 + 1,8
7	44	2,6	59	0,1	3,2	2	3,3	5,5 ± 1,3
8	66	4,7	105	0,1	2,4	3	2,5	4,1 ± 1 0,9
9	89	6,1	145	0,2	3,0	4	3,1	3,9 ± 1,0

5. DISCUSION

5.1. Mortalidad y repoblación

Los promedios de las tasas anuales de mortalidad en las parcelas no intervenidas de Braga-Supay y Lobillo (mortalidad por fuste 2,20-3,16%/año; mortalidad por área basal 1,89-3,00%/año) fueron relativamente altos comparados con las tasas de mortalidad en los bosques neotropicales de selva baja (Cuadro 3; Condit *et al.,* 1995) y otros bosques húmedos tropicales de selva baja (Swaine *et al.,* 1987a, 1987b; Phillips y Gentry, 1994; Phillips *et al.,* 1994). No se observaron tasas de mortalidad más bajas en las parcelas intervenidas donde las áreas basales son menores (Cuadro 2, Figura 1), aunque esto era de esperarse debido a la mínima competencia en estas parcelas. Evidentemente, la tala ha contribuido a que perdure una elevada tasa de mortalidad varios años después de las intervenciones. Los promedios de las tasas

anuales de repoblación de las parcelas no intervenidas también fueron altos (repoblación del fuste 2,99-4,57%/año; repoblación del área basal 0,58-0,81%/año; Cuadro 3). Consecuentemente, la vida media de los rodales y el tiempo doble para las parcelas no intervenidas fueron bajas, lo que indica que los tres tipos de bosque son muy dinámicos. En realidad, estos bosques están dentro de los más dinámicos de los bosques húmedos neotropicales de selva baja de los cuales se dispone información (Cuadro 3).

Phillips *et al.* (1994) encontró que el promedio de las tasas de mortalidad y repoblación (dinamismo) explicaba mejor la riqueza en especies que aquellos factores medioambientales primarios, relacionados al suelo y clima, de 25 bosques húmedos tropicales estudiados. Gentry (1988, 1992) identificó los últimos y mejores indicadores de predicción de la riqueza de especies en un estudio, sin incluir factores relacionados a los procesos de la dinámica forestal. Sin embargo, la relativamente baja riqueza en especies de los bosques de la llanura aluvial inundable de Braga-Supay y Lobillo (90-125 especies por 500 fustes; Nebel *et al.,* 1999a) combinada con altas tasas de mortalidad y repoblación, no corresponde a la correlación entre estos dos factores observados por Phillips *et al.* (1994). Una explicación podría ser que los bosques de Braga-Supay y Lobillo están todavía en fuerte desarrollo de sucesión, mientras que la información de Phillips *et al.* (1994) excluye lugares donde la mortalidad y el crecimiento son temporalmente elevados. Mientras tanto, la estructura de los bosques y la presencia de árboles mayores y especies características de sucesiones tardías en los bosques de Braga-Supay y Lobillo (Nebel *et al.,* 1999a) indican que todos estos bosques están bien desarrollados. Los bosques inundados, normalmente, contienen menos especies que sus contrapartes no inundadas (Gentry, 1982, 1986; Campbell *et al.,* 1986; Balslev *et al.,* 1987; Junk, 1989; Dumont *et al.,* 1990; Freitas, 1996a, 1996b; Worbes, 1997; Nebel *et al.,* 1999a). Esto podría ser una probable explicación de la razón por la cual los bosques de Braga-Supay y Lobillo difieren de la correlación entre la dinámica del bosque y la riqueza de las especies observada por Phillips *et al.* (1994). Consecuentemente, nuestros resultados no están en desacuerdo con la hipótesis de Phillips *et al.* (1994) quien propone que la alta productividad ayuda a mantener la riqueza de las especies, mediante la promoción de frecuentes y espacialmente impredecibles perturbaciones a pequeña escala. Los bosques de la llanura aluvial inundable pueden conservar mínimas riquezas de especies teniendo en cuenta que muchas de éstas no se establecen ni sobreviven en lugares inundados. Esto también está indicado por la relativamente baja riqueza de especies y las altas tasas de mortalidad y repoblación para los lugares de bosque de la llanura aluvial inundable en Manu y Tambopata en el Perú mencionado en la serie de datos de Phillips *et al.* (1994).

El análisis de las tasas de mortalidad y repoblación, basado en la densidad de fustes y de área basal, proporcionan limitada información, ya que es posible obtener valores numéricamente similares a partir de diferentes situaciones (Lieberman *et al.,* 1985a; 1990). Por un lado, las etapas iniciales de sucesión forestal pueden estar dominadas por la mortalidad espacial y depender de la densidad de los individuos pequeños y de mediano tamaño en pie, los cuales no causan la caída de otros árboles en el proceso de formación de claros. Por otro lado, las etapas tardías de sucesión pueden estar dominadas por la dinámica de los claros, en donde la formación de claros domina el escenario y los patrones de mortalidad y repoblación tienden a estar agrupados (por ej. Brokaw, 1982; Lieberman *et al.,* 1985a; Korning y Balslev, 1994a; Van der Meer y Bongers, 1995a).

Por lo tanto, una alternativa o complemento al estudiar las tasas de mortalidad y de repoblación, medidas en función de los fustes o áreas basales, es la de investigar la formación y regeneración de los claros, por ejemplo sus tasas, sus patrones y sus procesos (por ej. Brokaw, 1982; Lieberman *et al.,* 1985a; Korning y Balslev, 1994a; Vander der Meer y Bongers, 1995a). Los estudios referentes a la formación de los claros son débiles debido a que toma mucho tiempo el registrar los datos y las estimaciones varían mucho con las definiciones de claro. Por ejemplo, Van der Meer y Bongers (1995b) encontraron que las tasas anuales de formación de claros en un bosque húmedo tropical de selva baja en la Guyana francesa van de 0,22 a 2,87 %/año cuando se aplican tres diferentes definiciones de claros para una misma área. La manera de cómo mueren los árboles puede proporcionar útil información ecológica acerca de los ecosistemas en estudio, por ejemplo los árboles caídos dominan en un estadio sucesional de dinámica de claros, mientras que los árboles quebrados dominan en los bosques expuestos a daños por el viento. Las desviaciones de la tasa de mortalidad constante, en relación a los diámetros, pueden ser un indicador de la formación de claros si se tiene una elevada mortalidad entre los individuos más desarrollados. De la misma manera, la agrupación de individuos muertos indica formación de claros y la ocurrencia agregada de la regeneración sugiere que, en los claros, se está llevando a cabo el rejuvenecimiento. En ambos casos se debe conocer la distribución horizontal de los individuos; asimismo, el análisis de la regeneración demanda inventariar a los individuos de menor tamaño.

En Braga-Supay y Lobillo, las altas tasas de mortalidad de los individuos más desarrollados, en el bosque de restinga alta no intervenido (parcela 2; Figura 2), indican que este bosque está en una tardía fase sucesional, pues los árboles más desarrollados tienen elevadas probabilidades de morir. Por el contrario, bajas tasas de mortalidad entre los individuos desarrollados de la parcela del bosque de restinga baja no intervenido (Figura 2), sugieren una temprana fase sucesional. La dispersión en relación

al agrupamiento de los árboles muertos en los tres tipos de bosque (Figura 3), indica que se ha alcanzado un estadio sucesional de dinámica de claros y que no hay evidencia, por estos datos, de que la restinga baja sea un tipo de bosque joven.

5.2. Crecimiento

El crecimiento en área basal de los bosques de Braga-Supay y Lobillo fue considerable; asimismo, en las parcelas donde se llevaron a cabo intervenciones, no hubo tendencia a un incremento medio anual basal más bajo que en aquellas parcelas no intervenidas (Cuadro 2, Cuadro 3, Figura 4). Esto demuestra que los bosques fueron capaces de soportar las intervenciones de tala en donde hasta el 35% del área basal original murió durante el primer año sin mostrar significativas pérdidas de incremento. En el último periodo de medición (1995-1997; Figura 4) existe una tendencia a un crecimiento más elevado en área basal, lo cual puede reflejar condiciones más favorables de crecimiento debido, probablemente, a inundaciones más breves. El incremento relativo y absoluto es muy semejante a otros bosques húmedos neotropicales de selva baja (Cuadro 3) y tienden a ser altos al final. Sin embargo, se debe advertir que algunos estudios utilizan largos periodos de medición y una sola enumeración, lo que implica omitir el crecimiento de los árboles moribundos en este periodo.

Un mayor incremento anual en diámetro en relación a una progresiva intensidad de tala (Cuadro 2, Figura 4) refleja que el crecimiento en área basal -casi constante- se dispersa en pequeñas áreas basales de los rodales remanentes. De igual forma, para la mayoría de las parcelas, el segundo periodo de medición (1995-1997; Figura 4) tiene el promedio más alto de incremento en diámetro. Los incrementos en diámetro de 4,0-6,8 mm/año en promedio, en las parcelas intervenidas y no intervenidas, equipara los resultados de otros bosques húmedos neotropicales de selva baja. Por ejemplo, Worbes *et al.* (1992) analizó la formación de los anillos de crecimiento anual en los árboles del bosque de la llanura aluvial inundable de la Amazonía central. Ellos determinaron el promedio de crecimiento en diámetro y la densidad de la madera en los árboles dominantes de tres etapas de sucesión forestal: pionero (9,4 mm/año, 0,44 g/cm^3); secundario temprano (4,3 mm/año, 0,46 g/cm^3); secundario tardío (3,0 mm/año, 0,56 g/cm^3) y clímax (2,0 mm/año, 0,86 g/cm^3). Korning y Balslev (1994b) midieron el crecimiento promedio en diámetro para 15 especies de cobertura media y de cobertura en los bosques de la llanura aluvial inundable y de tierra firme de Ecuador: 0,7-11,1 mm/año, media de 3,0 mm/año. Lieberman *et al.* (1985b) proyectaron el crecimiento de 32 especies del dosel medio y dosel superior en un bosque húmedo de selva baja en América Central y determinaron tasas promedio de crecimiento: 0,6-

13,4 mm/año, media de 3,3 mm/año. Clark y Clark (1992) estudiaron el desarrollo en diámetro de seis especies de árbol en un bosque de América Central y determinaron incrementos en diámetro promedio para individuos ≥ 10 cm DAP que van de 0,8-12,3 mm/año sobre las clases diamétricas. Ellos encontraron significativas variaciones, año a año, en el crecimiento en diámetro de las especies estudiadas y, a la vez, una baja auto-correlación en el crecimiento en diámetro para individuos pequeños (hasta 10 cm DAP), así como una alta auto-correlación para individuos mayores (≥ 10 cm DAP).

El stock y crecimiento de las especies maderables comerciales variaron mucho entre las parcelas de una hectárea y los tipos de bosques (Cuadro 4), pero los niveles fueron generalmente altos comparados con los resultados de otros bosques húmedos tropicales naturales (por ej. Lamprecht, 1989, 1993; Silva, 1989). El alto stock de madera comercial sugiere que se puede alcanzar una considerable flexibilidad en las operaciones de extracción, lo cual implica que se puede prevenir la sobre explotación de la poblaciones de algunas especies. Parece razonable que en los bosques de restinga se pueda alcanzar incrementos de más de 5 m^3/ha/año, lo que indica que en los sistemas silviculturales policíclicos se pueden mantener rendimientos sostenibles mediante ciclos de corta relativamente cortos. No hubo indicaciones de pérdidas de crecimiento, incluso en las intervenciones intensivas y el stock de especies comerciales del rodal remanente respondió con elevados incrementos, tanto de DAP como de tasas de crecimiento. La manipulación de la composición florística, en relación a una creciente representación de especies comerciales y a la introducción al mercado de especies de menor valor comercial, pueden -en el futuro- incrementar los rendimientos en madera de los bosques de la llanura aluvial inundable.

5.3. Sucesión forestal

Los bosques de la llanura aluvial inundable de la Amazonía están influenciados por procesos fluviales dinámicos, que causan grandes perturbaciones al medio ambiente, y por complejas condiciones medio ambientales ligadas a las inundaciones. Esta situación crea un escenario desigual con hábitats entremezclados y relativamente pequeños, caracterizados por diferentes condiciones medioambientales y etapas de sucesión (por ej. Foster *et al.,* 1986; Salo *et al.,* 1986; Worbes *et al.,* 1992; Worbes, 1997; Kvist y Nebel, 1999). Los análisis de las condiciones de crecimiento, la composición florística y la estructura de los bosques de Braga-Supay y Lobillo, indicaron que estos representan diferentes tipos, debido probablemente a los diferentes promedios de los periodos de inundación anual y los registros de establecimientos. Todos

ellos contienen árboles desarrollados y maduros, pero la composición de especies de la restinga baja sugirió que ésta podría estar en una etapa de sucesión más joven (Nebel *et al.,* 1999a). Los datos de la dinámica forestal de las parcelas no intervenidas apoyan en parte esta opinión. Los tres tipos de bosque están en la etapa de crecimiento, en la cual el crecimiento en área basal excede al área basal. Esta tendencia es más pronunciada en la restinga baja que en la restinga alta y la tahuampa que están más cerca de una etapa homeostática (Cuadro 3). Además, una tasa más baja que el promedio de la tasa de mortalidad en la mayor clase diamétrica y en la restinga baja, indica una etapa de sucesión joven (Figura 2), aunque la dispersión de los individuos muertos muestra un patrón de agrupamiento (Figura 3). Hay, por lo tanto, evidencia de que los bosques de restinga alta y de tahuampa se encuentran en una fase de crecimiento caracterizada por una dinámica de claros, mientras que la restinga baja es probablemente más joven.

5.4. Implicancias para el manejo y la conservación de los bosques

Es posible identificar algunos atributos relacionados con las características biológicas y técnicas de los bosques de la llanura aluvial inundable, los cuales tienen importantes implicancias en el manejo y la conservación de los bosques (Cuadro 5).

Parece que en los bosques de la llanura aluvial inundable la productividad puede ser alta y las intervenciones abruptas pueden llevarse a cabo dentro del rango natural de ocurrencia de las alteraciones del medio ambiente. Sin embargo, factores tales como la intensidad de la inundación, los posibles impactos en otras partes de la comunidad (por ej. poblaciones de peces) y los obstáculos en el planeamiento y la logística, debido a la presencia de hábitats irregulares, impiden su manejo. No se sabe hasta qué punto pueden, estas características y sus implicancias en el manejo y la conservación, ser extrapoladas a los bosques de la llanura aluvial inundable amazónica. Las condiciones ambientales diversas y complejas sugieren que se debe tener mucho cuidado al basar el planeamiento del uso de la tierra en resultados generalizados. Desde el punto de vista ecológico, el planeamiento del uso de la tierra es prerrequisito para clasificar, a gran escala, las llanuras aluviales inundables de acuerdo a importantes factores medio ambientales y de vegetación, tales como periodo de inundación; origen del paisaje; edad del establecimiento, composición y estructura de la vegetación. Las técnicas del sensoramiento remoto pueden ser de gran ayuda en esta labor. Además, es necesario contar con conocimientos más específicos sobre la ecología de algunas de las especies para la producción de madera y de productos no maderables más usados y extraídos.

Cuadro 5. Algunos atributos relacionados a las características biológicas y técnicas de los bosques de la llanura aluvial inundable y sus implicancias en el manejo y la conservación.

Atributo	Características en el medio ambiente de la llanura aluvial inundable.	Implicancias en el manejo y la conservación de los bosques.
Estructura comunitaria	Interacciones entre las poblaciones de medio ambientes terrestres y acuáticos.	Se deben considerar los posibles impactos debido a las intervenciones forestales en el ambiente acuático, por ejemplo la alimentación y la crianza de poblaciones de peces.
Química del suelo y condiciones físicas	Suelos aluviales generalmente fértiles. Distribución irregular y entremezclada de sustancias químicas y propiedades físicas, debido a la variación horizontal y vertical según los registros de sedimentación. Por ejemplo, causando una variable fertilidad y patrones de drenaje.	Poco riesgo de disminución de los nutrientes del suelo al remover la biomasa. El potencial de producción del suelo y la composición y estructura del suelo cambian en forma más uniforme dentro de pequeñas distancias.
Inundación	Cambios en la exposición a la inundación según el nivel del terreno, lo que implica que, en diferentes lugares, la tolerancia a la inundación de las plantas determina el éxito de su crecimiento, especialmente en las etapas juveniles. Largas inundaciones, generalmente, ocasionan una disminución en el potencial de producción vegetal. Presencia de tipos de vegetación especializada para diferentes grados de inundación.	Los sistemas de manejo deben tener en cuenta que algunos tipos de vegetación son típicos de ciertos patrones de inundación. Debido a que los individuos más desarrollados son, generalmente, más resistentes a las inundaciones que los pequeños, es importante ayudar a mejorar su crecimiento en las etapas juveniles a fin de lograr un buen establecimiento, por ejemplo mediante el clareo de liberación o la plantación de individuos de mayor tamaño.
Régimen de alteración de la vegetación	En el cinturón meándrico tienen lugar grandes alteraciones relacionadas con la erosión y el depósito de sedimentos; los bosques de llano inundable, aparentemente, tienen un alto poder de recuperación. Muchos bosques de llano inundable están en etapas de sucesión relativamente tempranas.	Las intervenciones forestales relativamente abruptas pueden tener lugar dentro del rango de las alteraciones que regularmente ocurren. A través de intervenciones continuas, ciertas etapas de sucesión forestal pueden ser mantenidas permanentemente al nivel deseable.

Continúa...

... Continúa

Atributo	Características en el medio ambiente de la llanura aluvial inundable.	Implicancias en el manejo y la conservación de los bosques.
Dinámica de la vegetación	Las tasas de crecimiento, de mortalidad y de repoblación son, generalmente, altas si se comparan con las de otros lugares de bosque húmedo tropical. Los bosques responden, sin pérdida del potencial de crecimiento, a las intervenciones, sin remoción, de hasta el 25% del área basal.	Alto potencial de producción. Buena respuesta a las intervenciones.
Ubicación	Proximidad al sistema natural de la infraestructura ribereña.	Fácil acceso y costos de extracción relativamente bajos, cuando se transporta por flotación o en chatas/barcos.
Tamaño del hábitat	A menudo, pequeñas porciones de medio ambientes uniformes y etapas de sucesión que pueden ser ubicadas lejos unas de otras.	Los sistemas de manejo y conservación deben ser capaces de controlar y lidiar con pequeñas y dispersas entidades de producción.

6. RECONOCIMIENTOS

El Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP), su estación de campo y el Centro de Investigaciones Jenaro Herrera (CIJH), gentilmente proporcionaron las instalaciones de campo y la logística. El personal del CIJH y el pueblo de Jenaro Herrera aceptaron y contribuyeron a la culminación del trabajo de campo, especialmente Arístides Vásquez, Nitzen Saavedra, David Maytahuari, Francisco Cachique, Julio Irarica, Leandro Ruíz, Jaime Vásquez y Hugo Vásquez. Henry Meilby y Wil de Jong comentaron la versión preliminar de este manuscrito. Los fondos fueron proporcionados por la Agencia Danesa de Desarrollo Internacional (DANIDA) y el Centro para la Investigación Forestal Internacional (CIFOR).

7. BIBLIOGRAFIA

ALDER, D.; SYNNOTT, T.J. 1992. Permanent sample plot techniques for mixed tropical forests. In: *Tropical Forestry Papers* N° 25. Oxford: Oxford Forestry Institute. 124 pp.

BALSLEV, H.; LUTEYN, J.; OLIGAARD, B.; HOIM-NIEISEN, L.B. 1987. Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain roces in Amazonian Ecuador. In: *Opera Botanica*, 92: 37-57.

BAWA, K.S.; Hadley, M. 1990. *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Paris: UNESCO. 420 pp.

BEGON, M.; HARPER, J.L.; TOWNSEND, C.R. 1996. *Ecology. lndividuals, populations and communities*. Oxford: Blackwell Science. 1068 pp.

BROKAW, N.V.L. 1982. Treefalls: Frequency, timing, and consequences. En: J.E.G. Leigh; A.S. Rand; D.M. Windsor (editors). *The ecology of a tropical forest. Seasonal rhytms and long-term changes*. Washington, D.C: Smithsonian Institution Press. pp. 101-108.

BRUENIG, E.F. 1996. *Conservation and management of tropical rainforests. An integrated approach to sustainability*. Wallingford: CAB International. 339 pp.

BUSCHBACHER, R.J. 1990. Natural forest management in the humid tropics: ecological, social, and economic considerations. In: *Ambio*, 19(5): 253-258.

CAMPBELL, D.G.; DOUGIAS, C.D.; PRANCE, G.T.; MACIEL, U.N. 1986. Quantitative ecological inventory of terra firme and várzea tropical forest on the Río Xingu, Brazilian Amazon. In: *Brittonia*, 38(4): 369-393.

CANNELL, M.G.R. 1984. Woody biomass of forest stands. In: *Forest Ecology and Management*, 8: 299-312.

CLARK, D.A.; CLARK, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. In: *Ecological Monographs*, 62(3): 315-344.

CONDIT, R.; HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. In: *Ecological Monographs*, 65(4): 419-439.

DUMONT, J.F.; LARNOTTE, S.; KAHN, F. 1990. Wetland and upland forest ecosystems in Peruvian Amazonia: Plant species diversity in the light of some geological and botanical evidence. In: *Forest Ecology and Management*, 33134: 125-139.

FOSTER, R.B.; ARCE, J.B.; WACHTER, T.S. 1986. Dispersal and the sequential plant communities in Amazonian Peru floodplain. In: A. Estrada; T.H. Fleming (editors). *Frugivores and seed dispersal*. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers. pp. 357-370.

FREITAS, L.A. 1996a. *Caracterización florística y estructural de cuatro comunidades boscosas de la llanura aluvial inundable en la zona Jenaro Herrera, Amazonía Peruana*. Documento Técnico N° 21. Iquitos: Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana. 73 pp.

_____ 1996b. *Caracterización florística y estructural de cuatro comunidades boscosas de terraza baja en la zona de Jenaro Herrera, Amazonía Peruana.* Documento Técnico N° 26. Iquitos: Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana. 77 pp.

GENTRY, A.H. 1982. Pattems of neotropical plant species diversity. In: M.K. Hecht; B. Wallace; G.T. Prance (editors). *Evolutionary biology*. Volumen 15. New York: Pienum Press. pp. 1-84.

_____ 1986. Sumario de patrones fitogeográficos neotropicales y sus implicaciones para el desarrollo de la Amazonía. En: *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 16(61): 101-116.

_____ 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. In: *Ann Missouri Bot Gard*, 75: 1-34. San Luis (USA).

_____ 1992. Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. In: *OIKOS*, 63: 19-28.

GENTRY, A.H.; TERBORGH, J. 1990. Composition and dynamics of the Cocha Cashu "mature" floodplain forest. In: A.H. Gentry (editor). *Four neotropica rainforests*. New Haven and London: Yale University Press. pp. 542-563.

GÓMEZ-POMPA, A.; BURLEY, F.W. 1991. The management of natural tropical forests. In: A. Gomez-Pompa; T.C. Whitmore; Hadley (editors). *Rain forest regeneration and management*. Paris: UNESCO, pp. 3-18.

GÓMEZ-POMPA, A.; WHITRNORE, T.C.; HADLEY, M. 1991. *Rain forest regeneration and management*. Paris: UNESCO. 457 pp.

GRAFF, D.N.R. 1986. *A silvicultural system for natural regeneration of tropical rain forest in Surinam*. Den Haag: CIP-Gegevens Koninklijke Bibliotheek. 250 pp.

GREIG-SMITH, P. 1983. *Quantitative plant ecology*. Blackwell Scientific Publications. 359 pp.

HASTINGS, A. 1996. *Population biology. Concepts and models*. New York: Springer. 220 pp.

HUBBELL, S.P. 1995. Toward a global research strategy on the ecology of natural tropical forests to meet conservation and management needs. In: A.E. Lugo; C. Lowe (editors). *Tropical forests: management and ecology*. Berlin: Springer-Verlag. pp. 423-437.

HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B. 1990. Structure, dynamics, and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island. In: A.H. Gentry (editor). *Four neotropical rainforests*. New Haven: Yale University Press. pp. 522-541.

JUNK, W.J. 1989. Flood tolerance and tree distribution in central Amazonian floodplains. In: L.B. Holm-Nielsen; I.C. Nieisen; H. Balsiev (editors). *Tropical forests. Botanical dynamics, speciation and diversity*. Academic Press Limited. pp. 47-64.

KIMN-IINS, J.P. 1997. *Forest ecology. A foundation for sustainable management*. New Jersey: Prentice Hall. 596 pp.

KORNING, J.; BALSLEV, H. 1994a. Growth rates and mortality patterns of tropical lowland tree species and the relation to forest structure in Amazonian Ecuador. In: *Journal of Tropical Ecology*, 10: 151-166.

_____ 1994b. Growth and mortality of trees in Amazonian tropical rain forest in Ecuador. In: *Journal of Vegetation Science*, 4: 77-86.

KVIST, L.P.; NEBEL, G. 1999. *A review of Peruvian flood plain forests: Ecosystems, inhabitants and resource use.* Copenhagen - Dinamarca: Royal Veterinary and Agricultural University, Department of Economics and Natural Resources, Unit of Forestry. Unpublished manuscript.

KVIST, L.P.; ANDERSEN, M.K.; HESSEISOE, M.; VANCLAY, J. 1995. Estimating use-values and relative importance of Amazonian flood plain trees and forests to local inhabitants. In: *Commonwealth Forestry Review*, 74(4): 293-300.

KVIST, L.P.; ANDERSEN, M.K.; STAGEGAARD, J.; HESSEISOE, M.; LLAPAPASCA, C. 1999a. *Extraction from woody forest plants in flood plain communities in Amazonian Peru: Evaluation, choice and conservation status of resources*. Copenhagen: Royal Veterinary and Agricultural University, Department of Economics and Natural Resources, Unit of Forestry. Unpublished manuscript.

KVIST, L.P.; GRAM, S.; CÁCERES, A.C.; ORÉ, I.B. 1999b. *Socio-economy of villagers in the Peruvian Amazon with a particular focus at extraction: A comparison of seven flood plain communities along the lower Ucayali and Marafion rivers*. Copenhagen: Royal Veterinary and Agricultural University, Department of Economics and Natural Resources, Unit of Forestry. Unpublished manuscript.

LAMPRECHT, H. 1989. *Silviculture in the tropics. Tropical forest ecosystems and their tree species - possibilities and methods for their long-term utilization.* Eschbom: GTZ. 296 pp.

_____ 1993. Silviculture in the tropical natural forests. In: L. Pancel (editor). *Tropical forestry handbook*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. pp. 727-810.

LANG, G.E.; KNIGHT, D.H. 1983. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. In: *Ecology*, 64(5): 1075- 1 080.

LEIGH, E.G.; RAND, A.S.; WINDSOR, D.M. 1982. *The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes*. Washington: The Smithsonian Institution. 503 pp.

LIEBERMAN, D.; LIEBERMAN, M.; HARTSHORN, G.S.; PERALTA, R. 1985a. Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. In: *Journal of Tropical Ecology*, 1: 97-109.

____ 1985b. Mortality patters and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. In: *Journal of Ecology*, 73: 915-924.

____ 1990. Forest dynamics at La Selva biological station, 1969-1985. In: A.H. Gentry (editor). *Four neotropical rainforests*. New Haven: Yale University Press. pp. 509-521.

MCDADE, L.A.; BAWA, K.S.; HESPENHEIDE, H.A.; HARTSHORN, G.S. 1994. *La Selva. Ecology and natural history of a Neotropical rain forest.* Chicago: The University of Chicago Press.

NEBEL, G.; KVIST, L.P.; VANCLAY, J.; CHRISTENSEN, H.; FREITAS, L.; RUÍZ, J. 1999a. *Structure and floristic composition of flood plain forests in the Peruvian Amazon: I. Overstorey*. Copenhagen: Royal Veterinary and Agricultural University, Department of Economics and Natural Resources, Unit of Forestry. Unpublished manuscript.

NEBEL, G.; DRAGSTED, J.; VANCLAY, J. 1999b. *Structure and floristic composition of flood plain forests in the Peruvian Amazon: II. The understorey of restinga forests*. Copenhagen: Royal Veterinary and Agricultural University, Department of Economics and Natural Resources, Unit of Forestry. Unpublished manuscript.

PHILLIPS, O.L.; GENTRY, A.H. 1994. Increasing turnover through time in tropical forests. In: *Science*, 263: 954-958.

PHILLIPS, O.L.; HALL, P.; GENTRY, A.H.; SAWYER, S.A.; VÁSQUEZ, R. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests. In: *Pro. Natl. Acad. Sci.* (USA), 91: 2805-2809.

PUTZ, F.E.; MILTON, K. 1982. Tree mortality rates on Barro Colorado lsland. In: E.G. Leigh; A.S. Rand; D.M. Windsor (editors). *The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution. pp. 95-100.

RANKIN-DE-MÉRONA, J.M.; HUTCHINGS, H.; LOVEJOY, T.E. 1990. Tree mortality and recruitment over a five-year period in undisturbed upland rainforest of the Central Amazon. In: A.H. Gentry (editor). *Four neotropical rainforests*. New Haven: Yale University Press. pp. 573-584.

RICHARDS, P.W. 1996. *The tropical rain forest*. Cambridge: Cambridge University Press. 575 pp.

SALO, J.; KALLIOLA, R.; HÁKKINEN, L.; MÁKINEN, Y.; NIEMELÁ, P.; PUHAKKA, M.; COLEY, P.D. 1986. River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. In: *Nature*, 322: 254-258.

SILVA, J.N.M. 1989. *The behaviour of the tropical rain forest of the Brazilian Amazon after logging*. Oxford: Oxford Forestry Instituto. 302 pp.

SWAYNE, M.D.; HALL, J.B.; ALEXANDER, I.J. 1987a. Tree population dynamics at Khade, Ghana (1968-1982). In: *Journal of Tropical Ecology*, 3: 331-345.

SWAYNE, M.D.; LIEBERMAN, D. Y PUTZ, F.E. 1987b. The dynamics of tree populations in tropical forests: a review. In: *Journal of Tropical Ecology*, 3: 359-366.

UHL, C.; CIARK, K.; DEZZEO, N.; MAQUIRINO, P. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. In: *Ecology*, 69(3): 751-763.

VAN DER MEER, P.J.; BONGERS, F. 1995a. Patterns of treefalls and branchfalls. In: P.J. Van der Meer (editor). *Canopy dynamics of a tropical rain forest in French Guiana*. Den Haag: CIP-Data Koninklijke Bibliotheck. pp. 35-57.

_____ 1995b. Formation and closure of canopy gaps in the rain forest of Nouragues, French Guiana. *In*: P.J. Van der Meer (editor). *Canopy dynamics of a tropical rain forest in French Guiana*. Den Haag: CIP-Data Koninklijke Bibliotheek. pp. 58-78.

VANCLAY, J. 1993. Saving the tropical forest: needs and prognosis. In: *Ambio*, 22(4): 225-23 1.

_____ 1994. *Modelling forest growth and yield. Applications to mixed tropical forests*. Wallingford: CAB Intemational. 312 pp.

WHITMORE, T.C. 1995. Perspectives in tropical rain forest research. *In*: A.E. Lugo; C. Lowe (editors). *Tropical forests: ecology and management*. Berlin: Springer-Veriag. pp. 397-407.

WORBES, M. 1997. The forest ecosystem of the floodplains. In: W.J. Junk (editor). *The central Amazon floodplain. Ecology of a pulsing system*. Berlin: Springer-Veriag. pp. 223-266.

WORBES, M.; KLINGE, H.; REVILLA, J.D.; MARTIUS, C. 1992. On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of várzea forests in Central Amazonia. In: *Journal of Vegetation Science*, 3: 553-564.

Figura 1

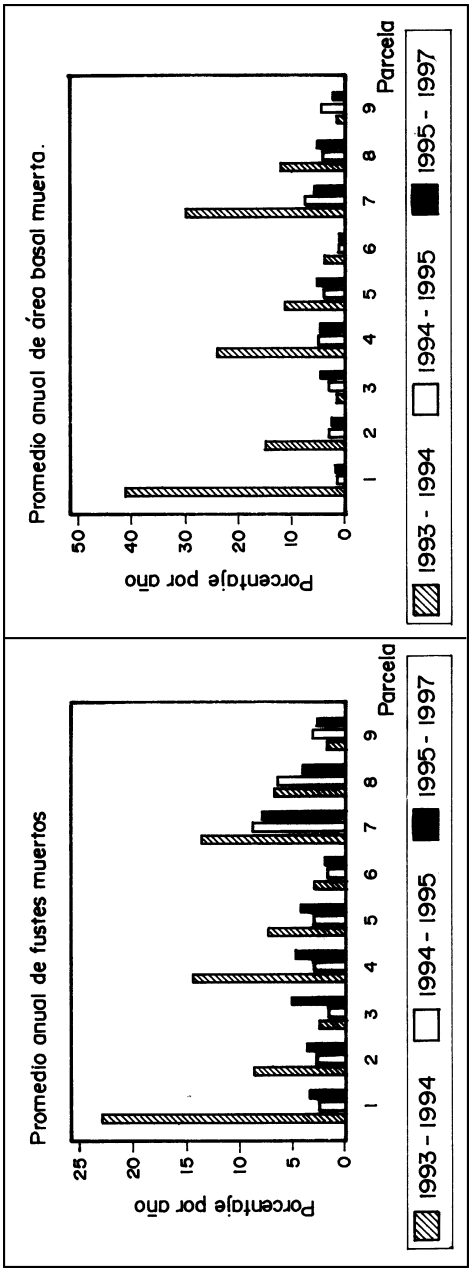

Fig. 1. Tasas anuales de mortalidad expresada en términos de fuste y área basal. Los datos pertenecen a las parcelas muestras situadas en los bosques de restinga alta (parcela 1-3), restinga baja (parcelas 4-6) y tahuampa (parcelas 7-9) en Braga – Supay y Lobillo, Amazonía Peruana. Las parcelas 1, 4 y 7 fueron sometidas a un apeado intenso, las parcelas 2, 5 y 8 a un apeado moderado, mientras que las parcelas 3, 6 y 9 permanecieron intactas.

Figura 2

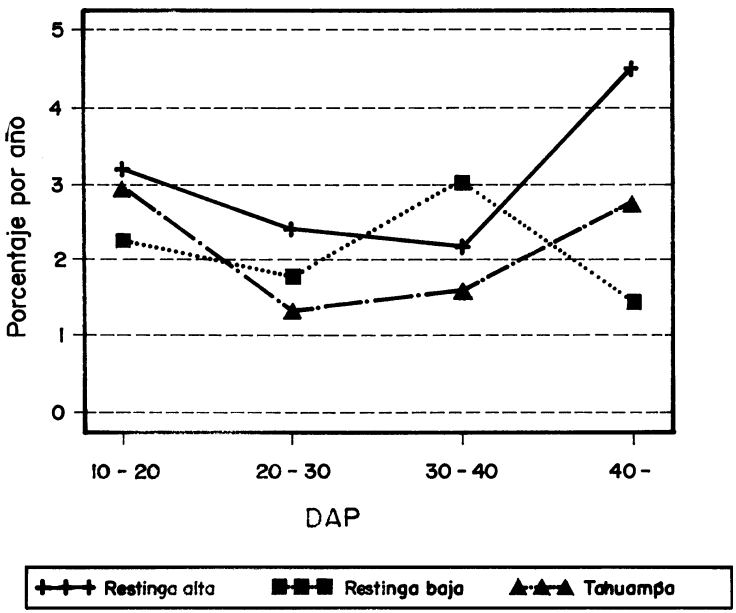

Fig. 2. Tasas de mortalidad promedio anual expresada en términos de fuste por clase diamétrica para las parcelas-muestra-permanentes-intactas, localizadas en los bosques de la llanura aluvial inundable de Braga-Supay y Lobillo, Amazonía Peruana.

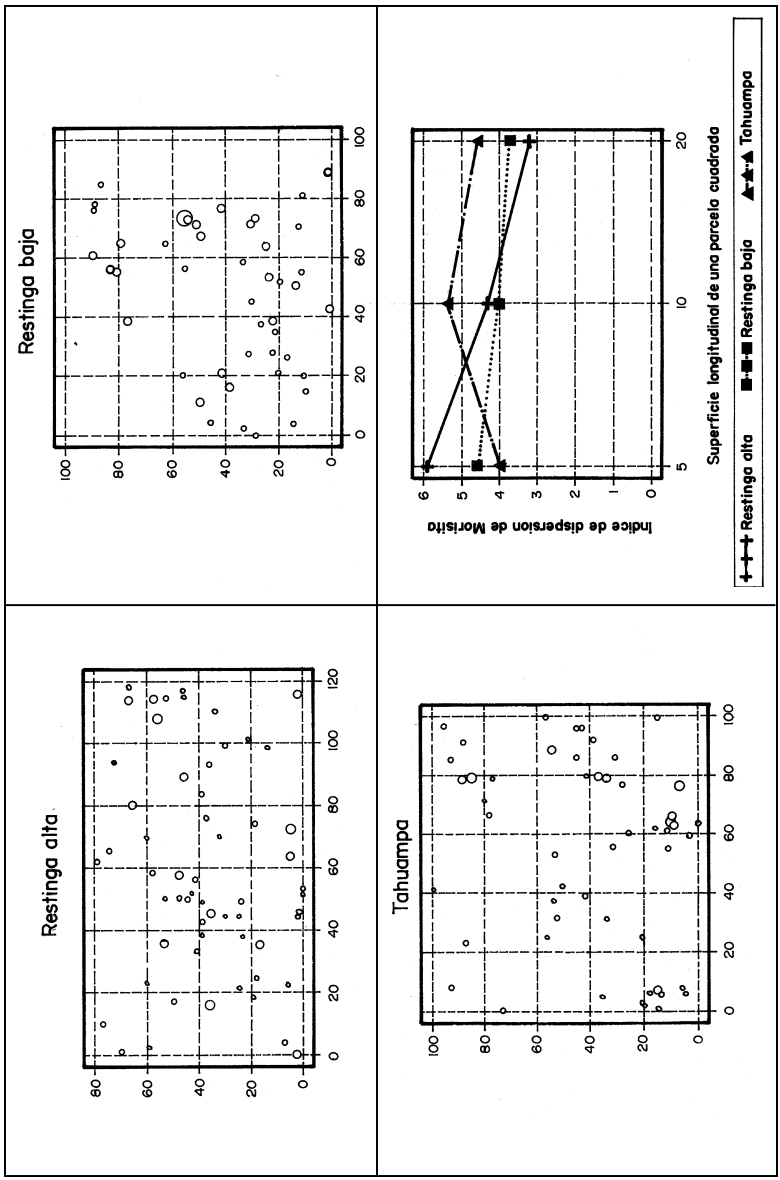

Fig. 3. Dispersión de individuos muertos en las parcelas permanentes de muestreo sin tratamiento durante el periodo 1993 a 1997. En los bosques de la llanura aluvial inundable de Braga – Supay y Lobillo, Amazonía Peruana. Los valores corresponden al índice de dispersión de Morisita (I_δ)

Figura 4

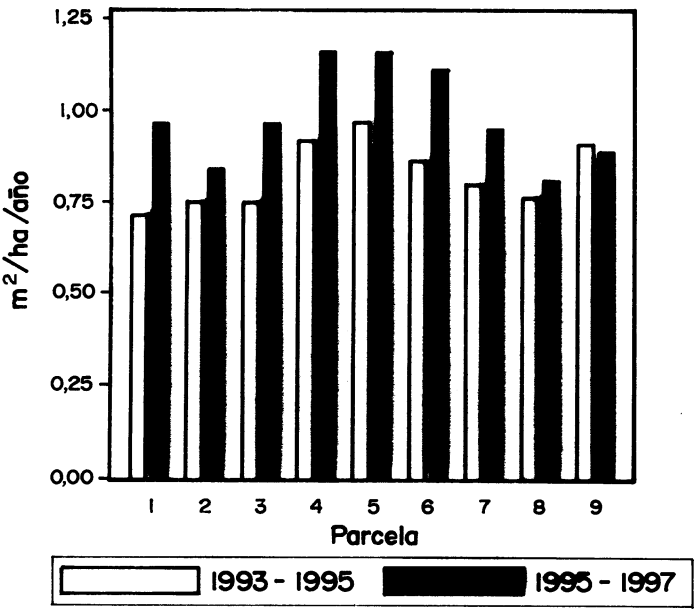

Fig. 4. Incremento medio anual en área basal (m^2/ha/año) en parcelas permanentes de crecimiento situadas en los bosques de la llanura aluvial inundable de restinga alta (parcelas 1-3), restinga baja (parcelas 4-6) y tahuampa (parcelas 7-9) en Braga-Supay y Lobillo, Amazonía Peruana. Las parcelas 1, 4 y 7 fueron sometidas a un apeo intenso; las parcelas 2, 5 y 8 a un apeado moderado, mientras que las parcelas 3, 6 y 9 permanecieron intactas.

Figura 5

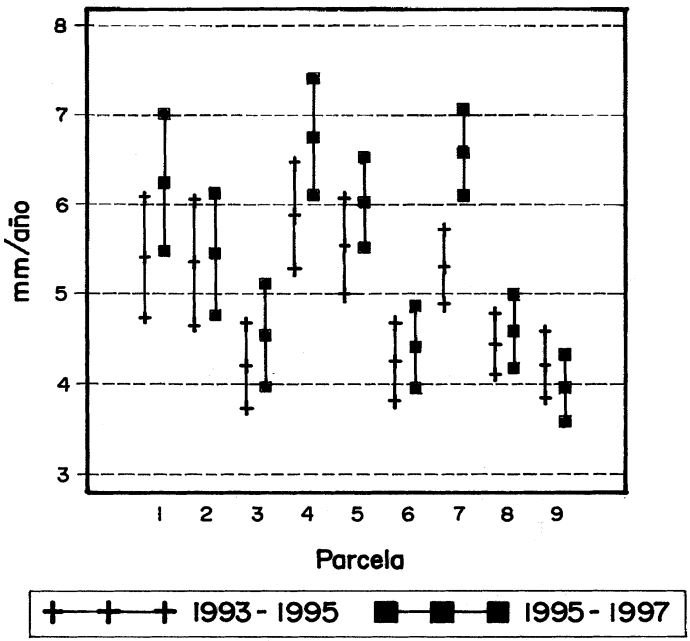

Fig. 5. Promedio y límites al 95% de confianza para el incremento medio anual en diámetro (mm/año) de lo individuos < 10 cm DAP en las parcelas permanentes de crecimiento localizadas en los bosques de la llanura aluvial inundable de restinga alta (parcelas 1-3), restinga baja (parcelas 4-6) y tahuampa (parcelas 7-9) en Braga -Supay y Lobillo, Amazonía Peruana. Las parcelas 1, 4 y 7 fueron sometidas a un apeo intenso; las parcelas 2, 5 y 8 a un apeado moderado, mientras que las parcelas 3, 6 y 9 permanecieron intactas.