

MORTALIDAD Y RECLUTAMIENTO DE ÁRBOLES EN UN BOSQUE PLUVIAL TROPICAL DE CHOCÓ (COLOMBIA)

MORTALITY AND RECRUITMENT OF TREES IN A TROPICAL RAIN FOREST OF CHOCÓ (COLOMBIA).

Harley Quinto Mosquera¹; Reimer Rengifo Ibargüen² y Yan Arley Ramos Palacios³

Resumen. Se calcularon las tasas de mortalidad y reclutamiento de árboles en una parcela permanente de investigación de un bosque pluvial tropical. El estudio se basó en dos mediciones, una realizada en el año 1998 y la otra en el 2005, en las cuales se midió el diámetro (DAP) a todos los árboles con $DAP \geq 10$ cm y se censaron los individuos muertos y reclutados. Se determinaron los tipos de mortalidad y se calculó el coeficiente de mortalidad, el coeficiente de reclutamiento exponencial, la biomasa aérea (BA) y la vida media del bosque. En el primer censo se registraron 709 individuos y en el segundo se encontraron 710. La tasa media anual de mortalidad de árboles fue 1,39% y el coeficiente de mortalidad exponencial fue 1,41%; los tipos de mortalidad más comunes fueron: volcamiento de raíz y muerte en pie. La tasa de reclutamiento anual fue 1,2% y el coeficiente de reclutamiento exponencial registró 1,19%. La vida media estimada de la parcela fue 58,6 años. La BA fue de 237,31 t ha⁻¹ en el año 1998, y en el 2005 fue 259,9 t ha⁻¹. Los individuos reclutados presentaron BA de 5,08 t ha⁻¹, y los muertos de 17,72 t ha⁻¹; el incremento en BA de sobrevivientes fue 30,97 t ha⁻¹ promedio. La similitud en el número de individuos entre mediciones, así como en los demás parámetros evaluados, sugieren un posible equilibrio entre mortalidad y reclutamiento del bosque. Con base en estos resultados, no se puede rechazar la hipótesis de equilibrio dinámico.

Palabras claves: Dinámica de bosques, parcelas permanentes, vida media del bosque, biomasa aérea.

Abstract. Rates of mortality and recruitment of trees were calculated in a permanent research plot established in the tropical wet forest. The study was based on two measurements, one was done in 1998 and the other in 2005, in which were measured the diameter (DBH) of trees with $DBH \geq 10$ cm and surveyed dead and recruited trees. We also determined the type of mortality, the mortality and exponential recruitment coefficient, the aboveground biomass (AB) and the mean life of the forest. In the first census 709 individuals were recorded and 710 in the second one. The mean annual mortality rate of trees was 1.39% and the exponential mortality coefficient was 1.41%; the most common types of mortality were uprooting and snags. Annual recruitment rate was 1.2% and the exponential rate of recruitment was 1.19%. Mean life of this forest was estimated in 58.6 years. The AB was of 237.31 t ha⁻¹ in the year 1998, and in the 2005 was of 259.9 t ha⁻¹. The recruited individuals presented AB of 5.08 t ha⁻¹, and the deads of 17.72 t ha⁻¹; the increment of AB in survivors was 30.97 t ha⁻¹ average. Similarity of number of individuals between measurements, as well as in the other parameters evaluated, suggest a possible balance between mortality and recruitment of this forest. Based on the results of this study, we could not reject the hypothesis of dynamic equilibrium of this tropical wet forest.

Key words; Dynamics forests, permanent plots, mean life of the forest, aboveground biomass.

Los bosques húmedos tropicales son sistemas dinámicos, descritos como mosaicos de parches de tamaños y etapas diferentes de regeneración, originados por la caída de árboles; en estos ecosistemas se presentan constantemente procesos como polinización, diseminación y germinación, que constituyen la dinámica de los bosques (Brokaw, 1985; Asquito, 2002).

Entre los procesos más importantes que se presentan en los bosques húmedos tropicales se pueden mencionar la mortalidad y el reclutamiento de árboles; la primera se refiere al porcentaje de árboles que mueren en un periodo de tiempo dado; y el segundo, a la capacidad que tiene el bosque para incrementar

el número de árboles, como manifestación de la fecundidad de las especies, lo mismo que del crecimiento y sobrevivencia de los individuos arbóreos juveniles (Londoño y Jiménez, 1999; Melo y Vargas, 2003).

La mortalidad de árboles en bosques naturales se genera por factores endógenos y disturbios exógenos que afectan a las comunidades vegetales (Bormann y Likens, 1979; Londoño y Jiménez, 1999; Arriaga, 2000; Melo y Vargas, 2003). Dicha mortalidad es generada comúnmente por procesos como la senescencia, ó por factores exógenos como sustancias tóxicas, agentes patógenos, parásitos y consumidores. Igualmente, la acción intensa de huracanes, incendios, derrames de hidrocarburos, deslizamientos, entre otros, sobre

¹ Biólogo. Estudiante de Maestría en Bosques y Conservación Ambiental. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Facultad de Ciencias Agropecuarias. A.A. 1779. Medellín, Colombia. <harquint2000@yahoo.es>

² Profesor de Cátedra. Universidad Tecnológica del Chocó "Diego Luís Córdoba". Ciudadela Universitaria, Barrio Medrano, Quibdó, Chocó <rengifoibarguen@gmail.com>

³ Profesor Asistente. Universidad Tecnológica del Chocó "Diego Luís Córdoba". Ciudadela Universitaria, Barrio Medrano, Quibdó, Chocó <yaramosp@unal.edu.co>

Recibido: Mayo 23 de 2008; Aceptado: Junio 2 de 2009.

Rev. Fac. Nac. Agron. Medellín 62(1): 4855-4868. 2009

los bosques naturales, incrementan la mortalidad de árboles (Lugo y Scatela, 1996). La periodicidad y frecuencia de cada una de las causas es diferente y opera en escalas de distinta intensidad, espacio y tiempo. Se puede clasificar de acuerdo a su intensidad en: transfiendo cuando es menor al 5% por año y catastrófica cuando supera dicho porcentaje (Lugo y Scatela, 1996; Londoño y Jiménez, 1999; Melo y Vargas, 2003).

La muerte y el posterior reclutamiento de los árboles son fundamentales para mantener la regeneración natural y la diversidad vegetal del bosque. Especialmente cuando la intensidad de la mortalidad es de carácter intermedio y, se generan claros naturales en el dosel; todo esto, respaldado en la hipótesis de los disturbios intermedios (Fox y Connell, 1979; Brokaw, 1992; Córdoba *et al.*, 2005); por lo tanto, estos procesos son fundamentales en la dinámica de los bosques.

La relación entre la mortalidad y el reclutamiento son importantes porque mantienen más o menos constante la densidad de árboles en el bosque. En este sentido, algunos investigadores afirman que las variables estructurales como densidad, área basal y número de especies, fluctúan en torno de un valor medio a lo largo del tiempo. Y que, esa constancia relativa es mantenida a través de un balance adecuado entre las tasas de mortalidad y reclutamiento de árboles (Peralta *et al.*, 1987; Ramírez *et al.*, 2002).

Hace algunas décadas, algunos investigadores (Whitmore, 1978; Bormann y Linkens, 1979), plantearon que en los bosques naturales maduros en condiciones imperturbadas la biomasa total oscila alrededor de un promedio a través del tiempo, debido entre otras cosas a procesos de mortalidad y reclutamiento de árboles. Dichos procesos hacen que el bosque se conserve en equilibrio dinámico en términos de su biomasa en largos períodos de tiempo (Bormann y Linkens, 1979). Sin embargo, otros investigadores afirman que debido al cambio climático global y a procesos como la fragmentación de hábitats, las tasas de mortalidad y reclutamiento de árboles han aumentado en las últimas décadas en muchos bosques tropicales (Phillips *et al.*, 1994); lo cual supone un incremento en el dinamismo de los bosques tropicales, que podría afectar significativamente la composición y diversidad de especies arbóreas presentes en dichos ecosistemas.

A pesar de que se han realizado diversas investigaciones sobre la mortalidad y el reclutamiento de árboles en diferentes bosques tropicales (Peralta *et al.*, 1987, Brokaw, 1992; Lugo y Scatela, 1996; Londoño y Jiménez, 1999; Ramírez *et al.*, 2002; Melo y Vargas, 2003), aún es escasa la información para dichos bosques, especialmente cuando presentan precipitación promedio anual superior a 7000 mm, en los que las fuertes lluvias pueden tener efecto significativo sobre el dinamismo del bosque. Debido a lo anterior, para probar si se cumple la hipótesis del equilibrio dinámico en términos de la biomasa aérea y densidad de árboles en bosques pluviales tropicales (10000 mm anuales), se plantea como objetivo evaluar la mortalidad y reclutamiento de árboles en un bosque maduro imperturbado en una escala local. Para dicha finalidad se empleó una parcela de 20 m x 500 m (1 ha) instalada en un bosque maduro en la localidad de Salero (Chocó-Colombia).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. El estudio se realizó en la Parcela Permanente de Investigación en Biodiversidad (PPIB), ubicada en el corregimiento de Salero, municipio de Unión Panamericana (Chocó, Colombia). Dicha parcela fue instalada en un bosque maduro primario (Figura 1).

El clima del corregimiento de Salero se encuentra condicionado por una precipitación anual de 6885 mm, humedad relativa de 90%, una temperatura promedio entre 26 °C - 30 °C, una altura promedio de 100 msnm (Eslava, 1994). La PPIB se encuentra localizada a los 5°18'950" de latitud norte y a los 76°36'742" de longitud oeste; con una temperatura interna de 26,5 °C, humedad relativa de 95%; una altura aproximada de 135 msnm y una extensión de 25 ha (Palacios *et al.*, 2003a).

Está localizada al nororiente de la comunidad de Salero, la cual dista de esta a hora y media por trocha hasta el sitio denominado Catanguero, ubicado al margen derecho de la quebrada Candelaria; afluente principal que recoge las aguas de los riachuelos que escurren de la PPIB, entre ellos el Catanguero. En estos bosques el terreno es quebrado con diferentes pendientes en los que se desarrollan diferentes especies y es común encontrar árboles caídos debido a distintos procesos naturales y antrópicos, que afectan la dinámica natural del ecosistema.

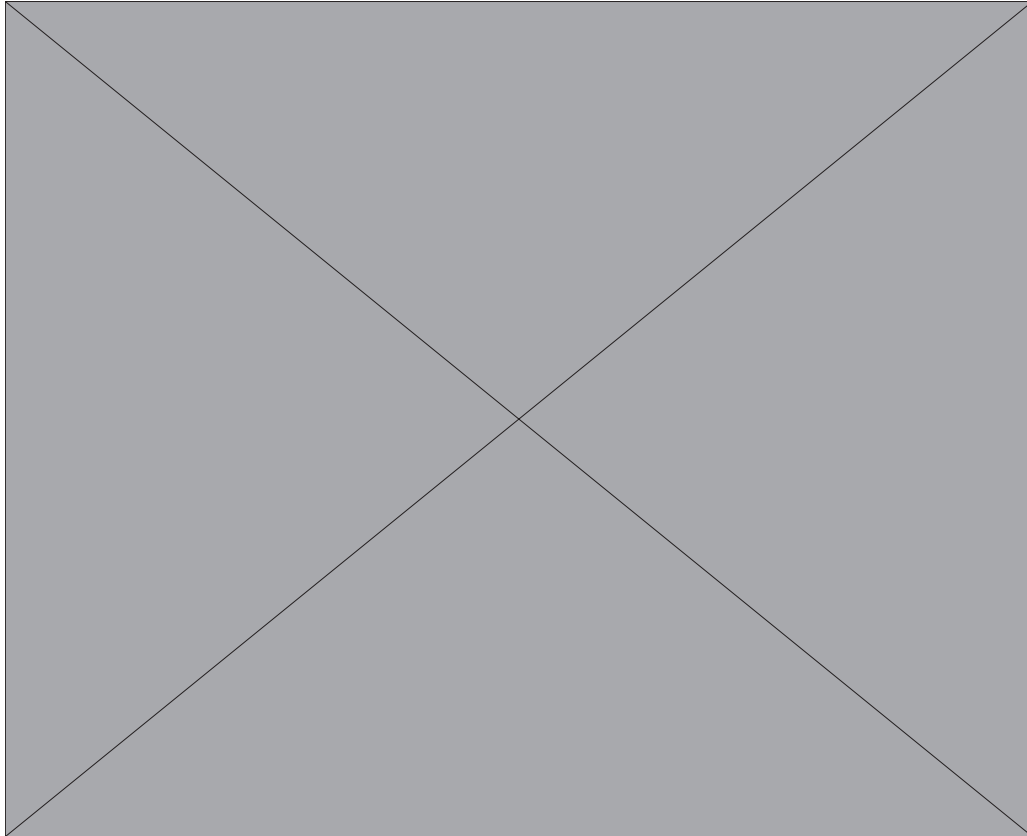


Figura 1. Ubicación de la Parcela Permanente de Investigación en Biodiversidad en el corregimiento de Salero, Unión Panamericana, Chocó – Colombia.

La PPIB consiste en un cuadrado de 500 x 500 m (25 ha), dividida en 25 subparcelas rectangulares de 500 x 20 m (1ha), que se identifican con las letras del abecedario desde la "A" hasta la "Y". Cada una de estas sub-parcelas se divide en 25 cuadrantes de 20 x 20 m (400 m²). A su vez, cada uno de los cuadrantes está dividido en cuatro cuadrículas de 10 x 10 m (100 m²). En el presente trabajo se realizó un análisis de la dinámica en una escala local, en una hectárea de la PPIB, pues fue la única que poseía mediciones de árboles de cerca de 8 años. Se tomaron como unidades representativas de muestreo los 25 cuadrantes de 20 x 20 m (400 m²) de la sub-parcela "E" y los individuos arbóreos presentes. Parcelas de éste mismo tamaño (1 ha) han sido empleadas con precisión en anteriores investigaciones que detallan la variabilidad local en la biomasa, diversidad y dinámica de la vegetación (Vallejo *et al.*, 2005).

La mayor parte del territorio se encuentra ubicado en la zona de vida de Bosque Pluvial Tropical (Bp-T) a Bosque muy Húmedo Tropical (bmh-T) (Holdridge, 1996). Al nivel de la composición florística de la parcela, la zona presenta familias botánicas

abundantes y frecuentes que caracterizan este tipo de ecosistemas: *Sapotaceae*, *Lecythidaceae*, *Arecaceae*, *Euphorbiaceae*, *Mirysticaceae*, *Chrysobalanaceae*, *Moraceae*, *Clusiaceae*, *Caesalpinaceae*, *Vochysiaceae*, *Apocynaceae*, *Fabaceae* y *Bombacaceae*. Donde predominan especies como el juanchito (*Mabea chocoensis*), palma de mil pesos (*Jessenia bataua*), lechero (*Brosimum utile*), vaina (*Matisia bullata*), guasco (*Eschweilera pittieri*), palma memé (*Wettinia quinaria*), carbonero (*Licania* sp), guayabo (*Croton jorgei*), caimito (*Chrysophyllum* sp), entre otras especies (Palacios y Ramos, 1999; García *et al.*, 2003).

Los suelos son planos con ondulaciones, drenaje externo medio e interno medio y natural imperfecto; el horizonte mineral es de color olivo pálido con textura franca, contenido de calcio y magnesio bajo, potasio bajo a muy bajo, fósforo y aluminio con porcentajes muy bajos, aspectos que hacen considerar a estos suelos poco fértiles, con reducida saturación de bases y bajo pH (Rengifo y Corredor, 2001). El área de estudio hace parte de la hoya hidrográfica del río San Juan, las épocas de lluvia en la región se presentan dos veces al año, la primera en abril y mayo, y la segunda en los meses de septiembre y octubre (Eslava, 1994).

Para cuantificar las tasas de mortalidad y reclutamiento de árboles en el Bosque Pluvial Tropical de Salero (Chocó) se realizaron dos mediciones, una entre abril y agosto del año 1998 y otra entre junio y septiembre de 2005, en las cuales se censaron todos los árboles con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 10 cm presentes en los 25 cuadrantes de la sub-parcela "E" de la parcela. Se cuantificaron los individuos muertos y los reclutados (que alcanzaron los 10 cm de DAP), igualmente se determinaron los tipos de mortalidad de árboles, teniendo en cuenta las siguientes categorías (muertos en pie, tronco partido, caído de raíz, individuos desaparecidos, cortados); de acuerdo a las metodologías empleadas por Melo y Vargas (2003), Londoño y Jiménez (1999), Chao y Phillips (2005). Asimismo, en este estudio se calcularon: el coeficiente de mortalidad, coeficiente de reclutamiento exponencial y la vida media del bosque (Sheil *et al.*, 1995; Del Valle, 1999; Londoño y Jiménez, 1999; Ramírez *et al.*, 2002; Melo y Vargas, 2003; Chao y Phillips, 2005), mediante los siguientes modelos matemáticos:

Coeficiente de mortalidad exponencial. Se puede calcular a partir de la pendiente del logaritmo neperiano de la curva de sobrevivencia, mediante:

$$\lambda_m = [\ln(N_0/N_s)/t] \times 100$$

Donde: λ_m = Coeficiente de mortalidad exponencial

Ln =Logaritmo neperiano

N_0 =Número de individuos inicialmente inventariados

N_s =Número de individuos inicialmente inventariados sobrevivientes en un inventario posterior, después de un intervalo t de tiempo,

$$N_s = N_0 - M_u$$

M_u =Número de individuos muertos durante el intervalo t de tiempo.

t =Intervalo de tiempo en años, transcurrido entre los dos inventarios.

Tasa anual de mortalidad.

$$r_m = [1 - (N_s/N_0)^{1/t}] \times 100$$

Donde: r_m =Tasa anual de mortalidad expresada en porcentaje

N_0 =Número de Individuos inicialmente inventariados

N_s =Número de individuos inicialmente inventariados sobrevivientes en un inventario posterior, después de un intervalo t de tiempo,

$$N_s = N_0 - M_u$$

M_u =Número de individuos muertos durante el intervalo t de tiempo.

t =Intervalo de tiempo en años, transcurrido entre los dos inventarios.

Coeficiente de reclutamiento exponencial.

Según Londoño y Álvarez (1997), se puede calcular en términos similares a la mortalidad, el coeficiente se obtiene de una función exponencial de incremento poblacional.

$$\lambda_r = [\ln(N_t/N_0)/t] \times 100$$

Donde: λ_r =Coeficiente de reclutamiento exponencial

Ln =Logaritmo neperiano

N_t =Número de Individuos inicialmente inventariados mas los reclutados durante el periodo t de tiempo, $N_t = N_0 + I$

N_0 =Número de individuos inicialmente inventariados

I =Número de individuos reclutados durante el intervalo t de tiempo.

t =Intervalo de tiempo en años, transcurrido entre los dos inventarios.

Tasa anual de reclutamiento.

$$r_r = [(N_t/N_0)^{1/t} - 1] \times 100$$

Donde: r_r =Tasa anual de reclutamiento expresada en porcentaje

N_t =Número de Individuos inicialmente inventariados mas los reclutados durante el periodo t de tiempo, $N_t = N_0 + I$

N_0 =Número de individuos inicialmente inventariados

I =Número de individuos reclutados durante el intervalo t de tiempo.

t =Intervalo de tiempo en años, transcurrido entre los dos inventarios.

La vida media del bosque. Definida como el tiempo estimado para que la población inicial se reduzca a la mitad (Swaine y Lieberman, 1987; Ramírez *et al.*, 2002), se calculó como:

$$t_{0,5} = (\ln 0,5)/\ln (1-M)$$

Donde:

$t_{0,5}$ =Vida media del bosque.

Ln =Logaritmo neperiano;

M =Tasa anual de mortalidad

Los árboles muertos y reclutados de este estudio se organizaron de acuerdo a las categorías diamétricas. En tal sentido, se emplearon intervalos de 10 cm, de la siguiente forma: I (10–19,9 cm), II (20–29,9 cm), III (30–39,9 cm), IV (40–49,9 cm), V (50–59,9 cm), VI (60–69,9 cm), VII (>70 cm). Igualmente, se analizó la distribución de los individuos muertos de acuerdo a las alturas de los árboles, en los rangos I (4–15 m), II (16–27 m), III (28–39 m), IV

(40–50 m), y V (51–60 m) (Palacios *et al.*, 2003b). Para la medición de las alturas totales de los árboles vivos en las parcelas se empleó un clinómetro Suunto y se efectuaron mediciones a distancias fijas de 15 y 20 m de observación. Para obtener la altura total del árbol se tuvo en cuenta el ángulo a la copa del árbol, la distancia de observación y la altura de la persona que realiza la medición (Mostacedo y Fredericksen, 2000). La fórmula para medir la altura (H) de árboles con distancias conocidas fue:

$$h = 15m * \text{Tana} + P$$

Donde: h = altura total, Tana = tangente de un ángulo, P = altura de la persona que realiza la medición. Para los árboles muertos y troncos caídos se midió directamente su longitud.

Para la densidad de la madera de cada una de las especies, se tomaron los valores publicados recientemente en bosques de la Amazonia (Baker *et al.*, 2004). La medición de la biomasa aérea de los árboles se realizó con la ecuación de Chave *et al.* (2005), que estima la biomasa aérea en función del diámetro (DAP), altura total (H) y densidad de la madera (ρ). Dicha ecuación fue:

$$BA \text{ (kg)} = \text{EXP}(-2,557 + 0,94 * \ln(\rho * \text{DAP}^2 * H)).$$

Donde BA es la biomasa aérea.

Análisis estadístico. Para relacionar el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura total de los

árboles que murieron durante el periodo de medición con el tipo de mortalidad, se empleó un análisis de varianza ANAVA para la altura total de los árboles; mientras que, para el DAP se utilizó un análisis de Kruskal-Wallis debido a que los datos no cumplían con los supuestos de normalidad. Igualmente, se realizó una ANAVA para relacionar la biomasa aérea con los años de medición y una prueba de independencia Crosstabulation para datos cualitativos para relacionar las familias botánicas con el tipo de mortalidad. Todos los análisis se realizaron con el programa Statgraphics 5.1. (Statistical Graphics Corporation, 2002).

RESULTADOS

En el primer censo de la sub-parcela "E" de la PPIB se registraron 709 individuos (Palacios *et al.*, 2003b). Mientras que en la segunda medición se contabilizaron 710 árboles. En este sentido, se encontró que la tasa anual de mortalidad luego de 7 años fue de 1,39%, mientras el coeficiente de mortalidad exponencial fue 1,41%. La tasa de reclutamiento anual fue 1,2% y el coeficiente de reclutamiento exponencial fue 1,19%; la vida media de la sub-parcela fue de 58,6 años. Cabe mencionar que la similaridad entre la tasa de mortalidad y de reclutamiento en términos de la cantidad de individuos, muestra un posible equilibrio dinámico en el bosque pluvial tropical de Salero (Tabla 1).

Tabla 1. Tasas de mortalidad y reclutamiento en la Parcela Permanente de Investigación en Biodiversidad de Salero (Unión Panamericana – Chocó, Colombia).

| Mortalidad y reclutamiento en la subparcela "E" | |
|--|-------|
| Número total de árboles en 1998 (individuos/ha) | 709 |
| Número total de árboles en 2005 (individuos/ha) | 710 |
| Número de individuos muertos (individuos/ha) | 64 |
| Número de individuos reclutados (individuos/ha) | 62 |
| Número de individuos sobrevivientes (individuos/ha) | 645 |
| Número de individuos inicialmente inventariados más los reclutas (individuos/ha) | 774 |
| Tiempo de medición (años) | 7 |
| Promedio de coeficiente de mortalidad exponencial por cuadrantes | 1,41 |
| Promedio de coeficiente de reclutamiento exponencial por cuadrantes | 1,19 |
| Promedio de tasa anual de mortalidad por cuadrantes | 1,39 |
| Promedio de tasa anual de reclutamiento por cuadrantes | 1,2 |
| Vida media del bosque (años) | 58,61 |

Por otro lado, la biomasa aérea (BA) de árboles fue de 237,31 t ha⁻¹ en el año 1998, mientras que en el 2005 fue de 259,9 t ha⁻¹, las cuales no presentaron diferencias estadísticamente significativas (F= 0,59; P > 0,05) en sus promedios a un nivel de confianza del 95%. Los individuos reclutados (con 5,08 t ha⁻¹) presentaron menor BA que los árboles muertos (con 17,72 t ha⁻¹); por su parte, el incremento en BA de los individuos sobrevivientes fue de 30,97 t ha⁻¹ promedio, lo cual compensó las pérdidas de BA por mortalidad. Estos resultados suponen un posible equilibrio dinámico en términos de la BA en dicho bosque. (Tabla 2).

Los árboles muertos que se registraron en la sub-parcela fueron de las especies: *Licania* sp., *Vochysia* sp., *Anaxagorea allenii*, *Caryocar nuciferum*, *Chrysophyllum* sp., *Croton jorgei*, *Eschweilera*

pittieri, *Osteophloem platyspermum*, *Ardisia cogolloi*, *Brosimum utile*, entre otras. De dichas especies, *Licania* sp. presentó la mayor cantidad de individuos muertos (5 árboles), y en las otras especies registraron de un individuo muerto cada una. Por otro lado, al analizar los datos al nivel de familias botánicas, se encontró que las *Annonaceae* con ocho individuos muertos, las *Chrysobalanaceae* y *Lecythydaceae* ambas con cinco árboles muertos, las *Sapotaceae*, *Euphorbiaceae* y *Arecaceae* todas con cuatro, presentaron la mayor mortalidad. Mientras que las familias *Burseraceae*, *Moraceae*, *Myristicaceae*, *Vochysiaceae*, *Caryocaraceae*, *Clusiaceae*, *Icacinaceae*, *Lauraceae*, *Meliaceae*, *Mimosaceae*, *Myrtaceae*, *Anacardiaceae*, *Dilleniaceae*, *Fabaceae*, *Magnoliaceae*, *Myrsinaceae*, *Olacaceae*, *Rhizophoraceae* y *Rutaceae* presentaron menos de tres individuos muertos.

Tabla 2. Biomasa aérea en la Parcela Permanente de Investigación en Biodiversidad de Salero (Unión Panamericana – Chocó, Colombia).

| Año de observación | (t ha ⁻¹) |
|--|-----------------------|
| Promedio de biomasa aérea de árboles en 1998 por cuadrantes | 237,3 |
| Promedio de biomasa aérea de árboles en 2005 por cuadrantes | 260 |
| Promedio de biomasa aérea de árboles muertos por cuadrantes | 17,72 |
| Promedio de biomasa aérea de árboles reclutados por cuadrantes | 5,08 |
| Promedio de incremento en biomasa aérea de individuos sobrevivientes | 30,97 |

Los patrones de mortalidad encontrados, reportan que los árboles volcados de raíz con 16 (25%) registros son los más frecuentes, seguido de los muertos en pie con 15 (23%) individuos, los árboles desaparecidos 14 (22%), sin clasificación 14 (22%) individuos, los de tronco partido solo 5 (8%) individuos y por último no se encontraron individuos cortados.

Entre los patrones de mortalidad: Volcamiento de raíz, individuos desaparecidos, muertos en pie y sin clasificación, no se presentaron diferencias significativas. Solo los árboles con troncos partidos y cortados, fueron diferentes a los demás patrones de mortalidad debido a la menor cantidad de individuos (Tabla 3).

Tabla 3. Patrones de Mortalidad de árboles en la Parcela Permanente de Investigación en Biodiversidad de Salero (Unión Panamericana – Chocó, Colombia).

| Patrones de mortalidad | Individuos | (%) |
|--------------------------|------------|-------------|
| Volcamiento de raíz | 16 | 25 a |
| Muertos en pie | 15 | 23 a |
| Individuos desaparecidos | 14 | 22 a |
| Sin clasificación | 14 | 22 a |
| Tronco partido | 5 | 8 b |
| Cortados | 0 | 0 c |
| Total | 64 | 100% |

Las letras diferentes indican diferencias significativas para Duncan (F= 0,97; P=0,43)

En la distribución de la mortalidad de los árboles por categorías diamétricas se encontró que la clase I, registró 42 individuos muertos de 496 inicialmente inventariados en esta categoría; en la clase II se reportaron doce individuos de 121, la clase III se encontraron cuatro individuos de 44, en la IV cinco de 29, y en la categoría V un solo individuo de doce; sin embargo, las clases VI y VII con

cinco y dos individuos inicialmente inventariados respectivamente no incluyen árboles muertos (Tabla 4). Se puede apreciar que la mayor cantidad de individuos tanto reclutados como muertos se encuentran en la clase diamétrica I (10 – 19,9 cm). Igualmente en la Figura 2, se puede apreciar que la mayor cantidad de individuos muertos están en el rango 16 – 27 m.

Tabla 4. Mortalidad y reclutamiento de árboles en las categorías diamétricas en la Parcela Permanente de Investigación en Biodiversidad de Salero (Unión Panamericana – Chocó, Colombia).

| Categoría diamétrica | Individuos inicialmente inventariados | Individuos muertos | Individuos reclutados |
|----------------------|---------------------------------------|--------------------|-----------------------|
| I | 496 | 42 | 59 |
| II | 121 | 12 | 3 |
| III | 44 | 4 | 0 |
| IV | 29 | 5 | 0 |
| V | 12 | 1 | 0 |
| VI | 5 | 0 | 0 |
| VII | 2 | 0 | 0 |
| Total | 709 | 64 | 62 |

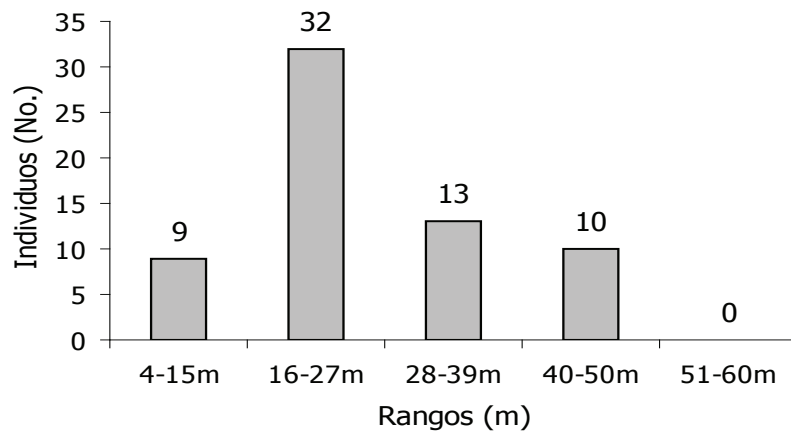


Figura 2. Distribución de la mortalidad de árboles por altura de los individuos en la Parcela Permanente de Investigación en Biodiversidad de Salero (Unión Panamericana – Chocó, Colombia).

No hubo diferencias estadísticamente significativas entre las medias del DAP con respecto al tipo de mortalidad en un 95,0% ($t= 3,38$; $P= 0,49$) (Figura 3A); tampoco hubo diferencias significativas entre las medias de las alturas totales con respecto al tipo de mortalidad en un 95,0% de confianza ($F= 0,13$; $P= 0,97$) (Figura 3B). Lo que muestra

que los tipos de mortalidad de los árboles no varían significativamente con el DAP y la altura. Las familias botánicas de los árboles muertos, igualmente no presentaron relación con el tipo de mortalidad ($P= 0,15$) (Figura 4). Aunque en las *Annonaceae* se registró que la mayoría de sus árboles (6) murieron por volcamiento de raíz (Figura 4).

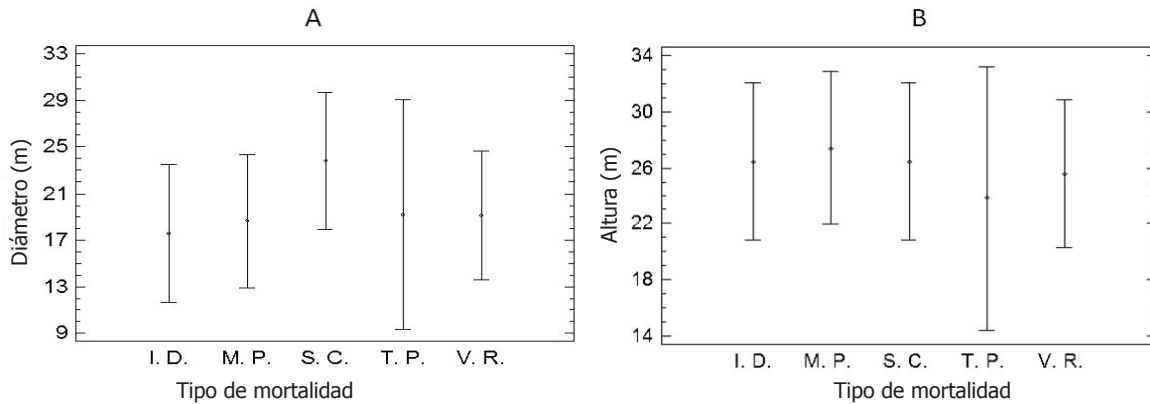


Figura 3. A. Análisis de varianza del DAP con respecto al tipo de mortalidad con un 95% de confianza. B. Análisis de varianza de la altura con respecto al tipo de mortalidad con un 95% de confianza en la Parcela Permanente de Investigación en Biodiversidad de Salero (Unión Panamericana – Chocó, Colombia). En donde I. D. (individuos desaparecidos), M. P. (muertos en pie), S. C. (sin clasificación), T. P. (tronco partido) y V. R. (volcamiento de raíz).

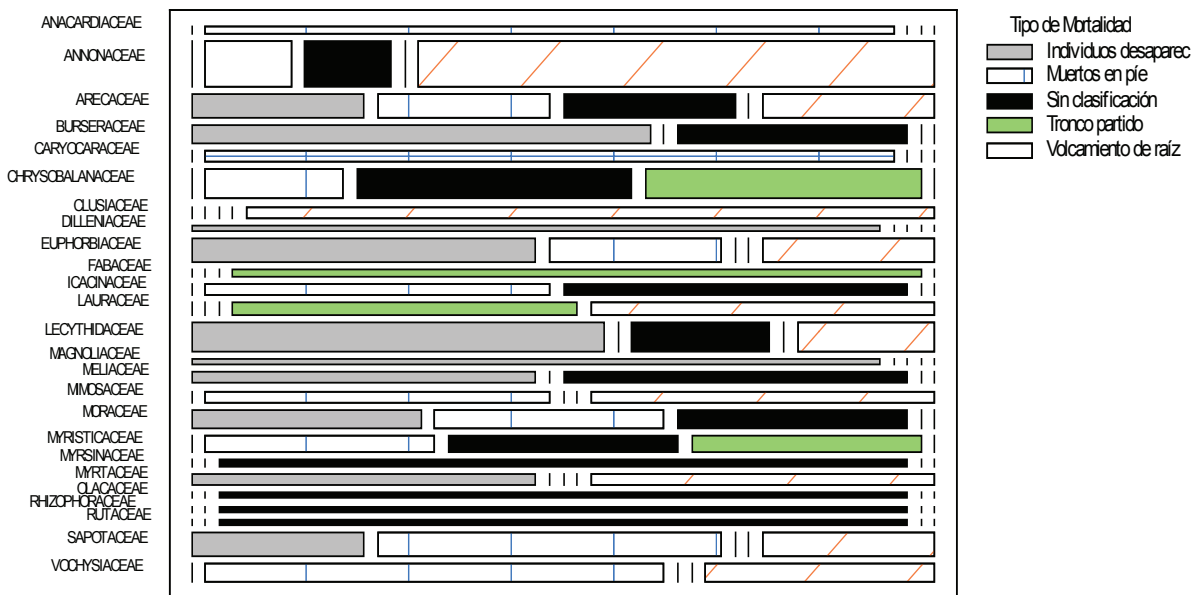


Figura 4. Mosaico de barras de las familias botánicas en relación al tipo de mortalidad en la Parcela Permanente de Investigación en Biodiversidad de Salero (Unión Panamericana – Chocó, Colombia).

DISCUSIÓN

Mortalidad de árboles. La tasa anual de mortalidad de árboles reportada en este estudio fue de 1,39%, por lo cual es considerada como “trasfondo” (<5%), de acuerdo a Lugo y Scatena (1996). Esta mortalidad comprende eventos de pequeña escala como muertos en pie, rompimiento del tallo y volcamiento de raíz, que se presentan en escala espacial pequeña y ocasionan cambios graduales. A diferencia con la mortalidad catastrófica (>5%), que se genera a mayor escala

y ocasiona cambios más significativos en el bosque (Londoño y Jiménez, 1999; Melo y Vargas 2003).

Phillips *et al.* (1994) encontraron tasas de mortalidad de árboles de entre 0,67 y 2,85% para bosques húmedos tropicales (Tabla 5). Luego, Lugo y Scatena (1996) hallaron una tasa de mortalidad con un valor medio de 1,6%, y afirmaron que pocas veces se excede el 3,0% y posteriormente, Lewis *et al.* (2004) calcularon un rango de 0,86% a 2,02% en las tasas de mortalidad de bosques tropicales de África, Latino

América, Asia y Australia. Dado que en los bosques pluviales tropicales de Salero, no se presentaron fenómenos naturales que afectaran la mortalidad, se registró una tasa de 1,39%, que se encuentra dentro del rango promedio mencionado anteriormente para bosques húmedos tropicales (Phillips *et al.*, 1994;

Lugo y Scatena, 1996; Lewis *et al.*, 2004) (Tabla 5). Además, la mortalidad de árboles (1,39%) del presente estudio, fue similar a la mortalidad de los bosques de la India (1,61%) que presenta una precipitación alta (5.000 mm anuales) (Rai 1981 citado por Lewis *et al.* 2004).

Tabla 5. Tasas de mortalidad y reclutamiento de árboles en bosques tropicales en donde T.P. (tamaño de la parcela), D.A.P. (diámetro a la altura del pecho), T (tiempo de medición), D.A. (densidad de árboles en las parcelas), T.M. (tasa de mortalidad), T.R. (tasa de reclutamiento), V.M. (vida media del bosque), * (vida media estimada en el presente estudio).

| Sitios | T.P. (ha) | D.A.P. (cm) | T. (años) | D.A. (ind/ha) | T.M. (%) | T.R. (%) | V.M. (años) | Referencia |
|---|--------------|----------------|--------------|------------------|-------------|-------------|----------------|-------------------------------|
| Barro Colorado (Panamá) | 50 | 8 | 1982 - 85 | 27746 | 3,04 | - | 22,8 | Hartshorn (1990) |
| Manaos (Brasil) | 5 | 10 | 1981 - 86 | 3125 | 1,16 | - | 59,8 | Hartshorn (1990) |
| Manú (Perú) | 1 | 10 | 1974 - 85 | 587 | 1,73 | - | 40,2 | Hartshorn (1990) |
| Bosque húmedo montano bajo (Venezuela) | 0,25 | 10 | 1968 - 00 | 622 | 1,59 | 1,64 | 43,21 | Ramirez <i>et al.</i> (2002) |
| Tambopata (Perú) | 1 | 10 | 7,75 | 546 | 2,85 | 2,37 | 24,01* | Phillips <i>et al.</i> (1994) |
| Tambopata (Perú) | 1 | 10 | 11,67 | 575 | 1,97 | 1,96 | 34,85* | Phillips <i>et al.</i> (1994) |
| Tambopata (Perú) | 2 | 10 | 7,75 | 546 | 2,69 | 2,25 | 25,41* | Phillips <i>et al.</i> (1994) |
| Manú (Perú) | 0,94 | 10 | 15,5 | 649 | 2,29 | 1,81 | 29,92* | Phillips <i>et al.</i> (1994) |
| Mishana (Perú) | 0,95 | 10 | 7,58 | 841 | 1,62 | 1,17 | 42,43* | Phillips <i>et al.</i> (1994) |
| Yanamono (Perú) | 1 | 10 | 9,75 | 574 | 2,81 | 2,32 | 24,35* | Phillips <i>et al.</i> (1994) |
| Jatun Sacha (Ecuador) | 1 | 10 | 5 | 724 | 1,46 | 1,63 | 47,09* | Phillips <i>et al.</i> (1994) |
| Añangu (Ecuador) | 1 | 10 | 4,92 | 734 | 1,89 | 1,80 | 36,40* | Phillips <i>et al.</i> (1994) |
| San Carlos (Venezuela) | 1 | 10 | 10,33 | 744 | 1,14 | 1,43 | 60,29* | Phillips <i>et al.</i> (1994) |
| Belém (Brasil) | 2 | 10 | 15 | 572 | 1,84 | 0,81 | 37,30* | Phillips <i>et al.</i> (1994) |
| La Selva (Costa Rica) | 12,4 | 10 | 13 | 444 | 2,03 | 2,02 | 33,79* | Phillips <i>et al.</i> (1994) |
| Kade (Ghana) | 1 | 10 | 12 | 541 | 2,10 | 1,91 | 32,65* | Phillips <i>et al.</i> (1994) |
| Kibale (Uganda) | 49,8 | 10 | 1,67 | 752 | 0,68 | - | 101,88* | Phillips <i>et al.</i> (1994) |
| Sungei, Menyala (Malaysia) | 1,6 | 10 | 38 | 496 | 2,05 | 1,96 | 33,53* | Phillips <i>et al.</i> (1994) |
| Bukit, Lagong (Malaysia) | 2 | 10 | 36 | 515 | 1,40 | 1,15 | 49,02* | Phillips <i>et al.</i> (1994) |
| Pasoh (Malaysia) | 8 | 10 | 13 | 530 | 2,07 | 1,71 | 33,15* | Phillips <i>et al.</i> (1994) |
| Sepilok, Sabah (Malasia) | 1 | 10 | 9.16 | 435 | 1,92 | 1,53 | 35,75* | Phillips <i>et al.</i> (1994) |
| Mersing, Sarawak | 3 | 10 | 22 | 438 | 1,25 | 1,43 | 55,28* | Phillips <i>et al.</i> (1994) |
| Lambir, Sarawak | 0,6 | 10 | 20 | 462 | 2,34 | 1,94 | 29,31* | Phillips <i>et al.</i> (1994) |
| Queensland (Australia) | 0,41 | 10 | 32,2 | 957 | 0,67 | 0,40 | 102,95* | Phillips <i>et al.</i> (1994) |
| Bosque húmedo montano secundario (Brasil) | 1 | 8 | 5,6 | 669 | 1,67 | 3,46 | 41,15* | Gomes <i>et al.</i> (2003) |
| Amazonia (Colombia) | 1 | 10 | 5,17 | 814 | 0,65 | 0,75 | 106,29* | Londoño y Jiménez (1999) |
| Amazonia (Colombia) | 1,8 | 10 | 5,17 | 1476 | 0,94 | 0,80 | 73,39* | Londoño y Jiménez (1999) |
| Porce, Antioquia (Colombia) | 0,1 | 1 - 10,0 | 1999 - 06 | - | 4,17 | - | 16,19* | Yepes <i>et al.</i> (2008) |
| Porce, Antioquia (Colombia) | 0,1 | 10 | 1999 - 06 | - | 2,37 | - | 28,76* | Yepes <i>et al.</i> (2008) |
| Salero, Chocó (Colombia) | 1 | 10 | 1998 - 05 | 709 | 1,17 | 1,14 | 58,62 | Presente estudio |

La mayor cantidad de árboles muertos se presentó en la categoría de 10 – 19,9 cm de DAP, similar a lo mencionado por Ramírez *et al.* (2002) quienes encontraron en bosques nublados andinos un 47% de los individuos muertos en esta misma categoría. Esto posiblemente se debe, al hecho de que las especies de diámetros pequeños del bosque son en gran proporción pioneras, y muy pocas alcanzan grandes diámetros por su corta vida (Ramírez *et al.*, 2002).

El factor precipitación es muy relevante en la mortalidad de árboles ya que, por ejemplo, en la isla Barro Colorado, las lluvias fuertes, con ráfagas de viento, probablemente ayudan a producir mayor mortalidad de árboles en la estación lluviosa (Brokaw, 1992). En este sentido, Gloyne (1968) afirma que las lluvias facilitan la muerte de árboles de tres formas: (1) aflojando las raíces, (2) aumentando el peso que deben soportar las ramas y los troncos, y (3) disminuyendo la capacidad del árbol para asumir una forma aerodinámica. Conforme a esto, la mayor mortalidad se presentó por volcamiento de raíz con 25% (Tabla 2), lo que pone de manifiesto, que el aflojamiento del suelo es uno de los efectos más importantes de la alta precipitación en la PPIB. Igualmente, el desarrollo de raíces poco profundas, debido a los pocos y superficiales nutrientes del suelo, hacen que sea más constante este tipo de mortalidad. Se puede decir además, que la gran cantidad de lluvia hace que los árboles sean más susceptibles a hongos, insectos y otros patógenos (Hubert, 1918; Stephens, 1956; citados por Brokaw, 1992) que causan daños todo el año y, con la ayuda del viento y el agua, los tumban (Brokaw 1992).

Sin embargo, el hecho de que la tasa de mortalidad de árboles en la PPIB estuviera cerca del promedio publicado para bosques tropicales (Phillips *et al.*, 1994), muestra que el efecto de las altas precipitaciones sobre la mortalidad en bosques tropicales, es probablemente poco significativo (Tabla 3); en comparación con procesos climáticos a gran escala como el fenómeno El Niño, que tienen efectos fuertes sobre la mortalidad de árboles en el trópico (Condit *et al.*, 1995; Yepes *et al.*, 2008).

La senescencia intrínseca (Whitmore, 1978), agentes bióticos extrínsecos, como sombra por competencia por dosel cerrado y lianas en estratos superiores (Putz, 1984), ataques de patógenos y perturbaciones fisiológicas extrínsecas como rayos (Arriaga, 2000; Cherubini *et al.*, 2002; citados por Chao y Phillips,

2005) ocasionan la mortalidad de árboles en pie. En este estudio se encontró un 23% de árboles muertos en pie; con respecto a esto se puede decir que este tipo de mortalidad normalmente origina claros pequeños (Chao y Phillips, 2005) que favorecen la regeneración de las especies tolerantes a la sombra, de árboles de los bordes que estaban suprimidos y, promueven además, la expansión de las copas adyacentes (Chao y Phillips, 2005; Brokaw, 1992); contrario a esto en los claros de mayor tamaño y de intensidades intermedias se favorece la regeneración de especies pioneras (Córdoba *et al.*, 2005; Brokaw, 1992) principalmente cuando se presentan claros por el volcamiento de raíz (Putz, 1983), que en este estudio representó el 25% de la mortalidad.

Los tipos de mortalidad como volcamiento de raíz y muertos en pie, presentaron porcentajes similares (25% y 23%), lo cual indica que no hubo un factor biótico o abiótico que causara una mortalidad masiva de árboles, y que más bien el ataque conjunto de diferentes factores como los antes mencionados por Gloyne (1968), Whitmore (1978), Putz (1984), Brokaw (1992), Chao y Phillips (2005), en intensidades pequeñas originan tipos de mortalidad con porcentajes similares.

Putz *et al.* (1983) manifiestan que los árboles pueden morir quebrados debido a su baja densidad de madera. No obstante, en este estudio no se pudo evidenciar tal situación, ya que, esta variable (densidad) presentó valores altos en la mortalidad por rompimiento del tallo; además, no se presentaron diferencias estadísticamente significativas ($F=0,81$; $P=0,52$) entre la densidad de la madera con respecto al tipo de mortalidad. A parte de esto, Putz y Milton (1990) registran que en Barro Colorado el mayor tipo de mortalidad se presenta con troncos partidos (52%), muy diferente a lo registrado en la PPIB, donde este tipo de mortalidad solo representó el 8%.

El hecho de encontrar en los tipos de mortalidad tantos individuos desaparecidos (22%) y sin clasificación (22%), muestra que el intervalo de medición de ocho años tuvo un efecto sobre la identificación del tipo de mortalidad; teniendo en cuenta lo manifestado por Londoño y Jiménez (1999) quienes consideran que los intervalos largos entre censos dan la posibilidad de hallar mejores estimaciones de las tasas anuales de mortalidad y de reclutamiento, mientras que los periodos cortos (1–5 años) ofrecen información más precisa sobre los tipos de muerte y, tal vez,

sobre sus posibles causas. Aunque, Lewis *et al.* (2004) afirman que con el aumento en el intervalo de censo, disminuye las tasas de mortalidad de árboles de los bosques.

Reclutamiento de árboles. Al nivel de bosques húmedos tropicales imperturbados se han reportado tasas de reclutamiento promedio anual de 1,78% para bosques de la Amazonia, 1,52% para bosques del Sureste Asiático y de 1,48% para otras regiones tropicales (Phillips *et al.*, 1994). Asimismo, otras investigaciones han presentado tasas de reclutamiento de 1,8% en bosques primarios de Costa Rica (Lieberman y Lieberman, 1987), y de 1,4% en bosques de Malasia (Manokaran y Kochummen, 1987). El reclutamiento en la PPIB, de 1,2% fue similar a las estimaciones mencionadas para bosques tropicales en condiciones naturales, y se encuentra dentro del rango de reclutamiento de árboles de entre 0,67 – 3,09% para bosques tropicales amazónicos, registrados por Londoño y Jiménez (1999).

Cabe mencionar que en el trópico, también se han reportado altas tasas de reclutamiento de árboles (> 2,5%), especialmente en bosques secundarios (Gomes *et al.* 2003), en zonas afectadas por disturbios agudos o crónicos (Lugo y Scatena, 1996), en períodos ó en años de sequías (Condit *et al.*, 1996), y en bordes de bosques (Laurence *et al.*, 1998), que no han sido evidenciados en esta ocasión en los bosques de la PPIB, aunque, no se descarta su posible influencia.

En estudios recientes sobre la dinámica de los bosques tropicales, se ha mencionado que las tasas de reclutamiento y mortalidad de árboles están incrementando de forma considerable en las últimas décadas, debido en gran medida a fenómenos como el cambio climático global (Phillips *et al.* 2004). Sin embargo, las tasas de reclutamiento en la PPIB de 1,2%, no permiten probar dicha teoría, pues solo son datos de reclutamiento de entre los años 1998 y 2005; y se requieren periodos más largos de medición para poder validar dicha teoría.

El reclutamiento de árboles, muestra la capacidad que tiene el bosque de recuperarse rápidamente, y mantener la estabilidad ecológica del ecosistema. No obstante, debido a que en la mayoría de los casos se analizan los árboles > 10 cm de DAP, es probable que se esté subestimando esta variable en los bosques tropicales, pues gran parte de los

procesos se manifiestan en individuos de categorías diamétricas inferiores, para bosques Andinos Colombianos.

Por otro lado, en términos de la biomasa aérea, el reclutamiento con 5,08 t ha⁻¹ fue inferior a la BA de los árboles muertos con 17,72 t•ha⁻¹, situación similar se encontró en los bosques de Porce, en los Andes Colombianos (Yepes *et al.*, 2008), en los que mediante el aporte del crecimiento en BA de los individuos sobrevivientes se pudo mantener constante la BA a través del tiempo.

Equilibrio dinámico del bosque. La vida media del bosque de la PPIB, es de 58,6 años, similar a la expectativa de vida encontrada en la isla de Barro Colorado de 60,1 años, aunque se registraron datos que van desde 43 hasta 122 años, influenciada en algunos casos por las pendientes del terreno (Putz y Milton, 1990); todo esto, muestra que pueden existir grandes variaciones en la expectativa de vida para cada zona particular dentro del mismo tipo de ecosistema, determinada por las variables bióticas y abióticas que operan sobre los árboles.

Las tasas de mortalidad y reclutamiento en la PPIB, fueron similares (1,39 y 1,2 respectivamente), esto explica el hecho de hallar densidades de árboles muy similares en las dos mediciones (709 en el año 1998 y 710 en el 2005). Contrario a esto, Ramírez *et al.* (2002) encontraron que el reclutamiento fue superior a la tasa de mortalidad, lo que reflejó una mayor densidad en las mediciones posteriores. Por otro lado, los valores de BA de árboles de 237,31 t ha⁻¹ en el año 1998, y de 259,9 t ha⁻¹ en el año 2005, suponen un equilibrio dinámico en términos de dicha variable.

En conclusión, las tasas de mortalidad y reclutamiento de la PPIB, se encuentran en balance en términos de la densidad de individuos y de biomasa aérea, por lo tanto se puede decir que el ecosistema se encuentra en equilibrio dinámico. Situación que muestra que a pesar de los disturbios naturales como mortalidad de árboles, éstas áreas tienen una alta capacidad de recuperarse mediante procesos como el reclutamiento y regeneración constante en claros (Córdoba *et al.*, 2005), que contribuyen con mantener una diversidad, densidad, estructura y biomasa, relativamente constantes a través del tiempo. Se evidencia además que factores ambientales como la alta precipitación y fuertes vientos pueden influir en los patrones de mortalidad (volcamiento de raíz

y rompimiento del tallo) de la zona. Sin embargo, no son elementos naturales que generen mortalidades masivas (catastrófica) en una local.

El hecho de que el bosque pluvial tropical en la PPIB, se encontrara en estado dinámico estable, constituye un elemento fundamental para su conservación, pues se muestra que en condiciones imperturbadas el ecosistema por si mismo puede recuperarse de los disturbios naturales. Contrario a lo que sucedería en caso de una intervención antrópica (como tala selectiva o minería, comunes en la región), en la cual, es muy probable que el bosque no pueda recuperar en un periodo de tiempo relativamente corto (< 100 años), las características de bosque maduro, como diversidad, biomasa y productividad primaria neta.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Empresa de Interconexión Eléctrica-I.S.A. S.A. por la financiación de este trabajo, especialmente por permitir la segunda medición de la Parcela Permanente de Investigación. Igualmente, al Ingeniero Esteban Álvarez Dávila, por toda la colaboración prestada. Además, se agradece la colaboración del doctor Flavio Humberto Moreno Hurtado por la revisión incondicional del manuscrito. Finalmente, se le agradece a la comunidad del corregimiento de Salero por su hospitalidad.

BIBLIOGRAFÍA

Arriaga, L. 2000. Types and causes of tree mortality in a tropical montane cloud forest of Tamaulipas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 16(5): 623-636.

Asquith, N. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. pp. 377–406. En Guariguata, M. y G. Kattan. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Primera Edición. Libro Universitario Regional, Cartago, Costa Rica. 691 p.

Baker, T., O. Phillips, Y. Malhi, S. Almeida, L. Arroyo, A. Di Fiore, T. Erwin, T. Killeen, S. Laurance, W. Laurance, S. Lewis, J. Lloyd, A. Monteagudo, D. Neill, S. Patiño, N. Pitman, N. Silva and R. Vásquez. 2004. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology* 10: 545–562.

Bormann, F.H. and G.E. Likens. 1979. *Pattern and process in a forested ecosystem*. Springer-Verlag, New York.

Brokaw, N. 1985. Treefall, regrowth and community structure in tropical forests. pp. 53 – 71. In: Pickett, S. and P. White (Eds.). *The ecology of natural disturbances and dynamics*. Academic Press. Inc., New York.

Brokaw, N. 1992. Caída de árboles: frecuencia, cronología y consecuencias. pp. 163–172. En: Leigh, E., A. Rand and D. Windsor (Eds.). *Ecología de un bosque tropical, ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Smithsonian Tropical Research Institute. Editorial Presencia Ltda., Bogotá.

Córdoba, J.A., D. González, Y.A. Ramos, D.Y. Serna y N.A. Panesso. 2005. Regeneración natural en claros de un bosque pluvial tropical en Pacurita, Chocó–Colombia. En *Revista Institucional*. Universidad Tecnológica del Chocó D. L. C. 23: 11–19.

Condit, R., S.P. Hubbell and R.B. Foster. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrubs species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* 65(4): 419–439.

Condit, R., S.P. Hubbell and R.B. Foster. 1996. Changes in tree species abundance in a neotropical forest: impact of climate change. *Journal of Tropical Ecology* 12(2): 231-256.

Chao, K. y O. Phillips 2005. *Manual de campo para censos sobre el tipo de mortandad de árboles*. Proyecto Pan–Amazonia. 11 p.

Del Valle, J.I. 1999. Mortalidad, sobrevivencia y vida media del árbol tropical *Camposperma panamensis*. *Crónica Forestal y del Medio Ambiente* 14(1): 5–18.

Eslava, R.J. 1994. *Climatología del Pacífico colombiano*. Academia de Ciencias Geográficas. Colección Eratostenes Nº 1. Gente Nueva, Santa Fe de Bogotá. Colombia.

Fox, J. and J.H. Connell. 1979. Intermediate–disturbance hypothesis. *Science* 204(4399): 1344–1345.

García, F., Y. Ramos, J. Palacios, J.E. Arroyo, A. Mena y M. González. 2003. *Salero diversidad biológica de un bosque pluvial tropical (Bp-T)*. Segunda edición. Editorial Guadalupe Ltda., Bogotá-Colombia.

Gloyne, R.W. 1968. The structure of the wind and its relevances to forestry. *Forestry* 41 (Supplement): 7–19.

- Gomes, E.P., W. Mantovani and P.Y. Kageyama. 2003. Mortality and recruitment of trees in a secondary montane rain forest in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 63(1): 47-60.
- Holdridge, L.P. 1996. *Ecología basada en las zonas de vida*. Instituto Interamericano para la Agricultura, San José, Costa Rica.
- Laurence, W.F., L.V. Ferreira, J.M. Rankin-Demerona and S.G. Laurence. 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79(6): 2032-2040.
- Lewis, S., O. Phillips, D. Sheil, B. Vinceti, T. Baker, S. Brown, A. Graham, N. Higuchi, D. Hilbert, W. Laurance, J. Lejoly, Y. Mahli, A. Monteagudo, P. Nuñez, B. Sonke, N. Supardi, J. Terborgh and R. Vasquez. 2004. Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. *Journal of Ecology* 92: 929-944.
- Lieberman, M. and D. Lieberman. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3(4): 347-358.
- Londoño, A.C. y E.M. Jiménez. 1999. Efecto del tiempo entre los censos sobre la estimación de las tasas anuales de mortalidad y de reclutamiento de árboles (períodos de 1, 4 y 5 años). *Crónica Forestal y del Medio Ambiente* 14(1): 41-58.
- Lugo, A. and F. Scatena. 1996. Background and catastrophic tree mortality in tropical moist, wet and rain forests. *Biotropica* 28(4): 585-599.
- Manokaran, N. and K.M. Kochummen. 1987. Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 3(4): 315-330.
- Melo, O. y R. Vargas. 2003. *Evaluación ecológica y silvicultural de ecosistemas boscosos*. Universidad del Tolima, CRQ, Carder. Corpocaldas, Cortolima. 235 p.
- Mostacedo, B. y T. Fredericksen 2000. *Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal*. Santa Cruz, Bolivia. 92 p
- Palacios, L.L.J. y Y.A. Ramos. 1999. Estructura de un bosque pluvial tropical (Bp-T) en Salero (Tadó-Chocó). Trabajo de Grado. Universidad Tecnológica del Chocó D.L.C. Quibdó.
- Palacios, J.C., F. García y Y.A. Ramos. 2003a. Características generales del corregimiento de Salero, Unión Panamericana, Chocó. pp. 25-29. En: García, F., Y. Ramos, J. Palacios, J.E. Arroyo, A. Mena y M. González. 2003. *Salero diversidad biológica de un bosque pluvial tropical (Bp-T)*. Segunda edición. Editorial Guadalupe Ltda., Bogotá-Colombia.
- Palacios, J.C., Y.A. Ramos, A. Mosquera, F. Castro, F. García, J. Arroyo y A. Cogollo. 2003b. Estructura de un bosque pluvial tropical (Bp-T) en Salero, Unión Panamericana, Chocó. pp . 45-61. En: García, F., Y. Ramos, J. Palacios, J.E. Arroyo, A. Mena y M. González. 2003. *Salero diversidad biológica de un bosque pluvial tropical (Bp-T)*. Segunda edición. Editorial Guadalupe Ltda., Bogotá-Colombia.
- Peralta, R., G.S. Hartshorn, D. Lieberman y M. Lieberman. 1987. Reseña de estudios a largo plazo sobre composición florística y dinámica del bosque tropical en la selva, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical (Supl. 1)*: 23-39.
- Phillips, O., P. Hall, A. Gentry, S. Sawyer and R. Vásquez. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91(7): 2805-2809.
- Putz, F.E. 1983. Treefall pits and mounts, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panamá. *Ecology* 64: 1069-1074.
- Putz, F.E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 65: 1713-1724.
- Putz, F.E., P.D. Coley, K. Lu, A. Montalvo and A. Aiello. 1983. Uprooting and snapping of trees: structural determinants and ecological consequences. *Canadian Journal of Forest Research* 13(5): 1011-1020.
- Putz, F. y K. Milton. 1990. Tasas de mortalidad de los árboles en la isla de Barro Colorado. pp. 157-162. En: Leigh, E., A. Rand y D. Windsor (eds.). *Ecología de un bosque tropical, ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Smithsonian Tropical Research Institute. Editorial Presencia Ltda. Bogotá.
- Ramírez, H., A. Torres y J. Serrano. 2002. Mortalidad y reclutamiento de árboles en un

bosque nublado de la cordillera de los Andes, Venezuela. *Ecotropicos* 15(2): 177-184.

Rengifo, M.O. y C.P. Corredor. 2001. Diseño de un modelo agro ecológico autosuficiente y sostenible en el corregimiento de Salero, Unión Panamericana, Chocó. Trabajo de Grado. Universidad Tecnológica del Chocó D.L.C. Quibdó. 75 p.

Sheil, D., D. Burslem and D. Alder. 1995. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology* 83(2): 331 – 333.

Swaine, M.D. and D. Lieberman. 1987. Note on the calculation of mortality rates. *Journal of Tropical Ecology* 3(Supplement): 331-333.

Statistical Graphics Corporation. 2002. Statgraphics Plus Version 5.1. Tomado de: www.statgraphics.com.

Yepes, A., J.I. Del Valle y F.H. Moreno. 2008. Mortalidad arbórea en un bosque primario premontano de los Andes colombianos. pp. 79-96. En: León, J.D. (eds.). 2008. *Ecología de Bosques Andinos. Experiencias de Investigación*. Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín. Colombia.

Whitmore, T.C. 1978. Gaps in the forest canopy. In: P.B. Tomlinson and M.H. Zimmermann (eds.). *Tropical trees as living systems—The proceedings of the fourth Cabot symposium*. Cambridge University Press, Cambridge. 675 p.