



## ALGUNAS CARACTERISTICAS ESTRUCTURALES, ARQUITECTONICAS Y FLORISTICAS DE LA SUCESION SECUNDARIA SOBRE TERRAZAS BAJAS EN LA REGION DE ARARACUARA (COLOMBIA)

HANS F.M. VESTER<sup>1</sup>  
JUAN G. SALDARRIAGA<sup>1</sup>

### RESUMEN

*El presente estudio describe algunos cambios en la sucesión secundaria sobre terrazas bajas en la región de Araracuara, durante los primeros 30 años después de que el área ha sido utilizada, inicialmente en agricultura de corte y quema, y posteriormente abandonada. El estudio está enfocado hacia la arquitectura del bosque y de los árboles, es decir, como están organizados en el espacio y en el tiempo.*

*El trabajo presenta perfiles de cuatro bosques sucesionales y un bosque maduro sobre los cuales se describe la sucesión en tres fases:*

- 1. una cobertura de "árboles del futuro" con grupos de "árboles del futuro" más altos,*
- 2. un dosel de "árboles del presente", en partes discontinuo y en partes con un subdosel de "árboles del presente",*
- 3. una desintegración parcial del dosel en donde se encuentran los "árboles del pasado"; sigue existiendo el subdosel con "árboles del presente", además grupos de árboles ó*

---

<sup>1</sup> Fundación Tropenbos Colombia, Santafé de Bogotá

*árboles individuales del futuro que reaccionan al abrirse el dosel para llenar los espacios.*

*Para la arquitectura de los árboles se tuvieron en cuenta los modelos con más éxito en cada una de las fases sucesionales estudiadas. Los modelos de Rauh, Roux y Troll fueron los más exitosos en los cinco bosques estudiados. De los tres, el modelo de Roux fue más exitoso en los cuatro bosques sucesionales. El modelo de Massart fue abundante en el bosque maduro.*

#### ABSTRACT

### **SOME STRUCTURAL, ARCHITECTURAL AND FLOWER CHARACTERISTICS OF THE SUCCESSION ON FALLOW AREAS IN THE REGION OF ARARACUARA (COLOMBIA)**

*This study determines some of the changes during the first 30 years of succession on fallow areas after slash and burn agriculture. The study focuses on the architecture of trees and forests, i.e. their organization in space and time. Profiles were made of 4 successional forest plots and one mature forest plot. The analysis of the profiles resulted in the description of the development of the canopy in 3 phases:*

- 1. a cover of "trees of the future" with groups of higher "trees of the future",*
- 2. a canopy of "trees of the present" partially discontinuous and partially with a subcanopy of "trees of the present",*
- 3. partial desintegration of the canopy where there are "trees of the past"; the subcanopy continues to exist; "trees of the future", individually or in groups, react to the opening of the canopy by growing into the created gaps.*

*With regard to the architecture of individual trees, a study was made into the success of different architectural models at different stages of succession. The Rauh, Roux and Troll models were most successful over all. The Roux model was relatively frequent in the four successional forest plots, as was the Massart model in the mature forest plot.*

#### INTRODUCCION

En la morfología de las plantas Hallé y Oldeman (1970) observaron que la ramificación de los árboles presentaba formas básicas que podían ser

comparables dentro de la especie y entre las especies. Este último aspecto fue clave para desarrollar el concepto de modelos arquitectónicos.

El modelo arquitectónico está genéticamente ligado con las especies, excepto en ciertos casos (Hallé, 1978). De la observación de las posibles ramificaciones que pueden presentar los árboles, Hallé, Oldeman y Tomlinson (1978) concluyeron que la vegetación arbórea se puede representar por 23 modelos arquitectónicos principales y una gran cantidad de modelos intermedios. Por esta razón se habla de un continuo arquitectónico en donde los 23 modelos son los puntos más importantes. Los nombres de los 23 modelos se han dado en reconocimiento de las personas que han trabajado en la morfología de los árboles.

La ramificación de un árbol es el resultado de la actividad de los meristemas. La determinación de un modelo arquitectónico se basa en las diferentes posibilidades que tienen los meristemas, especialmente los primarios. El crecimiento de un meristema se representa por un eje. Los principales parámetros que caracterizan ese eje son: la dirección del crecimiento (plagiótropo, ortótropo), la actividad (continua, rítmica) y la longevidad (determinada, indeterminada). En un modelo ramificado puede haber varios ejes con diferentes características, formando un modelo. Para más detalles sobre los principios arquitectónicos véase Hallé y Oldeman (1970); Hallé, Oldeman y Tomlinson (1978); Oldeman (1990) y Edelin (1991). La lista de especies arbóreas y el nombre del modelo arquitectónico por especie se presenta en el anexo 1. En el anexo 2 se presenta una descripción de los modelos arquitectónicos encontrados.

La ramificación de un árbol en un momento dado rara vez es igual al modelo de la especie. Esto se debe a que en el árbol se presentan daños en los meristemas y discontinuidades en ingresos de energía y nutrientes. Para compensar estas diferencias el árbol se adapta. Algunos meristemas latentes se vuelven activos y algunos meristemas activos pueden retroceder a un nivel más bajo de diferenciación (llamado de diferenciación por Hallé; Oldeman y Tomlinson, 1978). Al final, la forma del árbol es un complejo de ramas en que se repite el modelo o partes del modelo. Este proceso de repetición se conoce como reiteración y el resultado como un reiterado (De Castro -dos Santos, 1980).

Después de la presentación del concepto arquitectónico (Hallé y Oldeman, 1970), varios investigadores comenzaron la búsqueda de una relación entre la arquitectura y la ecología. De Foresta (1981, 1983) fue el primero que calculó un espectro arquitectónico para analizar las posibles relaciones entre modelos arquitectónicos y ecología. La idea del espectro arquitectónico es que el modelo arquitectónico es adaptativo. Esto significa que algunos modelos se adaptan mejor a ciertas situaciones que otros (Fournier,

1979). En este estudio se tuvo en cuenta, para la comparación del espectro arquitectónico, que los bosques seleccionados presentaran un medio ambiente similar de tal forma, que sólo los factores internos de la vegetación influyeran en el espectro.

Sobre las bases anteriores, el presente estudio tiene como objetivo determinar los cambios en la estructura, arquitectura y composición florística de la sucesión secundaria sobre terrazas bajas en la región de Araracuara, durante los primeros 30 años siguientes al uso del área en agricultura de corte y quema y su posterior abandono.

Con el estudio de la arquitectura del bosque se busca entender la organización de los árboles en el espacio y en el tiempo, es decir, la **dinámica del bosque**. Por ejemplo, los árboles que alcanzan el dosel superior tienen que adaptarse durante su vida a cambios en el habitat y el microclima. La arquitectura del bosque también tiene relación con la biodiversidad (Oldeman y Van der Meer, 19--?). Por ejemplo, la distribución de insectos está relacionada con ciertos habitats del bosque ó con el componente del árbol (Sutton, 1989). Esto también ocurre con las epífitas, las cuales tienen habitats determinados.

Desde el punto de vista de la **dinámica arbórea**, todas las especies tienen diferentes características en aspectos tales como: arquitectura, tasa de crecimiento, fotosíntesis, etc. La arquitectura es la característica más fácilmente visible e interpretable. A nivel individual la arquitectura del árbol tiene que ver con sus componentes y sus patrones de ramificación en el espacio y en el tiempo. El conocimiento de la arquitectura arbórea sirve para explicar o predecir: el comportamiento de un árbol en ciertas situaciones como estrés por escasez o abundancia de un recurso y el estado de salud (Roloff, 1988). También permite pronosticar el desarrollo arbóreo, diseñar tratamientos arbóreos (raleos, podas, etc.), explicar o predecir la compatibilidad de especies cuando se mezclan en un bosque y diseñar sistemas agroforestales o silviculturales (Oldeman, 1990).

#### DESCRIPCION GENERAL DEL AREA DE ESTUDIO

La ubicación geográfica de la región de Araracuara es de 37" al sur del ecuador y 72° 27" oeste de Greenwich. La altura sobre el nivel del mar es de aproximadamente 160 metros. El clima, según el sistema de Köppen, es ecuatorial siempre húmedo (Walter y Lieth, 1960) con una temperatura promedio de 25,7°C y precipitación de 3053 mm anual (Duivenvoorden y Lips, 19--?). Los meses de enero y febrero son los que presentan menos precipitación, con aproximadamente 150 mm por mes. Los demás meses



tienen una precipitación promedio de 250 mm. El mes más lluvioso es mayo, con 400 mm de precipitación.

El estudio se realizó en la unidad fisiográfica de terrazas bajas localizadas entre 10 y 15 m sobre el nivel del río Caquetá. Estas terrazas se caracterizan por una cobertura forestal variable, disección superficial y formas alargadas y redondeadas en el límite del río con la llanura de inundación (Duivenvoorden *et al.*, 1988). La vegetación según el sistema de Holdridge (1987) se clasifica como bosque húmedo tropical. El tipo florístico de la vegetación en terrazas bajas es, según la clasificación de Duivenvoorden y Lips (en prensa), de *Goupia glabra* - *Clathrotropis macrocarpa* y el tipo de estructura bosque alto (26 m) con biomasa alta (34 toneladas/0.1 ha). Este tipo de bosque también se encuentra en algunas áreas de las terrazas altas y del plano sedimentario terciario.

La textura del suelo en el área de este estudio varía entre Franco y Franco Limosa en la parte superior (horizonte-A) y cambia a Franco Arcillosa (en algunos sitios: FrArL/ArL) en la parte inferior (horizontes-Bt), indicando un incremento de arcilla desde el horizonte A hasta al horizonte Bt. Todos los perfiles tienen acumulación de hierro, pero la intensidad y profundidad varía, indicando diferencias en drenaje. En general los suelos son pobres en nutrientes, con capacidad de intercambio de cationes (CIC) alrededor de 8,5 meq/100 g entre 5 y 60 cm de profundidad. La saturación de bases es alrededor de 7% entre 5 y 60 cm de profundidad. La clasificación de los suelos en el área de estudio varía entre *typic Paleudult* y *aquic Paleudult* (Duivenvoorden y Lips, en prensa). En el suelo del transecto de "bosque maduro" se encontraron partículas de carbón y un elevado contenido de fósforo (hasta 15 ppm en los primeros 30 cm), elementos que evidencian un uso de la tierra en el pasado.

## METODO

Para analizar los cambios en la vegetación secundaria con respecto al tiempo se seleccionaron 4 rastrojos con 8, 11, 18 y 30 años de edad después del abandono del área por el uso en agricultura de corte y quema y un bosque maduro. La historia de los rastrojos es similar, lo mismo que las características físicas y químicas de los suelos. En cada sitio se estableció un transecto de 10 por 50 m, excepto en el rastrojo de 18 años donde el transecto fue de 10 por 40 m.

### *Estructura y arquitectura*

A cada árbol mayor de 5 cm encontrado en los transectos, se midió: el DAP (diámetro a 130 cm de la base del tronco), la altura total, la altura de

la primera rama, la altura de la periferia, la altura de la base de la copa, la extensión máxima de la copa en cuatro direcciones perpendiculares y las coordenadas de la posición del tronco. El área basal se calculó sumando el área basal de todos los árboles vivos medidos en el transecto.

Los árboles medidos en el campo se clasificaron, según el método de Hallé; Oldeman y Tomlinson (1978), en tres grupos, a saber:

1. árboles del futuro: árboles que tienen todavía el potencial de ampliar sus copas,
2. árboles del presente: árboles con la máxima extensión de sus copas,
3. árboles del pasado: árboles en los cuales las copas se están degenerando.

Para hacer esta clasificación fue muy importante conocer los modelos arquitectónicos de los árboles y haber observado árboles de la misma especie en diferentes fases de su desarrollo.

#### *El espectro arquitectónico*

Hasta donde fue posible se determinó en los cinco transectos el modelo arquitectónico para cada árbol con DAP mayor que 5 cm. En el caso que la ramificación básica de un árbol tuviera relación con más de un modelo, se seleccionó el modelo dominante. Para cada modelo se contó el número de especies y el número de individuos correspondientes. La importancia de cada modelo se calculó con la fórmula:

$$\frac{\text{Número de individuos del modelo correspondiente}}{\text{Número total de individuos}} \times 100$$

#### *Diversidad*

La diversidad se midió según:

1. el número de especies por área,
2. el índice de diversidad de Simpson:  $1-(p_i)^2$ ; donde  $p$  es la frecuencia relativa de la especie  $i$ . El índice de Simpson se utilizó no sólo para medir la cantidad de especies, sino también para medir la abundancia de especies. El valor del índice es menor cuando una de las especies es más abundante. La dominancia de las especies en cada transecto se calculó como el área basal de la especie multiplicado por la frecuencia relativa. Para mostrar los cambios en la dominancia

relativa de algunas especies durante la sucesión secundaria se calculó el recíproco del rango de dominancia de estas especies dentro de cada transecto.

## RESULTADOS

### Estructura y arquitectura



En el bosque sucesional de **8 años** todos los árboles tienen el potencial de ampliar sus copas. Por lo tanto se consideran como árboles del futuro. Se encontraron 6 árboles dominantes con 20 m de altura pertenecientes a las especies *Jacaranda copaia* (12a<sup>2</sup>, 36b<sup>3</sup>, 52b), *Leatia sp.* (331a, 43b), *Cecropia membranaceae* (29a, 99b, 87b) *Inga sp.* (3b) (Fig. 1). En el dosel, a una altura entre 10 y 15 m, se encontraron las siguientes especies: *Vismia japurensis* (20a), *V. macrocarpa* (19a), *V. glaziovii* (330a), *Cecropia membranaceae* (29a), *C. ficifolia* (206a), *Miconia poeppigii* (42a), *M. minutiflora* (328a) y *Bellucia grossularioides* (318a). Los troncos de árboles muertos corresponden a *Vismia*, *Cecropia* y *Miconia*. La *Maximiliana maripa* (693a) probablemente es un rebrote de una palma del bosque que existió antes del corte y quema. El área basal calculada en el transecto fue de 0,64 m<sup>2</sup> por 0,05 ha.

En el bosque sucesional de **11 años** se observó mucha madera muerta en el suelo, sobre todo de *Cecropia sp.* y *Vismia sp.* No se encontraron árboles dominantes. El dosel llega a unos 15 a 20 m de altura, sin diferencias grandes de altura entre los árboles del dosel en la parcela (Fig. 2). Las especies encontradas en el dosel fueron: *Inga alba* (9a, 7b), *Inga punctata* (27a, 48b), *Inga thibaudiana* (28a, 49b), *Jacaranda copaia* (12a, 15b), *Cecropia membranaceae* (29a, 217b, 196b), *C. sciadophylla* (159a, 185b) y *Miconia poeppigii* (41a, 28b, 203b, 205b). De las *Vismias* (19a y 20a) sólo una alcanza el dosel (39b). La mayoría de los *Vismias* están a punto de morir (32b, 36b, 199b, 202b), esto se observa en el número reducido de ramas pequeñas y la presencia de rebrotes en el tronco. Algunos individuos de *Cecropia membranaceae* (29a, 175b, 169b) sobreviven debajo de la copa de la *Inga alba* (9a, 7b) pero con copas más pequeñas que las que están en el dosel y con una vitalidad baja. El *alba* (9a, 7b) pero con copas más pequeñas que las que están en el dosel y con una vitalidad baja. El tamaño del árbol de la especie de *Jacaranda copaia* (12a, 15b) comparado con el de las *Jacarandas* encontradas en el transecto de 8 años es de altura similar. Su

2 El número corresponde a la identificación del árbol en la parte (a) de las figuras 1-5  
3 El número corresponde al número del individuo en la parte (b) de las figuras 1-5

arquitectura corresponde con la de árboles del futuro y del presente. El área basal calculada en el transecto fue de 0,88 m<sup>2</sup> por 0,05 ha.

En el bosque sucesional de 18 años la estructura no es, en realidad, muy diferente a la del bosque sucesional de 11 años. Las especies dominantes como *Inga alba* (180a, 30b) al igual que algunos individuos de *Cecropia membranacea* (29a, 31b, 57b, 58b) alcanzan unos 23 m (Fig. 3). El dosel del bosque llega a unos 16 m y consiste, al igual que en el transecto de 11 años, de árboles del presente de la especie *Miconia poeppigii* (42a, 5b, 6b, 12b, 18b, 23b, 42b), y de árboles del futuro de las especies *Vismia japurensis* (20a, 10b, 40b), *Vismia macrocarpa* (19a, 3b, 28b), *Miconia minutiflora* (152a, 37b, 60b) y *Goupia glabra* (76a, 16b, 47b, 48b). La diferencia entre la altura del *Inga* y el dosel de la *Miconias* indica que la estructura del bosque es un poco

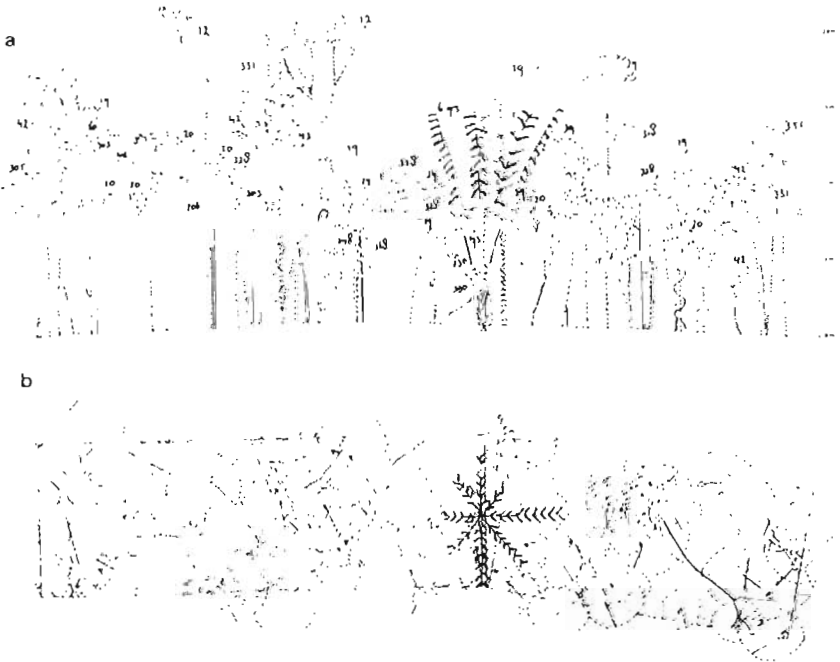


FIGURA 1 a: perfil y b. proyección de las copas en un bosque secundario de ocho años sobre terrazas bajas. Los números en el perfil representan las especies (Anexo 1). Árboles del futuro en línea interrumpida, árboles del presente y monocotiledoneas en línea normal, árboles del pasado en línea delgada y madera muerta relleno en negro. En la proyección de las copas (b) los números representan los números individuales de cada árbol. En el perfil no se dibujaron todos los árboles correspondientes a la proyección por razones de legibilidad



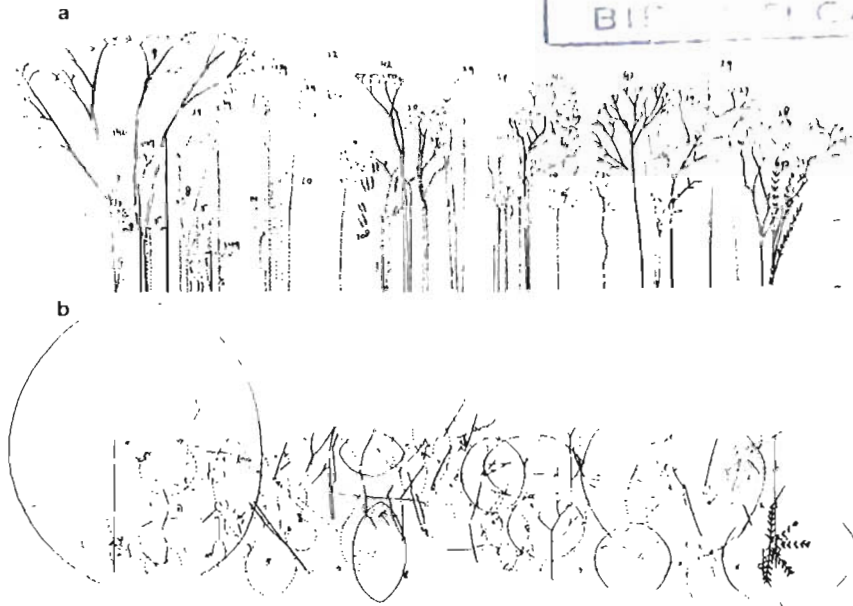


FIGURA 2. a: perfil y b: proyección de las copas en un bosque secundario de 11 años sobre terrazas bajas. Los números en el perfil representan las especies (Anexo 1). Árboles del futuro en línea interrumpida, árboles del presente y monocotiledoneas en línea normal, árboles del pasado en línea delgada y madera muerta relleno en negro. En la proyección de las copas (b) los números representan los números individuales de cada árbol. En el perfil no se dibujaron todos los árboles correspondientes a la proyección por razones de legibilidad.

más compleja en el sentido de que no hay un dosel cerrado con la misma altura. En el sotobosque se encontró un subdosel con árboles del presente correspondientes a la especie *Miconia prasina* (168a, 4b, 11b, 33b, 36b, 41b, 49b) y árboles de futuro correspondientes a las familias Lauraceae (169a, 7b; 185a, 56b, 59b) y Myristicaceae (183a, 61b, 62b). También se encontraron otras especies más resistentes a la sombra como *Clathrotropis macrocarpa* (1b), *Trymatococcus amazonicus* (100a, 13b) y *Maquira calophylla* (182a, 46b), y palmas pequeñas de las especies *Bactris balanophora*, *Astrocaryum gynacantum* y *A. sciophyllum*. El área basal medida en el transecto fue de 0,92 m<sup>2</sup> por 0.04 ha.

En el bosque sucesional de 30 años no se encontraron individuos de Inga sobresaliendo en el dosel (Fig. 4). las *Miconias* (42a, 57b, 78b, 94b, 105b y 107a, 19b, 48b) junto con *Cecropias* (29a, 118b, 124b) alcanzaron 20 m de altura y formaron un dosel de árboles del presente con algunos del pasado:

*Miconia poeppigii* (94b), *Cecropia membranacea* (118b y 124b) y *Miconia minutiflora* (19b y 48b). En el sotobosque se encontró un mayor número de especies resistentes a la sombra como una *Vochysiaceae* (105a, 53b), algunos árboles de *Clathrotropis macrocarpa* (70a, 6b, 90b, 91b, 103b, 120b, 125b) y de *Goupia glabra* (76a, 9b, 63b, 85b, 88b, 93b).

Los individuos más grandes entre estos árboles se encontraron en claros del dosel. El área basal calculada en el transecto fue de 1,29 m<sup>2</sup> por 0,05 ha.

En el “bosque maduro” el dosel superior llegó a 30 metros con un *Parkia multijuga* (291a, 53b), una *Rubiaceae* (637a, 34b) un *Tachigali sp.* (238a, 21b), un *Couratari sp.* (246a, 36b) y una *Moraceae* (296a, 61b) (Fig. 5). Todos estos árboles corresponden a árboles del presente. Debajo del *Parkia* se encontró un árbol del presente, una *Myrtaceae* (287a, 57b). Otros árboles, *Vochysiaceae* (234a, 18b) y *Pourouma herrerensis* (47a, 11b) se

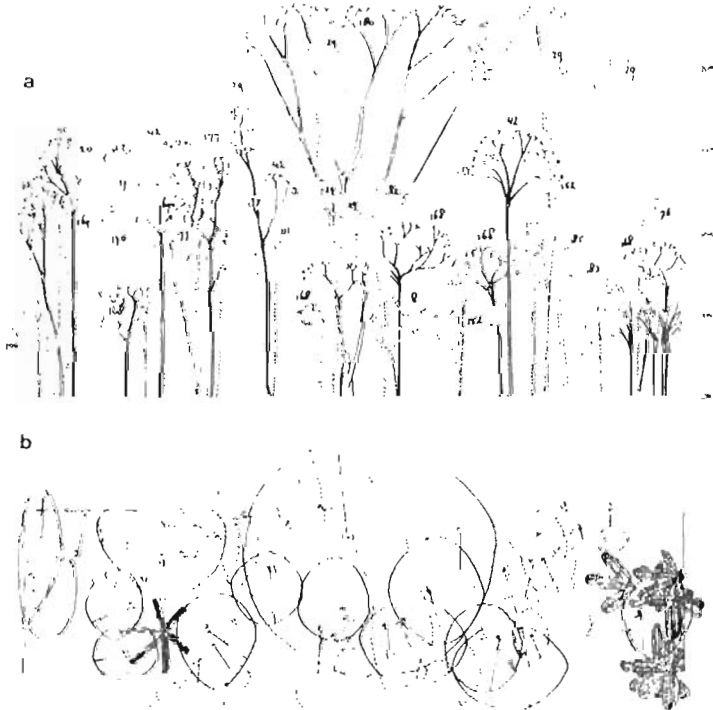


FIGURA 3. a: perfil y b: proyección de las copas en un bosque secundario de 18 años sobre terrazas bajas. Los números en el perfil representan las especies (Anexo 1). Árboles del futuro en línea interrumpida, árboles del presente y monocotiledoneas en línea normal, árboles del pasado en línea delgada y madera muerta relleno en negro. En la proyección de las copas (b) los números representan los números individuales de cada árbol. En el perfil no se dibujaron todos los árboles correspondientes a la proyección por razones de legibilidad.

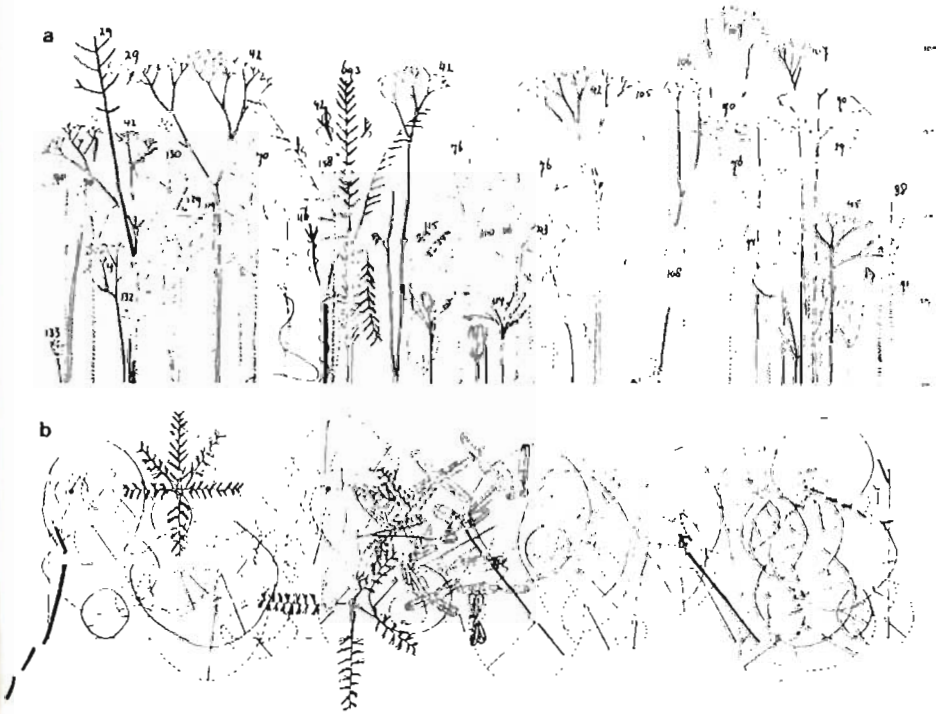


FIGURA 4. a: perfil y b: proyección de la copas en un bosque secundario de 30 años sobre terrazas bajas. Los números en el perfil representan las especies (Anexo 1). Árboles del futuro en línea interrumpida, árboles del presente y monocotiledoneas en línea normal, árboles del pasado en línea delgada y madera muerta relleno en negro. En la proyección de las copas (b) los números representan los números individuales de cada árbol. En el perfil no se dibujaron todos los árboles correspondientes a la proyección por razones de legibilidad.

encontraron en lo que fue un claro. Allí observamos que el *Pourouma* corresponde a los árboles del presente, pero la *Vochysiaceae* corresponde a un árbol del futuro. El cambio en la cantidad de luz por la caída de otros árboles ha ocasionado reiteraciones en el *Vochysiaceae* (234a, 18b). El área basal del transecto fue de 1,95 m<sup>2</sup> por 0,05 ha.

#### *El espectro arquitectónico*

En los transectos con vegetación sucesional de 8 y 11 años de edad se encontró que los modelos arquitectónicos más importantes fueron Rauh, Roux y Troll (Tabla 1). En el bosque con 8 años de edad el 81,7% de los individuos y 18 de las 26 especies en la parcela presentaron los tres



FIGURA 5. a: perfil y b: proyección de la copas en un "bosque maduro" en terrazas bajas. Los números en el perfil representan las especies (Anexo 1). Árboles del futuro en línea interrumpida, árboles del presente y monocotiledoneas en línea normal, árboles del pasado en línea delgada y madera muerta relleno en negro. En la proyección de las copas (b) los números representan los números individuales de cada árbol. En el perfil no se dibujaron todos los árboles correspondientes a la proyección por razones de legibilidad. Los individuos más grandes entre estos árboles se encontraron en claros del dosel. El área basal calculada en el transecto fue de 1,29 m<sup>2</sup> por 0,05 ha.

modelos antes mencionados. Algo similar se encontró en el transecto localizado en el área sucesional de 11 años de edad.

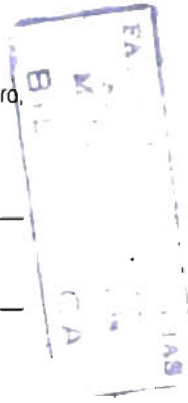
En las áreas sucesionales de 18 años de edad también se encontraron los tres modelos antes mencionados como importantes. Sin embargo, hay una reducción en el número de individuos que presentan las características de estos modelos, encontrándose que 46% de los individuos presentaban estos tres modelos (Tabla 1). Sin embargo la mayoría (16 de 23) de las especies presentaban estos modelos. También se encontró que los modelos

Stone y Fagerlind tenían importancia, ya que 22 individuos presentaban estos dos modelos.

En la vegetación sucesional de 30 años se encontró como modelos más importantes el de Rauh, Roux, y Tomlinson, 58,6% de los individuos y 19 de las 45 especies presentaban estos modelos. En cambio el modelo de Troll perdió algo de importancia ya que se le encontró en solo 15,2% de los individuos. Sin embargo 20% de las especies corresponden a este modelo (Tabla 1). Otros modelos importantes fueron Stone, Scarrone y Massart.

TABLA 1. Espectros arquitectónicos de cinco bosques sucesionales y un bosque maduro, incluyendo el número de especies encontradas y el índice de importancia.

PARCELA	MODELO	INDIVIDUOS	ESPECIES	IMPORTANCIA (%)
Bosque Sucesional de 8 años	RAUH	39	7	35.8
	ROUX	28	7	25.7
	TROLL	22	4	20.2
	STONE	9	1	8.3
	FAGERL.	4	1	3.7
	LEEUW.	2	1	1.8
	SCAR.	2	2	1.8
	CORNER	1	1	0.9
	KORIBA	1	1	0.9
PREVOST	1	1	0.9	
Totales		109	26	100.0
Bosque Sucesional de 11 años	RAUH	26	9	33.3
	ROUX	26	4	33.3
	TROLL	9	8	11.5
	PETIT	6	1	7.7
	PREVOST	3	2	3.8
	FAGERL.	2	1	2.6
	LEEUW.	2	1	2.6
	STONE	2	1	2.6
	CORNER	1	1	1.3
SCAR.	1	1	1.3	
Totales		78	29	100.0



Continuación Tabla 1

PARCELA	MODELO	INDIVIDUOS	ESPECIES	IMPORTANCIA (%)
Bosque Sucesional de 18 años	RAUH	13	6	20.6
	FAGERL.	11	1	17.5
	STONE	11	1	17.5
	ROUX	10	5	15.9
	TOML.	7	1	11.1
	TROLL.	6	5	9.5
	MASS.	2	1	3.2
	CORNER	1	1	1.6
	NOZER.	1	1	1.6
	PETIT	1	1	1.6
Totales		63	23	100.1
Bosque Sucesional de 30 años	ROUX	22	8	22.2
	RAUH	19	10	19.2
	TOML.	17	1	17.2
	TROLL	15	9	15.2
	STONE	7	1	7.1
	SCAR.	5	3	5.1
	MASS.	4	4	4
	CORNER	3	2	3
	AUBREV	2	2	2
	?	1	1	1
	CHAMP.	1	1	1
	FAGERL.	1	1	1
	KORIBA	1	1	1
PETIT	1	1	1	
Totales		99	45	100.0
Bosque maduro	RAUH	25	17	36.2
	MASS.	20	13	29
	TROLL	11	11	15.9
	ROUX	5	4	7.2
	AUBREV	3	3	4.3
	CORNER	2	1	2.9
	?	1	1	1.4
	FAGERL.	1	1	1.4
SCAR.	1	1	1.4	
Totales		69	52	99.7

En el bosque maduro los modelos más importantes encontrados fueron Rauh, Massart y Troll que corresponden al 81,1% de los individuos y 41 de las 52 especies (Tabla 1). También cabe destacar la presencia de los modelos de Roux y Aubreville con cuatro y tres especies respectivamente. Los modelos Rauh, Roux y Troll también se destacaron por su presencia en los cuatro sitios sucesionales mencionados.

### Diversidad

La diversidad, calculada como el número de especies por 100 m<sup>2</sup>, aumentó con la edad de la sucesión, excepto en el rastrojo de 18 años en que el número de especies disminuyó levemente (Tabla 2). El índice de diversidad de Simpson aumentó a través del tiempo (Fig. 6), con excepción del rastrojo de 11 años donde se presentó una disminución pequeña. El número de especies en el transecto de 11 años es mayor que en el de 8 años. La diferencia en el valor de Simpson se explica por la frecuencia de *Vismia japurensis*, la cual es dominante en el transecto de 11 años.

TABLA 2. Diversidad de especies en 5 transectos de diferentes edades de rastrojo

Edad (años)	8	11	18	30	"bosque maduro"
Promedio de especies/100 m <sup>2</sup>	5	6	6	9	10
Especies por transecto	26	29	23	45	52

Las especies dominantes en cada bosque fueron:

En el de **8 años**: *Cecropia membranaceae*. Otras especies importantes fueron: *Vismia glaziovii*, *V. japurensis*, *V. macrophylla* y *Miconia poeppigii*. Estas cinco especies tienen un ciclo de vida corto.

En el de **11 años**: *Vismia japurensis*, *Cecropia membranaceae* y *Miconia poeppigii*. Entre las diez especies más importantes se encontró *Clathrotropis macrocarpa*, *Inga thibaudiana* e *Inga punctata*. Estas tres especies fueron encontradas en el bosque maduro (Duivenvoorden y Lips, en prensa).

En el de **18 años**: *Miconia poeppigii*. También se encontró *Pheanacospermum guianensis* que crece en un grupo denso (Fig. 3) y *Cecropia membranaceae*. En este transecto *Clathrotropis macrocarpa* figura entre las especies dominantes. Cabe destacar la presencia de *Goupia glabra*, una de las especies del bosque maduro.



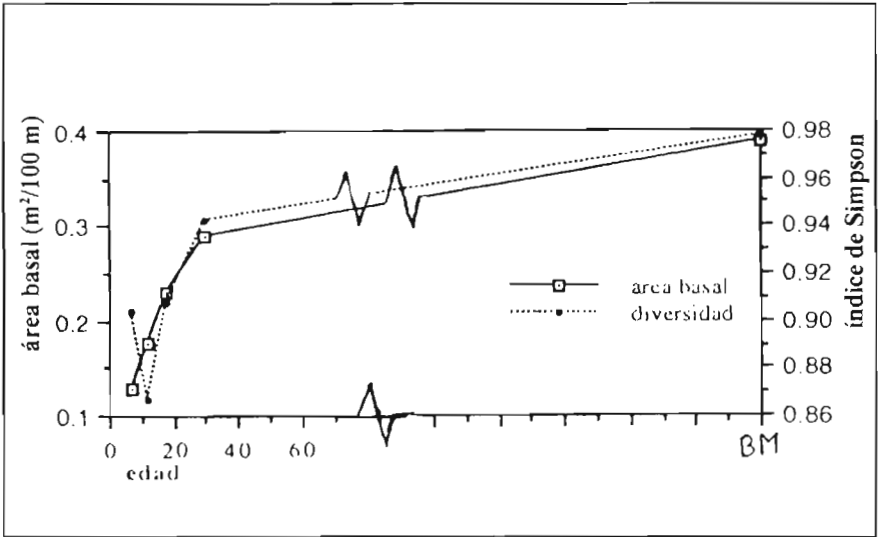


Figura 6. Área basal e índice de Simpson  $(1-(\sum p_i^2))$ ; donde  $p_i$  es la frecuencia relativa de la especie  $i$  en relación con el tiempo después del abandono de la chagra.

En el de **30 años**: *Pheanakospermum guianensis* la cual presenta un agrupamiento de individuos en el centro del transecto (Fig. 4). Otras especies dominantes fueron *Miconia poeppigii*, *Miconia minutiflora*, *Goupia glabra* y *Clathrotropis macrocarpa*.

En el "**bosque maduro**": casi todas las especies estuvieron representadas por un sólo individuo. La especie dominante es *Parkia multijuga* representada por el individuo 53b (Fig. 5). Otras especies dominantes fueron Rubiaceae (hv<sup>4</sup>637), Tachigali sp. (hv238) y Myrtaceae (hv290).

## DISCUSION

### Estructura y arquitectura

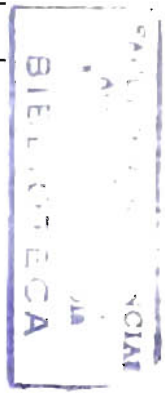
Para comparar las características estructurales de los bosques estudiados con datos de otras áreas de la región amazónica se extrapolaron, a una

4 hv es la referencia al número de la colección de Hans Vester



Tabla 3. Orden de dominancia de las especies encontradas en las cinco edades seleccionadas en terrazas bajas.

8 años	11 años	18 años	30 años	bosque maduro
<i>Cecropia membranacea</i>	<i>Vismia japurensis</i>	<i>Miconia poeppigii</i>	<i>Phenakospermum guianensis</i>	<i>Parkia multijuga</i>
<i>Vismia glaziovii</i>	<i>Cecropia membranacea</i>	<i>Phenakospermum guianensis</i>		RUBIACEAE hv637
<i>V. japurensis</i>	<i>Jacaranda copaia ssp.</i>		<i>Miconia poeppigii</i>	<i>Tachigali sp.</i> hv238
<i>V. macrophylla</i>	<i>spectabilis</i>	<i>Cecropia membranacea</i>	<i>M. minutiflora</i>	Eugenia o Myrcia
<i>Miconia poeppigii</i>	<i>Miconia poeppigii</i>	<i>M. prasina</i>	<i>Goupia glabra</i>	hv279
<i>C. ficifolia</i>	<i>Clathrotropis macrocarpa</i>	<i>Inga alba</i>	<i>Maximiliana maripa</i>	<i>Couratari sp.</i> hv246
<i>Jacaranda copaia ssp. spectabilis</i>		<i>Vismia macrophylla</i>	<i>Clathrotropis macrocarpa</i>	MORACEAE
	<i>Inga alba</i>	<i>Goupia glabra</i>		<i>Oenocarpus bataua</i>
<i>M. minutiflora</i>	<i>Piper arboreum</i>	<i>V. japurensis</i>	<i>Cecropia membranacea</i>	<i>Pourouma herrerensis</i>
<i>Bellucia grossularioides</i>	<i>V. macrophylla</i>	<i>M. minutiflora</i>	<i>Casearia sp</i> hv90	<i>Ocotea aciphylla</i>
<i>M. prasina</i>	<i>I. punctata</i>	<i>Vataireopsis iglesiasii</i>	<i>Trymatococcus amazonicus</i>	BURSERACEAE
	<i>I. thibaudiana</i>			hv251



hectárea, los valores del área basal encontrada en los transectos. El área basal encontrada en los transectos de 8 y 11 años varió entre 13 y 18 m<sup>2</sup>/ha comparada con 10 a 12 m<sup>2</sup>/ha para San Carlos de Río Negro (Saldarriaga, 1985). En el bosque maduro, en Araracuara, el área basal varió entre 36 y 39 m<sup>2</sup>/ha comparada con los 29 a 34 m<sup>2</sup>/ha encontrados en San Carlos. En otro estudio sobre Araracuara se reportaron cifras similares a las de éste. Por ejemplo, 36 m<sup>2</sup>/ha para árboles con DAP mayor de 10 cm (Duivenvoorden y Lips, 19--?). En los transectos sucesionales se encontró que la altura de 20 m registrada en el rastrojo de 11 años de edad era superior a los 13 m de altura reportada para el alto Río Negro (Saldarriaga, 1985). Una posible explicación de la diferencia en DAP y altura entre estos dos bosques puede ser que los suelos de las terrazas bajas de Araracuara son un poco más ricos en nutrientes que los suelos de San Carlos.

Al analizar la arquitectura de los perfiles en los transectos con bosques sucesionales se encontró que el bosque sucesional de 8 años corresponde a una fase en el desarrollo arquitectónico que se denominó **fase 1**. Esta fase presenta una cobertura de árboles del futuro con grupos de árboles más altos. Algo similar fue descrito por Lescure (1978) en Oyapock, Guyana Francesa, para bosques entre 4 y 8 años de edad. Sin embargo, se encontró la siguiente diferencia; en Oyapock los grupos de árboles más altos corres-

ponden a árboles del presente mientras en Araracuara corresponden a árboles del futuro.

La **fase 2** corresponde a los bosques sucesionales de 11 y 18 años de edad que presentan un dosel de árboles del presente, en partes discontinuo y en partes con un subdosel. Esta fase es muy similar a la encontrada en Oyapock en bosques sucesionales de 11 y 23 años (Lescure, 1978).

La **fase 3** se encontró en el bosque de 30 años. Esta fase muestra una desintegración parcial del dosel en los árboles del pasado. Además se observó cómo, grupos de árboles o árboles individuales del futuro al abrirse el dosel, reaccionan para llenar los espacios. En Araracuara el bosque maduro se caracterizó por un dosel de árboles del presente con un subdosel. Además se observaron claros que indican el proceso de reemplazamiento de los árboles en el dosel.

Otro aspecto importante observado sobre el desarrollo arquitectónico del bosque fue el de las diferencias en altura entre los árboles del dosel. En el bosque sucesional de 18 años se observó este efecto, por ejemplo, en *Inga alba* (Fig. 3, 30b) especie que presenta una copa más alta que la de los árboles adyacentes dejando entrar la luz por los costados lo cual favorece el subdosel que se encuentra debajo de su copa. El mayor crecimiento de *Inga alba* hace que otros individuos como *Miconia poeppigii* (Fig. 3, 23b) incrementen la altura en una parte de su copa para evitar la sombra que ésta les produce. Sin embargo las otras áreas de la copa que reciben la luz directa presentan un desarrollo normal en altura. Las observaciones anteriores son útiles para investigar la interacción de la arquitectura del árbol con la arquitectura del bosque.

#### *El espectro arquitectónico*

En el presente estudio se utilizó el espectro arquitectónico real calculando el número de individuos por modelo (de Foresta, 1981, 1983). En los resultados de la Tabla 1 se pueden observar tendencias claras. Por ejemplo: en los 4 bosques sucesionales y en el bosque maduro se encontró que los modelos de Rauh, Roux y Troll fueron los más importantes. Sin embargo en el bosque secundario el modelo de Roux fue más importante que en el bosque maduro en el que se destacó la frecuencia del modelo de Massart.

Cabe destacar el éxito del modelo de Rauh no tanto por su sencillez sino por la habilidad para regenerarse rápido. Este modelo se encontró tanto en el bosque secundario como en el bosque maduro aunque con algunas diferencias. Por ejemplo, en las especies pioneras el modelo se presenta en el árbol como una unidad y durante todo su ciclo de vida, mientras que en las especies del bosque maduro en donde se desarrolla este modelo el árbol

se convierte en un conjunto de reiteraciones del mismo modelo. Lo anterior le permite al árbol adaptarse a su ambiente de una forma fácil (Hallé; Oldeman y Tomlinson, 1978; Oldeman, 1990). Otro modelo que se destaca por su frecuencia es el de Troll debido a su plasticidad arquitectónica; es decir, el eje puede variar el tamaño de la parte ortótropa, el punto de inicio de su eje sustituto y la extensión de la fase plagiótropa (Hallé; Oldeman y Tomlinson, 1978). También cabe destacar el modelo de Massart en donde se observan las ramas con una organización plagiótropa. Posiblemente esta característica le da al árbol un mayor potencial de sobrevivencia individual en el sotobosque debido a la intercepción eficaz de la luz (Hallé; Oldeman y Tomlinson, 1978). En el bosque secundario se destaca el modelo de Roux que se caracteriza principalmente por el crecimiento continuo y ramas plagiótropas que repercuten en un crecimiento rápido con intercepción eficaz de la luz (Hallé *et al.*, 1978). El rápido crecimiento es ventajoso por cuanto permite a la especie quedar siempre entre los árboles más altos. Otro modelo importante es el de Tomlinson el cual se encuentra en la especie *Pheanakospermum guianensis* cuando se presenta en grupos.



En los bosques sucesionales de 3,5 años de edad, en la Guyana Francesa, se observó que los modelos de Rauh (35%), Roux (28%) y Leeuwenberg (13%) fueron los más destacados incluyendo las áreas quemadas, y los modelos de Rauh (37%), Roux (34%) y Scarrone (15%) en bosques sucesionales excluyendo áreas quemadas (de Foresta, 1983). El mismo autor encontró como modelos más destacados del bosque maduro, incluyendo el sotobosque, el Fagerlind (43%), Troll (38%) y Massart (11%); y Troll (85%), Roux (6%) y Massart (sin dato) excluyendo el sotobosque. La comparación de los resultados de de Foresta con los de este estudio permite establecer que: 1) el modelo de Roux es más importante en el bosque secundario de Guyana Francesa que en el de Araracuara. 2) El modelo de Troll se limita al bosque maduro de Guyana Francesa; en Araracuara es importante también en el bosque secundario. Una posible explicación es la diferencia en edad de los bosques; en Araracuara el bosque estudiado tenía 8 años mientras que el de Guyana tenía 3,5 años. 3) El modelo de Rauh se limita, en Guyana Francesa, al bosque secundario; en Araracuara se encuentra también en el bosque maduro.

Se resalta la importancia del modelo de Fagerlind en el sotobosque, en Guyana Francesa. En Araracuara casi no tiene importancia en el bosque maduro y en el bosque sucesional de 18 años es un modelo con importancia en cuanto al número de individuos.

#### Diversidad

Ambos indicadores de diversidad: número de especies por área e índice de Simpson, mostraron tendencia a aumentar con la edad del bosque

secundario, excepto en el rastrojo de 18 años. La presencia en este último transecto de *Bactris gasipaes* y *theobroma bicolor* indica que el dueño de la chagra cultivó y mantuvo árboles frutales. El efecto de las limpiezas pudo ser un factor importante en la reducción de la composición florística.

Saldarriaga (1985) encontró índices de Simpson promedio de 0,90 en bosques secundarios de entre 9 y 14 años; en bosques de 20 años el promedio fue de 0,95; en bosques secundarios de entre 30 y 40 años el promedio fue de 0,96 y en un bosque maduro el promedio fue de 0,96. Estos valores son muy parecidos a los que se encontraron en Araracuara. Únicamente la diversidad parece ser más alta en Araracuara a los 8 años; a los 18 años es más baja, situación para la cual ya se dio una explicación. El transecto de 8 años está localizado colindado con el bosque maduro que es una fuente de semillas importante, sin embargo hasta el presente esta influencia no se ve expresada en la composición de especies (anexo 1). El alto valor del índice de Simpson nos indica que no hay especies verdaderamente dominantes en este transecto.

Los cambios de las especies durante los primeros 30 años de sucesión, se estimaron a través del recíproco del rango de dominancia (Fig. 7) de tres de las especies más dominantes, *Cecropia membranacea*, *Vismia japurensis* y *Miconia poeppigii* (Tabla 2).

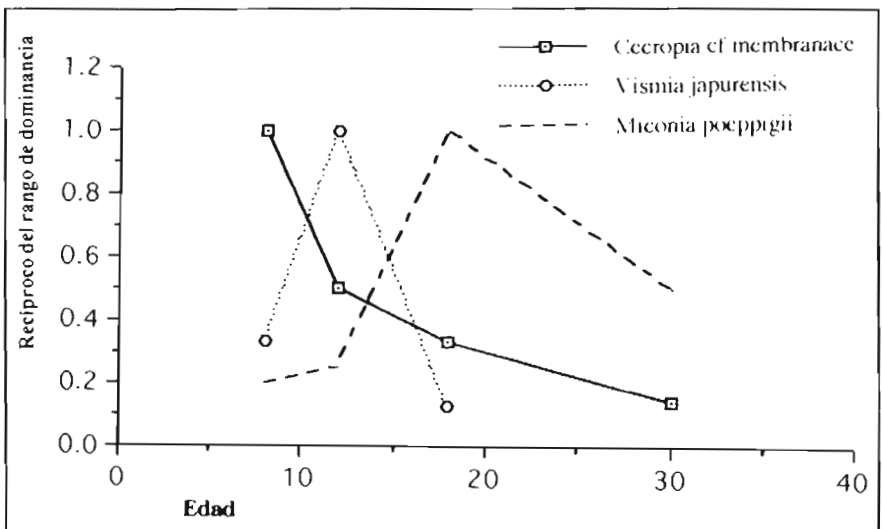


FIGURA 7. Dominancia de algunas especies durante la sucesión secundaria.

*Cecropia membranaceae* es dominante en el bosque de 8 años de edad y paulatinamente su dominancia disminuye a través del tiempo encontrándose, en el bosque de 30 años, 3 individuos que parecen estar muriendo (Fig. 7).

*Vismia japurensis* aumenta su dominancia en la sucesión para alcanzar el máximo valor a los 11 años edad en la cual ya se observa poca vitalidad en la mayoría de los individuos presentes. Su dominancia disminuyó drásticamente en los próximos 10 años (Fig. 7). A los 30 años se observó solamente la madera en pie de árboles muertos.

*Miconia poeppigii* alcanzó su máxima dominancia a los 18 años disminuyendo hacia los 30 años edad en la que se observaron varios individuos muertos. No se vio regeneración de esta especie en el sotobosque.

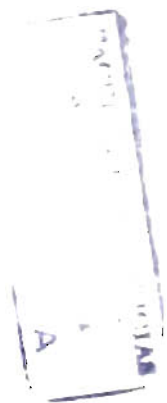
También cabe destacar la dominancia de *Pheanacospermum guianensis* en los transectos de 18 y 30 años, observándose una mayor vitalidad en el transecto de 18 años. Esta especie se regenera a través de estolones, e individuos de varios tamaños que forman grupos. Los árboles de esta especie fructifican y después mueren.

Entre las palmas cabe destacar la dominancia de *Maximiliana maripa*, especialmente en el transecto de 30 años en donde se encontró un ejemplar con un DAP de 30 cm. Posiblemente este individuo es un sobreviviente del bosque original o regeneró de una raíz. *Maximiliana maripa* también presentó varios individuos de bajo porte en los transectos de 8 y 11 años que posiblemente van a influir en la composición florística de los bosques. Otra especie que va a tener una dominancia importante en la sucesión después de los 30 años es *Goupia glabra*. La dominancia de esta especie comienza a destacarse en el transecto sucesional de los 18 años, incrementándose en el de 30 años. Los individuos observados mostraron buena vitalidad. Sin embargo, esta especie no se encontró en el transecto del bosque maduro, aunque su dominancia en este tipo de bosque fue reportada (Duivenvoorden y Lips, 19--?).

En razón del tamaño pequeño de los árboles empleados para este estudio, no se presentó un grupo de plantas que pueda jugar un papel importante: las palmas con troncos delgados y las acaules. Battjes y Duivenvoorden (1992) concluyeron que en bosques sucesionales de más de 10 años de edad la cobertura de estas palmas fue superior al 10%.

## CONCLUSIONES

Los cambios encontrados en el presente estudio durante los primeros 30 años de sucesión después del uso del área en agricultura de corte y quema son:



1. incremento del área basal a través del tiempo superior a lo encontrado en los bosques de San Carlos de Río Negro,
2. aumento en la complejidad de la arquitectura del bosque visible con el desarrollo del dosel,
3. aumento en la diversidad florística a través del tiempo similar a la encontrada en San Carlos de Río Negro.

Los modelos arquitectónicos más competitivos encontrados fueron Rauh, Roux y Troll.

#### AGRADECIMIENTOS

Este estudio se realizó con una beca de ICETEX y la financiación del programa Tropenbos. Agradecemos mucho a todas las personas que nos apoyaron, especialmente al Dr. Antoine Cleef, Prof. Dr. Ir. R.A.A. Oldeman, Anibal Matapi, Bartolomé Castro, Simón Román, y Eelco Nieuwenhuis por la descripción de los suelos. Agradecemos también a la Corporación Araracuara por permitirnos usar sus instalaciones en Araracuara y por el apoyo de varias personas de su organización.

#### BIBLIOGRAFIA

- BATTJES, J. y DUIVENVOORDEN, J.F. Mapa de la vegetación secundaria de Araracuara. Bogotá: Tropenbos Colombia, 1992.
- DE CASTRO-DOSSANTOS, A. Essai de classification des arbres tropicaux selon leur capacité de réitération. *En: Biotropica*. Vol. 12, No. 3 (1980); p. 187-194.
- DE FORESTA, H. Premier temps de la régénération naturelle après exploitation papetière en forêt tropicale humide. thèse 3ème. cycle. Montpellier : USTL, 1981. 114 p. + app.
- DE FORESTA, H. Le spectre architectural : application à l'étude des relation entre architecture des arbres et écologie forestière. Montpellier: USTL, 1983.
- DUIVENVOORDEN, J.F. *et al.* Levantamiento ecológico de parte de la cuenca del medio Caquetá en la Amazonía Colombiana. *En: Colombia Amazónica*. Vol. 3, No. 1 (1988); p. 7-38.



- DUIVENVOORDEN, J.F. y LIPS, J.M. Mapa de la ecología del paisaje del Medio Caquetá. Estudios en la Amazonía Colombiana. *En*: Tropenbos Colombia. Vol. 3 (19--?).
- EDELIN, C. Nouvelle données sur l'architecture des arbres sympodiaux : le concept de plan d'organisation. p. 127-154. *En*: EDELIN C. L'arbre; biologie et développement. s.l.: Naturalia Monspeliensia, 1991.
- FOURNIER, A. Is architectural radiation adaptive?. Montpellier: USTL, 1979. 51 p.
- HALLE, F. Architectural variation at the specific level in tropical trees. p. 209-221. *En*: TOMLINSON, P.B. and ZIMMERMAN, M.H. Tropical trees as living systems. Cambridge University, 1978.
- \_\_\_\_\_. et OLDEMAN, R.A.A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris: Masson, 1970. 178 p.
- \_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_ and TOMLINSON, P.B. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Heidelberg: Springer Verlag, 1978. 441 p.
- HOLDRIDGE, L.R. Ecología basada en zonas de vida. San José, C.R.: IICA, 1987. 216 p.
- LESCURE, J.P. An architectural study of the vegetation's regeneration in French Guyana. *En*: Vegetatio. Vol. 37, No.1 (1978); p. 53-60.
- OLDEMAN, R.A.A. Forests: elements of silvology. Berlin: Springer Verlag, 1990. 624 p.
- \_\_\_\_\_. y HALLE, F. Sobre ejes mixtos plagio-ortótopos en algunos árboles tropicales : Miscellaneous Papers 19. Wageningen: Landbouwhogeschool, 1980. p. 281-287.
- \_\_\_\_\_. and VAN DER MEER, P. Tropical forest diagnosis and selection silviculture with a chapter by Applehgate and Dale. Wageningen: s.n., 19--?
- ROLOFF, A. Kronenentwicklung und Vitalitätsbeurteilung ausgewählter Baumarten der gemäßigten Breiten. Habilitationsschrift Universität Göttingen, 1988.

- SALDARRIAGA, J.G. Forest succession in the Upper Río Negro of Colombia and Venezuela. Knoxville, 1985. 153 p. Thesis (Ph. D). University of Tennessee.
- \_\_\_\_\_. Recovery following shifting cultivation. p. 24-33. *En*: JORDAN, C.F. Amazonian rain forest. New York: Springer Verlag, 1987.
- SUTTON, S.L. The spatial distribution of flying insects. p. 427-436. *En*: LIETH, H. and WERGER, M.J.A. Tropical rainforest ecosystems: ecosystems of the world 14 B. Amsterdam: Elsevier, 1989.
- TORO VASQUEZ, A.P. y SALDARRIAGA, J.G. Algunas características de la sucesión en campos de cultivo abandonados en Araracuara, Amazonía Colombia. *En*. Colombia Amazónica. Vol. 4, No. 2 (1990); p. 31-43.
- WALTER, H. and LIETH, H. Klimadiagramm - Weltatlas. Jena: Gustav Fisher, 1960.



Algunas características estructurales, arquitectónicas y florísticas de la sucesión...

## ANEXO 1.

Familias y especies encontradas en los transectos sobre terrazas bajas. Los números corresponden al número de colección de Hans Vester. El nombre del modelo arquitectónico es el que aparece entre [ ].

### Especies en el transecto de 8 años:

12	BIGNONIACEAE	<i>Jacaranda copaia</i> ssp. <i>spectabilis</i> (Mart ex DC) A. Gentry; [Leeuwenberg]
19	GUTTIFERAE	<i>Vismia macrophylla</i> kuntze; [Troll]
20	GUTTIFERAE	<i>Vismia japurensis</i> Reichardt; [Roux]
29	CECROPIACEAE	<i>Cecropia membranaceae</i> Trec.; [Rauh]
42	MELASTOMATACEAE	<i>Miconia poeppigii</i> Triana; [Stone?]
76	CELASTRACEAE	<i>Goupia glabra</i> ; [Roux]
148	BORAGINACEAE	<i>Cordia</i> sp.; [Prevost]
159	CECROPIACEAE	<i>Cecropia sciadophylla</i> ; [Rauh]
168	MELASTOMATACEAE	<i>Miconia prasina</i> (Sw) DC (probably); [Fagerlind?]
206	CECROPIACEAE	<i>Cecropia ficifolia</i> Sneathl.; [Rauh]
304	PAPILIONIDAE	<i>Omrosia santaremnensis</i> Ducke; [Rauh]
305,177	PAPILIONIDAE	<i>Vataireopsis iglesiasii</i> Ducke; [Rauh]
306	SOLANACEAE	<i>Solanum allissimum</i> Benitez; [Koriba?]
318	MELASTOMATACEAE	<i>Bellucia grossularioides</i> Triana; [Rauh?]
328	MELASTOMATACEAE	<i>Miconia minutiflora</i> (Bonpl.)DC; [Roux?]
330,303	GUTTIFERAE	<i>Vismia glaziovii</i> Ruhl. = <i>V. amazonica</i> Ewan.; [Roux]
331	FLACOURTACEAE	<i>Lealia</i> sp.; [Roux]
332	MORACEAE	[Rauh]
333	MIMOSACEAE	<i>Inga</i> sp.; [Troll]
341	FLACOURTACEAE	<i>Casearia</i> sp.; [Roux]
342	MELASTOMATACEAE	<i>Miconia cf biglandulosa</i> Gleason; [Scarrone?]
351	EUPHORBIACEAE	[Rauh]
720	MIMOSOIDAE	<i>Inga thibaudiana</i> DC; [Troll]
693	PALMAE	<i>Maximiliana maripa</i> (Correa de Serra) Drude; [Corner]

### Especies en el transecto de 12 años:

5	BORAGINACEAE	<i>Cordia</i> sp. I; [Prevost]
8	PIPERACEAE	<i>Piper arboreum</i> ; [Petit]
9,180	MIMOSOIDAE	<i>Inga alba</i> (Sw) Willd; [Troll]
12	BIGNONIACEAE	<i>Jacaranda copaia</i> ssp. <i>spectabilis</i> (Mart ex DC) A. Gentry; [Leeuwenberg]
13	BURSERACEAE	<i>Dacryodes cf chimantensis</i> Steyerem. y Mag.; [Rauh]
16	MELASTOMATACEAE	<i>Miconia pilgenana</i> Ule (probably); [Scarrone?]
18	MIMOSOIDAE	<i>Inga</i> sp. [Troll]
19	GUTTIFERAE	<i>Vismia macrophylla</i> kuntze; [Troll]
20	GUTTIFERAE	<i>Vismia japurensis</i> Reichardt; [Roux]
21	MIMOSOIDAE	<i>Inga aff disticha</i> Benth.; [Troll]
26	PAPILIONIDAE	<i>Clathrotropis macrocarpa</i> Ducke; [Rauh]
27	MIMOSOIDAE	<i>Inga punctata</i> Willd.; [Troll]
28	MIMOSOIDAE	<i>Inga thibaudiana</i> DC; [Troll]
29	CECROPIACEAE	<i>Cecropia membranaceae</i> Trec.; [Rauh]
30	EUPHORBIACEAE	<i>Alchomea triplinervia</i> ; [Rauh]
42	MELASTOMATACEAE	<i>Miconia poeppigii</i> Triana; [Stone?]
63	BURSERACEAE	<i>Trattinickia glaziovii</i> Swart.; [Rauh]
76	CELASTRACEAE	<i>Goupia glabra</i> ; [Roux]
100	MORACEAE	<i>Trymatococcus amazonicus</i> P y E; [Troll]

140	ANNONACEAE	<i>Gualteria spec. indet.</i> ; [Roux]
147	ANNONACEAE	<i>Gualteria aff. schomburgkiana</i> Mart.; [Roux]
148	BORAGINACEAE	<i>Cordia</i> sp. 2, [Prevost]
149	VERBENACEAE	[Rauh]
150	LAURACEAE	<i>Persea</i> sp.; [Rauh]
155	APOCYNACEAE	[Rauh]
156	MELASTOMACEAE	<i>Miconia prasina</i> (Sw)DC. (probably); [Fagerlind?]
159	CECROPIACEAE	<i>Cecropia sciadophylla</i> ; [Rauh]
208	QUIINACEAE	<i>Quiina cf. macrophylla</i> Tul.; [Rauh]

## Especies en el transecto de 18 años:

8	PIPERACEAE	<i>Piper arboreum</i> , [Petit]
19	GUTTIFERAE	<i>Vismia macrophylla</i> kuntze; [Troll]
20	GUTTIFERAE	<i>Vismia japurensis</i> Reichardt; [Roux]
26	PAPILIONIDAE	<i>Clathrotropis macrocarpa</i> Ducke; [Rauh]
29	CECROPIACEAE	<i>Cecropia membranacea</i> Trec.; [Rauh]
42	MELASTOMACEAE	<i>Miconia poeppigii</i> Triana; [Stone?]
76	CELASTRACEAE	<i>Goupia glabra</i> ; [Roux]
100	MORACEAE	<i>Trymalococcus amazonicus</i> P y E; [Troll]
111	ANNONACEAE	<i>Gualteria aff. trichoclonia</i> Diels; [Roux]
114	STRELITZIACEAE	<i>Phenakospermum guianensis</i> ; [Tomlinson]
152	MELASTOMACEAE	<i>Miconia cf. minutiflora</i> (Bonpl.) DC.; [Roux?]
168	MELASTOMACEAE	<i>Miconia prasina</i> (Sw) DC (probably); [Fagerlind?]
169	LAURACEAE	[Rauh]
170	ANNONACEAE	<i>Gualteria aff. schomburgkiana</i> Mart; [Roux]
173	STERCULIACEAE	<i>Theobroma bicolor</i> H y B; [Nozeran]
177 305	PAPILIONIDAE	<i>Valaireopsis iglesiasii</i> Ducke; [Rauh]
179	LAURACEAE	<i>Ocotea</i> sp.; [Rauh]
180,9	MIMOSOIDAE	<i>Inga alba</i> (Sw.) Willd.; [Troll]
182	MORACEAE	<i>Maquira vs. calophylla</i> (P y E) Berg; [Troll]
183	MYRISTICACEAE	<i>Virola elongata</i> (Bth.) Warb.; [Massart]
184	MIMOSOIDAE	<i>Inga pilosula</i> (Rich.) Macbr.; [Troll]
185	LAURACEAE	<i>Ocotea longifolia</i> HBK.; [Rauh]
694	PALMAE	<i>Bactris gasipaes</i> HBK.; [Corner/Tomlinson]

## Especies en el transecto de 30 años

4	VIOLACEAE	<i>Leonia cymosa</i> Mart.; [Champagnat]
8	PIPERACEAE	<i>Piper arboreum</i> ; [Petit]
29	CECROPIACEAE	<i>Cecropia membranacea</i> Trec.; [Rauh]
37, 107,		
152	MELASTOMACEAE	<i>Miconia cf. minutiflora</i> (Bonpl.) DC.; [Roux]
42, 104	MELASTOMACEAE	<i>Miconia poeppigii</i> Triana; [Stone?]
45, 154	MELASTOMACEAE	<i>Miconia pilgeriana</i> Ule (probably); [Scarrone?]
70, 153	PAPILIONIDAE	<i>Clathrotropis macrocarpa</i> Ducke; [Rauh]
76	CELASTRACEAE	<i>Goupia glabra</i> ; [Roux]
84	MONIMIACEAE	<i>Siparuna cf. guianensis</i> ; [Troll/Mangenot]
87	VIOLACEAE	<i>Papayrola cf. longifolia</i> Tul.; [Troll]
88, 89	BURSERACEAE	<i>Dacryodes chimantensis</i> Steyerl y Mag; [Rauh]
90	FLACOURTACEAE	<i>Casearia</i> sp. f; [Roux]
91	SIMAROUBACEAE	<i>Simarouba</i> ; [Rauh]
92	LECYTHIDACEAE	[Rauh?]
93	MYRTACEAE	[Troll]
94	MIMOSIDAE	<i>Inga</i> ; [Rauh?]
95	MELASTOMACEAE	<i>Miconia cf. punctata</i> (Desr.) Don ex DC.; [?]
96	MYRISTICACEAE	<i>Osteophloeum platyspermum</i> (A. DC.) Warb; [Massart]



100	MORACEAE	<i>Trymatococcus amazonicus</i> P y E; [Troll]
102	SOLANACEAE	<i>Cestrum megalophyllum</i> Dunal; [Troll?]
103	MELASTOMATACEAE	<i>Miconia cf prasina</i> ; [Fagerlind?]
105	VOCHYSIACEAE	<i>Qualea</i> ; [Massart]
106	CAESALPINIOIDAE	<i>Swartzia</i> ; [Rauh]
108	PAPILIONIDAE	<i>Andira</i> ; [Rauh]
109	MELASTOMATACEAE	<i>Miconia splendens</i> (Sw) Griseb. (probably); [Koriba?]
110	CHRYSOBALANACEAE	<i>Licania</i> ; [Troll]
111	ANNONACEAE	<i>Gualteria aff trichoclonia</i> Diels; [Roux]
112	LECYTHIDACEAE	<i>Gustavia hexapetala</i> (Aublet) J.E. Smith; [Aubreville]
114	STRELITZIACEAE	<i>Phenakospermum guianensis</i> ; [Tomlinson]
115	PALMAE	<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) Wendland; [Comer]
116	ANNONACEAE	<i>Gualteria aff puncticulata</i> Fries; [Roux]
117	LAURACEAE	<i>Endlicheria</i> sp.; [Massart]
118	CHRYSOBALANACEAE	[Troll]
119	FLACOURTACEAE	<i>Casearia</i> sp.2; [Roux]
121	MIMOSOIDAE	<i>Inga marginata</i> Willd.; [Troll]
129	MORACEAE	<i>Brosimum parinarioides</i> Ducke ssp <i>anpilcoma</i> (Ducke) Berg; [Troll]
130	MORACEAE	cf <i>Eschweilera</i> ; [Roux]
131	MORACEAE	<i>Pseudolmedia laevis</i> (R.,P.) Macbr.; [Roux]
132	LAURACEAE	<i>Licaria macrophylla</i> (A.C. Smith) Kosterm.; [Rauh]
133	NYCTAGINACEAE	cf <i>Neea</i> ; [Prevost]
158	COMBRETACEAE	<i>Terminalia amazonia</i> (Gmelin) Exell; [Aubreville]
183	MYRISTICACEAE	<i>Virola elongata</i> (Bth.) Warb.; [Massart]
693	PALMAE	<i>Maximiliana maripa</i> (Correa de Serra) Drude; [Comer]
731	MORACEAE	<i>Pourouma</i> sp.; [Rauh]

Especies en el transecto del bosque maduro:

47	CECROPIACEAE	<i>Pourouma herrerensis</i> Berg; [Rauh]
56	PALMAE	<i>Oenocarpus bataua</i> Mart.; [Comer]
74	ANISOPHYLLACEAE	<i>Anisophyllea guianensis</i> Sandw.; [Massart]
209	OLACACEAE	[Troll?]
210	BURSERACEAE	<i>Protium cf decandrum</i> (Aublet) Marchand; [Rauh]
211	COMBRETACEAE	<i>Terminalia amazonia</i> (Gmelin) Exell; [Aubreville]
212	MIRISTICACEAE	<i>Virola calophylla</i> Warb.; [Massart]
213	CECROPIACEAE	<i>Pourouma ovata</i> Trec.; [Rauh]
214	CECROPIACEAE	<i>Pourouma cecropiifolia</i> Mart.; [Rauh]
215	VOCHYSIACEAE	[Troll]
216	BURSERACEAE	<i>Protium gallosum</i> Daly vel <i>valde aff.</i> ; [Rauh]
217	MYRTACEAE	[Troll]
218	LECYTHIDACEAE	[Massart]
219	MYRTACEAE	[Troll]
220	SAPOTACEAE	[Aubreville]
234	VOCHYSIACEAE	[Massart]
235	GUTTIFERAE	<i>Marila</i> ; [Massart]
236	CECROPIACEAE	<i>Pourouma myrmecophila</i> Ducke; [Rauh]
237	CARYOCARACEAE	<i>Caryocar glabrum</i> (Aublet) pers.; [Rauh]
238	CAESALPINIOIDAE	<i>Tachigali</i> sp. (sp nov.); [Rauh]
239	MYRISTICACEAE	<i>Compsoeura capitellata</i> (A.D.C.) Warb.; [Massart]
240	LEGUMINOSAE	[Rauh]
241	MYRTACEAE	[Roux]
242	MORACEAE	<i>Trymatococcus amazonicus</i> P y E; [Troll]
243	MYRISTICACEAE	<i>Iryanthera laevis</i> Mgf; [Massart]
244	PAPILIONIDAE	[Rauh]

245	LECYTHIDACEAE	[Massart]
246	LECYTHIDACEAE	<i>Couratari</i> sp.; [Troll]
251	BURSERACEAE	[Rauh]
278	BURSERACEAE	[Rauh]
279	MORACEAE	[Rauh]
280,285	LAURACEAE	<i>Ocotea aciphylla</i> , [Massart]
281	ANNONACEAE	<i>Guatteria aff schomburgkiana</i> Diels, [Roux]
282		[Roux]
283	BURSERACEAE	[Rauh]
284	MYRISTICACEAE	[Massart]
286	MIMOSOIDAE	<i>Albizia pedicellaris</i> (DC) Rico in press. [Troll]
287	MYRTACEAE	<i>Eugenia</i> sp.; [Rauh]
288	MELASTOMATACEAE	<i>Miconia cf punctata</i> (Desr.) Don ex DC. [?]
289	BURSERACEAE	[Rauh]
290	MYRTACEAE	[Massart]
291	MIMOSOIDAE	<i>Parkia mulyijuga</i> Benth.; [Rauh]
292	GUTTIFERAE	<i>Tovomitia</i> sp.; [Aubreville]
293	MYRTACEAE	[Roux?]
294	MYRISTICACEAE	[Massart]
295	LAURACEAE	[Rauh]
296	MORACEAE	[Massart]
319	LECYTHIDACEAE	<i>Exchweilera</i> sp.; [Troll]
320	VIOLACEAE	<i>Rinorea</i> sp.; [Fagerlind]
321	BURSERACEAE	[Rauh]
322	ANNONACEAE	<i>Guatteria aff schomburgkiana</i> Mart.; [Roux]
323	LECYTHIDACEAE	<i>Exchweilera ruffolia</i> Mori; [Troll]
324	CHRYSOBALANACEAE	[Troll]
576	MYRTACEAE	[Troll]
637	RUBIACEAE	[Scarrone]



## ANEXO 2.

### MODELOS ENCONTRADOS EN LOS TRANSECTOS SEGÚN LAS DEFINICIONES DE HALLE, OLDEMAN Y TOMLINSON (1978)

*Modelo de Corner:* crecimiento vegetativo de un sólo meristemo aéreo al producir un eje no ramificado, en el cual la inflorescencia (o sporofilas) es lateral, resultando un árbol monocaule, no monocarpo y con crecimiento no determinado.

*Modelo de Tomlinson:* arquitectura que resulta del desarrollo repetitivo de módulos ortótropos equivalentes, ramificado basalmente, restringido, en principio, a la región epicotiledonal del eje de la plántula (en el primer módulo) y los nudos basales de los ejes subsecuentes, las inflorescencias pueden ser terminales o laterales; el crecimiento de cada módulo es continuo o rítmico.

*Modelo de Leeuwenberg:* consta de módulos ortótropos equivalentes, cada cual determinado en su crecimiento por la producción de una inflorescencia terminal. La ramificación es tridimensional, produce varios módulos equivalentes y está relacionada con la inflorescencia, con excepción de unos ejes juveniles, estériles y ramificados.

*Modelo de Prevost:* arquitectura modular con árboles que desarrollan dos tipos diferentes de módulos al formar respectivamente el tronco y la rama. Los módulos de las ramas se originan de silepsis en un área subapical restringida del módulo del tronco y son mixtos plagio-ortótropos (Oldeman y Hallé, 1980). Los módulos sucesivos del tronco son prolépticos y subdistal, es decir, nacen debajo del verticilo de ramas. La ramificación es plagiotropa por sustitución. El crecimiento determinado de los dos tipos de módulos es por hapaxantia, pero la inflorescencia, especialmente en módulos del tronco, es en general vestigial o abortada.

*Modelo de Fagerlind:* arquitectura determinada por un tronco monopódico, ortótropo, crecimiento episódico y verticilos o seudoverticilos de ramas modulares, cada rama se forma de ejes plagioortótropos, que son en general hapaxánticos.

*Modelo de Petit:* arquitectura determinada por crecimiento continuo de un eje monopódico, ortótropo, que produce continuo o difusamente ramas plagiotropas con las hojas en un espiral o decusadas. Las ramas son modulares, plagiotrópicas por sustitución y cada módulo es hapaxántico.

*Modelo de Nozeran:* arquitectura modular determinada por un tronco ortótropo, simpodial, cada unidad del simpodio tiene un verticilo de ramas plagiótropas; la plagiotropía está establecida por la posición de las hojas. El crecimiento de los dos tipos de ejes puede ser rítmico o no. Las ramas pueden ser simpódicas o monopódicas. la inflorescencia no influye en el modelo.

*Modelo de Aubreville:* arquitectura determinada por un tronco monopódico ortótropo con crecimiento rítmico y filotaxis espiralada o decusada; este tronco lleva seudoverticilos de ramas, cada una constituida por uno o más ejes mixtos plagio-ortótropos con floración lateral (Oldeman y Hallé, 1980).

*Modelo de Massart:* arquitectura determinada por un tronco monopódico ortótropo, con crecimiento rítmico y filotaxis espiralada o decusada; este tronco lleva seudoverticilos de ramas plagiótropas. La posición de la inflorescencia no influye en el modelo.

*Modelo de Roux:* arquitectura determinada por un tronco ortótropo, monopódico con crecimiento continuo; las ramas son plagiótropas e insertadas continuamente (rara vez difusamente). Las flores no influyen en la arquitectura.

*Modelo de Scarrone:* arquitectura determinada por un tronco ortótropo creciendo rítmico, formando seudoverticilos de ramas ortótropas y simpodiales por inflorescencias terminales.

*Modelo de Rauh:* arquitectura determinada por un tronco monopódico con crecimiento rítmico el cual desarrolla seudoverticilos de ramas, morfogénicamente iguales al tronco. Las flores son siempre laterales y sin influencia en el sistema de ramas (Hallé; Oldeman y Tomlinson, 1978).

*El Modelo de Mangenot* se define por ejes mixtos. El meristema apical produce primero una parte basal vertical, luego una parte distal horizontal, muchas veces relacionada con cambio de filotaxis espiral a dística, y de hojas pequeñas a grandes. La superposición indeterminada de tales ejes al nivel de la transición construye la arquitectura del árbol con el tronco de las sucesivas partes proximales verticales, las ramas de las partes distales horizontales.

*El Modelo de Troll* se define por ejes plagiótropos. La arquitectura está construida por sobreposición continua de estos ejes. Los ejes principales construyen parte del tronco y parte de una rama, la parte próxima se vuelve

Algunas características estructurales, arquitectónicas y florísticas de la sucesión..

erecta (parte del tronco), muchas veces retardado después de la caída de hojas. La parte distal del eje forma la rama sin o con crecimiento determinado, y con ejes laterales en general sin formar una parte basal erecta.

