



CRECIMIENTO DIAMÉTRICO DE UN BOSQUE DEL NOR OCCIDENTE AMAZÓNICO

Juan Carlos Arias-G¹, Alvaro Duque², Dairon Cárdenas³

Bosque Tarapacá, Iván Montero

RESUMEN

El estudio de la dinámica de los bosques permite conocer la forma como estos ecosistemas responden ante diferentes eventos climáticos globales. El crecimiento de los árboles y la cantidad de Carbono fijado - o liberado - por los bosques, es un tema de debate y de estudio en la actualidad, para lo cual se necesitan datos de base para comparar el comportamiento del bosque a lo largo del tiempo. En el presente trabajo se presentan datos de crecimientos de árboles de un bosque de tierra firme de la Amazonia Colombiana, tomados a partir del establecimiento de una parcela permanente en el Parque Nacional Natural Amacayacú. Los datos muestran que en esta zona de la Amazonia hay una tendencia al crecimiento continuado de los árboles, aunque con diferencias significativas en la tasas de crecimiento entre árboles de diferentes categorías diamétricas, siendo mayor en las categorías diamétricas menores ($0,95 \pm 1,01$ % anual) y menor en los árboles de mayor diámetro ($0,40 \pm 0,27$ % anual). Datos continuos en el tiempo permitirán establecer los diferentes ritmos de crecimiento de los bosques amazónicos, y la forma en que los eventos ambientales drásticos como El Niño, pueden afectar este comportamiento, ya sea a nivel

de especies, tamaños, grupos funcionales, u otras características de la vegetación.

PALABRAS CLAVE

Crecimiento diamétrico árboles, bosques de tierra firme, dinámica de vegetación, amazonia

ABSTRACT

The study of forests dynamics allows to know the way as these ecosystems respond under different global climatic events. The growth of trees and the amount of Carbon fixed - or released - by forests, is a subject of study and debate at present, for which basic data are needed to compare the behavior of the forest throughout the time. The present work shows data of tree growth in a Terra-Firme forest of the Colombian Amazonia, recorded from the establishment of a permanent plot in the Amacayacú Natural National Park. The data suggest that in this zone of the Amazonia there is a tendency to continuous growth of trees, although with significant differences in the rates of growth between trees of different diameter catego-

¹ Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas - SINCHI, Programa Flora. jarias@sinchi.org.co

² Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. ajduque@unal.edu.co

³ Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas - SINCHI, Programa Flora. dcardenas@sinchi.org.co

ries, higher in lower categories ($0,95 \pm 1,01\% \text{ year}^{-1}$) and minor in the trees of greater diameter ($0,40 \pm 0,27\% \text{ year}^{-1}$). Continuous data thought time will allow establishing the different rates of growth of the amazonian forests, and the form in which the drastic environmental events like El Niño, can affect this behavior, either concerning functional species, sizes, groups, or other characteristics of the vegetation.

KEY WORD

Tree diametric growth, terra firme forest, vegetation dynamics, amazonian forest

INTRODUCCIÓN

La forma como el cambio climático global puede estar afectando el crecimiento de los bosques es actualmente motivo de debate. Por un lado, hay quienes reportan que los bosques tropicales están incrementando su biomasa (Malhi & Grace 2000, Baker *et al.* 2004, Phillips *et al.* 2008), debido principalmente al aumento de la temperatura (Mahli & Wright 2004), el incremento en la concentración de CO_2 (Cramer *et al.* 2004), y un aumento de la radiación solar (Nemani *et al.* 2003). Este incremento en biomasa se daría por el aumento en el crecimiento diamétrico neto de los árboles (Lewis *et al.* 2004a), el reclutamiento de nuevos individuos y la reducción en la mortalidad (Phillips & Gentry 1994, Phillips *et al.* 2004), o por una combinación de los anteriores factores. Otros autores, aunque coinciden con la idea en general de una tendencia al incremento en biomasa de los bosques en algunas regiones tropicales, difieren en la magnitud y causas que lo promueven (Wright *et al.* 2005, Chave *et al.* 2008). En primer lugar, estos autores argumentan que algunos bosques se encuentran liberando biomasa, lo cual modifica el patrón de tendencia global (Chave *et al.* 2008, Feeley *et al.* 2007), o soportan la tendencia al incremento como respuesta a una recuperación del sistema de disturbios masivos ocurridas en el pasado (Wright *et al.* 2005, Muller-Landau 2004; ver Valencia *et al.* 2009). No obstante, lo que si parece ser una evidencia bastante robusta, es que cambios repentinos en los patrones climáticos asociados con oscilaciones globales tipo El Niño que conducen a periodos de sequía más prolongados que el promedio, pueden ser causa

de emisiones masivas de CO_2 debido al incremento de la mortalidad en algunos de estos bosques y la reducción en las tasas de crecimiento (Phillips *et al.* 2009).

La forma como el bosque responde a los cambios ambientales, parece depender también de otros factores tales como la composición de especies (Condit *et al.* 1992, 1993, 1995, Nascimento *et al.* 2005) y el tamaño relativo de los individuos (Condit *et al.* 1995, Phillips *et al.* 2002, Nascimento *et al.* 2005).

Se ha asumido que existe una fuerte relación entre el incremento en diámetro a la altura del pecho (DAP) y los cambios en biomasa de los ecosistemas (Chave *et al.* 2005, Baker *et al.* 2009). Por tal motivo, en este estudio se presentan resultados preliminares de un primer censo en 5-ha de bosque de tierra firme localizadas en el Parque Nacional Natural Amacayacú (PNN Amacayacú), lo cual aportará elementos para entender mejor el patrón regional establecido para la Amazonia, en el cual los datos provenientes de la parte colombiana brillan por su escasez (ver Mahli *et al.* 2002, Lewis *et al.* 2004b). Las preguntas de investigación a responder fueron: Muestra este bosque de tierra firme una tendencia sistemática al incremento diamétrico tal como se reporta en otros estudios? Que tanto se revela un crecimiento uniforme o diferencial de acuerdo con el tamaño relativo de los individuos? Responder este tipo de preguntas ayudará a entender mejor el funcionamiento de los bosques amazónicos y generará herramientas para avanzar en su manejo y conservación.

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo en el PNN Amacayacú, departamento del Amazonas, extremo sur de Colombia, en el denominado Trapecio Amazónico (Figura 1), en un área que incluye la formación geológica terciaria de Pebas y Amazonas. Geográficamente está ubicado en $3^{\circ}49'$ latitud sur y $70^{\circ}19'$ longitud oeste. La altura es de 82 msnm (Palacios 2005). La zona de vida corresponde a Bosque Húmedo Tropical (Bh-T, Holdridge 1978). El clima se clasifica como húmedo tropical (Af) de Köppen (1936). El régimen de lluvias es bimodal (Figura 2), con precipitación promedio anual de 3332 mm y promedio mensual no inferior a 100

mm que lo define como no estacional. La temperatura mensual promedio es 26°C. La vegetación corresponde a bosques de Tierra Firme, no sujeto a los pulsos de inundación del río Amazonas, sobre superficies planas suavemente onduladas.

METODOLOGÍA

MEDICIÓN DEL CRECIMIENTO

En el año 2005, se marcaron, midieron y mapearon todos los árboles con DAP igual o mayor a 10 cm en una parcela de 5 hectáreas. En los casos en que el tallo fuera irregular a los 1,3 m de altura, la medición se realizó por encima o por debajo de la deformidad, anotando la altura en la cual fue tomado el punto de medición (POM). En cada árbol registrado se pintó el POM, se tomó una muestra botánica para su identificación taxonómica y se le asignó un número único de identificación en una placa de aluminio. En el año 2007 se realizó el monitoreo de estas cinco ha siguiendo la misma metodología empleada en el 2005.

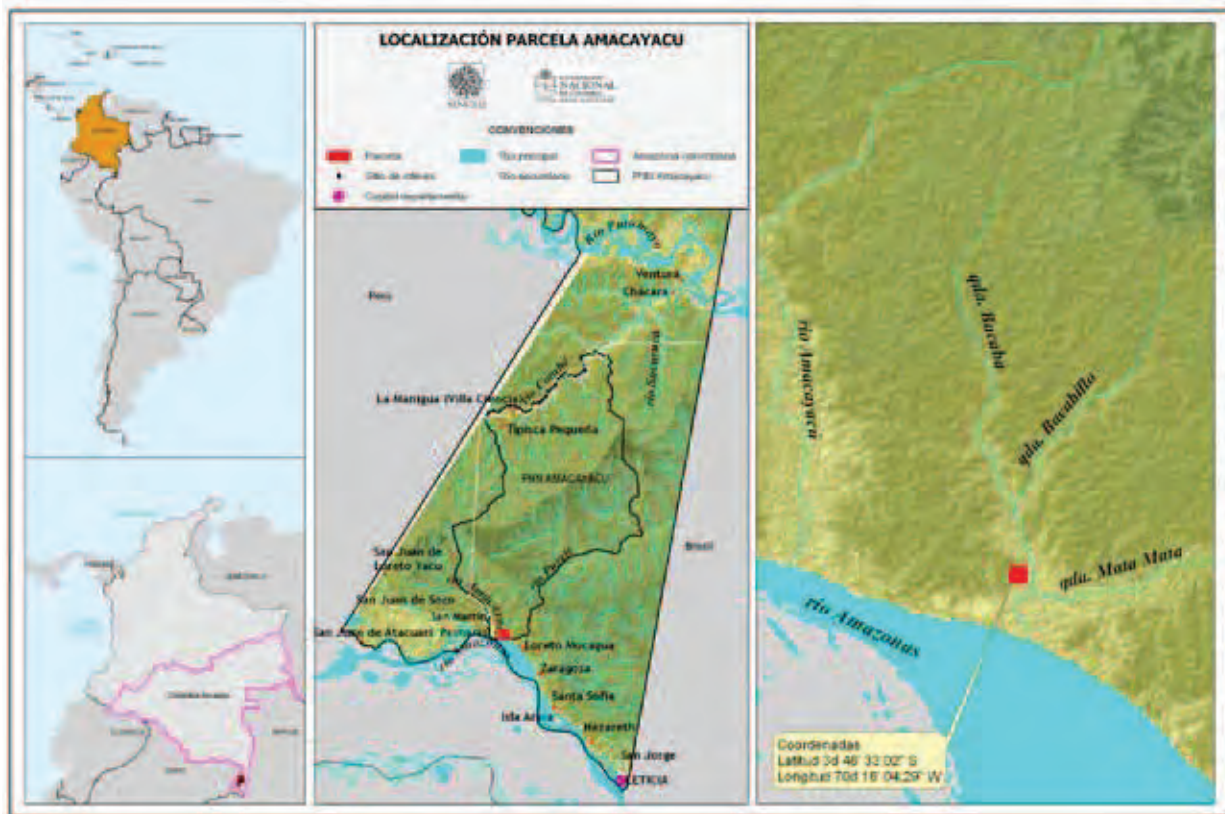
Para el análisis sólo se tuvo en consideración la información de los árboles que tuvieran medidas válidas en los dos muestreos (igual POM, sin problemas en las mediciones (crecimientos superiores a -10 mm ó con inconvenientes en las mediciones por la presencia de raíces tabulares). No se analizan palmas dado que su crecimiento diamétrico no refleja el crecimiento de la planta.

El crecimiento fue calculado como la diferencia en los diámetros, dividido por la diferencia de años entre las dos mediciones. Para los árboles con valores de crecimientos negativos superiores a -5 mm/año, se asumió un crecimiento cero, siguiendo los criterios dados por Phillips y colaboradores (2002) y Baker y colaboradores (2004).

PATRONES DE CRECIMIENTO

Se obtuvo el valor del crecimiento diamétrico para el conjunto de todos los árboles y también por categorías diamétricas, definiendo cuatro rangos: 1) 100mm - 199; 2) 200 - 299; 3) 300 - 399; y 4) 400 - 750 mm

FIGURA I. LOCALIZACIÓN DEL AREA DE ESTUDIO. EL RECUADRO ROJO MUESTRA LA UBICACIÓN DE LA PARCELA.



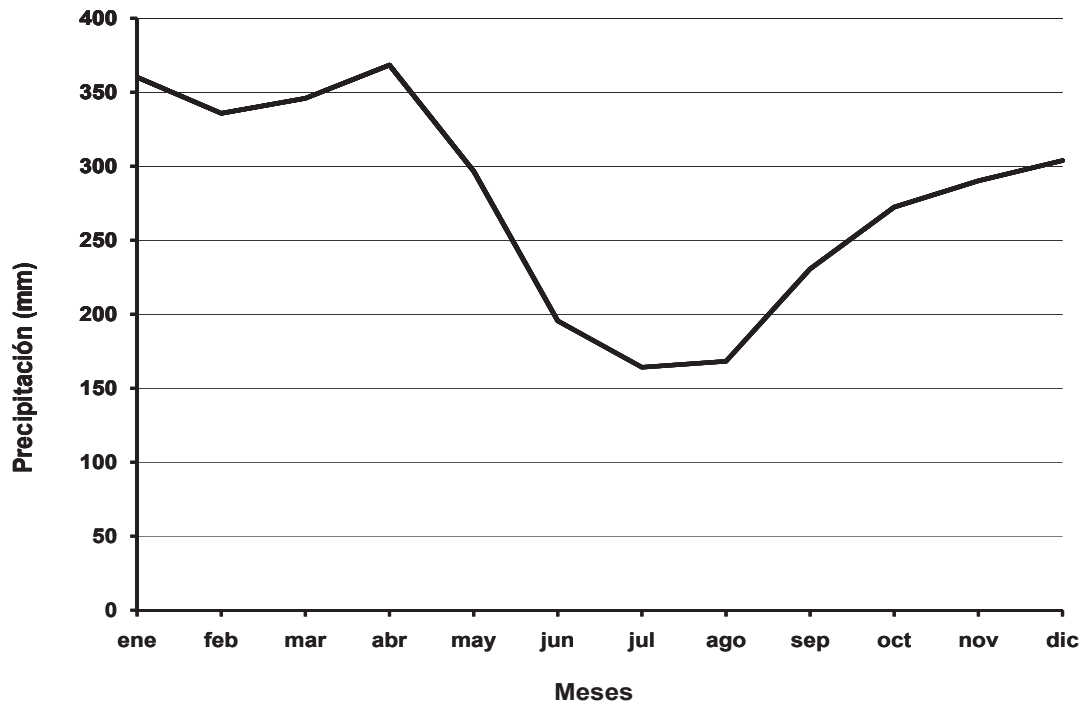


FIGURA 2. RÉGIMEN DE LLUVIAS PARA LA CIUDAD DE LETICIA. FUENTE: IDEAM, ESTACIÓN VASQUEZ COBO, LETICIA.

de DAP. Dentro de cada categoría se tomó el crecimiento promedio de todos los individuos.

ANÁLISIS POR CATEGORÍAS DIAMÉTRICAS

Los crecimientos de todas las categorías diamétricas fueron analizados mediante Análisis de Varianza simple con el software Minitab ver 14.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En total se registraron los datos de crecimiento para 1291 individuos. El crecimiento promedio para todo el conjunto de árboles fue de $1,43 \pm 1,38$ mm/año (Tabla 1), pero con diferencias significativas entre categorías diamétricas ($P=0,00$ $\alpha=0,05$; Tabla 2). Los árboles que presentaron mayor crecimiento corresponden a la categoría de 300 - 399 mm de DAP, y los de menor crecimiento fueron los individuos más delgados (Figura 3). Estos últimos, al encontrarse en mayor proporción (75,6%), tienen más peso al ponderar el valor general para todo el bosque que los árboles de diámetros mayores. La especie que presentó mayor crecimiento fue *Aspidosperma rigidum* ($3,57 \pm$

$1,16$ mm/año, $n=5$) y la de menor incremento fue *Quararibea amazonica* ($0,13 \pm 0,24$ mm/año, $n=5$). Crecimiento similar se registró en la Amazonia central (Nascimento y colaboradores 2005), con tasas de crecimiento promedio de $1,6 \pm 1,89$ mm/año, y diferencias significativas entre especies y categorías diamétricas de los árboles, con valores desde 0,25 mm/año.

Aunque el incremento diamétrico para los árboles en las categorías diamétricas menores es el más bajo, es la categoría que proporcionalmente más está creciendo ($0,95 \pm 1,01\%$ /año); a medida que aumenta el tamaño medio del diámetro del árbol, se reduce su tasa relativa de crecimiento, llegando a $0,40 \pm 0,27\%$ en los árboles mayores (Tabla 1). Las tasas de crecimiento diferencial de acuerdo a la categoría diamétrica ya han sido reportadas en bosques neotropicales (Condit *et al.* 1995, Phillips *et al.* 2002, Nascimento *et al.* 2005). Es de esperarse que se presente una reducción en las tasas de incremento diamétrico a medida que los árboles crecen, pues los individuos de tamaño pequeño y medio se encuentran en fase de crecimiento vertical, y engrosar los tallos les permite un mejor soporte para resistir una mayor altura (O'Brien *et al.* 1995), en tanto que los

TABLA 1. TASA DE CRECIMIENTO ANUAL PARA LOS ÁRBOLES, DE ACUERDO A LA CATEGORÍA DIAMÉTRICA.

Categoría	N	DAP promedio (mm) (1)	Crecimiento promedio (mm/año) (2)	Tasa crecimiento anual [(2)/(1)] * 100
Todo el bosque	1291	178,27 ± 91,40	1,430 ± 1,382	0,89 ± 0,93%
100-199	976	138,01 ± 27,45	1,273 ± 1,311	0,95 ± 1,01%
200-299	196	239,44 ± 26,26	1,804 ± 1,537	0,76 ± 0,66%
300-399	68	335,97 ± 28,20	2,237 ± 1,460	0,67 ± 0,45%
400-750	51	503,30 ± 86,5	1,933 ± 1,214	0,40 ± 0,27%

TABLA 2. RESULTADOS DEL ANÁLISIS DE VARIANZA PARA LAS DIFERENCIAS EN EL CRECIMIENTO DIAMÉTRICO DE LOS ÁRBOLES. PRUEBA DE TUKEY. I.C 95%

Fuente	g.l.	varianza	sum. cuad.	F	P
Categorías Diamétricas	3	108,87	36,29	19,84	0,000
Error	1287	2354,05	1,83		
Total	1290	2462,92			
S = 1,352	R2 = 4,42%		R2(adj) = 4,20%		

árboles grandes basan su crecimiento no tanto en el engrosamiento del tallo sino en la ampliación de la copa para favorecer la captación de la luz (Chave *et al.* 2005). Aunque Condit y colaboradores (1995) encontraron crecimientos entre el 4 y 5%/año para individuos menores a 50 mm DAP, 1-2%/año para árboles de 150 mm DAP, y cero crecimiento para tallos grandes (> 500 mm dap), los datos del presente estudio muestran que los tallos superiores a 400 mm DAP aún siguen incrementando el DAP.

La categoría diamétrica menor (100 - 199 mm) es la categoría que agrupa mayor cantidad de árboles, la que presenta mayor tasa relativa de crecimiento y también la mayor variabilidad en el incremento de diámetro absoluto y relativo. La variabilidad de los promedios de crecimiento obtenidos para la categoría diamétrica menor puede relacionarse con que incluye todo tipo de individuos, árboles de rápido crecimiento, tolerantes a la sombra, especies de dosel, subdosel, cada uno con una estrategia de crecimiento particular, ya que según Nascimento y colaboradores (2005) se presenta crecimiento más acelerado en árboles pioneros y con menor variabilidad, comparando con especies de lento crecimiento que muestran menores incrementos y con mayor variabilidad.

Los datos de crecimiento del bosque, se asemejan a los registrados por Chave y colaboradores (2008),

quienes sugieren que este crecimiento es típico de bosques en crecimiento, que probablemente se encuentren en fases largas de recuperación a partir de perturbaciones anteriores no documentadas. Para el caso del bosque donde está ubicada la parcela objeto de este estudio, no hay reportes de perturbaciones desde la creación del Parque en 1975, sin embargo los pobladores indígenas locales hablan de la antigua presencia de áreas cultivadas (chagras) en esta zona. En la actualidad se observan intervenciones antrópicas en menor escala de corta selectiva de algunas especies maderables, lo cual puede favorecer tanto a especies de rápido crecimiento como de lento crecimiento, quienes ven favorecida su tasa metabólica ante una pequeña entrada de luz.

Los datos presentados sugieren que los bosques de esta región del noroccidente amazónico, que han estado notablemente poco muestreados, presentan características de bosques en etapa de crecimiento, con incrementos en el grosor de los tallos aún en las categorías diamétricas mayores.

Se hace indispensable continuar con las remedios en lapsos de tiempo relativamente cortos (1-2 años), aprovechando el establecimiento de la parcela permanente. Datos continuos en el tiempo permitirán corroborar las hipótesis planteadas y observar el comportamiento de los bosques amazónicos, luego

de años con diferentes intensidades en la pluviosidad. Aunque el lapso de tiempo para el presente estudio es relativamente corto (1,7-1,9 años), es importante resaltar que los datos fueron obtenidos inmediatamente después de la sequía generalizada que experimentó la Amazonia en el año 2005, y obtener datos continuados, luego de un evento climático extremo como el del Niño que se presenta en el 2009, puede brindar mayores luces para comprender la dinámica de los bosques amazónicos y su relación con los cambios ambientales.

Estos resultados son preliminares, según la información que progresivamente se ha ido generando en el establecimiento de la parcela permanente. Acorde con Ferraz y colaboradores (2008), el monitoreo es la clave para el manejo, y su función principal es la de brindar información que ayude a la toma de decisiones. Información más detallada permitirá comprobar y verificar la forma como cada especie está creciendo de acuerdo a los grupos funcionales y categorías diamétricas, y cómo los cambios ambientales pueden afectar este comportamiento, ya sea a nivel de especies, tamaños, grupos funcionales, u otras características de la vegetación.

AGRADECIMIENTOS

JS Barreto colaboró en las mediciones del año 2005 y 2007; LF Casas, EJ Agudelo, WA Giraldo, M Londoño, DC Palacio, colaboraron con las remediciones del 2007 y el plaqueteo de los árboles. El personal técnico del PNN Amacayacú colaboró con la logística para el desplazamiento en épocas de inundación y en jornadas de trabajo de campo. Los Jefes del PNN Amacayacú, J Celis y A Alfonso apoyaron y facilitaron la logística y la parte administrativa para el desarrollo del trabajo de campo. Este trabajo se hizo bajo el Convenio Instituto Sinchi - Universidad Nacional de Colombia sede Medellín - Unidad de Parques Nacionales Naturales PNN Amacayacú, y fue cofinanciado por Colciencias durante la remediación de 2007.



BIBLIOGRAFÍA

- Baker T, Phillips OL, Malhi Y, Almeida S, Arroyo L, Di Fiore A, Erwin T, Higuchi N, Killeen TJ, Laurance SG, Laurance WF, Lewis SL, Monteagudo A, Neill DA, Nuñez-Vargas P, Pitman NCA, Silva JNM & Vásquez-Martínez R. 2004. Increasing biomass in Amazonian forest plots. *Philosophical Transactions of The Royal Society London B* 359: 353-365
- Baker T, Phillips OL, Lawrence WF, Pitman NCA, Alameda S, Arroyo L, DiFiori A, Erwin T, Higuchi N, Killeen TJ, Lawrence SG, Nascimento H, Monteagudo A, Neill DA, Silva JNM, Malhi Y, López-Gonzalez G, Peacock J, Quesada CA, Lewis SL & Lloyd J. 2009. Do species traits determine patterns of wood production in Amazonian forests? *Biogeosciences Discussions* 6: 297-307
- Chave J, Andalo C, Brown S, Cairns MA, Chambers JQ, Eamus D, Fölster H, Fromard F, Higuchi N, Kira T, Lescure JP, Nelson BW, Ogawa H, Puig H, Riéra B & Yamakura T. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145: 87-99
- Chave J, Condit R, Muller-Landau H, Thomas SC, Ashton PS, Bunyavejchewins S, Co LJ, Dattaraja HS, Davies SJ, Esufali S, Ewango CEN, Feeley KJ, Foster RB, Gunatilleke N, Gunatilleke S, Hall P, Hart TB, Hernández C, Hubbell SP, Itoh A, Kiratiprayoon S, LaFrankie JV, Loo de Lao S, Makana J-R, Supardi MN, Kassim AR, Samper C, Sukumara R, Suresh HS, Tan S, Thompson J, Tongco MDC, Valencia R, Vallejo M, Villa G, Yamakura T, Zimmerman JK & Losos EC. 2008. Assessing Evidence for a Pervasive Alteration in Tropical Tree Communities. *Plos Biology* 6(3): e45. doi:10.1371/journal.pbio.006004
- Condit R, Hubbell S & Foster R. 1992. Short Term Dynamics of a Neotropical Forest. *Bioscience* 42(11): 822-828
- Condit R, Hubbell S & Foster R. 1993. Identifying fast-growing native trees from the Neotropics, using data from a large, permanent census plot. *Forest Ecology and Management* 62: 123-143
- Condit R, Hubbell SP & Foster RB. 1995. Demography and harvest potential of Latin America timber species: Data from a large, permanent plot in Panamá. *Journal of Tropical Forest Science* 7(4): 599-622
- Cramer W, Bondeau A, Schaphoff S, Lucht W, Smith B & Sitch S. 2004. Tropical forests and the global carbon cycle: impacts of atmospheric carbon dioxide, climate change and rate of deforestation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences* 359: 331-343
- Feeley KJ, Wright SJ, Supardi MNN, Kassim AR & Davies SJ. 2007. Decelerating growth in tropical forest trees. *Ecology Letters* 10: 41-469
- Ferraz G, Marinelli CE & Lovejoy TE. 2008. Biological monitoring in the Amazon: recent progress and future needs. *Biotropica* 40(1): 7-10
- Holdridge LR. 1978. *Ecología Basada en Zonas de Vida*. IICA, San José, Costa Rica.
- Köppen W. 1936. Das geographische System der Klimate. En: Köppen W. & Geiger R. (Eds): *Handbuch der Klimatologie*, Teil IC. Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Lewis SL, Malhi Y & Phillips OL. 2004a. Fingerprinting the impacts of global change on tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences* 359: 437-462
- Lewis SL, Phillips O, Baker TR, Lloyd J, Mahli Y, Almeida S, Higuchi N, Lawrence WF, Neill DA, Silva JNM, Terborgh J, Torres-Lezama A, Vasquez-Martínez R, Brown S, Cheve J, Kuebler C, Nuñez-Vargas P & Vincenti B. 2004b. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. *Philosophical Transactions of The Royal Society of London series B* 359: 421-436
- Malhi Y & Grace J. 2000. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 332-337
- Mahli Y, Phillips OL, Lloyd J, Baker T, Wright J, Almeida S, Arroyo L, Frederiksen T, Grace J, Higuchi N, Killeen T, Laurance WF, Leão C, Lewis S, Meir P, Monteagudo A, Neil D, Nuñez-Vargas P, Panfil SN, Patiño S, Pitman N, Quesada CA, Rudas-LA, Salomão R, Saleska S, Silva N, Silveira M, Sombroek WG, Valencia R, Vasquez-Martínez R, Vieira ICG & Vincenti B. 2002. An international network to monitor the structure, composition and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR). *Journal of Vegetation Science* 13: 439-450
- Mahli Y & Wright J. 2004. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences*, 359: 311-330
- Marengo JA, Jones R, Alves L & Valverde M. 2009. Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS regional climate modeling system. *International Journal of Climatology*, www.interscience.wiley.com DOI: 10.1002/joc.1863
- Muller-Landau H. 2004. Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica* 36(1): 20-32
- Nascimento HEM, Lawrence WF, Condit R, Laurance SG, D'Angelo S & Andrade AC. 2005. Demographic and life-history correlates for Amazonian trees. *Journal of Vegetation Science* 16: 625-634
- Nemani RR, Keeling CD, Hashimoto H, Jolly WM, Tucker CJ, Myneni RB & Running SW. 2003. Climate driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science* 300: 1560-1563
- O'Brien ST, Hubbell SP, Spiro P, Condit R & Foster R. 1995. Diameter height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. *Ecology* 76(6): 1926-1939



laninuca. *Buchinana tetraphylla*, Juan Carlos Arias

- Palacios P. 2005. Patrones estructurales y distribución espacial de poblaciones de *Brosimum rubescens* Taub en relación con la variabilidad fisiográfica en la ribera colombiana del río Amazonas. Tesis de maestría. Universidad Nacional de Colombia. Leticia. Colombia
- Phillips OL & Gentry AH. 1994. Increasing turnover through time in Tropical Forests. *Science* 263: 954-958
- Phillips OL, Malhi Y, Vincenti B, Baker T, Lewis SL, Higuchi N, Laurance WF, Nuñez-Vargas P, Vásquez-Martínez R, Laurance S, Ferreira LV, Stern M, Brown S & Grace J. 2002. Changes in growth of tropical forests: evaluating potential biases. *Ecological Applications* 12(2): 576-587
- Phillips OL, Baker TR, Arroyo L, Higuchi N, Killen T, Laurance WF, Lewis SL, Lloyd J, Malhi Y, Monteagudo A, Neill D, Nuñez-Vargas P, Silva N, Terborgh J, Vásquez-Martínez R, Alexiades M, Almeida S, Brown S, Chave J, Comiskey JA, Czimczik CI, Di Fiore A, Erwin T, Kuebler C, Laurance SG, Nascimento HEM, Oliver J, Palacios W, Patiño S, Pitman N, Quesada CA, Salidas M, Torres-Lezama A & Vincenti B. 2004. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences* 359: 381-407
- Phillips OL, Lewis SL, Baker TR, Chao KJ, & Higuchi N. 2008. The changing Amazon forest. *Phil. Trans. R. Soc. B* 363: 1819-1827
- Phillips OL, Aragão LEOC, Lewis SL, Fisher JB, Lloyd J, López-González G, Malhi Y, Monteagudo A, Peacock J, Quesada CA, van der Heijden, G, Almeida S, Amaral I, Arroyo L, Aymard G, Baker TR, Bánki O, Blanc L, Bonal D, Brando P, Chave J, Alves de Oliveira AC, Cardozo ND, Czimczik CI, Feldpausch TR, Freitas MA, Gloor E, Higuchi N, Jiménez E, Lloyd G, Meir P, Mendoza C, Morel A, Neill DA, Nepstad D, Patiño S, Peñuela MC, Prieto A, Ramírez F, Schwarz M, Silva J, Silveira M, Thomas AS, ter Steege H, Stropp J, Vásquez R, Zelazowski P, Alvarez Dávila E, Andelman S, Andrade A, Chao KJ, Erwin T, Di Fiore A, Honorio-C E, Keeling H, Killeen TJ, Laurance WF, Peña Cruz A, Pitman NCA, Núñez Vargas P, Ramírez-Angulo H, Ridas A, Salamão R, Silva N, Terborgh J & Torres-Lezama A. 2009. Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. *Science* 323: 1344-1347
- Valencia R, Condit R, Muller-Landau HC, Hernández C & Navarrete H. 2009. Dissecting biomass dynamics in a large Amazonian forest plot. *Journal of Tropical Ecology* 25: 473-482
- Wright SJ, Jaramillo MA, Pávon J, Condit R, Hubbell SP & Foster R. 2005. Reproductive size thresholds in tropical trees: variation among individuals, species and forests. *Journal of Tropical Ecology* 21: 307-305