



UvA-DARE (Digital Academic Repository)

Flora and dynamics of an upland and a floodplain forest in Peña Roja, Colombian Amazonia = Flora y dinámica de bosques de tierra firme y de várzea en Peña Roja, Amazonia colombiana

Londono Vega, A.C.

[Link to publication](#)

Citation for published version (APA):

Londono Vega, A. C. (2011). Flora and dynamics of an upland and a floodplain forest in Peña Roja, Colombian Amazonia = Flora y dinámica de bosques de tierra firme y de várzea en Peña Roja, Amazonia colombiana

General rights

It is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), other than for strictly personal, individual use, unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

Disclaimer/Complaints regulations

If you believe that digital publication of certain material infringes any of your rights or (privacy) interests, please let the Library know, stating your reasons. In case of a legitimate complaint, the Library will make the material inaccessible and/or remove it from the website. Please Ask the Library: <http://uba.uva.nl/en/contact>, or a letter to: Library of the University of Amsterdam, Secretariat, Singel 425, 1012 WP Amsterdam, The Netherlands. You will be contacted as soon as possible.

Resumen, Summary, and Samenvatting

Ana Catalina Londoño Vega

Resumen

En la década de los años ochenta del siglo pasado, se establecieron dos parcelas permanentes en bosques maduros cerca de Araracuara, en la parte central de la Amazonia colombiana. Las parcelas se instalaron en dos unidades de paisaje contrastantes: tierra firme y llanura de inundación del río Caquetá. El objetivo general de esta tesis es proporcionar conocimientos básicos sobre la estructura, la composición de especies y la dinámica del bosque de estas dos parcelas permanentes. Las parcelas se instalaron en la comunidad Nonuya de Peña Roja, a unos 70 km aguas abajo de Araracuara. En el área la precipitación media anual es de aproximadamente 3000 mm anuales, sin período seco. La parcela de tierra firme se estableció en una unidad de paisaje perteneciente al Plano Sedimentario Terciario, donde los suelos son Ultisoles muy pobres. La otra parcela fue localizada en la Llanura de Inundación Esporádica del río Caquetá, que se caracteriza por unas depresiones poco profundas alternadas con barras de cauce convexas, de hasta 2 m de altura. Los suelos son Inceptisoles moderadamente bien drenados. El área final de ambas parcelas fue de 1,8 ha.

El Capítulo 3 describe *Pseudomonotes tropenbosii* Londoño et al. Este nuevo taxón es la segunda aparición reportada de un miembro de la familia Diptercarpaceae en el Neotrópico. La nueva entidad se diferencia del resto de esta familia por la ausencia de tricomas fasciculados y sépalos visiblemente aliformes (llegando a 10-16 cm de longitud) y un óvulo por lóculo con placentación casi basal (sub-basal). La especie apareció como uno de los árboles dominantes en la parcela de tierra firme. Estudios posteriores (anatomía de la madera y la filogenia molecular) han confirmado su posición taxonómica en la subfamilia Monotoideae de la familia Diptercarpaceae.

El Capítulo 4 trata sobre el análisis arquitectónico llevado a cabo en tres especies de Myristicaceae (*Iryanthera tricornis*, *Osteophloeum platyspermum* y *Virola pavonis*). Las tres especies mostraron un crecimiento de acuerdo con el modelo de Massart, al igual que otras especies de Myristicaceae (*V. michelii* y *V. surinamensis*), en el cual se presentan tres órdenes de ejes. Las reiteraciones juegan un papel preponderante en el desarrollo de éstas tres especies. El análisis de la

arquitectura sugirió que el plan de crecimiento de estas especies contribuye a su capacidad para mantener poblaciones saludables en el subdosel. El estudio del caso de las tres especies de árboles de Myristicaceae muestra el gran potencial del análisis de la arquitectura para construir hipótesis de por qué las especies pueden adaptarse a las condiciones particulares del desarrollo forestal, especialmente en relación con la abundancia de especies del subdosel (o dosel).

Se encontró un total de 1149 especies, 347 géneros y 98 familias en las dos parcelas permanentes (Capítulo 5). Las especies arborescentes constituyen el 65% del total en ambos sitios, las trepadoras (leñosas y herbáceas) contribuyeron con el 24%, el 8% las de arbustos y las hierbas terrestres con el 3%. El número de especies fue mayor en la parcela de tierra firme (698) que en la parcela de la planicie de inundación (511), pero el número de géneros fue bastante similar (236 en tierra firme y 235 en la parcela de la llanura de inundación), mientras que el número de familias fue ligeramente mayor en la parcela de la planicie de inundación (84, frente a 80 familias en la parcela de tierra firme). Entre las parcelas el 67% de las familias fueron compartidas, el 36% de los géneros, pero sólo el 5% de las especies. En total, la flora en las parcelas mostró una fuerte afinidad con la flora registrada en el centro de la Amazonia, cerca de Manaus (Brasil).

La mortalidad en la parcela de tierra firme fue casi dos veces más baja que en la parcela de la planicie de inundación ($\lambda = 1,06$ frente a $\lambda = 2,0$, respectivamente, durante 8,6 años) (Capítulo 6). En términos del área basal y la biomasa, las discrepancias en las tasas de mortalidad entre las parcelas de la llanura de inundación y de tierra firme fueron aún más pronunciadas. Los árboles grandes contribuyeron sustancialmente a las tasas de mortalidad calculadas para el área basal y la biomasa. Para el período del censo total (8,6 años) el 29% de los troncos murió de pie en la parcela de tierra firme, mientras que sólo el 17% murió como tal en la parcela de inundación. En cuanto a la muerte por desenraizamiento los resultados fueron opuestos: en la parcela de tierra firme sólo el 10% de los troncos habían muerto desenraizados (en 8,6 años), mientras que en la llanura de inundación, esta proporción fue dos veces mayor. En cuanto al reclutamiento, éste fue casi dos veces menor en la parcela de tierra firme que en la parcela de la planicie de inundación ($\kappa = 0,87\%$, frente a $\kappa = 1,48\%$ por año, respectivamente, durante de 8,6 años). Se encontraron

diferencias similares entre las parcelas para el reclutamiento en términos del área basal y la biomasa. El crecimiento medio anual medido como incremento en diámetro fue casi dos veces mayor en la parcela de la planicie de inundación (0,21 cm por año) en comparación con la parcela de tierra firme (0,13 cm por año). Las tasas anuales de mortalidad con base en la densidad de la parcela de tierra firme estuvieron cerca del límite inferior reportado para el Noreste de la Amazonia. Las tasas anuales de mortalidad con base en la densidad de la parcela de la planicie de inundación se hallaron en el límite inferior de los bosques en el Noroeste de la Amazonia. Para ambas parcelas la tasa de mortalidad en función del número de individuos fue superior a la tasa de reclutamiento, lo que indica que en este caso, la mortalidad precede al reclutamiento. No obstante, durante el período total se observó un incremento neto en el área basal y en la biomasa en ambas parcelas. El promedio entre las tasas de mortalidad y el reclutamiento, que representa una medida de la tasa de renovación, fue menor en la parcela de tierra firme que en la parcela de inundación. En comparación con otros bosques neotropicales, la tasa de renovación en ambas parcelas fue relativamente baja.

El descubrimiento de *Pseudomonotes tropenbosii* en la parcela de tierra firme ilustra los importantes progresos en los inventarios florísticos en la Amazonia colombiana desde mediados de los años ochenta del siglo pasado (Capítulo 7). Su posición taxonómica ha sido confirmada con base en la anatomía de la madera y el análisis filogenético. El análisis arquitectónico de las tres especies de Myristicaceae sugirió que el plan de crecimiento de estas especies contribuye a su capacidad para mantener poblaciones saludables en el subdosel. El análisis arquitectónico por medio de observaciones en transectos complementa los estudios demográficos de la dinámica del bosque en las parcelas permanentes. La mayor riqueza de especies en la parcela de tierra firme en comparación con la parcela de la llanura de inundación y la baja superposición en la composición de especies entre las dos parcelas encaja bien en el régimen general de las asociaciones entre el bosque y el paisaje en la alta Amazonia. En general, estos patrones se explican en términos del ensamblaje del nicho o de los procesos aleatorios. En la parcela de tierra firme, donde la disponibilidad de nutrientes del suelo y las tasas de descomposición fueron muy inferiores a los de la parcela llanura de inundación, la rotación de los

árboles fue menor. Esto corresponde a los patrones que se encuentran en la Amazonia en su conjunto. Sin embargo, las tasas de mortalidad de los árboles en la parcela de tierra firme estuvieron entre las más bajas registradas en la Amazonia en su conjunto, y claramente muy por debajo de lo esperado debido únicamente a la ubicación de esta parcela en la alta Amazonia. A pesar de sus bajos niveles de rotación arbórea, la riqueza de especies en la parcela de tierra firme fue superior a la de la parcela de la llanura de inundación. Por lo tanto, los resultados de las dos parcelas permanentes indican que es arriesgado aplicar los conocimientos basados en estudios regionales a las situaciones locales sin el conocimiento adecuado de la fisiografía y de las condiciones locales del terreno. Se recomienda continuar con el monitoreo de los bosques en las parcelas permanentes, cerca de Peña Roja, porque la parcela de tierra firme representa la localidad tipo de *Pseudomonotes tropenbosii* y además porque las dos parcelas representan las parcelas permanentes más antiguas en la Amazonia colombiana.

Summary

In the late eighties of the past century, two permanent plots were established in old-growth or mature forests near Araracuara, in the central part of Colombian Amazonia. The plots were installed in two contrasting land units: upland and floodplain. The overall aim of this dissertation is to provide basic knowledge about the structure, species composition, and forest dynamics of these two permanent forest plots. The plots were installed in the Nonuya community of Peña Roja, about 70 km downstream from Araracuara. In the area the mean annual rainfall is approximately 3000 mm per year, and a dry season is lacking. The upland plot was established on a land unit belonging to the Tertiary sedimentary plain. The soils were very poor Ultisols. The floodplain plot was set-up in a rarely inundated floodplain of the Caquetá River, characterized by shallow basins alternating with convex river bars, up to 2 m high. Soils here vary from poorly to moderately well-drained Inceptisols. Both plots had a final size of 1.8 ha.

Chapter 3 accounts of the description of *Pseudomonotes tropenbosii* Londoño et al. This new taxon is the second reported occurrence of a member of the family Dipterocarpaceae in the Neotropics. The new entity

differs from the rest of this family in the absence of fasciculate trichomes and in having sepals conspicuously aliform (reaching 10-16 cm in length) and one ovule per locule with nearly basal (sub-basal) placentation. The species appeared as one of the dominant trees in the upland plot. Subsequent studies (wood anatomy and molecular phylogeny) confirmed its taxonomic position in the subfamily Monotoideae of the family Dipterocarpaceae.

Chapter 4 reports on an architectural analysis, which was carried out for three species of Myristicaceae (*Iryanthera tricornis*, *Osteophloeum platyspermum* and *Virola pavonis*). The three species showed a growth according to Massart's Model, just as other species of Myristicaceae (*V. michelii* and *V. surinamensis*), during which three orders of axes were reached. Reiterations are important in the growth and development of the three species. The architectural analysis suggested that the growth plan of these species would contribute to their ability to maintain healthy populations in the subcanopy forest. The case-study of the three subcanopy tree species of Myristicaceae shows the large potential of architectural analysis to build hypotheses why species might be adapted to particular conditions of forest development, especially regarding abundant subcanopy (or canopy) species.

A total of 1149 species, 347 genera and 98 families were found in the two plots (Chapter 5). Arborescent species comprised 65% of the total at both sites; climbers (woody and herbaceous) contributed 24%, shrubs 8% and terrestrial herbs 3%. The number of species was larger in the upland plot (698) than in the floodplain plot (511), but the number of genera was quite similar (236 in the upland and 235 in the floodplain plot), whereas the number of families was slightly higher in the floodplain plot (84, compared to 80 families in the upland plot). Between the plots 67% of the families were shared, 36% of the genera, and only 5% of the species. In total, the floristics in the plots showed a strong affinity to the flora recorded in central Amazonia, near Manaus.

The mortality in the upland plot was almost twice as low as in the floodplain plot ($\lambda = 1.06$ versus $\lambda = 2.0$, respectively, over 8.6 y)(Chapter 6). In terms of basal area and biomass, the discrepancies in mortality rates between the floodplain and upland plot were even more pronounced. Large

trees contributed substantially to the mortality rates calculated for basal area and biomass. For the total census period (8.6 y) 29% of the trunks died standing in the upland plot, and only 17% died as such in the floodplain plot. Regarding death by uprooting (tree fall) the results were opposite: in the upland plot only 10% of the trunks had died by uprooting (over 8.6 y) whereas in the floodplain this proportion was two times higher. In terms of individuals the recruitment in the upland plot was almost two times lower than in the floodplain plot ($\kappa = 0.87\%$ against $\kappa = 1.48\%$ per year, respectively, over 8.6 y). Similar between-plot differences were found for recruitment in terms of basal area and biomass. The average annual growth in terms of diameter increment was 0.13 cm per year in the upland plot. In the floodplain plot it was almost twice as high (0.22 cm per year). The density-based annual mortality rates of the upland plot were near the lower limit reported for the northeast Amazonia. The density-based annual mortality rates of the floodplain plot were at the lower limit for the forests in northwestern Amazonia. For both plots the mortality rate based on number of individuals was higher than recruitment rate, indicating that mortality preceded recruitment. The average of the mortality and recruitment rates, which represent a measure of turnover, was lower in the upland plot than in the floodplain plot. Compared to other Neotropical forests, the turnover in both plots was relatively low.

The discovery of *Pseudomonotes tropenbosii* in the upland plot illustrates the strong progress in floristic inventories in Colombian Amazonia since the mid-eighties of the past century (Chapter 7). On the basis of wood anatomy and phylogenetic analyses its taxonomic position has been confirmed. The architectural analysis of the three species of Myristicaceae suggested that the growth plan of these species would contribute to their ability to maintain healthy populations in the forest subcanopy.

Architectural analyses by means of observations along transects complements demographic studies of forest dynamics in permanent plots. The higher species richness in the upland plot compared to floodplain plot and the low overlap in species composition between the two plots fitted well into the general scheme of upper Amazonian forest-landscape associations. In general these patterns are explained in terms of niche assembly or random walk processes. In the upland plot where soil nutrient availability and decomposition rates were far below those in the floodplain

plot, tree turnover was lower. This corresponds to patterns found in Amazonia as a whole. However, the tree mortality rates in the upland plot were among the lowest recorded for Amazonian as a whole, and clearly far lower than would be expected purely because of the location of this plot in upper Amazonia. Despite its low levels of tree turnover, the species richness in the upland plot was higher than that of the floodplain plot. Therefore the results from the two permanent plots indicate that it is hazardous to apply insights based on regional studies to local situations without proper knowledge of the local physiography and terrain conditions. It is highly recommended to continue the monitoring of the forests in the permanent plots near Peña Roja, because the upland plot represents the type locality of *Pseudomonotes tropenbosii* because the two plots represent the oldest permanent plots in Colombian Amazonia.

Samenvatting

Aan het eind van de tachtiger jaren van de vorige eeuw werden er twee permanente proefvlakken opgezet in zogeheten old-growth bossen bij Araracuara, in het centrale deel van het Colombiaanse Amazonegebied. De proefvlakken werden gesitueerd in twee contrasterende landeenheden: buiten de overstromingsvlakte van de rivieren (hoogland perceel) and in een dergelijke overstromingsvlakte (alluviaal perceel). Het doel van dit proefschrift is basisinformatie te geven over de structuur, de soortsaamenstelling en de dynamiek van het bos in deze twee proefvlakken. De percelen werden opgezet in de gemeenschap van de Nonuya indianen te Peña Roja, ongeveer 70 km stroomafwaarts van Araracuara. In dit gebied valt er jaarlijks gemiddeld ongeveer 3000 mm regen, en is er geen sprake van een droog seizoen. Het hoogland perceel ligt in een landeenheid behorende tot een formatie genaamd Tertiaire Sedimentaire Vlake. De bodems hier zijn zeer arme Ultisols. Het andere proefvlak ligt in de alluviale vlakte van de Caquetá Rivier, in een deel waar de overstromingsfrequentie laag is. Het terrein hier bestaat uit ondiepe laagtes afgewisseld met tot 2 m hoge ruggen. De bodems variëren van slecht tot redelijk goed gedraineerde Inceptisols. Beide proefvlakken kregen een uiteindelijke omvang van 1.8 ha.

Hoofdstuk 3 geeft een beschrijving van *Pseudomonotes tropenbosii* Londoño et al. Deze nieuwe soort is de tweede melding van een lid van de

familie Dipterocarpaceae in de Neotropen. Dit nieuwe taxon verschilt van de rest van de Dipterocarpaceae wat betreft de afwezigheid van fasciculate trichomen, de opvallend aliforme kelkbladen (tot 10-16 cm in lengte) en de aanwezigheid van één eicel per locule met een bijna basale (sub-basale) placentatie. De soort kwam voor als één van de dominante bomen in het hoogland plot. Latere studies (houtanatomie en moleculaire phylogenie) bevestigden de taxonomische positie binnen de subfamilie Monotoideae van de familie Dipterocarpaceae.

Hoofdstuk 4 doet verslag van een architectuuranalyse, die werd uitgevoerd van drie Myristicaceae soorten (*Iryanthera tricornis*, *Osteophloeum platyspermum* en *Virola pavonis*). De drie soorten vertoonden een groei volgens Massart's Model, net als andere Myristicaceae soorten (*V. michelii* en *V. surinamensis*), waarbij drie asorders werden bereikt. Reïteraties bepaalden sterk de groei en ontwikkeling van de drie soorten. De architectuuranalyse suggereert dat het groeiplan van deze soorten bijdraagt aan hun vermogen om gezonde populaties erop na te houden in het bos direct onder het hoogste kronendak. De studie van de drie Myristicaceae soorten toont het grote potentieel van de architectuuranalyse om hypothesen te ontwikkelen waarom soorten zijn aangepast aan de specifieke omstandigheden van bosontwikkeling, met name wat betreft soorten die in hoge dichtheden voorkomen.

In totaal 1149 soorten, 347 geslachten en 98 families werden aangetroffen in de twee percelen (Hoofdstuk 5). Boomvormige soorten droegen 65% bij van het totaal op beide locaties; klimmers (houtige en kruidachtige) droegen 24% bij, struiken 8% en terrestrische kruiden 3%. Het aantal soorten was groter in het hoogland perceel (698) dan in het alluviale perceel (511), maar het aantal geslachten was vergelijkbaar (236 in het hoogland en 235 in het alluviale perceel). Het aantal families was enigszins hoger in het alluviale perceel (84, vergeleken met 80 families in het hoogland perceel). De beide proefvlakken hadden 67% van de families gemeen, 36% van de geslachten, en slechts 5% van de soorten. In zijn totaliteit vertoonde de flora in de percelen een sterke affiniteit met de flora waargenomen in het centrum van het Amazonegebied, in de buurt van Manaus.

De sterfte in het hoogland perceel was bijna twee keer zo laag als in het alluviale perceel (respectievelijk $\lambda = 1.06$ en $\lambda = 2.0$, in 8,6 jaar) (Hoofdstuk 6). In termen van stamoppervlak en biomassa waren de verschillen in sterftcijfers tussen de twee proefvlakken nog meer uitgesproken. Grote bomen droegen aanzienlijk bij aan de sterftcijfers berekend voor stamoppervlak en biomassa. Voor de totale periode (8,6 jaar) stierf 29% van de stammen in staande positie in het hoogland perceel, en slechts 17% op een dergelijk wijze in het alluviale perceel. Wat betreft dood door ontworteling waren de resultaten tegenovergesteld: in het hoogland perceel stierf slechts 10% van de stammen door ontworteling (in 8,6 jaar), terwijl in het alluviale proefvlak dit percentage twee keer hoger was. In termen van dichtheid was de aanwinst in het hoogland perceel bijna twee keer lager dan in het alluviale perceel (respectievelijk $\kappa = 0,87\%$ en $\kappa = 1,48\%$ per jaar, in 8,6 jaar). Vergelijkbare verschillen tussen de percelen werden gevonden voor de aanwinst in termen van stamoppervlak en biomassa.

De gemiddelde jaarlijkse groei in stamomvang was 0,13 cm per jaar in het hoogland perceel. In het alluviale perceel was deze groei bijna tweemaal zo hoog (0,21 cm per jaar). De jaarlijkse sterfte, op basis van de dichtheid, van het hoogland perceel lag in de buurt van de onderste waarden gerapporteerd voor het noordoostelijk deel van Amazonegebied. De jaarlijkse sterfte, op basis van de dichtheid, van het alluviale perceel was dicht bij de ondergrens gemeld voor de bossen in het noordwesten van het Amazonegebied. Voor beide percelen gold dat deze sterfte hoger was dan aanwinst, hetgeen betekent dat de sterfte voorafgaat aan de aanwinst. Het gemiddelde van de sterfte- en aanwinstsnelheden, die een maat vormen voor de bosvorming, was lager in het hoogland perceel dan in het alluviale perceel. Vergeleken met andere neotropische bossen was deze bosvorming in beide percelen relatief laag.

De ontdekking van *Pseudomonotes tropenbosii* in het hoogland proefvlak illustreert de grote vooruitgang in floristische inventarisaties in het Colombiaanse Amazonegebied sinds het midden van de jaren tachtig van de vorige eeuw (Hoofdstuk 7). Op basis van houtanatomie en fylogenetische analyses is de taxonomische positie van de soort bevestigd. De architectuuranalyse van de drie Myristicaceae soorten suggereerde dat het groeiplan van deze soorten bijdraagt aan hun vermogen om gezonde

populaties erop na te houden in het bos direct onder het hoogste kronendak. Architectuuranalyses door middel van waarnemingen langs transecten zijn een aanvulling op demografische studies van bosdynamiek in permanente percelen. De hogere soortenrijkdom in het hoogland perceel ten opzichte van het alluviale perceel en de lage overlap in soortsaamenstelling tussen de twee percelen passen goed in het algemene schema van de bos-landschap relaties in de bovenste deel van het Amazonebekken. In het algemeen worden deze patronen verklaard door aan te nemen dat soorten een ecologische nis innemen of dat soortsaamenstelling een gevolg is van willekeurige verspreiding. In het hooglandperceel, waar de beschikbaarheid van voedingsstoffen in de bodem en de afbraaksnelheid waren veel lager waren dan in het alluviale perceel, was de bosomvorming lager. Dit komt overeen met patronen gevonden in het Amazonegebied als geheel. Echter, de sterftcijfers in het hoogland perceel behoorden tot de laagste waarden gemeten voor het Amazonebekken als geheel, en waren duidelijk veel lager dan verwacht zou kunnen worden op basis van de ligging van dit perceel in de bovenste deel van het Amazonebekken. Ondanks deze lage graad van bosomvorming was de soortenrijkdom in het hoogland perceel hoger dan die van het alluviale proefvlak. Daarom geven de resultaten van de twee permanente percelen aan dat het gevaarlijk is om inzichten van regionale studies toe te passen in plaatselijke situaties, zonder een adequate kennis van de lokale fysiografie en terreinomstandigheden. Om twee redenen is het ten zeerste aanbevolen om door te gaan met de waarnemingen in de permanente percelen nabij Peña Roja: het hoogland proefvlak is de typelokatie van *Pseudomonotes tropenbosii* en de twee percelen vertegenwoordigen de oudste permanente proefvlakken in het Colombiaanse Amazonegebied.