



PONTIFICIA **UNIVERSIDAD CATÓLICA** DEL PERÚ

Esta obra ha sido publicada bajo la licencia Creative Commons
Reconocimiento-No comercial-Compartir bajo la misma licencia 2.5 Perú.

Para ver una copia de dicha licencia, visite
<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/2.5/pe/>





PONTIFICIA
UNIVERSIDAD
CATÓLICA
DEL PERÚ

FACULTAD DE LETRAS Y CIENCIAS HUMANAS

Evaluación de la distribución y abundancia de lianas en la Reserva Nacional de
Tambopata, Perú



Tesis para optar el título de Licenciado en Geografía y Medio Ambiente
que presenta el Bachiller:

Sandro Makowski Giannoni

Asesor:

Carlos Tavares Corrêa

LIMA, JUNIO DE 2009.

Resumen

Las lianas son importantes componentes estructurales de los bosques tropicales y cumplen además un rol primordial dentro del ecosistema. Por un lado, sirven de soporte para la circulación de animales entre las copas de los árboles, y sus frutos son el alimento de un buen número de especies; además son un elemento importante en el proceso de regeneración del bosque. Por otro lado, son parásitos estructurales de los árboles, pues limitan su crecimiento, alteran sus funciones vitales e incrementan su mortalidad; también pueden retardar la regeneración del bosque cuando se encuentran en densidades muy altas. Por ello, la sobreabundancia de bejucos tiene consecuencias deletéreas no solo sobre las comunidades de árboles tropicales, sino también sobre el ecosistema mismo y, por lo tanto, sobre los servicios ambientales que brinda. La irrefrenable deforestación en la Amazonia y los cambios vinculados al calentamiento global están provocando un giro en la composición y la estructura de la vegetación, en los que formas de vida como las lianas juegan un rol substancial. De ahí la importancia de investigar los mecanismos que rigen sobre su distribución y abundancia en los bosques tropicales.

En la Reserva Nacional de Tambopata, se evaluaron los efectos de las perturbaciones en la abundancia y estructura de lianas a diferentes escalas, así como las posibles correlaciones entre abundancia y estructura de lianas, y estructura de árboles. Se midió un total de 303 lianas con Diámetro a la Altura del Pecho (DAP) ≥ 2 cm, y 163 árboles infestados por al menos una liana, en cinco transectos de 1000 m². La ubicación de estos transectos fue definida mediante la interpretación visual de una imagen satelital IKONOS del 2004. Tres de los cinco transectos se localizaron en la zona fijada como perturbada y los otros dos en aquella definida como muy poco perturbada.

Contrariamente a lo esperado, se encontraron más lianas, en promedio, en la zona definida como muy poco perturbada. Sin embargo, los resultados de abundancia de lianas entre el interior del bosque y los límites, o ecotonos, se mostraron más consecuentes con la teoría. Un mayor número total de lianas fue contado en los transectos situados en los ecotonos. Además, en estos transectos se encontraron más lianas de menor tamaño, mientras que aquellas de gran tamaño fueron más abundantes en los transectos del interior del bosque. Finalmente, de acuerdo con los resultados, existe una buena probabilidad de que los árboles de mayor tamaño carguen un mayor número de lianas ($P= 0,001855$), así como también que el tamaño de estas sea mayor ($P= 5,14E-9$).

Se concluye que ambientes como los ecotonos, donde se reproducen las condiciones propias de los claros y ambientes medianamente perturbados, son favorables para la proliferación de lianas y que, por lo tanto, la perturbación, a escala local, promueve esta propagación. Además, se ha identificado que las lianas tienen una distribución espacial agrupada y que la estructura del bosque es un factor condicionante de esta distribución; sin embargo, se reconoce la complejidad de factores que la determinan. Se advierte también la necesidad de ampliar las investigaciones al respecto, dada la importancia de formas de vida como estas para el monitoreo de las variaciones en la composición del bosque, producidas por los cambios climáticos y de usos del suelo en curso.

Agradecimientos

Hacer esta investigación ha sido un reto que, finalmente, me ha dado muchas satisfacciones. Ello habría sido imposible sin el generoso apoyo de mucha gente. Trataré de hacer lo mejor para expresar mi sentimiento de gratitud hacia ellos, si bien estoy conciente que las palabras no bastan.

Mi más profundo agradecimiento al Dr. Carlos Tavares, quién me asesoró de principio a fin y estuvo siempre disponible para solucionar mis dudas y buscar soluciones a los problemas que fui encontrando en el camino. Tanto su apoyo como su recomendaciones y críticas, siempre muy constructivas, me fueron de gran ayuda, sobretodo en los momentos más difíciles.

Muy Especiales agradecimientos para el Dr. Martín Timaná, quién también me ha seguido desde el inicio y con quién he tenido el placer de discutir mucho sobre diversas temáticas. Le agradezco enormemente por los valiosos conocimientos sobre botánica, técnicas de recolección de datos en el campo, Teoría ecológica y biogeográfica, entre otros. También quiero agradecerle por su siempre generosa disposición para ayudar.

Muchas gracias a los Drs. Eric Cosio y Waltraud Kofer, quienes me acogieron dentro del proyecto “Biodiversidad y Conservación” del Instituto de Estudios Ambientales (IDEA) de la Pontificia Universidad Católica del Perú (PUCP), y me impulsaron y apoyaron para desarrollar este tema de investigación. Además, muchas gracias a ellos también por darme la oportunidad de hacer mi trabajo de campo en la estación de investigación de la PUCP, que ellos dirigen, dentro de la Reserva Nacional de Tambopata. De no haber tenido esa oportunidad mi trabajo de tesis no podría haberse concretado.

Quiero también expresar mi reconocimiento a todos mis profesores de la especialidad de Geografía y Medio Ambiente por haber compartido sus conocimientos conmigo a lo largo de mis estudios; especialmente, al Dr. Hildegardo Córdova, quien me asesoró al inicio y me prestó material bibliográfico; al Prof. Vladimir García, por las prolongadas sesiones de asesoría y valiosos consejos sobre aplicaciones de Teledetección y Sistemas de Información Geográfica. Asimismo, estoy muy agradecido con mis amigos y ex compañeros de trabajo Jerónimo Chiarella y Sergio Mines por facilitarme la información cartográfica.

También quisiera agradecer al Albergue Explorer’s Inn y al Instituto Max Gunther para Investigaciones científicas quienes financiaron mi estadía en Tambopata e hicieron posible mi participación en el programa de residentes naturalistas.

A mis amigos del *Explorer’s Inn* Christian Tito, Elisbán Armas, Natalia Campana, Erica, Filio Farfán. Muchas a gracias a ustedes que me ayudaron tanto en la recolección de los datos.

De los muchos investigadores que me han ayudado agradezco especialmente al Dr. Oliver Phillips, quien compartió una gran cantidad de artículos y otros muchos recursos valiosos para la investigación, entre los cuales se encuentra la imagen satelital de alta resolución Ikonos que se utilizó para caracterizar la perturbación ecológica del bosque. También me gustaría agradecer particularmente a la Dra. Geertje Van der Heijden, de quién recibí también información muy valiosa.

Mi especial gratitud también para la Dra. Robin Burnham, con quien tuve el agrado de reunirme y quien me ayudó enormemente a planificar la salida de campo y luego a procesar los datos recogidos.

A todos los investigadores que de buena voluntad compartieron conmigo sus investigaciones. Muchas gracias a Manuel Macía, Carlos Reynel, Bonnie Ruefenacht y Arturo Sánchez.

Un reconocimiento especial a mi novia Giulia Curatola, por su apoyo incondicional, su actitud siempre proactiva y alegre, y por el mérito que tiene de haber encontrado el proyecto Tambopata en la web y haber concretado el contacto con los Drs. Cosio y Kofer, sin el cual todo esto no habría sido posible.

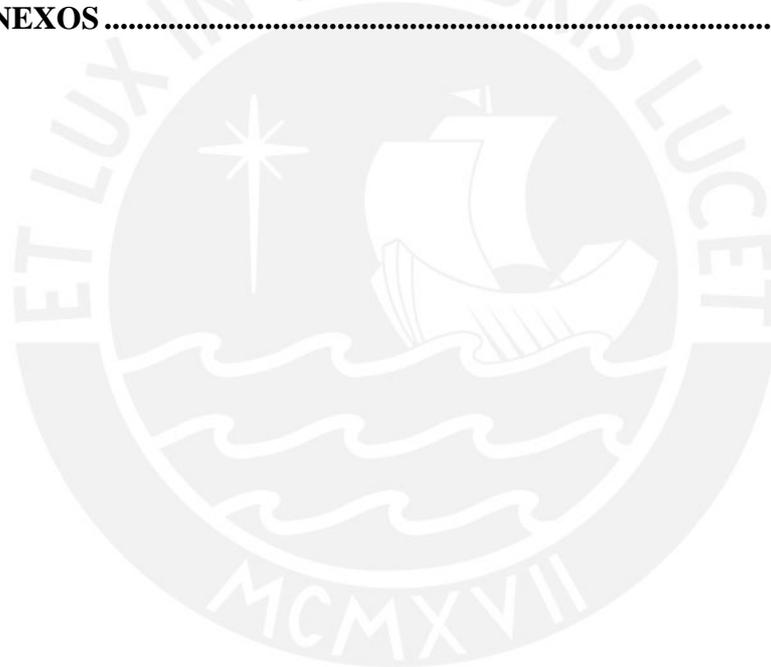
Finalmente, quiero agradecer mucho a mi familia, de quienes he recibido sabios consejos, y siempre me han apoyado en mis decisiones. Agradecimientos especiales para mamá y papá, quienes ocuparon varias horas de su preciado tiempo para leer y darme su opinión sobre mis avances, y a mi hermano Gabriel, que tomó más responsabilidades en casa para que yo pueda avanzar con mi trabajo. También quiero agradecer, y ahora si finalmente, a Ximena Fernández, quien se tomó el trabajo de leer detenidamente el documento final, buscando errores de ortografía y demás deslices para que este trabajo sea coherente de principio a fin. Muchas gracias a ella también por los innumerables consejos.



Tabla de contenidos

RESUMEN.....	I
AGRADECIMIENTOS	II
TABLA DE CONTENIDOS	IV
LISTA DE TABLAS	VI
LISTA DE FIGURAS	VI
1 INTRODUCCIÓN	1
1.1 PROBLEMÁTICA	1
1.2 ANTECEDENTES E IMPORTANCIA DEL TEMA.....	4
1.3 OBJETIVO GENERAL	5
1.4 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	6
1.5 HIPÓTESIS	6
1.6 ÁREA DE ESTUDIO	7
2 MARCO TEÓRICO	13
2.1 ECOLOGÍA DE LIANAS Y DEL BOSQUE HÚMEDO TROPICAL	13
2.1.1 Estructura vertical de la vegetación	13
2.1.2 Riqueza y Estructura	15
2.1.3 ¿Cómo funciona el bosque húmedo tropical?.....	18
2.2 EL CAMBIO ATMOSFÉRICO GLOBAL Y LOS BOSQUES TROPICALES	20
2.2.1 Evidencias del pasado	20
2.2.2 Evidencias recientes	22
2.3 PERTURBACIÓN ECOLÓGICA	23
2.3.1 Perturbaciones naturales	24
2.3.1.1 Vientos	24
2.3.1.2 Dinámica fluvial.....	25
2.3.1.3 Eventos climáticos: el friaje y el Fenómeno El Niño.....	25
2.3.2 Perturbaciones humanas	26
2.3.3 Escalas espaciales de perturbación	27
2.3.3.1 Perturbaciones de pequeña escala	27
2.3.3.2 Perturbaciones de gran escala	28
2.3.4 Frecuencia de la perturbación (Escala temporal)	29
2.4 INTERPRETACIÓN Y ANÁLISIS VISUAL DE IMÁGENES SATELITALES	30
2.4.1 Tono	30
2.4.2 Color	31
2.4.3 Textura.....	32
2.4.4 Tamaño y forma	32
2.4.5 Contexto espacial	33
3 MATERIALES Y METODOLOGÍA	34
3.1 ANÁLISIS DE PERTURBACIÓN DEL BOSQUE	34
3.1.1 Procesamiento de imágenes satelitales.....	35

3.1.1.1	Adquisición de imágenes y mapas	35
3.1.1.2	Pre-procesamiento de las imágenes	36
3.1.1.3	Procesamiento de las imágenes	39
3.2	LEVANTAMIENTO DE DATOS EN EL CAMPO	42
3.3	ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE LOS DATOS	45
4	RESULTADOS	48
4.1	ANÁLISIS DE PERTURBACIÓN Y DEFINICIÓN DE ÁREAS DE MUESTREO	48
4.2	ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN	53
5	DISCUSIÓN	60
5.1	ANÁLISIS DE LA PERTURBACIÓN A ESCALA DE PAISAJE	60
5.2	ABUNDANCIA DE LIANAS	61
5.3	DISTRIBUCIÓN	64
6	CONCLUSIONES	67
6	BIBLIOGRAFÍA	69
7	ANEXOS	79



Lista de tablas

TAB. 1: NÚMERO DE LIANAS, PROMEDIO DEL DAP DE LIANAS Y PROMEDIO DEL DAP DE ÁRBOLES.	54
TAB. 2: NÚMERO DE LIANAS EN ZONAS PERTURBADAS Y MUY POCO PERTURBADAS.	54
TAB. 3: RESULTADOS DEL TEST DE CORRELACIÓN DE SPEARMAN PARA LAS VARIABLES DAP DE LIANAS Y DAP DE ÁRBOLES HOSPEDEROS.	55
TAB. 4: RESULTADOS DEL TEST DE CORRELACIÓN DE SPEARMAN PARA LAS VARIABLES NÚMERO DE LIANAS Y DAP DE ÁRBOLES HOSPEDEROS.	56

Lista de figuras

FIG. 1: MAPA DE LOCALIZACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO.	9
FIG. 2: FOREST TYPES IN THE PROXIMITY OF THE EXPLORER'S INN, TAMBOPATA, MADRE DE DIOS, PERÚ (PALMERO ET AL. 2004).	10
FIG. 3: ESTRATIFICACIÓN VERTICAL DEL BOSQUE EN LA RESERVA NACIONAL DE TAMBOPATA.	14
FIG. 4: COMPORTAMIENTO ESPECTRAL DE LA VEGETACIÓN (FUENTE: ARANGO ET AL. 2005).	37
FIG. 5: RESULTADOS DE COMPOSICIONES EN FALSO COLOR CON REALCE ESPECTRAL Y ESPACIAL (A), Y SIN NINGÚN REALCE (B).	40
FIG. 6: A) IMAGEN NDVI. B) IMAGEN RESULTANTE DE LA COMPOSICIÓN NDVI, NIR Y VERDE.	41
FIG. 7: MEDICIÓN DEL DIÁMETRO DE UNA LIANA UTILIZANDO UNA CINTA DIAMÉTRICA. .	43
FIG. 8: PUNTOS DE MEDICIÓN DEL DIÁMETRO DE LIANAS Y TREPADORAS (FUENTE: GERWING ET. AL 2006).	45
FIG. 9: TIPOS DE BOSQUE Y ÁREAS DE MUESTREO (FUENTE: PALMERO ET AL. 2004).	48
FIG. 12: PROMEDIO DE LIANAS POR TRANSECTO EN BOSQUE PERTURBADO Y BOSQUE MUY POCO PERTURBADO.	55
FIG. 13: DIAGRAMA DE DISPERSIÓN PARA LAS VARIABLES DAP LIANAS Y DAP ÁRBOLES HOSPEDEROS.	56
FIG. 14: DIAGRAMA DE DISPERSIÓN PARA LAS VARIABLES NÚMERO DE LIANAS Y DAP ÁRBOLES HOSPEDEROS.	57
FIG. 15: PROPORCIÓN DE NÚMERO DE LIANAS POR ÁRBOL PARA DIFERENTES INTERVALOS DE DAP DE ÁRBOLES.	57
FIG. 16: NÚMERO DE LIANAS EN LOS INTERIORES Y EN ECOTONOS EN LAS ZONAS DEFINIDAS COMO PERTURBADA Y MUY POCO PERTURBADA.	58
FIG. 17: PROPORCIÓN DE ÁRBOLES INFESTADOS CON LIANAS EN CADA TRANSECTO.	58

1 Introducción

1.1 Problemática

Las lianas son importantes componentes estructurales característicos de los bosques tropicales. En estos, entre el 10 y 45% de los tallos leñosos pertenecen a especies de lianas (Putz 1983, Gentry 1991). A pesar de prestar importantes servicios a nivel ecosistémico y ser parte importante de la biodiversidad del bosque tropical, el aumento en la abundancia de estas especies de plantas trepadoras puede convertirse en un problema ambiental y económico serio (Laurance et al. 2001, Phillips et al. 2002).

Por sus profundas raíces (Jackson et al. 1995, Tyree y Ewers 1996, Schnitzer 2005, Schnitzer et al. 2005) y por utilizar los troncos de los árboles como soporte físico para alcanzar el dosel, las lianas obstaculizan el crecimiento, el aprovechamiento de los nutrientes del suelo (Putz 2008), la capacidad reproductiva (Stevens 1987, apud. Laurance 2001) y, en general, el bienestar de sus hospederos. Por ello, son fuente de estrés físico e incluso de muerte de muchos árboles y se les considera parásitos estructurales de una gran cantidad de especies (Laurance et al. 2001). Asimismo, la infestación con lianas tiene un efecto multiplicador de la perturbación. Una vez alcanzado el dosel, las lianas desarrollan una masa muy densa de hojas y tratan de ocupar la mayor superficie posible, con la intención de captar una mayor cantidad de luz. Así, es muy probable que la caída de un árbol infestado por una o más lianas conlleve a la caída de muchos otros árboles. Por ello se habla de efecto multiplicador, pues los árboles que están entrelazados por los tallos de las trepadoras (Putz 2007) dan lugar a claros de mayor tamaño, los cuales, si bien contribuyen a la regeneración y el mantenimiento de la biodiversidad del bosque, también coadyuvan a la creciente

fragmentación de este (Laurance et al. 2001). Evidentemente, el impacto que tienen las lianas no se puede comparar al de las actividades humanas como la agricultura, la ganadería y la tala ilegal, cuya huella ecológica en el paisaje amazónico es mucho mayor. Sin embargo, el efecto de las lianas actúa, sin duda, de forma sinérgica con los efectos de las actividades humanas en el bosque y los cambios climáticos en curso.

Se pueden encontrar lianas en diversos ecosistemas del planeta pero estas son realmente abundantes y diversas en los bosques tropicales (Señorío 1991, apud. Putz 2007, Schnitzer 2005). En estos, las lianas representan una parte importante del total de biodiversidad (Putz 1990, Gentry 1991).

A pesar de ser muy abundantes y diversas, entre el 9% y el 40% de la riqueza de especies en los bosques tropicales desde México hasta Bolivia (Gentry 1991), y jugar un rol clave en la ecología de estos, son obviadas en muchos inventarios y modelos forestales (Phillips et al. 2002). Su importancia en el ecosistema tropical es soslayada por su escasa área basal, una mínima parte del total del bosque, sin considerar que cerca del 40% del área total de hojas existentes en los bosques tropicales pueden pertenecer a lianas (Hladik 1974, apud. Putz 2007, Schnitzer y Bongers 2002, Hegarty y Caballé 1991, apud. Laurance et al. 2001).

Muy aparte de su contribución a la biomasa del bosque, que hasta ahora queda irresuelta por lo difícil que resulta calcularla a partir del área basal, las lianas participan y actúan activamente en el mantenimiento y/o el cambio de las condiciones a nivel ecosistémico, sobre todo en procesos tales como la evapotranspiración del bosque y la fijación de carbono (Schnitzer y Bongers 2002). Los tallos delgados y la madera de escasa densidad de las lianas limitan la captura de grandes cantidades de CO₂, función que le es reconocida a los árboles de crecimiento lento y tronco ancho (Schnitzer y Bongers 2002); asimismo, la regeneración del bosque puede verse largamente retrasada

por la infestación con lianas luego de una perturbación, con lo cual la cantidad secuestrada de carbono disminuiría. Por ello, el incremento de lianas de gran tamaño en el curso de los veinte últimos años es un descubrimiento preocupante (Philips et al. 2002). De acuerdo con Malhi y Phillips (2004), cualquier sumidero de carbono es de un beneficio transitorio, proclive a revertirse por varios motivos: o la fertilización del CO₂ llega a saturarse, o el bosque alcanza un límite estructural, o bien la tasa de asimilación del carbono se revierte por un cambio ecológico como el incremento en la abundancia de lianas reportado por Phillips et al. (2002).

Por otro lado, las lianas juegan un rol importante en el ecosistema al servir de soporte para la circulación de animales entre las copas de los árboles. De no ser por ellas, estos tendrían que desplazarse por el suelo, siendo presa fácil para los predadores. Asimismo, los frutos e inflorescencias de algunas especies de lianas, sirven de alimento para ciertos animales (Putz 2007). También son parte importante de la biodiversidad del bosque y algunas especies son inclusive aprovechadas en diversos usos: el “Tamshi”, por ejemplo, se utiliza para la construcción de casas y muebles (Baluarte 2000); el “Ayahuasca”, en ritos tradicionales; y la “Uña de Gato”, para el uso médico. Sin embargo, en algunos bosques, sobre todo aquellos fragmentados, las lianas pueden alcanzar densidades muy altas, lo suficiente como para afectar seriamente la estructura, la composición y el funcionamiento del bosque (Laurance et al. 2001). El aumento desmedido de lianas no solo tiene consecuencias en lo local, como el deterioro de la biodiversidad (Schnitzer et al. 2000), el menoscabo de la producción forestal (Putz 1991, Vidal et al. 1997, Gerwing 2001, Philips et al. 2002, Schnitzer et al. 2004, apud. Putz 2007) y la fragmentación del paisaje; también contribuye indirectamente al calentamiento global (Philips et al. 2002) y atenta contra los servicios ambientales que

los bosques ofrecen, como la captura del CO₂ del ambiente, el recurso paisajístico y otros.

1.2 Antecedentes e importancia del tema

Se han hecho algunas investigaciones sobre los factores que podrían ser determinantes del éxito de las lianas en los bosques tropicales. Algunos investigadores han tratado la relación entre variables ambientales y distribución de lianas. Por ejemplo, se ha sugerido que las zonas con una estación seca pronunciada y bajos niveles anuales de lluvias suelen tener un alto índice de infestación con lianas (Gentry 1991, Schnitzer 2005, Swaine et al. 2007). Lo anterior se explica por las profundas raíces con las que cuentan las lianas, ventaja competitiva en cuanto pueden alcanzar el agua en los niveles más profundos del suelo (Schnitzer 2005, Schnitzer et al. 2005). Asimismo, tanto Proctor et al. (1983), Putz y Chai (1987) como Laurance (2001) concluyeron que existe una correlación positiva entre fertilidad del suelo y densidad de lianas; sin embargo, esta hipótesis ha sido cuestionada por tratarse de una relación muy débil.

Varios estudios han concluido que las lianas reaccionan positivamente a la perturbación y a la fragmentación del bosque (Laurance et al. 2001, Schnitzer and Bongers 2002, Bruna 2004, Senbeta et al. 2005). Las condiciones de alta luminosidad y abundancia de pequeños árboles que sirven como soporte en los bordes de fragmentos y límites de bosques son ideales para el crecimiento y propagación de estas plantas (Balfour y Bond 1993). Por este motivo son importantes durante la sucesión ecológica después de perturbaciones naturales o aquellas de origen antropogénico. No obstante, también pueden evitar la regeneración del bosque por periodos de tiempo largos

(Schnitzer 2000) y son la causa del deterioro estructural en los bosques fragmentados (Laurance et al. 2001).

Van der Heijden y Philips (2008) estudiaron las variables que controlan el éxito de las lianas a nivel global y llegaron a la conclusión de que las características estructurales del bosque son responsables de las variaciones en la biomasa de las lianas, mientras que el grado de perturbación determinaría en gran medida la densidad de estas.

Es primordial estudiar la relación entre la perturbación de los bosques y los factores que determinan las variaciones de distribución y abundancia de lianas en los bosques tropicales. Los resultados permitirán ampliar el conocimiento sobre la distribución de esta forma de vida, que parece ser clave para determinar el rumbo que tomarán los bosques tropicales como producto de los dramáticos cambios en el clima y los usos del suelo actuales. La fragmentación del hábitat en los bosques tropicales está creciendo de forma preocupante, principalmente por efecto de la deforestación. Esto, conjuntamente con el incremento del CO₂, una mayor temperatura ambiental y el aumento en la abundancia de lianas reportado por Phillips et al. (2002) y Wright et al. (2004), ocasionaría un cambio en las características estructurales y en la composición del bosque tropical, con las consecuencias no siempre positivas que esto trae consigo, como el deterioro de la biodiversidad y el decrecimiento de la tasa de fijación de carbono, por ejemplo (Malhi y Phillips 2004, Van der Heijden et al. 2008).

1.3 Objetivo general

Determinar si las perturbaciones y las diferencias estructurales del bosque tienen influencia sobre la distribución y la abundancia de lianas en la Reserva Nacional de Tambopata.

1.4 Objetivos específicos

- Caracterizar el área de estudio en términos del estado de perturbación del bosque.
- Correlacionar las variables “abundancia de lianas” y “nivel perturbación”.
- Examinar si la intensidad con la que un árbol es infestado, guarda relación, o no, con el área basal de este, y si existe una correlación entre estructura de lianas y estructura de árboles.
- Evaluar si existe una diferencia significativa en la frecuencia de lianas y el área basal de estas, entre el interior de un tipo de bosque y las zonas de transición (ecotonos).

1.5 Hipótesis

Por un lado, la perturbación afecta positivamente la abundancia de individuos de una comunidad de lianas. Es decir, a mayor perturbación, mayor cantidad de lianas, como también mayor número de árboles infestados. Por otro lado, la estructura de las comunidades de lianas está asociada positivamente con aquella de las comunidades de árboles. Asimismo, la intensidad de infestación de lianas depende del área basal de los árboles.

1.6 Área de estudio

El trabajo de campo se realizó dentro de la Reserva Nacional de Tambopata, departamento de Madre de Dios, utilizando el albergue “Explorer’s Inn” (69°17’64’’O, 12°50’18’’S) y la estación construida por la Pontificia Universidad Católica del Perú (PUCP) en este mismo lugar como base de operaciones (Fig. 1). Se utilizó la red de trochas construida con fines turísticos y de investigación (Anexo 1) para así acceder a diferentes zonas del bosque e instalar transectos temporales para la recolección de datos.

La zona de estudio está ubicada en el límite norte de la Reserva Nacional de Tambopata, en la confluencia de los ríos Tambopata y La Torre (Fig. 1). De acuerdo con la clasificación de Pulgar Vidal (1981), se encuentra en el piso ecológico de Selva Baja, por debajo de los 300 m.s.n.m., y se caracteriza por presentar relieves suaves y suelos sedimentarios del cuaternario (ONERN 1972).

Debido a la localización de la Reserva Nacional de Tambopata en la periferia sud-occidental de la Amazonia, las precipitaciones varían bastante entre periodos secos (mayo, junio y julio) y época de lluvias (diciembre, enero, febrero y marzo). El promedio anual es de aproximadamente 2200 mm. No obstante, entre mayo y julio el promedio de precipitaciones puede ser menor a 100 mm. (Phillips et al. 2003). La temperatura media anual, según datos obtenidos de la estación meteorológica del Explorer’s Inn, es de 26° C, lo que, de acuerdo con lo anterior y siguiendo la clasificación de zonas de vida de Holdridge, corresponde al Bosque Húmedo Tropical (Holdridge 1987).

Por un lado, el bosque es un mosaico de coberturas vegetales condicionado por las dinámicas ribereñas y está, por lo tanto, fuertemente asociado a mecanismos sucesionales. Los meandros de los ríos, al desplazarse, renuevan los suelos con nuevos

depósitos y convierten zonas de bosque en claros donde se desencadenan los mecanismos de la sucesión ecológica (Kalliola et al. 1993, apud. Gentry y León 1997). En estos ambientes originados por la migración de los canales del río, predominan los bambús y otras especies características de sucesión primaria como *Cecropia sp.* (Terborgh 1985, apud. Gentry y León 1997).

Por otro lado, los cambios en la composición de la vegetación responden a diferencias más sutiles, como las características del suelo. Tres de los cuatro tipos principales de bosques maduros están asociados a suelos aluviales relativamente ricos, suelos arcillosos, menos ricos, y aquellos arcillo-arenosos menos fértiles y aún más viejos, (Erwin 1985, apud. Gentry y León 1997).

En términos generales, la vegetación dominante en las tierras bajas de esta región de la Amazonía es, como se mencionó anteriormente, el bosque húmedo tropical. Muchas de las especies son perennifolias pero durante la estación seca muchas otras pierden sus hojas. No obstante, esta particularidad no impide que la fisionomía del bosque alto sea típica de esta zona, con un dosel vegetal a 30 metros de altura, copas emergentes y numerosas palmeras, lianas y epífitas. Dentro de la Reserva Nacional de Tambopata (5,5 Km²), algunos datos muestran cerca de 1400 especies de plantas vasculares (Gentry y León 1997) y se ha reportado a la familia Bignoniaceae como predominante dentro de la comunidad de lianas, con 58 especies (Gentry y Ortiz 1993).

Una clasificación de los tipos de bosque de los alrededores del Explorer's Inn fue realizada por Phillips (1993), quien desarrolló una metodología de acuerdo con la cual se distinguieron ocho clases. Esta metodología se basó en factores físicos tales como la propensión de un lugar a la inundación, la geomorfología local, el tipo de suelo, el estado sucesional y la estructura física del bosque.

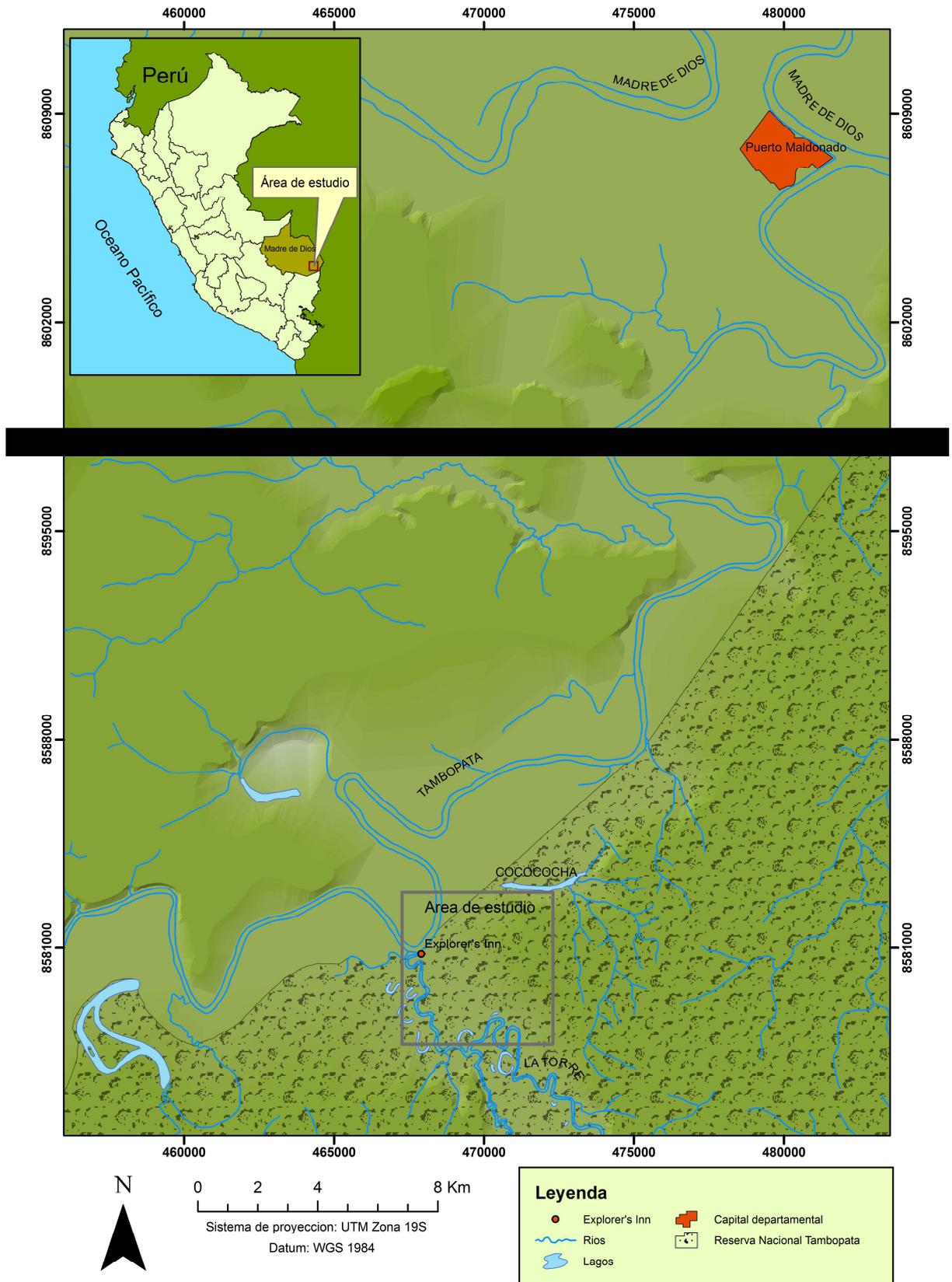


Fig. 1: Mapa de localización del área de estudio¹.

¹ La información cartográfica de ríos, lagunas, curvas de nivel, áreas naturales protegidas y centros poblados fue proporcionada por el Ministerio de Educación (MED).

Más adelante, sobre la base de la clasificación hecha por Phillips, Palmero et al. (2004), distinguieron 10 clases, cada una de las cuales fue caracterizada de acuerdo con las formas de vida que predominaban, su composición, su estructura y ciertas características físicas (textura del suelo y contexto espacial) (Barr et al. 2004). El resultado de esta clasificación es el siguiente mapa (Fig. 2):

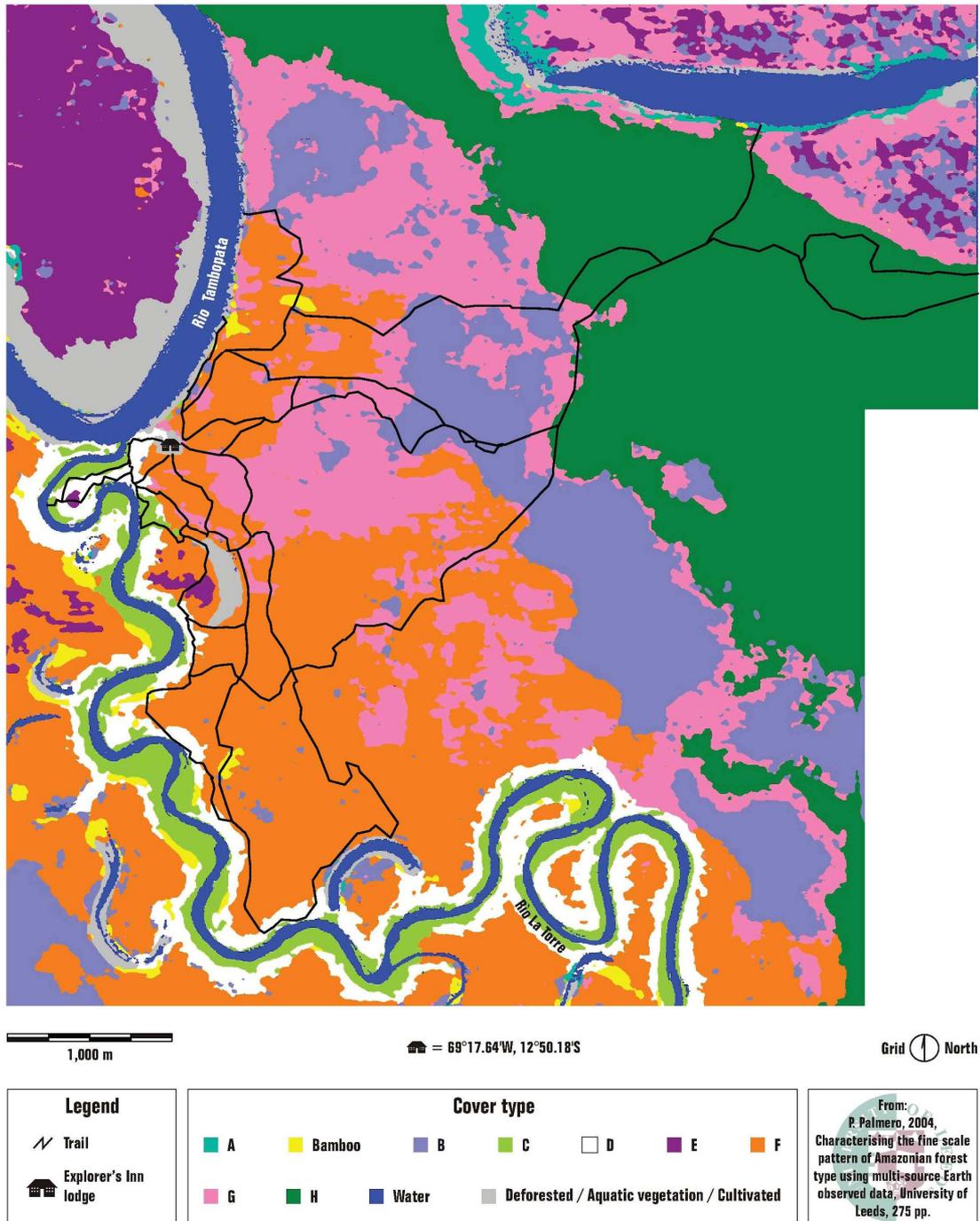


Fig. 2: Forest types in the proximity of the Explorer's Inn, Tambopata, Madre de Dios, Perú (Palmero et al. 2004).

- **Tipo A** - Bosque pantanoso permanentemente inundado: Dominado por la palmera *Mauritia flexuosa* y en menor medida por *Lueheopsis hoehnei*. Este tipo de bosque está frecuentemente asociado con áreas pobremente drenadas alrededor de las cochas y es considerado una de las fases sucesionales en el lento proceso de recolonización del bosque.
- **Tipo B** - Bosque pantanoso estacionalmente inundado: Se caracteriza por la abundancia de palmeras altas como *Scheelea butyracea*, *Euterpe precatoria*, *Oenocarpus bataua* y *Socratea exorrhiza*. El dosel es normalmente bajo (<20 m) y discontinuo, con un denso sotobosque de arbustos y pequeñas palmeras, especialmente *Geonoma* sp. y *Bactris* sp. Las plantas y hierbas trepadoras son moderadamente abundantes; sin embargo, las grandes lianas son raras. La vegetación del suelo está restringida a las áreas de suelo seco en lo alto de los pequeños mogotes, donde es bastante común el helecho *Adiantum latifolium*.
- **Tipo C** - Bosque de la llanura aluvial baja: Se trata de un bosque abierto de sucesión primaria, situado en los bordes del río, dominado por la caña *Gynerium sagittatum* y especies pioneras demandantes de luz como *Tessaria integrifolia*, *Salix humboldtiana*, *Cecropia* sp. y *Ochroma* sp. Con presencia frecuente del *Ficus insipida*, *Croton* sp. y *Sapium ixamasense*. Este bosque es frecuentemente perturbado por el aumento de las aguas de los ríos luego de fuertes tormentas, particularmente durante la época de lluvias (nov. – abr.). Pocos árboles superan los 20-25 m de altura. Pequeñas lianas, como *Paullinia alata*, son comunes y pueden formar localmente densas matas. La cobertura del suelo es difusa y consiste principalmente en densos parches formados por clones de *Calathea* sp. y *Heliconia* sp.

- **Tipo D** - Bosque de la llanura aluvial media: El dosel es cerrado y bastante alto, con la presencia frecuente de *Iriartea deltoidea*, *Astrocaryum gratum*, *Socratea exorrhiza*, *Calycophyllum* sp. y *Spondias mombim*.
- **Tipo E** - Bosque de la alta llanura aluvial: La palmeras como *Iriartea*, *Astrocaryum*, *Socratea* son frecuentes; sin embargo, también están presentes grandes árboles de hojas amplias como *Chorisia* sp., *Ceiba pentandra* y *Pseudolmedia laevis*.
- **Tipo F** - Bosque de la antigua llanura aluvial: Este tipo de bosque es la versión madura del tipo E salvo por la gran predominancia de palmeras (30%), especialmente *Iriartea*, y de grandes árboles emergentes de hojas amplias incluyendo: *Dipteryx alata*, *Spondias*, *Ficus* sp., *Ceiba* y en algunos casos *Caryocar magdiliformis*. El dosel del bosque es alto (>30 m) y es más continuo que en los otros tipos de bosque. La fuerte sombra causada por el dosel cerrado inhibe el crecimiento de un sotobosque denso, con el resultado de un sotobosque bastante abierto. Sin embargo, el helecho *Adiantum latifolium* es dominante en el estrato inferior.
- **Tipo G** - Bosque “Terra-firme” con suelos arcillosos.
- **Tipo H** - Bosque “Terra-firme” con suelos arcillo arenosos.
- **Tipo I** - Bosque “Terra-firme” con suelos arenosos: Árboles de hojas amplias característicos de estos tipos de bosque (G, H e I) son *Bertholletia excelsa*, *Dipteryx*, *Cedrelinga cateniformis*, *Capirona* sp., *Parkia* sp., *Hevea brasiliensis* y *Coussapoa* sp. Estos tipos de bosque están localizados en suelos bien drenados y no están sujetos a inundaciones.
- **Bosque de bambú**: Este tipo de bosque se encuentra entre los más pobremente drenados y/o perturbados. Se pueden encontrar grupos de bambús (*Guadua weberbaueri* y *G. angustifolia*), los cuales contribuyen con la diversidad del lugar.

2 Marco teórico

2.1 Ecología de lianas y del Bosque Húmedo Tropical

El Bosque Húmedo Tropical, si bien es llamado así por presentar un patrón de abundantes y constantes precipitaciones a lo largo del año, presenta ciertas peculiaridades regionales que nos permiten diferenciar unas zonas de vida de otras de acuerdo a su estacionalidad y regímenes de precipitación. El tipo de bosque en el que se encuentra la Reserva Nacional de Tambopata es denominado “bosque húmedo tropical”, o “bosque tropical semi-perennifolio”, por las variaciones pluviométricas que se producen durante el año, que provocan que una parte de las especies arbóreas pierdan sus hojas en la época seca (Smith 1990, Odum 2005). De acuerdo con Daubenmire (1972), un bosque tropical semi-perennifolio se diferencia de un bosque caducifolio templado principalmente porque el primero presenta variaciones mínimas de temperatura y marcadas fluctuaciones pluviométricas durante el año, mientras que en el último sucede todo lo contrario.

2.1.1 Estructura vertical de la vegetación

A diferencia de los bosques templados, la estructura vertical de los bosques tropicales es muy compleja. Pueden existir hasta cinco estratos de vegetación y distinguir cada uno de ellos puede ser una empresa bastante difícil. Los árboles emergentes aparecen como torres por encima de la superficie del dosel, mientras que otros de diferentes tamaños constituyen tanto el dosel como la bóveda inferior. Finalmente, en el estrato inferior compiten distintas variedades de arbustos, hierbas,

helechos, plántulas, pequeños árboles y palmeras (Smith 2001). Es bastante difícil concebir un patrón sencillo en esta estructura, en donde la complejidad es la regla y no una excepción (Fig. 3).

Las lianas aprovechan esta compleja estructura para practicar un ascenso escalonado. Es decir, salvo aquellas que ascienden aferrándose a los individuos ya asidos al dosel, las lianas no utilizan un solo apoyo en su intento de alcanzarlo, sino varios. Esto es así sencillamente porque no es provechoso para las trepadoras mantenerse prendidas de un único árbol, pues este, de crecimiento mucho más lento, tardará mucho en alcanzar el dosel, si es que en algún momento lo llega a hacer. Por ello es que han desarrollado mecanismos de ascenso que les permiten buscar otros apoyos cuando al llegar a la copa de su hospedero, aún no alcanzan el dosel (Pinard y Putz 1998).



Fig. 3: Estratificación vertical del bosque en la Reserva Nacional de Tambopata.

2.1.2 Riqueza y Estructura

El Bosque Húmedo Neotropical soporta la mayor riqueza de especies del planeta. Aunque el número exacto de especies vegetales que habitan este bioma no es conocido con exactitud, se calcula que existen alrededor de 90 000 especies de plantas en el neotrópico, riqueza que se refleja tanto en la complejidad del bosque mismo, como también en su diversidad de condiciones ambientales. El bosque amazónico no solo forma parte de este gran bioma, sino es el que ostenta la mayor diversidad de especies de flora y fauna con respecto a otras zonas neotropicales (Gentry 1982).

Los bosques neotropicales están compuestos por una gran variedad de formas de vida, que incluye árboles, trepadoras, palmeras, epífitas, hierbas y helechos. Sin embargo, se estima que las especies arbóreas pueden llegar a constituir hasta el 70% de las especies vasculares (MacDonald 2002). Otro componente importante de los bosques tropicales son naturalmente las trepadoras, como lianas y hemiepífitas. Las primeras comienzan sus vidas como pequeñas plántulas, lo que hace difícil su reconocimiento e identificación en estos primeros estadios de su crecimiento. Estas plántulas, una vez que han alcanzado el tamaño necesario, esperan, como muchas otras plantas intolerantes a la sombra, el advenimiento de un evento perturbador para iniciar su crecimiento como trepadoras (MacDonald 2002, Schnitzer 2002).

Los mecanismos utilizados por las lianas para ascender son variados y difieren de acuerdo a la especie. Algunas lianas se enroscan alrededor de los troncos de los árboles, otras utilizan zarcillos o espinas para aferrarse a sus apoyos; sin embargo, todas invierten energía en crecer rápidamente para alcanzar el dosel lo antes posible, utilizando como soporte estructural el tronco y ramas de los árboles. Una vez alcanzado el dosel, las lianas cubren la copa del árbol hospedero con una densa mata de hojas y, en

algunos casos, colonizan las copas de varios otros árboles vecinos, siempre permaneciendo enraizadas al suelo (Putz 2008).

Para colonizar nuevos espacios, las lianas han desarrollado varias estrategias: una, y probablemente la más común entre las plantas, es mediante la dispersión de semillas; los bejucos, sin embargo, también pueden reproducirse vegetativamente, de manera que los tallos de los individuos que caen, ya sea porque su hospedero muere, o porque son arrastrados juntos con otros árboles, pueden echar raíces inmediatamente después de este evento y colonizar claros y áreas perturbadas. Además, invaden claros recién formados, desplazándose lateralmente y, posteriormente, desarrollan raíces independientes en varios puntos del tallo para mejorar las probabilidades de supervivencia (Schnitzer 2002).

Las hemiepífitas difieren de las lianas en cuanto estas germinan en las ramas de los árboles y no directamente en el suelo. El ficus estrangulador (*Ficus sp*), por ejemplo, inicia su ciclo vital en alguna rama o tronco de un árbol. Una vez que sus raíces penetran el suelo, desarrolla su propio sistema de soporte y envuelve al árbol que en un principio lo sostenía. El hospedero habitualmente muere, ya sea por estrangulamiento o por la sombra causada por el ficus (Kricher 1989).

El abanico de variedades de formas, tamaños y texturas de raíces, troncos y ramas de las comunidades de árboles tropicales es muy amplio; además, es determinante de cuán exitosas serán las lianas en su intento de alcanzar el dosel (Van der Heijden y Phillips 2008, Van der Heijden et al. 2008). Las raíces de contrafuerte, por ejemplo, son una característica prominente de los árboles del dosel. Se extienden hacia afuera desde el tronco como una estructura a modo de falange y sirven de apoyo al árbol, dado que los suelos de los bosques tropicales son normalmente bastante superficiales (Tuner 2001).

El común de las lianas, por el contrario, desarrolla un excepcional sistema de raíces, muy amplio y profundo, lo cual les permite tener acceso a los depósitos de agua subterráneos y no sufrir de estrés hídrico en las épocas de sequía (Wright 1996). En Costa de Marfil, por ejemplo, Schnitzer et al. (2005b) realizaron un experimento mediante el cual demostraron que la competencia por los nutrientes del suelo entre árboles y lianas es también importante y que estas últimas, fuertes competidoras, pueden afectar significativamente el crecimiento y la regeneración de los primeros, menos calificados para vencer en la lucha por los recursos del subsuelo. Esto explicaría el porqué en bosques tropicales estacionales se ha encontrado una mayor abundancia de lianas que en aquellos que presentan un régimen de precipitaciones sin mayores fluctuaciones durante el año (Schnitzer 2005, Swaine y Grace 2007).

Las características fisiológicas de las lianas (sistema vascular eficiente, profundas raíces, alta producción de hojas) les conceden una ventaja competitiva en cuanto pueden permanecer fotosintéticamente activas durante el periodo de sequía. Schnitzer (2005a) evaluó el crecimiento de lianas y árboles en época seca y época de lluvias en la estación científica BCI (Barro Colorado Island), Panamá. Sus resultados confirmaron la hipótesis que indica un menor estrés hídrico por parte de las lianas durante la época seca; se halló que estas crecieron 7 veces más que los árboles en los cuatro meses que duró el periodo de sequía.

El tronco de los árboles puede tomar tamaños muy variados. Algunos emergentes, como el shihuahuaco (*Dipterix micrantha*), llegan a medir más de 50 m, aunque esto escapa a la norma; la mayoría de árboles del dosel y del conjunto de emergentes miden entre 30 y 50 metros de alto. Las cualidades del tronco varían mucho de especie en especie: encontramos algunas especies de troncos lisos; otras, rugosos; unas son de tronco muy flexible; otras, por el contrario, de tallo rígido; asimismo, el

diámetro de los troncos varía considerablemente de una especie a otra. Así, el éxito de las lianas dependerá más de una vez de las características de su hospedero. Por ejemplo, se ha encontrado que los árboles de tronco liso, los de tronco flexible y aquellos de crecimiento rápido son menos vulnerables a la infestación con lianas (Van der Heijden y Phillips 2008).

Las copas de los árboles del dosel son de forma achatada y se extienden de forma horizontal, de tal manera que les sea posible alcanzar la mayor cantidad de luz posible. Esta característica es responsable de producir un dosel muy cerrado, lo cual facilita la expansión de las lianas de una copa a otra, en busca de los árboles mejor iluminados (Van der Heijden et al. 2008). Las ramas, tanto de los árboles del dosel como de aquellos de la bóveda inferior, se extienden desde un mismo punto y soportan un follaje de una sola capa. Por el contrario, los árboles que habitan los claros del bosque tienen una estructura foliar de varias capas, debido a que la luz es abundante y esto les permite captar mejor la radiación solar (Turner 2001).

2.1.3 ¿Cómo funciona el bosque húmedo tropical?

El bosque húmedo tropical es el ecosistema que mayor productividad presenta a nivel global. Grandes cantidades de radiación solar son utilizadas en los procesos fotosintéticos, así como una muy importante suma de carbono es almacenada tanto en troncos y hojas, como en los suelos de estos bosques. En total, más del 40% del carbono almacenado como biomasa terrestre está contenido en los bosques tropicales. Ningún otro ecosistema almacena tanto carbono como lo hace este bioma (Phillips et al. 1998).

La productividad de un bosque depende de cuatro factores esenciales: luz, humedad, dióxido de carbono y nutrientes en el suelo. Los primeros tres son más que

abundantes en cualquier bosque tropical, pero la disponibilidad de nutrientes no es siempre evidente. Los suelos de la Amazonía son bastante antiguos y han sufrido un constante lavado producto de las intensas y abundantes lluvias. Además, son suelos muy propensos a la acidificación debido a las altas temperaturas a las que son sometidos y a la humedad del ambiente. Por esto son suelos pobres en nutrientes, incluso de algunos esenciales para el mantenimiento de las funciones vitales de las plantas, como lo son el fósforo, el nitrógeno y el magnesio. Sin embargo, si bien estos factores bien podrían reducir la productividad del bosque, este ha sabido adaptarse para explotar al máximo los nutrientes presentes en el ambiente sin ver decaer su productividad (Smith 1990).

Una gran diferencia entre los bosques tropicales y los bosques templados es el almacenamiento y circulación de los nutrientes. En los primeros, los nutrientes se almacenan principalmente en la biomasa y no en el suelo, como ocurre en los bosques templados. De no ser así, todos estos nutrientes serían arrastrados y lavados por las potentes lluvias características de estas latitudes. Si la acumulación de materia orgánica muerta en el suelo del bosque tropical es poco abundante, es justamente porque el reciclaje de nutrientes mediante descomposición es muy eficiente. El tiempo de permanencia de un elemento, cualquiera que este sea, en el segmento abiótico del ecosistema es muy breve; todo regresa rápidamente a ser parte integrante del bosque. El reciclaje ocurre en la capa superficial del suelo y no dentro de él. En este proceso las raíces de contrafuerte y ciertas asociaciones mutualísticas con hongos (micorriza) juegan un rol primordial al permitir la rápida reinsertión de los nutrientes al sustrato vegetal (Kellman y Tackaberry 1997).

2.2 El cambio atmosférico global y los bosques tropicales

2.2.1 Evidencias del pasado

El análisis de datos paleo-climáticos y paleo-ambientales ha demostrado que los bosques tropicales han sido y son muy sensibles a los cambios en el clima. Mayle et al. (2004) hicieron una revisión de estudios independientes sobre el paleo-clima y la paleovegetación en la cuenca amazónica y un análisis propio de algunos modelos de los cambios en la vegetación y en los regímenes de lluvias desde el último máximo glacial (hace 21 000 años) hasta nuestros días. Los resultados dan luz sobre las consecuencias que el calentamiento global actual podría tener sobre los bosques amazónicos. Según estos, durante el último máximo glacial la Amazonía quedó en gran parte forestada pero con una estructura y composición diferentes a las existentes actualmente, dado que las condiciones de temperatura, precipitaciones y concentraciones de CO₂ eran inferiores.

Durante el Holoceno temprano y medio, el planeta sufrió un aumento de temperatura y una disminución de las precipitaciones, con lo cual el ecosistema amazónico dio un giro. Grandes extensiones de bosques húmedos cedieron ante el avance de especies semi-caducifolias resistentes a la sequía y a los incendios. En los bosques estacionales del sur, donde se encuentra Tambopata, este fenómeno finalizó con el reemplazo de muchas especies de bosque húmedo tropical por especies de bosque seco tropical y de lianas. En general, las especies vegetales de tipo C3 se vieron favorecidas por el aumento en la concentración de CO₂ en la atmósfera, mientras aquellas de tipo C4 fueron menos prolíficas siendo abrumadas por el crecimiento de las primeras. La importancia de las taxa de bosques semi-caducifolios tropicales radica en el hecho de que, si bien estas han reemplazado frecuentemente aquellas del bosque

húmedo tropical durante los periodos de calentamiento y sequías, recientemente, estos tipos de bosque son más alterados por la agricultura que los bosques húmedos tropicales (Magrin et al. 2007) y, por lo tanto, es posible que en un futuro tengamos un aumento de los espacios agrícolas en vez de bosques secos tropicales (Pennington et al. 2004, apud. Malhi y Phillips 2004).

Tanto Mayle et al. (2004) como Malhi y Phillips (2004) concuerdan con que, si bien los patrones futuros de distribución de las precipitaciones son bastante inciertos aún, los estudios de clima y vegetación del Holoceno temprano y medio, en el que se experimentó un calentamiento y sequías como las que esperamos para los próximos años, pueden ayudar a un acercamiento más certero de la situación futura de nuestros bosques amazónicos. También está bastante claro que los ecosistemas tropicales son bastante sensibles a los cambios climáticos ya sean regionales o globales, o una combinación de ambos, y que son de un gran dinamismo.

Por otro lado, Cowling et al. (2004) concluyeron, a partir de un análisis comparativo de los resultados de simulaciones de paleo-climas y paleovegetación desde el último máximo glacial y las respuestas climáticas que se esperan para el futuro, que el bosque amazónico está llegando al límite de su resiliencia y que pocas taxa podrán adaptarse al cambio que las altas temperaturas representan. Estos taxa serán, según Cowling et al. (2004), los que dominarán la composición del ecosistema en el futuro. Otros estudios, como el publicado por Harrington y Jaramillo (2007), reportan una extinción pronunciada durante el Eoceno temprano en la Costa del Golfo, Estados Unidos, debido a un rápido aumento de la temperatura (de 4-5° C; Zachos et al. 2003). A raíz de este evento, se perdió el 20% de la palinoflora y un 38% de la diversidad de plantas. Phillips et al. (2004) afirman que muchas familias tropicales han evolucionado desde entonces, razón por la cual un examen de cuáles de estas se adaptaron mejor o

peor al cambio pueden ayudar a comprender mejor qué taxas son más tolerantes al alza de temperaturas y cuáles tienen una menor resiliencia en este sentido.

2.2.2 Evidencias recientes

Malhi y Wright (2004) han señalado que desde la mitad de la década de 1970, las temperaturas en todas las zonas tropicales se incrementan a una velocidad de $0.26 \pm 0.05^\circ \text{C}$ por década. A este ritmo, estaremos, en el mejor de los casos, por encima de los 2°C a fines de siglo. Los resultados de modelos climáticos discutidos por Cramer et al. (2004) pronostican un aumento de entre 3° y 8°C , lo que ya nos ubica fuera del umbral de variabilidad natural de los últimos 2 millones de años, por lo menos. Por otro lado, mientras existe una clara tendencia hacia la disminución de las precipitaciones en África y Asia tropical, no hay muestras significativas de esta misma tendencia en la Amazonía; sin embargo, sí existe una gran variabilidad en el régimen de precipitaciones.

Resulta difícil sacar conclusiones sobre los cambios en la dinámica y estructura de los bosques dado que son pocos los trabajos en ecología tropical que cuentan con un buen registro de información a partir de parcelas permanentes con amplio espectro temporal. Sin embargo, todas las investigaciones revisadas para fines de este estudio convergen en la misma conclusión: existen irrefutables evidencias de que la biomasa de las parcelas permanentes en bosques neotropicales se ha incrementado en el transcurso de las últimas décadas (Phillips y Gentry 1994, Phillips et al. 1998, Baker 2004, Phillips et al. 2004, Lewis et al. 2004.). De acuerdo con lo expuesto por Lewis et al. (2004), este incremento de la productividad tiene grandes probabilidades de tener su origen en la presión causada por el aumento de la concentración de CO_2 en la atmósfera, el

incremento de la temperatura y/o de la radiación solar. Es por lo tanto improbable que esta situación tenga explicación en los mecanismos de recuperación que acontecen luego de una perturbación. Phillips y Gentry (1994) especularon sobre la posibilidad de que este aumento en la productividad del bosque sea el motor, junto con la deforestación y la mayor frecuencia de fenómenos climáticos extremos, del incremento de la tasa de recambio de los bosques tropicales alrededor del mundo. Si esta situación sigue así, es de esperar, según Phillips y Gentry (1994), encontrar más trepadoras y especies oportunistas en bosques primarios, dado que estas se encuentran en mejor posición para aprovechar el incremento tanto de la perturbación como del volumen de CO₂ en la atmósfera.

2.3 Perturbación ecológica

La siguiente definición de perturbación ha sido propuesta por Sousa (1984):

“La perturbación es la aparición de un evento externo relativamente discreto en el tiempo, que altera los ecosistemas, comunidades o poblaciones, cambia los sustratos y la disponibilidad de nutrientes, y crea oportunidades de establecimiento para nuevos individuos o colonias. Las perturbaciones tienen tanto características espaciales como temporales: el tamaño del área perturbada; la frecuencia, o promedio de eventos por unidad de tiempo; la tasa de recambio, entendida como el tiempo promedio entre perturbaciones sucesivas; la intensidad del evento, es decir la fuerza del evento por área y por tiempo; y la severidad, el impacto en los organismos o en la comunidad.”

Las características mencionadas por Sousa (1984) varían en función del agente perturbador. Se hace, generalmente, diferencia entre las perturbaciones que tienen un origen natural y aquellas que tienen su origen en la intervención humana en el ambiente.

2.3.1 Perturbaciones naturales

Son aquellas que se desencadenan por la ocurrencia de algún fenómeno natural, tales como tormentas, desborde de los ríos, incendios, sequías, el Fenómeno El Niño, el fenómeno de friaje, entre otros; o bien por la actividad de animales.

Los agentes de perturbación más comunes en el bosque tropical de Madre de Dios son los vientos huracanados durante las tormentas, las inundaciones producidas por el aumento del caudal de los ríos y los fenómenos climáticos como el friaje o El Niño.

2.3.1.1 Vientos

Los vientos son agentes bastante sutiles de perturbación. Las tormentas tropicales afectan principalmente a los árboles viejos, que no tienen mucha flexibilidad en sus troncos, y no resisten la fuerza que los vientos ejercen sobre estos. También son vulnerables los árboles que crecen en suelos muy superficiales y muy mal drenados, en los que las raíces se expanden sobre el suelo y no logran obtener un soporte firme. Son más vulnerables, de igual forma, los árboles que están sobrecargados de lianas y epífitas, o aquellos que están conectados entre sí por lianas, dado que la caída de uno de estos individuos puede acarrear la de los otros (Smith 1990). La vulnerabilidad de los árboles también varía según la ubicación geográfica y la posición que ocupan en el bosque, siendo más vulnerables aquellos individuos situados en el límite entre el bosque y otras coberturas, tales como claros, áreas deforestadas y cauces de ríos (Bruna 2004).

2.3.1.2 Dinámica fluvial

Las aguas en movimiento son importantes agentes erosivos y quizás el principal responsable del transporte de sedimentos y de nutrientes desde las cabeceras de cuencas y orígenes de las quebradas hasta las partes bajas de la cuenca amazónica.

El aumento del caudal de los ríos en la época de lluvias es responsable de la agresiva denudación de las vertientes, del cambio de los cursos de los ríos (mediante ahorcamiento de los meandros), la desaparición de ciertos bancos y playas, la destrucción de los bosques de galería, entre otros (Smith 1990). Los bosques ribereños y los bosques de terrazas bajas son, por su ubicación cerca de los cauces de los ríos, bastante propensos a sufrir este tipo de perturbaciones, especialmente durante la época de lluvias.

2.3.1.3 Eventos climáticos: el friaje y el Fenómeno El Niño.

Según Marengo (1983), el friaje ocurre cuando se desata una incursión de masas de aire frío y seco, provenientes de los polos, en latitudes tropicales, creando estrés y teniendo consecuencias perjudiciales tanto en áreas cultivadas como en zonas naturales. Este fenómeno está asociado a cambios bruscos de temperatura, aumento de la velocidad de los vientos y tormentas eléctricas.

El ENSO (El Niño Southern Oscillation) es un fenómeno climático-oceanográfico que tiene impactos a nivel global. Según Magrin et al. (2007), del Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático, los bosques tropicales de Latinoamérica, en especial aquellos de la Amazonía, son cada vez más vulnerables a los incendios provocados por prolongadas sequías vinculadas al Fenómeno de El

Niño y al aumento de la deforestación. Los pronósticos son, además, poco alentadores, pues se espera que la frecuencia e intensidad de eventos El Niño se incrementen como producto del cambio climático global, aunque todavía no existe un consenso al respecto.

2.3.2 Perturbaciones humanas

Las perturbaciones humanas, o perturbaciones de origen antrópico, son aquellas producidas directa o indirectamente por la actividad de los seres humanos. El impacto que estas actividades tienen en el entorno puede ser muy fuerte, puesto que los seres humanos tenemos la posibilidad de cambiar radicalmente los ambientes naturales. Hemos convertido grandes extensiones de bosques en área cultivada, liquidado otro tanto de estos con el crecimiento urbano, obras de infraestructura (como la carretera Interoceánica en Madre de Dios, por ejemplo) y explotación de materias primas (Smith 1990). La contaminación de las aguas superficiales y subterráneas producto de los lavaderos de oro en los ríos del departamento de Madre de Dios es otro ejemplo de lo perjudicial que pueden ser ciertas actividades económicas para el ambiente natural. Si bien son muchas las actividades humanas que tienen un impacto en el ambiente, las que tienen un mayor impacto en el bosque son la agricultura, la tala y la expansión urbana.

Las comunidades de plantas cultivadas son simples y están generalmente compuestas por especies introducidas muy tolerantes a la perturbación. Tratándose de ecosistemas muy simples y homogéneos, las áreas de cultivo traen consigo plagas que afectan tanto a estas mismas como al bosque que las circunda (Smith 1990).

Los suelos tropicales, desprovistos de su cobertura vegetal, son más propensos a la erosión (Smith 1990). La expansión de las áreas agrícolas en los bosques tropicales

tiene también un impacto fuerte en el paisaje. Las áreas de borde aumentan con la fragmentación de los bosques y con ellas ciertas especies oportunistas; algunas especies de lianas, por ejemplo. La conexión entre los fragmentos de bosque es cada vez menor, lo cual tiene consecuencias no solo en el substrato vegetal sino también en las comunidades de animales que habitan el bosque (Bruna 2004). La expansión urbana y la construcción de carreteras tienen el mismo efecto en la estructura del paisaje amazónico. Estos incrementan la fragmentación de los ecosistemas, sin posibilidad de recuperación por mecanismos naturales (sucesión ecológica). La agricultura y la tala, al deshacerse de la biomasa del bosque, hacen también muy difícil que se den estos mecanismos de recuperación, pues, retomando lo mencionado líneas atrás, la riqueza del bosque se encuentra en el bosque mismo y no en los suelos. Así, es muy difícil que los terrenos agrícolas abandonados se recuperen, pues se destruye el sistema de reciclaje de nutrientes (Smith 1990).

2.3.3 Escalas espaciales de perturbación

Se pueden clasificar las perturbaciones en una escala que implica el tamaño del área perturbada, la intensidad, la severidad (en términos de daños producidos) y la frecuencia de eventos de carácter perturbador. Así, estos eventos pueden ir desde pequeñas y frecuentes perturbaciones, hasta otras muy grandes pero también menos frecuentes.

2.3.3.1 Perturbaciones de pequeña escala

Determinar si una perturbación es pequeña o grande depende mucho de la escala del paisaje. La muerte de un grupo de árboles en un parche de bosque puede tener un impacto severo en este pequeño ecosistema, mientras que esto mismo puede ser insignificante tratándose de un bosque de grandes dimensiones (Smith 1990).

Las pequeñas perturbaciones son causadas por la muerte de un individuo o un grupo de árboles, formándose un claro en el bosque. Una vez creado, el claro puede seguir ampliándose por la caída de algunos árboles ubicados en el borde, que se ven expuestos a los vientos y a un mayor daño por parte de insectos. Los claros presentan condiciones de mayor luminosidad, temperatura y nutrientes, y menor humedad en el suelo y el ambiente (Bruna 2004). En los claros pequeños ocurre una reorganización de la vegetación, lo cual hace de la ocurrencia de perturbaciones de pequeña escala un elemento importante para el mantenimiento de la diversidad estructural y de especies en los bosques maduros (Smith 1990).

2.3.3.2 Perturbaciones de gran escala

Estas alteraciones, inducidas por la tala, la expansión de la frontera agrícola y otros eventos similares, o por la ocurrencia de algún evento catastrófico natural, implican más que una simple reorganización de la vegetación, porque involucran también la colonización de especies oportunistas como helechos o algunas trepadoras. Además, perturbaciones de gran escala como aquellas provocadas por las actividades humanas o los desastres, dado que involucran también una alteración del delicado equilibrio del ciclo de nutrientes, pueden llegar a inhibir la regeneración del bosque por un periodo largo de tiempo (Smith 1990).

El crecimiento de las áreas deforestadas, destinadas al desarrollo de diversas actividades económicas (ganadería, agricultura, zonas residenciales, industria, entre otros), produce ambientes más y más fragmentados, con parches de vegetación cada vez más pequeños y aislados, lo cual tiene un efecto profundo en el tamaño de las poblaciones, la composición de las comunidades y las dinámicas del ecosistema (emisión y fijación de carbono, evapotranspiración, por ejemplo) (Bruna 2004, Laurance et al. 2006).

El fenómeno de deforestación de la cuenca amazónica es complicado y depende de múltiples factores, entre ellos las políticas públicas que, entre 1986 y 1991, por ejemplo, fomentaron, mediante créditos, la colonización de la selva peruana para desarrollar la agricultura y la ganadería extensiva. Esto trajo la desaparición de muchas hectáreas de bosques, sobre todo en los bordes de las vías de comunicación y los alrededores de los centros poblados (Alvarez y Naughton 2003).

2.3.4 Frecuencia de la perturbación (Escala temporal)

La frecuencia es el número promedio de eventos en un periodo de tiempo dado. Por otro lado, el intervalo de retorno de la perturbación, o tasa de recambio, es el concepto inverso, a saber, el tiempo promedio entre un evento y otro. Las grandes perturbaciones usualmente están separadas por intervalos de tiempo bastante largos, pero la magnitud (severidad) del evento es bastante alta. En este caso, el valor del intervalo de retorno será grande, por lo que el número de eventos en un periodo determinado no será muy significativo. Ocurre el caso contrario con las pequeñas perturbaciones, que tienen una frecuencia alta y valores bajos de recambio (Smith 1990).

2.4 Interpretación y análisis visual de imágenes satelitales

La definición del estado de perturbación de una porción de bosque puede realizarse mediante diversas técnicas y con ayuda de diferentes herramientas. Para fines de este estudio se optó por la interpretación visual de imágenes satelitales como herramienta para definir el estado de perturbación de diferentes sectores dentro de la Reserva Nacional de Tambopata.

La interpretación visual exige tener un conocimiento de la estructura y de las dinámicas espaciales del paisaje, así como del comportamiento espectral de las diferentes coberturas que conforman la escena de trabajo (Horning s/a-1, Puig et al. s/a). Chuvieco (1996) define cinco pautas visuales esenciales en toda interpretación de imágenes satelitales. Estas son el tono, el color, la textura, el contexto espacial y el periodo de adquisición.

2.4.1 Tono

El tono es la intensidad de energía recibida para una banda del espectro luminoso. Esta cualidad, sin embargo, no es explotada al máximo al momento de la interpretación visual dado que el ojo humano solo distingue una parte del rango de tonalidades recibidas por el censor del satélite. El tono está estrechamente ligado al comportamiento espectral de las diferentes coberturas sobre la superficie terrestre. Así, las tonalidades claras serán aquellas de los cuerpos que presentan una mayor irradiancia a determinada longitud de onda y, por el contrario, las tonalidades oscuras aquellas donde la irradiancia es menor. En la banda infrarroja cercana, por ejemplo, la

vegetación vigorosa será aquella que presenta tonalidades claras, mientras que el suelo desnudo o el agua tendrán tonos más bien oscuros.

2.4.2 Color

El color es producto de la combinación de diferentes bandas asignando a cada una de ellas uno de los tres colores primarios (rojo, verde y azul). Además de ser el ojo humano más sensible a las variaciones cromáticas que a las tonalidades, la combinación de las bandas ofrece un abanico de posibilidades para la interpretación temática. Las variaciones cromáticas se producen al ser combinados los tres colores primarios. Cada uno de estos representa una banda específica dentro del espectro ondulatorio de la luz. El color de los diferentes objetos en el paisaje es entonces definido por el efecto de reflectividad selectiva de estos mismos en diferentes longitudes de onda.

Si se toma como ejemplo la composición en falso color (RGB: 432), para discernir las coberturas en el paisaje es posible utilizar las diferencias cromáticas entre tipos de cobertura distintos. Las áreas de bosques adoptarán un color rojo-magenta, en aquellas zonas densas y con un dosel cerrado, y rosa en zonas con menor densidad o vegetación en temprano estado de crecimiento; esto es debido a una mayor reflectancia de estos cuerpos en rangos de longitud de onda que corresponden al infrarrojo cercano y al verde. Por otra parte, las aguas sin mayor presencia de sedimentos aparecerán de un color azul oscuro, lo que se explica por una mayor reflectancia en el verde. Por último, los suelos totalmente desnudos o con una gran proporción de suelo expuesto presentarán colores que varían entre el blanco, tonos de gris o de azul, dependiendo de su composición.

2.4.3 Textura

Es una característica muy importante para distinguir entre coberturas muy similares por tener un comportamiento espectral y radiométrico uniformes siendo, sin embargo, diferentes. La textura puede entenderse como la aparente aspereza o suavidad de una cubierta. Esta sensación proviene del vínculo entre el tamaño de los objetos, la relación entre estos y la resolución espacial (define el tamaño de la mínima unidad discriminable sobre la imagen). Así, la disposición de los elementos puede dar como resultado texturas gruesas (bosques maduros), medias (bosques secundarios) y finas (arbustos y hierbas).

2.4.4 Tamaño y forma

Estas dos características permiten distinguir entre elementos del paisaje de origen humano y natural, pero también diferenciar objetos y áreas con diferentes características dentro de un ambiente natural. Los objetos hechos o moldeados por los seres humanos generalmente tienen límites regulares y bien delimitados, por lo cual son fácilmente reconocibles en la imagen. En el bosque, sin embargo, es también posible distinguir objetos y/o cubiertas por su tamaño y forma. Los ríos y cauces abandonados o “cochas” son fácilmente identificables en cualquier imagen; ciertos árboles emergentes y algunos otros del dosel, de copas frondosas y de gran tamaño, también pueden ser ubicados desde imágenes de alta resolución (Read et al. 2003). De acuerdo con el tamaño de los individuos es posible determinar el límite entre bosques de composición y edad distintas. Distinguir algunos claros es también posible gracias a la interpretación de la forma y el color de ciertas coberturas. Muchos árboles tienen límites bien

definidos y se muestran en tonalidades de rojo y magenta. Los claros, por otro lado, tienen límites difusos y colores que van desde el blanco, pasando por el gris, hasta matices de azul.

2.4.5 Contexto espacial

Se refiere a la localización relativa de un elemento con respecto a otras unidades de paisaje cuyos atributos se conocen. Así, el entorno geográfico puede ayudar a definir entre “aguajales”, formación vegetal donde predomina la palmera *Mauritia flexuosa*, y bosques de terrazas bajas. Los primeros son característicos de las lagunas o “cochas”, y los últimos son frecuentes cerca de los cursos de agua. Dado que las áreas cercanas a estos últimos son más propensas a sufrir alteraciones por las fluctuaciones sistemáticas del nivel de los ríos, estos son también elementos importantes para caracterizar la perturbación. Otro elemento contextual que ayuda a distinguir áreas más o menos perturbadas son los campos agrícolas y todas aquellas zonas alteradas por actividades humanas.

3 Materiales y Metodología

3.1 Análisis de perturbación del bosque

Para caracterizar el área de estudio y definir los transectos de muestreo se utilizó una imagen IKONOS con fecha 26/09/2004, a través de la cual se identificaron zonas con y sin perturbaciones evidentes. Estas se determinaron mediante interpretación visual, utilizando como elementos de análisis el tono, el color, la textura, la estructura y el contexto espacial de la imagen. Los tipos de bosque definidos por Palmero et al. (2004), donde se define además el estado sucesional de estos, también fueron utilizados como referentes para evaluar el estado del bosque. Se realizó un primer viaje a Tambopata donde se contrastaron los resultados de una interpretación de prueba. También se tomó la ubicación de algunas de las coberturas del suelo que presentaron problemas en el momento de su identificación; luego, esta información fue utilizada en el proceso de interpretación.

De acuerdo con Horning (s/a-1), la interpretación visual de imágenes satelitales se ajusta mejor a ciertas situaciones, entre las cuales se encuentran la planificación del trabajo de campo, el reconocimiento de tipos de cobertura y de patrones paisajísticos. Además, el método visual incorpora a la interpretación de la imagen criterios complejos, mientras que el digital se basa simple y llanamente en un análisis cuantitativo de las propiedades espectrales de la imagen.

Por lo tanto, dado que el mapa de perturbación del área de estudio no es sino una herramienta necesaria para caracterizar e identificar las zonas de muestreo, no se justificaba una clasificación automatizada de la perturbación. Esto último, por dos motivos esenciales: primero, la aplicación de una clasificación automatizada demanda

mucho tiempo y esfuerzo (de gabinete y de campo), lo que no siempre se justifica, ya que no es esencial para alcanzar los objetivos propuestos por el estudio; segundo, los resultados en imágenes de alta resolución no son siempre satisfactorios, sobre todo tratándose de bosques tropicales, cuya complejidad inherente hace muy difícil la definición de clases con un adecuado grado de precisión.

3.1.1 Procesamiento de imágenes satelitales

3.1.1.1 Adquisición de imágenes y mapas

Se utilizaron una imagen IKONOS con fecha del 26/09/2004 y un mapa de tipos de bosque (Palmero et al. 2004), ambos proporcionados por el Dr. Oliver Phillips, del Departamento de Geografía de la Universidad de Leeds, Reino Unido.

El satélite IKONOS cuenta con un censor multiespectral de 4 metros de resolución y uno pancromático de 1 metro de resolución. El primero está compuesto por cuatro bandas, tres en el espectro de la luz visible (rojo, azul y verde), y una en el infrarrojo (infrarrojo cercano o NIR); el segundo, como su nombre lo indica, solo lleva un censor pancromático de alta resolución espacial. La imagen se obtuvo ya georeferenciada en el sistema de coordenadas UTM zona 19S. Además, se le había ya aplicado tanto una corrección geométrica como una radiométrica (convolución cúbica), por lo que solo fue necesario aplicar un realce espectral como parte del pre-procesamiento de la imagen.

El mapa de tipos de bosque fue adquirido en formato PDF y sin referencia geográfica, razón por la cual se tuvo que convertir el archivo a formato de imagen

(JPEG) para luego cortarlo y georeferenciarlo con ayuda del software ArcGis, lo que se explicará oportunamente.

3.1.1.2 Pre-procesamiento de las imágenes

Antes de trabajar la imagen multiespectral se ensayó con diferentes composiciones para evaluar cuál era la más idónea para los objetivos de esta investigación. Finalmente se decidió utilizar la composición en falso color (RGB: 432) por sus cualidades para representar las variaciones de la vegetación.

Las plantas tienen un comportamiento espectral particular, absorben la energía en longitudes de onda entre los 0,445 y los 0,645 μm , lo que corresponde a las bandas del espectro de luz visible, salvo alrededor de los 0,55 μm , en donde la absorción es menor y cuya ubicación en el espectro de la luz visible corresponde al color verde (Fig. 4). Esta particularidad se explica por el vínculo que existe entre las características espectrales de la vegetación y la acción de pigmentos fotosintéticos (clorofila), y el agua almacenada en las hojas. Las hojas absorben la luz solar en la porción del espectro que corresponde a las bandas del azul y rojo, que es necesaria para la actividad fotosintética, mientras que la banda que corresponde al verde es reflejada. Sin embargo, la reflectancia de la luz es aún mayor en la porción del espectro luminoso que corresponde al infrarrojo cercano (Chuvienco 1996) (Fig. 4), cuyas variaciones dependen de la estructura celular interna de la hoja (Harris 1987). Esta característica de la banda infrarroja cercana le confiere una gran importancia en la distinción de diferentes tipos de coberturas vegetales, inclusive aquellas que no pueden ser diferenciadas en el espectro visible (Chuvienco 1996).

Por los motivos expuestos anteriormente en lo que se refiere a las cualidades de las bandas verde e infrarrojo cercano para representar la vegetación, se decidió por una composición en falso color en la que se asignó los colores verde y azul a las bandas roja y verde, respectivamente. En cuanto a la banda NIR, se le asignó el color rojo, puesto que el ojo humano distingue una cantidad mayor de matices dentro de este intervalo del espectro luminoso y, por lo tanto, facilita la interpretación (Chuvienco 1996).

Como parte del pre-procesamiento se aplicó un realce espectral para mejorar el contraste. El método que se utilizó fue el IHS (*Image Hue Saturation*). También se probó con otros métodos como el de análisis de los componentes principales (*PCA*) pero finalmente, sobre la base de los resultados, se decidió utilizar el primero por presentar una mejor calidad visual.

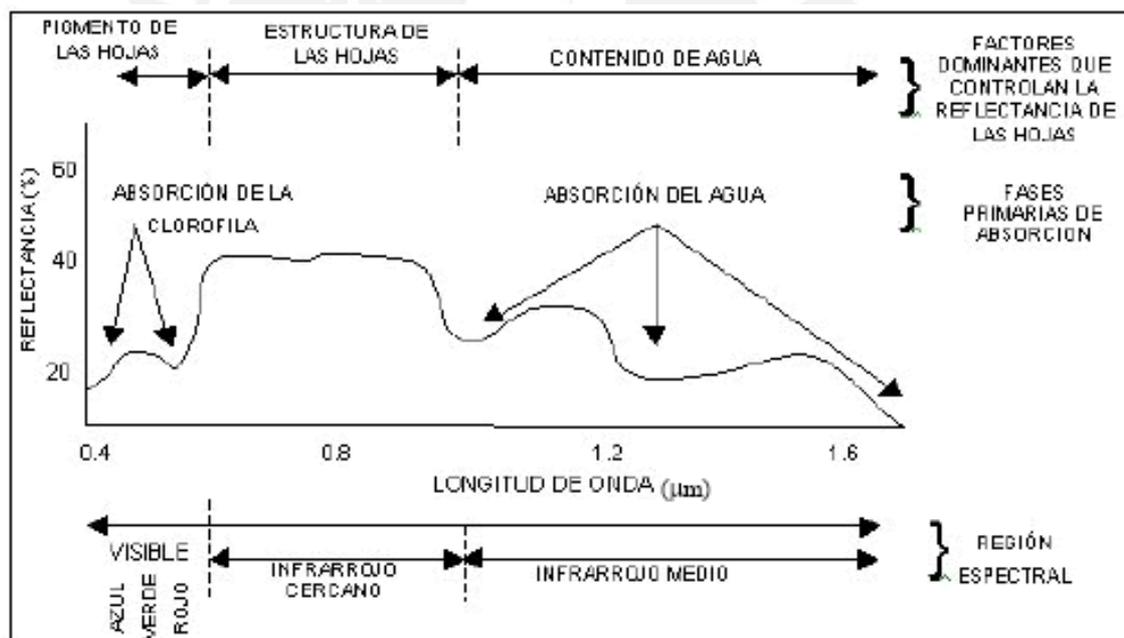


Fig. 4: Comportamiento espectral de la vegetación (Fuente: Arango et al. 2005).

El mapa de tipos de bosque estaba en formato PDF. Se lo tuvo que exportar como archivo de imagen (JPEG) para luego georeferenciarlo con ayuda del *Georeferencing tool* del ArcGis. Se utilizó la técnica de puntos de control, que consiste en identificar puntos comunes a las dos imágenes, de tal manera que los puntos

seleccionados asuman la referencia de la imagen ya georeferenciada (Harlow 2000). El proceso es descrito a continuación: una vez abiertas la imagen y el archivo vectorial de trochas y activada la herramienta *Georeferencing tool* se seleccionó la opción *fit to display* tratando de que las trochas de la imagen de tipos de bosque se ciñan lo mejor posible a aquellas del archivo vectorial. Después de completar esta tarea se procedió a agregar los puntos de control tomando como referencia la trochas del Explorer's Inn digitalizadas con ayuda de puntos GPS tomados en el campo. Las trochas son un buen referente ya que se pueden tomar las intersecciones como puntos de control, siendo estas de fácil identificación y buena precisión (Harlow 2000).

Se tomaron alrededor de 20 puntos de control tratando de que estos estén distribuidos lo más uniformemente posible en la superficie del mapa. Sin embargo, dado que las trochas no abarcan toda el área cubierta por el mapa y que la ubicación de otros puntos de control es difícil en el bosque amazónico, se dio preferencia a las intersecciones de las trochas como referentes de control. Algunas confluencias de ríos y extremos de algunas cochas también fueron incluidos. El error acumulado con 20 puntos fue bastante significativo, por lo que se redujo el número de estos a 15, con lo cual el error disminuyó también hasta alcanzar un valor aproximado de 0.2.

Finalmente, se comprobó que la georeferenciación tuviera resultados satisfactorios, superponiendo la cobertura de trochas al mapa de tipos de bosques. Así, se corroboró que, efectivamente, las trochas del mapa de tipos de bosque coincidían bastante bien con aquellas digitalizadas mediante puntos de GPS.

3.1.1.3 Procesamiento de las imágenes

Con el propósito de identificar qué zonas del área de estudio han sufrido perturbaciones y qué otras se encuentran libres de alteración, se probó con diferentes técnicas de tratamiento de imágenes, a saber: distintas combinaciones de bandas, clasificaciones no supervisadas y supervisadas, índices de vegetación y clasificaciones basadas en objetos. Por las razones que ya se han explicado, finalmente se utilizó el producto de una composición en falso color y aquel de la aplicación de un Índice Diferencial de Vegetación Normalizado (NDVI), para efectuar una interpretación visual que integre criterios complejos de análisis.

La imagen en falso color se creó con ayuda de la herramienta *Layer stack* (*Interpreter/Utilities/Layer stack*), gracias a la cual se realizó una composición de tres bandas en el siguiente orden: al color rojo se le asignó la banda NIR; al color verde, la banda roja; y, al color azul, la banda verde. Una vez creada la imagen multibandas se aplicó un realce espacial a la imagen mediante el *Resolution merge* del *Interpreter*, con el cual se unió la imagen en falso color, recientemente creada, con la imagen pancromática. De esta manera se logró una nueva imagen de un metro de resolución espacial manteniendo los valores espectrales de la imagen multibandas, de 4 metros de resolución (Fig. 5).

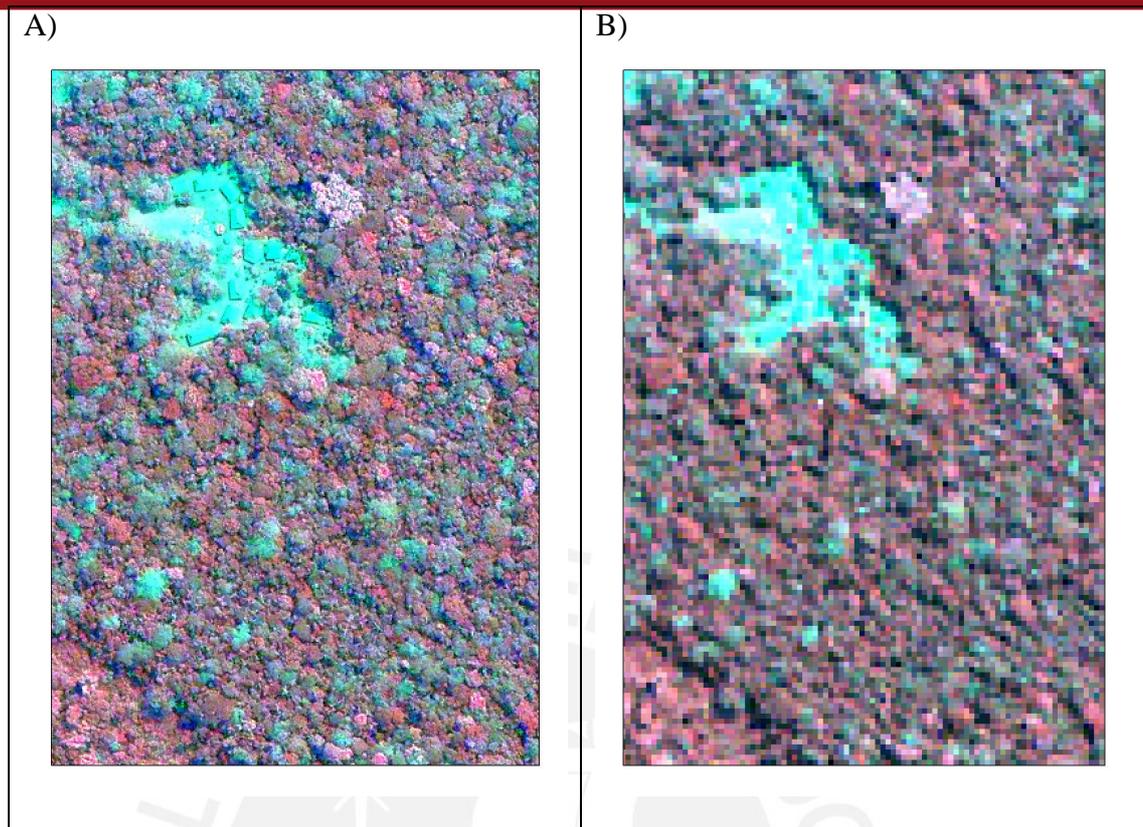


Fig. 5: Resultados de composiciones en falso color con realce espectral y espacial (A), y sin ningún realce (B).

Como parte del realce de la imagen también se ejecutó un NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) mediante la siguiente ecuación:

$$\text{NDVI} = (\text{NIR} - \text{Red}) / (\text{NIR} + \text{Red})$$

De acuerdo con Chuvieco (1996), es evidente que el contraste más nítido en la reflectividad espectral de la vegetación sana se produce entre las bandas visibles, especialmente el rojo (en torno a $0,645 \mu\text{m}$), y el infrarrojo cercano ($0,7$ a $1,3 \mu\text{m}$). Por ello, mientras mayor sea el contraste entre estas bandas, mejor será el estado de la vegetación y será más fácil su distinción y separación de otras coberturas. Los índices de vegetación como este dan como resultado valores de píxel entre -1 y 1 . Los valores iguales o cercanos a 1 representan a la vegetación sana, en donde el cociente entre las

bandas del infrarrojo cercano (NIR) y el rojo tienen un contraste máximo; esto refleja una intensa actividad fotosintética y el buen estado de la estructura celular de las hojas (Chuvieco 1996).

La aplicación del NDVI genera una imagen en tonos de gris que posteriormente puede ser combinada con otras bandas para obtener una imagen a color (Fig. 6). La combinación de este índice con las bandas infrarroja cercana y verde, da como resultado una nueva imagen en la que se puede discernir con mayor precisión entre tipos de bosque, como también entre áreas boscosas y otras coberturas. Chuvieco (1996) explica cómo este índice de vegetación es también usado para diferenciar tipos de vegetación en términos de su estado físico. Es decir, qué tan saludables se encuentran las plantas y si sufren de algún tipo de estrés, o se desarrollan en condiciones desfavorables.

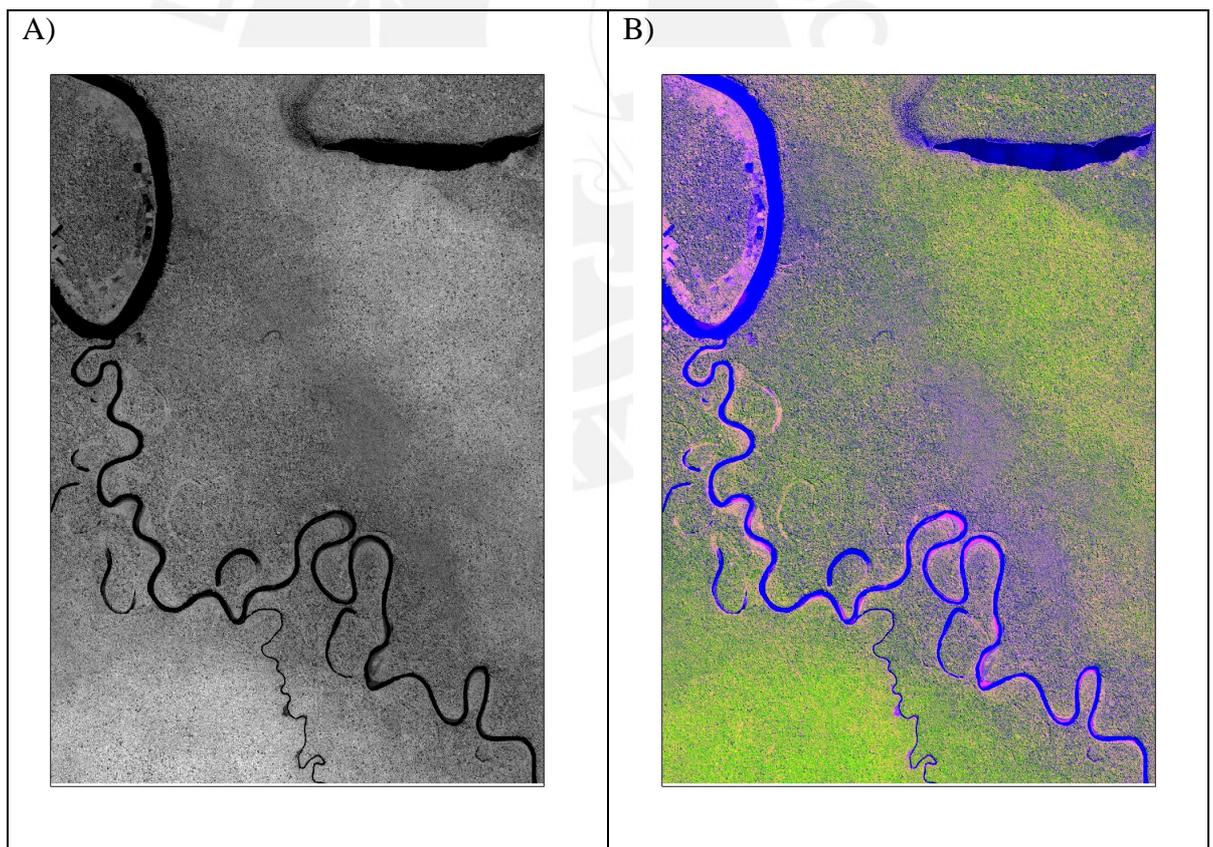


Fig. 6: A) Imagen NDVI. B) Imagen resultante de la composición NDVI, NIR y verde.

3.2 Levantamiento de datos en el campo

Al inicio de la investigación, se evaluó la posibilidad de utilizar seis parcelas de una hectárea, ubicándolas en tres zonas con diferente perturbación. Sin embargo, dado que definir una escala ordinal de perturbación en un bosque poco alterado resultaba algo aleatorio y poco riguroso, se optó por dos zonas como objeto de evaluación: una perturbada y otra que se ha mantenido libre de perturbaciones mayores. Sobre el mapa de tipos de bosque (Palmero et al. 2004) se ubicaron los transectos que permitieron evaluar posibles diferencias de número y diámetro de lianas entre el interior de un tipo de bosque y el ecotono. Esto se hizo tanto en el área definida como perturbada como en aquella libre de perturbación.

En el campo, por el breve tiempo disponible para coleccionar los datos, se trabajó con 5 transectos de 10 X 100 m, donde se tomaron datos del número de individuos y el diámetro, tanto de lianas como de los árboles infestados por ellas. Un sexto transecto fue descartado por encontrarse muy alterado debido a las actividades de gestión turística en las inmediaciones del albergue. La idea de trabajar con transectos de 10 x 100 m surgió del éxito que ha tenido Burnham (2004) al utilizar estas dimensiones en censos de lianas, en vez de utilizar parcelas cuadrangulares.

La ubicación de los transectos se hizo en base a los resultados obtenidos en el análisis de perturbación. Allí se definieron dos zonas: una zona perturbada y una zona con mínimo grado de alteración. Esta clasificación fue fijada sobre la base de varios criterios: los valores del NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) para el área de estudio, las características de los tipos de bosque y otros criterios de interpretación visual de imágenes satelitales, como la textura y la localización de las parcelas (contexto espacial). Luego de establecer las zonas de muestreo, se eligió la ubicación de los

transectos en cada una de las áreas previamente establecidas; asimismo, con la intención de facilitar los desplazamientos dentro de la reserva, se utilizó la red de trochas del “Explorers Inn” como referencia para definir su ubicación (Anexo 4).

Las mediciones en cada transecto se hicieron con la ayuda de los siguientes materiales:

- **Dos cintas diamétricas de cinco metros:** permitieron medir directamente los diámetros de lianas y árboles sin necesidad de cálculos adicionales.
- **GPS Garmin 60Csx de 3-5 metros de precisión:** se registraron los puntos iniciales y finales de cada transecto, así como cuatro puntos intermedios cada 20 metros.
- **Cuatro tubos de aluminio:** fueron utilizados para delimitar los transectos.
- **Una cuerda de 20 m:** se utilizó para medir distancias entre etapa y etapa del inventario, así como para determinar rápidamente si un individuo pertenecía o no al transecto.
- **Una libreta de campo:** en ella se registraron las mediciones para cada uno de los individuos censados, así como observaciones adicionales (Anexo 2).



Fig. 7: Medición del diámetro de una liana utilizando una cinta diamétrica.

El censo de lianas se realizó siguiendo el protocolo standardizado elaborado por Gerwing et al. (2006). Este busca uniformizar el levantamiento de datos para que los resultados de los trabajos puedan ser comparables sin importar el lugar o el momento en el que se realicen. Así se pueden sumar esfuerzos para lograr un mejor y mayor entendimiento de la abundancia, diversidad, biomasa y dinámica de lianas. De acuerdo con este protocolo, el inventario se hizo de la siguiente manera:

- Se incluyeron todas las trepadoras que germinaban en el suelo del bosque y tenían un verdadero crecimiento secundario (madera) o tallos fibrosos persistentes.
- Se midió el diámetro de todas las lianas ≥ 2 cm ubicando el punto de medición a 1,30 m de la raíz siguiendo la contorsión del tallo (Fig.8-A,B).
- En aquellas lianas que cuentan con raíces adventicias que emergen pasando los 1,30 m, se midió el tallo principal a 50 cm de la raíz adventicia más alta (Fig. 8-F).
- Las lianas que se ramificaban por debajo de los 1,30 m fueron medidas 20 cm por debajo del punto en que lo hacen (Fig. 8-C).
- Los individuos que re-descendían y formaban raíces antes de ascender al dosel fueron medidos ignorando este hecho a 1,30 m desde la última raíz (Fig. 8-D).
- En los casos donde las lianas se ramificaban por debajo de 1,30 m pero con un tallo principal muy irregular, o aquellas que lo hacían muy cerca del suelo, se midieron los tallos independientemente y luego se anotó que se trataba de tallos independientes de un mismo individuo (Fig. 8-G).
- Los tallos con anomalías morfológicas a 1,30 m tuvieron que ser medidos 5 cm por debajo de la anomalía.

- Cuando la medición fue hecha en pendiente esta se realizó desde el lado más elevado del terreno.
- Todos los tallos cuya conexión con otro no era obvia fueron tratados como individuales.
- En el inventario se incluyeron todas las lianas cuyo último punto antes ascender al dosel está dentro de la parcela previamente definida.

Para más detalle revisar el protocolo propuesto por Gerwing et al. (2006).

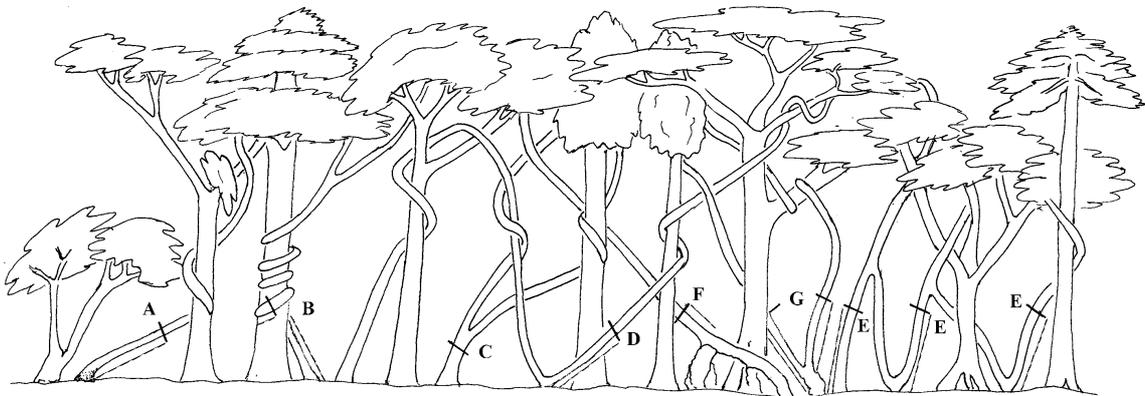


Fig. 8: Puntos de medición del diámetro de lianas y trepadoras (fuente: Gerwing et. al 2006).

3.3 Análisis estadístico de los datos

Los datos recogidos en el campo dieron como resultado una tabla en la cual se registraron los valores de las siguientes variables: Diámetro a la Altura del Pecho (DAP) de lianas, DAP de árboles, coordenadas de los límites de los transectos y observaciones generales como textura de los suelos, abertura del dosel, densidad del sotobosque, entre otros parámetros (Anexo 2).

Se buscó presentar los resultados de manera tal que ulteriormente se pueda tanto analizar las variaciones internas dentro de las zonas definidas como “perturbada” y “muy poco perturbada” como comparar los resultados de estas dos.

Para evaluar si existe o no relación entre abundancia de lianas y perturbación, se calculó la frecuencia de lianas para cada una de las dos áreas de muestreo. Los resultados se presentaron en forma de histograma de frecuencias y sobre la base de estos fueron valoradas las variaciones dentro de cada área y entre estas. Asimismo, se calculó la probabilidad de infestación con lianas con ayuda de la siguiente fórmula:

$$P(\text{infestación}) = \frac{\text{Número de árboles infestados por al menos una liana}}{\text{número total de árboles dentro de cada transecto}}$$

La asociación entre estructura de lianas y grado de perturbación fue evaluada mediante la aplicación del test Chi Cuadrado (X^2) de Pearson. Dependiendo del resultado, se confirma o se descarta la hipótesis nula H_0 , que toma la forma siguiente: “no existe asociación entre las variaciones de los correspondientes valores de los conjuntos de datos” (Hammond y McCullagh 1974). Dado que un requisito para aplicar esta prueba es que los datos deben presentarse en forma de frecuencias, se tuvo que clasificar los valores de tamaño de lianas en tres categorías: lianas pequeñas (2-6 cm de diámetro), lianas medianas (6,1-10 cm de diámetro) y lianas grandes (>10,1 cm de diámetro). Luego se hizo un recuento de los datos que caían en cada una de estas categorías para cada área de muestreo (bosque muy poco perturbado y bosque perturbado).

Para evaluar la correlación entre estructura de lianas y estructura del bosque se calculó el índice de correlación por rangos de Spearman. Esta prueba no requiere una reclasificación de los datos. Se trabajó con los datos en bruto, con la intención de establecer el grado de asociación entre las dos variables: DAP de lianas y DAP de árboles hospederos. El resultado del índice fluctúa entre -1 y 1; los valores extremos representan una alta correlación entre las variables (negativa o positiva), mientras que

los valores que se acercan a 0 denotan una correlación débil. Esta prueba es equivalente a la prueba de correlación de Pearson para datos no paramétricos, es decir, que no se ajustan a la distribución normal (MacDonald 2008). Antes de optar por este test no paramétrico se intentó normalizar los datos, transformándolos a logaritmo y luego a raíz cuadrada, sin obtener resultados satisfactorios.

El mismo índice fue utilizado para evaluar el grado de infestación por lianas de acuerdo la estructura de los árboles hospederos. Sin embargo, esta vez sí fue necesario reclasificar los datos. Se hizo un recuento del número de lianas que soportaban los individuos de determinado DAP. La hipótesis que se trató de probar en este caso fue que a mayor tamaño de árbol mayor es su capacidad mecánica para soportar el peso de las lianas.

Finalmente, se recurrió nuevamente al test de X^2 para obtener una aproximación a si existe o no una diferencia significativa entre la abundancia de lianas en el interior de cada tipo de bosque y los límites de estos con otros tipos de bosque. Para esta tarea fue una vez más necesario hacer un recuento del número de muestras que recaen dentro de cada categoría, a saber: tipo de bosque y localización al interior o al borde de la cobertura.

4 Resultados

4.1 Análisis de perturbación y definición de áreas de muestreo

El análisis visual de las imágenes satelitales en falso color y NDVI, con apoyo del mapa de tipos de bosque (Fig. 9) elaborado por Palmero et al. (2004), permitió definir la localización de las dos áreas de muestreo en donde se establecieron los transectos (T1, T3, T4, T5 y T6). En las figuras 10 y 11 se muestran los resultados del análisis para cada imagen.

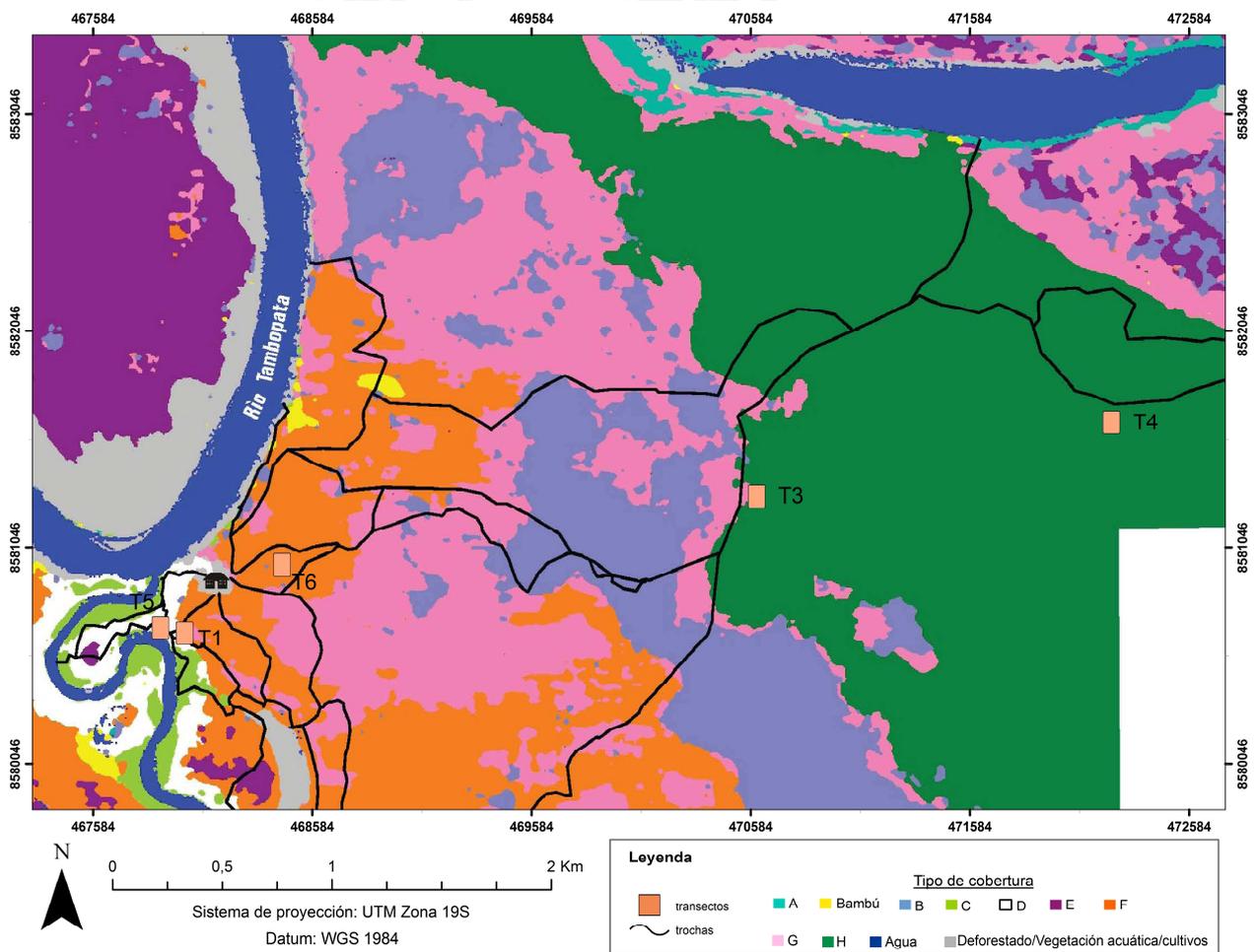


Fig. 9: Tipos de bosque y áreas de muestreo (Fuente: Palmero et al. 2004)

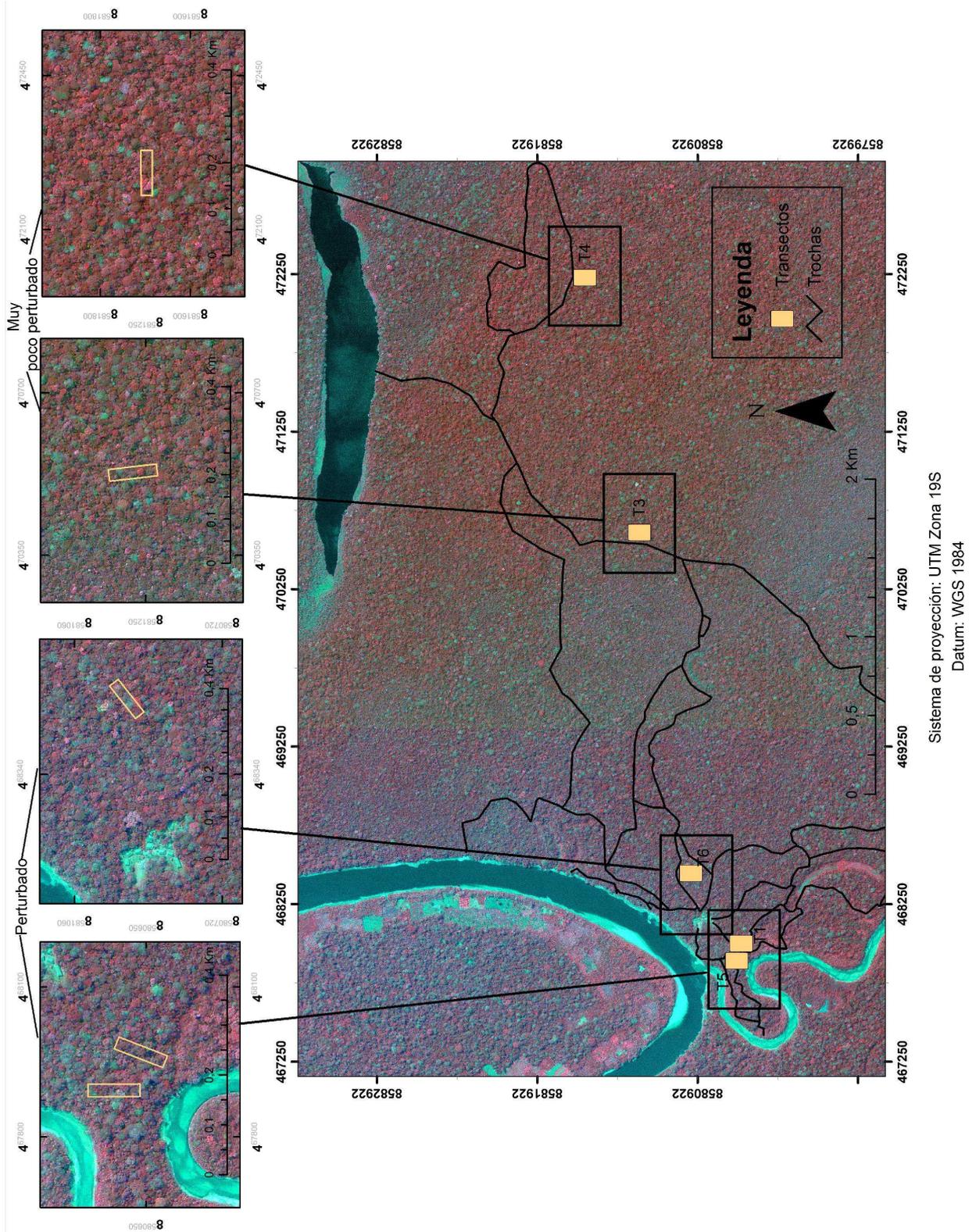


Fig. 10: Imagen en falso color en donde se muestra las áreas de muestreo de lianas y el estado de perturbación del bosque en el que se encuentran.

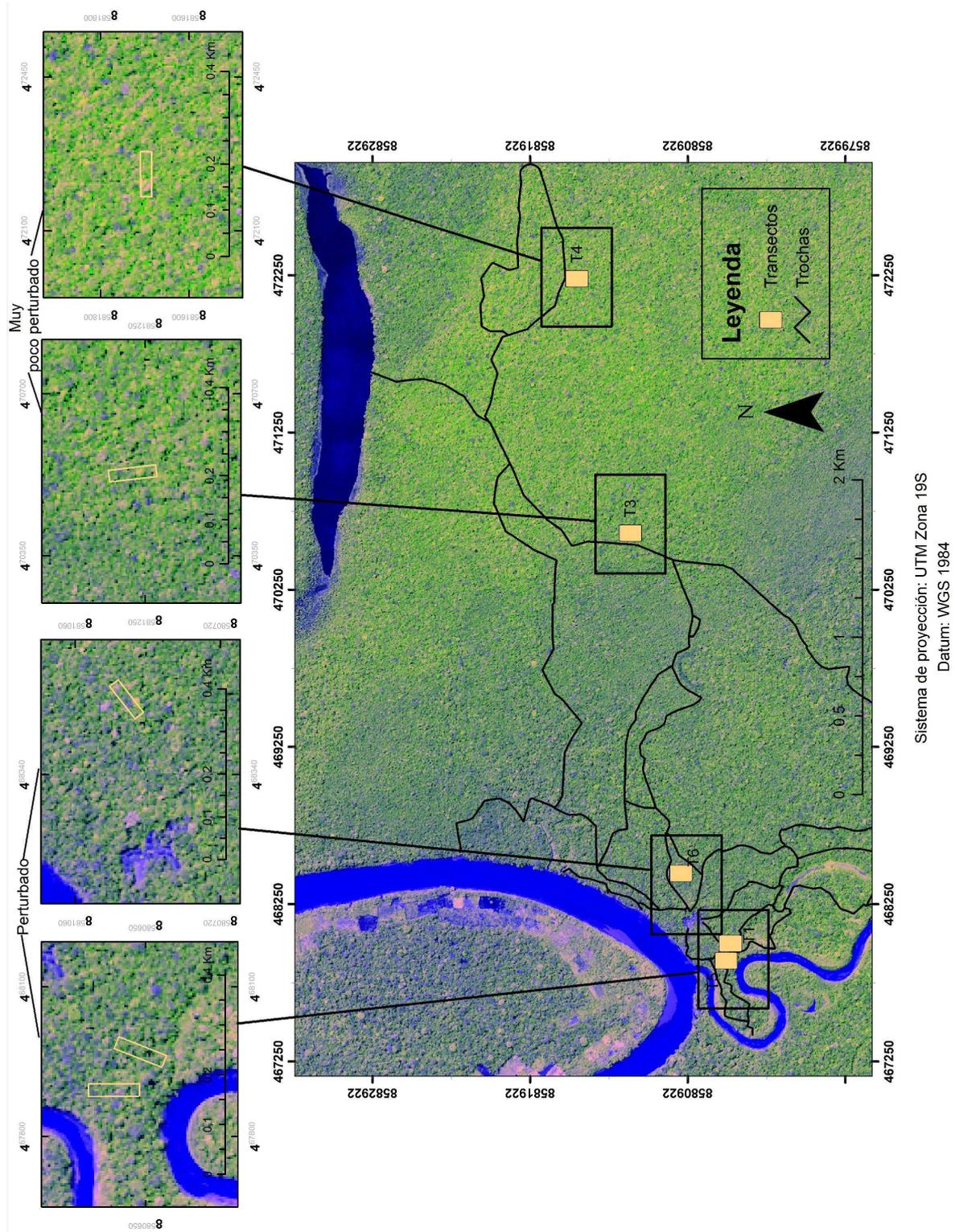


Fig. 11: Resultados del NDVI para el área de estudio y ubicación de las áreas de muestreo de líneas de acuerdo al estado de perturbación del bosque en el que se encuentran.

En primer lugar se seleccionaron tres tipos de bosque en diferentes momentos sucesionales y cuya ubicación geográfica los hacía más, o menos, vulnerables a sufrir perturbaciones. Estos son: bosque de terrazas medias o de la llanura aluvial media (D), bosque de la antigua llanura aluvial (F) y bosque “Terra-firme” con suelos arcillo arenosos (H).

El bosque de la llanura aluvial media (D), donde se encuentran los transectos 1 y 5, se localiza cerca de los cauces fluviales y, por lo tanto, es propenso a sufrir inundaciones durante la temporada de lluvias. Esta misma condición hace que los árboles ubicados en sus límites sean más vulnerables al embate del viento durante las tormentas. Los transectos se situaron cerca de una punta de bosque, formada por un meandro del río La Torre, a unos 500 metros del área deforestada por el albergue. Se halló una diferencia significativa entre el tamaño de los árboles del bosque de la llanura aluvial media (D) (24 metros de altura, en promedio), y el de terrazas bajas (C) (18 metros de altura, en promedio) (Nicholson y Edwards 1994), lo que se percibe como un cambio de textura en la imagen satelital. En general, el área en donde se ubicaron los transectos 1 y 5 presenta una textura bastante heterogénea, o, mejor dicho, un mosaico de texturas diferentes (Fig. 9). Esta cualidad indica que se trata de un bosque constituido por parches en diferentes estados sucesionales. Los colores rosas y con un componente azul importante en la imagen en falso color, y amarillos y azules en la imagen NDVI, denotan una vegetación no muy densa (el componente azul indica la influencia del suelo en la reflectancia), y la presencia de vegetación herbácea y arbustiva en algunos lugares (Fig. 9 y 10).

El transecto 6 se localizó en el bosque de la antigua llanura aluvial (F) que, según la clasificación efectuada por Nicholson y Edwards (1994), es raramente inundada durante la época de lluvias, pero cuya topografía se presenta escalonada, con

un patrón de terrazas altas y bajas, complicada por una serie de quebradas que disecan constantemente el paisaje. La cercanía al claro de gran tamaño producido por el albergue tiene seguramente un impacto en las condiciones abióticas del bosque (temperatura, humedad, entre otros), a causa del intenso efecto de borde que este provoca. Además, es importante mencionar que el terreno donde hoy se asienta el albergue fue una tierra de cultivo hasta mediados de 1970, cuando la compañía Peruvian Safaris compró el terreno; desde entonces se inició una sucesión secundaria. Las características del dosel que Nicholson y Edwards (1994) indican como alto y bastante denso concuerdan con la textura que presenta el bosque en aquella zona (Fig. 9), una textura gruesa y más homogénea que aquella del bosque de tipo (D). Las características cromáticas en este sector de la imagen siguen siendo, sin embargo, las de un bosque que, aunque más denso que aquel de tipo (D), presenta una influencia importante del suelo en la reflectancia, que se reconoce en los colores turquesas y rosas todavía proporcionalmente importantes en la imagen en falso color, y amarillos y azules en la NDVI (fig. 9 y 10).

Finalmente, los transectos 3 y 4 se ubicaron en el bosque Terra-firme con suelos arcillo-arenosos (H). Asentado en una meseta a 20-30 metros del nivel general del bosque circundante (Nicholson y Edwards 1994), este tipo de bosque exhibe un dosel bastante cerrado con árboles emergentes como el Castaño (*Bertholettia excelsa*) y el Shihuahuaco (*Dipteryx micrantha*), y, ocasionalmente, presenta algunos claros. Es un bosque considerado como maduro por no haber sufrido perturbaciones mayores en un periodo importante de tiempo. Los lugares de muestreo se encuentran fuera del alcance de potenciales agentes perturbadores como los cauces fluviales y las intervenciones humanas. Sin embargo, el viento sigue teniendo un efecto importante en la dinámica del bosque. La textura de esta cobertura es gruesa y homogénea, salvo en el sector donde se

encuentra ubicado el transecto 3 en el cual se distingue con claridad la zona de transición entre el bosque (H) y el bosque (G) (Fig. 9). Los matices de rojo son predominantes, en donde se distingue bastante bien la copa de los árboles. Los claros exhiben matices de azul y grises o blanco, dependiendo del estado sucesional en el que se encuentran (Fig. 9 y 10).

4.2 Abundancia y distribución

Se midió un total de 303 lianas y 163 árboles infestados por al menos una liana, en los 5 transectos. El transecto 3, ubicado en el límite entre los bosques G y H, fue el de mayor abundancia de lianas, seguido por el transecto (1), también en el límite entre los tipos de bosque C y D. El menor número de lianas (20 individuos), corresponde al transecto 5, que se ubica en el interior del bosque de tipo D, en las cercanías del albergue. En cuanto al promedio del DAP de las lianas y aquel de los árboles, los valores máximos fueron para los transectos 4 y 6, respectivamente. Mientras que las lianas más grandes fueron encontradas en el bosque “Terra-firme con suelos arcillo-arenosos”, los árboles de mayor tamaño se encontraron en el “Bosque de la antigua llanura aluvial”. Asimismo, tanto las lianas como los árboles de menor tamaño corresponden al transecto 3, ubicado en la zona de borde del bosque “Terra Firme con suelos arcillo-arenosos”, que limita al oeste con el bosque “Terra Firme con suelos arcillosos”.

No se observa una gran dispersión de los valores de diámetro de las lianas con respecto a la media para ningún transecto; la homogeneidad de los valores de la desviación estándar son, por extensión, muy similares entre ellos. Por el contrario, la desviación estándar de la serie “DAP de árboles” para cada transecto, presenta valores

muy disímiles entre sí. Esto significa que los datos no se encuentran concentrados alrededor de la media pero que, por el contrario, están bastante dispersos, lo que denota una cierta riqueza estructural, sobre todo en los transectos 1, 5 y 6.

La siguiente tabla es un resumen de los datos medidos durante el trabajo de campo. Los datos en bruto se encuentran sistematizados en el anexo 2.

Tab. 1: Número de lianas, Promedio del DAP de lianas y promedio del DAP de árboles.

Transecto	Promedio DAP lianas (cm)	Promedio DAP árboles (cm)	Número total de lianas
1	4,34 (S= \pm 2,39)	39,16 (S= \pm 40,11)	83
3	3,67 (S= \pm 1,30)	25,23 (S= \pm 12,60)	118
4	5,73 (S= \pm 3,84)	29,69 (S= \pm 16,40)	31
5	4,47 (S= \pm 2,14)	35,82 (S= \pm 33,98)	20
6	4,09 (S= \pm 2,02)	47,48 (S= \pm 36,82)	51

La tabla 2 y la figura 12 presentan las frecuencias totales para las dos grandes áreas de trabajo. Se encontró una mayor cantidad de individuos en el bosque muy poco perturbado, con un valor un tanto superior a aquel del bosque perturbado. La variación de los valores dentro de la zona de bosque muy poco perturbado es, además, bastante significativa.

Tab. 2: Número de lianas en zonas perturbadas y muy poco perturbadas.

Grado de perturbación del bosque	n° de lianas por transecto (promedio)
Muy poco perturbado	74,50
Perturbado	51,33

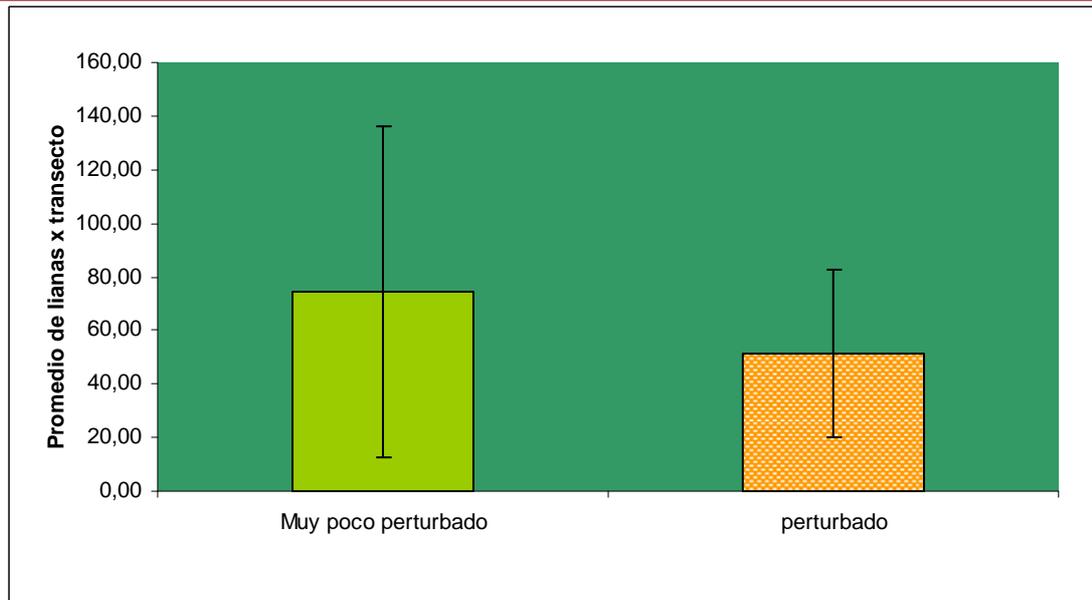


Fig. 12: Promedio de lianas por transecto en bosque perturbado y bosque muy poco perturbado.

Los tamaños de las lianas en el universo muestral oscilan entre 2 y 18,5 cm de DAP. Sin embargo, la mayoría de individuos (82,5%) se encuentra por debajo de los 6 cm. Por lo tanto, las medias de los DAP de las lianas revelan una mínima variación entre ellas, desde 3,67 cm para el transecto 3, a 5,73 cm para el transecto 4. La desviación estándar indica que no existe una mayor dispersión de los datos con respecto a la media sino, por el contrario, se encuentran agrupados alrededor de esta.

La relación entre el tamaño de lianas y tamaño de árboles en los transectos resultó significativa con un alto nivel de probabilidad ($r_s = 0,309$, $gl = 341$, $P = 5,14E-9$; test de correlación por rangos de Spearman); lo que quiere decir que a mayor DAP de hospedero, mayor probabilidad de tener lianas de gran tamaño.

Tab. 3: Resultados del test de correlación de Spearman para las variables DAP de lianas y DAP de árboles hospederos.

r_s:	0,309
Grados de libertad:	341
Valor-P:	5,14E-9

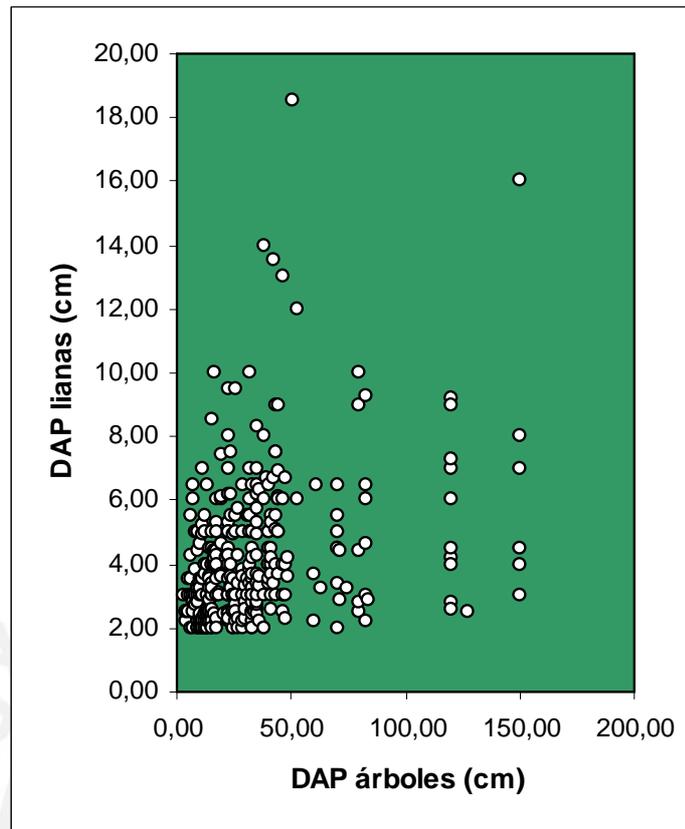


Fig. 13: Diagrama de dispersión para las variables DAP lianas y DAP árboles hospederos.

La cantidad de lianas que puede soportar un árbol resultó positivamente vinculada al tamaño (DAP) de este ($r_s = 0,229$, $gl = 181$, $P = 0,001855$; test de correlación por rangos de Spearman). Por lo tanto, a medida que aumenta el DAP de los árboles hay una respuesta positiva en el número de lianas que estos soportan.

Tab. 4: Resultados del test de correlación de Spearman para las variables número de lianas y DAP de árboles hospederos.

r_s :	0,229
Grados de libertad :	181
Valor-P :	0,001855

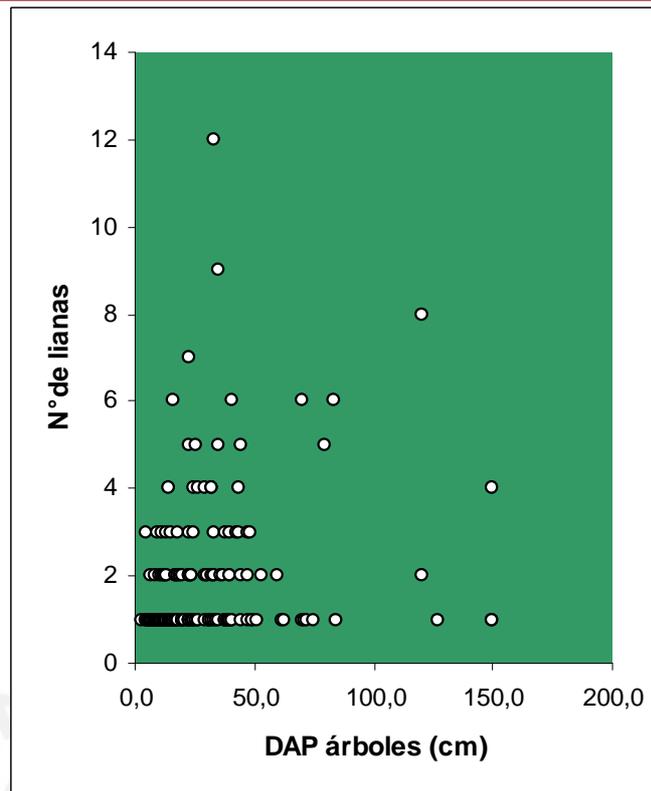


Fig. 14: Diagrama de dispersión para las variables número de lianas y DAP árboles hospederos.

La proporción de lianas por árbol es más alta para los dos últimos intervalos de DAP de árboles, lo que indica que hay una mayor cantidad de lianas en árboles de gran tamaño (>80 cm de DAP) en proporción; sin embargo, no se observa una tendencia muy marcada en esta relación (Fig. 15.)

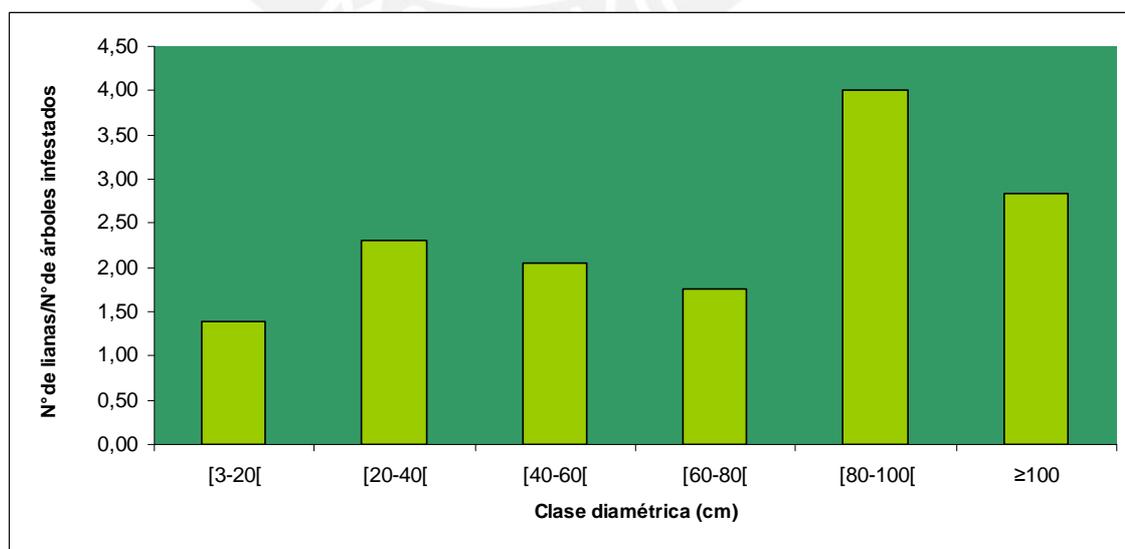


Fig. 15: Proporción de número de lianas por árbol para diferentes intervalos de DAP de árboles.

Las diferencias de distribución por tamaños en bosque perturbado o en bosque muy poco perturbado no resultó significativa ($X^2 = 1,1$, $gl=2$, $P=0,58$; test chi cuadrado). Por lo tanto, es muy probable que la distribución por tamaños sea aleatoria y pueda no estar influenciada por el estado de perturbación del bosque.

Se encontraron más lianas en el borde de cada tipo de bosque (ecotonos) (75%) que en el interior de estos (35%) (Fig. 16). Sin embargo, esta diferencia no resultó significativa ($X^2 = 1,59$, $gl=1$, $P=0,20$; test chi cuadrado). La proporción de árboles infestados con lianas también fue bastante alta en los dos transectos ubicados en los ecotonos (Fig. 17).

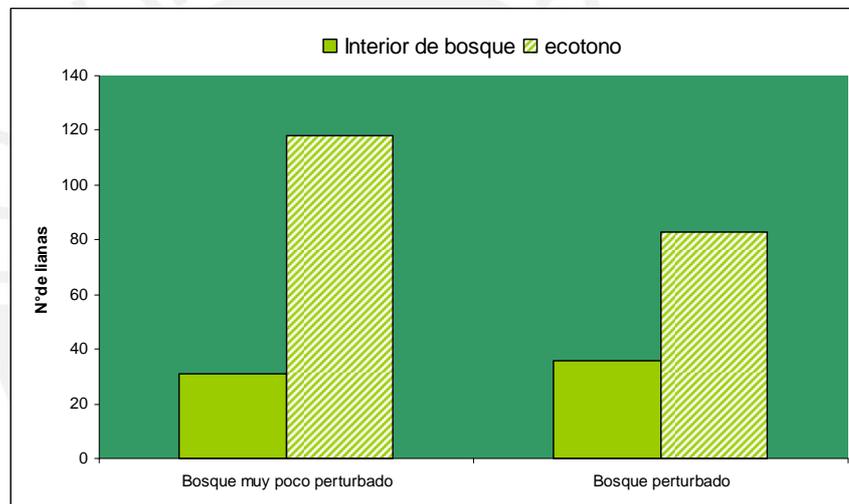


Fig. 16: Número de lianas en los interiores y en ecotonos en las zonas definidas como perturbada y muy poco perturbada.

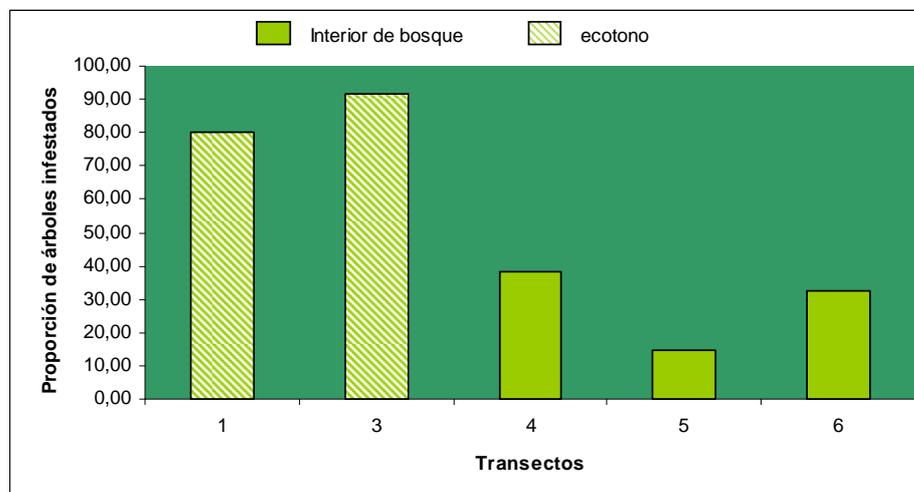


Fig. 17: Proporción de árboles infestados con lianas en cada transecto.

En ambas zonas de muestreo (bosque perturbado y bosque muy poco perturbado) se encontraron más lianas pequeñas en los transectos que se localizaban en los ecotonos y, por el contrario, más lianas de gran tamaño en aquellos ubicados en el interior de determinados tipos de bosque. Esta distribución por tamaños resultó bastante significativa en ambos casos (Bosque perturbado: $X^2= 12,31$; $gl=2$; $P=0,0021$; Bosque muy poco perturbado: $X^2= 17,53$; $gl=2$; $P=0,0002$).



5 Discusión

5.1 Análisis de la perturbación a escala de paisaje

La interpretación visual de imágenes de satélite con ayuda de otras fuentes (mapa de tipos de bosque y descripción de las características de cada uno de estos) y de un pre-reconocimiento del lugar, ha presentado resultados satisfactorios. A partir de estos se caracterizó la perturbación del área de estudio donde se seleccionaron dos áreas de muestreo. Estudios anteriores (Laurance 2001, Altamirano et al. 2007) han definido el estado de perturbación del bosque mediante el cálculo de cambios en la biomasa e índices de paisaje, pero las metodologías de análisis de imágenes satelitales aplicadas al estudio de la perturbación han sido poco utilizadas. Los índices de paisaje pueden resultar efectivos en áreas muy perturbadas en donde los parches bosque/no bosque se distinguen con mucha claridad, mientras que el cálculo de cambios en la biomasa puede ser válido, siempre y cuando se tenga un registro de datos de varios años.

En bosques tropicales como el de la Reserva Nacional de Tambopata, donde la perturbación no es evidente, dada la escala de esta, la interpretación visual de imágenes preprocesadas de alta resolución ha sido de gran valor. Primero, porque se reducen los costos de investigación, ya que disminuyen enormemente las salidas al campo y los materiales utilizados. Es necesario, sin embargo, tener un cierto conocimiento de las características del lugar y, de requerirlo, contrastar la asignación de ciertas coberturas con un reconocimiento en el campo. Segundo, este tipo de métodos no solamente se basa en información unilateral, sino que además combina información de múltiples variables, lo que facilita el discernimiento y caracterización de diferentes coberturas y enriquece el análisis.

No es, tal vez, la mejor opción en el caso de estudios que cubran áreas muy extensas, pues la cantidad de información para procesar puede ser abrumadora. Para tal fin, es preferible hacer una clasificación automatizada y extender el análisis de una zona reducida a un área mucho más extensa.

Los criterios de análisis (tono, color, textura, contexto espacial, tamaño, forma, entre otros) y la comparación de diferentes productos, como imágenes en falso color, índices de vegetación y mapas de tipos de bosque, pueden dar una idea certera del estado en el que se encuentra el bosque. Sin embargo, el análisis sigue siendo en su mayoría cualitativo y depende en gran medida del criterio del intérprete, lo cual puede ser visto como una debilidad por algunos investigadores. Los resultados de tipo nominal del análisis no impiden, sin embargo, que el producto sea utilizado como *input* para la aplicación de varios tests estadísticos.

5.2 Abundancia de lianas

Los resultados de abundancia sugieren una relación inversa a la esperada. Según Putz (1983) y Laurance (2001), la relación entre abundancia de lianas y perturbación/fragmentación es positiva. Aquí, de acuerdo con la clasificación realizada por Palmero et al. (2004), se encontró más lianas en el bosque Terra Firme con suelos arcillo arenosos H, definido como muy poco perturbado, que en los bosques de terrazas altas D y aquel de la antigua llanura aluvial F, definidos como perturbados. Es probable que la perturbación a la escala desde la cual se determinó, no sea un buen indicador de abundancia de lianas en bosques relativamente vírgenes. Otros factores como la composición de especies, las características del suelo (humedad, textura, entre otros) y

las perturbaciones locales podrían estar generando variaciones que no han sido contempladas en este estudio.

Por otra parte, se encontraron diferencias de abundancia y de proporción de árboles infestados con lianas entre el interior de determinados tipos de bosque y las zonas de transición de estos que, aunque poco significativas estadísticamente ($X^2= 1,59$; $gl= 1$; $P=0.20$), fueron importantes. La mayor abundancia de lianas y mayor proporción de árboles infestados en los ecotonos es evidente. Además, contrariamente a lo que se creía, solo la parcela 2, que luego fue excluida de la muestra, presentó valores de abundancia relativamente bajos. El argumento más razonable que explica esto, es que las lianas fueron cortadas para facilitar el desplazamiento de los turistas, dada la ubicación del transecto cerca al albergue. De no ser así ¿por qué motivo se tuvo como resultado una tan insignificante abundancia en una zona de borde, donde se ha probado que ocurre lo contrario? (Laurance et al. 2001, Ibarra-Manriquez y Martinez-Ramos 2002, Londre y Schnitzer 2006.) Una explicación alternativa es que esta zona cercana al albergue, que décadas atrás fue terreno agrícola y que ahora es un bosque secundario de unos 30 años, haya tomado un camino sucesional diferente, en donde la densidad de lianas decreció a medida que el bosque se regeneraba. En Panamá, Schnitzer et al. (2000) encontraron que un 92,5% de los claros formados cada año no mantienen una alta densidad de lianas varios años después de su formación. A aquellos que siguen con una alta densidad de trepadoras se les denomina “claros dominados por lianas”. La alta infestación por lianas puede detener el proceso de regeneración del bosque por un tiempo prolongado y hacer que este tome un camino sucesional diferente, terminando en una composición de especies también distinta.

La ubicación, cerca o lejos de los límites de un determinado tipo de bosque, podría ser, a la luz de los resultados, un mejor indicador de mayor densidad de

trepadoras que los niveles generales de perturbación a escala de paisaje. En los ecotonos el cambio en la luminosidad (por las diferencias de alturas de los árboles en cada tipo de bosque), las variaciones en la humedad del suelo (también por efecto de una mayor insolación) (Schnitzer 2005) y la mayor diversidad de especies (Schilthuizen 2000, apud. Camarero y Fortín 2006), semejantes a las condiciones provocadas por perturbaciones pequeñas o medianas (Laurance 2001), parecen favorecer la proliferación de lianas. Estas variaciones de las condiciones físicas y biológicas se hacen evidentes en la distribución por tamaños entre el interior de un tipo bosque y el límite de este. Se encontraron más lianas pequeñas en los límites, mientras que las lianas de mayor tamaño parecen reservadas a los interiores del bosque; esta diferencia se mostró, además, estadísticamente significativa (Bosque perturbado: $X^2= 12,31$; $P=0,0021$; Bosque muy poco perturbado: $X^2= 17,53$; $P=0,0002$). La presencia de lianas de gran tamaño está vinculada a zonas con pocas perturbaciones, mientras que los individuos pequeños a zonas más alteradas (Hegarty y Caballé 1991, apud. Laurance et al. 2001, Laurance et al. 2001). Por consiguiente, la presencia de lianas de menor tamaño en los ecotonos implica que existen condiciones de mayor perturbación o similares, que favorecen la proliferación de lianas, a saber: mayor luminosidad, gran variedad de apoyos (Balfour y Bond 1993), suelos menos húmedos (Schnitzer 2005), entre otros. La abundancia es también mayor en los ecotonos; por lo tanto, la cercanía o lejanía de estas zonas de frontera dentro de un parche de vegetación podría indicar qué tan abundantes son las lianas y la distribución de estas según sus tamaños.

5.3 Distribución

De acuerdo con la hipótesis, el tamaño del DAP de las lianas debe tener relación con aquel de los árboles que las sostienen. Esta idea se fundamenta en que los árboles de mayor tamaño poseen una mayor capacidad mecánica, lo que les permitiría soportar lianas de mayor tamaño sin ser derribados por estas. Los datos recogidos en el campo nos indican que esta relación es positiva y bastante significativa ($R_s = 0,309$, $P < 0,0001$).

Ligada a la anterior se encuentra una segunda hipótesis, según la cual los árboles de mayor diámetro deberían soportar una carga mayor de lianas. El tamaño del diámetro de los árboles revela una mayor capacidad mecánica, pero también un mayor tiempo de exposición a la infestación con lianas (Pinard y Putz 1994, Pérez-Salicrup 2001, Alvira et al. 2004, Lorea y Brassiolo 2007). Así, hay una mayor probabilidad de que los árboles de diámetros mayores, al estar más tiempo expuestos, sean infestados por una gran cantidad de lianas a la vez. Esta probabilidad aumenta, además, por un mecanismo denominado facilitación, al cual se han referido Putz (1983 y 1984a), Caballé (1986), Clark y Clark (1990), Pinard y Putz (1994) y Pérez-Salicrup (2001), que consiste en que nuevas lianas utilizan el tallo del primer individuo ya establecido para alcanzar el dosel del árbol, originando patrones de distribución agrupados.

Los resultados de la correlación entre el DAP de los árboles censados y el número de lianas concuerdan con lo explicado en el párrafo anterior. Existe una relación significativa entre el tamaño de los árboles censados y la cantidad de lianas que soportan ($r_s = 0,229$, $P = 0,001855$). Estos resultados son bastante similares a los encontrados por Pérez-Salicrup y Meijere (2005) en Los Tuxtlas, México, y por Lorea y Brassiolo (2007) en el Chaco Húmedo Argentino.

Laurance et al. (2001) reportaron una relación inversamente proporcional entre biomasa y abundancia de lianas en la Amazonía central de Brasil. Los argumentos a favor de estos resultados son los siguientes: las lianas ejercen presión sobre los troncos de árboles e incrementan la mortalidad de estos, por lo que la infestación con varias lianas puede reducir considerablemente la biomasa del bosque (Putz 1984b). No obstante, no es realmente sorprendente que la relación entre infestación con lianas y tamaño de los árboles hospederos no siempre se dé, y que el vínculo no sea muy fuerte, ya que la intensidad de la infestación también depende de la composición florística del área de muestreo (Lorea y Brassiolo 2007, Van der Heijden y Phillips 2008), que en bosques tropicales puede variar mucho. La estructura diamétrica de los árboles depende de la especie a la que pertenecen y no todas ellas son igualmente apropiadas para ser utilizadas como soportes por las lianas. Efectivamente, el que sean más o menos indicadas también depende de la especie de liana y del mecanismo que utiliza para trepar (raíces adventicias, aparatos prensiles, contorsión alrededor del tronco) (Putz 2008). No todas las especies de lianas tienen entonces el mismo éxito en todos los tipos de bosque, y la abundancia de individuos de ciertas especies depende muchas veces del estado sucesional de este. Además, algunas especies de árboles cuentan con mecanismos para evitar la infestación con lianas: las especies de crecimiento rápido, aquellas con el tronco liso o muy flexible y aquellas otras con maderas de baja densidad son un ejemplo.

Por tanto, dado que la intensidad de infestación con lianas de árboles individuales no depende solo de la estructura del bosque sino de muchos otros factores, varios de los cuales hemos ya mencionado, es totalmente válido que la relación entre el DAP de los árboles infestados y el número de lianas que cargan no sea estrictamente vinculante. Es decir, su valor como determinante del grado de infestación puede variar a

favor de otros factores también importantes como el estado sucesional del bosque (Lorea y Brassiolo 2007), su composición de especies y la importancia de cada una de estas (Van der Heijden y Phillips 2008), su localización en una zona de borde medianamente abrupta (Laurance et al. 2001), donde las condiciones de mayor luminosidad, menor humedad del suelo (Schnitzer et al. 2005), mayor vulnerabilidad a sufrir perturbaciones (Bruna 2004) proporcionan una ventaja competitiva a las lianas por sobre los árboles.



6 Conclusiones

La interpretación visual de las imágenes satelitales IKONOS probó ser una herramienta adecuada para caracterizar el bosque en órdenes de menor a mayor perturbación. Si bien no se obtuvieron valores cuantificables fue posible clasificar ciertas áreas en una escala nominal de perturbación con lo cual se cumplió el objetivo de distinguir entre zonas más o menos alteradas para definir las áreas de muestreo.

Se encontraron más lianas en el área definida como muy poco perturbada, contrariamente a lo esperado. Asimismo, en los límites abruptos entre tipos de bosque (ecotonos) se encontró una mayor infestación. Los cambios en la luminosidad, producto de las diferencias de altura en el dosel, la mayor diversidad tanto de especies (de árboles y lianas) como de apoyos estructurales (árboles), la mayor vulnerabilidad a sufrir perturbaciones podrían ser algunas de las razones de una mayor densidad en los ecotonos. Estos resultados indican que la abundancia de la mayoría de especies de lianas está estrechamente asociada a la dinámica de claros, o a ambientes que presentan condiciones similares, como los ecotonos abruptos, más vulnerables a ser perturbados.

La abundancia de lianas varía entonces más en función de la cercanía o lejanía de las zonas de borde que del estado de perturbación del bosque a escala de paisaje. Evidencia de este patrón es la mayor abundancia de lianas en las zonas de borde. La distribución por tamaños también varía en función de la distancia del borde. Se contaron más lianas pequeñas y medianas en los transectos ubicados en zonas de borde, mientras que en el interior del bosque preponderaron aquellas de mayor tamaño. La mayor presencia de lianas pequeñas y medianas revela que es un espacio con las condiciones propicias para la colonización de estas formas de vida.

Las lianas probaron seguir un patrón de distribución agrupado. El mayor tiempo de exposición y una capacidad de carga superior, como también el mecanismo de facilitación que caracteriza el comportamiento de muchas lianas, tiene como consecuencia la agrupación de numerosos individuos en árboles de buen tamaño y, por lo tanto, de cierta edad. Sin embargo, esta relación no es estrictamente vinculante. La gran variedad de especies con fisionomías distintas hace de esta una relación mucho más compleja que sería importante investigar con mayor profundidad.



6 Bibliografía

Arango Gutiérrez M., Branch Bedoya J. W., Botero Fernández V., 2005. Clasificación no supervisada de coberturas vegetales sobre imágenes digitales de sensores remotos: “LANDSAT – ETM+”. *Revista Facultad Nacional de Agronomía de Medellín* 58 (1).

Altamirano A., Echeverría C., Lara A., 2007. Efecto de la fragmentación forestal sobre la estructura vegetacional de las poblaciones amenazadas de *Legrandia conncina* (Myrtaceae) del centro-sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 27-42.

Álvarez N.L. and Naughton L., 2003. Linking National Agrarian Policy to Deforestation in the Peruvian Amazon: A Case Study of Tambopata, 1986-1997. *Ambio* 32(4).

Alvira D., Putz F.E. and Fredericksen T.S., 2004. Liana Loads and Post-Logging Liana Densities after Liana Cutting in a Lowland Forest in Bolivia. *Forest Ecology and Management* 190: 73-86.

Baker T.R. (and 17 others), 2004. Increasing Biomass in Amazonian Forest Plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, serie B 359:353-365.

Balfour D.A. and Bond W.J., 1993. Factors Limiting Climber Distribution and Abundance in a Southern African Forest. *Journal of Ecology* 81: 93-99.

Baluart J., 2000. Avances sobre la biología, ecología y utilización del cesto Tamshi (*Thoracocarpus bissectus* (Vell.) Harling). *Folia Amazónica* 11 (1-2).

Barr S., Palmero P. and Phillips O., 2004. *An Evidential Reasoning Contextual Approach to Tropical Forest Classification Using Very High Spatial Resolution Earth Observation Data*. Ponencia presentada en la Conferencia Anual 2007 de la

Sociedad de sensoramiento Remoto y Fotogrametría, Newcastle, UK. Consulta: 24 de marzo de 2009. <<http://www.ceg.ncl.ac.uk/rspsoc2007/papers/179.pdf>>

Bruna E.M., 2004. Biological Impacts of Deforestation and Fragmentation. En Burley J., Evans J. and Youngquist J. (eds.), *The Enciclopedia of Forest Sciences*. Elsevier press: 85-90, London.

Burnham R.J., 2004. Alpha and Beta Diversity of Lianas in Yasuní, Ecuador. *Forest Ecology and Management* 190: 43-55.

Caballé G., 1986. Las poblaciones de lianas leñosas de un bosque del nordeste de Gabón. En: *Memorias del Museo de Historia Natural*. Nouvelle série, Série A Zoologie 132: 91-96, Paris.

Camarero J.J. y Fortín M.J., 2006. Detección cuantitativa de fronteras ecológicas y ecotonos. *Ecosistemas* 15 (3): 76-87.

Chuvieco E., 1996. *Fundamentos de teledetección espacial*. 3ª. Ed. Rialp, Madrid.

Clark D.B. and Clark D.A., 1990. Distribution and Effects on Tree Growth of Lianas and Woody Hemiepiphytes in a Costa Rican Tropical Wet Forest. *Journal of Tropical Ecology* 6: 321-331.

Cowling S.A., Betts R.A., Cox P.M., Ettwein V.J., Jones C.D., Maslin M.A. and Spall S.A., 2004. Contrasting Simulated Past and Future Responses of the Amazonian Forest to Atmospheric Change. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, serie B 359: 539-547.

Cramer W., Bondeau A., Schaphoff S., Lucht W., Smith B. and Sitch S., 2004. Tropical Forests and the Global Carbon Cycle: Impacts of Atmospheric CO₂, Climate Change and Rate of Deforestation. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, serie B 359: 331-343.

Daubenmire R., 1972. Phenology and other Characteristics of Tropical Semi-Deciduous Forest in North-Western Costa Rica. *Journal of Ecology* 60 (1): 147-170.

Gentry A.H., 1982. Neotropical Floristic Diversity: Phylogeographical Connections Between Central and South America, Pleistocene Climatic Fluctuations, or an Accident of the Andean Orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69:557-593.

Gentry A.H., 1991. The Distribution and Evolution of Climbing Plants. En: Putz F.E., Mooney H.A. (eds), *The Biology of Vines*. Cambridge University Press: 3-50, Cambridge.

Gentry A.H. y Ortiz S.R., 1993. Patrones de composición florística en la Amazonia peruana. En: Kalliola R., Puhakka M. y Danjoy W. (eds), *Amazonia peruana: vegetación húmeda tropical en el llano subandino*. PAUT y ONERN: 155-166, Yvässkylä, Finlandia.

Gentry A.H. y León B., 1997. Tambopata Region, Peru. En: Davis S.D., Heywood V.H., Herrera-MacBryde O., Villa-Lobos J. and Hamilton A. (eds.), *Centres of Plant Diversity: A Guide and Strategy for Their Conservation*. IUCN Publications Unit 3, Cambridge. <<http://botany.si.edu/projects/cpd/>>

Gerwing J.J., 2001. Testing Liana Cutting and Controlled Burning as Silvicultural Treatments for Logged Forest in the Eastern Amazon. *Journal of Applied Ecology* 38: 1264-1276.

Gerwing J., Schnitzer S.A., Burnham R.J., Bongers F., Chave J., DeWalt S.J., Ewango C.E.N., Foster R., Kenfack D., Martínez-Ramos M., Parren M., Parthasarathy N., Pérez-Salicrup D.R., Putz F.E. and Thomas D.W., 2006. A Standard Protocol for Liana Censuses. *Biotropica* 38 (2): 256-261.

Hammond R., McCullagh P., 1974. *Técnicas Cuantitativas en Geografía*. Editorial Saltés, Madrid.

Harlow M. (and 12 others), 2000. Using ArcMap. *ESRI*, New York.

Harrington G., Jaramillo C., 2007. Paratropical Floral Extinction in the Late Paleocene-Early Eocene. *Journal of Geological Society* 164 (2): 323-332.

Harris R., 1987. *Satellite Remote Sensing: an Introduction*. Routledge and Kegan Paul, London.

Holdridge L.R., 1987. *Ecología basada en zonas de vida*. Editorial Agroamerica, San José.

Horning N., s/a-1. Land Cover Classification Methods. Material de enseñanza. Center for Biodiversity and Conservation. Consulta: diciembre de 2007.
< <http://biodiversityinformatics.amnh.org>>

Horning N., s/a-2. Justification for Using Photo Interpretation Methods to Interpret Satellite Imagery. Material de enseñanza. Center for Biodiversity and Conservation. Consulta: diciembre de 2007. <<http://biodiversityinformatics.amnh.org>>

Ibarra-Manriquez G. and Martinez-Ramos M., 2002. Landscape Variation of Liana Communities in a Neotropical Rain Forest. *Plant Ecology* 160: 91-112.

Jackson P.C., Cavelier J, Goldstein G., Meinzer F.C., Holbrook N.M., 1995. Partitioning of Water Resources among Plants of a Lowland Tropical Forest. *Oecologia* 101: 197-203.

Kellman M.C. y Tackaberry R., 1997. *Tropical Environments: The Functioning and Management of Tropical Ecosystems*. Routledge, London.

Kricher J. C., 1989. *A neotropical companion*. Princeton University Press, Princeton New Jersey.

Laurance W.F., Pérez Salicrup D., Delamônica P., Fearnside P.M., D'angelo S., Jerzolinski A., Pohl L., Lovejoy T.E., 2001. Rainforest Fragmentation and the Structure of Amazonian Liana Communities. *Ecology* 82(1): 105-116.

Laurance W.F., Nascimento H.E.M., Laurance S.G., Andrade A.C., Fearnside P.M., Ribeiro J.E.L. and Capretz R.L., 2006. Rain Forest Fragmentation and the Proliferation of Successional Trees. *Ecology* 87(2): 469-482.

Lewis S.L. (and 17 others), 2004. Concerted Changes in Tropical Forest Structure and Dynamics: Evidence from 50 South American Long-Term Plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, serie B 359: 421-436.

Londré R. and Schnitzer S.A., 2006. The Distribution of Lianas and their Change in Abundance in Temperate Forests over the Past 45 Years. *Ecology* 87: 2973-2978.

Lorea L. y Brassiolo M., 2007. Establecimiento de lianas sobre los árboles de un bosque del Chaco Húmedo Argentino. *Revista Forestal Venezolana* 51(1): 47-55.

MacDonald G., 2002. *Biogeography: Introduction to Space, Time and Life*. John Wiley & Sons, Los Angeles.

MacDonald J.H., 2008. *Handbook of Biological Statistics*. Sparky House Publishing, Baltimore, Maryland.

Magrin G., García C.G., Cruz Choque D., Gimenez J.C., Moreno A.R., Nagy G.J., Nobre C. and Vilamizar A., 2007. Latin America. En: Parry M.L., Canziani O.F., Palutikof J.P., van der Linden P.J. and Hanson C.E. (eds.), *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press: 581-615, Cambridge.

Malhi Y. and Wright J., 2004. Spatial Patterns and Recent Trends in the Climate of Tropical Rainforest Regions. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, serie B 359: 311-329.

Malhi Y., Phillips O., 2004. Tropical Forests and Global Atmospheric Change: a Synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, serie B 359: 549-555.

Marengo, J., 1983. *Estudio agroclimático de la zona de Genaro Herrera (Requena - Loreto) y climático en la selva baja norte del Perú*. Tesis de Ingeniero Meteorólogo, Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima.

Mayle F.E., Beerling D.j., Gosling W.D. and Bush M.B., 2004. Responses of Amazonian Ecosystems to Climatic and Atmospheric Carbon Dioxide Changes since the Last Glacial Maximum. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, serie B 359:499-514.

Nicholson B. and Edwards J., 1994. Forest Classification Project. Section A-Vegetation Analysis and Ground Truthing. En: *Report of the TReeS Tambopata-Candamo Expedition: a Biological Survey in the Tambopata-Candamo Reserve Zone, South-East Peru*. Tambopata Reserve Society: 27-54, London.

Odum E.P. y Warrett G.W., 2005. *Fundamentos de Ecología*. Thomson, México D.F..

ONERN, 1972. *Inventario, evaluación e integración de los recursos naturales de la zona de los ríos Inambari y Madre de Dios*. ONERN, Lima.

Palmero P., Barr S. y Phillips O., 2004. Forest Types in the Proximity of the Explorer's Inn, Tambopata, Madre de Dios, Peru. En: Palmero P. *Characterising the Fine Scale Pattern of Amazonian Forest Type Using Multi-Source Earth Observed Data*. PhD thesis in remote sensing, Department of Geography, University of Leeds, Leeds.

Pérez-Salicrup D.R., 2001. Effect of Liana Cutting on Tree Regeneration in a Liana Forest in Amazonian Bolivia. *Ecology* 82: 389-396.

Pérez-Salicrup D.R., 2005. Number of Lianas per Tree and Number of Trees Climbed by Lianas at Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 37 (1): 153-156.

Phillips O., 1993. *Comparative Valuation of Tropical Forests in Amazonian Peru*. PhD Dissertation, Washington University, St. Louis.

Phillips O. and Gentry A.H., 1994. Increasing Turnover through Time in Tropical Forests. *Science* 263:954-958.

Phillips O., Malhi Y., Higuchi N., Laurance W.F., Nuñez P.V., Laurance S.G., Ferreira L.V., Stern M., Brown S., Grace J., 1998. Changes in the Carbon Balance of Tropical Forests: Evidence from long-term plots. *Science* 282:439-442.

Phillips O., Vásquez Martínez R., Arroyo L., Baker T.R., Killeen T., Lewis S.L., Malhi Y., Monteagudo Mendoza A., Neill D., Nuñez Vargas P., Alexiades M., Cerón C., Di Fiore A., Erwin T., Jardim A., Palacios W., Saldias M., Vinceti B., 2002. Increasing Dominance of Large Lianas in Amazonian forests. *Nature* 418: 770-774.

Phillips O., Vásquez Martínez R., Nuñez Vargas P., Monteagudo A.L., Chuspe Zans M., Galiano Sánchez W., Peña Cruz A., Timaná M., Yli-Halla M. and Rose S., 2003. Efficient Plot-Based Floristic Assessment of Tropical Forests. *Journal of Tropical Ecology* 19: 629-645.

Phillips O. (y 33 otros)., 2004. Pattern and Process in Amazon Tree Turnover, 1976-2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, serie B 359:381-407.

Pinard M.A., Putz F.E., 1994. Vine Infestation of Large Remnant Trees in Logged Forests in Sabah, Malaysia: Biomechanical Facilitation in Vine Succession. *Journal of Tropical Forest Science* 6: 302-309.

Proctor J., Anderson J.M., Chai P. and Vallack H.W., 1983. Ecological Studies in Four Contrasting Lowland Rain Forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. *Journal of Ecology* 71: 237-260.

Puig C.J., Hyman G., Bolaños S., 2002. *Digital classification vs. visual interpretation: a case study in humid tropical forests of the Peruvian Amazon*. Ponencia presentada en el XXIX Simposio sobre Sensoramiento Remoto del Medio Ambiente, Buenos Aires, Argentina.

Pulgar Vidal J., 1981. *Geografía del Perú: Las ocho regiones naturales del Perú*. Universo, Lima.

Putz F.E., 1983. Liana Biomass and Leaf Area of a Tierra Firme Forest in the Río Negro Basin, Venezuela. *Biotropica* 15: 185-189.

Putz F.E., 1984a. How Trees Avoid and Shed Lianas. *Biotropica* 16:19-23.

Putz F.E., 1984b. The Natural History of Lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 65:1713-1724.

Putz F.E., Chai P., 1987. Ecological Studies of Lianas in Lambir National Park, Sarawak, Malaysia. *Journal of Ecology* 75: 523-531.

Putz F.E., 1990. Liana Stem Diameter Growth and Mortality Rates on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 22: 103-105.

Putz F.E., Holbrook N.M., 1991. Biomechanical Studies of Vines. En Putz F.E., Mooney H.A. (eds.), *The Biology of Vines*. Cambridge University Press: 73-98, Cambridge.

Putz F.E., 2008. Ecología de las Trepadoras. En: Putz F.E., *ECOLOGIA.INFO #24*. Consulta: abril del 2009 <<http://www.ecologia.info/trepadoras.htm>>

Read J., Clark D., Venticinque E., Moreira M., 2003. Application of Merged 1-m and 4-m Resolution Satellite Data to Research and Management in Tropical Forests. *Journal of Applied Ecology* 40: 592-600.

Schnitzer S.A., Dalling J.W., Carson W.P., 2000. The Impact of Lianas on Tree Regeneration in Tropical Forest Canopy Gaps: Evidence for an Alternative Pathway of Gap-Phase Regeneration. *Journal of Ecology* 88: 655-666.

Schnitzer S.A. and Bongers F., 2002. The Ecology of Lianas and their Role in Forests. *Trends in Ecology & Evolution* 17 (5): 223-230.

Schnitzer, S.A., 2005. A Mechanistic Explanation for Global Patterns of Liana Abundance and Distribution. *American Naturalist* 166: 262-276.

Schnitzer S.A., Kuzee M. E. and Bongers F., 2005. Disentangling Above- and Below-Ground Competition Between Lianas and Trees in a Tropical Forest. *Journal of Ecology* 93: 1115-1125.

Senbeta F., Schmitt C., Denich M, Demissew S, Vlek P.L.G., Preisinger H., Woldemariam T., Teketay D., 2005. The Diversity and Distribution of Lianas in the Afromontane Rain Forest of Ethiopia. *Diversity and Distributions* 11: 443-452.

Smith R.L., 1990. *Ecology and Field Biology*. Harper Collins Publishers, New York.

Smith R.L., 2001. *Ecología*. Addison-Wesley Iberoamericana, Madrid.

Sousa W.P., 1984. The Role of Disturbance in Natural Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353-391.

Swaine M., Grace J. *Lianas may be favoured by low rainfall: evidence from Ghana*. *Plant Ecology* 192: 271-276, 2007.

Tyree M.T. and Ewers F.W., 1996. Hydraulic Architecture of Woody Tropical Plants. En Mulkey S.S., Chazdon R.L., Smith A.P. (eds.), *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall: 217-243, New York.

Turner I.M., 2001. *The Ecology of Trees in the Tropical Rainforest*. Cambridge University Press, New York.

Van der Heijden G. and Phillips O., 2008. What Controls Liana Success in Neotropical Forests? *Global Ecology and Biogeography* 17:372-383.

Van der Heijden G., Healey J.R. and Phillips O., 2008. Infestation of Trees by Lianas in Amazonian Peru. *Journal of Vegetation Science* 19:747-756.

Vidal E., Johns J., Gerwing J.J., Barretto P., Uhl C., 1997. Vine Management for Reduced-Impact Logging in Eastern Amazonia. *Forest Ecology and Management* 98: 105-114.

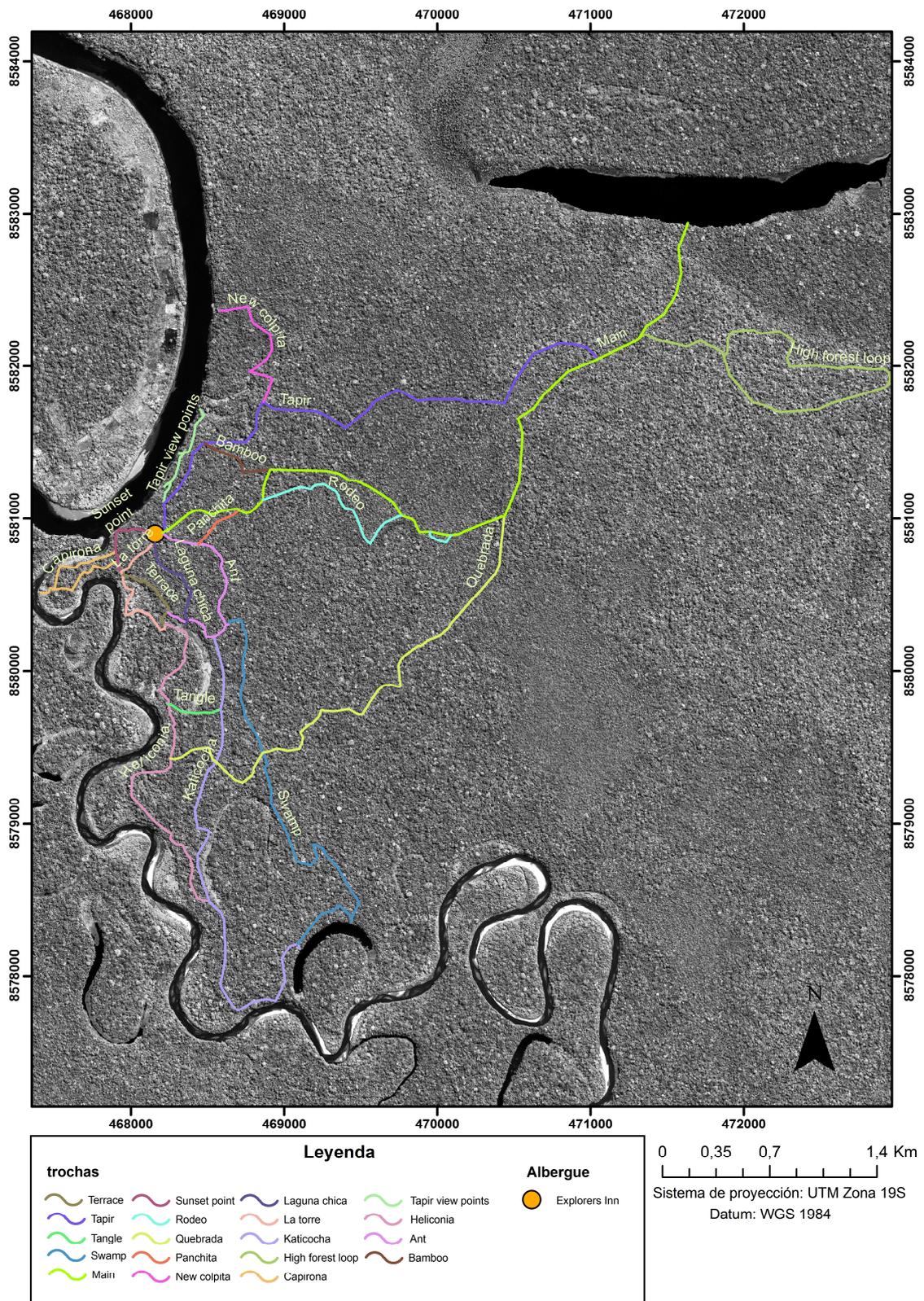
Wright S.J., 1996. Phenological Responses to Seasonality in Tropical Forest Plants. S.S. Mulkey, R.L. Chazdon, and Smith (eds.), *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall: 440-460, New York.

Wright S.J., Calderón O., Hernández A. and Paton S., 2004. Are Lianas Increasing in Importance in Tropical Forests? A 17-Year Record from Panama. *Ecology* 85: 484-489.

Zachos J.C., Wara M.W., Bohaty S., Delaney M.L., 2003. A Transient Rise in Sea Surface Temperature during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Science* 302:1551-1554.

7 Anexos

Anexo 1: Mapa de trochas del Explorers Inn.



Anexo 2: Tabla de datos.

Registro N°	DAP lianas (cm)	DAP árboles (cm)	Posición	Ubicación (Coordenadas UTM)	Observaciones
1	16,0	150,0	0-20	(P1-0) L 0467951 8580633	Bosque de tipo "D".
2	2,0	16,0	0-20		Suelos arcillosos.
3	5,0	12,0	0-20		Dosel alto y cerrado.
4	2,0	12,0	0-20		Bóveda inferior no muy densa.
5	4,0	17,0	0-20		Sotobosque raro.
6	5,0	32,0	0-20		
7	5,5	32,0	0-20		
8	10,0	32,0	0-20		
9	5,5	32,0	0-20		
10	2,5	15,0	0-20		
11	2,5	7,0	0-20		
12	6,5	13,5	0-20		
13	2,5	5,0	0-20		
14	2,0	38,0	0-20		
15	2,0	38,0	0-20		
16	3,0	38,0	0-20		
17	8,0	150,0	20-40	(P1-20) L0467942 8580640	
18	3,0	150,0	20-40		
19	7,0	150,0	20-40		
20	4,0	150,0	20-40		
21	3,5	6,0	20-40		
22	4,5	150,0	20-40		
23	5,0	9,5	20-40		
24	2,0	9,0	20-40		
25	2,5	127,0	20-40		
26	10,0	17,0	20-40		
27	6,5	70,0	20-40		
28	4,5	70,0	20-40		
29	5,5	70,0	20-40		
30	2,0	70,0	20-40		
31	5,0	70,0	20-40		
32	4,5	70,0	20-40		
74	2,9	71,8	20-40		
75	2,2	9,0	20-40		
76	5,0	9,0	20-40		
77	3,8	31,8	20-40		
78	4,0	31,8	20-40		
79	6,0	31,8	20-40		
80	5,5	31,8	20-40		
81	2,5	26,0	20-40		
82	2,8	15,0	20-40		
83	3,0	3,0	20-40	(P1-40) L0467941 8580672	
84	2,5	15,9	40-60		
85	2,5	5,5	60-80	(P1-60) L0467956 8580666	
86	2,3	26,5	60-80		
87	4,3	26,5	60-80		

Registro N°	DAP lianas (cm)	DAP árboles (cm)	Posición	Ubicación (Coordenadas UTM)	Observaciones
88	5,7	26,5	60-80		
89	3,4	26,5	60-80		
90	3,0	8,5	60-80		
91	2,4	21,0	60-80		
92	2,5	13,0	60-80		
93	2,0	13,0	60-80		
96	2,0	6,0	60-80		
97	3,0	10,0	60-80		
98	2,0	10,0	60-80		
99	7,5	24,0	60-80		
100	6,0	20,0	60-80		
101	3,8	8,0	60-80		
102	4,0	15,5	60-80		
103	5,5	6,0	60-80		
104	9,3	83,0	60-80		
105	4,6	83,0	60-80		
106	6,5	83,0	60-80		
107	2,2	83,0	60-80		
108	3,0	83,0	60-80		
109	6,0	83,0	60-80	(P1-80) L 0467970 8580676	
94	3,7	20,2	80-100		
95	3,6	20,2	80-100		
110	4,6	10,8	80-100		
111	3,0	5,0	80-100		
112	2,4	10,8	80-100		
113	6,1	20,2	80-100		
114	3,6	24,1	80-100		
115	4,0	24,1	80-100		
116	3,5	11,0	80-100		
117	4,2	21,3	80-100		
118	2,5	13,0	80-100		
119	2,0	13,0	80-100		
120	2,0	13,0	80-100		
121	7,5	43,6	80-100		
122	4,0	43,6	80-100		
123	9,0	43,6	80-100		
124	7,5	43,6	80-100	(P1-100) L 0467991 8580697	
125	3,5	5,5	0-20	(P3-0) L 470530 8581295	Bosque de tipo "H". Suelos de arcillo arenosos a arenosos.
126	3,4	70	0-20		Muy poco sotobosque.
127	5,5	43,5	0-20		Dosel >30m.
128	3	43,5	0-20		
129	5,1	43,5	0-20		
130	2,2	14	0-20		
131	4,5	16	0-20		
132	8,5	16	0-20		
133	2,2	16	0-20		
134	2,4	16	0-20		

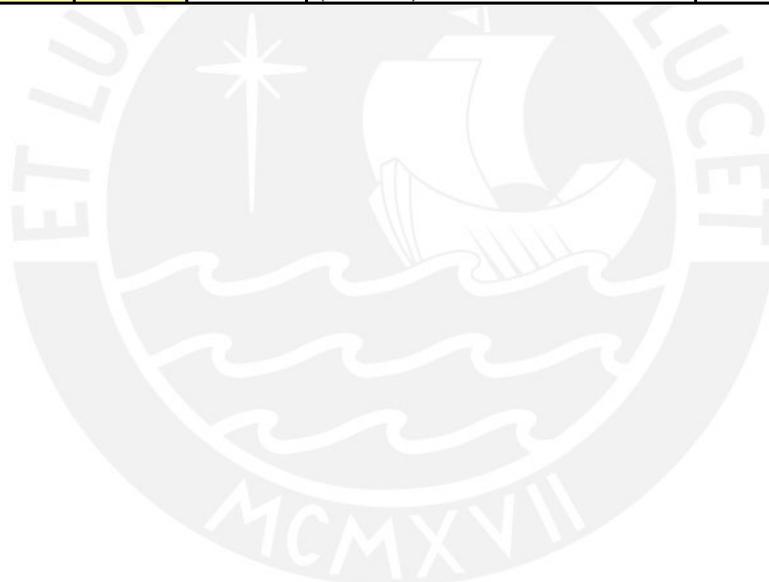
Registro N°	DAP lianas (cm)	DAP árboles (cm)	Posición	Ubicación (Coordenadas UTM)	Observaciones
135	2,2	16	0-20		
136	2,6	16	0-20		
137	3,4	15,4	0-20		
138	3,3	30	0-20		
139	2,8	30	0-20		
140	4,4	9,3	0-20		
141	3,3	9,3	0-20		
142	2	9,3	0-20		
143	2,8	9,5	0-20		
144	5,5	24	20-40	(P3-20) L 470520 8581310	
145	6,2	24	20-40		
146	4	18	20-40		
147	4,4	18	20-40		
148	4,5	33	20-40		
149	3,5	33	20-40		
150	3,2	33	20-40		
151	2,5	33	20-40		
152	3,7	33	20-40		
153	3	33	20-40		
154	4,2	33	20-40		
155	3	33	20-40		
156	5	33	20-40		
157	2,5	33	20-40		
158	3,2	33	20-40		
159	3	33	20-40		
160	2,2	13	20-40		
161	3	13	20-40		
162	3,1	19	20-40		
163	3	19	20-40		
164	2,2	33	20-40		
165	5	23	20-40		
166	3	23	20-40		
167	2,2	23	20-40		
168	2,5	23	20-40		
169	2,4	23	20-40		
170	4	23	20-40		
171	3	23	20-40		
172	3	9,3	40-60	(P3-40) L 470513 8581329	
173	3	25	40-60		
174	3	25	40-60		
175	3,5	25	40-60		
176	3	25	40-60		
177	2,3	23,2	40-60		
178	2,2	10,2	40-60		
179	2,8	9,3	40-60	(P3-50) L 470519 8581341	
180	3,2	63	40-60	(P3-50*) L 470541 8581257	

Registro N°	DAP lianas (cm)	DAP árboles (cm)	Posición	Ubicación (Coordenadas UTM)	Observaciones
183	7	11,4	40-60		
184	2,6	41	40-60		
185	5,2	11	40-60		
186	2,3	11,4	40-60		
187	5,5	41	40-60		
188	4	41	40-60		
189	3	41	40-60		
190	3,7	41	40-60		
191	5,3	41	40-60		
192	4,2	41	40-60		
193	2,5	25	40-60		
194	3,2	9,8	60-80	(P3-60) L 470537 8581254	
195	4,5	15	60-80		
196	2,2	11,5	60-80		
197	3	11,5	60-80		
198	2	11,5	60-80		
199	4	40	60-80		
200	4	40	60-80		
201	5	40	60-80		
202	6	18	60-80		
203	4	40	60-80		
204	4,3	18	60-80		
205	3,5	18	60-80		
206	3	18	60-80		
207	3,5	40	60-80		
208	5	29	60-80		
209	5	18	60-80		
210	2,2	14	60-80		
211	3,2	14	60-80		
215	2,4	14	60-80		
213	2,5	14	60-80		
212	3,8	29	60-80		
214	2	29	60-80		
216	6,5	29	60-80		
217	2,2	29	80-100	(P3-80) L 470536 8581227	
218	4,5	23	80-100		
219	6	7	80-100		
220	4,3	23	80-100		
221	4,3	23	80-100		
222	3,5	31,5	80-100		
223	4	12	80-100		
224	3,6	49	80-100		
225	4	13,7	80-100		
226	4,2	49	80-100		
227	2,2	4,5	80-100		

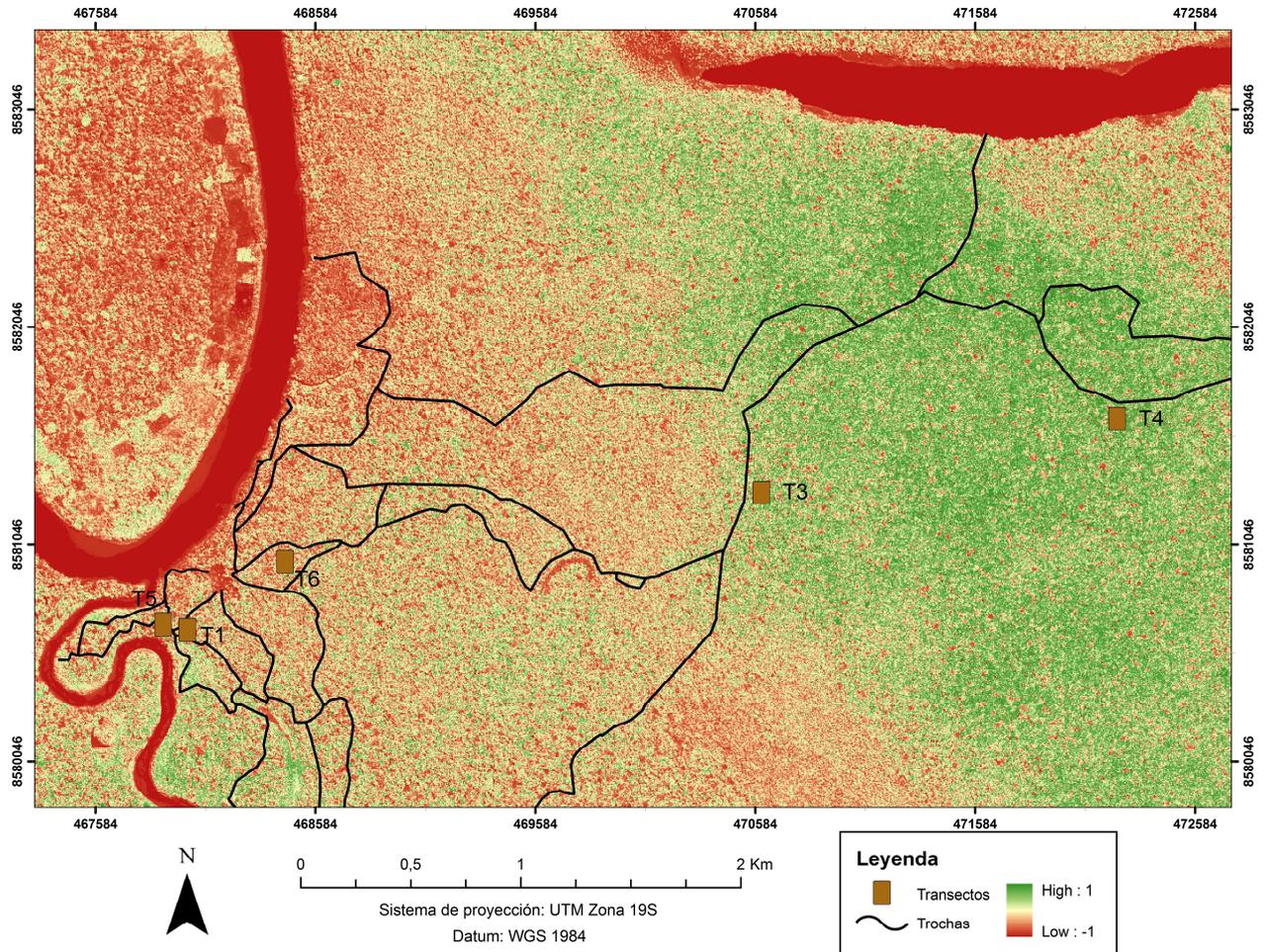
Registro N°	DAP lianas (cm)	DAP árboles (cm)	Posición	Ubicación (Coordenadas UTM)	Observaciones
228	2,5	4,5	80-100		
229	2,5	4,5	80-100		
232	2,2	17,4	80-100		
233	5,3	17,4	80-100		
234	6,2	35,3	80-100		
235	2,7	35,3	80-100		
236	4,3	35,3	80-100		
237	2,8	35,3	80-100		
238	6,5	35,3	80-100		
239	7	35,3	80-100		
240	3,7	35,3	80-100		
241	5,7	35,3	80-100		
242	3	35,3	80-100	(P3-100) L 470528 8581213	
243	3	31	0-20	(P4-00) L 472181 8581701	Bosque de tipo "H"
244	2,5	14,8	20-40	(P4-20) L 472209 8581691	Suelo arenoso de color negro.
245	4	18	20-40		Bosque abierto con bastante luz.
246	5	8	20-40		
247	3,5	11,5	20-40		
248	2	11,5	20-40		
249	5,5	31,5	20-40		
250	3	7	20-40		
251	6,5	7	20-40		
252	13,5	43	40-60	(P4-40) L 472227 8581700	
253	3,4	43	40-60		
254	6,7	43	40-60		
255	4	40	40-60		
256	7,4	19,5	40-60		
257	4,5	40	40-60		
258	5	40	40-60		
259	4	16	60-80	(P4-60) L 472233 8581697	
260	6,7	39	60-80		
261	2	16	60-80		
262	2	33	60-80		
263	2	33	60-80		
264	6	53	60-80		
265	12	53	60-80		
266	8	23	60-80		
267	6	47	60-80		
268	13	47	60-80		
269	18,5	51	60-80		
270	3,5	10	80-100	(P4-80) L 472250 8581702	
271	6,5	61,5	80-100		
272	4,6	20	80-100		
273	3,3	9	80-100	(P4-100) L 472275 8581705	
274	3,2	10,2	0-20	(P5-00) L 467920 8580667	Bosque de tipo "D".
275	4,4	71	0-20		
278	3,2	75	0-20		
279	4,2	120	20-40	(P5-20) L 467905 8580664	

Registro N°	DAP lianas (cm)	DAP árboles (cm)	Posición	Ubicación (Coordenadas UTM)	Observaciones
280	9,2	120	20-40		
281	3,3	36,5	20-40		
282	3,6	36,5	20-40		
283	3,7	12,3	40-60	(P5-40) L 467880 8580671	
284	8	38	40-60		
285	2,9	15	60-80	(P5-60) L 467897 8580705	
286	3,6	15	60-80		
287	3,5	15	60-80		
288	6,2	23	60-80		
289	4,3	23	60-80		
290	3	23	60-80		
291	3,5	23	60-80		
292	9,5	23	60-80		
293	5,5	12,5	80-100	(P5-80) L 467882 8580714	(P5-100) L 467900 8580734
294	2,3	30	0-20	(P6-00) 468482 8580916	Bosque de tipo "F".
295	2,6	30	0-20		Suelos arcillosos y arcillo arenosos.
296	6,7	47,5	0-20		
297	6	45	0-20		
298	3	33	40-60	(P6-40) L 468514 8580934	De 20-40m no se encontraron lianas.
299	6,5	33	40-60		
300	2,8	33	40-60		
301	6	120	40-60		
302	7	120	40-60		
303	4	120	40-60		
304	9	120	40-60		
305	2,8	120	40-60		
306	2,6	120	40-60		
307	7,3	120	40-60		
308	4,5	120	40-60		
309	3	33	40-60		
310	2,4	33	40-60		
311	2	7	40-60		
312	3,4	10	40-60		
313	3,3	24	40-60		
314	3,2	24	40-60		
315	2,3	18	40-60		
316	2	18	40-60		
317	2,7	8	60-80	(P6-60) L 468518 8580945	
318	4,2	17	60-80		
319	2,4	17	60-80		
320	4,9	11	60-80		
321	5	26,3	60-80		
322	3,6	29	60-80		
323	3	29	60-80		
331	2,8	7,5	60-80		
324	10	80	80-100	(P6-80) L 468536 8580959	

Registro N°	DAP lianas (cm)	DAP árboles (cm)	Posición	Ubicación (Coordenadas UTM)	Observaciones
327	4,4	80	80-100		
328	9	80	80-100		
329	7	32	80-100		
330	5	32	80-100		
332	4	47	80-100		
333	3	47	80-100		
334	2,5	47	80-100		
335	4,4	17	80-100		
336	7	23	80-100		
337	5	23	80-100		
338	2,4	13	80-100		
339	2,5	24,4	80-100		
340	2,6	24,4	80-100		
341	2	24,4	80-100		
342	2,3	48	80-100		
343	3	48	80-100		
344	4	48	80-100	(P6-100) L 468546 8580973	



Anexo 3: Índice de vegetación normalizado diferencial (NDVI) presentado en una escala cromática que va desde el rojo hasta el verde pasando por tonos de amarillo. La vegetación vigorosa aparece en color verde.



Anexo 4: Mapa de ubicación de los transectos.

