

---

# ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN FLORÍSTICA DE COMUNIDADES SECUNDARIAS EN PATIOS DE ROLAS ABANDONADOS, ESTACIÓN EXPERIMENTAL CAPARO, BARINAS, VENEZUELA

---

José Rafael Lozada, José Remigio Guevara, Pilar Soriano y Manuel Costa

## RESUMEN

Los patios de rolas son pequeños sectores donde se guarda temporalmente la madera en un aprovechamiento forestal. Allí se elimina el bosque original y después de abandonado el patio, se desarrolla una sucesión vegetal. El objetivo de este trabajo fue caracterizar la estructura y composición florística de la vegetación secundaria en estas áreas, en condiciones de banco y de bajío, en los Llanos Occidentales de Venezuela. En cada uno de estos tipos edáficos se levantaron 3 parcelas de 3000m<sup>2</sup> para evaluar toda la masa arbórea superior a 10cm dap. También se estudiaron todas las formas de vida en el sotobosque, mediante parcelas de 100m<sup>2</sup>. Adicionalmente se le-

vantaron parcelas en sitios no intervenidos para compararlos con los patios. Los resultados indican que en todas las áreas evaluadas se encontraron 73 especies, pero *Cecropia peltata* es la especie dominante en los patios de ambas condiciones edáficas. En el bajío las especies con mayor importancia fueron *Guazuma ulmifolia* y *Triplaris americana*; en el banco se destacan *Cochlospermum vitifolium* y *Ochroma pyramidale*. La comparación con áreas no intervenidas permitió establecer una clasificación preliminar para separar las especies arbóreas en los siguientes grupos: generalistas, pioneras tempranas, pioneras tardías, nómadas y tolerantes.

## SUMMARY

The log landing are small sectors where boles are temporarily stored in logging operations. In those areas the original forest is eliminated and, after abandoned, a forest succession is developed. The objective of this work was to characterize the structure and floristic composition of the secondary vegetation in these sites, in clay and sand soil conditions, in the Western Plains of Venezuela. In each one of these soil types, were surveyed 3 plots of 3000m<sup>2</sup>; we measured all the individuals over to 10cm (diameter at breast height). All the life forms were also evaluated in the understory, by means of 100m<sup>2</sup> plots. Additionally, were studied control plots in the

surrounding potential forest. The results indicate that were found 73 species in all the evaluated areas, but *Cecropia peltata* was the dominant species in log landing of both soil conditions. In the clay soil the species with more importance were *Guazuma ulmifolia* and *Triplaris americana*; in the sand soil stand out *Cochlospermum vitifolium* and *Ochroma pyramidale*. The comparison with not logged areas allowed to establish a preliminary classification to separate the arboreal species in the groups: Generalists, Early Pioneers, Late Pioneers, Nomadic and Tolerant.

## Introducción

La posibilidad de cambios temporales en una comunidad vegetal fue considerada inicialmente por De Candolle (1820, citado por Braun-Blanquet, 1979). Fue en 1916 cuando Clements (citado por Terradas, 2001) esbozó unas tendencias generales del desarrollo de la sucesión vegetal como un proceso determinista. En el concepto clásico, la sucesión vegetal se inicia cuan-

do una comunidad original es alterada y, luego, se presentan varias etapas o estadios. Se entiende que la comunidad no perturbada es el bosque clímax, las etapas intermedias son bosques secundarios y al final debe llegarse nuevamente al clímax (Odum, 1972; Finegan, 1997).

Durante muchos años se consideró que la condición clímax es una etapa donde las alteraciones son mínimas, las comunidades vegetales se

perpetúan en el tiempo y es la más alta expresión de las condiciones del sitio (Odum, 1972). Pero UNESCO, PNUMA y FAO (1980) señalan que en los ecosistemas boscosos realmente ocurre un equilibrio dinámico generado por el desplome de árboles seniles. Este proceso se conoce como "dinámica de claros" (Hartshorn, 1980; Whitmore, 1982) e implica que el espacio dejado por los árboles sobre-maduros al caer sufre

alteraciones microclimáticas que activan el desarrollo de individuos pre-existentes que estaban suprimidos. Shugart (1984) estableció que un bosque maduro es un mosaico de manchas que se encuentran en distintas etapas sucesionales.

Por su parte, Rivas-Martínez (2004) hace una diferenciación entre los bosques primitivos, los potenciales y los secundarios. Los bosques primitivos o vírgenes nunca han sido alterados por el hombre o solo

---

## PALABRAS CLAVE / Bajío / Banco / Manejo Forestal / Llanos / Sucesión Vegetal /

Recibido: 15/07/2005. Modificado: 17/10/2006. Aceptado: 18/10/2006.

José Rafael Lozada. Ingeniero Forestal y M.Sc. en Manejo de Bosques, Universidad de los Andes (ULA), Venezuela. Profesor, ULA, Venezuela. Dirección: Facultad de Ciencias Forestales, ULA. Vía

Los Chorros de Milla, Mérida 5101A, Venezuela. e-mail: jolozada@ula.ve

José Remigio Guevara. Ingeniero Forestal, ULA, Venezuela. M.Sc. en Botánica Agrícola, Universidad Central de

Venezuela. Profesor, ULA, Venezuela. e-mail: remigio@ula.ve

Pilar Soriano. Farmaceuta y Doctora en Farmacia, Universidad de Valencia, España. Profesora, Universidad de Va-

lencia, España. e-mail: Pilar.Soriano@uv.es

Manuel Costa. Farmaceuta y Doctor en Farmacia, Universidad Complutense de Madrid, España. Profesor, Universidad de Valencia, España. e-mail: Manuel.Costa@uv.es

Os pátios de toras são pequenos sectores onde se guarda temporalmente a madeira em um aproveitamento florestal. Ali se elimina o bosque original e depois de abandonado o pátio, se desenvolve uma sucessão vegetal. O objetivo deste trabalho foi caracterizar a estrutura e composição florística da vegetação secundária nestas áreas, em condições de banco e de baixo, nas Planícies Ocidentais da Venezuela. Em cada um destes tipos edáficos se levantaram três lotes de 3000m<sup>2</sup> para avaliar toda a massa arbórea superior a 10cm (DAP). Também se estudaram todas as formas de vida no sotobosque, mediante lotes de 100m<sup>2</sup>. Adicionalmente se levantaram lotes em lugares

não interditados para compará-los com os pátios. Os resultados indicam que em todas as áreas avaliadas se encontraram 73 espécies, mas *Cecropia peltata* é a espécie dominante nos pátios de ambas as condições edáficas. No baixo as espécies com maior importância foram *Guazuma ulmifolia* e *Triplaris americana*; no banco se destacam *Cochlospermum vitifolium* e *Ochroma pyramidale*. A comparação com áreas não interditas permitiu estabelecer uma classificação preliminar para separar as espécies arbóreas nos seguintes grupos: generalistas, pioneiras iniciais, pioneiras tardias, nômades e tolerantes.

mediante una intervención muy ligera, y mantiene su estado de equilibrio climático. Los bosques primarios o potenciales se presentan cuando ha ocurrido una alteración muy fuerte, se alcanza un equilibrio, pero no se recuperan las características del bosque primitivo. Los bosques secundarios aparecen debido a una sucesión progresiva; pueden mostrar un equilibrio aparente, con especies de crecimiento rápido y madera blanda, que finalmente son reemplazadas por especies más longevas y con maderas más pesadas, típicas de los bosques potenciales.

La interacción entre las alteraciones al medio ambiente y el comportamiento ecológico de las especies determina el dinamismo de los bosques secundarios. Vázquez-Yanes y Guevara (1985) indicaron que las especies pioneras completan todo su ciclo de vida en los claros, las especies nómadas se regeneran en la sombra pero requieren claros para alcanzar su máximo desarrollo, mientras que las especies tolerantes completan todo su ciclo de vida en la sombra.

En la región neotropical existen taxa que se repiten en las diferentes etapas sucesionales (Vázquez-Yanes y Guevara, 1985; Finegan, 1997; Guariguata y Ostertag, 2001):

- El primer estadio corresponde a elementos herbáceos y arbustivos.

- En el segundo estadio son frecuentes los géneros *Heliocarpus*, *Casearia* y *Trema*, con una gran cobertura y altura <10m.

- En el tercer estadio se presentan pioneras de corta vida como *Ochroma*, *Cecropia* y *Solanum*, formando un dosel que puede superar los 15m de altura. Guariguata y Ostertag (2001) indican que esta etapa puede durar una década, pero según Vázquez-Yanes y Guevara (1985) estas pioneras pueden tener un ciclo de vida de hasta 25 años.

- La cuarta etapa es dominada por pioneras altas de larga vida como *Cordia*, *Goupia*, *Inga*, *Jacaranda*, *Laetia*, *Simarouba*, *Spondias* y *Vochysia*. Estas especies tienen dificultades para regenerarse bajo su propia sombra y van apareciendo las nómadas y tolerantes. Pueden pasar varios siglos para recuperar la composición florística y estructura del bosque potencial.

- En la quinta etapa dominan las especies nómadas y tolerantes típicas del bosque primario.

Los trabajos realizados en los llanos occidentales de Venezuela (Gräfe, 1981; Plonczak, 1993; Kammesheidt, 1994, 1998) exhiben a *Cecropia peltata*, *Ochroma pyramidale* y *Cochlospermum vitifolium* como las especies más importantes en los primeros estadios sucesionales. Kammesheidt (2000) indica que *O. pyramidale*, *Heliocarpus americanus*, *Bixa urucurana* y *Protium crenatum* se comportan como pioneras, pero no se encuentran en suelos inundados; mientras que *Triplaris americana* y *Cordia thaisiana* son muy abundantes en estos suelos con problemas de drenaje.

Por otra parte, el tipo de perturbación es determinante para la sucesión. Si ocurre una corta selectiva de árboles, las etapas están dominadas por especies del bosque primario. Si se produce una deforestación y quema, el espacio es ocupado por leñosas invasoras. Si se realiza una deforestación con maquinaria pesada, el suelo es severamente afectado y en las primeras etapas prevalecen las hierbas (Uhl *et al.*, 1982).

Las opiniones relacionadas con el efecto de las intervenciones sobre la diversidad y composición florística son muy heterogéneas. Connell (1978) concibió la "hipótesis de la perturbación intermedia", donde estableció que la máxima diversidad no se encuentra en los bosques primarios sino en los afectados por intervenciones suaves; interpreta que las intervenciones ligeras y frecuentes, al aportar luz, favorecen la entrada de especies que no estaban en el bosque y por lo tanto aumenta la diversidad. Esta hipótesis es respaldada en los trabajos de Burslem y Whitmore (1999), Sagar *et al.* (2003) y Sheil y Burslem (2003).

Sin embargo, Uhl *et al.* (1988) notaron que en el Amazonas Venezolano, el reducido tamaño de los claros naturales favorece la recuperación con casi las mismas especies del bosque maduro. Kammesheidt *et al.* (1999) indicaron que no hay un incremento notable de la homogeneidad de la distribución de especies (*evenness*) en bosques aprovechados de Caparo, y sugirieron que las

pioneras ya están presentes en el bosque potencial, posiblemente por perturbaciones antiguas. Por su parte, ter Steege *et al.* (2002) mostraron que en bosques con ligeras tasas de aprovechamiento forestal de Guyana, no hay cambios detectables en las medidas cuantitativas de diversidad, debido a que en el bosque potencial es muy baja la frecuencia de grandes claros, las pioneras tienen limitaciones de dispersión, carecen de bancos de semillas suficientemente grandes y el ecosistema es poco diverso.

En el caso de perturbaciones fuertes, parece haber consenso en que la diversidad es muy baja en los primeros estadios. La alta disponibilidad de luz favorece la abundancia de individuos de las especies pioneras. Posteriormente, al recuperarse la biomasa y la estructura vertical, mejoran las condiciones microclimáticas y la diversidad aumenta (Lamprecht, 1990; Terradas, 2001).

En todo caso, el ritmo actual de perturbación parece impedir el retorno a la condición de bosques potenciales y de continuar esas tendencias, en unas décadas los bosques secundarios constituirán la mayor parte de los ecosistemas tropicales (UNESCO, PNUMA, FAO, 1980).

El objetivo de este trabajo fue caracterizar la estructura y composición florística de diferentes etapas sucesionales desarrolladas en patios de rolas abandonados, en condiciones de banco y de bajo, en la Estación Experimental Caparo, Venezuela.

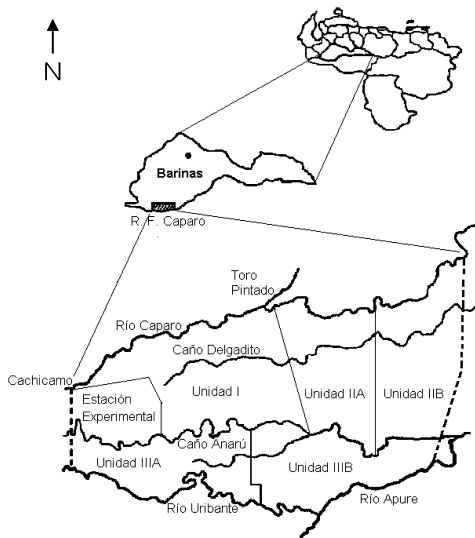


Figura 1. Ubicación de la Reserva Forestal Caparo y de la Estación Experimental.

### Área de Estudio

La Reserva Forestal Caparo está ubicada en el Municipio Ezequiel Zamora, sur-oeste del Estado Barinas, en los llanos occidentales de Venezuela (Figura 1). Tiene una superficie aproximada de 170000ha. Desde el punto de vista biogeográfico está ubicada en el Reino Neotropical-Astroamericano, Sub-reino Neotropical, Super-región Caribe-Amazónica, Región Colombo-Venezolana, Provincia Llanos (Rivas-Martínez y Navarro, 2001).

La Estación Experimental Caparo posee aproximadamente 7000ha y está situada al oeste de la Reserva, a los 70°50'O y 07°25'N (Jurgenson, 1994). El área pertenece a una llanura aluvial y está ubicada a unos 50km de la Cordillera de Los Andes (que llega hasta 5000msnm). La altitud es de ~140msnm, la topografía es casi plana con desniveles máximos de 2m en 10km. Existe una ligera inclinación del terreno hacia el este, dirección del desagüe de la zona (Vincent, 1970; Jurgenson, 1994).

La temperatura media anual es de 24,8°C y la precipitación total anual es 1753mm. Las lluvias son marcadamente estacionales, desde marzo hasta diciembre, y el mes más lluvioso es julio (Franco, 1982). La clasificación bio-

climática de esta zona es Tropical Pluviestacional, Infratropical Superior, Subhúmedo Superior (Figura 2).

En la Estación Experimental Caparo tiene lugar una constante deposición aluvial debido al aporte de materiales por parte de la red fluvial procedente de la Cordillera Andina.

Los drenajes generan todos los años inundaciones que producen un gradiente textural en el suelo. Según Franco (1982) las características de los suelos constituyen un continuo entre los siguientes dos extremos: a) Los suelos de "banco" son de textura franco-arenoso-limosa, de color pardo o amarillento, débilmente estructurados, moderado a bien drenados, con fluctuaciones del nivel freático y material parental constituido por depósitos del holoceno y pleistoceno superior; en general presentan buenas condiciones físicas, pero la fertilidad es baja a mediana. b) Los Suelos de "bajío" son de textura arcillosa, estructura deficiente (bloques angulares-subangulares), permeabilidad lenta, color gris a gris claro, fuerte moteo por óxidos de hierro, moderadamente ácidos y material parental constituido por depósitos del pleistoceno superior; el alto contenido de arcilla da origen al cuarteamiento, causado por la contracción y expansión de la

misma y la consiguiente formación de microzuros; en general presentan condiciones físicas y químicas desfavorables.

El efecto combinado de la lluvia estacional y la textura del suelo, genera una gran diversidad de condiciones vinculadas a la disponibilidad de humedad. Las estrategias fisiológicas que presentan las plantas ante estos factores, producen una variedad de comunidades vegetales que van desde sabanas adaptadas a la inundación, pasando por selvas siempre verdes en terrenos con buen drenaje y reserva de agua en el suelo, hasta selvas caducifolias en lugares sin reserva de agua.

Vincent (1970) desarrolló un sistema de tipificación local de los bosques basado en la textura del suelo, la altura y la caducifolia de la comunidad (Tabla I). Ese sistema se aplica en el terreno mediante senderos ("picas") distanciados en 100m. Se utiliza para sectorizar áreas con fines de investigación y aplicación de métodos silviculturales. Sin embargo, Hernández (1992) indicó que en pequeñas distancias (<25m) se presentan variaciones en el tipo de drenaje y ello genera cambios en la vegetación.

El presente trabajo se desarrolló en dos comunidades: 1) Selva Decidua de Banco (SDBn), alrededores de la pica 8, en la progresiva 2+150. Los patios se abrieron durante una

CAPARO (VENEZUELA)				140 m.
P= 1753	7° 25' N	70° 50' W		1/10 a
T= 24,8	Ic= 3,1	Tp= 2977		Th= 0
m= 19,1	M= 31,0	Itc= 769		Ic= 5,9

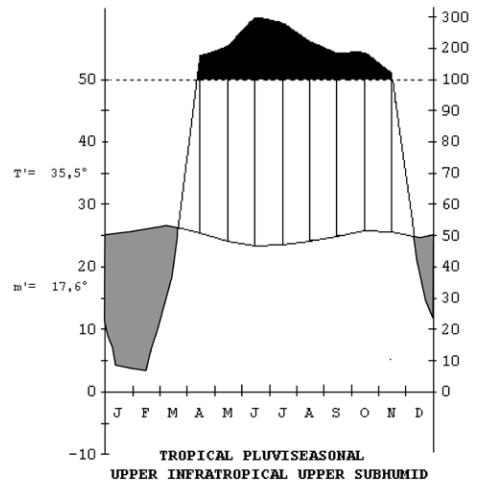


Figura 2. Diagrama ombrotérmico de la Estación Experimental Caparo (datos tomados de Franco, 1982; clasificación según Rivas-Martínez, 2004).

explotación convencional realizada en 1990. Según Guevara (2001) las especies más importantes son *Pterocarpus acapulcensis*, *Attalea butyracea*, *Hybanthus prunifolius*, *Spondias mombim*, *Brosimum alicastrum* subsp. *bolivariense*, *Coccoloba padiformis*, *Pachira quinata* (con árboles enormes), *Lonchocarpus pictus*, *Protium crenatum* y *Syagrus sancona*. Conviene destacar a *H. prunifolius*, un arbusto de sotobosque que, por su abundancia en esta comunidad, representa una especie indicadora de la misma. 2) Selva sub Siempre Verde de Bajío (SsSVBj), en la pica 8 auxiliar, progresiva 2+200. Los patios fueron abiertos en 1988 por efecto del Proyecto Impacto Ecológico de Perturbaciones en Comunidades Forestales. Según Guevara (2001) las especies más importantes son *A. butyracea*, *Pouteria reticulata*, *Trichanthera gigantea*, *Trichilia may-*

TABLA I  
SISTEMA DE TIPIFICACIÓN DE ÁREAS BOSCOSAS UTILIZADO EN LA RESERVA FORESTAL CAPARO\*

Tipo de Bosque	Caducifolia	Hábitat
Selva (S) con dosel >20m de altura	0-30%: sub-siempreverde (sSV) 30-60%: semi-decídúo (SD)	Banco (Bn) Sub-Banco (sBn)
Bosque (B) con dosel 10-20m de altura	60-100%: decídúo (D)	Bajío (Bj)

\* Según Vincent (1970).

*nasiana*, *Spondias mombim*, *Terminalia oblonga*, *Cordia thaisiana*, *Licania apetala* var. *aperta*, *Ormosia macrocalyx* y *Clarisia biflora*.

### Metodología

Se seleccionaron áreas con patios de rolas en banco y en bajo. El banco tiene 14 años de abandono y el bajo 16 años. Se asumió que ambos lugares tienen edades similares de intervención, pues la diferencia entre ellos es apenas de 2 años.

En cada condición se establecieron 3 parcelas estructurales, cada una con un área de 3000m<sup>2</sup> (50×60m) divididas en 15 subparcelas de 10×20m. Se midieron todos los árboles y palmas con diámetro mayor o igual a 10cm dap (diámetro a la altura del pecho, a 1,3m de altura). En cada individuo se identificó la especie, y se midieron circunferencia a la altura del pecho (cap) y altura total y de fuste. Se asignó una numeración consecutiva, a los individuos dentro de cada parcela, y fueron marcados con pintura para facilitar su medición en años posteriores.

En cada parcela estructural se observaron los cambios de micro-relieve con el objeto de levantar parcelas de regeneración de 100m<sup>2</sup> (10×10m). Se evaluaron todos los individuos con >20cm de altura y <10cm dap, tomando la abundancia por especie.

A partir de los levantamientos estructurales se calcularon:

a) Índice de Importancia (Ii) de cada especie (Curtis y Cottam, 1962), como

$$Ii = A\% + D\%$$

donde A%: (abundancia absoluta / número total de individuos)×100, abundancia absoluta: número de individuos de una misma especie dentro de la parcela en estudio, D%: (dominancia de la especie / dominancia total)×100, dominancia de la especie: sumatoria del área basal de los individuos de la especie, y área basal: (cap)<sup>2</sup>/4π.

TABLA II  
ÍNDICE DE IMPORTANCIA DE TODAS LAS ESPECIES EN LOS LEVANTAMIENTOS

Especie	SsSVBj	SsSVsBn	SDBn	Promedio (bajo)	Promedio (banco)	P*
<i>Albizia guachapele</i>	0,0	0,0	0,0	1,9	0,0	0,37
<i>Albizia niopoides</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,37
<i>Allophylus racemosus</i>	0,8	0,0	0,0	0,5	0,3	0,78
<i>Annona montana</i>	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,37
<i>Astronium graveolens</i>	1,9	0,0	0,0	0,0	1,4	0,17
<i>Attalea butyracea</i>	11,7	81,3	33,7	6,1	6,3	0,97
<i>Banara</i> sp.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,37
<i>Bixa urucurana</i>	0,0	0,0	10,2	6,4	12,8	0,45
<i>Brosimum alicastrum</i> subsp. <i>bolivarensis</i>	2,9	0,0	9,8	0,0	11,0	0,35
<i>Casearia nitida</i>	0,8	0,0	0,0	0,7	0,4	0,60
<i>Cecropia peltata</i>	4,7	31,3	2,0	48,8	49,9	0,97
<i>Ceiba pentandra</i>	0,0	0,0	12,0	0,0	0,0	.
<i>Cestrum latifolium</i>	1,4	0,0	0,0	1,3	0,3	0,51
<i>Chrysophyllum caracasenum</i>	0,7	0,0	0,0	0,0	0,6	0,12
<i>Citharexylum venezuelense</i>	0,0	1,6	1,7	0,0	0,0	.
<i>Clarisia biflora</i>	2,3	3,0	1,7	0,0	0,0	.
<i>Coccoloba caracasana</i>	0,7	0,0	0,0	0,7	0,0	0,37
<i>Coccoloba padiformis</i>	0,0	1,5	0,0	0,0	5,0	0,20
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	0,0	0,0	0,0	1,3	27,0	0,16
<i>Cordia thaisiana</i>	3,1	0,0	4,7	3,1	1,5	0,62
<i>Couroupita guianensis</i>	0,0	2,8	0,0	0,0	0,0	.
<i>Coussapoa villosa</i>	0,7	0,0	0,0	1,5	1,9	0,80
<i>Crataeva tapia</i>	0,0	0,0	5,8	0,0	0,0	.
<i>Dendropanax arboreum</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6	0,37
<i>Erythrina poeppigiana</i>	0,0	0,0	0,0	2,2	0,0	0,37
<i>Erythroxylum</i> sp.	0,0	0,0	3,3	0,0	0,0	.
<i>Ficus insipida</i> subsp. <i>insipida</i>	5,0	1,4	4,7	5,8	1,2	0,03
<i>Ficus obtusifolia</i>	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,37
<i>Fissicalyx fendlerii</i>	1,1	0,0	0,0	0,4	4,7	0,19
<i>Genipa americana</i> var. <i>caruto</i>	0,0	3,1	0,0	0,0	0,0	.
<i>Guapira olfersiana</i>	0,0	0,0	1,7	0,0	0,0	.
<i>Guarea guidonia</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6	0,37
<i>Guazuma ulmifolia</i>	0,8	0,0	2,3	27,7	3,3	0,09
<i>Heliocarpus americanus</i>	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,37
<i>Hirtella</i> sp.	0,0	1,5	5,1	0,0	0,0	.
<i>Inga marginata</i>	2,9	0,0	0,0	3,4	0,4	0,36
<i>Inga oerstediana</i>	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,37
<i>Inga</i> sp1	4,9	1,4	0,0	5,1	0,3	0,27
<i>Inga</i> sp2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,37
<i>Inga</i> sp3	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,37
<i>Licania apetala</i> var. <i>aperta</i>	0,0	0,0	3,9	0,0	1,9	0,20
<i>Lonchocarpus pictus</i>	12,4	0,0	0,0	0,0	1,7	0,37
<i>Luehea seemanii</i>	6,0	3,2	5,3	6,0	0,0	0,08
<i>Maclura tinctoria</i>	0,0	0,0	5,1	0,4	8,3	0,18
<i>Mouriri barinensis</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6	0,37
<i>Myrcia</i> sp.	0,0	1,4	0,0	0,0	0,4	0,37
<i>Ochroma pyramidale</i>	0,0	3,8	0,0	4,7	17,0	0,29
<i>Ocotea</i> sp.	0,0	3,3	0,0	0,0	0,0	.
<i>Pachira quinata</i>	13,8	0,0	4,3	11,5	5,0	0,61
<i>Piper</i> sp.	0,0	1,4	0,0	0,0	0,0	.
<i>Piptadenia</i> sp.	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0	.
<i>Platymiscium pinnatum</i>	3,5	0,0	0,0	0,0	0,0	.
<i>Platymiscium polystachium</i>	0,0	0,0	0,0	0,4	0,3	0,92
<i>Pouteria reticulata</i>	3,6	29,8	0,0	6,5	0,0	0,37
<i>Protium crenatum</i>	0,0	1,5	0,0	1,1	1,2	0,96
<i>Pterocarpus acapulcensis</i>	8,2	0,0	24,9	0,0	0,0	.
<i>Sapium aubletianum</i>	14,5	0,0	7,8	6,8	4,2	0,32
<i>Sloanea termiflora</i>	2,8	3,0	0,0	0,0	0,4	0,37
<i>Spondias mombim</i>	27,8	5,8	18,3	9,8	9,8	1,00
<i>Swartzia leptopetala</i>	3,3	0,0	0,0	0,0	0,0	.
<i>Syagrus sancona</i>	10,9	3,2	7,5	0,7	4,8	0,32
<i>Symmeria paniculata</i>	0,8	0,0	1,7	0,0	0,0	.
<i>Tabebuia rosea</i>	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,37
<i>Tabernaemontana cymosa</i>	0,0	0,0	0,0	1,1	0,7	0,78
<i>Terminalia oblonga</i>	0,0	6,1	4,1	3,6	2,0	0,35
<i>Trichanthera gigantea</i>	28,0	0,0	0,0	6,4	0,0	0,23
<i>Trichilia trifolia</i>	1,5	0,0	2,0	1,2	2,6	0,43
<i>Triplaris americana</i>	13,2	1,6	3,3	17,2	3,9	0,06
<i>Trophis racemosa</i>	0,0	5,8	0,0	0,0	0,0	.
<i>Ureca caracasana</i>	0,0	1,4	0,0	1,0	0,0	0,37
<i>Vitex orinocensis</i> var. <i>minutiflora</i>	1,8	0,0	0,0	0,3	0,0	0,37
<i>Zanthoxylum</i> sp.	0,7	0,0	10,0	0,5	4,0	0,08
<i>Zyzyphus saeri</i>	0,0	0,0	3,4	1,4	0,7	0,54

\* Resultados del análisis de varianza entre bajo y banco, hay diferencias significativas cuando P<0,1.

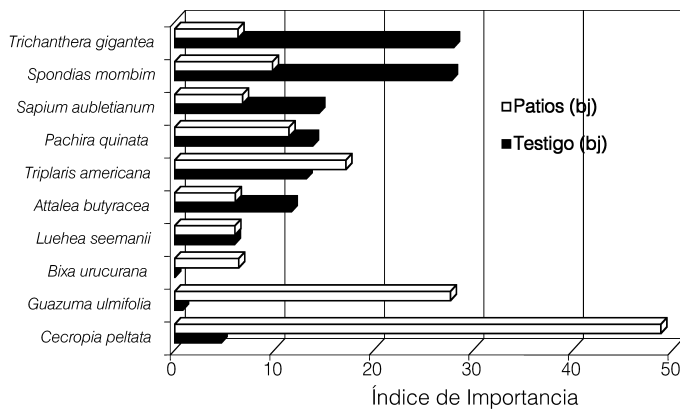


Figura 3. Composición florística en el bajo.

b) Índice de Diversidad de Shannon-Wiener (Magurran, 1988), como

$$H' = -[\sum p_i \times \ln(p_i)]$$

donde  $p_i$ : número de individuos de una especie / total de individuos de la parcela.

c) El análisis de varianza, con una probabilidad de 90%, para el Índice de Importancia de cada especie y el Índice de Shannon en cada parcela. El trabajo ejecutado corresponde a un diseño experimental con 2 tratamientos y 3 réplicas. Se consideró que hay diferencias significativas cuando  $P < 0,1$ . Para estos cálculos se utilizó el programa SPSS® Versión 12.0.1.

d) El análisis de conglomerados (cluster), realizado mediante el programa MVSP® Versión 3.13I de Kovach Computer Services (2004). Se seleccionó el método UPGMA (*unweighted pair group method average*), el cual se consideró como más conveniente porque realiza las conexiones medias utilizando las distancias entre cada par de puntos, sin balances que pretendan corregir la desigualdad de puntos. Adicionalmente, se adoptó el Coeficiente de Pearson (PC) como medida de similitud, ya que utiliza la abundancia de cada especie (no sólo su presencia o ausencia) y esto genera relaciones más adecuadas entre las parcelas.

$$PC_{ij} = \frac{\sum_{k=1}^n (X_{ik} - \bar{X}_i)(X_{jk} - \bar{X}_j)}{\sqrt{\sum_{k=1}^n (X_{ik} - \bar{X}_i)^2 \sum_{k=1}^n (X_{jk} - \bar{X}_j)^2}}$$

donde  $i, j$ : casos de la matriz de datos (filas),  $k$ : variable (columna),  $X_{ik}$ : dato en la  $k$ -ésima columna de la  $i$ -ésima fila,  $n$ : número total de variables.

### Resultados y Discusión

En la Tabla II se muestran los resultados correspondientes al Índice de Importancia de cada especie y su análisis de varianza. A partir de estos datos se puede hacer la siguiente clasificación:

1) Especies “euri-edáficas”, que muestran amplitud en cuanto a sus exigencias de condiciones edáficas: *C. peltata*, *A. butyracea*, *S. aubletianum*, *P. quinata*, *S. mombim*.

2) Especies de banco: *C. vitifolium*, *O. pyramidale*, *M. tinctoria*, *Coccoloba padiformis*, *Zanthoxylum* sp.\*, *B. urucurana*, *B. alicastrum* subsp. *bolivarense*.

3) Especies de bajo: *G. ulmifolia*\*, *T. americana*\*, *L. seemanii*\*, *F. insipida*\*, *Inga* sp1, *T. gigantea*.

4) Especies muy escasas: el resto de las especies. Ninguna de ellas muestra una diferencia estadísticamente significativa y por su reducida presencia no se pueden hacer interpretaciones válidas sobre su distribución.

En la agrupación anterior se ha colocado un asterisco a las especies que mostraron una diferencia estadísticamente significativa en su distribución; las demás no presentan

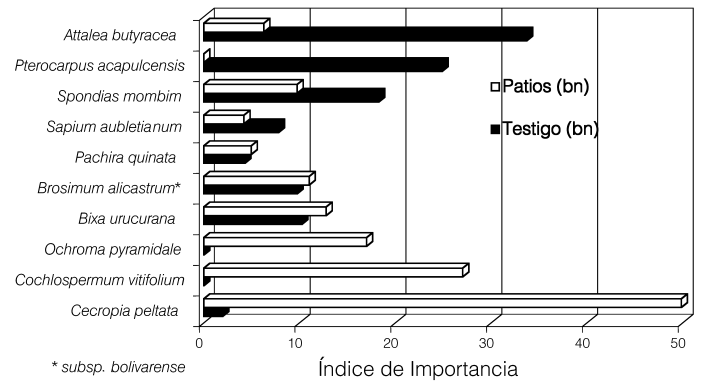


Figura 4. Composición florística en el banco.

una diferencia estadísticamente significativa en su distribución, pero a pesar de ello algunas especies son consideradas características del banco o del bajo por los Índices de Importancia que exhiben.

Debido a la gran cantidad de especies presentes en estas parcelas (73) se ha puesto énfasis en las que poseen los mayores Índices de Importancia promedio (Figuras 3 y 4).

*A. butyracea* es una de las especies más importantes de Caparo y en toda la región de los Llanos Occidentales, en las diferentes condiciones edáficas, y se confirma lo señalado por Guevara (2001). *C. peltata* es una especie que, en general, domina en las dos condiciones edáficas evaluadas; el carácter pionero de esta especie coincide con los resultados obtenidos por Gräfe (1981), Plonczak (1993) y Kammesheidt (2000). *S. aubletianum* es muy abundante en bosques explotados de la Reserva Forestal Ticoporo y, de los resultados presentados por Plonczak (1993), se interpreta que aparece en suelos con diferentes tipos de drenaje; pero Kammesheidt (1998) y Guevara (2001) la señalan como una especie típica de suelos mal drenados.

*P. quinata* y *S. mombim* muestran una distribución amplia, similar a la señalada por Guevara (2001). *C. vitifolium* fue reportada por Gräfe (1981) como muy abundante en las áreas intervenidas y, según Guevara (2001), en claros muy grandes dentro del bosque. *O. pyramidale* es una

típica pionera, de acuerdo a los resultados de Gräfe (1981), Plonczak (1993) y Kammesheidt (2000); los resultados del último autor indican que esta especie requiere claros grandes y, además de los bancos, puede aparecer en terrenos mal drenados.

*B. urucurana* es muy abundante en el banco, pero también se presenta en bajo, lo que coincide con los resultados de Kammesheidt (2000). *B. alicastrum* subsp. *bolivarense* es abundante en banco y escaso en la parcela testigo de bajo; según Guevara (2001), tiene una distribución amplia.

*G. ulmifolia* es la especie con mayor abundancia en áreas de cultivo con 13 años de abandono (Gräfe, 1981); Plonczak (1993) también la señala como una especie presente en bosques con aprovechamiento forestal y ausente en la vegetación potencial, y Kammesheidt (2000) y Guevara (2001) confirman que es una especie frecuente en zonas de bajo.

*T. americana* es un árbol mediano, no alcanza grandes diámetros pero logra una alta abundancia en el bajo, su distribución coincide con lo reportado por Kammesheidt (2000) y Guevara (2001). El primero de estos autores señala que su hoja grande le permite sobrevivir en los estratos inferiores y medios del bosque y la clasifica como una especie intermedia en la sucesión sucesional.

Las Figuras 3 y 4 también muestran una comparación

con la vegetación potencial. *A. butyracea* es la especie más importante en los bosques potenciales de Caparo (Guevara, 2001) y en el presente trabajo manifiesta una aceptable recuperación, lo cual evidencia su amplia tolerancia a diferentes condiciones de iluminación, característica muy común en especies de palmas.

Una recuperación similar se presenta con *S. aubletianum* (en ambas condiciones), *T. gigantea*, *T. americana* y *L. seemanii* en el bajío, y con *B. urucurana* en el banco.

Por el contrario, algunas especies típicas de la vegetación potencial no han aparecido en estos bosques secundarios. Tal es el caso de *P. acapulcensis* en el banco. Se interpreta que por su carácter tolerante o nómada, estas especies no han encontrado condiciones adecuadas de sombra, temperatura o humedad para su establecimiento (Lozada y Arends, 2000). Los patios de rolas tienen áreas pequeñas y se estima que en los bosques residuales de los alrededores hay abundantes árboles semilleros. Pero puede ocurrir que la perturbación altere las poblaciones animales predadoras, polinizadoras o dispersoras y se perjudique el establecimiento de las especies arbóreas primarias (Zimmermann, 1992; Lozada y Ochoa, 1996). Este último aspecto escapa a los alcances de este trabajo y deberá ser abordado en investigaciones posteriores.

Adicionalmente, cabe recordar que los patios son áreas donde se han dejado árboles como porta-semillas y esta es la razón de la elevada importancia que exhiben *P. quinata* y *S. mombim* en banco y bajío, y *B. alicastrum* subsp. *bolivarense* en el banco.

Algunas especies características de una condición edáfica particular pueden presentarse en pequeñas cantidades en otra condición edáfica. Esto resulta en que no hay

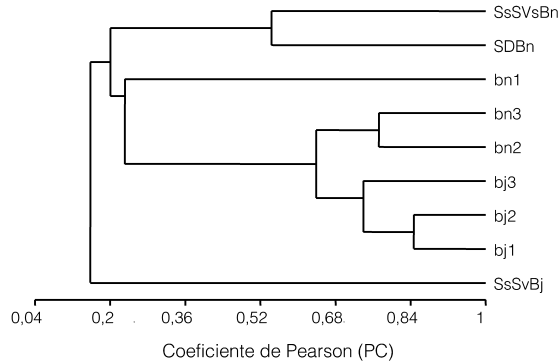


Figura 5. Análisis de conglomerados.

atípicas” de *B. urucurana* en bj3, *C. vitifolium* en bj1 y bj2, *M. tinctoria* en bj2, *O. pyramidale* en bj2 y bj3, y *G. ulmifolia* y *T. americana* en los tres patios de banco.

También hay algunas “ausencias atípicas”. No hay explicación para la falta de *A. butyracea* en bj3. Se cree que *T. gigan-*

de Bajío (SsSVBj) es muy diferente a las otras testigos, probablemente debido a la alta influencia de *L. pictus* y *T. gigantea*. Las otras parcelas de vegetación potencial (SsSVsBn y SDBn) son muy similares entre sí (>50%) pero muy diferentes a las de patios (apenas 2%). Los grupos bn2-bn3 y bj1-bj2-bj3 exhiben similitudes superiores a 70%. Pero la parcela bn1 parece ser muy diferente a las otras de patios; en efecto, esta parcela tiene una abundancia muy reducida de *C. peltata* cuyos individuos (en su mayor parte) están muriendo y dando paso a otras especies como *M. tinctoria*.

Por otra parte, se hizo una comparación entre los estratos superiores y el sotobosque (Figuras 6 y 7). Resaltan las especies herbáceas y arbustivas que están muy bien adaptadas para soportar la sombra (ya disponible en esta etapa sucesional), no llegan a los estratos superiores, algunas surgen en grandes cantidades y generan una considerable competencia que frena el establecimiento de otras especies. En esta categoría se incluyen *A. diversifolia*, *Anemopaegma* sp., *B. major*, *Heliconia* sp., *H. prunifolius*, y *Piper* sp.

Desde un enfoque sucesional, las especies arbóreas podrían ser agrupadas en las siguientes categorías:

a- Generalistas. En este grupo se encuentra *A. butyracea*, que se desarrolla en cualquier condición de iluminación. Esta especie muestra una aceptable posición en cuanto a importancia en los estratos superiores y abundancia de regeneración.

b- Pioneras tempranas. Estas requieren alta iluminación en todo su ciclo de vida; se establecieron al inicio de la sucesión y, por la excesiva sombra que forman al ir creciendo, actualmente no presentan regeneración. Este grupo comprende a *C. peltata*, *C. vitifolium*, *G. ulmifolia* y *O. pyramidale*.

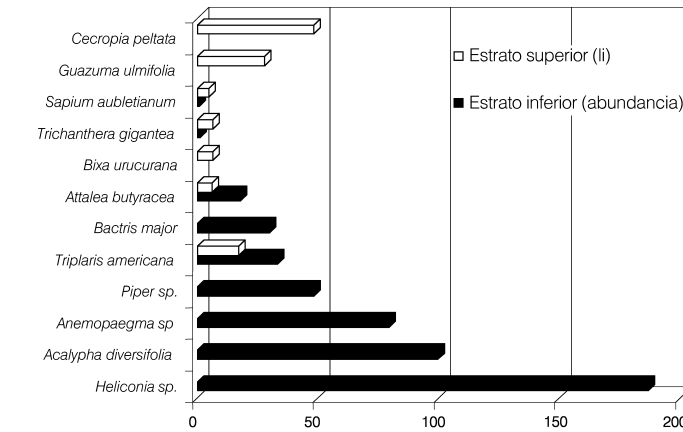


Figura 6. Comparación entre el estrato superior y el estrato inferior, en bajío.

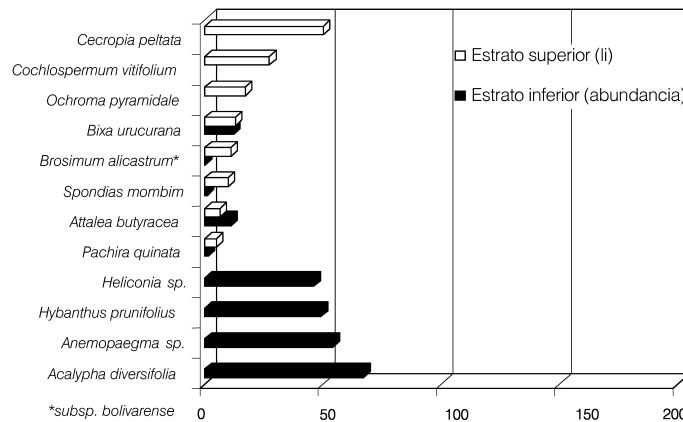


Figura 7. Comparación entre el estrato superior y el estrato inferior, en banco.

diferencia significativa en la distribución de la especie, y puede ocurrir por plasticidad de la especie o por variaciones en el micro-relieve en cortas distancias (pequeñas áreas de banco dentro del bajío y viceversa), lo cual fue reportado por Hernández (1992) en Caparo. Se considera que aunque estos aspectos requieren investigaciones más detalladas, por lo pronto se pueden asumir como la causa de las siguientes “presencias

*tea* no ha aparecido en bj3 porque no hay portagranos cercanos y *O. pyramidale* no está en bn2 por el tamaño insuficiente de ese patio.

En todo caso, el análisis de conglomerados (Figura 5) genera agrupaciones similares a las esperadas: las parcelas de vegetación potencial, los patios de banco y los patios de bajío. En este análisis se ha utilizado la abundancia de las especies y con ello la Selva sub Siempre Verde

c- Pioneras tardías. Crecen en lugares perturbados pero se pueden desarrollar bajo ciertos niveles de sombra. Se presume que estas especies no se establecieron al inicio de la sucesión, pero actualmente ya están presentes entre los diez primeros lugares de importancia y, en general, tienen una regeneración adecuada. Las especies incluidas son *B. urucurana*, *T. gigantea* y *T. americana*.

d- Nómadas y tolerantes. Son típicas del bosque potencial y se regeneran bajo sombra. El Índice de Importancia que exhiben actualmente corresponde a árboles portagranos que fueron dejados en el momento de construir los patios por poseer madera de interés comercial. Ciertas especies de este grupo ya presentan algunos individuos en regeneración, pero se les atribuye un crecimiento muy lento. En esta categoría se incluyeron *B. alicastrum* subsp. *bolivarense*, *P. quinata*, *S. aubletianum* y *S. mombim*.

Se estima que en unos 10 años finalizará el ciclo de vida de las pioneras tempranas y su lugar será ocupado por pioneras tardías y generalistas. Más tarde aún, los patios deberán ser ocupados por nómadas y tolerantes típicas de la vegetación potencial. Con el fin de hacer seguimiento a este proceso, las parcelas evaluadas en este trabajo serán marcadas para su levantamiento posterior.

En relación a la diversidad, los resultados mostrados en la Tabla III señalan que, al comparar los patios de bajo con los de banco, no hay diferencias estadísticamente significativas en los estratos superiores. Esto significa que, en la actual etapa sucesional, ambas condiciones edáficas son análogas en cuanto a sus ventajas para el establecimiento de especies vegetales.

Hay bastantes diferencias en los métodos aplicados para evaluar comunidades secundarias, principalmente en cuanto al tamaño de los individuos medidos. No obstante, los da-

Tabla III  
VALORES ENCONTRADOS PARA LA DIVERSIDAD

Condición	Parcela	Riqueza	H'
Patios en bajo	bj1	26	2,55
	bj2	24	2,50
	bj3	19	2,17
	Promedio	23	2,41
Patios en banco	bn1	21	2,27
	bn2	29	2,78
	bn3	26	2,63
	Promedio	25	2,56
*P (banco vs bajo)		0,497	0,471
Promedio de patios		24	2,48
Vegetación potencial	SsSvBj	35	2,90
	SsSvsBn	24	2,31
	SDBn	29	3,09
	Promedio	29	2,77
*P (patios vs vegetación potencial)		0,131	0,210

\* Análisis de varianza, existen diferencias estadísticamente significativas cuando  $P < 0,1$ .

tos de la Tabla IV indican que los valores de diversidad encontrados en Caparo son similares a los reportados en estudios recientes del neotrópico.

Kammesheidt *et al.* (1999) encontraron, en el estrato superior de lugares con fuerte intervención, una mayor diversidad en lugares mal drenados con respecto a los bien drenados. Atribuyeron esta diferencia a una fuerte predominancia de *O. pyramidale* en el banco. Así mismo, Brown *et al.* (2006) evaluaron individuos mayores a 1,5cm dap en bosques secundarios de Puerto Rico, encontraron una alta dominancia de *Syzygium jambos* y un valor de apenas 0,5 para el Índice de Shannon. Pero en el presente trabajo tal superioridad no ocurre porque, aunque *C. peltata* es la especie más importante en ambas condiciones edáficas, existen otras especies con una presencia bastante significativa (Figuras 3 y 4).

Por otra parte, la Riqueza Específica y el Índice de Shan-

non en los estratos superiores de los patios es ligeramente inferior en comparación con la vegetación potencial, pero la diferencia no es estadísticamente significativa. Se interpreta que, en estos momentos, aún existe una alta presencia de especies pioneras tempranas que limitan el desarrollo de otras especies. Los estudios de los claros indican que el ciclo de vida de estas especies es corto y, al reducir su importancia, se verá favorecida la reaparición de las especies típicas de las comunidades potenciales y se pueden recuperar los niveles de diversidad precedentes (Vásquez-Yanes y Guevara, 1985; Lamprecht, 1990; Guariguata y Ostertag, 2001; Terradas, 2001).

Finalmente, conviene destacar lo expuesto por Merlos *et al.* (2005), quienes resaltan el valor de las comunidades secundarias debido a que pueden mantener pequeñas poblaciones de especies amenazadas. En el presente trabajo se encontró que *M. barinensis*, especie en peligro según Llamozas *et al.*

(2003), estaba ausente de los bosques potenciales y presente en un patio de banco. La especie *C. thaisiana* es un endemismo colombo-venezolano (Missouri Botanical Garden, 2006) y es frecuente en algunos de los patios evaluados.

## Conclusiones

Los levantamientos realizados en los patios de rolas indican que, en esta etapa sucesional, *Cecropia peltata* es la especie dominante en los estratos superiores de la comunidad. Las otras especies relevantes en bajo son *Guazuma ulmifolia* y *Triplaris americana*, mientras que en el banco son *Cochlospermum vitifolium* y *Ochroma pyramidale*.

Al evaluar la estructura completa de los patios puede señalarse que, además de las especies herbáceas y arbustivas, que soportan la sombra y no llegan a los estratos superiores, las especies arbóreas se pueden clasificar como generalistas, que están en todos los estratos; pioneras tempranas, que actualmente están en los estratos superiores, pero carecen de regeneración; pioneras tardías, que ya están en los estratos superiores y poseen regeneración; nómadas y tolerantes, que pertenecen al bosque primario, fueron dejadas como portagranos y su regeneración es muy escasa.

El presente estudio de comunidades secundarias, en un sector de los Llanos Occidentales Venezolanos, demuestra que la conservación de algunas especies tolerantes y nómadas está amenazada debido a que tienen una capacidad de regeneración muy restringida. Los planes de manejo forestal contemplan un ciclo de aprovechamiento de 30 años y en este lapso dominan las especies pioneras tempranas

Tabla IV  
VALORES DE DIVERSIDAD REPORTADOS EN DIFERENTES BOSQUES SECUNDARIOS DEL NEOTRÓPICO

Fuente	Lugar	Individuos medidos	H'
China y Helmer (2003)	Puerto Rico	>12,5cm dap	1,99-2,22
Vieira <i>et al.</i> (2003)	Amazonas Oriental	>5cm dap	2,43
Zugliani y de Oliveira-Filho (2004)	Sureste de Brasil	>5cm dap	3,10-3,41
Este trabajo	Occidente de Venezuela	>10cm dap	2,48

y tardías. La repetición de esos ciclos reducirá cada vez más las poblaciones de las especies explotadas.

Los bosques secundarios tienen alta importancia para la conservación de la diversidad florística. La especie *Cordia thaisiana* es un endemismo colombo-venezolano y aparece frecuentemente en algunas de las parcelas estudiadas. *Mouriri barinensis* está considerada como una especie en peligro; no apareció en las comunidades potenciales evaluadas, pero si está presente en un patio de banco.

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al personal de la Estación Experimental Caparo su apoyo en los trabajos de campo y al Consejo de Desarrollo Científico Humanístico y Tecnológico de la Universidad de Los Andes, Venezuela (Proyecto FO-538-04-01-B) por los recursos para esta investigación.

#### REFERENCIAS

- Braun-Blanquet J (1979) *Fitosociología*. Blume. Madrid, España. 820 pp.
- Brown K, Scatena F, Gurevitch J (2006) Effects of an invasive tree on community structure and diversity in a tropical forest in Puerto Rico. *Forest Ecol. Manag.* 226: 145-152.
- Burslem D, Whitmore T (1999) Species diversity, susceptibility to disturbance and tree population dynamics in tropical rain forests. *J. Veget. Sci.* 10: 767-776.
- China D, Helmer E (2003) Diversity and composition of tropical secondary forests recovering from large-scale clearing: results from the 1990 inventory in Puerto Rico. *Forest Ecol. Manag.* 180: 227-240.
- Connell J (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Curtis J, Cottam G (1962) *Plant Ecology Workbook*. Burgués. Minneapolis, MN, EEUU. 193 pp.
- Finegan B (1997) Bases ecológicas para el manejo de bosques secundarios de las zonas húmedas del trópico americano, recuperación de la biodiversidad y producción sostenible de la madera. En *Mem. Taller Int. Manejo y Desarrollo del Bosque Secundario Tropical en América Latina*. Pucallpa, Perú. pp 106-119.
- Franco W (1982) *Estudio y levantamiento de sitios con fines de manejo forestal en la Unidad Uno de la Reserva Forestal Caparo, Estado Barinas*. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 183 pp.
- Gräfe W (1981) *Estructura y dinámica de bosques secundarios jóvenes en los Llanos Occidentales de Venezuela*. Tesis. Georg-August-Universität. Göttingen, Alemania. 150 pp.
- Guariguata M, Ostertag R (2001) Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecol. Manag.* 148: 185-206.
- Guevara J (2001) *Recursos Fitogenéticos y Relaciones Florísticas de la Flórmula Arbórea de las Comunidades Forestales en la Estación Experimental Caparo, Estado Barinas*. Tesis. Universidad Central de Venezuela. Maracay, Venezuela. 201 pp.
- Hartshorn G (1980) Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12(Suppl): 23-30.
- Hernández C (1992) *Incidencia de lianas en parcelas con diferentes límites diamétricos de explotación en un sector de la Unidad I de la Reserva Forestal Caparo*. Tesis. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 70 pp.
- Jurgenson O (1994) *Mapa de vegetación y uso actual del Área Experimental de la Reserva Forestal de Caparo, Estado Barinas*. Cuaderno Comodato ULA-MARNR N° 22. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 44 pp.
- Kammesheidt L (1994) *Estructura y diversidad en bosques explotados de los llanos venezolanos occidentales considerando algunas características autoecológicas de las especies más importantes*. Tesis. Georg-August-Universität. Göttingen, Alemania. 230 pp.
- Kammesheidt L (1998) Stand structure and spatial pattern of commercial species in logged and unlogged Venezuelan forest. *Forest Ecol. Manag.* 109: 163-174.
- Kammesheidt L (2000) Some autoecological characteristics of early to late successional tree species in Venezuela. *Acta Oecol.* 21: 37-48.
- Kammesheidt L, Torres A, Franco W (1999) Impacto de la explotación selectiva sobre la diversidad de especies arbóreas en un bosque de los Llanos Occidentales de Venezuela. *Rev. Forest. Venez.* 43: 59-67.
- Kovach Computer Services (2004) *Multi Variate Statistical Package (MVSP Version 3.131)*. www.kovcomp.co.uk/mvsp/
- Lamprecht H (1990) *Silvicultura en los Trópicos*. Carrillo A (Trad.). GTZ. Alemania. 165 pp.
- Llamozas S, Duno R, Meier W, Riina R, Stauffer F, Aymard G, Huber O, Ortiz R (2003) *Libro Rojo de la Flora Venezolana*. Provita, Fundación Polar, Fundación Instituto Botánico de Venezuela. Caracas, Venezuela. 555 pp.
- Lozada J, Arends E (2000) Clasificación ecológica de especies arbóreas, con fines de aprovechamiento forestal, en la Estación Experimental Caparo, Barinas - Venezuela. *Rev. Forest. Venez.* 44: 81-91.
- Lozada J, Ochoa J (1996) Aspectos ambientales del manejo forestal en Venezuela: situación actual y perspectivas. En *Mem. Jornadas sobre Desarrollo Sostenible del Medio Rural*. Caracas, Venezuela. pp 109-118.
- Magurran A (1988) *Ecological diversity and its measurement*. Croom & Helm. Londres, RU. 179 pp.
- Merlos D, Harvey C, Grijalva A, Medina A, Vilchez S, Hernández B (2005) Vegetation diversity composition and structure in a cattle agro-landscape of Matiguas, Nicaragua. *Rev. Biol. Trop.* 53: 387-414.
- Missouri Botanical Garden (2006) *W<sup>3</sup>Tropicos. Vascular Tropicos nomenclatural database*. <http://mobot.mobot.org/W3T/Search/vast.html>
- Odum E (1972) *Ecología*. Interamericana. México. 639 pp.
- Plonczak M (1993) *Estructura y Dinámica de Desarrollo de Bosques Naturales Manejados Bajo la Modalidad de Concesiones en los Llanos Occidentales de Venezuela*. Instituto Forestal Latinoamericano. Mérida, Venezuela. 139 pp.
- Rivas-Martínez S (2004) *Clasificación Bioclimática de la Tierra*. www.ucm.es/info/cif/book/bioc/global\_bioclimatics\_7.htm
- Rivas-Martínez S, Navarro G (2001) *Biogeographic map of South America*. Scale 1:22.000.000. Servicio Cartográfico. Universidad de León. España.
- Sagar R, Raghubanshi AS, Singh JS (2003) Tree species composition, dispersion and diversity along a disturbance gradient in a dry tropical forest region of India. *Forest Ecol. Manag.* 186: 61-71.
- Sheil D, Burslem D (2003) Disturbing hypotheses in tropical forests. *Trends Ecol. Evol.* 18: 18-26.
- Shugart H (1984) *A theory of forest dynamics: the ecological implications of forest succession models*. Springer. Nueva York, NY, EEUU. 278 pp.
- Terradas J (2001) *Ecología de la Vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes*. Omega. Barcelona, España. 703 pp.
- ter Steege H, Welch I, Zagt R (2002) Long-term effect of timber harvesting in the Barica Triangle, Central Guyana. *Forest Ecol. Manag.* 170: 127-144.
- Uhl C, Jordan C, Clark K, Clark H, Herrera R (1982) Ecosystem recovery in Amazonian caatinga forest after cutting, cutting and burning, and bulldozer clearing treatments. *Oikos* 38: 313-320.
- Uhl C, Clark K, Dezzee N, Maquirino P (1988) Vegetation dynamics in amazonian treefall gaps. *Ecology* 69: 751-763.
- UNESCO, PNUMA, FAO (1980) *Ecosistemas de los bosques tropicales*. UNESCO, CIFCA. Madrid, España. 771 pp.
- Vásquez-Yanes C, Guevara S (1985) Caracterización de los grupos ecológicos de árboles de la selva húmeda. En Gómez-Pompa A, Del Amo S (Eds.) *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. Vol II. Alhambra Mexicana. México. 421 pp.
- Vieira I, Silva A, Davidson E, Stone T, Reis C, Guerrero J (2003) Classifying successional forest using Landsat spectral properties and ecological characteristics in eastern Amazonia. *Remote Sens. Env.* 87: 470-481.
- Vincent L (1970) *Estudio sobre la tipificación del bosque con fines de manejo en la Unidad I de la Reserva Forestal de Caparo*. Tesis. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. 255 pp.
- Whitmore T (1982) On pattern and process in forests. En Newman E (Ed.) *The plant community as a working mechanism*. Blackwell. Oxford. pp 45-59.
- Zimmermann R (1992) *Impactos Ambientales de las Actividades Forestales*. Guía FAO de Conservación N° 7. Roma, Italia. 80 pp.
- Zugliani M, de Oliveira-Filho A (2004) Variations in tree community composition and structure in a fragment of tropical semideciduous forest in southeastern Brazil related to different human disturbance histories. *Forest Ecol. Manag.* 198: 319-339.