



Universidad Nacional Experimental de
los Llanos Occidentales "Ezequiel Zamora"
UNELLEZ

Revista del BIOCENTRO de la UNELLEZ
Vicerrectorado de Producción Agrícola
UNELLEZ - GUANARE

Biolanía

No. 10 / Julio 2011

Edición Especial



Bosques de Venezuela

BiOLLania

Revista del BioCentro de la UNELLEZ del Vicerrectorado de Producción Agrícola
Universidad Nacional Experimental de los Llanos Occidentales “Ezequiel Zamora”
UNELLEZ

Guanare, Estado Portuguesa, Venezuela

Edición Especial Nº 10

BOSQUES DE VENEZUELA: UN HOMENAJE A JEAN PIERRE VEILLON



Julio, 2011
ISBN 980-231-131-6

BIOLLANIA EDICION ESPECIAL No. 10. 2011
ISBN 980-231-131-6

PURTADA: BOSQUES DE VENEZUELA

De Izquierda a derecha:

- (1) Rancho Grande, edo. Aragua, Foto: G. Romero
- (2) Yavita-Maroa, edo Amazonas, Foto: G. Romero
- (3) Paramo El Pumar, edo. Trujillo, Foto: N. Cuello
- (4) Chaparrito, edo. Barinas, Foto: J. Farreras

BioLlania

EDICION ESPECIAL NO. 10

BOSQUES DE VENEZUELA: UN HOMENAJE A JEAN PIERRE VEILLON

Editado por
Gerardo A. Aymard C.

patrocinado por



UNELLEZ-Guanare
Vicerrectorado de Producción Agrícola
Coordinación de Investigación



EXPRESIÓN DE GRATITUD

Se agradece a las siguientes personas que aportaron información y apoyaron la producción de esta Edición Especial No. 10: Hernán Finol Urdaneta, Edward Ara Cernuda, Luis Marcano Berti, Ernesto Arends, Omar Carrero Araque, Gustavo Romero-González, Oliver Phillips, Miguel Niño y Franco Antonucci.

Autoridades Universitarias

“UNELLEZ”

Rector	Prof. Angel E. Deza G.
Secretaria General	Prof. Alfredo A. Ramos
Vicerrector de Servicios	Licdo. William Páez
Vicerrector de Planificación y Desarrollo Social	Prof. Edinson Pérez
Vicerrector de Planificación y Desarrollo Regional	Prof. Rita Sánchez
Vicerrector de Producción Agrícola	Prof. Rafael Izarra
Vicerrector de Infraestructura y Procesos Industriales	Prof. Alberto Villavicencio
Secretaría Ejecutiva de Investigación	Prof. Raúl García P.
Secretaría Ejecutiva de Postgrado	Profa. Yiletsa González
Coordinación de Investigación del Vicerrectorado del Producción Agrícola	Prof. Santos Miguel Niño

Jefes de Unidades del BioCentro - Unellez

Herbario Universitario	Prof. Nidia L. Cuello A.
Museo de Zoológia	Prof. Crispulo Marrero
Centro Cartográfico	Prof. Santos Miguel Niño

Curadores

Plantas vasculares	Ing. Angelina Licata
Mastozoología	Prof. Antonio Utrera
Ornitología	Prof. Alexis Araujo
Herpetología	Prof. Juan Elías García
Ictiología	Prof. Otto Castillo
Invertebrados	Prof. Crispulo Marrero

BioLLania

Revista del BioCentro del Vicerrectorado de Producción Agrícola
Universidad Nacional Experimental de los Llanos Occidentales "Ezequiel Zamora"
UNELLEZ

Fundada en 1984 por Francisco Ortega†, Gerardo Aymard y Basil Stergios

Edición Especial Nº 10

Julio, 2011

ISBN 980-231-131-6

Editor de esta Edición Especial: Gerardo Aymard

Equipo de Producción Editorial

Francisco Ortega†	Editor Fundador
Basil Stergios	Editor Fundador
Gerardo Aymard	Editor Fundador
Donald C. Taphorn	Editor Adjunto
Crispulo Marrero	Editor Ejecutivo
Nidia Cuello	Editor Asociado
Miguel Niño	Editor Asociado

Apoyo Editorial de la Edición Especial N° 10

Nidia Cuello

Diagramación y Arte final

Equipo Editorial

Alex S. Flecker	Cornell University (USA)
Kirk O. Winemiller	Texas A & M University (USA)
Guido Pereira	Universidad Central de Venezuela (Venezuela)
Klauss Jaffe	Universidad Simón Bolívar (Venezuela)
Juhuani Ojasti	Universidad Central de Venezuela (Venezuela)
Roger Carrillo	Universidad Simón Bolívar (Venezuela)
Jaime E. Thomerson	University of Southern Illinois (USA)
Lawrence Page	Illinois Natural History Survey (USA)
Leo Nico	USFWS (USA)
Richard Schargel†	UNELLEZ (Venezuela)
Pedro Urriola	UNELLEZ (Venezuela)
Enrique Lamarca	Universidad de Los Andes (Venezuela)
Bruce K. Holst	Marie Selby Botanical Gardens (USA)
Abraham M. Urrutia	Universidad Francisco Miranda (Venezuela)
Martín Correa Viana	UNELLEZ (Venezuela)
Brian Boom	New York Botanical Garden (USA)
Salvador Boher	MARNR-PROFAUNA (Venezuela)
Laurence J. Dorr	Smithsonian Institution, Washington, D.C. (USA)
Christopher Kossowski	Universidad Lisandro Alvarado (Venezuela)
Gustavo Romero González	Harvard University (USA)
Paul Berry	University of Michigan (USA)
Néstor Livio Muñoz Oráa	UNELLEZ (Venezuela)

Esta publicación es analizada e indexada por:

Biosis Scientific - Thomson Reuter; REVENCYT; KEW INDEX BIBLIOGRAPHY; IPNI

CONTENIDO

Anibal Luna Lugo y Luis Marcano-Berti HOMENAJE A JEAN PIERRE VEILLON	1-3
Omar Carrero Araque PRÓLOGO	4-6
Gerardo A. Aymard C. INTRODUCCIÓN	7-10
Richard Schargel† UNA RESEÑA DE LA GEOGRAFÍA FÍSICA DE VENEZUELA, CON ENFASIS EN LOS SUELOS	11-26
Franco Urbani UN ESBOZO DE LA GEOLOGÍA DE VENEZUELA	27-32
Gerardo A. Aymard C. BOSQUES HUMEDOS MACROTÉRMICOS DE VENEZUELA	33-46
José Lozada, José R. Guevara, Clemente Hernández, Pilar Soriano y Manuel Costa LOS BOSQUES DE LA ZONA CENTRAL DE LA RESERVA FORESTAL IMATACA, ESTADO BOLÍVAR, VENEZUELA	47-62
Lionel Hernández, Elio Sanoja, Cristabel Durán, José Ayala, Jacqueline Ortíz, Leandro Salazar, Mayerslin Echagaray, Nelda Dezzeo, Nay Valero, Winfried Meier, Litzinia Aguirre, Patricia Rodríguez, Jagni C. González, Luz Delgado, Glenda Rodríguez y Hernán Castellanos ESTUDIO A LARGO PLAZO DE LA DINÁMICA DE BOSQUES EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL AL SUDESTE DE LA GUAYANA VENEZOLANA	63-73
Nidia L. Cuello A. y Antoine Cleef BOSQUES DE LOS ANDES DE VENEZUELA: CASO EL RAMAL DE GUARAMACAL	74-105
Winfred Meier LOS BOSQUES NUBLADOS DE LA CORDILLERA DE LA COSTA EN VENEZUELA	106-121
Giuseppe Colonnello, Leyda Rodríguez, Omaira Hokche, Irene C. Fedón y María González-Azuaje ESTRUCTURA Y FLORÍSTICA DE LOS BOSQUES DE LA CUENCA DEL RÍO CUCURITAL, SECTOR OCCIDENTAL DEL PARQUE NACIONAL CANAIMA, ESTADO BOLÍVAR, VENEZUELA	122-154
Gerardo A. Aymard C., José Farreras y Richard Schargel† BOSQUES SECOS MACROTÉRMICOS DE VENEZUELA	155-177
José R. Guevara, Omar Carrero Araque, Manuel Costa y Aurimar Magallanes LAS SELVAS ALISIAS: HIPÓTESIS FITOGEOGRÁFICA PARA EL ÁREA TRANSICIONAL DEL PIEDEMONTES ANDINO Y LOS ALTOS LLANOS OCCIDENTALES DE VENEZUELA	178-188
Victor Figueroa LOS BOSQUES SECOS DE LA COSTA ORIENTAL DEL LAGO DE MARACAIBO, ESTADO ZULIA, VENEZUELA	189-196
Valois González LOS BOSQUES DEL DELTA DEL ORINOCO	197-240
Ernesto Medina y Elvira Cuevas COMPLEJO CAATINGA AMAZÓNICA: BOSQUES PLUVIALES ESCLERÓFILOS SOBRE ARENAS BLANCAS	241-249

Crispulo Marrero		
LA VEGETACIÓN DE LOS HUMEDALES DE AGUA DULCE DE VENEZUELA	250-263	
Gerardo A. Aymard C., Mariapia Bevilaqua y Lya Cárdenas		
ANÁLISIS FITOGEOGRÁFICO DE LA FLORA VASCULAR DE LA CUENCA DEL RÍO CAURA, ESTADO BOLÍVAR	264-280	
Carlos Pacheco-Angulo, Inmaculada Aguado y Danilo Mollicome		
LAS CAUSAS DE LA DEFORESTACIÓN EN VENEZUELA: UN ESTUDIO RETROSPECTIVO	281-292	
Gustavo Romero-González		
EL ESTADO DE LA CONSERVACIÓN Y LA BIODIVERSIDAD EN VENEZUELA: DOCE AÑOS DESPUÉS	293-302	
Yamil Madi, José Vázquez, Adrian León y Jean José Rodríguez		
ESTADO DE CONSERVACION DE LOS BOSQUES Y OTRAS FORMACIONES VEGETALES EN VENEZUELA	302-324	

HOMENAJE A JEAN PIERRE VEILLON

En el Año Internacional de los Bosques (2011) es oportuna la ocasión para dedicar esta Edición Especial de la revista Biollania al Profesor Jean Pierre Veillon, uno de los técnicos forestales más prominentes del siglo XX, quien, a través de sus innumerables observaciones y mediciones de campo generó gran cantidad de información original acerca de los diferentes aspectos de la vegetación boscosa de Venezuela. Entre los logros y aportes más importantes de su vida profesional se destacan: la creación de una red de parcelas permanentes para el estudio de los bosques venezolanos, la confeción de las tablas de conversión de las unidades forestales, y sus advertencias acerca de las graves consecuencias que causarían las deforestaciones en los Llanos Occidentales. Fue además un destacado docente: dictó cursos de ordenación forestal, silvicultura, ecología, política y valoración forestal en la Facultad de Ciencias forestales de la Universidad de los Andes, por más de tres décadas, inspirando a numerosos estudiantes y técnicos de la ciencia forestal. Después de obtener su jubilación en 1977, el Prof. J. P. Veillon continuó realizando numerosos viajes de campo, analizando y publicando sus invaluables datos hasta su muerte en 2002.

Gerardo A. Aymard C. (editor)



Jean Pierre Veillon trabajando en su oficina del Instituto de Silvicultura, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela (Fotografía cortesía de Luis Marcano-Berti).

Breve reseña biográfica

Jean Pierre Veillon, hijo del Ing. Forestal Charles Maurice Veillon y de Margarita Borel, nació el 16 de Diciembre de 1914 en la Comuna de Cernier, perteneciente al Cantón de Neuchâtel, Suiza. Antes de comenzar la II guerra mundial, se graduó de ingeniero forestal en el Politécnico Industrial de Zurich (1936-37). En 1947, llegó a Venezuela a trabajar como parte de un selecto grupo de técnicos extran-

jeros contratados por el gobierno nacional, para crear y organizar la Oficina Técnica Forestal del Ministerio de Agricultura y Cría, bajo la supervisión de Henry Pittier, padre de la botánica venezolana.

Desde el momento de su llegada, J.P. Veillon amó a Venezuela como a su propia patria, recorrió y conoció el país como muy pocos. En 1948, con la ayuda de M. R. Turner y G. Budowski, elaboró el primer inventario forestal del país en la reserva forestal de Turén, estado Portuguesa, demostrando que los bosques de esta región de los Llanos Occidentales poseían entre 50 y 100 m³ de maderas comerciales por hectárea. En 1951 comienza su labor como profesor en la Escuela de Ingeniería Forestal de la Universidad de los Andes, en Mérida (también fue docente en Costa Rica desde 1963 a 1966), y a partir de 1953 emprendió sus mediciones de árboles a través de la instalación de 62 parcelas permanentes en todo el país. Su obra no sólo está registrada por su activa participación en los diferentes atlas forestales (fue director técnico del primer Atlas Forestal de Venezuela en 1961) mapas de vegetación y uso de la tierra a escala nacional, sino en innumerables trabajos y artículos publicados mayormente en revistas forestales de Venezuela y América Latina, en los que destacan: el libro titulado “Coníferas autóctonas de Venezuela: Los Podocarpus” (1962), tres tratados sobre los bosques naturales de Venezuela (1987; 1995; 1997) y el Atlas de la vegetación de Venezuela de 1985, dirigido por el Ing. For. Edward A. Ara C. El resultado de este proyecto fue una gran cantidad de información sobre la vegetación boscosa del país, la cual está acompañada con un listado de especies por zonas de vida.

A este sobresaliente forestal europeo, Venezuela le debe mucho. Sus ejemplos de modestia y su útil practicidad son permanentes lecciones de servicio y humildad para todos los involucrados en los estudios forestales. “Lo perfecto es casi siempre enemigo de lo bueno”, solía decirnos para animarnos a seguir adelante por sobre nuestros propios errores. La muerte lo sorprendió en Suiza en 2002, cuando preparaba la parte final de la serie sobre los Bosques Naturales de Venezuela.

Actualmente, la información de las parcelas permanentes establecidas por el Prof. J.P. Veillon y sus observaciones sobre la influencia de la extensión del período de verano en la estructura y composición florística de la vegetación, están siendo utilizadas por numerosos investigadores, específicamente, para el cálculo de la formación de la biomasa forestal y para ubicar las regiones Neotropicales

con la mayor densidad y diversidad de especies vegetales.

Anibal Luna-Lugo y Luis Marcano-Berti
Universidad de los Andes, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Merida, Venezuela.

Listado de publicaciones de Jean Pierre Veillon

(Compilado por Ernesto Arends R. y Gerardo A. Ay-mard C.)

- Veillon, J. P. 1948. Mapa forestal de la cuenca del bajo y medio Río Caura, Estado Bolívar. Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas, Venezuela
- _____. 1949. Mapa forestal del Estado Barinas. 1: 250.000. Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas, Venezuela
- _____. M. Turner, H. M. Curran y L. Cieslinski. 1949. Estudio de las zonas forestales del estado Portuguesa. Estados Unidos de Venezuela. Ministerio de Agricultura y Cría, Dep. de Divulgación Agropecuaria. Caracas, Venezuela. 65 p.
- Curran, H. M., J. P. Veillon y G. Budowski. 1949. Observaciones y recomendaciones en materia forestal para el estado Trujillo. Ministerio de Agricultura y Cría, Dep. de Divulgación Agropecuaria. Caracas, Venezuela. 27 p.
- Veillon, J. P. 1955. Mapa forestal de Los Andes. 1: 250.000. Instituto de Silvicultura. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela
- _____. L. A. Bernardi y H. Lamprecht. 1955. Bosques Andinos de Venezuela. Instituto de Silvicultura. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela
- _____. 1955. Geografía, composición, importancia y costo de las explotaciones madereras en el estado Barinas, Venezuela. Boletín de la Facultad de Ingeniería Forestal 9: 71-124.
- _____. 1956. Tablas de cubicación para árboles en pie en dos tipos de bosques venezolanos. Bol. IFLAIC 2: 73-94.
- Lamprecht, H. y J. P. Veillon. 1957. La Carbonera. Revista El Farol 18(168): 17-24.
- Veillon, J. P. 1960. Bases económicas y ecológicas para la introducción de coníferas tropicales Centroamericanas en Venezuela. Bol. IFLAIC 5: 46-94.
- _____. 1961 (Director Técnico). Atlas Forestal de Venezuela. Ministerio de Agricultura y Cría, Dirección de Recursos Naturales Renovables, Edit. Senda-Avila, 39 mapas, Caracas, Venezuela
- _____. 1961. Proyecto de plan de manejo para el bosque San Eusebio. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- _____. 1962. Coníferas autóctonas de Venezuela. Los *Podocarpus* (con especial énfasis sobre los *Podocarpus* de la región central del estado Mérida, Venezuela). Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela , 156 p.
- _____. 1962. Relación de ciertas características de la masa forestal de los bosques de unas zonas bajas de Venezuela con el factor climático: humedad pluvial. Rev. Forest. Venez. 6-7: 35-95.
- _____. 1963. Relación de ciertas características de la masa forestal de unos bosques de las zonas bajas de Venezuela con el factor climático: humedad pluvial. Acta Cient. Venezolana 14: 30-41.
- _____. 1965. Variación altitudinal de la masa forestal de los bosques primarios en la vertiente nor-occidental de la cordillera de los Andes, Venezuela. Turrialba 15: 216-224.
- _____. 1967. Prontuario-Tablas de conversión de unidades y tablas auxiliares para uso de los Dasónomos en Latino-

América. Instituto de Silvicultura, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.

- _____. 1967. Curso de ordenación forestal. Parte I. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. 109 p.
- _____. 1969. Orientaciones generales para la ordenación de las tierras forestales en Venezuela. Rev. Forest. Venez. 17: 55-79.
- _____. 1970. Mapa de vegetación del estado Portuguesa. 1: 500.000. Instituto de Silvicultura. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela
- _____. 1970. Mapa de vegetación del estado Táchira. 1: 250.000. Instituto de Silvicultura. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela
- _____. 1971. Importancia económico-social de los bosques del Estado Portuguesa, Venezuela. Instituto de Silvicultura, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. 122 p.
- _____. 1972. Tablas de cubicación de roles; tablas de volumen para arboles en pie y tablas de producción de plantaciones forestales. Instituto de Silvicultura. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela
- _____. y R. Silva-Salazar. 1973. Tablas de volumen para arboles en pie y tablas de producción de plantaciones forestales en la América Latina. Instituto de Silvicultura. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela
- _____. 1974. Relaciones entre los bosques naturales y el clima en diferentes zonas ecológicas del noroccidente de Venezuela. Instituto de Silvicultura. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela
- _____. 1976. Estimación del volumen total de los árboles y la masa forestal de algunos tipos de bosques naturales venezolanos. Instituto de Silvicultura. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela
- _____. V.W. Konrad & N. García. 1976. Estudio de la masa forestal y su dinamismo en parcelas de diferentes tipos ecológicos de bosques naturales de las tierras bajas Venezolanas. A. El Bosque húmedo tropical, Reserva Forestal de Imataca, estado Bolívar. Rev. Forest. Venez. 26: 73-105.
- _____. 1976. Las deforestaciones en los Llanos Occidentales de Venezuela desde 1959 hasta 1975. Pp. 97-112. En: Conservación de los bosques húmedos de Venezuela. L. Hamilton, (Ed.), 1º Edic. Sierra Club. Bienestar Rural, Caracas.
- _____. A. Quintero & R. Milano 1977. Estimación del volumen total de los árboles y de la masa forestal de algunos tipos de bosques naturales venezolanos. Rev. Forest. Venez. 27: 71-89.
- _____. 1977. Los bosques del Territorio Federal Delta Amacuro, Venezuela, su masa forestal, su crecimiento y aprovechamiento. Instituto de Silvicultura. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes-MARNR, 122 p.
- _____. 1978. Listas de especies forestales autóctonas que forman la masa forestal de algunos bosques naturales de Venezuela. Parte I (Bosques de las llanuras al norte del Orinoco, en el norte y centro del estado Bolívar y de la selva nublada andina. ULA-Facultad de Ciencias Forestales, Instituto de Silvicultura, Mérida, Venezuela. 35 p.
- _____. 1983. El crecimiento de algunos bosques naturales de Venezuela en relación con los parámetros del medio ambiente. ULA-Facultad de Ciencias Forestales, Instituto de Silvicultura, Mérida, Venezuela 122 p.
- _____. 1985. El crecimiento de algunos bosques naturales de Venezuela en relación con los parámetros del medio ambiente. Rev. Forest. Venez. 29: 5-122.

-
- _____. 1985. La vegetación clímax de Venezuela. Pp. 26-29. En: Atlas de la vegetación de Venezuela. E. A. Ara C. (Ed.), MARNR, Dirección General de Información e Investigación de Ambiente, División de Vegetación. Caracas
- _____. 1985. La vegetación clímax de los Andes Venezolanos. Pp. 30-31. En: Atlas de la vegetación de Venezuela. E. A. Ara C. (Ed.), MARNR, Dirección General de Información e Investigación de Ambiente, División de Vegetación. Caracas
- _____. 1986. Especies forestales autóctonas de los bosques de Venezuela. Publicación especial del Instituto Forestal Latinoamericano, Mérida, Venezuela. 200 p.
- _____. 1989. Los bosques naturales de Venezuela. Parte I. El medio ambiente. Instituto de Silvicultura. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Edt. O. Todtmann, Caracas 118 p.
- _____. 1995. Los bosques naturales de Venezuela. Parte II. Los bosques xerófilos de las zonas de vida: Bosque Espinoso Tropical y Bosque Muy Seco. Universidad de Los Andes-MARNR-SEFORVEN, 127 p.
- _____. 1997. Los bosques naturales de Venezuela. Parte III. Los bosques tropófitos o veraneros de la zona de vida: Bosque Seco Tropical. Universidad de Los Andes -Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales-IFLA, Mérida. 127 p.



Integrantes de la Oficina Técnica Forestal del Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas, 1947; de pie de izquierda a derecha: M.M. Groter, Marshall Turner y Jean Pierre Veillon, juntos a Henri Pittier y M. H. Curran, sentados de izquierdo a derecho: (Fotografía cortesía de Giorgio Silvio Tonella Tognola)

PRÓLOGO

Hasta 1498, los nativos del territorio ahora llamado Venezuela mantuvieron un sistema sustentable en el manejo de los recursos naturales. Este sistema causaba reducidos daños al ambiente, lo que permitía, en poco tiempo, la recuperación de los suelos, los bosques y las poblaciones animales. La concepción aborigen de la propiedad colectiva de los recursos naturales generaba un obligante respeto hacia la naturaleza. Este cuadro, que pudiéramos catalogar de apacible, va a cambiar significativamente con la llegada de los europeos, quienes reorganizaron los espacios conquistados en función de su modelo cultural para producir los bienes que el pueblo Hispánico requería para su desarrollo.

La explotación de los bosques en procura de maderas finas, la introducción de nuevas especies, tanto animales como vegetales, la implantación de la agricultura sedentaria en ecosistemas por ellos desconocidos y la introducción del sentido individual de la propiedad, inician en el norte del Orinoco, los procesos de deterioro ambiental que continúan hasta el presente.

Las costas, los valles centrales, el sur del Lago de Maracaibo, los andes y los llanos experimentaron, a partir del siglo XVII, nuevos sistemas de producción agropecuaria que sustentarían a la sociedad colonial durante las dos centurias siguientes. Rubros de exportación importantes como trigo, tabaco, algodón, caña de azúcar y añil requerían áreas deforestadas. La ganadería, aunque en menor escala, también implicaba la eliminación de bosques; los cultivos como cacao y café eran menos dañinos a su entorno.

El inicio de las guerras por la Independencia (1810-1821), Federación (1859-1864) y el incremento del paludismo a mediados del siglo XIX, diezmaron y alejaron la población de las áreas rurales, generando un saldo significativo de víctimas, lo que disminuyó drásticamente el cultivo de la tierra y la cría, y con ello, en buena medida, el daño al bosque. Este proceso se extendió hasta finales de la dictadura Gomecista, época en que regresó la seguridad personal al campo y comenzó un programa de erradicación del paludismo y otras enfermedades, lo que permitió que en el primer tercio del siglo XX se reiniciara con mayor fuerza y de forma desordenada un modelo diferente de desarrollo en las regiones rurales, como consecuencia de la irrupción de la actividad petrolera, nuevo motor de la economía.

Esta realidad demandó del Estado las medidas apropiadas para enfrentarla, que comenzarían por implementar un basamento legal pertinente, la

creación de organismos gubernamentales que hicieran cumplir las leyes, y el establecimiento de escuelas donde se formaría personal idóneo en el área ambiental.

En 1910 se aprueba la primera Ley de Bosques y Aguas. En 1920, Henry Pittier, fue contratado como consultor técnico por el gobierno venezolano, con la misión de evaluar los recursos forestales del país y fundar el Museo Comercial e Industrial. En 1936 se crea el Ministerio de Agricultura y Cría (MAC), cuyo servicio botánico asume toda la información recopilada por Pittier y sus colaboradores a través del Museo. En 1945 se aprueba la primera Ley de Reforma Agraria, no ejecutada por el rompimiento constitucional de ese año. En este mismo orden, en 1946 comienza a funcionar la Escuela de Peritos Forestales, cuya creación había sido decretada en 1942 y; en 1948, se abre la Escuela de Ingeniería Forestal en la Universidad de Los Andes (ULA). La irrupción de estos organismos y centros de enseñanza en un país sin los cuadros técnicos necesarios para su puesta en marcha, conllevo a la contratación de personal extranjero de alto nivel, capaz de configurar las estructuras organizativa y de trabajo necesarias para el arranque de aquellos. Es así, como llegan al país personalidades de la talla de William Vogt, Hugh Bennett y Jean Pierre Veillon, contratados por el MAC, y Marshall Reed Turner (Primer Director de la Escuela de Ingeniería Forestal), William Remay, Richard Jorgensen, Leon Croizat Ch., Federico Bascopé, Guillermo Dávila Olivo, Elbert Little Jr., Adalbert Ebner, Juan Bautista Castillo y Hans Lamprecht, contratados por la Universidad de los Andes.

Se destaca la presencia del profesor Jean Pierre Veillon, ícono de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad de Los Andes, quien recibe *in memoriam* el homenaje de esta Edición Especial de la revista Biollania.

Jean Pierre Veillon (o Juan Pedro, como aparece en muchas de sus publicaciones) realizó estudios en la Escuela Politécnica Federal de Zurich de donde egresó como Ingeniero Forestal en 1937. Inicia su labor profesional primero como Asistente y después como Jefe en la Circunscripción Forestal de Chenit-Morges, Suiza.

En 1947, a instancias de H. Pittier, fue contratado por el gobierno de Venezuela para trabajar como Jefe de la Oficina Técnica Forestal del Ministerio de Agricultura y Cría. En 1951 ingresa al personal de investigadores del Instituto de Silvicultura de la Facultad de Ciencias Forestales (ULA) y profesoral

de la Escuela de Ingeniería Forestal. En 1956 es nombrado representante de la Universidad de los Andes en la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO). En 1963 viaja a Costa Rica para encargarse de las cátedras de Ordenación Forestal y Dasometría en el postgrado del Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA. En 1966 regresa nuevamente a la Universidad de Los Andes, donde se mantiene hasta la fecha de su jubilación en 1977, aunque perdura activo como investigador *ad honorem* hasta su partida definitiva a su Suiza natal, en donde fallece en junio de 2002.

En 1953, con una visión futurista única, propone su proyecto de creación de una red de parcelas permanentes a lo largo y ancho del país, las cuales permitieran, con su medición año tras año, obtener información sobre la dinámica del crecimiento de la masa forestal y su relación con algunos parámetros ambientales. Entre 1953 y 1978 instala 62 parcelas que cubren nueve zonas de vida en los estados Mérida, Barinas, Portuguesa, Bolívar, Anzoátegui, Delta Amacuro, Amazonas, Falcón y Zulia. Actividad que representó el tercer inventario cuantitativo de la masa boscosa realizado en el Neotrópico; con anterioridad, solamente se habían instalado parcelas en Moraballi Creek, Guyana en 1933 y cerca de Manaus, Brasil en 1950. Lamentablemente, el proceso anárquico de deforestación ocurrida al norte del Orinoco en las últimas cinco décadas han destruido parte de esta invaluable fuente de información.

En 1967 publica un extenso y meticuloso trabajo sobre Tablas de Conversión de las unidades más usadas por los forestales de Latinoamérica, en áreas tales como Trigonometría y Geodesia, Dasometría, Silvicultura, Meteorología y Climatología, Economía y Valoración Forestal, Nomogramas y Factores y Tablas de Conversión. Este volumen, de 85 páginas, conocido como el Prontuario de Veillon, sirvió como valioso apoyo a profesionales y estudiantes latinoamericanos en una época donde las calculadoras de bolsillo no pasaban de ser una fantasía.

En 1975, en una visión cartográfica, muestra la evolución de las deforestaciones en los Llanos Occidentales a lo largo de 25 años (1950-1975). Igualmente, en una retrospectiva apoyada por los registros de comercio de 1825 que señalan la producción de ganado, cacao, tabaco y añil en Portuguesa, Barinas y Cojedes, estima la superficie de suelos aptos para estos cultivos que pudo haber sido deforestada. Proyecta la regresión del bosque entre 1975 y el 2000 considerando las tasas de deforestación y el aumento de la presión social sobre las tierras agrícolas. Como corolario a este trabajo, vislumbra que como consecuencia de las deforestaciones se incrementaría la erosión de los suelos y se trastornaría drásticamente el régimen

hídrico, hechos que impedirían cualquier objetivo que se trazara para lograr la producción agroalimentaria deseada.

En 1984 plantea la modificación del sistema de L. Holdridge para la determinación de zonas de vida en Venezuela, demostrando que para las condiciones del medio tropical, la respuesta de la vegetación ante la precipitación se debe mayormente a la distribución temporal de ésta, y no a su totalización anual. En este sentido propone cambiar las provincias de humedad por la duración del período seco medio mensual, aplicando la experiencia de H. Gausen en relación a la definición de los meses áridos. Se tomó en cuenta esta modificación para la preparación del Atlas de Vegetación, editado por el Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales, en 1985.

Entre 1989 y 1997 publica una serie de tres volúmenes acerca de los bosques naturales de Venezuela, en los que analiza el medio ambiente venezolano (Tomo I), Los bosques xerófilos, zona de vida: Bosque Espinoso Tropical y bosque muy seco (Tomo II) y los bosques tropófitos o veraneros de la zona de vida de Bosque Seco Tropical (Tomo III). En esta importante obra, muestra las características estructurales de los bosques, destacando la información en detalle de la composición florística, número de árboles/ha, volumen total y promedio/árbol, área basal, distribución de los árboles por clase de grosor, y el incremento anual del área basal y del volumen; un conocimiento absolutamente necesario para el manejo forestal.

A la par de sus numerosos trabajos, fue recopilando la lista de especies arbóreas comunes en los bosques venezolanos llegando a agrupar con la ayuda de los reconocidos botánicos J. Steyermark, L. A. Bernardi, L. Ruiz-Terán, H. Rodríguez-C. y L. Marcano-Berti, cerca de 1.400 especies, listado que representó la primera publicación de esta índole realizada en el país por zonas de vida.

Entre los reconocimientos que recibió se cuenta el Premio Sesquicentenario de la Universidad de Los Andes, en 1963; la designación con su nombre de la Sala-Auditorio del Instituto de Investigaciones para el Desarrollo Forestal (INDEFOR), y la dedicatoria a su memoria de la página de CESIMO-CAPARO. La Sociedad Venezolana de Ingenieros Forestales, la Sociedad de Ciencias Naturales, la Société Forestière Suisse y la International Society of Tropical Foresters tienen el honor de contarle entre sus miembros ilustres.

El profesor J. P. Veillon, en su medio siglo de actividades en Venezuela, llenó un vacío en la docencia y la investigación forestal, dejando su legado a través de la formación de equipos de relevo y de las innumerables cohortes de profesionales que formó directamente o a través de su extensa producción. Se puede considerar que J. P. Veillon es uno de los

autores más citados dentro de las ciencias forestales, porque su extraordinario trabajo abarcó diferentes tópicos en el marco del manejo forestal. Su admirable cantidad de información ha servido para que investigadores y estudiantes de universidades nacionales y extranjeras cuantifiquen y validen modelos de crecimiento de los bosques tropicales

La herencia de J. P. Veillon es inmensa, y actualmente representa un extraordinario ejemplo para el mundo de los científicos interesados en el estudio y conservación de los bosques tropicales. Su alta y

enjuta figura, trajeada en caqui, casco de explorador, botas de campo de media caña y morral de ataque, parece realizar una plasmación para indicarnos que sin demora, debemos seguir su ejemplo en la búsqueda de nueva información que ayude a revertir el indetenible proceso que amenaza el equilibrio ambiental de su segunda patria.

Omar Carrero Araque
Mérida (Venezuela), noviembre 2010

INTRODUCCIÓN

Gerardo A. Aymard C.¹

El conocimiento que tenían los pobladores del “Nuevo Continente” referente a los diferentes tipos de vegetación y su gran diversidad de especies, antes de la llegada de los europeos, ha sido ampliamente documentado (Mann, 2006). Sin embargo, la divulgación de esta información se inició a través de los relatos de las diferentes exploraciones realizadas, en búsqueda de nuevos productos vegetales, minerales y el reconocimiento de áreas boscosas, a partir del ingreso de los españoles a América (Castroviejo, 1989; Lucena-Giraldo, 1990).

Las primeras descripciones de los bosques venezolanos fueron elaboradas por dos integrantes de La “Comisión de límites al Orinoco”. El coronel Eugenio Fernández de Alvarado, en 1755, elaboró un informe titulado “Pequeña sombra del Reyno Begetable”, en el cual describe la vegetación adyacente a las misiones catalanas ubicadas en el Hato de la Divina Pastora, en los alrededores de lo que es actualmente El Dorado, estado Bolívar. En el mencionado documento, hace referencia a la corteza de los árboles de “Quina” (*Angostura trifoliata* - Rutaceae) como el remedio más eficaz para las fiebres tropicales (Blanco 1875; Arellano, 1964). En 1758, el sargento Francisco Fernández de Bovadilla refirió los hallazgos de grandes selvas en la región del río Padamo, con enormes árboles de la “Almendra” o “Yubia” (*Bertholletia excelsa*-Lecythidaceae), y abundantes individuos de “Cacao silvestre” (*Theobroma* sp.-Malvaceae), a los que nombraron “Cacahuales” (Lucena-Giraldo y de Pedro, 1992).

El primero de mayo del año 1800, Aime Bonpland, compañero de viaje de Alexander von Humboldt, reseñó en su diario las selvas situadas entre los caños Tuamini y Pimichín (actual estado Amazonas), caracterizándolas como muy densas, compuestas por árboles inmensos, formando una bóveda de 48 m de altura, inaccesibles para él (Humboldt & Bonpland, 1908). Posterior al viaje de Humboldt y Bonpland y hasta finales del siglo XIX, la información acerca de la vegetación del país se señala en las publicaciones de A. Codazzi, tituladas “Resumen de la Geografía de Venezuela” y el “Atlas Físico y Político” (Codazzi, 1840, 1841, 1960), obras en las que se reseñan extensas áreas cubiertas de bosques y sabanas.

Durante el siglo XIX, un considerable grupo de exploradores europeos y venezolanos recorrieron el país en la búsqueda continua de productos naturales. Información en detalle sobre la ruta y resultados de estas exploraciones se encuentran en Texera-Arnal (1991) y Lindorf (2008).

El establecimiento definitivo en el país de Adolfo Ernst en 1861 y Henri Pittier, en 1918, hizo posible que se dieran los pasos concretos para establecer una base científica en el campo de la botánica y por consiguiente, del estudio de los bosques de Venezuela. Pittier elaboró el primer mapa de clasificación de la vegetación en Venezuela (Pittier, 1920). Posteriormente lo acompañó con un esbozo de las formaciones vegetales conocidas para la época (Pittier 1937; Pittier & Williams, 1945). Esta información se consolidó con otros trabajos como: la exploración botánica realizada por Ll. Williams en bosques de la Guayana (Williams, 1940, 1941, 1942); los mapas fitogeográfico (Tamayo 1955, 1958), forestales de los estados Guárico (Striker y Rojas, 1955), Falcón (Santaramita, 1958) de la Guayana Venezolana (Santaramita, 1961) y de vegetación de Venezuela (Hueck, 1960). Además, la publicación del primer Atlas forestal de Venezuela en 1961; los resultados del Inventario forestal en la Reserva Forestal Imataca durante los años 1964-67 (FAO, 1970), los mapas ecológicos de Ewel & Madrid (1968) y Ewel *et al.* (1976) basados en la formulación climática de Holdridge (1967); el mapa de la región centro Occidental: Falcón, Lara, Portuguesa y Yaracuy (Smith, 1972) y las numerosas exploraciones botánicas realizadas por J. Steyermark, L. Aristeguieta, L. Ruiz-Terán, G. Agostini, B. Trujillo, T. Lasser, C. Blanco, L. Marcano-Berti y A. L. Bernardi, quienes colectaron y exploraron en casi todas las regiones de Venezuela durante cuatro décadas. A través de estos mapas y colecciones se conoció que el país poseía una de las provincias florísticas más importantes del mundo, con una flora muy rica en especies y endemismos.

Con la fundación de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de los Andes, en 1948, se dio paso a los estudios de los bosques de Venezuela basados en el concepto de los inventarios forestales con fines de manejo silvicultural (Veillon, 1962; Finol 1964, 1969, 1971, 1980; Veillon *et al.*, 1976, 1977; Lamprecht, 1990). La información comenzó a analizarse a través del estudio de parcelas permanentes instaladas por J. P. Veillon desde 1953 (Veillon, 1974, 1985, 1889, 1997). Los estudios liderizados por J. P. Veillon, H. Lamprecht y H. Finol-Urdaneta, con el apoyo técnico del personal del Instituto de Silvicultura, permitieron conocer la composición florística, estructura, dinámica y crecimiento de la masa forestal de los principales tipos de bosques venezolanos.

¹UNELLEZ-Guanare, Programa de Ciencias del Agro y del Mar, Herbario Universitario (PORT), Mesa de Cavacas, estado Portuguesa. Venezuela 3350.

Desde 1974 hasta 1982, bajo los auspicios del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), se realizaron los primeros estudios de los bosques de la amazonía venezolana, en las cercanías de San Carlos de Río Negro, con énfasis en el análisis del ciclo de nutrientes y productividad del bosque (Medina *et al.*, 1977).

Entre los años 1982, 1983 y 1985, el Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables (MARNR), a través del proyecto Sistemas Ambientales de Venezuela, publicó dos mapas de la vegetación actual de Venezuela a escalas 1:250.000 y 1:500.000 respectivamente, así como un Atlas de la vegetación de Venezuela; en este último documento destacan las descripciones de la vegetación boscosa (Ara C. y Arends, 1985).

A partir de 1985, comienza el Proyecto inventario de los Recursos Naturales de la Región Guayana (PIRN RG), actividad en la que durante ocho años se exploró y estudió la región de la Guayana venezolana, logrando publicar más de cincuenta memorias descriptivas y mapas a escala 1:500.000.

En 1988 se publica un Mapa de vegetación de Venezuela (Huber y Alarcón 1988), el cual consideró criterios florísticos, fitogeográficos y fisiográficos, representando un gran esfuerzo en explicar de manera sencilla la gran variedad de comunidades vegetales presentes en Venezuela.

En 1989, J. P. Veillon elaboró un mapa de vegetación con una modificación al sistema de zonas de vida propuesto por L. Holdridge, enfatizando que aparte de la temperatura y la precipitación media anual, también se debía analizar el número de meses áridos o duración anual del período del verano (Veillon, 1974; 1989). Actualmente, esta observación de J. P. Veillon, representa una de las principales variables climatológicas utilizadas para ubicar regiones con alta densidad y diversidad vegetal en el Neotrópico (ter Steege *et al.*, 2003; 2006).

Desde la publicación del mapa de Huber y Alarcón, la información sobre del conocimiento florístico y el estado actual de conservación de los bosques venezolanos se ha venido actualizando a través de mapas de vegetación elaborados por el MARNR en 1993-96 y 2003, así como por estudios en las diferentes regiones del país: en los Llanos (Aymard, 2005; Aymard y González, 2007); Amazonas (Clark *et al.*, 2000; Dezzeo *et al.*, 2000; Aymard *et al.*, 2009); Andes (Bono, 1996; Cuello, 2002; Cuello & Cleef, 2009; en este volumen) y Cordillera de la Costa (Meier, 1998; en este volumen). Otros aportes al conocimiento botánico de Venezuela constituyen la publicación de los nueve volúmenes de la Flora de la Guayana Venezolana (Steyermark *et al.*, 1985-2005), el “Catálogo anotado e ilustrado de la Flora vascular de los Llanos de Venezuela” (Duno de Stefano *et al.*, 2007), el “Nuevo Catálogo de la flora Vascular de Venezuela” (Hokche *et al.*, 2008) y

numerosas exploraciones botánicas en todo el territorio nacional. Esta nueva información, en conjunto con los resultados del inventario Forestal Nacional (MARNR-FAO, 2004) y los nuevos mapas de las formaciones vegetales asociadas a sus grados de intervención, proyecto de “Sistemas Ecológicos de Venezuela” (Madi *et al.*, 2008; 2009, en este volumen), ponen de manifiesto como la vegetación boscosa en Venezuela ha sido modificada drásticamente durante las últimas cinco décadas, sin que se tomara en cuenta los diferentes planes de manejo propuestos por los técnicos forestales (Kammesheidt *et al.*, 2003; Lozada, 2007). Como consecuencia, actualmente sólo queda menos del 20% de los bosques llaneros en su estado original (Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa, 2010), y otras regiones, como la Guayana (Bevilacqua *et al.*, 2002; 2007), Andes (Gómez y Molina, 2007), Cordillera de la Costa y Amazonía, han perdido considerables extensiones de vegetación boscosa (Angulo *et al.*; Madi *et al.*, en este volumen).

En un país como Venezuela, donde la diversidad fisiográfica y biológica es tan diversa, es prácticamente imposible unificar en un solo libro información en detalle sobre los diferentes aspectos generales del país y de la estructura y composición florística de todos los ecosistemas de bosques presentes. Sin embargo, en esta oportunidad, fue posible reunir información original con la colaboración de 51 investigadores de 18 instituciones, que han estudiado la vegetación boscosa en las cuatro unidades fisiográficas de Venezuela (Llanos, Colinas, Litoral y las Montañas). La información contenida en los diferentes capítulos de este libro, pone en evidencia la diversidad de bosques en Venezuela, esta característica los convierte en un tema de importancia a nivel político y social, especialmente por el uso y aprovechamiento de la biodiversidad, como una gran posibilidad de adquirir beneficios en el futuro inmediato. Sin embargo, el avance cada vez más acelerado y descontrolado de la destrucción de los bosques tropicales pone en serio peligro la capacidad de las comunidades vegetales de proveer sus servicios al medio ambiente y a la comunidad mundial (Larson *et al.*, 2007; Keesing *et al.*, 2010).

Si se desea proteger y utilizar de manera adecuada la biodiversidad que albergan nuestros bosques, es necesario implementar mecanismos para tratar de detener la deforestación, y a la vez adaptar la legislación relacionada con el manejo de las zonas protectoras, de reservas forestales y terrenos del Estado. Se requiere con urgencia la ejecución de un plan nacional de conservación y restauración de lo que todavía existe, de lo contrario, dentro de muy pocos años la vegetación boscosa será muy poca, tal como lo anticipó J. P. Veillon en 1976, y como consecuencia de todo lo expuesto, la biodiversidad se habrá reducido demasiado para ser aprovechada de manera sostenible por las sociedades modernas,

cada vez más demandantes de los servicios que nos prestan los recursos naturales.

BIBLIOGRAFÍA.

- Arellano, M. A. 1964. Relaciones Geográficas de Venezuela. Fuentes para la Historia Colonial de Venezuela. Biblioteca de la Academia Nacional de la Historia, Caracas (con ortografía corregida).
- Ara C., E. A y E. Arends. 1985. Los bosques de Venezuela. Pp. 45-51. En: Atlas de la vegetación de Venezuela. E. A. Ara C. (Ed.), MARNR, Dirección General de Información e Investigación de Ambiente, División de Vegetación. Caracas
- Aymard, G., R. Schargel, P. Berry y B. Stergios. 2009. Estudio de los suelos y la vegetación (estructura, composición florística y diversidad) en bosques macrotémicos no-inundables, estado Amazonas Venezuela (aprox. 01° 30'- 05° 55' N; 66° 00'- 67° 50' O). Biollania (Edic. Esp.) 9: 6-251.
- _____, & V. González. 2007. Consideraciones generales sobre la composición florística y diversidad de los bosques de los Llanos de Venezuela. Pp. 59-72. En: R. Duno de Stefano, G. Aymard & O. Huber (Eds.) Catálogo Anotado e ilustrado de la Flora Vascular de los Llanos de Venezuela. FUDENA-Fundación Polar-FIBV, Caracas, Venezuela.
- _____. 2005. Bosques de los Llanos de Venezuela: consideraciones generales sobre su estructura y composición florística. Pp. 19-48. En: J. M. Hétier y R. López F. (Eds.), Tierras Llaneras de Venezuela, SC-77.. IRD-CIDIAST. Mérida, Venezuela.
- Bevilacqua, M., J. D. Medina y D. Cárdenas. 2007. Situación de los bosques en la Guayana, Venezuela: La cuenca del Río Caura como caso de estudio. (Asociación Venezolana para la Conservación de Áreas Naturales (ACOANA). Caracas.
- _____, L. Cárdenas, A.L. Flores, L. Hernández, E. Lares B., M. Miranda, J. Ochoa G., M. Rodríguez, & E. Seling. 2002. Situación de los Bosques en Venezuela. La Región Guayana como caso de estudio. Informe del Observatorio Mundial de Bosques (GFW). Instituto de Recursos Mundiales y Fundación Polar. Caracas.
- Blanco, J. F. 1875. Documentos para la Historia de la Vida Pública del Libertador de, Tomo I. Imprenta la Opinión Nacional, Caracas.
- Bono, G. 1996. Flora y vegetación del estado Táchira. - Monogr. Reg. di Scien. Nat. 20. Torino, Italia.
- Castroviejo, S. 1989. Spanish floristic exploration in America. Pp. 347-354. In: Tropical forests (Botanical, Dynamics, Speciation and Diversity). L. B. Holm-Nielsen, I. C. Nielsen & H. Balslev (Eds.). Academic Press, London.
- Clark, H., R. Liesner, P. Berry, A. Fernández, G. Aymard y P. Maquirino. 2000. Catálogo anotado de la flora del área de San Carlos de Río Negro, Venezuela. Scientia Guianae 11:101-316.
- Codazzi, A. 1960. Resumen de la Geografía de Venezuela. Agustín Codazzi, Obras Escogidas volumen I. Ministerio de Educación, Dirección de Cultura, Departamento de Publicaciones, Caracas.
- _____. 1841. Resumen de la Geografía de Venezuela. H. Fournier & Cía. París. Francia.
- _____. 1840. Atlas Físico y Político de la República de Venezuela. Thierry & Frères, París, Francia, 19 cartas.
- Cuello, N. & A. M. Cleef. 2009. The forest vegetation of Ramal de Guaramacal in the Venezuelan Andes. Phytocoenología 39: 109-156.
- _____. 2002. Altitudinal changes in forest diversity and composition in the ramal de Guaramacal in the Venezuelan Andes. Ecotropicos 15: 160-176.
- Dezeo, N., P. Maquirino, P. E. Berry & G. Aymard . 2000. Principales tipos de bosques en el área de San Carlos de Río Negro, Venezuela. Scientia Guianae 11: 15-36.
- Duno de Stefano R., G. Aymard & O. Huber 2007. (Edit.). Catálogo ilustrado y anotado de las plantas vasculares de los Llanos de Venezuela. FUDENA, FUNDACIÓN POLAR, FIBV.
- Ewel, J. J., A. Madriz y J.A. Tosi, Jr. 1976. Zonas de vida de Venezuela. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico. 2^a edición. MAC-FONAIAP, Caracas. Venezuela. 1 mapa 1:2.000.000.
- _____, _____. 1968. Zonas de vida de Venezuela. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico. 1^a edición. MAC, Dirección de Investigación, Caracas. Venezuela. 1 mapa 1:2.000.000
- FAO/SF. 82/ VEN. 5. FAO. 1970. Estudio de preinversión para el desarrollo forestal de la Guayana Venezolana, Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO) Roma.
- Finol, H. 1980. Estructura y composición de los principales tipos de selvas venezolanas. Facultad de Ciencias Forestales, Instituto de Silvicultura, Universidad de los Andes, Mérida. Venezuela.
- _____. 1971. Nuevos parámetros a considerarse en el análisis estructural de las selvas vírgenes tropicales. Rev. Forest. Venez. 14: 29-42.
- _____. 1969. Posibilidades de manejo silvicultural para las Reservas forestales de la región Occidental. Rev. Forest. Venez. 12(17): 81-107
- _____. 1964. Estudio silvicultural de algunas especies comerciales en el bosque Universitario "El Caimital", Estado Barinas. Rev. Forest. Venez. 7(10-11): 17-63.
- Gómez, H. A. y M. Molina M. 2007. Principales causas de las deforestaciones en la vertiente sur del Parque Nacional Sierra Nevada, Venezuela. Rev. Forest. Venez. 51: 25-34.
- Hokche, O., P. Berry y O. Huber. (Eds.) 2008. Nuevo Catálogo de la Flora Vascular de Venezuela, Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Dr. T. Lasser". Caracas.
- Holdridge, L.R. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- Huber, O. y C. Alarcón 1988. Mapa de vegetación de Venezuela, con base en criterios fisiográfico-florísticos. 1:2.000.000. MARNR, The Nature Conservancy, Caracas. Venezuela.
- Hueck, K. 1960. Mapa de vegetación de la República de Venezuela. Bol. IFLA-IC 7: 1-16. Mapa 1:2.000.000.
- Humboldt, A. & A. Bonpland. 1908. Personal narrative of travels to the Equinoctial regions of America during the years 1799-1804. George Bell & Sons, London
- Kammesheidt, L. A. Torres-Lezama, W. Franco & M. Plonczak. 2003. Historia del aprovechamiento forestal y los tratamientos silviculturales en los bosques de los Llanos Occidentales de Venezuela y perspectivas de manejo forestal sostenible. Rev. Forest. Venez. 47: 87-110.
- Keesing, F., L. K. Belden, P. Daszak, A. Dobson, C. D. Harvell, R. D. Holt, P. Hudson, A. Jolles, K. E. Jones, C. E. Mitchell, S. S. Myers, T. Bogich & R. S. Ostfeld. 2010. Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. Nature 468: 647-652.
- Lamprecht, H. 1990. La silvicultura en los trópicos. Cooperación Técnica Repùblica Federal de Alemania, Eschborn, Germany.
- Larson, A. M., P. Pacheco, F. Toni & M. Vallejo. 2007. Trends in Latin American forestry decentralisations: legal frameworks, municipal governments and forest dependent groups. International Forestry Review 9: 734-747.
- Lindorf, H. 2008. Historia de las exploraciones botánicas en Venezuela. Pp. 17-40. En: Nuevo Catálogo de la Flora Vascular de Venezuela, O. Hokche, P. Berry y O. Huber.

- (Eds.), Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Dr. T. Lasser". Caracas.
- Lozada, J. R. 2007. Situación actual y perspectivas del manejo de recursos forestales en Venezuela. Rev. Forest. Venez. 51: 195-218.
- Lucena-Giraldo, M. & A. E de Pedro. 1992. La frontera caribeña: Expedición de límites al Orinoco (1754-1761). Cuadernos Lagoven, Edit. Arte S. A. Caracas, Venezuela.
- _____. 1990. La expedición de límites al Orinoco (1754-1761). Pp. 141-146. En: F. Pelayo López (Ed.) Pehr Löefling y la Expedición al Orinoco, Sociedad Estatal Quinto Centenario, Madrid. España.
- Madi, Y., L. Rodríguez, A. León, J. Martínez, M. Delgado, D. Gil y A. Henríquez. 2009. Vegetación de Venezuela 1979-1982 recopilación de Sistemas ambientales de Venezuela. Proyecto Ven/79/001. Oficina de Análisis Estratégico, Coordinación de investigación e información ambiental. Ministerio del Poder Popular para el Ambiente, Caracas.
- _____, A. Henríquez, D. Gil, L. Rodríguez, A. León, J. Martínez, M. Delgado, J. Vázquez y J. Santander. 2008. Herramientas digitales para una gerencia ambiental integral: recopilación y digitalización en un SIG del mapa de "Vegetación actual de Venezuela" 1979-1982. Recopilación de sistemas ambientales capas de información en SIG a escala 1:250.000 a nivel nacional. Oficina de Análisis Estratégico, Coordinación de investigación e información ambiental. Ministerio del Poder Popular para el Ambiente, Caracas.
- Mann, C. C. 2006. 1491: New revelations of the Americas before Columbus. Vintage Books, New York.
- MARNR-FAO. 2004. Elaboración de la metodología para la realización del Inventario Forestal Nacional, Informe Final Proyecto TCP/0166(A). Dirección General de Bosques, Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales, Caracas.
- Medina, E., R. Herrera, R. Jordan & C. Klinge. 1977. The Amazon project of the Venezuelan Institute for Scientific Research. Natural Resources 13: 4-6.
- Meier, W. 1998. Flora und Vegetation des Avila-Nationalparks (Venezuela-Küstenkordillere) unter besonderer Berücksichtigung der Nebelwaldstufe. Dissertationes Botanicae No. 296: 1-485.
- Pittier, H. & Ll. Williams. 1945. A review of the Flora of Venezuela. Pp. 102-105. In: F. Verdoon (Ed.) Plants and Plant Science in Latin America. Chronica Botanica Co. Waltham. Mass. USA.
- _____. 1937. Clasificación de los Bosques. Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 4(30): 93-110.
- _____. 1920. Esbozo de las formaciones vegetales de Venezuela con una breve reseña de los productos naturales y agrícolas. Caracas. Lit. del Comercio, Caracas, Venezuela, 1 mapa.
- Portillo-Quintero, C. A. & G. A. Sánchez-Azofeifa. 2010. Extent and Conservation of tropical dry forests in the Americas. Biological Conservation 143: 144-155.
- Santaromita, E. 1961. Bosques, Mapa forestal 1: 250.000. En: Reconocimiento Agropecuario-Forestal del Oriente de la Guayana Venezolana. Corporación Venezolana de Guayana (CVG), Consejo de Bienestar Rural (CBR), Ministerio de Agricultura y Cría (MAC), Caracas.
- _____. 1958. Recursos agrícolas, pecuarios y forestales del estado Falcón. Ministerio de Agricultura y Cría, Dirección de Recursos Naturales Renovables, mapa forestal 1:500.000, Caracas.
- Smith, R. 1972. La vegetación actual de la región centro Occidental: Falcón, Lara, Portuguesa y Yaracuy de Venezuela, un resumen ecológico de acuerdo a la fotointerpretación. Bol. IFLA 39-40:3-44. Mapa de vegetación 1:400.000.
- Steyermark, J. A., P. E. Berry, K. Yatskievych y B. K. Holst. (Eds. generales) 2005. Flora of the Venezuelan Guayana. Volume 9: Rutaceae-Zygophyllaceae (P. E. Berry, K. Yatskievych y B. K. Holst, Eds. vol.). Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- _____, ____ y B. K. Holst. (Eds.). 1995. Flora of the Venezuelan Guayana, Vol. 1. (Introduction). Timber Press, Portland. USA.
- Striker, M. M. y E. Rojas. 1955. Estudio sobre los recursos agropecuarios del estado Guárico occidental. Consejo Bienestar Rural, Estudios especiales (vegetación y uso de la tierra), mapa 1:250.000. Caracas.
- Tamayo, F. 1958. Notas explicativas del ensayo del mapa fitogeográfico de Venezuela (1955). Rev. For. Venez. 1(1): 7-31.
- _____. 1955. Mapa fitogeográfico preliminar de la República de Venezuela. Caracas. Escala 1:2.000.000.
- ter Steege, H., N. C. Pitman, O. Phillips, J. Chave, D. Sabatier, A. Duque, J. F. Molino, M. F. Prévost, R. Spichiger, H. Castellanos, P. von Hildebrand & R. Vásquez. 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. Nature 443(28): 444-447.
- _____, N. C. Pitman, D. Sabatier, H. Castellanos, P. van der Hout, D. C. Daly, M. Silveira, O. Phillips, R. Vasquez, T. van Andel, J. Duivenvoorden, A. A. de Oliveira, R. Ek, R. Lilah, R. Thomas, J. van Essen, C. Baider, P. Maas, S. Mori, J. Terborgh, P. Nuñez, H. Mogollón & W. Morawetz. 2003. A spatial model of tree α-diversity and tree density for the Amazon. Biodiversity and Conservation 12: 2255-2277.
- Texera-Arnal, Y. 1991. La exploración botánica en Venezuela (1754-1950). Fondo Edit. Acta Ci. Venez. UCV, Caracas.
- Veillon, J. P. 1997. Los bosques naturales de Venezuela. Parte III. Los bosques tropófitos o veraneros de la zona de vida de Bosque Seco Tropical. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de los Andes, IFLA, Mérida. Venezuela.
- _____. 1989. Los bosques naturales de Venezuela. Parte I. El medio ambiente. Instituto de Silvicultura, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- _____. 1985. El crecimiento de algunos bosques naturales de Venezuela en relación con los parámetros del medio ambiente. Rev. Forest. Venez. 29: 5-122.
- _____, E. Quintero & R. Milano 1977. Estimación del volumen total de los árboles y de la masa forestal de algunos tipos de bosques naturales venezolanos. Revista Forest. Venez. 27: 71-89.
- _____, V.W. Konrad & N. García. 1976. Estudio de la masa forestal y su dinamismo en parcelas de diferentes tipos ecológicos de bosques naturales de tierras bajas de Venezuela. A. El Bosque húmedo tropical, Reserva Forestal de Imataca. Rev. Forest. Venez. 26: 73-105.
- _____. 1974. Relaciones entre los bosques naturales y el clima en diferentes zonas ecológicas del noroccidente de Venezuela. Instituto de Silvicultura, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de los Andes, Mérida. Venezuela.
- _____. 1962. Relación de ciertas características de la masa forestal de los bosques de unas zonas bajas de Venezuela con el factor climático: humedad pluvial. Rev. Forest. Venez. 6-7: 35-95.
- Williams, L. 1942. Exploraciones botánicas en la Guayana Venezolana. I. El medio y bajo Caura. Servicio Botánico, Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas.
- _____. 1941. The Caura valley and its forests. Geogr. Rev. (New York) 31(3): 424-429.
- _____. 1940. Botanical exploration in the middle and lower Caura. Venezuela. Trop. Woods 62: 1-20.

UNA RESEÑA DE LA GEOGRAFÍA FÍSICA DE VENEZUELA, CON ENFÁSIS EN LOS SUELOS

Richard Schargel^{†1}

INTRODUCCIÓN

Las variaciones del relieve, geología y clima en el territorio venezolano, aunado a una compleja historia geológica, determinan la existencia de una gran variedad de suelos y de una extraordinaria diversidad de flora y fauna. Con esta breve descripción de las características más relevantes del medio natural venezolano, se pretende ilustrar la variabilidad territorial, tomando como marco la sectorización del país en regiones fisiográficas propuestas por Zinck (1981), basado en el libro de Cárdenas (1969). Las regiones fisiográficas descritas presentan algunas modificaciones de la denominación original y ajustes en la delimitación de subdivisiones, basado en información geológica, fisiográfica y de suelos.

Antes de describir cada provincia fisiográfica se incluyen aspectos generales sobre la historia geológica, los paisajes geomorfológicos, el clima y se hace énfasis en la información de los suelos del territorio de Venezuela.

Historia geológica del Cenozoico

Esta descripción parte del final del Cretácico hace más de 65 millones de años, cuando el mar cubría la mayor parte del territorio venezolano al norte del Escudo de Guayana. Hacia fines del período comenzó una regresión marina debido al levantamiento del Cráton de Guayana y la acumulación de sedimentos provenientes del mismo. Esta regresión continuó durante el Cenozoico, interrumpida por transgresiones marinas, en una evolución geológica de gran dinamismo, que culminó con el ascenso de las cordilleras de Mérida, Perijá y del Sistema Montañoso de la Costa, acompañado por el hundimiento de las cuencas circundantes y su relleno con sedimentos.

Durante el Paleoceno y Eoceno Inferior el mar se había retirado de la mayor parte de los Llanos Occidentales, del sector ocupado actualmente por la Cordillera de Mérida y de la parte sur de los Llanos Centrales y Orientales. Allí se encontraban relieves sometidos a erosión y tránsito fluvial, sin elevaciones pronunciadas. Al oeste y suroeste del lago de Maracaibo se encontraba una gran planicie deltaica que progradaba sobre el lago actual, el cual se encontraba cubierto por el mar, al igual que la región Falcón - Lara. Al sureste de la provincia deltaica se formaba una planicie fluvial que cubría a la anterior a medida que ésta avanzaba hacia el noreste. Durante el Eoceno Medio temprano continuó

la sedimentación deltaica y fluvial en el occidente de Venezuela, acompañado por subsidencia en el surco de Barquisimeto y en el norte de los Llanos Occidentales, hasta el estado Barinas, donde se desarrolló una sedimentación fluvio-deltaica y la sedimentación litoral transgredió sobre la provincia deltaica.

Al final del Eoceno medio se produjeron en Venezuela occidental movimientos tectónicos que levantaron casi toda la zona, interrumpiendo la sedimentación en las cuencas de Barinas - Apure, de Maracaibo y de Falcón, predominando la erosión en estas cuencas y localmente sedimentación continental. Esta condición persiste durante el Oligoceno, excepto en la Cuenca de Falcón, en la cual se inició sedimentación marina que persistió hasta el Mioceno Inferior. Durante el Mioceno ocurrió una transgresión marina extensa, pero de duración relativamente corta, en la Cuenca de Maracaibo. El levantamiento incipiente de los Andes venezolanos durante el Mioceno Medio determinó el inicio de una importante sedimentación continental en las cuencas de Barinas - Apure y de Maracaibo (González de Juana *et al.*, 1980).

Según Díaz de Gamero (1996), hasta el Eoceno Medio un gran río (Proto-Orinoco) fluía de sur a norte, entre la Cordillera Central de Colombia al oeste y el Escudo de Guayana al este, drenando una enorme cuenca baja, para terminar en un delta ubicado en la actual depresión del Lago de Maracaibo. Los levantamientos regionales a finales del Eoceno Medio desplazan el delta del Proto-Orinoco hacia el sureste. Hacia finales del Oligoceno, el recorrido de este río hacia el norte, se prolonga hasta desembocar en la parte occidental de la Cuenca de Falcón, afectada durante esa época por una marcada subsidencia. Esta ubicación del Proto-Orinoco, con un limitado desplazamiento de su desembocadura hacia el este se mantiene hasta finales del Mioceno Medio, cuando se inicia el levantamiento de la Cordillera Oriental de Colombia y de los Andes de Mérida, forzando al río a fluir hacia el este, en la dirección del curso actual del Orinoco.

La Cuenca de Venezuela Oriental durante el Paleoceno y Eoceno Inferior, recibe principalmente sedimentos aportados por los ríos que drenan hacia el norte, desde el Escudo de Guayana. El levantamiento incipiente del sector occidental del Sistema Montañoso del Caribe a partir del Eoceno Medio determina aportes desde el norte. El Oligoceno y Mioceno se caracterizan por invasiones marinas. El

¹ Unellez-Guanare. Vicerrectorado de Producción Agrícola, Programa de Ciencias del Agro y del Mar. Guanare, estado Portuguesa, Venezuela

levantamiento del Sistema Montañoso del Caribe a partir del Mioceno Medio determina un incremento en el relleno sedimentario, al cual se suman los aportes del Río Orinoco, cuyo delta avanza sobre esta cuenca, a partir del cambio de curso señalado por Díaz de Gamero (1996).

El Plioceno muestra el predominio de sedimentación continental en Venezuela, con ambientes salobres y deltaicos en los Llanos Orientales (González de Juana *et al.*, 1980). El levantamiento de las cordilleras de los Andes y del Caribe fue muy marcado durante el Plioceno y continuó en el Cuaternario, provocando una intensa sedimentación, la cual continúa hasta el presente, sobre extensiones importantes de la depresión de Maracaibo, de los Llanos Occidentales y en el delta del Río Orinoco.

El Cuaternario se inició hace alrededor de 1,6 millones de años, con la intensificación de los episodios glaciares e interglaciares que se habían iniciado durante el Plioceno tardío. Actualmente se reconoce la existencia de 17 ciclos glaciares (Méndez, 1997). Durante las glaciaciones, además de la disminución de la temperatura, disminuye marcadamente el nivel del mar y ocurren cambios en las lluvias, con implicaciones importantes para la distribución de la flora y fauna. Durante la última glaciación el nivel del mar se encontraba de 100 a 120 m debajo del nivel actual y había conexión terrestre entre el continente y las islas de Trinidad y Margarita. Gran parte del territorio venezolano estaba afectado por un clima árido con una disminución marcada de la superficie ocupada por bosques (Schubert, 1988). La expansión de los glaciares y de las zonas periglaciales, estas últimas hasta elevaciones de apenas 2.200 m snm, comparado con elevaciones de 3.600 m snm en la actualidad, significó un cambio marcado de la vegetación a diferentes elevaciones. Por otra parte, durante los episodios glaciares ocurrieron marcadas fluctuaciones climáticas.

La última glaciación culmina hace alrededor de 10.000 años, con el inicio del interglacial conocido como Holoceno o Reciente. Durante este episodio las fluctuaciones climáticas han sido relativamente menores que durante el glacial.

PAISAJES GEOMORFOLÓGICOS

Se describen basado en el trabajo de Zinck (1981) modificado por MARNR (1991).

Planicie

Extensiones planas con desniveles inferiores a 10 m y pendientes generales inferiores a 1%. Están conformados por sedimentos aluviales, lacustrinos, marinos y/o transportados por el viento (eólicos). En las planicies eólicas con dunas muy altas pueden aparecer desniveles mayores de 10 m. Las planicies aluviales están constituidas por llanuras de desborde o de explayamiento de los diversos ríos que la recorren. Si éstos se encuentran levemente

entallados se forman vegas con desniveles inferiores a 10 m en relación con las llanuras. Estas vegas también están presentes a lo largo de los ríos que entallan a las planicies eólicas.

Altiplanicie

Es una extensión plana entallada por valles. Está conformada por mesas bordeadas por barrancos. Son planicies antiguas que fueron levantadas por procesos tectónicos, por lo cual ocurre una marcada incisión de los cursos fluviales. El tipo de relieve característico de este paisaje es la mesa, un terreno elevado y relativamente plano, bordeado por taludes. Puede ser plana o ligeramente ondulada. Es un paisaje extenso en los Llanos orientales.

Montaña

Es un paisaje alto y accidentado. Los desniveles entre las cimas y los valles vecinos son superiores a 300 m.

Lomerío o colinar

Es un paisaje de disección, constituido por colinas y/o lomas, con desniveles entre las cimas y los valles adyacentes desde 10 hasta 300 m. Las colinas tienen una circunferencia basal aproximadamente circular y las lomas son alargadas.

Valle

Es un terreno alargado, recorrido por un curso de agua y situado entre paisajes más altos. Incluye las unidades geomorfológicas depositadas por el río, tales como la llanura de desborde expuesta a inundaciones ocasionales, generalmente entallada por una vega con inundación frecuente y las terrazas que ocupan niveles altos no expuestos a inundaciones por desborde del río. Existen valles constituidos solamente por llanuras de desborde y vegas, mientras que otros tienen varios niveles de terrazas.

Piedemonte

La definición de Zinck (1981) incluye en el piedemonte todos los relieves bajos de transición (colinas, lomas, planos inclinados) ubicados entre un paisaje elevado y uno más bajo.

La definición del MARNR (1991), utilizada en este escrito, incluye en el piedemonte solamente los planos inclinados de pendiente y génesis variable, ubicados entre un paisaje elevado (montaña, altiplanicie, lomerío, tepui) y uno más bajo (valle, planicie, peniplanicie). Las colinas y lomas son incluidas en el paisaje colinar o de lomerío, independientemente de su posición respecto a paisajes más elevados.

Los planos inclinados que forman el paisaje de piedemonte frecuentemente están constituidos por conos de deyección y abanicos aluviales coalescentes, con pendientes entre 1 y 8%. Alrededor de los

tepuias se forman planos inclinados constituidos por taludes de derrubios con pendientes mayores.

Peniplanicie

Consiste en grandes extensiones ligeramente onduladas, con desniveles que usualmente no superan los 15 m. Se han formado por procesos de erosión y alteración química de las rocas. Incluye colinas y lomas muy bajas suavemente onduladas, pequeños planos inclinados alrededor de las colinas y vegas. Este paisaje es típico de la región Guayana.

Tepui

Es un paisaje con una superficie amplia relativamente plana en conjunto, aunque con muchas irregularidades y afloramientos rocosos; bordeada por barrancos rocosos verticales. Al pie de los barrancos se forman planos inclinados constituidos por taludes de derrubios. Tiene similitud con la altiplanicie. Este paisaje solamente se encuentra sobre las areniscas del Grupo Roraima en el escudo de Guayana.

CLIMA

Las estaciones lluviosas y secas que caracterizan al territorio venezolano son consecuencia del desplazamiento hacia el norte y sur de la zona de calmas ecuatoriales, denominada convergencia intertropical (ZCI). Esta zona forma una franja de bajas presiones próxima al ecuador que rodea la tierra y hacia la cual se dirigen vientos cargados de humedad desde los hemisferios norte y sur. Cuando la convergencia intertropical se halla sobre el país se instalan las lluvias, las cuales disminuyen a medida que la convergencia intertropical se desplaza hacia el hemisferio sur (Sánchez Carillo, 1960).

Otras perturbaciones atmosféricas que periódicamente afectan el territorio provocando lluvias, son invasiones de aire frío procedente de América del Norte y el avance de las "ondas del este" que se desplazan de este a oeste sobre el norte y centro de Venezuela. Por otra parte, las sequías son favorecidas por la formación de zonas de alta presión sobre el centro del país.

Los huracanes tropicales en el océano Atlántico y el mar Caribe ocurren anualmente entre junio y noviembre. Estos centros de baja presión se desplazan en latitudes mayores de 12° norte y por lo tanto no inciden directamente sobre el territorio venezolano. Sin embargo, cuando su trayectoria se aproxima a las costas venezolanas, originan fuertes precipitaciones, vientos y oleaje, especialmente en las islas y el oriente del país.

La persistencia más larga de la convergencia intertropical en el sur del país, determina el incremento de las precipitaciones medias anuales y la disminución en la duración del período lluvioso de norte a sur. Sin embargo, esta tendencia general es modificada por la orografía del territorio, la cual determina

variaciones importantes de las precipitaciones en los flancos montañosos, de acuerdo a su elevación y exposición a los vientos dominantes.

Las precipitaciones medias anuales sobre el territorio venezolano varían de menos de 500 mm en la costa norte, hasta alrededor de 4.000 mm en sectores del sur del país y en algunos núcleos de alta precipitación en la cordillera andina. En la mayor parte del territorio la precipitación se encuentra entre 1.000 y 2.000 mm.

La temperatura varía con la elevación, disminuyendo en promedio 0,6°C por cada 100 m de incremento de altitud. Predominan en el territorio vientos de baja intensidad.

SUELOS

Se describen los principales órdenes de suelos presentes en cada provincia fisiográfica, en base a la taxonomía del "Soil Survey Staff" (2003). De los 12 órdenes que agrupan los suelos del mundo, 10 se encuentran en Venezuela. También se señalan clases de drenaje (excesivo, bueno, imperfecto, pobre y muy pobre) y la suma de bases intercambiables en los horizontes superiores (0-25 cm), como una medida de la fertilidad de los suelos. Las categorías establecidas para la suma de bases intercambiables son una modificación de la propuesta de Sarmiento (1990), con las siguientes categorías:

- Suelos hiperdistróficos: < 1 meq/100 g de suelo
- Suelos distróficos: 1 - 2 meq/100 g de suelo
- Suelos hipodistróficos: 2,1 - 5 meq/100 g de suelo
- Suelos mesotróficos: 5 - 10 meq/100 g de suelo
- Suelos eutróficos: >10 meq/100 g de suelo

Histosoles

Los Histosoles corresponden a los suelos con material orgánico en la superficie o a poca profundidad. Se han formado a partir de la acumulación de residuos vegetales, generalmente mezclados con materia mineral. El material orgánico debe tener un contenido mínimo de carbono orgánico, que varía de 12 a 18% (21 a 31% de materia orgánica), para contenidos de arcilla en la fracción mineral entre 0 y 60% o más. La capa de material orgánico debe estar a menos de 40 cm de profundidad y tener un grosor mínimo de 40 cm, o de 60 cm si la densidad aparente del material orgánico húmedo es menor de 0,1.

Estos suelos son extensos en el delta del Río Orinoco. En el resto del país se encuentran localizados en sitios que favorecen la descomposición lenta de los residuos orgánicos acumulados.

Entisoles

Este orden agrupa a los suelos con un escaso desarrollo de los horizontes que se forman por los diversos procesos que convierten el material originario en suelo. El único horizonte usualmente presente

consiste en una delgada capa superficial de acumulación de materia orgánica. Las características físicas y químicas de estos suelos reflejan las características del material originario y de acuerdo a éste varía de hiperdistróficos a eutróficos. Los principales Entisoles presentes en Venezuela se originan bajo las siguientes condiciones:

- Suelos ubicados sobre sedimentos aluviales y marinos recientemente depositados, habiendo transcurrido insuficiente tiempo para formar horizontes. Generalmente tienen drenaje pobre y/o están expuestos a inundaciones frecuentes. Varían de distróficos a eutróficos.
- Suelos formados sobre arena cuarzosa, resistente a las transformaciones físicas y químicas que forman horizontes. Son hiperdistróficos o distróficos.
- Suelos sobre vertientes que sufren fuerte erosión, por lo cual tienen profundidades menores de 25 cm, sobre roca con diversos grados de alteración, estos varían de distróficos a eutróficos.
- Suelos formados sobre acumulaciones de materiales gruesos (fragmentos con diámetros mayores de 2 mm), con escaso material fino (limo, arcilla). Son hiperdistróficos o distróficos.

Inceptisoles

Este orden agrupa a los suelos que han sufrido transformaciones ligeras a moderadas del material originario y la formación de horizontes que se desarrollan en pocos siglos. Además del horizonte superficial con acumulación de materia orgánica, se han formado horizontes subyacentes con estructura blocosa o prismática, que sustituye la estructura de la roca madre o sedimento (horizonte cámbico). Cuando el material originario es calcáreo muestran evidencias de remoción del carbonato de calcio. Los procesos de meteorización han originado colores rojizos en algunos Inceptisoles bien drenados. En otros, con drenaje imperfecto o pobre, la alternancia estacional de condiciones anaeróbicas y aeróbicas, han originado la redistribución del hierro y manganeso, con la formación de zonas de concentración de óxidos de estos elementos, para formar manchas, nódulos y concreciones. Varían de distróficos a eutróficos. Algunos Inceptisoles distróficos y/o pobemente drenados tienen horizontes superficiales oscuros y gruesos (horizonte úmbrico); otros con drenaje muy pobre tienen una capa superficial dominada por materiales orgánicos con un grosor entre 20 y 40 cm (horizonte hístico).

Los Inceptisoles se encuentran distribuidos en todo el territorio nacional, excepto en las regiones áridas del país, donde son reemplazados por los Aridisoles. Son comunes en planicies aluviales y fondos de valle ocupados por aluviones recientes; también sobre superficies de terreno moderadamente estable en montañas y lomeríos.

Vertisoles

Agrupan suelos con alto contenido de arcillas expansibles, con fuerte agrietamiento cuando secos. El drenaje varía de bueno a pobre. Varían de hiperdistróficos a eutróficos.

Estos suelos son comunes sobre sedimentos arcillosos de planicies aluviales y también se han formado por la alteración de rocas sedimentarias arcillosas (luitas).

Mollisoles

Agrupan suelos con horizonte superficial de color oscuro, relativamente rico en materia orgánica, grueso (generalmente más de 25 cm) y con alta saturación con bases en todo el perfil (horizonte móllico). Estos suelos son mesotróficos a eutróficos.

Los Mollisoles se encuentran localmente sobre aluviones ricos en bases y sobre rocas calcáreas en lomeríos y montañas.

Spodosoles

Se forman sobre materiales originarios arenosos, bajo condiciones climáticas muy húmedas que favorecen el traslado de compuestos orgánicos coloidales ácidos, desde los horizontes superficiales hasta subyacentes, donde se acumulan para originar horizontes oscuros, ricos en materia orgánica (horizonte spódico). Entre los horizontes superficiales y el horizonte de acumulación, se encuentran horizontes de color gris claro a blanco y bajos en materia orgánica. Estos suelos son distróficos o hiperdistróficos.

Estos suelos ocupan extensiones importantes en el sur del estado Amazonas, sobre arenas con drenaje pobre o muy pobre. Extensiones menores de Spodosoles han sido descritas sobre areniscas en los páramos húmedos de los Andes (Sociedad Venezolana de la Ciencia del Suelo, 1982).

Oxisoles

Los suelos que integran este orden han estado expuestos a una meteorización intensa que ha eliminado a diversos minerales, persistiendo los más resistentes. En la fracción arena predomina el cuarzo y en la arcilla la caolinita. El limo relativamente poco abundante en los Oxisoles, contiene cuarzo y en el limo fino caolinita. Los óxidos e hidróxidos de hierro y aluminio (hematita, goetita, gibsita) abundan en todas las fracciones y dominan la mineralogía en algunos Oxisoles; forman nódulos en la arena y limo, y revisten a las partículas de arcilla (Scharrel, 1977). La mineralogía origina una baja capacidad de intercambio catiónico y muy bajas reservas de nutrientes para las plantas. En Venezuela estos suelos generalmente son distróficos o hiperdistróficos.

A menos que la textura de los horizontes superficiales sea arcillosa, no se observan en estos suelos

incrementos de arcilla hacia los horizontes subyacentes. Solamente en el escudo de Guayana son extensos estos suelos.

Alfisoles

Estos suelos tienen debajo de la superficie un horizonte de acumulación de arcilla, parte de la cual ha sido trasladada desde los horizontes superficiales (horizonte argílico o kándico, si la arcilla tiene baja capacidad de intercambio catiónico). Además, tienen una saturación con bases intercambiables moderada a alta, por lo menos en la parte inferior del perfil. Estos suelos generalmente son hipodistróficos o mesotróficos.

Son extensos en el país, habiéndose formado a partir de aluviones o a partir de rocas de litología diversa. Ocupan superficies relativamente estables que no han sido afectados por sedimentación muy reciente o por erosión fuerte.

Ultisoles

Al igual que los Alfisoles, estos suelos tienen un horizonte argílico o kándico. Además, tiene una baja saturación con bases. Generalmente son hiperdis-tróficos o distróficos. Algunos Ultisoles tienen las mismas características mineralógicas de los Oxiso-les, de los cuales difieren por presentar un incremento notorio en el contenido de arcilla, desde el horizonte superficial al subyacente y no tener texturas arcillosas en el horizonte superficial.

Son suelos extensos sobre superficies estables en el escudo de Guayana, los llanos orientales y en zonas montañosas húmedas poco afectadas por erosión reciente.

Aridisoles

Estos suelos están secos durante la mayor parte del año y no están húmedos en la parte superior del perfil durante 90 días consecutivos. No tienen las características de los Vertisoles, Oxisoles o Molliso-les. Poseen debajo del horizonte superficial algún horizonte originado por procesos formadores de suelos, tales como cámbico, argílico, cárlico (acumulación de carbonato de calcio) gáspico (acumulación de yeso) o sálico (muy fuerte acumulación de sales solubles). Abundan en las regiones semiáridas y áridas de la costa y en el estado Lara.

REGIONES FISIOGRÁFICAS

La figura 1 muestra un mapa de la distribución de las regiones fisiográficas. Los aspectos concernientes a la vegetación en las regiones fueron tomados de los mapas de Hueck (1960) y de Huber & Alarcón (1988).

Escudo de Guayana (G)

La geología del escudo de Guayana consiste de un basamento de rocas ígneas y metamórficas del Precámbrico, constituidas principalmente por rocas

graníticas y gneises. Este basamento se encuentra cubierto parcialmente por las areniscas del Grupo Roraima; rocas intrusivas básicas penetraron el basamento y el Grupo Roraima (Bellizzia *et al.*, 1976).

El relieve permite separar tierras bajas (< 500 m snm) de elevadas (500 m snm o más); estas últimas incluyen tierras altas (1.500 - 3.000 m snm). Las subregiones indicadas en el mapa corresponden a una simplificación de las regiones fisiográficas de la Guayana propuestas por Huber (1995).

• Tierras elevadas orientales (G1)

El sustrato geológico está constituido principalmente por rocas del Grupo Roraima, con numerosas intrusiones de rocas básicas. El basamento ígneo - metamórfico aflora en esta subregión principalmente al norte y oeste. Comprende el paisaje de altiplanicie conocido como Gran Sabana, tepuies, lomeríos y montañas.

La precipitación media anual es superior a 1.500 mm alcanzando más de 3.500 mm en algunos sectores.

Los suelos de la altiplanicie, lomeríos y montañas bajas son principalmente Ultisoles bien drenados, con texturas medias e hiperdistróficos; frecuentemente son esqueléticos (con abundantes fragmentos minerales mayores de 2 mm). Los Ultisoles formados a partir de rocas básicas comúnmente son mesotróficos en el horizonte superficial. Sin embargo, las bases intercambiables disminuyen marcadamente en los horizontes subyacentes hasta niveles hiperdistróficos. También se encuentran Entisoles arenosos e Inceptisoles hiperdistróficos y pobremente drenados, en las vegas inundadas por ríos y caños. Sobre los Tepuies son comunes aflo-ramientos rocosos, Entisoles superficiales, Ultisoles e Histosoles muy pobremente drenados, en las áreas donde se acumulan aguas superficiales (CVG Técnica Minera C. A., 1989).

En esa subregión se encuentran sabanas gramíneas abiertas, arbustivas y con morichales, bosques y arbustales siempreverdes y sobre los tepuies vegetación herbácea-arbustiva.

• Tierras elevadas occidentales (G2)

El sustrato geológico está constituido principalmente por el basamento de rocas ígneas y metamórficas. Las areniscas del Grupo Roraima ocupan una extensión mucho menor, aun cuando se destacan algunos tepuies prominentes. Las intrusiones de rocas básicas son escasas, encontrándose principalmente en la cuenca alta del Río Ventuari. Predomina el paisaje de montaña con algunos Tepuies.

La precipitación media anual es superior a 2.000 mm alcanzando más de 3.000 mm en algunos sectores.

Los suelos más extensos son los Ultisoles, seguidos por Oxisoles e Inceptisoles. Tienen buen drenaje, texturas medias a finas, son hiperdistróficos a distróficos y algunos son esqueléticos. Los Ultisoles y Oxisoles formados a partir de rocas básicas son mesotróficos a eutróficos en el horizonte superficial

y distróficos a hiperdistróficos en los subyacentes (MARNR-ORSTOM, 1987; Schargel, 1977).

En esa subregión predominan los bosques siempreverdes y vegetación herbácea-arbustiva sobre los tepuies.

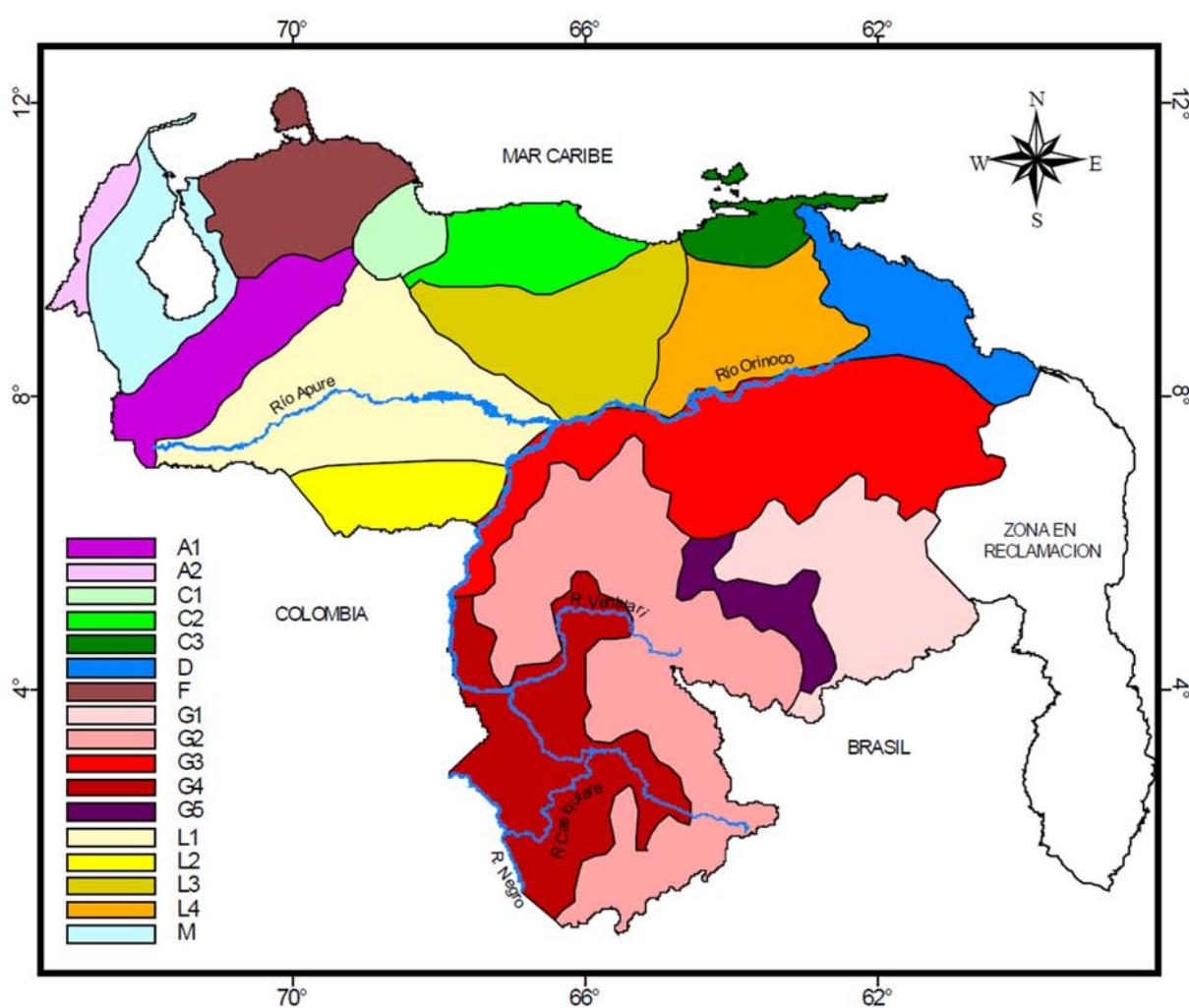


Fig. 1. Mapa de regiones fisiográficas de Venezuela.

- **Tierras bajas del norte (G3)**

Se extiende a lo largo del margen sur del Río Orinoco desde las planicies deltaicas al este, hasta la desembocadura del Río Sipapo en el estado Amazonas. Predominan lomeríos y peniplanices e incluye algunos terrenos elevados como la Serranía de Imataca. Mesas similares a las existentes en los llanos orientales se encuentran al sur del tramo inferior del Río Orinoco. El sustrato geológico está constituido principalmente por el basamento ígneo - metamórfico, con numerosos afloramientos de grandes cúpulas de rocas graníticas, especialmente

en el sector occidental de la subregión. Las rocas básicas son muy escasas, excepto en el sector oriental.

La precipitación media anual varía de 900 a 1.200 mm en el sector norte y central de la subregión, incrementando al este, oeste y sur, hasta alrededor de 2.000 a 2.500 mm.

Los suelos más extensos son los Ultisoles, seguidos por Oxisoles. Tienen buen drenaje, texturas medias a finas, son hiperdistróficos a distróficos y algunos son esqueléticos. Ultisoles pobemente drenados se encuentran en las áreas bajas de las peniplanices. Sobre planos inclinados alrededor de

colinas son comunes Ultisoles con horizontes superficiales arenosos y arenas profundas con drenaje excesivo (Entisoles). Vegas expuestas a inundaciones están ocupadas por Inceptisoles distróficos, con texturas medias a finas y drenaje pobre (Blancaneaux *et al.*, 1977; CVG Técnica Minera C. A., 1989, 1991; Schargel *et al.*, 1980; Schargel y Marvez, 2009).

En la franja norte predominan sabanas arbustivas, asociadas con bosques semidecíduos. Hacia el extremo este y hacia el sur se encuentran bosques siempreverdes (Aymard *et al.*, 2009). A lo largo de ríos y caños se encuentran bosques ribereños inundados estacionalmente. Los afloramientos graníticos están ocupados parcialmente por vegetación saxícola, sobre suelos con pocos centímetros de grosor y en grietas (Entisoles muy superficiales). Esta vegetación incluye desde pequeños grupos de hierbas hasta bosques bajos y medios (Gröger, 1994).

- **Tierras bajas del suroeste (G4)**

Comprende las peniplanicies y los lomeríos bajos que se extienden a lo largo de los ríos Casiquiare, Guainía - Negro, Ventuari y alto Orinoco. Pocos terrenos elevados se encuentran incluidos en esta subregión, destacándose el tepui Yacapana al sureste de la confluencia de los ríos Orinoco y Ventuari.

El sustrato geológico está constituido por rocas ígneo - metamórficas con poca cobertura del Grupo Roraima y muy escasas intrusiones de rocas básicas.

La precipitación media anual varía de 2.200 hasta más de 3.500 mm.

La mayoría de los suelos de los lomeríos y sobre las colinas bajas de las peniplanicies, clasifican según las últimas claves de la taxonomía en el orden de los Ultisoles; los Oxisoles ocupan una extensión menor. Son suelos bien drenados, con texturas medias a finas y mayormente hiperdistróficos. Arenas cuarzosas se encuentran entre las lomas y también ocupan extensas llanuras planas a suavemente onduladas. En el sector sur de esta subregión, desde la cuenca alta del Río Atabapo hasta el Río Negro, estos suelos arenosos clasifican como Spodosoles, por presentar un horizonte spódico a menos de 2 m de profundidad. Son suelos con drenaje pobre a muy pobre, distróficos a hiperdistróficos (Schargel *et al.*, 2000, 2001, Schargel y Marvez, 2009).

Los Spodosoles no son frecuentes al norte de la subregión, donde la mayoría de las arenas cuarzosas clasifican como Entisoles. En las zonas de inundación de los ríos son comunes Inceptisoles, con texturas medias a finas y Entisoles arenosos; estos suelos tienen drenaje pobre y son distróficos

a hiperdistróficos. Bajo bosques de pantano se encuentran Histosoles (MARNR-ORSTOM, 1987).

Sobre Spodosoles muy poblemente drenados se encuentran bosques esclerófilos siempreverdes, conocidos como caatinga amazónica. Bosques siempreverdes con una composición florística que difiere de la caatinga, ocupan Ultisoles, Oxisoles y también Spodosoles con drenaje imperfecto a pobre. Sabanas herbáceo-fruticosas se encuentran sobre arenas cuarzosas anegadizas (Entisoles).

Sabanas graminosas (*Trachypogon*, *Axonopus*) arbustivas y arbóreas, están localizadas en la cuenca del Río Ventuari sobre suelos no anegadizos, principalmente Ultisoles y Entisoles arenosos. Muy localizadas en dicha cuenca se encuentran sabanas graminosas abiertas, inundadas estacionalmente, sobre Inceptisoles con arcillas expansibles.

- **Tierras bajas del sur (G5)**

Formadas por lomeríos y peniplanicies ubicadas entre las tierras elevadas orientales y occidentales, sobre el basamento ígneo - metamórfico.

La precipitación media anual varía entre 2.000 y 4.000 mm. La vegetación está constituida principalmente por bosques siempreverdes. Los suelos predominantes son Ultisoles y Oxisoles hiperdistróficos.

Sistema montañoso del Caribe (C)

El extremo occidental de esta región es la depresión de Yaracuy tomando criterios fisiográficos. Considerando la geología, se inicia este sistema montañoso en la sierra de Agua Fría al noroeste del Río Aroa, extendiéndose desde la depresión de Barquisimeto a lo largo de la costa, hasta la península de Paria, con una corta interrupción en la depresión de Una-re. Las islas del Caribe, por su afinidad geológica, forman parte de esta región (González de Juana *et al.*, 1980). Incluye tres subregiones:

- Subregión occidental (C1), formada por la Serranía y valle de Aroa, el Macizo de Nirgua y la depresión de Yaracuy.
- Subregión central (C2), formada por la Serranía del Litoral Central y la Serranía del Interior Central, ambas separadas por una hendidura axial a lo largo de la falla de La Victoria, fisiográficamente representada por el curso superior del Río Tinaco, la depresión del Lago de Valencia y el curso medio del Río Tuy.
- Subregión oriental (C3), que comprende la Serranía del Litoral Oriental que forma las penínsulas de Araya y Paria y la Serranía del Interior Oriental. Ambas están separadas por la depresión de Campoma-Casanay y los golfo de Ca-riaco y Paria.

En esta región fisiográfica predominan los paisajes de montaña. Sin embargo, son relativamente extensas y muy importantes para la ocupación humana,

las planicies de Barlovento, las que rodean al Lago de Valencia y los numerosos valles, incluyendo el de Caracas, Yaracuy, Aroa y otros menores. Además, se encuentran lomeríos en el contacto con los Llanos y bordeando a las planicies y valles.

La costa a lo largo de esta región es abrupta; frecuentemente las vertientes montañosas bajan directamente al mar o existe a lo largo de la costa apenas una angosta franja ocupada por colinas y terrazas marinas. Solamente los ríos Tuy, Aroa y Yaracuy forman amplias planicies aluviales que se aproximan a la costa, donde culminan en albuferas, cordones litorales y marismas con manglares. Estos relieves de origen marino también se forman en algunas bahías o asociadas con las desembocaduras de los ríos. La isla de Margarita está formada por dos bloques montañosos unidos por un istmo formado por un cordón litoral con albuferas y manglares. Alrededor de las montañas se encuentran colinas superficies aplanadas por erosión y abanicos aluviales. Albuferas, manglares playas y cordones litorales se encuentran en sectores de la costa.

Las máximas elevaciones de este sistema montañoso se alcanzan en la Serranía Litoral Central (Pico Naiguatá a 2.765 m snm). La Serranía Litoral Oriental es mucho más baja, con pocas elevaciones superiores a 800 m snm. En la Serranía del Interior Central la máxima elevación apenas supera los 1.900 m snm, mientras que en la Serranía del Interior Oriental las elevaciones máximas están alrededor de 2.600 m snm. La subregión occidental alcanza sus máximas elevaciones alrededor de 1.880 m snm en el Macizo de Nirgua.

En la subregión occidental y en las Serranías del Litoral Central y Oriental, incluyendo la Isla de Margarita, predominan rocas metamorfizadas del Mesozoico, constituidas principalmente por esquistos y gneises, con presencia de mármoles, calizas cristalinas, anfibolitas, cuarcitas, filitas, metareniscas y rocas metavolcánicas. Rocas ultramáficas (peridotitas, serpentinitas, piroxenitas y dunitas) afloran localmente en estas serranías, en la isla de Margarita y también en la Serranía del Interior Central.

En la Serranía del Interior Central predominan rocas metasedimentarias y metavolcánicas del Mesozoico, principalmente filitas, esquistos, metatobas y metalavas. También afloran gneises, rocas ígneas intermedias y básicas y calizas microcristalinas. Localmente afloran complejos ultramáficas Hacia el flanco sur de esta serranía se encuentra una faja de areniscas, limonitas y lutitas del Cenozoico. Calizas de arrecife forman los Morros de San Juan.

La Serranía del Interior Oriental está constituida mayormente por rocas sedimentarias del Cretácico y hacia el flanco sur del Cenozoico. Afloran principalmente lutitas, areniscas, calizas y margas.

En la mayor parte de esta región las precipitaciones medias anuales superan los 1.000 mm. Precipita-

ciones superiores a 2.000 mm son comunes en la Sierra de Aroa, Macizo de Nirgua, Serranía del Litoral Central, planicies de Barlovento y en la Serranía del Interior Oriental. Precipitaciones bajas se encuentran a lo largo del litoral central y oriental, península de Araya y en las islas del Caribe.

Las características de los suelos varían de acuerdo a las precipitaciones y naturaleza del material originario. En los sectores más húmedos se encuentran Ultisoles sobre terrazas y vertientes estables, e Inceptisoles distróficos y Entisoles superficiales sobre vertientes que han experimentado fuerte erosión o deslizamientos recientes. En los sectores con menores precipitaciones predominan Alfisoles, Inceptisoles, Entisoles superficiales mesotróficos a eutróficos. Aridisoles y Entisoles superficiales se encuentran en los sectores áridos, frecuentemente afectados por salinidad.

En los valles y planicies son comunes Inceptisoles mesotróficos y euróficos, con texturas medianas a finas y drenaje bueno a pobre. Incluyen suelos de alto valor agrícola, especialmente en la planicie aluvial y lacustrina del lago de Valencia, el valle de Yaracuy y sectores de Barlovento y de otros valles menores.

En esta región predominaba la vegetación boscosa. Las sabanas estaban localizadas principalmente sobre vertientes relativamente secas, orientadas hacia el sur, sobre suelos distróficos y con baja retención de humedad. Vegetación xerofítica arbustiva y de herbazales halófilos y psamófilos se encuentra a lo largo de la costa.

La vegetación ha sido fuertemente intervenida por las actividades agropecuarias y la expansión urbana. Sin embargo, existen importantes extensiones boscosas conservadas, principalmente en los parques nacionales.

Sistema montañoso de los Andes (A)

La Cordillera Oriental de Colombia se divide en el nudo de Pamplona en dos ramales, uno de los cuales continúa en dirección norte hasta alcanzar la frontera de Venezuela, formando la Cordillera de Perijá. El otro ramal penetra en el territorio de Venezuela a partir del Páramo del Tamá, para originar la Cordillera de Mérida.

• Cordillera de Mérida (A1)

Esta subregión montañosa incluye valles con grandes terrazas, que han favorecido la ocupación humana. Los flancos abruptos terminan en lomeríos que forman franjas de anchura variable que delimitan con los Llanos hacia el sureste y la Depresión de Maracaibo hacia el noroeste. Las cumbres superiores han sido afectadas por la erosión y acumulación glaciar durante el Pleistoceno.

Esta subregión se inicia en el Páramo del Tamá con elevaciones superiores a 3.000 m snm; desciende

hacia la depresión del Táchira con elevaciones que promedian 1.000 m snm y asciende hasta alrededor de 4.000 m snm en el Páramo El Batallón. Más al noreste se presenta una hendidura recorrida por los ríos Chama y Mocoties, originada por fallas longitudinales, que divide a la cordillera en dos sierras: La Culata al norte y la Nevada hacia el sur. Estas sierras alcanzan elevaciones superiores a 4.500 m snm, con las mayores alturas en la Sierra Nevada (Pico Bolívar 5.007 m snm, Pico Humboldt 4.942 m snm). Hacia el noreste se unen ambos ramales en el nudo de Mucuchies, a partir del cual se prolonga hacia el norte la Sierra de Trujillo, que alcanza una elevación de 4006 m snm en La Teta de Niquitao y finaliza en las depresiones de la región Falcón - Lara. Un ramal más bajo, al sureste de la Sierra de Trujillo, culmina en la Sierra de Portuguesa, convergencia del Sistema Andino con el Sistema del Caribe (González de Juana *et al.*, 1980).

La geología de la Cordillera de Mérida incluye rocas del Precámbrico hasta el Cenozoico. Las primeras predominan en el sector central de las sierras de La Culata y Nevada, donde se alcanzan las máximas elevaciones. Las rocas consisten mayormente de gneises y esquistos micáceos. Las rocas del Paleozoico están constituidas principalmente por filitas, pizarras y cuarcitas; menor extensión ocupan las rocas sedimentarias, especialmente areniscas, lutitas y limonitas; las calizas son escasas. También son importantes intrusiones de granitos. Estas rocas bordean a las formaciones del Precámbrico y son extensas en el sector sur de las sierras de Trujillo, Nevada y La Culata.

Rocas del Triásico - Jurásico son extensas alrededor de la Depresión del Táchira, especialmente al norte de la misma. Están constituidas por areniscas, limonitas y conglomerados de color rojo; también se presentan secciones con tobas ácidas e intermedias.

Las formaciones del Cretácico predominan en los sectores norte y sur de la cordillera. Están constituidas principalmente por calizas, areniscas, lutitas, limolitas y arcillitas. Calizas fosfáticas y capas de carbón se encuentran en el sector sur. En la Sierra de Portuguesa predominan filitas silíceas y lutitas, con algunas capas de arenisca y escasas calizas.

Las rocas del Cenozoico ocupan franjas a lo largo de ambos flancos de la cordillera, incluyendo los lomeríos al pie de la misma. También son importantes en la transición hacia la Región Falcón - Lara, la Depresión del Táchira y la montaña del Tamá. Están constituidas por areniscas, lutitas, limonitas, conglomerados y arcillas. Las calizas son muy escasas. Asociadas con las colinas del flanco andino se encuentran sedimentos del Cuaternario, constituidos por conglomerados mal consolidados, guijarros, gravas, arenas y arcillas, que forman mesas, terrazas y conos de deyección inclinados y erosionados.

En esta región encontramos diferentes pisos altitudinales; tropical en las faldas inferiores, premontano, montano, páramo y nival. Las precipitaciones varían de acuerdo a la altitud y orientación de las vertientes en relación a la dirección de los vientos. Las precipitaciones medias anuales generalmente superan los 1.000 mm anuales y valores superiores a 2.000 e incluso 3.000 mm son comunes sobre las vertientes de ambos flancos. Precipitaciones anuales menores de 1.000 mm se encuentran en la transición hacia la región Falcón - Lara y en parte del valle del Río Chama y de otros valles andinos.

Las características de los suelos varían de acuerdo a las precipitaciones, pisos altitudinales y naturaleza del material originario. En los sectores más húmedos se encuentran Ultisoles sobre terrazas y vertientes estables. Sobre vertientes que han experimentado fuerte erosión o movimientos de masa recientes y sobre llanuras aluviales en fondos de valles se encuentran Inceptisoles distróficos y Entisoles superficiales. Sobre calizas son comunes Alfisoles, Inceptisoles eutróficos y Mollisoles. En los sectores con menores precipitaciones predominan Alfisoles, Inceptisoles, Entisoles superficiales y Aridisoles mesotróficos a eutróficos. En los páramos se encuentran Inceptisoles hipodistróficos a distróficos, ricos en materia orgánica.

Exceptuando la zona de páramos, esta región estaba cubierta casi totalmente por bosques. Sabanas solamente se encontraban sobre suelos distróficos con baja retención de humedad de lomeríos y terrazas que bordean ambos flancos del tramo norte de la cordillera. Matorrales y cardonales se encuentran en las escasas zonas secas. La vegetación boscosa ha sido destruida en gran medida para implementar usos agropecuarios, especialmente en los pisos tropical, premontano y montano bajo.

• Cordillera de Perijá (A2)

Esta subregión se caracteriza por un paisaje escarpado de montaña, con valles angostos y una franja oriental de colinas y lomas altas que bordean la Depresión de Maracaibo.

El sector meridional de la cordillera de Perijá está constituido por una cadena simple y escarpada, conocida como Sierra de los Motilones, divisoria entre el Valle del César en Colombia y la cuenca del Lago de Maracaibo. Las elevaciones de esta divisoria se mantienen entre 2.200 y 2.600 m snm, con una elevación máxima de 3.750 m snm en el Pico Tetaria (González de Juana *et al.*, 1980). Al norte de la Sierra de los Motilones, la cordillera está constituida por filas paralelas originadas por fallas, que delimitan pilares y fosas tectónicas. Esta estructura geológica imparte una dirección SSO - NNE a la red hidrográfica principal, la cual logra su salida hacia la depresión del Lago de Maracaibo, formando cañones estrechos que cortan a los bloques levantados.

La fila más elevada, designada como Sierra de Valledupar, se extiende hasta las cabeceras del Río Guasare, alcanzando elevaciones de 3.600 m snm. El sector septentrional, más bajo, forma los Montes de Oca.

La geología de la Cordillera de Perijá presenta rocas del Paleozoico, Mesozoico y Cenozoico distribuidas a lo largo de la misma. Las rocas del Paleozoico ocupan la parte más elevada de la Sierra de los Motilones y son extensas en el sector central de la cordillera (Bellizzia *et al.*, 1976). Están constituidas por areniscas, limonitas, lutitas y algunas calizas. Intrusiones de granitos son importantes en el sector sur de la Sierra de los Motilones.

Las rocas del Triásico - Jurásico son extensas al norte de la Sierra de los Motilones. Están constituidas por areniscas, limonitas y conglomerados de color rojo; también por lavas intermedias a básicas, tobas ácidas y diques.

En las rocas del Cretácico abundan las calizas, acompañadas por lutitas, areniscas y margas. En la Sierra de los Motilones estas rocas ocupan una franja al este de las formaciones más antiguas, mientras que más al norte la distribución es irregular, predominando en el extremo septentrional de la cordillera.

Las rocas del Cenozoico son mayormente lutitas, arcillas y areniscas. Las calizas son poco comunes y en algunas formaciones se encuentran importantes capas de carbón. Estas rocas forman la franja oriental del paisaje de montaña y las colinas y lomas al pie de la cordillera.

Esta cordillera apenas alcanza el nivel de páramo. Las precipitaciones medias anuales varían de ligeramente inferiores a 1.000 mm en el extremo norte hasta más de 2.000 mm hacia el sur de la cordillera.

Predominan Ultisoles e Inceptisoles distróficos en los sectores más húmedos y Alfisoles e Inceptisoles mesotróficos en sectores más secos. Mollisoles son comunes sobre calizas.

Exceptuando una pequeña extensión de páramos arbustivos, esta cordillera estaba cubierta por bosques, habiéndose deforestado una extensión importante, especialmente en las vertientes bajas y medianas y en algunos valles.

Región Falcón - Lara (F)

arrecifes, albuferas funcionales y llenadas, cordones litorales y dunas.

En la península predominan rocas del Cenozoico, pero también existen afloramientos de rocas del Mesozoico (efusivas e intrusivas básicas y complejos ultramáficos) y granitos del Paleozoico, cuyo origen está relacionado al sistema montañoso del Caribe (González de Juana *et al.*, 1980).

Es la región más seca del país, con promedios anuales de precipitación inferiores a 800 mm sobre

Esta región se caracteriza por la presencia de sierras con elevaciones máximas entre 1.000 y 1.900 m snm, separadas por áreas bajas ocupadas por planicies, lomeríos y valles. Predominan rocas sedimentarias del Cenozoico, principalmente lutitas, areniscas, limonitas y arcillas. En algunos sectores abundan calizas y localmente se encuentran conglomerados, capas de carbón y calizas fosfáticas.

En el sector sur se encuentran las depresiones de Carora y Barquisimeto ocupadas por planicies con rellenos Cuaternarios y lomeríos. Afloran areniscas y lutitas que incluyen bloques de rocas más antiguas (Mesozoico), constituidas principalmente por calizas. Las dimensiones de estas masas alóctonas alcanzan hasta varios kilómetros y evidencian deslizamientos sedimentarios hacia el Surco de Barquisimeto durante el Cenozoico.

Al norte de estas depresiones se encuentran sierras con orientación aproximada este - oeste. La Sierra de Baragua es la más meridional, separada por el valle del Río Tocuyo, de las sierras de Buena Vista y Churuguara más al norte. Éstas a su vez están separadas de la Sierra de San Luís, coronada por potentes calizas de arrecife, por tierras bajas de colinas y lomas, recorridas por los ríos Hueque y Remedios. Al oeste del Río Mitare una fila montañosa con elevaciones menores a 1.000 m snm, constituye la prolongación occidental de La Sierra de San Luís.

La Sierra de Zaruma o El Empalado con orientación sur - norte, forma el límite oeste de la región.

Al norte de las sierras se encuentran paisajes de lomeríos que terminan en una planicie costera constituida principalmente por acumulaciones aluviales del Cuaternario, encontrándose a lo largo de la costa cordones litorales, campos de dunas, marismas y la planicie deltaica del Río Mitare. Esta planicie costera es relativamente amplia desde la Depresión de Maracaibo hasta el Istmo de Paraguaná. Al oeste del istmo los lomeríos y superficies de aplanamiento alcanzan la costa, por lo cual la planicie costera es angosta y discontinua. Localmente se observan terrazas marinas, cordones litorales, dunas y manglares (COPLANARH, 1975).

En la Península de Paraguaná se encuentra una pequeña área montañosa (Cerro de Santa Ana) rodeada por colinas y lomas. Una angosta planicie costera está formada por acumulaciones aluviales, la mayor parte del territorio. Áreas con precipitaciones inferiores a 500 mm son extensas en la costa, Península de Paraguaná y en las depresiones del estado Lara. Las zonas con precipitaciones medias anuales entre 800 y 1.400 mm se ubican en el límite con el sistema montañoso del Caribe, en la Sierra de San Luís, cuenca del Río Hueque, cuenca alta y media del Río Maticora y cerca de las estribaciones andinas.

Por las condiciones climáticas son extensas las

áreas ocupadas por Aridisoles, incluyendo suelos poco profundos sobre lomeríos y profundos en las planicies y valles. Estos suelos frecuentemente se encuentran afectados por salinidad y tienen texturas medias a finas. También se encuentran Entisoles superficiales y rocosos sobre vertientes erosionadas y Entisoles aluviales, profundos en los valles. Menos comunes son los Vertisoles. En los sectores más húmedos son comunes Inceptisoles, Alfisoles, Mollisoles y Ultisoles distróficos. También Entisoles superficiales y Vertisoles. En la costa se encuentran Entisoles arenosos sobre dunas y cordones litorales y Entisoles anegados con sulfuros de hierro a poca profundidad en los manglares.

La vegetación predominante son los espinares y cardinales xerofíticos y los bosques secos. Ha sido intervenida fuertemente por deforestaciones para uso agropecuario y por pastoreo extensivo de ganado caprino.

Región de los Llanos (L)

Los Llanos están conformados por tierras bajas, con pocas elevaciones que superan los 300 m snm, delimitados por el Sistema Montañoso del Caribe hacia el norte, el Escudo de Guayana y los Llanos Colombianos hacia el sur, la Cordillera de Mérida al oeste y el Delta del Orinoco hacia el este. La geología superficial se caracteriza por la presencia de sedimentos del Terciario Superior y Cuaternario, excepto por los cerros de El Baúl, constituidos por afloramientos de granitos, rocas volcánicas y metamórficas del Paleozoico y Mesozoico, con elevaciones máximas alrededor de 500 m snm. Los sectores central y oriental han sido levantados suavemente, lo cual ha favorecido la erosión y el afloramiento de las formaciones del Terciario, especialmente en el sector central; en el sector occidental predomina la subsidencia y la acumulación de sedimentos (González de Juana *et al.*, 1980).

Sobre la mayor parte de la región, la precipitación media anual varía de 800 a 1.800 mm, repartido en estaciones secas y húmedas bien definidas. Precipitaciones mayores se registran en el extremo sur occidental. Los sectores más secos están localizados en los Llanos Centrales. Las siguientes subregiones fueron delimitadas:

- Llanos Occidentales (L1)

En esta región predominan grandes planicies aluviales del Holoceno y de fines del Pleistoceno, inundables con diversos grados de intensidad, que se extienden desde el piedemonte de la Cordillera de Mérida hasta los paisajes de lomeríos, mesas, planicies eólicas y aluviales degradadas, que conforman los Llanos Centrales. Hacia el sur esta subregión se extiende hasta los Llanos Meridionales, conformadas por planicies eólicas y la altiplanicie del Meta - Cinaruco.

En estas planicies aluviales se observa el patrón típico de bancos y bajíos que determina diferencias de drenaje y de textura en los suelos. Se pueden distinguir planicies aluviales actuales de fines del Holoceno, que ocupan áreas de activa sedimentación aluvial donde, en épocas históricas, han ocurrido cambios en los cursos de los ríos. Los suelos predominantes son Inceptisoles con texturas medias en los bancos y texturas finas en los bajíos. Son suelos mesotróficos a eutróficos. Localmente se encuentran Entisoles arenosos y en algunos sectores Mollisoles sobre bancos (PINT, 1979, 1985). La mayoría de estos suelos se encontraba bajo bosque, excepto en bajíos con prolongada acumulación de excesos de agua y en sectores afectados por inundaciones profundas y largas. Allí se encuentran sabanas gramosas abiertas, incluyendo pajonales de *Paspalum fasciculatum* ("Paja Chigüerera"). La mayor parte de los bosques han sido deforestados para uso agropecuario y en los restantes han sido extraídas las especies de mayor valor maderero.

En las planicies aluviales recientes (inicios y medios del Holoceno) la sedimentación aluvial ha cesado. Las inundaciones ocurren principalmente por la acumulación de excesos de aguas de lluvia, escorrentía local y en algunas áreas por el represamiento de las aguas superficiales por las crecientes de los grandes ríos. Algunos sectores pueden ser alcanzados por desbordes durante crecientes extraordinarias, pero con escaso aporte de sedimentos, ya que éstos quedan retenidos en las planicies actuales. Predominan Alfisoles con texturas medias sobre los bancos y Alfisoles y Vertisoles con texturas finas y drenaje pobre en los bajíos. Los suelos son hipodistróficos a eutróficos. En estas planicies son comunes las sabanas de banco, bajío y estero descritas por Ramírez (1967). Frecuentemente, los bancos tienen vegetación de bosque. Los bosques han sido deforestados en su mayor parte y las sabanas sufren la invasión de especies introducidas para establecer pastizales.

Suelos formados sobre superficies que datan del Pleistoceno se encuentran sobre los planos inclinados del piedemonte de la cordillera y en algunas planicies aluviales adyacentes. Predominan Alfisoles bajo sabana en el sector norte y Ultisoles bajo bosque en el sector más húmedo hacia el sur. Son suelos distróficos a hiperdistróficos, con texturas medias a gruesas, frecuentemente con grava a poca profundidad. Entre los ríos Arauca y Apure al este de la población de Mantecal (estado Apure) se encuentran planicies del Pleistoceno rodeados por aluviones del Holoceno temprano. Los suelos predominantes son Ultisoles hiperdistróficos a distróficos, con drenaje pobre, texturas medias y horizontes con segregaciones de óxidos de hierro (plintita). Las planicies están cubiertas por gramíneas de bajo

valor forrajero, designadas como sabanas de Chichitera por Ramia (1985).

Localmente se encuentran Alfisoles y Vertisoles sódicos, cuya formación ha sido atribuida al período árido de fines del Pleistoceno (Schargel, 1984). Están cubiertos por sabanas de bajío, frecuentemente con la presencia de la palma llanera *Copernicia tectorum* (García-Miragaya *et al.*, 1990).

- Llanos Meridionales (L2)

Se extienden al sur del Río Arauca hasta el Río Meta. La parte norte está constituida por planicies eólicas con médanos y hacia el extremo occidental por la planicie eólica limosa. La mitad sur está ocupada por una altiplanicie (Edafólogos Consultores S. A., 1981). En esta subregión predomina la vegetación natural, poco afectada por actividades humanas, excepto por los frecuentes incendios de vegetación.

Los suelos sobre los médanos altos y medios son Entisoles arenosos, hiperdistróficos y excesivamente drenados. Los bajos entre los médanos se encarcan durante el período lluvioso y allí se encuentran Ultisoles hiperdistróficos a distróficos, con drenaje pobre, horizontes con segregaciones de óxidos de hierro (plintita). Sabanas gramosas (*Trachypogon*, *Axonopus*) con numerosos individuos achaparrados de *Byrsinima crassifolia* ("Chaparro mante-co") y *Bowdichia virgilioides* ("Alcornoque") ocupan los médanos. *Curatella americana* ("Chaparro") es más común en la transición hacia los bajos. En éstos se encuentran sabanas con la gramínea *Parathelia prostrata* ("Paja carretera"), entre otras, y en algunos sectores están densamente arbolladas por *Caraipa llanorum* ("Saladillo"), los cuales se conocen como "Saladillales" (Aymard y González, 2007). A lo largo de los drenajes naturales se encuentran comunidades de Palma Moriche (*Mauritia flexuosa*) sobre Inceptisoles pobemente drenados, distróficos y ricos en materia orgánica. En algunas pequeñas depresiones esta palma está asociada con suelos orgánicos (Histosoles).

La planicie eólica limosa consta de grandes planos, con una pendiente muy baja y una red de drenajes naturales poco desarrollada, que favorece el encaramiento durante el período lluvioso. Algunas cañadas y bajos poco profundos son más afectados por los excesos de agua y tienen suelos saturados durante parte del período seco. Los sitios que no se anegan son escasos. Los suelos son distróficos y pobemente drenados, principalmente Ultisoles y en menor proporción Oxisoles e Inceptisoles. Son comunes tatuscos¹ menores de 60 cm y escarceos².

Predomina la sabana abierta, los arbustos y árboles se concentran en los escasos sitios con mejor drenaje (Schargel y Aymard, 1992; Schargel, 2005).

La altiplanicie presenta una cobertura eólica de sedimentos arenosos y limosos. El desnivel entre las mesas y las vegas de los valles incrementa de menos de 10 m en el extremo este hasta más de 20 m hacia el oeste.

Predominan suelos hiperdistróficos con texturas gruesas a medias en los horizontes superficiales y gruesas a moderadamente finas en los subyacentes, con frecuentes afloramientos de corazas y capas con nódulos ferruginosos. El drenaje varía de excesivo sobre las partes más elevadas hasta muy pobre en depresiones y cañadas ocupadas por palma moriche. Predominan Ultisoles y Oxisoles. En las cañadas hay Inceptisoles ricos en materia orgánica.

La sabana gramosa (*Trachypogon*, *Axonopus*) predomina en este paisaje, con componentes leñosos en los sitios altos. En los bajos son comunes los "Saladillales".

- Llanos Centrales (L3)

Esta subregión es la más compleja de la región llanera. Gran parte está ocupada por un paisaje de lomerío bajo y altiplanicies de denudación sustentadas por rocas sedimentarias del Terciario, principalmente arenisca y lutitas. Los suelos son principalmente Alfisoles, Inceptisoles y Vertisoles mesotróficos a eutróficos, algunas veces sódicos. Estos suelos estaban ocupados por bosques deciduos y matorrales, que han sido deforestados para usos agropecuarios.

También se encuentran altiplanicies formadas por mesas sobre sedimentos del Cuaternario Inferior con Ultisoles distróficos e hiperdistróficos, cubiertos por sabanas arbolladas con poco uso agropecuario.

Hacia el sur, en los bajos Llanos Centrales, predominan planicies eólicas y planicies aluviales del Pleistoceno, poco afectadas por el uso agropecuario.

Las planicies aluviales se encuentran degradadas por procesos erosivos o por coberturas eólicas. Los suelos son principalmente Ultisoles distróficos, con drenaje imperfecto a pobre, plintita y con frecuentes afloramientos de corazas y de gravas ferruginosas y de cuarzo. Predominan sabanas gramosas (*Trachypogon*, *Axonopus*) frecuentemente arbolladas, y en los sitios bajos "Saladillales" y los "Congriales" (sabana arbollada por *Acosmiun nitens*).

¹ Los tatuscos son un microrelieve formado por montículos delimitados por una red intrincada de zanjas, con una sección aproximadamente rectangular y de 30 a 125 cm profundidad, originados por erosión reticular (Stagni y Steegmayer, 1972).

² Es un microrelieve constituido por lomas con una altura no mayor de 50 cm, generalmente de 2 a 5 m de ancho que siguen aproximadamente la orientación de las curvas de nivel. Se encuentran separados desde unos pocos metros, hasta más de 200 m, cubiertos por una vegetación de gramíneas, más densa y alta que en los espacios entre escarceos, donde se acumula agua durante el período de lluvias (Goosen, 1964).

Los suelos y la vegetación de las planicies eólicas con médanos son similares a las de los Llanos Meridionales. En los valles de los ríos que cruzan esta subregión, con cuencas de ablación en el sistema montañoso del Caribe y en los lomeríos, se encuentran suelos mesotróficos y eutróficos, con texturas medias a finas, drenaje bueno a pobre y bajo uso agropecuario. Son principalmente Inceptisoles, Alfisoles y Vertisoles.

- Llanos Orientales (L4)

Ocupan gran parte de los estados Monagas y Anzoátegui, constituidos por amplias mesas separadas por valles, con desniveles que superan los 100 m hacia el norte y oeste, disminuyendo a medida que la altiplanicie baja hacia el delta del Río Orinoco.

La altiplanicie consta de grandes mesas planas, con pendientes predominantes entre 1 y 3%, las cuales ocupan más de 50% del área. Estas mesas están separadas por valles, a lo largo de los cuales la topografía es irregular, con áreas onduladas a escarpadas, con fuerte disección. Las escarpas frecuentemente se encuentran estabilizadas por la presencia de corazas y capas de nódulos ferruginosos.

Los suelos sobre las mesas son principalmente Ultisoles distróficos a hiperdistróficos, con texturas arenosas a franco arenosas en los horizontes superficiales y medias en los subyacentes. También son comunes Entisoles arenosos y en menor proporción Oxisoles. Predomina la sabana graminosa (*Trachypogon*, *Axonopus*) con una densidad variable de árboles y arbustos (*Curatella americana*, *Bowdichia virgilioides*, *Byrsonima crassifolia*, *Cassearia sylvestris* var. *lingua*, entre otros). La vegetación original ha sido fuertemente disminuida por usos agropecuarios y el establecimiento de plantaciones forestales.

Los valles difieren en cuanto a la importancia de la acumulación aluvial dentro de los mismos. Los valles de los ríos Aragua, Guarapiche y Amana, que nacen en la Serranía del Interior, tienen hasta tres niveles de terrazas. Los valles de los ríos Tigre y Guanipa, que nacen en la misma altiplanicie, tienen apenas una terraza. Estos valles experimentan inundaciones en las vegas y llanuras de desborde, originados por aportes desde sus cuencas superiores. En estos valles existen Inceptisoles y Alfisoles mesotróficos, deforestados para usos agropecuarios.

Otros valles (ríos Yabo, Morichal Largo, Uracoa, Caris y otros) han sido clasificados como coluvio - aluviales, los cuales carecen de terrazas y tienen un fondo relativamente angosto, donde se acumulan aluviones de textura gruesa a moderadamente fina y materia orgánica. Los suelos tienen drenaje muy pobre y son principalmente Inceptisoles ricos en

materia orgánica e Histosoles. La vegetación es el morichal y bosque con palma moriche. La intervención humana en estos valles es moderada a baja.

Hacia el oeste de la altiplanicie se encuentran las planicies aluviales de los ríos Guarapiche, Guanipa y Tigre que colindan con la región del Delta. Los suelos son principalmente Inceptisoles con texturas medias a finas y drenaje imperfecto a pobre. También Entisoles sobre granzón y Ultisoles con drenaje pobre. Los suelos son hipodistróficos a mesotróficos y estaban cubiertos por bosque y sabanas, con fuerte intervención por actividades antrópicas.

Depresión de Maracaibo (M)

Esta región incluye las áreas bajas que rodean al lago de Maracaibo. En el sector central y sur se encuentra una gran planicie aluvial del Pleistoceno Superior y Holoceno, que delimita con los márgenes cenagosos adyacentes al lago. Una amplia planicie de ciénagas y turberas que se extiende desde el Río Catatumbo hasta el Río Santa Ana y el caño Negro al norte. Hacia el este las planicies aluviales se extienden hasta los lomeríos que marcan el inicio de la cordillera de Mérida. Hacia el oeste las planicies terminan en una franja relativamente amplia de colinas y lomas bajas, sobre rocas sedimentarias del Cenozoico, que limitan con los lomeríos altos de la Cordillera de Perijá.

La planicie aluvial se extiende hacia el norte, por el lado occidental del lago, hasta la altiplanicie de Maracaibo, soportada por arenas y arenas arcillosas del Plioceno al Cuaternario Inferior. Esta altiplanicie se extiende desde la costa del lago hasta los lomeríos bajos que bordean la cordillera de Perijá. Por el lado oriental del lago la planicie aluvial delimita por el norte con un lomerío bajo sobre rocas del Cenozoico.

La altiplanicie de Maracaibo delimita por el noreste con manglares y ciénagas asociadas con el estuario del Río Limón y hacia el norte y noroeste con el valle y la planicie aluvial del Río Guasare. Más al norte, en la Guajira se encuentran cordones litorales con dunas a lo largo de la costa y albuferas funcionales y rellenas. En el suroeste de la Guajira, adyacente a estribaciones de los Montes de Oca, se encuentra una altiplanicie sobre sedimentos arenosos del Cuaternario. En el sector norte de la Guajira predomina una planicie aluvial formada por explayamientos a partir de cauces fluviales con régimen esporádico.

Las precipitaciones incrementan de norte a sur y desde el lago hasta los sistemas montañosos. Los promedios anuales son inferiores a 500 mm en el norte y superan 2.000 mm al sur del lago.

Los suelos predominantes de las planicies aluviales son Inceptisoles con texturas medias a finas. El drenaje varía de bueno en los bancos hasta pobre en los bajíos y están sujetos a ocasionales o fre-

cuentes inundaciones. La mayoría de estos suelos son mesotróficos o eutróficos, excepto donde los aportes aluviales que dieron origen a estos suelos son pobres en minerales capaces de suplir bases intercambiables o donde éstas han sido lavadas por elevadas precipitaciones. También se encuentran Entisoles arenosos, Alfisoles y escasos Vertisoles. Los suelos de las planicies más húmedas frecuentemente están afectados por erosión reticular, la cual origina el microrelieve de tatuco. Suelos afectados por salinidad son comunes en los sectores con menores precipitaciones.

En las ciénagas que bordean al lago predominan Entisoles anegados permanentemente, acompañados por Histosoles. Los Entisoles de manglares y ciénagas con influencia marina presentan acumulaciones de sulfuros de hierro y sufren una acidificación extrema al ser drenados.

Sobre las altiplanicies predominan Aridisoles en el sector más seco y Alfisoles hacia el oeste donde las precipitaciones son mayores. Estos suelos tienen texturas superficiales arenofrancas a francoarenosas, sobre horizontes con texturas medias a finas. Generalmente son distróficos en las capas superficiales e hipodistróficos a mesotróficos en las capas subyacentes. Los Alfisoles también se encuentran en el sector norte de los lomeríos bajos entre la planicie y la Cordillera de Perijá. Hacia el sur son sustituidos por Ultisoles hiperdistróficos.

Sobre los lomeríos del sector norte de la costa oriental del lago se encuentran Aridisoles en los sectores más secos y Alfisoles e Inceptisoles donde las precipitaciones son mayores. Entisoles superficiales se encuentran en los sitios más quebrados y erosionados. También hay escasos Vertisoles.

En las planicies aluviales y albuferas llenadas de la Guajira predominan los Aridisoles afectados por salinidad y sodio intercambiable.

Esta región estaba cubierta por bosques decíduos, semidecíduos y siempreverdes en la mayor parte de su extensión. Más del 90% de estos bosques han sido deforestados con fines agropecuarios. Espinares y cardonales fuertemente intervenidos por pastoreo y extracción de leña ocupan los sectores áridos. Herbazales de pantano ocupan las ciénagas y localmente se encuentran manglares.

Delta del Río Orinoco y planicies costeras orientales (D)

Esta región está formada por el delta del Río Orinoco, ubicado entre el Río Grande y el caño Manamo, las planicies deltaicas de los ríos Guanipa, Tigre y Morichal Largo que desembocan en el caño Manamo, y las planicies costeras que se extienden hacia el norte y sur del delta. Se trata de una planicie baja, cuya elevación sobre el nivel del mar es inferior a 7 m en casi toda su extensión. Numerosos caños cortan esta planicie formando islas. Los más

importantes son el Río Grande, que descarga alrededor del 80% del caudal del Orinoco, el caño Maceo y el caño Manamo, este último cerrado a partir de 1966 por un dique con compuertas, que restringen marcadamente la descarga fluvial.

La precipitación promedio anual varía de alrededor de 1.500 mm en el ápice del delta, hasta más de 2.000 mm hacia el noroeste y sureste.

En esta planicie se puede distinguir una llanura aluvial o de desborde donde ha ocurrido una acumulación importante de sedimentos del Río Orinoco. Este sector, denominado delta superior, se caracteriza por la presencia a lo largo de los caños de diques naturales, que encierran zonas bajas con inundación prolongada. Los suelos sobre los diques naturales son Inceptisoles hipodistróficos, con texturas medias y drenaje bueno a imperfecto. En los bajíos adyacentes a los diques naturales se encuentran Inceptisoles con texturas finas y drenaje pobre, generalmente mesotróficos a hipodistróficos. En el centro de las islas se encuentran Entisoles e Histosoles permanentemente saturados con agua. La mayor parte de esta llanura estaba cubierta por vegetación boscosa, deforestada en gran medida para usos agropecuarios.

En el sector denominado delta medio se encuentran llanuras cenagosas y turberas. Las primeras, sujetas a inundaciones muy largas, están ocupadas por Entisoles formados por la lenta acumulación de sedimentos minerales finos, de origen marino y/o fluvial, acompañados por una cantidad importante de residuos orgánicos aportados por la vegetación predominantemente boscosa. Algunos presentan acumulación de sulfuro de hierro, por lo cual, al ser drenados, experimentarán una acidificación extrema, por la formación de ácido sulfúrico.

Las turberas con Histosoles ocupan sectores permanentemente inundados o saturados, con escasa acumulación de sedimentos minerales, predominando la acumulación de residuos orgánicos aportados por la vegetación de herbazales o bosques. Algunos Histosoles presentan acumulación de sulfuro de hierro.

En el sector del delta medio, influenciado por la descarga del Río Grande, se han formado bancos e islas de estuario, constituidos por sedimentos finos sobre sustratos arenosos, sobre los cuales predominan Entisoles pobemente drenados, cubiertos por vegetación boscosa.

A lo largo de la costa, correspondiendo al delta inferior, predominan marismas cubiertas por manglares. Los suelos de texturas finas clasifican como Entisoles, con presencia de sulfuros a poca profundidad. Localmente se encuentran cordones litorales con Entisoles arenosos.

En las planicies costeras adyacentes al delta predominan marismas, llanuras cenagosas y turberas.

En la mayor parte de esta región la intervención humana ha sido limitada. En el sector del delta superior protegido de inundaciones por el cierre del caño Manamo la intervención ha sido fuerte, por deforestaciones, actividades agropecuarias y acidificación de suelos. A lo largo del caño han ocurrido cambios en la dinámica fluvial y de las mareas, con la consecuente modificación de flora y fauna. También se han deforestado con fines agropecuarios algunos bancos e islas de estuario y explotados algunos manglares.

BIBLIOGRAFÍA

- Aymard, G., R. Schargel, P. Berry y B. Stergiou. 2009. Estudio de los suelos y la vegetación (estructura, composición florística y diversidad) en bosques macrotérmicos no-inundables, estado Amazonas Venezuela (aprox. 01° 30' – 05° 55' N; 66° 00' – 67° 50' O). Biollania (Edic. Esp.) 9: 6-251.
- _____. 2007. Consideraciones generales sobre la composición florística y diversidad de los bosques de los Llanos de Venezuela. Pp. 59-72. En: R. Duno de Stefano, G. Aymard & O. Huber (Eds.) Catálogo Anotado e ilustrado de la Flora Vascular de los Llanos de Venezuela. FUDENA-Fundación Polar-FIBV, Caracas, Venezuela.
- Bellizzia, A., N. Pimentel y R. Bayo. 1976. Mapa geológico estructural de Venezuela. Ediciones FONINVES, Dirección de Geología, Ministerio de Minas e Hidrocarburos, Caracas.
- Blancaneaux, P., S. Hernández & J. Araujo. 1977. Estudio edafológico preliminar sector Puerto Ayacucho Territorio Federal Amazonas. Serie Informes Científicos DGIIA/IC/01 MAPNR. Caracas.
- Cárdenas, A.L. 1969. Geografía física de Venezuela. Ediciones Ariel. Barcelona. España.
- Comité organizador. 1982. Gira pedológica. VII Congreso Venezolano de la Ciencia del Suelo. Sociedad Venezolana de la Ciencia del Suelo. San Cristóbal. Táchira, Venezuela.
- COPLANARH. 1975. Inventario nacional de tierras regiones costa noroccidental, centro occidental y central. Comisión del Plan Nacional del Aprovechamiento de los Recursos Hídricos. Pub. N° 43. Caracas.
- _____. 1974a. Inventario nacional de tierras región del lago de Maracaibo. Comisión del Plan Nacional del Aprovechamiento de los Recursos Hídricos. Pub. N° 34. Caracas.
- _____. 1974b. Inventario nacional de tierras regiones centro oriental y oriental. Comisión del Plan Nacional del Aprovechamiento de los Recursos Hídricos. Pub. N° 35. Caracas.
- CVG Técnica Minera C.A. 1991. Informes de avance cartas NC20-11, 12, 15, 16, clima, geología, geomorfología, suelos, vegetación. Proyecto Inventario de los Recursos Naturales de la Región Guayana. Corporación Venezolana de Guayana. Ciudad Bolívar. Venezuela.
- _____. 1989. Informes de avance cartas NB20-3, 7, 11, 15, clima, geología, geomorfología, suelos, vegetación. Proyecto Inventario de los Recursos Naturales de la Región Guayana. Corporación Venezolana de Guayana. Ciudad Bolívar. Venezuela.
- Díaz de Gamero, M. L. 1996. The changing course of the Orinoco River during the Neogene: A review. Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 123: 385-402.
- Edafólogos Consultores S. A. 1981. Estudio agrológico gran visión del estado Apure. Archivo Técnico de la Dirección de Conservación y Evaluación de Tierras. MARNR. Caracas Anexo: Descripción y análisis de calicatas.
- García-Miragaya, J., R. Schargel, M. Ramírez & L. Martín. 1990. Chemical properties of soils where palm trees grow in Venezuela. Commun. Soil Sci. Pl. Analysis 21(5-6): 337-339.
- González de Juana, C., J.M. Iturralde de Arozarena & X. Picard-Cadillat. 1980. Geología de Venezuela y de sus cuencas petrolíferas. Ediciones FONINVES. Caracas.
- Gosen, D. 1964. Geomorfología de los Llanos orientales. Revista Acad. Colomb. Ci. Exact. 12(49): 129-139.
- Gröger, A. 1994. Análisis preliminar de la florística y vegetación del monumento natural "Piedra La Tortuga", estado Amazonas, Venezuela. Acta Bot. Venez. 17: 128-153.
- Huber, O. 1995. Geographical and physical features. Pp. 1-61. In: Berry, P.E., B.K. Holst & K. Yatskiewych, (Eds.), Flora of the Venezuelan Guayana, Vol. 1: Introduction (.. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Huber, O. & C. Alarcón. 1988. Mapa de vegetación de Venezuela. 1:2.000.000. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables (MARNR), The Nature Conservancy, Caracas.
- Hueck, K. 1960. Mapa de vegetación de la República de Venezuela. Bol. IFLA-IC 7: 1-16. Mapa 1:2.000.000.
- MARNR-ORSTOM. 1987. Atlas del inventario de tierras del territorio federal Amazonas. MARNR. Caracas.
- MARNR. 1991. Resultados del taller sobre el proyecto de investigación "Un Modelo Pedogeomorfológico para Venezuela". MARNR, CONICIT. Siberia, Táchira. Venezuela.
- Méndez, J. 1997. El Cuaternario en Venezuela. Código Geológico de Venezuela, PDVSA-Intevep. Caracas.
- PINT. 1990. Inventario nacional de tierras Guárico central y sur de Aragua. MARNR, Programa Inventario Nacional de Tierras. Serie de Informes Científicos Zona 2/IC/66. Tomos 1 y 2, Maracay, Aragua, Venezuela
- _____. 1985. Inventario nacional de tierras Llanos occidentales. MARNR, Programa Inventario Nacional de Tierras. Serie de Informes Científicos Zona 2/IC/63. Tomos 1 y 2. Maracay, Aragua, Venezuela.
- _____. 1979. Inventario nacional de tierras Llanos centro occidentales. MARNR, Programa Inventario Nacional de Tierras. Serie de Informes Científicos Zona 2/IC/22. Maracay. Aragua, Venezuela.
- Ramírez, M. 1985. Paisajes de sabanas de Venezuela. In: Atlas de la vegetación de Venezuela. pp. 52-53. MARNR, Caracas.
- _____. 1967. Tipos de sabanas en los Llanos de Venezuela. Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 27: 264-288.
- Sánchez Carillo, J.M. 1960. Aspectos meteorológicos del Llano. Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 21(97): 323-350.
- Sarmiento, G. 1990. Ecología comparada de ecosistemas de sabanas en América del Sur. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. Universidad de los Andes. Mérida.
- Schargel, R. y P. Marvélz. 2009. Suelos. Pp. 99-109. En: G. Aymard y R. Schargel (Eds.). Estudio de los suelos y la vegetación (estructura, composición florística y diversidad) en bosques macrotérmicos no-inundables, estado Amazonas Venezuela (aprox. 01° 30' – 05° 55' N; 66° 00' – 67° 50' O). Biollania (Edic. Esp.) No. 9.
- _____. 2005. Geomorfología y Suelos de los Llanos Venezolanos. Pp. 89-182 y 487-520. En: J. M. Hetier y R. López Falcón (Eds.), Tierras Llaneras de Venezuela. Serie Suelos y Clima SC-77. CIDAT, Mérida, Venezuela.
- _____. P. Marvélz, G. Aymard, B. Stergiou y P. Berry. 2001. Características de los suelos alrededor de San Carlos de Río Negro, estado Amazonas, Venezuela. Biollania (Edic. Esp.) 7: 234-264.
- _____. G. Aymard y P. Berry. 2000. Características y factores formadores de spodosoles en el sector Maroa – Yavita, Amazonía venezolana. Revista U.N.E.L.L.E.Z. Ci. Tec. 18(1): 85-96.
- _____. y G. Aymard. 1992. Observaciones en Suelos y Vegetación en la Planicie Eólica-Limosa del Alto Río Cinaruco. Dtto. Muñoz. Edo. Apure. VENEZUELA. Biollania 9:119-147
- _____. 1984. Características y génesis de suelos con horizontes nátricos en el Alto Apure. Revista U.N.E.L.L.E.Z. Ci. Tec. 2(5): 85-89.
- Schargel, R., R. González y S. Strebin. 1980. Estudio agrológico gran visión sector Caicara del Orinoco, estado Bolívar. Serie

-
- de Informes Científicos DGIIA/IC/05. M.A.R.N.R. Caracas, Venezuela.
- Scharge, R. 1977. Soils of Venezuela with low activity clays. Ph.D. thesis, North Carolina State University, Raleigh. USA
- Schubert, C. 1988. Climatic changes during the last glacial maximum in northern South America and the Caribbean. A review. *Interciencia* 13(3): 128–137.
- Sociedad Venezolana de la Ciencia del Suelo. 1982. Gira pedológica. VII Congreso Venezolano de la Ciencia del Suelo. San Cristóbal. Táchira, Venezuela.
- Soil Survey Staff. 2003. Keys to soil taxonomy. U. S. Department of Agriculture. Washington. USA
- Stagno, P. y P. Steegmayer. 1972. La erosión reticular en el sur del lago de Maracaibo. *Agron. Trop.* 22(2): 99–118.
- Zinck, A. 1981. Definición del ambiente geomorfológico con fines de descripción de suelos. CIDIAT, Mérida. SC-46.

UN ESBOZO DE LA GEOLOGÍA DE VENEZUELA

Franco Urbani¹

INTRODUCCIÓN

La Tierra es un cuerpo planetario dinámico que evoluciona y cambia continuamente desde el punto de vista físico, pero los cambios son muy lentos y por consiguiente, casi imperceptibles en términos de pocos años de la vida de un ser humano (excepto los producidos por eventos rápidos como terremotos, erupciones volcánicas, inundaciones y movimientos de masas). De hecho, la magnitud del tiempo geológico es un concepto difícil de imaginar dado que tratamos de millones y miles de millones de años (Fig. 1), en los que las formas de vida han evolucionado desde organismos unicelulares, hasta la compleja red de vida que hoy conocemos. Simultáneamente, a lo largo de miles de millones de años, la distribución de las tierras y mares en la superficie terrestre ha cambiado drásticamente y en forma muy distinta a la geografía actual. Las ideas pioneras de la deriva continental comenzaron en 1912 con Alfred Wegener, hasta que la posterior acumulación del conocimiento geológico y geofísico permitió plantear formalmente la teoría de tectónica de placas. Ésta comenzó a popularizarse a principios de los años 60 y al presente ha demostrado ser un instrumento integrador de casi todas las disciplinas geológicas; permitiendo interpretar la evolución del planeta y la distribución a través del tiempo de las masas continentales en la superficie terrestre, así como hasta aspectos muy prácticos, como predecir los mejores lugares para el hallazgo de recursos minerales y acumulaciones de hidrocarburos, la definición de las zonas de riesgo sísmico y volcánico, y muchos otros fenómenos.

Con el estado actual del conocimiento sabemos que la superficie terrestre está dividida en una docena de grandes placas tectónicas (Fig. 2), constituidas tanto por bloques continentales como por zonas oceánicas. Debido a procesos que se generan en el manto a cientos de kilómetros de profundidad y en el núcleo del planeta, a más de 3.000 km de profundidad. Estas placas superficiales relativamente rígidas y frías, se mueven y reacomodan entre sí de manera que en sus zonas de contacto o límites, ocurren los más diversos procesos geológicos. Si los fenómenos de volcanismo y los sismos se representaran en un mapa, las zonas donde son más frecuentes, están ubicadas en los límites de las placas; el mejor ejemplo de lo expuesto, lo constituye el llamado cinturón de fuego alrededor del océa-

no Pacífico, con sus cientos de volcanes activos y violenta sismicidad.

Historia geológica

Para ilustrar la distribución de los continentes en el tiempo, expliquemos algunas de sus últimas etapas, y de qué manera afectaron el actual territorio de Venezuela (González de Juana *et al.*, 1980) (Fig. 3):

- En el período Pérmico, hace unos 225 millones de años (Ma), existió un gran continente denominado Pangea, el cual lentamente se fue fragmentando.

- Hace unos 180 Ma (período Jurásico) se generó una gran zona de fracturas en la parte media de Pangea, separándola en dos partes: hacia el norte permanecía unida una gran masa continental de lo que hoy son Norte América, Europa y Asia, y al sur todos los demás continentes juntos, existiendo un mar entre ambos, denominado Mar de Thetis.

- Luego hace unos 125 Ma (período Cretácico), dentro de la masa continental meridional se formaron extensos sistemas de fracturas permitiendo la separación de los ahora continentes de América del Sur, África, Australia, Antártica y la península de la India. De esa manera poco a poco se ha llegado hasta la configuración actual. La unión de Norte y Sur América a través del istmo de Panamá es un evento relativamente reciente y se estableció hace unos 3 Ma en el período Plioceno.

En forma muy generalizada, nuestro país se puede dividir en dos grandes regiones geológicas: La primera corresponde a la Guayana, al sur del río Orinoco; mientras que la segunda se ubica al norte del mismo río, e incluye todos los demás sistemas montañosos, de colinas y llanuras.

El sur del país geológicamente corresponde al Escudo de Guayana, el nombre escudo se aplica a extensas regiones con rocas de edad Precámbrico, que en general se encuentran ubicadas en el núcleo de los continentes. En nuestro caso el Escudo de Guayana junto al de Brasil, no son más que fragmentos de la antigua Pangea, por consiguiente sus rocas encierran una larga historia geológica desde tiempos muy antiguos, pero no han sufrido considerable eventos de tectonismo y deformación desde el Proterozoico. Durante todo ese largo tiempo de quietud, su superficie ha sufrido una intensa erosión de manera que ha servido de fuente de sedimentos para las cuencas marinas adyacentes al continente, inclusive hasta el presente, donde dichos sedimen-

¹Universidad Central de Venezuela. Facultad de Ingeniería. Escuela de Geología, Minas y Geofísica. Laboratorio de Geología y Geoquímica (330). Ciudad Universitaria y Fundación Venezolana de Investigaciones Sismológicas, El Llanito. Caracas. Venezuela. Correo-e.: urbanifranco@yahoo.com

tos llegan al delta del río Orinoco. La parte con rocas más antiguas corresponde al Complejo de Imataca, ubicado al norte de la falla de Gurí, hasta el río Orinoco y abarcando parte de la sierra de Imataca. Sus rocas tienen edades mayores a 2.800 Ma, con algunos sectores cercanos a Gurí con edades probablemente mayores a 3.200 Ma, estas antiguas rocas fueron sometidas a intensos procesos de metamorfismo y deformación. Más al sur se encuentran los cinturones de rocas verdes, de origen volcánico-sedimentario y las extensas intrusiones graníticas de las provincias de Pastora, denominadas Complejo de Supamo, con edades superiores a 2.300 Ma. Posteriormente, hace unos 1.900 a 1.800 Ma atrás, ya entrando en un período de relativa tranquilidad tectónica que continúa hasta nuestros días, ocurrió la sedimentación de las rocas del Grupo Roraima, cuyos remanentes erosionales forman las típicas mesetas de las tierras altas de Guayana, como los conocidos tepuyes de la Gran Sabana en el estado Bolívar, y las altas montañas de Cuao-Sipapo, Parú, Duida, Marahuaca y Neblina en el estado Amazonas. Durante el tiempo de la sedimentación de Roraima hubo volcanismo que dio

lugar a la formación de estratos de pseudo-jaspe (ej: Quebrada Jaspe), posteriormente a su sedimentación se generó un gran pulso ígneo produciendo las extensas intrusiones de cuerpos verticales (diques) y horizontales (sills) de diabasa, que es una roca de color verde oscuro y de grano fino, que definen la “provincia magmática de Roraima”. Posteriormente, ocurrió una variada actividad ígnea intraplaca y anorogénica, en la cual fueron intrusados grandes plutones como el Granito del Paraguaza (1.500 Ma), con su característica textura rapakivi, granitos alcalinos de menor extensión pero muy dispersos, cuerpos circulares alcalinos como el de La Churuata, al pie del cerro Duida, en Amazonas y posiblemente el gran complejo carbonatítico del cerro Impacto. Finalmente, una reactivación de eventos anorogénicos produjo la intrusión de sills y diques de kimberlita y lamprofiro en la región de Guaniamo, hace unos 830-700 Ma. La misma apertura del Atlántico fue responsable de la posterior intrusión de enjambres muy extendidos de diques de diabasa o basalto, de edad Jurásico, a lo largo y ancho del Escudo de Guayana.

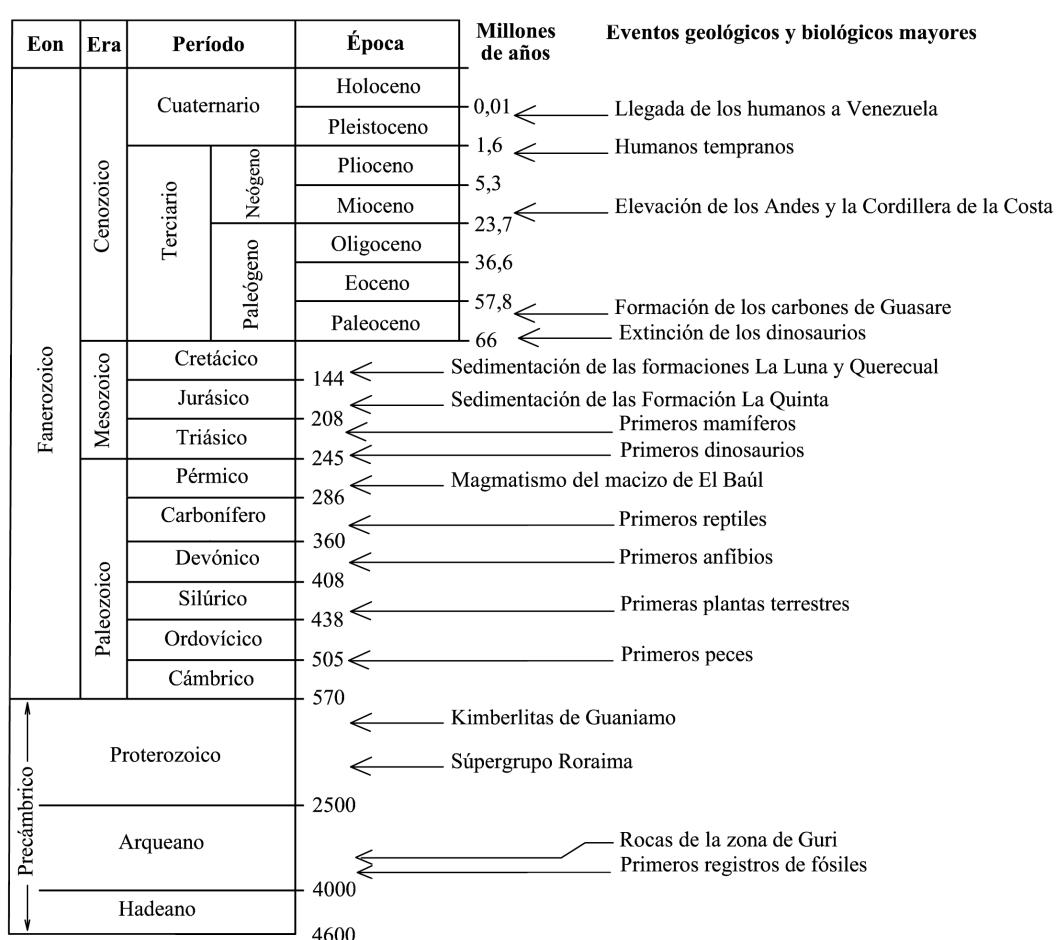


Fig. 1. Tabla del tiempo geológico con los principales eventos en el ámbito mundial y de Venezuela. Traducido y modificado de Kulp (1961).

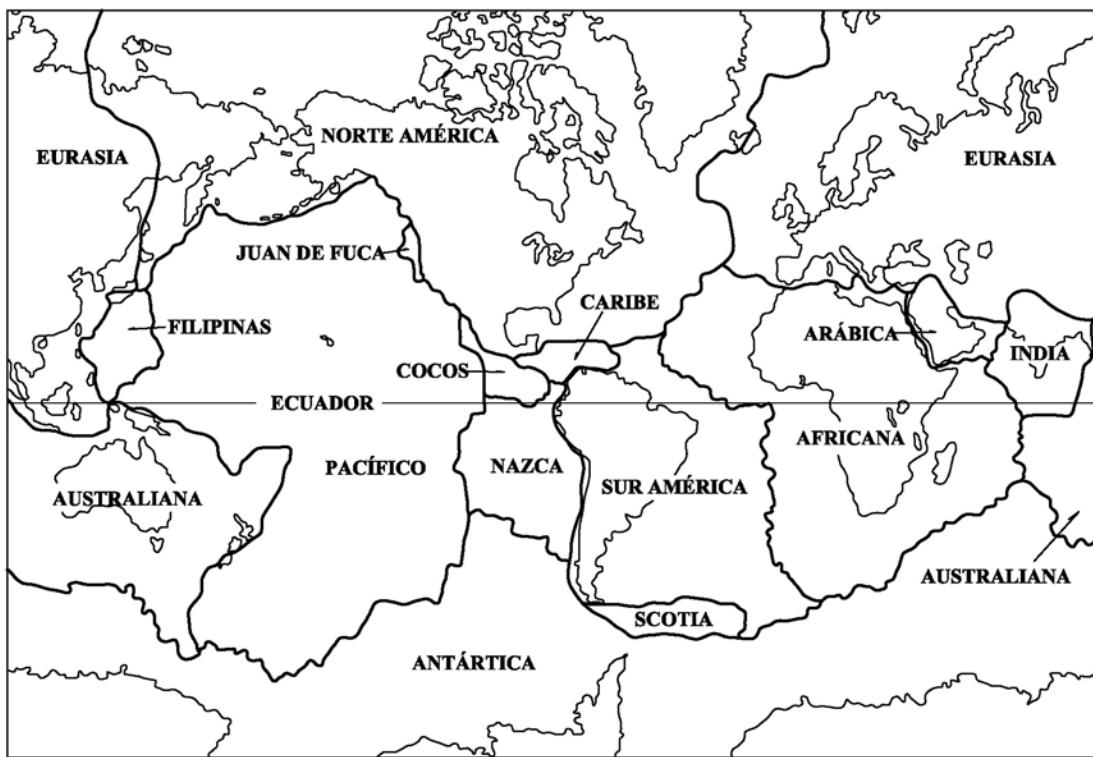


Fig. 2. Esquema de las principales placas tectónicas. Traducido de Tilling et al. (1987).

En el extenso territorio al Norte de nuestro máximo río, se dilatan amplios llanos bordeando los sistemas montañosos de los Andes de Mérida, la sierra de Perijá, las serranías de Lara - Falcón y la Cordillera de la Costa; éstos han sido elevados hasta la topografía actual como producto de la compleja interacción entre las placas Caribe y Suramericana, en tiempos geológicos relativamente jóvenes del Cretácico Tardío continuando, hasta nuestros días. En esta amplia región hay bloques de rocas ígneas y metamórficas del Proterozoico emplazados tectónicamente, como ocurre en los Andes de Mérida en la Asociación Sierra Nevada y el Complejo Iglesias, en la sierra de Perijá con el Esquisto de Perijá, el Augengneis de Peña de Mora, las metaígneas de Yumare y el mármol de alto grado metamórfico de El Guayabo en la Cordillera de la Costa, para mencionar sólo algunos. En cuencas alrededor del escudo Precámbrico se depositaron rocas sedimentarias de edad Paleozoico, que hoy igualmente se encuentran dispersas en las cordilleras, pero en su mayoría fueron sometidas a eventos metamórficos que produjeron cambios notables en su mineralogía y textura. Un buen ejemplo de estas rocas es la Filita de Mireles, situada en el macizo de El Baúl, con una fauna fósil de trilobites del Silúrico. En el Paleozoico también ocurrieron diversos eventos intrusivos (Viscarret, 2009), fundamentalmente de

naturaleza granítica, también esparcidos en las cordilleras.

El Mesozoico comienza con levantamientos regionales y erosión, pero cuando en el Jurásico se empieza a separar África de Suramérica, los esfuerzos a escala continental forman sistemas de fracturas que producen cuencas sedimentarias intracontinentales generalmente alargadas y con dirección Noreste-Suroeste (grabens), esto acompañado por un adelgazamiento de la corteza continental ('rifting'). Estas cuencas fueron llenadas con sedimentos terrígenos continentales, intercalados con material volcánico, a menudo piroclástico. Estas rocas generalmente son de colores rojizos a violáceos; hoy en día se encuentran aflorando en los Andes de Mérida y en la sierra de Perijá como la Formación La Quinta. Rocas similares se han encontrado en el subsuelo del estado Guárico, a partir de las perforaciones exploratorias de la industria petrolera (Formación Ipíre).

En el período Cretácico la mayor parte del norte del país se encuentra cubierto por mares epicontinentales, permitiendo la sedimentación de una espesa secuencia de rocas, que hoy día afloran en gran parte de los Andes, Perijá, cordillera de la Costa y en la Serranía del Interior oriental. A fines de este período, las fuerzas internas corticales inician el

proceso de ascenso de los Andes de Mérida y Perijá, por lo tanto los mares se van retirando, pero al mismo tiempo que esas tierras van emergiendo empiezan a ser erosionadas convirtiéndose en importantes fuentes de sedimentos para las cuencas de Maracaibo y Barinas-Apure.

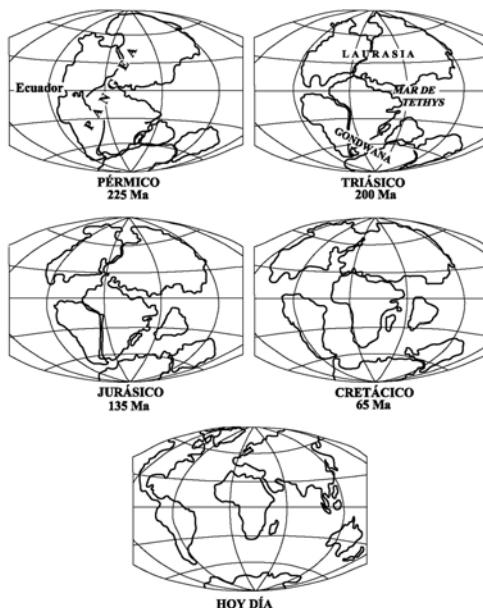


Fig. 3. Deriva de las masas continentales en los últimos 225 Ma. Traducido de Richmond (2008).

En el Terciario, principalmente en el Paleógeno, se desarrollan los mayores efectos de la interacción entre la Placa Suramericana -con movimiento relativo hacia el oeste- y la Placa Caribe -con movimiento relativo hacia el este, pero que en realidad se mantiene prácticamente en el mismo sitio absoluto-. Pero no es un simple deslizamiento suave entre las dos placas, sino que se ejercen fuertes efectos compresivos en forma oblicua en dirección al Sureste-Noroeste. Este es el mecanismo que ocasionó la deformación de los sistemas montañosos del norte del país, permitiendo que unidades de diferentes edades y formadas en diferentes ambientes en espacio y tiempo pudieran entremezclarse en forma muy compleja, especialmente a través de fallas inversas y transcurrentes. En este proceso de interacción ocurre un singular fenómeno que permite que terrenos formados originalmente en el ámbito de la Placa Caribe a una distancia de hasta más de mil kilómetros al Oeste, ahora sean adosados al norte del continente Suramericano, de manera similar a lo que ocurre cuando un tractor nivela una carretera y a medida que avanza va dejando material en el borde de la carretera. De esta manera se añaden terrenos, entre otros, los correspondientes a las fajas Costera, Caucagua-El Tinaco, Loma de Hierro y Villa de Cura, que ocupan gran parte de la

Serranía del Interior desde Cojedes hasta Miranda (Urbani & Rodríguez, 2004).

En el Neógeno cuando el efecto más activo de la interacción Caribe-Suramérica ha migrado hasta la posición de Paria - Trinidad, la erosión de las montañas emergidas permiten el relleno de las cuencas de Maracaibo, Barinas- Apure, Guárico, Maturín, así como la extensa secuencia neógena del estado Falcón. Sin embargo, el movimiento relativo rumbo deslizante dextral de las dos placas y el efecto de la compresión oblicua no cesa y sigue actuando hasta nuestros días. Uno de los lugares donde probablemente se ven mejor estos efectos es en el estado Falcón, donde las rocas sedimentarias del Oligo-Mioceno y aun más jóvenes, se ven muy plegadas y falladas.

En el Cuaternario se modela la geografía actual con la formación de grandes abanicos fluviales en las zonas piemontinas, así como en los valles intermontanos. Como ejemplo de estos eventos, está el relleno de los valles de Caracas, los valles de Aragua-Carabobo, así como la formación de las terrazas de los estados andinos, como aquella donde se asienta la ciudad de Mérida, y los abanicos de Caraballeda, Cabo Blanco y otros en el Litoral Central.

Geodinámica actual

La Figura No. 4 muestra la configuración de la dinámica geológica actuante hoy día en Venezuela, allí se vislumbran los grandes sistemas de fallas del norte del país como las de Oca, San Sebastián y El Pilar, con su intersección con la falla de Boconó, la cual atraviesa los estados andinos.

La consecuencia directa de estas condiciones geodinámicas es que las cordilleras y serranías del norte del país se siguen levantando, con su máximo ejemplo en el macizo del Ávila, con los picos Ávila (2,5 km), Silla de Caracas (2,7 km) y Naiguatá (2,8 km). Así tenemos fallas activas con demostrado movimiento durante el período Cuaternario, y en consecuencia estas zonas montañosas son las de mayor sismicidad, pero el máximo corresponde al estado Sucre que está cruzado por la falla de El Pilar y es la parte del país más cercana al extremo suroriental más activo de la placa Caribe. La distribución de las fuentes termales muestra un paralelismo con las zonas sísmicas, dado que los brotes de las aguas calientes están mayormente controlados por las zonas de fallas activas intermontanas y aquellas que delimitan las zonas piemontinas de las cordilleras. Lamentablemente, los recursos geotérmicos en todo el país están subutilizados.

Recursos minerales

La distribución de los principales recursos minerales que se explotan en Venezuela, es una consecuencia directa de su geología.

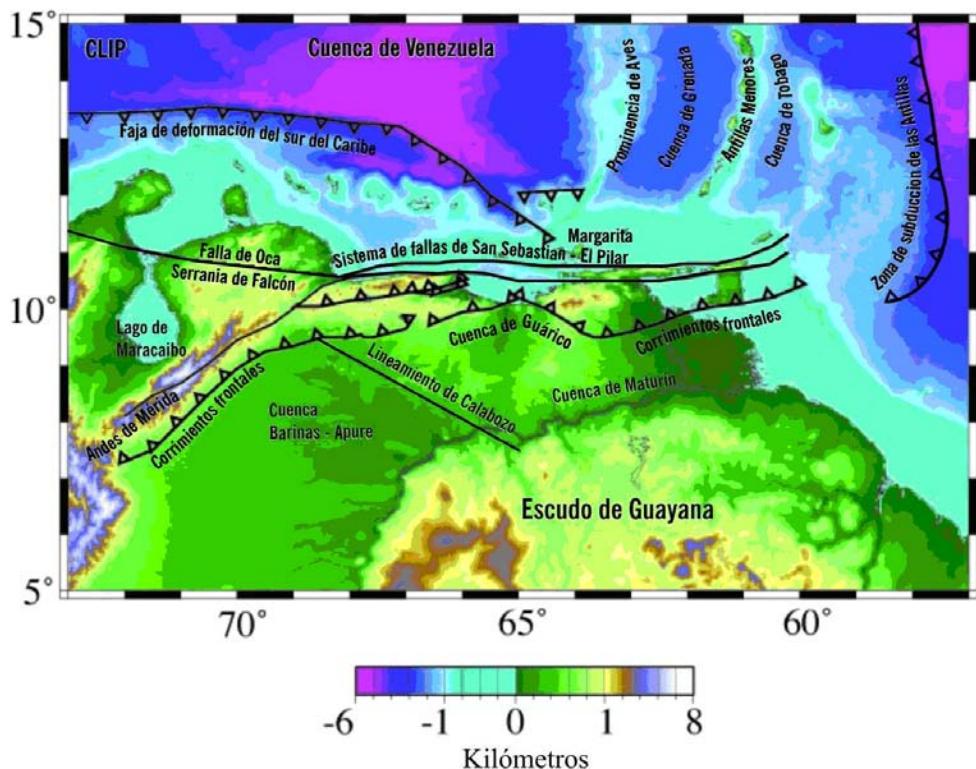


Fig. 4. Principales rasgos de la interacción actual entre las placas Caribe y Suramericana. Traducido y modificado de Levander et al. (2006).

En el Escudo de Guayana tenemos las formaciones bandeadas de hierro en las rocas arqueanas del Complejo de Imataca, estas acumulaciones de hierro sufrieron procesos metamórficos durante etapas tempranas de la historia del planeta y son las que se explotan en la región de Ciudad Piar, aprovechando un notable enriquecimiento supergénico causado por la lateritización de la roca madre metamórfica. En los cinturones de rocas volcánicas guayanescas ("rocas verdes") aparecen importantes yacimientos primarios de oro, como los trabajados en las profundas minas de El Callao y La Camorra. Hace unos 830-700 Ma en la región de Guaniamo, ocurrieron intrusiones explosivas de magmas provenientes de al menos 120 km de profundidad, estas rocas se denominan kimberlitas y en todo el mundo son la fuente primaria de los diamantes. A finales del Cretácico y en el Paleoceno bajo condiciones de un clima cálido, se produjo la intensa meteorización de cuerpos de granito de la zona de Los Pijiguao, formando los depósitos de bauxita que probablemente sean los mayores del mundo; de este mineral se procesa el aluminio en el complejo industrial de Ciudad Guayana. Los minerales pesados como el oro y el diamante que son muy resistentes a la erosión, una vez liberados de sus rocas primarias pueden acumularse en depósitos secundarios aluviales, usualmente sujetos a explotación artesanal en forma muy rudimentaria y perju-

dicial al medio ambiente, que incluyen deforestación extensa y contaminación con mercurio.

En las cuencas marinas con aguas cálidas y poco profundas, tanto del Cretácico Temprano, como del Paleoceno y de mediados del Terciario, se depositan extensos cuerpos de caliza, que hoy día se explotan para la fabricación de cemento y de agregados para la elaboración del concreto.

En el Cretácico Tardío las cuencas marinas periféricas al continente, tienen una escasa circulación del agua y son pobres en oxígeno, esto hace posible la preservación de grandes cantidades de materia orgánica. Estas rocas se convertirán en las más importantes rocas madres del petróleo venezolano, como son las formaciones Querecual en Oriente y La Luna en Occidente. Durante el Terciario el soterramiento de estos sedimentos con el respectivo leve incremento de temperatura y presión, propicia las reacciones químicas orgánicas conducentes a la formación del petróleo y del gas. Los hidrocarburos líquidos y gaseosos luego migran hasta acumularse en los espacios porosos mayormente de arenas del Terciario, de donde han sido extraídos durante más de un siglo.

En algunos sectores de los estados Táchira, Zulia y Anzoátegui, durante el Paleógeno se generan zonas pantanosas cercanas a la costa, donde la abundante materia orgánica vegetal fue preservada,

generando los yacimientos de carbón de Guasare, Lobatera y Naricual.

En el resto del país hay muchos otros yacimientos minerales acordes con la geología de su entorno, pero usualmente con reservas relativamente bajas y no económicos.

Epílogo

Las ciencias geológicas abarcan las disciplinas de los aspectos físicos del planeta, en consecuencia son de fundamental importancia para un país joven como el nuestro, con tantas necesidades prácticas, desde la exploración y explotación de hidrocarburos y demás recursos minerales, la búsqueda de aguas subterráneas, el control geo-lógico de los sistemas ambientales, la geología para la mejora del ordenamiento territorial con el objeto de disminuir la amenaza a los centros poblados ante eventos naturales hidrometeorológicos y de sismicidad, también en las aplicaciones a la ingeniería civil como en los proyectos de construcción y mantenimiento de carreteras, represas, vías ferroviarias, aeropuertos, etc.

En otras palabras las ciencias geológicas constituyen un componente fundamental para el desarrollo del país, y al igual que tantas otras disciplinas de las

ciencias físicas y de la vida, merecen todo el apoyo de los entes gubernamentales y privados.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a Marina Peña (FUNVISIS) por la impecable preparación de las figuras.

BIBLIOGRAFÍA

- González de Juana, C, J. M. Iturrealde y X. Picard. 1980. Geología de Venezuela y de sus cuencas petrolíferas. Caracas: Ed. Foninrives, 2 vol.
- Kulp, J. L. 1961. Geologic time scale. Science 133: 1105-1114.
- Levander, A., M. Schmitz, H. G. Avé-Lallement. 2006. Evolution of the Southern Caribbean Plate Boundary. EOS Trans., AGU 87(9): 97.
- Richmond, J. 2008. Pangea-continental drift. <http://www.cyburbia.org> (Consultado 12-12-2009).
- Tilling R., C. Heliker & T. Wright. 1987. Eruptions of Hawaiian Volcanoes: Past, Present, and Future. USGS General Interest Publication.
- Urbani, F. y J. A. Rodríguez. 2004. Atlas geológico de la Cordillera de la Costa. Caracas: Fund. Geos y FUNVISIS, 146 hojas.
- Viscarret, P. 2009. Geología del macizo de El Baúl, estado Cojedes, con énfasis en la petrología de las rocas graníticas. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ingeniería. Tesis doctoral. 2 vol. + 11 mapas. Reimpreso en: Geos, UCV, Caracas, 41, (en prensa).

BOSQUES HÚMEDOS MACROTÉRMICOS DE VENEZUELA

Gerardo A. Aymard¹

INTRODUCCIÓN

La información sobre la heterogeneidad espacial o diversidad Beta (β) de los ecosistemas, representa actualmente una de las referencias más efectivas para evaluar el estado de conservación y de conocimiento de los recursos naturales de cualquier región (MacDonald, 2003; Rodrigues & Arita, 2005; Tuomisto & Ruokolinen, 2006; Hopkins, 2007; Givnish, 2010). La estimación de la biodiversidad a este nivel, permite observar la continuidad o discontinuidad de los diferentes hábitats, a través del estudio de la interacción entre los factores bióticos y abióticos (Condit *et al.*, 1996, 1998; Emilio *et al.*, 2010), combinados con los numerosos eventos históricos y climatológicos a los que ha estado sometida la región tropical durante los últimos 60.000 millones de años (Hoorn *et al.*, 2010; Graham, 2011).

Los bosques húmedos representan un claro ejemplo de la continuidad o discontinuidad de comunidades vegetales en el neotrópico. En las últimas tres décadas, numerosos estudios han demostrado que esta región posee la mayor diversidad de especies y hábitats presentes en el mundo (Gentry 1982, 1988, 1992; Valencia *et al.*, 1994; Prance 1994; Phillips *et al.*, 1994, 2003; Clinebell *et al.* 1995; De Oliveira & Mori 1999; Vásquez-M. & Phillips 2000; Pitman *et al.* 1999, 2001, 2008; ter Steege *et al.* 2000, 2003; Stropp *et al.*, 2009; ATDN, 2010) y a la vez presentan los ecosistemas con las mayores tasas de deforestación (Malhi *et al.*, 2008; Lewis *et al.*, 2011).

A pesar del intenso proceso de destrucción a que han sido sometidos los bosques tropicales durante los últimos 50 años, actualmente países como Venezuela, todavía poseen extensas áreas con bosques húmedos, las cuales continúan amenazadas por las actividades de deforestación a través de la ampliación de los sectores agrícolas, pecuario, urbano, la explotación maderera y de minerales.

El presente trabajo reúne información florística actualizada sobre los diferentes tipos de comunidades boscosas, situadas entre 0 a 350 m snm, con precipitaciones medias anuales entre 1800 y 4000 mm y temperaturas medias anuales entre 22º y 28ºC. Para ello se utilizaron los datos contenidos en Pittier (1920, 1937), Pittier & Williams (1945); Beard (1946), Hueck (1960; 1978), Ewel y Madriz (1968); Ewel *et al.* (1976); Steyermark (1977, 1979, 1982), Ara y Arends, (1985), MARNR (1985), Veillon (1985, 1989), Huber y Alarcón (1988), Vareschi (1992), Berry *et al.* (1995), Huber (1995b), Hernández & Demartino (2003), Huber (2005), Aymard *et al.*, (2009). Así como los informes de avance del

proyecto Inventario de los Recursos Naturales de la Región Guayana, de la CVG-TECMIN (Zinck 1986; García 1987), y observaciones de campo del autor, no publicadas formalmente hasta el presente.

Para efectos de la presente recopilación, las descripciones de la vegetación boscosa se ordenaron a través de la división del país en dos grandes unidades, los bosques al norte-oeste del Río Orinoco y los bosques de la Guayana venezolana, región que a su vez se subdividió por estado, en bosques de Amazonas, Bolívar y Delta Amacuro (Figura 1).

Bosques situados al noroeste del Río Orinoco

La región de bosques macrotérmicos húmedos y muy húmedos ubicados al noroeste del Río Orinoco, se compone actualmente por pequeños fragmentos del bosque original, o se encuentra degradada a bosques secundarios producto de las deforestaciones que existieron en la región entre 1930 y 1990 (Veillon 1976; Aymard, 2005; Pacheco *et al.*, en este libro). Este sector, también incluye las planicies y colinas con pendientes suaves, ubicadas en el piedemonte de las Cordilleras de Los Andes y La Costa.

Los bosques aquí descritos los encontramos en tres subregiones: La depresión del Lago de Maracaibo, Los Llanos (incluye la planicie cenagosa al noreste del estado Monagas) y las planicies y piedemontes al sureste de la porción central de la Cordillera de la Costa.

La Depresión del Lago de Maracaibo

La depresión del Lago de Maracaibo está conformada por llanuras coluvio-aluviales disectadas por los cursos de ríos provenientes de las Cordilleras de Perijá y los Andes, al suroeste del estado Zulia y noreste del estado Mérida; las áreas de piedemonte al noroeste del estado Mérida (suroeste del Lago de Maracaibo y cuenca del Río Onía); y las áreas al sureste de la Cordillera de Perijá. La vegetación de este sector estuvo cubierta por extensos bosques con una importante diversidad de árboles de alturas excepcionales. Estos bosques poseían individuos emergentes de hasta 45 m, en los que destacan: *Pterygota colombiana* ("Cajeto"), *Acosmum pannensis*, *Terminalia amazonia*, *Helicostylis tomentosa*, en los sectores de La Fría y El Vigía (Veillon, 1985); y *Cariniana pyriformis* ("Bacú") en la región de Machiques, estado Zulia (Steyermark (1977, 1979, 1982). En este amplio sector, Steyermark (*op. cit.*) destaca que poseía una gran diversidad florística; denominándola "Refugio Catatumbo", el cual lo compone una mezcla de elementos florísticos endémicos venezolanos (ej. *Philodendron maeae*, *Besleria ornata*) con numerosos elementos de

¹UNELLEZ-Guanare, Programa de Ciencias del Agro y el Mar, Herbario Universitario (PORT), Mesa de Cavacas, estado Portuguesa. VENEZUELA 3350.

la flora Amazónica y de las tierras bajas de la Guayana venezolana (ej. *Licaria armeniaca*, *Lecythis corrugata* subsp. *rosea*, *Pera bicolor*, *Sagotia racemosa*, *Humiriastrum colombianum*, *Astronium ulei*). En Venezuela no existe otra área equivalente, sin embargo la vegetación original ha sido eliminada en los últimos 40 años. Aunque la región posee varias

reservas de fauna (Ciénagas de “Juan Manuel”, “Aguas blancas” y “Aguas negras”), existe la urgente necesidad de estudiar detalladamente y preservar las pequeñas extensiones de bosques remanentes que todavía existen en sectores bajo propiedad privada.

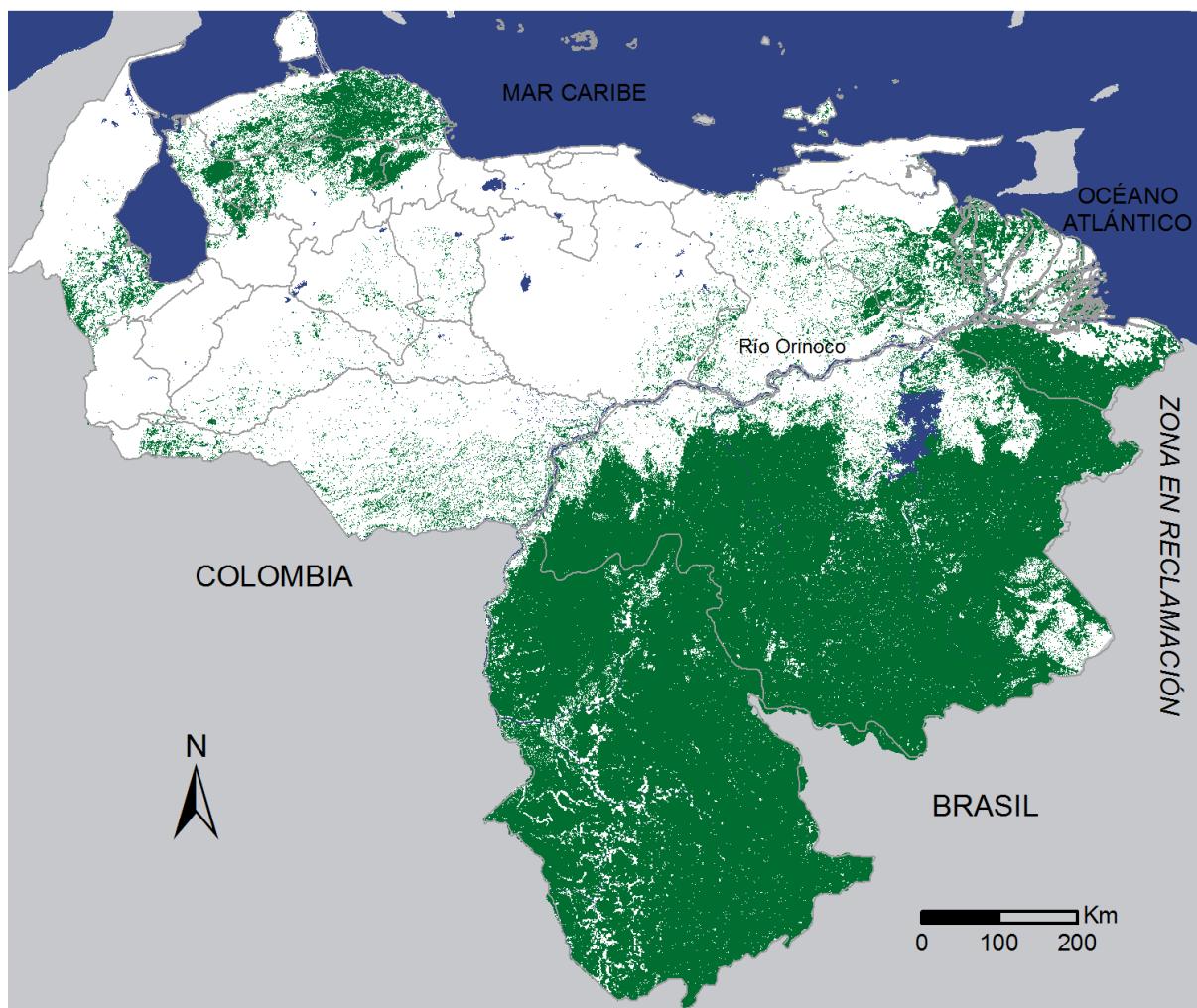


Figura 1. Mapa de vegetación de Venezuela 2010, resaltando las regiones de bosques húmedos macrotermicos (y mesotermicos de la Guayana). (Extraído y adaptado por Carlos Pacheco Angulo, Julio-2011 a partir del GlobCover-2009 by ESA & The Université Catholique de Louvain)

Los Llanos

Actualmente son muy escasos los bosques originales húmedos en la región de los Llanos venezolanos. En el sector de los Llanos Occidentales y Centrales, los bosques han venido desapareciendo rápidamente, producto de explotaciones madereras asociada a procesos de invasión, quema y destrucción para fines agropecuarios. El mejor ejemplo de esta drástica reducción de la masa boscosa es la Reserva Forestal de Turén, la cual fue intervenida durante dos décadas para dar paso a la implementación de los grandes planes agrícolas que necesi-

taba el país para desarrollarse. Las reservas forestales de Caparo, Guarapiche, San Camilo y Ticoporo, todavía poseen las áreas de bosques más importantes al norte del país (aproximadamente 20.000 Ha).

Los bosques húmedos que aún persisten en la región de los Llanos Occidentales se encuentran en las reservas forestales de “Ticoporo”, “Caparo” y “San Camilo”, así como también en pequeños remanentes de bosques de galería de los numerosos ríos que atraviesan la región (desde el Río Sarare, estado Apure, hasta el Río Cojedes, estado Cojedes). El atlas de vegetación de Venezuela clasificó

estas comunidades como transiciones de bosques siempreverdes, a brevidecíduos y deciduos, de altos a medios y de densidad media a densa (MARNR 1985; Ara y Arends, 1985).

Los bosques de las reservas de "Ticoporo" y "Caparo" han sido estudiados en detalle en los últimos 40 años por personal de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad de los Andes (Finol 1969). De acuerdo a inventarios forestales con fines de manejo silvicultural (Finol 1971, 1980; Veillon 1997), los bosques de Ticoporo o "Selvas de Anaro" representan una transición de bosques deciduos a siempreverdes, dominados por *Attalea butyracea* ("Palma de agua"), *Pouteria reticulata* subsp. *reticulata* ("Chupón negro"), *Pachira quinata* ("Saqui-saqui"), *Cordia thaisiana* ("Pardillo negro") y *Mouriri barinensis* ("Perhuétano").

La vegetación boscosa de la Reserva Forestal de Caparo está representada por un amplio mosaico de tipos de bosques que van desde los bosques altos siempreverdes a los medianos deciduos, y transiciones de éstos. La masa forestal de esta amplia región ha sido estudiada en detalle desde el año 1970 (Finol 1976; Hase & Fölster 1982; Sobrevila 1982; Arends *et al.*, 1993; Hernández y Guevara, 1994), trabajos que han definido entre nueve y doce tipos de vegetación boscosa. Entre los más característicos de esta área, se encuentran los bosques en banco dominados por *Pachira quinata* ("Saqui-saqui"), *Pterocarpus acapulcensis* ("Drago") y *Protium crenatum* ("Riaco") y los bosques de bajío dominados por *Trichanthera gigantea* ("Yatago"), *Sapium glandulosum* ("Lechero"), *Triplaris americana* ("Palo de María") y *Pachira quinata* ("Saqui-saqui").

Los bosques de la Reserva Forestal de "San Camilo", al oeste del estado Apure, han sido poco estudiados florística y estructuralmente. A finales de los años 80, la región poseía grandes extensiones de bosques siempreverdes en su estado original (Finol 1980; MARNR 1985). Steyermark (1977, 1979, 1982) destacó una mayor diversidad de especies en la vegetación de esta región, que en Caparo y Ticoporo. Entre su rica flora, se han registrado hasta el presente varias especies endémicas de Venezuela (ej. *Forsteronia apurensis*, *Odontocarya steyermarkii*, *Ouratea pseudomarahuacensis*, *Gustavia macarenensis* subsp. *paucisperma*, *Criptoniopsis aristeguietae*); otras con afinidad a la flora de la Guayana y la cuenca amazónica (ej. *Licania latifolia*, *Abarema laeta*, *Caraipa punctulata*, *Guatteria schomburgiana*, *Nectandra pearcei*, *Aniba panurensis*, *Lean dra aristigera*, *Ecclinusa lanceolata*, *Pouteria procer a* y *Couepia ulei*), esta última especie solo conocida en Venezuela de esta región. Al sureste de Santa Bárbara de Barinas, se han observado bosques con las mismas características de la Reserva Forestal de San Camilo (altos, siempreverdes y con presencia de especies de afinidad amazónica-

guayanesa), entre las especies más representativas están: *Lecythis corrugata* var. *rosea*, *Crepidospermum rhoifolium* y la liana *Trigonia bracteata*, endémica de este sector del país.

Al sur del Río Arauca, y hasta el Río Meta, el panorama cambia rápidamente; las sabanas son más amplias, el paisaje se encuentra sobre planicies eólicas-limosas, compuesto por médanos y la vegetación boscosa en este sector se limita a bosques de galería y extensos Morichales. De acuerdo con Schargel & Aymard (1992), los bosques de galería de la región comprendida entre los ríos Capanaparo y Cinaruco-Riecitó están compuestos por comunidades boscosas brevidecíduas a siempreverdes, de mediana a baja altura, las cuales están dominadas por especies de afinidad amazónica, entre las más importantes están: *Laetia suaveolens*, *Mabea schomburgkii* y *Pouteria elegans*. Al este de estos bosques, en el sector del caño La Pica y los ríos Juriepe y Cinaruco, la influencia de especies de la cuenca de los ríos Negro y Amazonas se hace más evidente. Esta región hasta el presente, representa el límite más septentrional de varias de ellas, entre las que destacan *Licania wurdackii*, *Spathanthus bicolor* y las palmas *Leopoldinia pulchra*, *Lepidodactylus tenuis* y *Mauritiella aculeata*. Esta información, aunada a una la ausencia del elemento llanero (caribeño) en esta área, contradice descripciones anteriores acerca de la composición florística en esta parte de los llanos venezolanos (Hueck 1960; Huber & Alarcón, 1988).

El sector de los Llanos Centrales bajos presenta condiciones físicas naturales muy diferentes, en virtud de que la región posee suelos ubicados sobre las mesas, de textura gruesa, bien drenados y también suelos de carácter orgánico en los Morichales. La vegetación boscosa húmeda de los Llanos Centrales bajos ha sido muy poca estudiada; sin embargo, se conoce que este sector está dominado por extensos Morichales (González 1987; Montes *et al.*, 1987; Montes & San José 1995); por bosques de galería en los principales ríos que drenan al Orinoco; y por un interesante mosaico de bosques inundables situados en la margen izquierda del Río Orinoco (Colonnello, 1990). Estas asociaciones de vegetación están condicionadas por factores de sedimentaciones diferenciales y nutrientes; información en detalle sobre la composición florística y estructura de estos bosques se encuentra en Rosales (2003). Entre los bosques de rebalse sobre aguas blancas (Várzea) más característicos de esta región se encuentran los Caramacatales, los cuales forman comunidades dominadas por *Piranhea trifoliata* ("Caramate negro"), *Homalium racemosum* ("Caramacate blanco") y *Symmeria paniculata* ("Chaparro de Agua").

La vegetación boscosa húmeda en los Llanos Orientales está constituida por bosques y Morichales situados en las terrazas y vegas de los valles,

por donde corren los principales ríos de la región y por los extensos bosques de rebalse a lo largo del Río Orinoco. González (1987) diferencia dos tipos de comunidades boscosas para la región: los bosques siempreverdes sobre terrazas en suelos bien drenados, dominados por el "Curucay" (*Protium heptaphyllum*) y "Patillo" (*Tapirira guianensis*), y la asociación de Morichales y bosques medios presentes en las vegas inundables, dominados *Mauritia flexuosa* y por otros elementos arbóreos (*Virola surinamensis*, *V. elongata*, *Sympomia globulifera*, *Calophyllum brasiliense*, *Tabebuia fluvialis*), que constituyen un dosel relativamente continuo entre 15-25 m de altura, en ocasiones muy denso e irregular.

Bosques de la región central y oeste

Al sureste del estado Miranda, se encontraban unos bosques primarios sobre terrazas, que fueron sistemáticamente sustituidos por plantaciones de cacao. Sin embargo, actualmente todavía se pueden encontrar pequeños remanentes de bosques húmedos primarios en los alrededores de la Laguna de Tacarigua, los cuales han sido estudiados por González (2003), quien los clasificó en asociaciones de bosques húmedos en la que destacan: los bosques sobre la planicie costera antigua dominados por *Protium heptaphyllum* y *Mabea occidentalis*; los bosques en la planicie fluvial dominados por *Erythrina fusca* y *Tabebuia rosea*; los bosques sobre colinas del terciario dominados por *Manilkara bidentata* subsp. *bidentata* y *Terminalia amazonia*; y las comunidades sobre la planicie aluvial de *Triplaris caracasana* y *Roystonea oleracea*.

Al noreste del estado Monagas, en la planicie cenagosa del Río Guarapiche todavía existen fragmentos de bosques siempreverdes, los cuales alcanzan alturas entre 25-35 m. Estos bosques situados en la Reserva Forestal "Guarapiche" están dominados por *Tabebuia rosea* ("Apamate"), *Cochlospermum orinocense* ("Carnetolendo"), *Attalea maripa* ("Yagua") y *Hura crepitans* ("Jabillo"). Otras especies arbóreas comunes en estos bosques y con afinidad florística de la provincia "Imataca" son: *Caraipa richardiana*, *Tovomita umbellata*, *Crudia glaberrima*, *Anaxagorea acuminata*, *Rudgea hostmanniana*, *Stryphnodendron guianense* y *Chaetocarpus schomburgkianus*. La región posee un solo parque nacional (Parque Nacional "Mariusa") y la Reserva Forestal de "Guarapiche"; sin embargo, el parque no cubre todos los tipos de vegetación presentes en la región, especialmente los bosques altos de la planicie cenagosa del Río San Juan, vegetación sujeta a extensas explotaciones madereras en los últimos 25 años.

Bosques de la Guayana y Amazonía venezolana

Los bosques húmedos de las tierras bajas de la Guayana venezolana, están compuestos por miles de hectáreas de bosques a lo largo de las planicies

de las cuencas bajas y medias de los principales ríos de la región (ej. Caura, Caroni, Orinoco, Paragua, Ventuari), la tierra firme y el piedemonte de las serranías del Escudo Guayanés (Huber, 1995b). Muchas de estas áreas se consideran relativamente prístinas, la vegetación boscosa es más heterogénea y diversa de lo que se pensaba (CVG-TECMIN 1987, 1989, 1991a, 1991b, 1991c, 1991d, 1991e; Aymard *et al.*, 1998), por lo cual se debería dar alta prioridad de conservación (Huber, 2001), en virtud de que todavía existen vacíos de información florística y de estructura de la masa boscosa (Aymard *et al.*, 2009). Actualmente, la región enfrenta graves problemas con la degradación ambiental como resultado de los efectos de la tala descontrolada para la implementación de agricultura de subsistencia (Figura 2), explotación de maderas, productos no maderables (fibra, cuerdas, raíces, cortezas, etc.) y de la minería de oro y diamantes.



Figura 2. Bosques húmedos de la región de Maroa-Yavita, intervenidos por actividades de agricultura de subsistencia (conucos). (Foto: L. Campbell)

Estado Amazonas

Los bosques húmedos de tierras bajas situados en el estado Amazonas actualmente cubren más del 60% de esta entidad y poseen una parte importante de la diversidad vegetal del país. La región presenta unidades de vegetación únicas (ej. bosques de Caatinga Amazónica, bosques mixtos, bosques dominados por pocas especies y bosques densos bajos dominados por especies con maderas livianas). De acuerdo con Huber (1982) y Huber & Alarcón (1988), en la región comprendida entre la boca del Río Meta hasta la boca del Río Sipapo la vegetación boscosa predominante son asociaciones de bosques tropófilos, semideciduos (alisios) con bosques ombrófilos basimontanos. Al norte de Puerto Ayacucho, en la región del Río Galipero se encuentran bosques altos a medianos dominados por *Erisma uncinatum* y *Parinari excelsa*, los cuales están situados en las partes altas del glacis residual (Dezzeo *et al.*, 1980; Fölster & Huber, 1984). Catalán (1982) realizó un inventario forestal en los alrededores de Puerto Ayacucho (sectores "Limón de Parhueña", "Galipero" y "Gavilán"), utilizando la

información de cuatro hectáreas, clasificó los bosques de medio-alto y medio-denso, dominados por *Erisma uncinatum* y *Copaifera* sp. Las contribuciones de Castillo (1992, 1994) representan la información más detallada de la flora del Río Cataniapo. Dichos trabajos muestran que este sector posee una flora muy variada, (95 familias y 550 especies), en donde las familias con el mayor número de especies son Leguminosae (*sensu lato*), Rubiaceae y Melastomataceae.

Estudios de vegetación y suelos en la cuenca del Caño Carinagua (Aymard *et al.*, 2009) muestran tres tipos de comunidades boscosas en este sector: 1. bosques altos sobre lomeríos dominados por *Astrocaryum gynacanthum*, *Erisma uncinatum*, *Trattinnickia glaziovii* y *Hymenolobium petreum*, 2. bosques medios en la planicie aluvial dominados por *Phenakospermum guyannense*, *Erisma uncinatum* y *Eschweilera subglandulosa*, y 3. bosques bajos intervenidos dominados por *Apuleia molaris*, *Guatteria schomburgkiana*, *Phenakospermum guyannense* y *Talisia cerisina*. La vegetación de esta región posee un grupo de especies comunes con los bosques de la región noreste del estado Bolívar, sur del estado Delta Amacuro y las Guayanas. Ejemplos de algunas de estas especies son *Qualea dinizii*, *Astronium lecointei*, *Clathrotropis brachypetala*, *Apeiba schomburgkii* y *Duguetia lepidota*.

En la región del Río Sipapo y sus afluentes, la vegetación ha sido estudiada en los últimos 30 años por numerosos investigadores, entre los más importantes están los trabajos de Catalán (1980), quién elaboró inventarios forestales en bosques con dominancia de *Swartzia laxiflora*, *Virola surinamensis* y *Gouania glabra*. Camaripano-Venero y Castillo (2003) y Avendaño y Castillo (2006) produjeron dos catálogos acerca de la vegetación del bosque estacionalmente inundable. Los bosques del bajo Río Cuaó han sido estudiados por Guevara *et al.* (2009), autores que registraron a Arecaceae, Fabaceae, Euphorbiaceae, Mimosaceae, Rubiaceae, Burseraceae y Annonaceae, como las familias florísticamente dominantes de este sector.

Desde la desembocadura del río Atabapo en el río Orinoco, hasta el piedemonte del gran basamento ígneo-metamórfico del Escudo de Guayana, se encuentran una amplia región conformada por llanuras aluviales, deposicionales y de erosión, con vegetación compuesta por bosques con dominancia de palmas de los géneros *Attalea*, *Euterpe*, *Oenocarpus*, y *Manicaria*, mezclados con bosques inundables y de tierra firme de dos a tres estratos bien definidos. Esta región es conocida como la peniplanicie del Ventuari-Casiquiare; el grado del conocimiento florístico de esta área todavía es incompleto, sin embargo, información disponible (Aymard *et al.*, 1989) indica que en el interfluvio Orinoco-Atabapo se encuentran bosques medios de tierra firme con dominancia de *Diclinanonna calycina*, *Couma utilis*,

Allantoma lineata y *Vochysia obscura*, y bosques bajos de rebalse sobre sistemas de aguas negras (Igapó) dominados por *Eschweilera parvifolia*, *Lisocarpa guianensis* y *Handroanthus barbatus*. Asociados con los bosques de rebalse se encuentran extensas colonias de arbolitos de madera muy liviana, denominados “boyales”, dominados por numerosos individuos de *Malouetia glandulifera*, *M. taquarina*, *Molongun laxum* y *Heteropetalum brasiliense*.

Chesney (1979) realizó estudios en la región del Manapiare, encontró dos tipos de comunidades boscosas, una compuesta por bosques altos (25-35 m), con especies de las familias Meliaceae, Sapotaceae, Fabaceae, Sapindaceae, Lauraceae, Annonaceae y Vochysiaceae, y otra representada por un bosque de menor altura con dominancia de palmas y especies de la familia Myrtaceae. Recientemente, Aymard *et al.* (2005; 2009) estudiaron los bosques de tierra firme del Río Ventuari, desde su desembocadura hasta el Cerro Moriche, diferenciando cuatro comunidades boscosas bien: 1. bosques bajos a medios, ralos, sobre suelos Inceptisoles y Ultisoles sobre la Llanura aluvial dominados por *Actinostemon amazonicus*, *Peltogyne paniculata*, *Gustavia acuminata* y *Sagotia racemosa*, 2. bosques de mediana altura, muy intervenidos sobre Entisoles en sedimentos eólicos sobre lomas dominados por *Attalea maripa*, *Guatteria ovalifolia* y *Simarouba amara*, 3. bosques altos, en Ultisoles asociados con afloramientos de gneis dominados por *Chaetocarpus schomburgkianus*, *Ruizterania retusa* y *Couma utilis* y, 4. bosques mixtos de mediana altura asociados con afloramientos de arenisca al pie de las vertientes dominados por *Oenocarpus bacaba*, *Rudgea* sp nov., *Qualea paraensis* y *Bocageopsis multiflora*.

Berry *et al.* (1995) ubicaron la región de la cuenca del Ventuari como parte de la provincia occidental de la Guayana, la cual incluye las peniplanicies del Ventuari-Casiquiare. Estas áreas también son conocidas por poseer los bosques de Caatinga amazonica, bosques de Yévaro (*Eperua purpurea*) y una gran cantidad de especies endémicas sólo conocidas de la región del alto Río Negro y las cumbres de los “tepuis” o montañas de arenisca del Escudo Guayanés. (Huber 1994). Sin embargo, los resultados de Aymard *et al.* (2005; 2009) demuestran que el elemento de la provincia florística del alto Río Negro estuvo representado en el bajo y medio Ventuari por muy pocas especies (ej. *Amanoa almeriniae*, *Tovomita spruceana*, *Leopoldinia pulchra*, *Campsandra guyanensis*, *Swartzia cupavenensis*, *Gustavia acuminata*, *Marliera spruceana* y *Tabebuia barbata*). Esto, sumado a la ausencia de los bosques de Caatinga amazonica y Yévaro, demuestran que la cuenca del Ventuari posee elementos florísticos diferentes, que la separan de la provincia florística del alto Río Negro (Aymard *et al.*, 2009).

Al sur de las confluencias de los ríos Guasacavi, Temi y Atacavi, se encuentra la región de Maroa-Yavita. Esta área, también se conoce con el nombre de “Istmo de Pimichín”, y fisiográficamente representa una estrecha banda de tierra que separa los tributarios de las dos cuencas más importantes del norte de Sudamérica (Río Negro/Amazonas y Río Orinoco); la región posee un mosaico de bosques con una gran variabilidad florística y estructural. Entre las comunidades vegetales más importantes se encuentran los bosques con árboles emergentes con diámetros mayores de 40 cm, la densidad va de media a densa y lo conforman cuatro clases de grupos arbóreos según su altura. Por lo general, una gran parte de los bosques de la región Maroa-Yavita se encuentra sobre suelos Ultisoles y Spodosoles dominados por *Erisma japura*. Otras especies arbóreas frecuentes en estos bosques son *Gouphia glabra*, *Eperua purpurea*, *Minquartia guianensis*, *Aspidosperma marcoianum*, *Pouteria surumensis*, *P. trilocularis*, *Eschweilera pedicellata*, *Iryanthera juruensis*, *Inga alba*, *Micropholis casiquiarensis*, *M. Licania longistyla* y *L. sprucei* (Aymard *et al.*, 1998a; 2009; Schargel *et al.*, 2000).

La vegetación de las grandes peniplanicies del Canal Casiquiare y bajo Río Guainía posee comunidades boscosas compuestas por una gran variedad de bosques inundables y de tierra firme (Figura 3). En la planicie aluvial del Casiquiare medio se encuentran bosques dominados por *Leopoldinia piassaba*, *Manilkara huberi*, *Alchornea discolor*, *Euterpe catinga* var. *catinga* y *Eschweilera parvifolia* (Aymard *et al.*, 1998; 2009). Por otra parte, los bosques de terra firme en el bajo Casiquiare están situados en lomas sobre suelos Ultisoles y Spodosoles con drenaje pobre dominados por *Eperua purpurea*, *Erisma splendens*, *Aldina kunhardtiana*, *Eschweilera coriacea*, *Swartzia cupavenensis* y *Caryocar glabrum* (Aymard *et al.*, 2001; 2009).



Figura 3. Bosques de la región del alto Río Negro. Estado Amazonas (Foto: G. Aymard)

En los sectores del Casiquiare medio y alto se han registrado comunidades sobre suelos Spodosoles,

Ultisoles y Oxisoles con drenaje pobre, las cuales conforman un amplio mosaico de bosques que se caracterizan por presentar una gran diversidad de especies arbóreas (ej. *Campsandra gomez-alvareziana*, *Alchornea triplinervia*, *Buchenavia macrophylla*, *Chomelia barbellata*, *Coussarea longiflora*, *Caryocar microcarpum*, *Caripa longipedunculata*, *C. spuria*, *Botryarrhena venezuelensis*, *Amaioua guianensis*, *Guatteria multinervia*), y por presentar densas colonias de la hierba gigante *Phenakospermum guyannense*, y especies de palmas de: *Leopoldinia piassaba*, *Euterpe precatoria*, *Astrocaryum gynacanthum*, *Bactris brongniartii*, *Oenocarpus bacaba* y *Attalea maripa*.

En la base de la Serranía de la Neblina, Gentry (1988) observó comunidades boscosas dominadas por *Clathrotropis macrocarpa*, *Eperua purpurea*, *E. leucantha*, *Sandwithia guianensis*, *Matayba inelegans* y *Chamaecrista adiantifolia*, esta información fue actualizada por Phillips & Miller (2002) y Aymard *et al.* (2009).

Hasta el presente, la información cuantitativa acerca de las comunidades boscosas de la región del alto Río Orinoco es muy escasa. Se conocen los datos de las colecciones y observaciones de J. Steyermark en las cabeceras del Río Matacuni y Río Putaco, quien observó bosques de mediana altura con presencia de especies de las familias Moraceae, Fabaceae, Sapindaceae, Burseraceae, Chrysobalanaceae, Rubiaceae y Quiinaceae (Huber, 1982). Coomes (1997) describió bosques entre 18-28 m de altura, 4 km al oeste de La Esmeralda, con presencia de *Caryocar glabrum*, *Humiria balsamifera*, *Oenocarpus bataua*, *Micropholis guianensis* y *Protium crassipetalum*. Aymard (2000) estudió la composición florística de tres tipos de bosques de tierra firme situados aproximadamente 35 km al NO de La Esmeralda. Estos bosques se encuentran sobre lomeríos y se clasificaron de la siguiente manera: 1. Bosques medios con dominancia de *Mouriri collo-carpa*, *Oenocarpus bataua* y *Virola elongata*, 2. Bosques altos con dominancia de *Clathrotropis glaucophylla*, *Protium trifoliolatum* y *Osteophloeum platyspermum*, y 3. Bosques sobre afloramientos graníticos con dominancia de *Virola sebifera*, *Eschweilera subglandulosa*, *Protium macrospermum* y *Qualea paraensis*.

Al sur del estado Amazonas se encuentra una extensa área de la cuenca alta del Río Negro, región que contiene asociaciones vegetales únicas, en las que destacan: los arbustales y bosques bajos, llamados “banas” (Klinge & Cuevas 2000); los bosques de Caatinga Amazónica; y los “boyales”, o bosques de pantano dominados por especies de madera muy liviana de las familias Annonaceae y Apocynaceae (Huber, 1988, 1995a; Clark *et al.*, 2000; Aymard *et al.*, 2000).

Desde 1974 hasta 1982 las comunidades vegetales del sector de San Carlos de Río Negro fueron am-

pliamente estudiadas a nivel de su ecología forestal, disponibilidad de agua y acumulación de nutrientes en los suelos, ciclo de nutrientes en la biomasa, productividad y ecofisiología. Información en detalle de las actividades y resultados de este proyecto que estudió los factores que permiten el mantenimiento de los bosques amazónicos sobre suelos extremadamente pobre en nutrientes, se encuentran en Medina (2000), Herrera (2000) y Herrera & Chen (2000). En general, las comunidades boscosas en el sector la conforman los bosques densos dominados por *Eperua purpurea* ("bosques de Yévaro"), con árboles emergentes (30 m) situados sobre lomas con suelos Ultisoles y Spodosoles y con drenaje pobre hasta imperfecto. Estos bosques han sido descritos por Aymard *et al.* (1998b; 2009) para la región de Maroa-Yavita y por Dezzeo *et al.* (2000) para el área de San Carlos de Río Negro. Ambas descripciones presentan diferencias en la composición florística. En los bosques de la carretera Maroa-Yavita, *E. purpurea* codomina con *Erisma japura*, *Senefeldera inclinata*, *Heterostemon conjugatus* y *Eschweilera pedicellata*, y en el área de San Carlos de Río Negro los bosques de "Yévaro" se encuentran acompañados por *Iryanthera lancifolia*, *Swartzia schomburgkii*, *Oenocarpus bataua* y *Mezilaurus sprucei*.

Otros tipos de bosques que se encuentran en el alto Río Negro lo representan los bosques mixtos caracterizados por individuos con alturas no mayores de 35 m, sobre lomeríos, dominados por *Licania heteromorpha* subsp. *subcordata*, *Eschweilera bracteosa*, *Ocotea aciphylla*, *Couepia guianensis* y *Aldina kunhardtiana*. Asociado con los bosques mixtos se encuentran los bosques dominados por muy pocas especies, destacan las comunidades de *Micrandra spruceana* ("Conuri de tierra firme"), de *Monopteryx uacuu* ("Bosques de "Uacoo") y de *Erisma japura* ("Jabua"), comunidades boscosas que poseen los individuos con las mayores alturas (30-35 m) y diámetros (>35) en la región.

Los bosques dominados por una, dos hasta tres especies se denominan "bosques oligárquicos" y se consideran producto de condiciones extremas del medio ambiente, como suelos oligotróficos, inundaciones prolongadas, o únicas (suelos ricos en magnesio, calcio, etc.) (Peters *et al.* 1989; Peters 1992; Campbell 1994; Nascimento & Proctor 1997a, b). Por otra parte, Hart *et al.* (1989) y Hart (1990) argumentan que los bosques dominados por pocas especies, son el resultado de una larga historia evolutiva natural a la cual estuvo sometida la comunidad vegetal, por lo tanto especies "oligárquicas" son aquellas que poseen rasgos similares en sus estrategias de dispersión, polinización y reproducción.

Sin duda alguna, las comunidades vegetales más interesantes ecológica y floristicamente las representan las de la Caatinga Amazónica, situadas en

las llanuras suavemente onduladas entre lomas, sobre suelos Spodosoles, muy pobres en nutrientes con texturas arenosas hasta 92 cm en profundidad y drenaje muy deficiente (Medina y Cuevas, este libro). Se clasifican en Caatinga baja, media y alta, esta última posee árboles de 20-25 m de altura con un dosel continuo. La Caatinga Amazónica ha sido ampliamente estudiada para el área de San Carlos de Río Negro por Brünig & Heuveldop (1976), Klinge (1978), Klinge & Medina (1979), Aymard *et al.* (2000; 2009), Clark *et al.* (2000) y Dezzeo *et al.* (2000) y Medina y Cuevas (este libro); en la región de Maroa-Yavita por Aymard *et al.* (2009); y por Coomes & Grubb (1996) y Coomes (1997) para el área de La Esmeralda. En las tres regiones de Caatingas, se presentan similitudes en la parte estructural y diferencias en la composición florística. Los bosques de Caatinga alta del área de San Carlos de Río Negro están dominados por *Micrandra sprucei* ("Cunuri banero"), *Eperua leucantha* ("Yaguácan"), *Micropholis maguirei* ("Cachito") y *Caripa densifolia* ("Tamacuari"), los de La Esmeralda por *Eperua obtusata*, *Caripa longipedicellata*, *Iryanthera cf. I. elliptica* y *Micrandra siphonioides* y los del sector Maroa-Yavita, por *Eperua leucantha*, *Micrandra sprucei*, *Couma catinga*, *Xylopia benthamii* y el helecho arborescente *Cyathea macrospora* var. *reginae*.

Estados Bolívar y Delta Amacuro

La región de tierras bajas en los estados Bolívar y Delta Amacuro incluye el sector noroccidental del Escudo Guayanés, la cual está separada del norte del país por el Río Orinoco. La región la componen las cuencas de los grandes ríos Caroní, Caura, Paragua, Cuyuní, el sector de Imataca, la Altiplanicie de Nuria, otras cuencas como la de los ríos Grande, Acure, Cuyubini y el delta del Orinoco. La vegetación de bosques húmedos en esta área está compuesta por diferentes tipos de comunidades boscosas, muchas de las cuales han sido estudiadas en los últimos 40 años, otras se conocen menos, como los bosques de bejucos (Hernández, 1997). De acuerdo con Canales (1985) y Colonnello (2004), la vegetación boscosa del Delta del Río Orinoco está compuesta por bosques siempreverdes permanentemente inundables en el sector del delta inferior, asociaciones de bosques y palmares parcialmente inundables en el delta medio y un mosaico de bosques siempreverdes a semidecíduos de tierra firme situados en el delta superior, dominados por un conjunto de especies de amplia distribución (ej. *Spondias mombin*, *Ceiba pentandra*, *Handroanthus capitatus*, *Cathedra acuminata*, *Rolllinia exsucca*, *Triplaris weigeltiana*) y otro grupo de especies pertenecientes a la provincia florística Imataca (ej. *Mora excelsa*, *Duguetia pycnostera*, *Licania densiflora*, *L. alba*). Sin embargo, de acuerdo con González (1999; este libro), la región del Delta Superior presenta una variada y diversa cu-

bierta vegetal, en la cual la estructura y la composición florística está regulada por la interacción de los pulsos periódicos de nutrientes y sedimentos fluviales, aportados por el desborde de los tributarios del Orinoco durante la época de lluvia, en combinación con gradientes horizontales a partir del sitio de desborde, de textura del suelo, profundidad de la lámina de agua y tiempo de duración de la inundación. Son comunes de estos ambientes las comunidades de *Erythrina fusca*, de *Macrolobium acaciifolium* y *Symmeria paniculata*.

Durante los años 1963 hasta 1967, se llevó a cabo un detallado inventario forestal e investigación dendrológica en el sector de la Reserva Forestal Imataca (FAO, 1970). Los resultados de este estudio determinaron el potencial maderero de la reserva, y a su vez se determinó que esta área posee una gran variedad de comunidades boscosas, numerosas especies endémicas (ej. *Clidemia acurensis*, *Calycorectes enormis*, *Justicia nuriana*, *Pavonia imatacensis*, *Ruellia steyermarkii*, *Sloanea subsilicarpa*, *Lonchocarpus imatacensis*) o taxa solamente presentes en las Guayanás y norte de Brasil (ej. *Guatteria flexilis*, *G. rubrinervis*, *Bauhinia scalsimiae*, *Couepia comosa*, *Alexa cowanii*, *Aniba excelsa*, *Quiina indigofera*), características que catalogaron la región como una provincia florística muy bien definida, la cual denominaron provincia "Imataca" (Prance 1974; Steyermark 1982; Mori 1991; Huber 1994). Al norte de la reserva, en la región de Río Grande, se encuentran bosques altos, no inundables, dominados por *Licania densiflora*, *Eschweilera decolorans*, *Alexa imperatricis*, *Mora excelsa* y *Gustavia poeppigiana* (Steyermark, 1968). Aproximadamente 50 km al noreste de El Palmar, Aymard & Velázco (2004) estudiaron bosques medios sobre afloramientos de gneis dominados por *Peltogyne floribunda*, *Diospyros lissocarpoides*, *Miconia pubipetala*, *M. serrulata* y *Vochysia tetraphylla*. También se observaron en este sector, bosques altos en lomeríos de *Carapa guianensis*, *Licania alba*, *L. densiflora*, *Sloanea grandiflora*, *Anaxagorea dolichocarpa*, *Paypayrola longifolia*, *Pausandra martinii*, y bosques en peniplanicie dominados por *Ocotea cymbarum*, *Cordia sagotii*, *Stylogyne longifolia*, *Ocotea martiana*, *Eschweilera subglandulosa*, *Couratari guianensis* y *Trichilia rubra*.

Veillon *et al.* (1976) establecieron una parcela de 10 Ha en el sector noroeste de la reserva, en la cual identificaron 182 especies en 5775 individuos medios, los bosques son altos, en lomas bajas sobre suelos franco-arcillosos, bien drenados, codominados por *Licania densiflora*, *Alexa imperatricis*, *Eschweilera parviflora*, *Chaetocarpus schomburgkianus* y *Protium decandrum*. En la zona central de la reserva se encuentran bosques altos dominados por *Piranhea longepedunculata*, bosques medios-altos en la planicie aluvial del medio Río Botanamo dominados por *Mora excelsa*, *Trichilia schomburg-*

kii, *Lecythis zabuajo* y bosques altos en lomeríos y altiplanicies con presencia de *Erisma uncinatum*, *Manilkara bidentata*, *Catostemma commune* y *Aspidosperma excelsum*. En la zona sur, aproximadamente a 10 km al noreste del Km 88, en la base de Sierra de Lema se encuentran bosques altos, con árboles emergentes de *Mora gonggrijpii*, *Alexa imperatricis* y *Pouteria egregia*. Otras especies comunes en estos bosques son *Sloanea guianensis*, *Anacardium giganteum*, *Eschweilera pedicellata*, *Alexa canaracunensis*, *Anaxagorea dolichocarpa*, *Leonia cymosa* y *Rinorea flavescens* (Aymard, 1987).

Las penillanuras del Río Caura se encuentran ubicadas en el centro del estado Bolívar, región ampliamente conocida por sus bosques ricos en "Sarrapia" (*Dipteryx punctata*) denominados "Sarrapiales" (Williams, 1942), los cuales se desarrollan en las altiplanicies sobre suelos sin problemas de drenaje superficial. En los últimos 20 años los bosques ribereños y de tierra firme de este sector han sido ampliamente estudiados; hasta el presente, es la región de la Guayana venezolana con la mayor cantidad de estudios recientes sobre su composición florística, estructura y usos de las plantas (Marín y Chavie, 1996; Aymard *et al.*, 1997; Briceño *et al.*, 1997; Dezzeo y Briceño, 1997; Huber *et al.*, 1997; Salas *et al.*, 1997; Castellanos, 1998; Knab-Vispo 1998; Knab-Vispo *et al.*, 2003; Rosales *et al.*, 2003). En la cuenca baja, aproximadamente a 18 km al suroeste de Maripa, se encuentran: bosques medios sobre ladera de lomeríos con dominancia de *Brosimum alicastrum* subsp. *boliviense*, *Attalea maripa* y *Protium sagotianum*; bosques medios en los topes del lomerío con *Licania discolor*, *Protium crenatum* y *Pouteria cayennensis*; bosques bajos sobre afloramientos rocosos de granito con dominancia de *Angostura trifoliata*, *Lecythis corrugata* subsp. *corrugata* e *Isertia parviflora*; y bosques asociados a valles coluvio-aluviales con dominancia de *Sloanea grandiflora*, *Trichilia septentrionalis* y *Xylopia frutescens* (Aymard *et al.*, 1997).

En el sector de la boca del Río Nichare, las especies más importantes en bosques de tierra firme son: *Gustavia coriacea*, *Simaba cedron*, *Dialium guianense*, *Protium sagotianum* y *Alexa confusa*; en bosques periódicamente inundables de esta área dominan *Alexa confusa*, *Micrandra minor* y *Eschweilera subglandulosa*. Desde los raudales de "La Mura" hasta "Salto Para", los bosques inundables de la cuenca han sido estudiados en detalle por Rosales *et al.* (1997; 2001) y Knab-Vispo *et al.* (1997; 1999), autores que clasificaron once tipos de bosques ribereños, las especies más frecuentes en estas comunidades fueron: *Eschweilera subglandulosa*, *Brownea coccinea* subsp. *capitella*, *Iryanthera hostmannii*, *Macrolobium angustifolium*, *Caraipa densifolia* subsp. *densifolia*, *Hyeronima alchorneoides*, *Parkia pendula* y *Swartzia leptopetala*. Asocia-

dos a estos bosques se encuentran densas comunidades de palmas de las especies *Euterpe precatoria*, *Socratea exorrhiza*, *Oenocarpus bacaba* y la hierba gigante *Phenakospermum guyannense*. En la cuenca media-alta, en el sector del raudal “Arichi” y “Araguaña”, se encuentran bosques en lomeríos con árboles emergentes (35 m) de *Alexa confusa* y *Eschweilera coriacea*, acompañados por *Protium unifoliatum*, *Cymbopetalum brasiliense*, *Clathrotropis glaucophylla*, *Unonopsis velutina*, *Trichilia cipo*, *Matayba campstoneura* y *Swartzia panacoco* var. *cardonae* (Aymard y Stergios, 2004). En la base del Cerro Camarón (42,5 km al sureste de Entre Ríos), sobre formaciones de arenisca, se encuentran bosques de medios a altos, con dominancia de *Eperua jenmanni* subsp. *sandwithii*, *Alexa canaracunensis*, *Discophora guianensis*, *Swartzia schomburgkii*, *S. tessmannii*, *Chrysochlamys membranacea*, *Aniba citrifolia* y *Clathrotropis glaucophylla* (Aymard, 2004).

En los piedemontes de ambas vertientes de la Sierra de Maigualida, Zent & Zent (2004) establecieron cuatro parcelas de 1 Ha, en las cuales midieron todos los individuos mayores de 10 cm DAP. En el Caño Iguana registraron 133 especies, en el Caño Majagua 182 especies y en el Caño Mosquito 187; en el estado Bolívar, reportaron 191 especies en el Caño Kayamá en el medio Río Cuchivero. Los tres últimos registros representan la mayor diversidad medida en bosques en Venezuela.

Las penillanuras de las cuencas baja y media del Río Paragua están cubiertas por una extensa área de bosques mixtos, pantanosos, dominados por palmas, y al este de la meseta de Guaiquinima se ha registrado una gran extensión de selvas de bejucos (Hernández, 1997). La composición florística de estas comunidades es muy variable, y de la escasa información disponible se tiene que especies arbóreas comunes en esta área son *Licania alba*, *Erisma uncinatum*, *Handroanthus capitatus*, *H. impetiginosus*, *Aspidosperma oblongum*, *Drypetes variabilis*, *Trichilia mazanensis*, *Anacardium giganteum*, *Erythroxylum kapplerianum*, *Tachigali chrysophylla*, *Elaeodendron xylocarpum* y *Pouteria egregia* (CVG-IPETO, 1976; Aymard, datos no publicados).

Finalmente, al noroeste del estado, entre las cuencas de los ríos Suapure y Guaniamo, Finol (1975) estableció siete parcelas de 1 Ha, encontrando bosques altos, densos, dominados por *Eschweilera subglandulosa*, *Erisma uncinatum* y *Licania densiflora*.

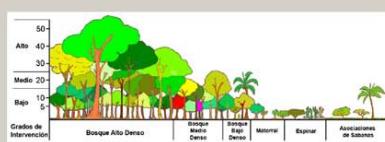
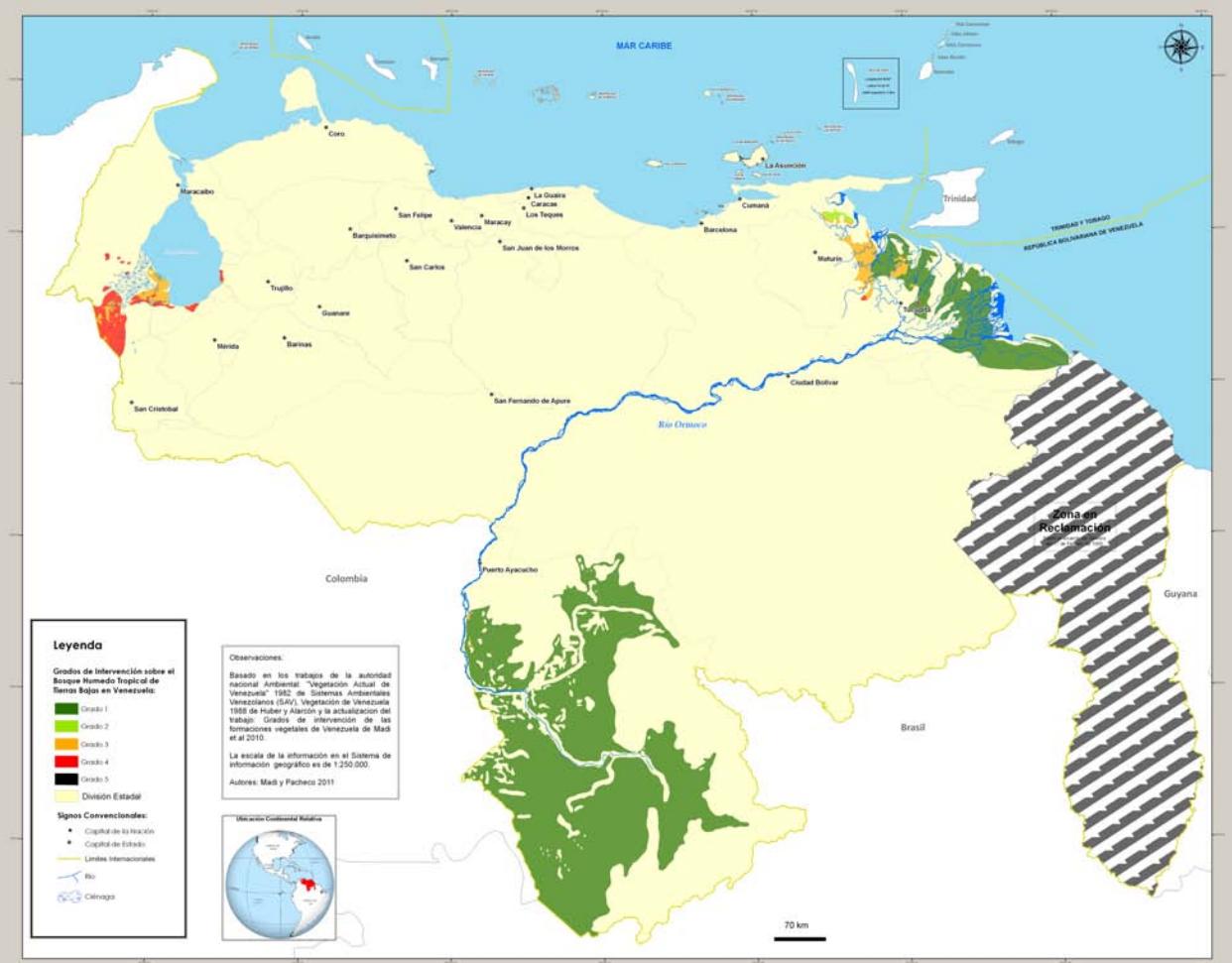
CONSIDERACIONES FINALES

Actualmente, en Venezuela, la mayor parte de la regiones de piemonte de las Cordilleras de Perijá, Los Andes y La Costa se encuentran parcialmente deforestadas. Los bosques húmedos al norte del Río Orinoco y los deciduos y brevidecídios de los Llanos que cubrían ca. 30% del territorio y en cuyo

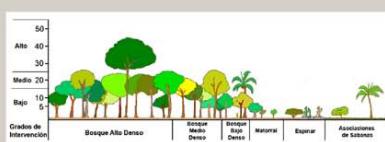
sector existían hace cuatro décadas más de tres millones de hectáreas de bosque, han sido intervenidos de forma sostenida y sin control (Hamilton *et al.*, 1976; Steyermark 1977; Veillón 1976; 1986; 1989; 1997). En el presente, sólo persisten pequeños fragmentos de la superficie forestal original. Los bosques de la Amazonía y de la Guayana venezolana cubren cerca de 300.000 km² (Figura 4), aunque es el área mejor conservada en el país, algunos sectores al sur del Río Orinoco presentan problemas de intervención de su masa boscosa. Las áreas que confrontan los mayores problemas de conservación son la cuenca de los ríos Caroní, Caura y la Reserva Forestal de Imataca, producto de la degradación ambiental por parte de la minería y una extrema actividad forestal (Lozada *et al.*, este libro). Existe una preocupación nacional e internacional por el uso indiscriminado que se le quiere dar a la región de Imataca por parte de algunos sectores, apoyados en la idea de que la explotación de los recursos naturales mejorará el nivel de vida de la población local y a la vez impulsará el bienestar económico nacional. Berroterán (2004), a través de la figura de megaecosistemas, presentó una propuesta de ordenamiento del uso de la tierra para el sector; estos programas tendrían como finalidad primordial resolver las situaciones conflictivas y preservar las áreas naturales que aún persisten en la región de Imataca y la Altiplanicie de Nuria.

La explotación desmedida de los recursos forestales ha generado la amenaza de extinción de elementos de la flora local, por lo que se recomienda realizar más exploraciones botánicas y estudios de la composición florística y estructura de los bosques, con la finalidad de obtener mayor información y así poder relacionar mejor su flora con las de otras áreas de interés científico. En la actualidad, las perspectivas de investigación en los ecosistemas tropicales deben integrarse con las realidades sociales, particularmente en los cambios en el uso de la tierra, la globalización económica, la fragmentación de hábitats, la contaminación y el estudio de los vínculos entre los bosques y los regímenes de clima local, regional y mundial. Si se desea proteger la biodiversidad venezolana es necesario proteger la vegetación, por lo que se deben implementar mecanismos para tratar de detener la colonización y a la vez adaptar la legislación relacionada con las zonas protectoras, de reservas forestales y terrenos del estado. Se requiere con urgencia la ejecución de un plan nacional de conservación y reconstrucción de lo que todavía existe, de lo contrario, en pocos años la vegetación se verá fuertemente afectada y la biodiversidad se habrá reducido demasiado, para ser aprovechada por las sociedades modernas, cada vez más demandantes de los servicios que prestan los ecosistemas al hombre.

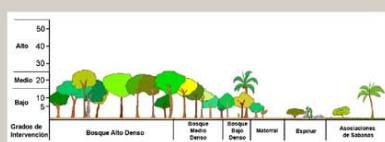
DISTRIBUCIÓN Y GRADOS DE INTERVENCIÓN DE LOS BOSQUES HUMEDOS TROPICALES DE TIERRAS BAJAS EN VENEZUELA



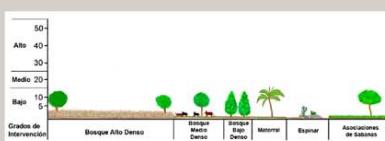
Grado 1: Zonas donde predomina la formación vegetal original, las formaciones modificadas no superan el 5% del área total, y no se tiene registro de cambios contemporáneos en la composición y/o proporción de especies. La mejor y única expresión de estas zonas en el país las encontramos en grandes áreas al sur del Orinoco en los estados Amazonas, Bolívar y Delta Amacuro.



Grado 2: Zonas donde aun predomina la formación vegetal original pero se aprecian áreas modificadas hasta en un 25 % del área total, o se tiene registro de cambios históricos en la composición, abundancia y/o proporción de especies. Expresión de éstas zonas las encontramos en muchos Parques Nacionales como Waraira Repano, Henri Pittier, Sierra de Perijá, o zonas muy inhóspitas para las actividades humanas como las aéreas áridas de Paraguaná y Paria.



Grado 3: Zonas donde perdura la formación vegetal original pero se aprecian áreas muy modificadas desde un 26 % hasta un 75 % del área total o con evidentes cambios en composición y/o proporción de especies. Expresión de estas zonas las encontramos en: los Llanos de Apure, los remanentes de las formaciones de Bosques Secos que aún perduran, Arbustales Espinosos y Xerófilos de Falcón y las Sabanas y Herbazales de la Serranía del Interior.



Grado 4: Zonas donde no se reconoce la formación vegetal original en entre el 76 % y el 99 % del área, quedando apenas relictos o especies testigo dentro de ella. Asociaciones generalmente con agricultura intensiva. Expresión de estas zonas las encontramos en: las plantaciones de pinos de Uverito, las plantaciones de arroz en el Sistema de Riego del Río Gárico y las plantaciones de palma aceitera y áreas de pastoreo de ganado bovino en el sur del Zulia y del Piedemonte Andino.



Grado 5: Zonas, donde se estima que la formación vegetal original se ha reducido, alterado y fragmentado en toda el área hasta quedar solo en forma de relictos o especies testigo. Expresión de éstas son las poligonal de ciudades como Caracas, Maracaibo o Barquisimeto; grandes instalaciones industriales como el complejo Industrial de Jose, o las minas de carbón de Guasare y los embalses como el Embalse del Guri.

Figura 4. Mapa de vegetación de Venezuela, resaltado las regiones de bosques húmedos y los diferentes grados de intervención (GDI). (Elaborado por Yamil Madi, Julio-2011)

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a Carlos Pacheco (ULA), Yamil Madi (MINANB) por la elaboración de los mapas de vegetación, a Nidia Cuello (UNELLEZ-Guanare) y Omaíra Hoekche (FIV-Caracas) por la revisión del manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- Ara-C., E. A. y E. Arends. 1985. Los bosques de Venezuela. Pp. 45-51. En: Atlas de la vegetación de Venezuela. E. A. Ara-C. (Ed.), MARNR, Dirección General de Información e Investigación de Ambiente, División de Vegetación. Caracas
- Arends, E., J. R. Guevara y O. Carrero. 1993. Características de la vegetación de la unidad experimental de la Reserva Forestal de Caparo. Cuadernos Comodato ULA-MARNR 21: 43-58.
- ATDN. 2010. Amazon Tree Diversity Network. <http://www.bio.uu.nl/~herba/Guayana/ATDN/>.
- Avendaño, N. y A. Castillo. 2006. Catálogo de las especies arbustivas de los bosques ribereños en el área Cuao-Sipapo-Orinoco medio, municipio Autana. Estado Amazonas. Act. Bot. Venez. 29: 235-256.
- Aymard, G., R. Schargel, P. Berry y B. Stergius. 2009. Estudio de los suelos y la vegetación (estructura, composición florística y diversidad) en bosques macrotérmicos no-inundables, estado Amazonas Venezuela (aprox. 01° 30'-05° 55' N; 66° 00'-67° 50' O). Biollania (Edic. Esp.) 9: 6-251.
- _____. 2005. Bosques de los Llanos de Venezuela: consideraciones generales sobre su estructura y composición florística. Pp. 19-48. En: Tierras Llaneras de Venezuela, J. M. Hétier, y R. López F. (Eds.), Serie Suelos y Clima SC-77. IRD-CIDAT. Mérida, Venezuela.
- _____. R. Schargel, P. Berry, B. Stergius & P. Marváz. 2005. Estructura, composición florística y suelos en bosques de "tierra firme" del bajo y medio río Ventuari, Estado Amazonas, Venezuela. Pp. 68-89. In: Rapid assessment of the biodiversity of the aquatic ecosystems of the Ventuari andis confluence with the Orinoco River, Amazonas State, Venezuela, C.A. Lasso, J. C. Señaris & L. E. Alonso (Eds.). RAP Bulletin of Biological Assessment Conservation International. Washington, DC.
- _____. 2004. Composición florística de los bosques y arbustales de la base y altiplanicie del Cerro Camarón (Suroeste del Guaiquinima Tepui). Estado Bolívar, Venezuela. Convenio CVG-TECMIN-UNELLEZ. Guanare.
- _____. y J. Velázco. 2004. Estructura y composición florística en bosques húmedos del medio Río Grande (Reserva Forestal "Imataca"). Estados Bolívar y Delta Amacuro, Venezuela. Convenio CVG-TECMIN-UNELLEZ. Guanare.
- _____. y B. Stergius. 2004. Estructura y composición florística en bosques del medio Río Caura (raudal Arichi-Araguaña). Estado Bolívar, Venezuela. Convenio CVG-TECMIN-UNELLEZ. Guanare.
- _____. 2000. Estructura y composición florística en bosques de tierra firme del alto Río Orinoco, sector La Esmeralda, Estado Amazonas. Venezuela. Acta Bot. Venez. 23: 123-156.
- _____. 1999. Estudio de la composición florística y los suelos en bosques altos del área Maroa-Yavita, Amazonía Venezolana. Revista UNELLEZ Ci. Tec 16: 119-135.
- _____. N. Cuello & R. Schargel. 1998a. Floristic composition, structure and diversity in moist forest communities along the Casiquiare Channel, Amazonas State, Venezuela. Pp. 499-510. In: Forest Biodiversity in North, Central and South America and the Caribbean: Research and Monitoring, Man and the Biosphere, F. Dallmaier, & J. Comiskey (Eds.). UNESCO and the Parthenon Publishing Group. Carnforth, Lancashire, UK.
- _____. P. Berry & R. Schargel. 1998b. Estudio de la composición florística y los suelos en bosques altos del área Maroa-Yavita, Amazonía Venezolana. Revista UNELLEZ Ci. Tec. 16: 115-130.
- _____. 1997. Forest diversity in the interfluvial zone of the Río Negro and Río Orinoco in Southwestern Venezuela. Msc. Thesis, University of Missouri-St. Louis.
- _____. S. Elcoro, E. Marín & A. Chavel. 1997. Caracterización estructural y florística en bosques de tierra firme de un sector del bajo Río Caura. Edo. Bolívar. Venezuela. Sci. Guaianae 7: 143-169.
- _____. B. Stergius & N. Cuello. 1989. Informe preliminar sobre la vegetación del interfluvio Orinoco-Atabapo, sector "Los Pozos" (03° 10' N; 67° 17' O). Departamento Atabapo. Territorio Federal Amazonas, Venezuela. Bol. Téc. Programa R.N.R. (UNELLEZ-Guanare.) 15: 170-219.
- _____. 1987. Observaciones sobre el estado de la vegetación en las concesiones mineras, al noroeste de La Clarita (06° 13' N; 61° 26' O) Distrito Sifontes, Estado Bolívar, Venezuela. Bol. Téc. Programa de R.N.R. (UNELLEZ-Guanare) 13: 39-59.
- Beard, J. S. 1946. Los clímax de vegetación en la América tropical. Revista Fac. Nac. Agron. Medellín Univ. Antioquia 6(23): 225-293
- Berroterán, J.L. 2004. Reserva Forestal Imataca (Ecología y bases técnicas para el ordenamiento territorial) Fundambiente, Fondo Editorial. Caracas
- Berry, P. E., O. Huber & B. K. Holst. 1995. Floristic analysis and phytogeography. Pp. 161-192. In: Flora of the Venezuelan Guayana, Vol. 1: Introduction, P. E. Berry, B. Holst & K. Yatskivych (Eds.). Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Briceño, E., L. Balbás & J. Blanco. 1997. Bosques ribereños del bajo río Caura: vegetación, suelos y fauna. Sci. Guaianae 7: 259-290.
- Brünig, E. & J. Heuveldop. 1976. Structure and functions in natural and man made forests in the humid tropics. Pp. 500-511. In: Proceeding of the XVI IUFRO World Congress, Division 1, Oslo.
- Camaripano-Venero, V. & A. Castillo. 2003. Catálogo florístico de espermatófitas del bosque estacionalmente inundable del río Sipapo, estado Amazonas-Venezuela. Acta Bot. Venez. 26: 125-230.
- Campbell, D.G. 1994. Scale and patterns of community structure in Amazonian forests. Pp. 179-197. In: Large-scale Ecology and Conservation Biology, P.J. Edwards, R. M. May & N. R. Webb (Eds.). Blackwell Science, England.
- Canales, H. 1985. La cobertura vegetal y el potencial forestal del T. F. D. A. (sector norte del río Orinoco), MARNR Serie Informes Técnicos, Zona 12/IT/270, 3 mapas, 1:250.000, Maturín, Venezuela.
- Castellanos, H. 1998. Floristic composition and structure, tree diversity, and the relationship between florist distribution and soil factors in El Caura forest reserve, southern Venezuela. Pp. 507-534. In: Forest Biodiversity in North, Central and South America and the Caribbean: Research and Monitoring, Man and the Biosphere, F. Dallmaier, & J. Comiskey (Eds.). UNESCO and the Parthenon Publishing Group. Carnforth, Lancashire, UK.
- Castillo, A. 1994. Aspectos florísticos, fisionómicos y dendrológicos del bosque húmedo del Río Cataniapo (estado Amazonas). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. U.C.V., Caracas.
- _____. 1992. Catálogo de las especies antófitas del bosque húmedo del río Cataniapo (T. F. Amazonas). Acta Biol. Venez. 14: 7-25.
- Catalán, A. 1982. Estudio Fitosociológico del bosque medio denso, sector Puerto Ayacucho, Territorio Federal Amazonas, Serie Informes Técnicos DGSIIA/IT/83, MARNR, Caracas,
- _____. 1980. Inventario de los recursos forestales de la Reserva Forestal del Sipapo, Territorio Federal Amazonas, Serie Informes Científicos, Zona 10/IC/1980, 2 vol. MARNR, Caracas.

- Chesney, L. 1979. Inventario de los recursos forestales de la subcuenca Manapiare-Parucito, Territorio Federal Amazonas, Serie Informe Científicos, DGIIA/IC/03. MARNR, Caracas.
- Clark, H., R. Liesner, P. Berry, A. Fernández, G. Aymard & P. Maquirino. 2000. Catálogo Anotado de la flora del área de San Carlos de Río Negro, Venezuela. *Sci. Guiana* 11: 101-316.
- Clinebell, R.R. II, O. L. Phillips, A. H. Gentry, N. Stark & H. Zuurihg. 1995. Prediction of Neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation* 4: 56-90.
- Colonnello, G. 2004. Las planicies deltaicas del río Orinoco y golfo de Paria: aspectos físicos y vegetación. Pp. 37-54. In: Rapid assessment of the biodiversity and social aspects of the aquatic ecosystems of the Orinoco Delta and the Gulf of Paria, Venezuela, C. A. Lasso, L. E. Alonso, A. L. Flores & G. Love (Eds.), RAP Bulletin of Biological Assessment No. 37. Conservation International. Washington, DC.
- _____. 1990. Elementos fisiográficos y ecológicos de la cuenca del Río Orinoco y sus rebalses. *Interciencia* 15(6): 476-485.
- Condit, R., R. Foster, S. P. Hubbell, R. Sukumar, E. G. Leigh, N. Manokaran, S. Loo de Lao, J. V. LaFrankie & P. S. Ashton. 1998. Assessing forest diversity on small plots: calibration using species-individual curves from 50-ha plots. Pp. 247-283. In: Forest Biodiversity Research, Monitoring and Modelling. Man and the Biosphere, F. Dallmeier, & J. A. Comiskey (Eds.). UNESCO and the Parthenon Publishing Group. Carnforth, Lancashire, UK.
- _____, S. P. Hubbell, J. V. LaFrankie, R. Sukumar, N. Manokaran, R. B. Foster & P. S. Ashton. 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: A comparison of these 50-ha plots. *J. Ecol.* 84: 549-562.
- Coomes, D. A. 1997. Nutrient status of Amazonian caatinga forests in a seasonally dry area: nutrient fluxes in litter fall and analyses of soils. *Canad. J. Forest Res.* 27: 831-839.
- _____. & P. J. Grubb. 1996. Amazonian caatinga and related communities at La Esmeralda, Venezuela: forest structure, physiognomy and floristics, and control by soils factors. *Vegetatio* 122: 167-191.
- CVG-IPETO. 1976. Estudio forestal exploratorio de la reserva forestal de La Paragua, Tomos I y II. CVG, Caracas.
- _____. 1991a. Proyecto Inventario de los Recursos Naturales de la región Guayana. Hojas NC-20-11, 3 vols. Mapas 1:500.000. Ciudad Bolívar.
- _____. 1991b. Proyecto Inventario de los Recursos Naturales de la región Guayana. Hojas NC-20-15, 3 vols. Mapas 1:500.000. Ciudad Bolívar.
- _____. 1991c. Proyecto Inventario de los Recursos Naturales de la región Guayana. Hojas NC-20-16, 3 vols. Mapas 1:500.000. Ciudad Bolívar.
- _____. 1991d. Proyecto Inventario de los Recursos Naturales de la región Guayana. Hojas NC-20-14, NB-20-2, 3 vols. Mapas 1:500.000. Ciudad Bolívar.
- _____. 1991e. Proyecto Inventario de los Recursos Naturales de la región Guayana. Hojas NB-20-6, 3 vols. Mapas 1:500.000. Ciudad Bolívar.
- _____. 1989. Proyecto Inventario de los Recursos Naturales de la región Guayana. Hojas NB-20-3, NB-20-7, NB-20-11, NB-20-15, NA-20-3, 8 vols. Mapas 1:500.000. Ciudad Bolívar.
- _____. 1987. Proyecto Inventario de los Recursos Naturales de la región Guayana. Hojas NB-20-4, NB-20-8, NB-20-12, NB-20-16, 8 vols. Mapas 1:500.000. Ciudad Bolívar.
- De Oliveira, A. & S. Mori. 1999. A central Amazonian terra firme forest. I. High tree species richness on poor soils. *Biodiversity and Conservation* 8: 1219-1244.
- Dezzeo, N., P. Maquirino, P. E. Berry & G. Aymard. 2000. Principales tipos de bosques en el área de San Carlos de Río Negro, Venezuela. *Sci. Guiana* 11: 15-36.
- _____. y E. Briceño 1997. La vegetación en el río Chanaro: medio río Caura. *Sci. Guiana* 7: 365-386.
- _____, M. Rojas y T. Zambrano. 1980. Inventario forestal y estudio de las relaciones suelo-vegetación en la cuenca del río Galipero, T. F. Amazonas, Venezuela. Informe de pasantía. Facultad de Ciencias Forestales, U.L.A, Mérida..
- Emilio, T., B. Nelson, J. Schietti, S. J. M. Desmouliere H. Santo & F. R. C. Costa. 2010. Assessing the relationship between forest types and canopy tree beta diversity in Amazonia. *Ecosystems* 33: 738-747.
- Ewel, J.J. & A. Madriz. 1968. Zonas de vida de Venezuela. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico. 1^a edición. MAC-FONAIAP, Caracas.
- Ewel, J.J., A. Madriz & J. Tosi, Jr. 1976. Zonas de vida de Venezuela. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico. 2^a edición. MAC-FONAIAP, Caracas.
- FAO/ SF. 82/ VEN 5. FAO. 1970. Estudio de preinversión para el desarrollo forestal de la Guayana Venezolana. Roma, Italia.
- Finol, H. 1980. Estructura y composición de los principales tipos de selvas venezolanas. ULA-Facultad de Ciencias Forestales, Instituto de Silvicultura, Mérida.
- _____. 1975. La silvicultura en la Orinoquia Venezolana. *Revista Forest. Venez.* 25: 37-114.
- _____. 1974. El Instituto de Silvicultura y sus actividades de investigación. *Revista Forest. Venez.* 24: 95-124.
- _____. 1971. Nuevos parámetros a considerarse en el análisis estructural de las selvas vírgenes tropicales. *Revista Forest. Venez.* 21: 29-42.
- _____. 1969. Posibilidades de manejo silvicultural para las Reservas Forestales de la región Occidental. *Revista Forest. Venez.* 12: 81-107.
- Fölster, H. & O. Huber. 1984. Interrelaciones suelos-vegetación en el área de Galipero. T. F. Amazonas, Venezuela. Serie Informes Técnicos, DGSIIA/IT/144. Caracas. MARNR, DGSIIA.
- García, P. 1987. Proyecto Inventario de los Recursos Naturales de la Región Guayana (PIRNRG). Manual metodológico (Versión preliminar). CVG-TECMIN, Ciudad Bolívar.
- Gentry, A. 1992. Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos* 63:19-28.
- _____. 1988. Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 85: 156-159.
- _____. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.* 15: 1-84.
- Givnish, T. 2010. Ecology of plant speciation. *Taxon* 59: 1326-1366.
- González, V. 2003. La vegetación y su dinámica en el tiempo del Parque Nacional Laguna de Tacarigua y áreas adyacentes. Informe de avance Proyecto Fonacit No. S1-2000000627. Caracas.
- _____. 1999. La vegetación del Delta del Orinoco (entre los Caños Máname y Macareo). Informe PDVSA-DAO-UCV-CORPOMENE. Caracas.
- _____. 1987. Los Morichales de los Llanos Orientales (Un enfoque Ecológico). Edic. Corpoven. Caracas.
- Graham, A. 2011. The age and diversification of terrestrial new world ecosystems through Cretaceous and Cenozoic time. *A. Journal of Botany* 98: 336-351.
- Guevara, J. R., O. E. Carrero, F. Molina, A. M. Torres, D. Balza y Manuel Muñoz. 2009. Inventario florístico de las comunidades vegetales cercanas a Coromoto de Cuao y Raudalito Picure, cuenca baja del río Cuao, Municipio Autónomo Autana, estado Amazonas Venezuela. Biollania (Edic. Esp.) 9: 276-293.
- Hamilton, L. S., J. A. Steyermark, J. P. Veillón & E. Mondolfi (Eds.). 1976. Conservación de los Bosques Húmedos de Venezuela. Sierra Club. Bienestar Rural Caracas.
- Hart, T. B. 1990. Monospecific dominance in tropical rain forests. *Tree* 5: 6-11.
- _____, J. A. Hart & P. G. Murphy. 1989. Monodominant and species-rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence. *Amer. Naturalist* 133: 613-633.

- Hase, H., & H. Fölster. 1982. Bioelement inventory of a tropical (semi-) evergreen forest on eutrophic alluvial soils, Western Llanos, Venezuela. *Acta Oecologica* 3(4): 331–346.
- Hernández, C. y J. R. Guevara. 1994. Especies vegetales de la Unidad I de la Reserva Forestal de Caparo. Cuaderno Comodato ULA-MARNR 23: 1–69.
- Hernández, L. 1997. La selva de bejucos ejemplo de un bosque natural inestable de la Guayana Venezolana: avance de investigación. *Revista Ci. UNET* 9(2): 16–20.
- _____, y A. Demartino. 2003. Bosques y selvas (ombrófilos) tierras bajas. Pp. 746–761. En: *Biodiversidad en Venezuela*, M. Aguilera, J. González & A. Azocar, (Eds.). Fundación Polar-FONACIT. Caracas.
- Herrera, R. 2000. Algunos aportes del Proyecto Amazonas al conocimiento sobre los suelos del Río Negro y a la biogeocíquica de la región. *Sci. Guaianae* 11: 7–15.
- _____, & M. Chen. 2000. Proyecto Amazonas del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas en San Carlos de Río Negro, Venezuela - Bibliografía. *Sci. Guaianae* 11: 71–100.
- Hopkins, M. J. G. 2007. Modelling the known and unknown plant biodiversity of the Amazon Basin. *J. of Biogeography* 34: 1400–1411.
- Hoorn , C., F. P. Wesselingh, H. ter Steege , M. A. Bermúdez , A. Mora , J. Sevink , I. Sanmartín, A. Sánchez-Meseguer, C. L. Anderson, J. P. Figueiredo, C. Jaramillo, D. Riff, F. R. Negri, H. Hooghiemstra, J. Lundberg, T. Stadler, T. Sarkinen & A. Antonelli. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330: 927–931.
- Huber, O. 2005. Diversity of vegetation types in the Guayana region: An overview. *Biol. Skr.* 55: 169–188.
- _____. 2001. Conservation and environmental concerns in the Venezuelan Amazon. *Biodiversity and Conservation* 10: 1627–1643.
- _____, J. Rosales & P. Berry. 1997. Estudios botánicos en las montañas altas de la cuenca del río Caura. *Sci. Guaianae* 7: 441–468.
- _____. 1995a. History of botanical exploration. Pp. 63–95. In: *Flora of the Venezuelan Guayana*, Vol. 1: Introduction, (P. E. Berry, B. K. Holst & K. Yatskievych (Eds.). Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- _____. 1995b. Vegetation. Pp. 97–160. In: *Flora of Venezuelan Guayana*, Vol. 1: Introduction. P. E. Berry, B. K. Holst & K. Yatskievych (Eds.). Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- _____. 1994. Recent advances in the phytogeography of the Guayana region, South America. *Mém. Soc. Biogéogr.* 4: 53–63.
- _____. 1988. Guayana highlands versus Guayana lowlands, a reappraisal. *Taxon* 37: 595–614.
- _____, & C. Alarcón. 1988. Mapa de vegetación de Venezuela. 1:2.000.000. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables (MARNR), The Nature Conservancy, Caracas.
- _____. 1982. Esbozo de las formaciones vegetales del Territorio Federal Amazonas, Venezuela. Serie Informe Técnico DGSIIA/IT/103, MARNR, Caracas.
- Hueck, K. 1978. Los bosques de Sudamérica: Ecología, composición e importancia económica. GTZ, Eschborn (Alemania Federal).
- Hueck, K. 1960. Mapa de vegetación de la República de Venezuela. *Bol. IFLA-IC* 7: 1–16.
- Klinge, H. & E. Cuevas. 2000. Bana: una comunidad leñosa sobre arenas blancas en el Alto Río Negro, Venezuela. *Sci. Guaianae* 11: 37–50.
- _____, & E. Medina. 1979. Rio Negro caatingas and campinas, Amazonas states of Venezuela and Brazil. Pp. 483–488. In: *Ecosystems of the World*, Vol. 9A, R. L. Specht (Ed.) Heathlands and related shrublands (D. W. Goodall, Ed. Gen.). El-sevier Scientific, Amsterdam.
- _____. 1978. Studies on the ecology of Amazon Caatinga forest in Southern Venezuela. *Acta Ci. Venez.* 29: 258–262.
- Knab-Vispo, C., J. Rosales, P. Berry, G. Rodríguez, L. Salas, I. Goldstein, W. Díaz & G. Aymard. 2003. Annotated floristic checklist of the riparian corridor of the lower and middle Río Caura with comments on animal use. *Sci. Guaianae* 12: 35–140.
- _____, P. Berry & G. Rodríguez. 1999. Floristic and structural characterization of a lowland rain forest in the lower Caura watershed, Venezuelan Guayana. *Acta Bot. Venez.* 22: 325–359.
- _____. 1998. A rain forest in the Caura reserve (Venezuela) and its use by indigenous Yekwana people. PhD. Dissertation. University of Wisconsin, Madison, 201 pp.
- _____, J. Rosales & G. Rodríguez. 1997. Observaciones sobre el uso de plantas por los yekwana en el bajo Río Caura. *Sci. Guaianae* 7: 215–257.
- Lewis, S. L., P. M. Brando, O. L. Phillips, G. M. F. van der Heijden & D. Nepstad. 2011. The 2010 Amazon drought. *Science* 331: 554.
- MacDonald, G. M. 2003. Biogeography (Introduction to space, time and life). J. Wiley and Sons, New York.
- Malhi, Y., J. T. Roberts, R. A. Betts, T. J. Killeen, W. Li & C. A. Nobre. 2008. Climate change, deforestation and the fate of the Amazon. *Science* 219: 169–172.
- Marín, E. y A. Chavel. 1996. La vegetación: bosques de tierra firme. *Sci. Guaianae* 6: 60–65.
- MARNR. 1985. Atlas de la vegetación de Venezuela. DGIIA, Dirección de Suelos, Vegetación y Fauna. 1º Edición. Caracas.
- Medina, E. 2000. El Proyecto Amazonas del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas: Origen y desarrollo. *Sci. Guaianae* 11: 1–7.
- Montes, R. & J. San José. 1995. Vegetation and soil analysis of topo-sequences in the Orinoco Llanos. *Flora* 190: 1–33.
- _____, M. Sebastiani, F. Delascio, J. Arismendi y I. Mesa. 1987. Paisajes-Vegetación e Hidrografía del Parque Nacional “Aguaro-Guariquito” Estado Apure. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 61(144):73–112.
- Mori, S. A. 1991. The Guayana lowland floristic province. *C. R. Soc. Biogéogr.* 67(2): 67–75.
- Nascimento, M. T. & J. Proctor. 1997a. Soils and plant changes across a monodominant rain forest boundary on Maracá Island, Roraima, Brazil. *Global Ecol. Biogeogr. Lett.* 6: 387–395.
- _____, & J. Proctor. 1997b. Population dynamics of five tree species in a monodominant *Peltogyne* forest and two other forest types on Maracá Island, Roraima, Brazil. *Forest Ecol. Managem.* 94: 115–128.
- Peters, M. C. 1992. The ecology and economics of oligarchic forests. *Advances Econ. Bot.* 9: 15–22.
- _____, A. Gentry & R. Mendelsohn 1989. Valuation of an Amazonian rainforest. *Nature* 339: 655–656.
- Phillips, O., R. Vásquez-M., P. Nuñez, A.L. Monteagudo, M.E. Chuspe-Zans, W. Galeano, A. Peña, M. Timaná, M. Yli-Halla & S. Rose. 2003. Efficient plot-based floristic assessment of tropical forests. *J. Trop. Ecol.* 19: 629–645.
- _____, & J.S. Miller. 2002. Global patterns of plant diversity: Alwyn H. Gentry's forest transect data set. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 89: 2–319.
- _____, P. Hall, A. H. Gentry, S.A. Sawyer & R. Vásquez. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 91: 2805–2809.
- Pitman, N. C., H. Mogollón, N. Dávila, M. Ríos, R. García-Villacorta, J. Guevara, T. Baker, A. Monteagudo, O. Phillips, R. Vásquez-Martínez, M. Ahuite, M. Aulestia, D. Cardenas, C. Cerón, P. A. Loizeau, D. Neill, P. Nuñez, W. Palacios, R. Spichiger & E. Valderrama. 2008. Tree community change across 700 km of Lowland Amazonian Forest from the Andean Foothills to Brazil. *Biotropica* 40: 525–535.

- _____, J. Terborgh, M. Silman & P. Nuñez. 1999. Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology* 80: 2651–2661.
- Pittier, H. & Ll. Williams. 1945. A review of the Flora of Venezuela. Pp. 102-105. In: *Plants and Plant Science in Latin America*, F. Verdoon (Ed.). *Chronica Botanica Co*. Waltham, Mass.
- _____. 1937. Clasificación de los Bosques. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 4(30): 93–110.
- _____. 1920. Esbozo de las formaciones vegetales de Venezuela con una breve reseña de los productos naturales y agrícolas. Caracas. Lit. del Comercio, Caracas. 1 mapa.
- Prance, G. T. 1994. The use of phytogeographic data for conservation planning. Pp. 145-163 In: *Systematic and Conservation Evaluation*, P. L. Forey, C. J. Humphries & R. I. Vane-Wright, (Eds.), Clarendon Press, Oxford.
- _____. 1974. Phytogeographic support for the theory of Pleistocene Forest refuges in the Amazon basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. *Acta Amazon.* 3(3): 5–28.
- Rosales, J. 2003. Bosques y selvas de galería. Pp. 812–826. In: *Biodiversidad en Venezuela* M. Aguilera, J. González y A. Azocar (Eds.), Fundación Polar-FONACIT. Caracas.
- _____, M. Bevilacqua, W. Díaz, R. Pérez, D. Rivas & S. Caura. 2003. Riparian vegetation communities of the Caura river, Bolívar, Venezuela. Pp. 34-43. In: *A Biological assessment of the aquatic ecosystems of the Caura river basin*, Bolívar basin, State, Venezuela, B. Chernoff, A. Machado-Allison, K. Risseng & J. R. Montambault (Eds.). *RAP Bull. of Biological Assessment* 28. Conservation International, Washington, DC.
- _____, G. Petts & C. Knab-Vispo. 2001. Ecological gradients in riparian forests of the lower Caura River, Venezuela. *Pl. Ecol.* 152: 101–118.
- _____, C. Knab-Vispo, & G. Rodríguez. 1997. Bosques ribereños del Bajo Caura entre el Salto Pará y los raudales de La Mura: su clasificación e importancia en la cultura ye'kuana. *Sci. Guaianae* 7: 171–214.
- Salas, L., P. Berry & I. Goldstein. 1997. Composición y estructura de una comunidad de árboles grandes en el valle del Río Tabaro, Venezuela: una muestra de 18,75 ha. *Sci. Guaianae* 7: 291–308.
- Schargel, R., G. Aymard y P. Berry. 2000. Características y factores formadores de spodosoles en el sector Maroa-Yavita, Amazonía Venezolana. *Revista UNELEZ Ci. Tec.* 18(1): 85–96.
- _____, y G. Aymard. 1992. Observaciones en suelos y vegetación en la planicie eólica-limosa del Alto Río Cinaruco. Dtto. Muñoz. Ed. Apure. Venezuela. *BioLlania* 9: 119–147.
- Steyermark, J. A. 1982. Relationships of some Venezuelan forest refuges with lowland tropical floras. Pp. 182–220, In: *Biological diversification in the Tropics*, G. T. Prance (Ed.), Columbia University Press, New York.
- _____. 1979. Plant refuge and dispersal centres in Venezuela: their relict and endemic element. Pp. 185–238. In: *Tropical Botany*, K. Larsen & L. B. Holm-Nielsen (Eds.). Academic Press, New York.
- _____. 1977. Future outlook for threatened and endangered species in Venezuela. Pp. 128–135, In: *Extinction is forever*, G. T. Prance & T. Elias (Eds.). New York Botanical Garden, New York.
- _____. 1968. Contribuciones a la flora de la Sierra de Imataca, Altiplanicie de Nuria y región adyacente del Territorio Federal Delta Amacuro. *Acta Bot. Venez.* 3(1): 46–166.
- Sobrevilla, P. 1982. Consideración del sotobosque en la metodología de tipificación del bosque en la Reserva Forestal de Caparo, Ed. Barinas. UCV. Trabajo Especial de Grado. Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela.
- Stropp, J., H. ter Steege, Y. Malhi, ATDN & RAINFOR. 2009. Disentangling regional and local tree diversity in the Amazon. *Ecography* 32: 46-54.
- ter Steege, H., N. Pitman, D. Sabatier, H. Castellanos, P. van der Hout, D. C. Daly, M. Silveira, O. Phillips, R. Vasquez, T. van Andel, J. Duivenvoorden, A. A. de Oliveira, R. Ek, R. Lilah, R. Thomas, J. van Essen, C. Baider, P. Maas, S. Mori, J. Terborgh, P. Nuñez, H. Mogollón & W. Morawetz. 2003. A spatial model of tree α -diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation* 12: 2255–2277.
- _____, D. Sabatier, H. Castellanos, T. van Andel, J. Duivenvoorden, A.A. de Oliveira, R. Ek, R. Lilah, P. Maas & S. Mori. 2000. An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. *J. Trop. Ecol.* 16: 801-828.
- Tuomisto, H. & K. Roukolainen. 2006. Analyzing or explaining beta diversity? understanding the targets of different methods of analysis. *Ecology* 87: 2697-2708.
- Vásquez, R. & O. L. Phillips. 2000. Allpahuayo: floristics, structure, and dynamics of a high-diversity forest in Amazonian Peru. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 87: 499–527.
- Valencia, R., H. Balslev & G. Paz y Miño. 1994. High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3: 21–28.
- Vareschi, V. 1992. Ecología de la vegetación Tropical (con especial atención a investigaciones en Venezuela). Soc. Venezolana de Ciencias Naturales, Caracas.
- Veillon, J. P. 1989. Los bosques naturales de Venezuela. Parte I. El medio ambiente. Instituto de Silvicultura, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- _____. 1986. Especies forestales autóctonas de los bosques de Venezuela. Publicación especial del IFLA. Mérida
- _____. 1985. El crecimiento de algunos bosques naturales de Venezuela en relación con los parámetros del medio ambiente. *Revista Forest. Venez.* 29: 29–123.
- _____, A. Quintero & R. Milano 1977. Estimación del volumen total de los árboles y de la masa forestal de algunos tipos de bosques naturales venezolanos. *Revista Forest. Venez.* 27: 71–89.
- _____. 1976. Las deforestaciones en los Llanos Occidentales de Venezuela desde 1959 hasta 1975. Pp. 97–112, In: *Conservación de los bosques húmedos de Venezuela*, L. S. Hamilton, J. A. Steyermark, J. P. Veillón & E. Mondolfi, (Eds.), Sierra Club. Bienestar Rural, Caracas.
- _____, V.W. Konrad & N. García. 1976. Estudio de la masa forestal y su dinamismo en parcelas de diferentes tipos ecológicos de bosques naturales de tierras bajas de Venezuela. A. El Bosque húmedo tropical, Reserva Forestal de Imataca. *Revista Forest. Venez.* 26: 73–105.
- _____. 1962. Relación de ciertas características de la masa forestal de los bosques de unas zonas bajas de Venezuela con el factor climático: Humedad pluvial. *Revista Forest. Venez.* 6–7: 35–97.
- Williams, L. 1942. Exploraciones botánicas en la Guayana Venezolana. I. El medio y bajo Caura. Servicio Botánico, Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas.
- _____. 1941. The Caura valley and its forests. *Geogr. Rev. (New York)* 31(3): 424–429.
- _____. 1940. Botanical exploration in the middle and lower Caura. Venezuela. *Trop. Woods* 62: 1–20.
- Zent, E. & S. Zent. 2004. Floristic composition, structure, and diversity of four forest plots in the Sierra de Maigualida, Venezuelan Guayana. *Biodiversity and Conservation* 13: 2453–2484.
- Zinck, A. 1986. El inventario de los Recursos Naturales de Guayana en marcha. *Pantepui* 1: 2–16.

LOS BOSQUES DE LA ZONA CENTRAL DE LA RESERVA FORESTAL IMATACA, ESTADO BOLÍVAR, VENEZUELA

José Lozada¹, José R. Guevara, J¹, Clemente Hernández¹, Pilar Soriano² y Manuel Costa².

Resumen

La Reserva Forestal Imataca (RFI) es un extenso territorio con una gran diversidad de comunidades boscosas productoras de maderas comerciales, con anterioridad se han realizado varios planes de ordenación y manejo, pero la información básica ecológica y florística todavía es insuficiente. El objetivo de este trabajo es realizar la caracterización florística de las diferentes comunidades vegetales ubicadas en el sector central de la Reserva, y establecer una clasificación de las mismas. Se utilizaron parcelas de 1 ha para evaluar los individuos mayores a 10 cm de diámetro, en cada una de ellas se establecieron 4 sub-parcelas de 100 m² para estudiar todas las especies presentes en el sotobosque. La mayor parte de los bosques estudiados están ubicados en las peniplanicies y pertenecen a una gran Unidad dominada por *Pentaclethra macroloba* y *Carapa guianensis*. En posición de cima y ladera se identificó una Faciación de *Alexa imperatricis*. Existen dos bosques en los valles, uno presenta una Faciación de *Catostemma commune* y el otro con una Faciación de *Mora excelsa*. Se discuten aspectos florísticos y ecológicos de las especies registradas y se presenta un listado con información acerca del sector en el cual fueron observadas.

Palabras Clave: Escudo Guayanés, estado Bolívar, clasificación de vegetación, Índice de Importancia, Venezuela.

Abstract

The Imataca Forest Reserve (RFI) is an extensive territory with a great diversity of forests communities, to the past ordination and management plans have been carried out, but the floristic and ecological basic information is insufficient. The objective of this work is to make the floristic characterization of the different forest, in the central sector of the Reserve, and to establish the corresponding classification. We used 1 ha plots to evaluate individuals bigger than 10 cm dbh (diameter at breast height). In each one of that plots, four sub-plots of 100 m² were measured, to study all the spermatophyta in the understory. Results show that most of these forests belong to a great Unit of Vegetation dominated by *Pentaclethra macroloba* and *Carapa guianensis*. In summit position and hillside was identified an *Alexa imperatricis* Faciation. A valley type exists where *Catostemma commune* Faciation is present and there is another valley with a *Mora excelsa* Faciation. Comments about floristic and ecological aspects are included, and information where these species were found is also presented.

Key Words: Guayana Shield, Bolívar state, forest classification, Importance Index, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

La Reserva Forestal Imataca (RFI) posee una extensión boscosa de 3.800.000 has, posee ca. 2.292 especies de plantas vasculares, valores que representan el 63,8% de las familias de Venezuela, el 36,4% de los géneros y el 14,9% de las especies (MARN-CIERFI-ULA, 2000). La región posee una densidad poblacional extremadamente baja, apenas 26.800 habitantes (MARN-UCV, 2003), por lo que la mayor parte del territorio está en una situación de conservación bastante aceptable ya que el uso tradicional ha sido la agricultura de subsistencia de los indígenas. Sin embargo, existen áreas donde se han otorgado concesiones mineras y forestales, las cuales en muchos casos se solapan, ocasionando conflictos de intereses por el control del acceso, uso de las carreteras y responsabilidad en los impactos ambientales.

La reserva se ha dividido en unidades de manejo que llegan hasta 180.000 ha, las cuales se otorgan

en concesión a empresas madereras. En cada unidad se ejecutan estudios para elaborar los Planes de Ordenación y Manejo (INTECMACA, 1989; Aserradero Hermanos Hernández, 1992; COMAFOR; 1995) y se desarrollan algunos proyectos de investigación. Sin embargo, muy rara vez esta información llegan a ser publicaciones científicas. A través del proyecto MARN-CIERFI-ULA (2000) se elaboró una lista compilatoria de las especies vegetales de la RFI en función de los ejemplares depositados en los principales herbarios de Venezuela, se encontró que existe una marcada sectorización por áreas y formas de vida en los registros de los inventarios botánicos realizados. Por ello, el sector evaluado en este trabajo pertenece a una de varias zonas que representan "vacíos de información florística".

Estos ecosistemas están afectados por elementos naturales y antrópicos que afectan su estabilidad, Rollet (1971) identificó algunas comunidades dominadas por lianas y las relaciona con perturbaciones

¹ Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. e-mail: jlozada@ula.ve. ² Jardín Botánico, Universidad de Valencia. España.

generadas por huracanes. Ochoa (1998) y Bevilacqua *et al.* (2002) indican que la sostenibilidad del manejo forestal es discutible, ya que la mayoría de las especies comerciales tienen una regeneración deficiente y por cada árbol tumbado se destruye un promedio de 10.9 individuos, lo que representan un 30-40% de los árboles vecinos. Mason (1996) y Ochoa (1997) registran que en los bosques aprovechados se afecta la diversidad de fauna debido a una disminución de recursos alimentarios, de los refugios potenciales, de los estratos de movilidad y a la aparición de barreras ecofisiológicas vinculadas a los cambios microclimáticos. Aymard (1987), Miranda *et al.* (1998) y Lozada y Arends (2000) señalan que la minería de oro genera graves impactos como la destrucción del bosque y de los ríos, producción de sedimentos, contaminación por mercurio y la fragmentación de hábitats.

De los argumentos anteriores se desprende que faltan aspectos fundamentales que garanticen el

uso racional y la conservación de los ecosistemas en la Reserva Forestal Imataca. En el presente trabajo se caracterizan las comunidades boscosas y se analizan sus relaciones fitosociológicas utilizando los procedimientos vinculados a la Teoría Organísica (Clements, 1916; Braun-Blanquet, 1979) y a la del Contínuo (McIntosh, 1967). Se utilizaron elementos fisiográficos, estructurales y florísticos para describir los ecosistemas, evaluar sus vínculos y establecer la clasificación correspondiente.

MÉTODOS

Área de Estudio

La RFI cubre una superficie de 3.822.000 ha (MARN-UCV, 2003) y está ubicada al oeste de Venezuela, entre las coordenadas 06°00' y 08° 30' N y 59° 50' y 62°10' O. Los sitios evaluados pertenecen a la Unidad C4, ubicada en el sector central de la reserva (Figura 1).

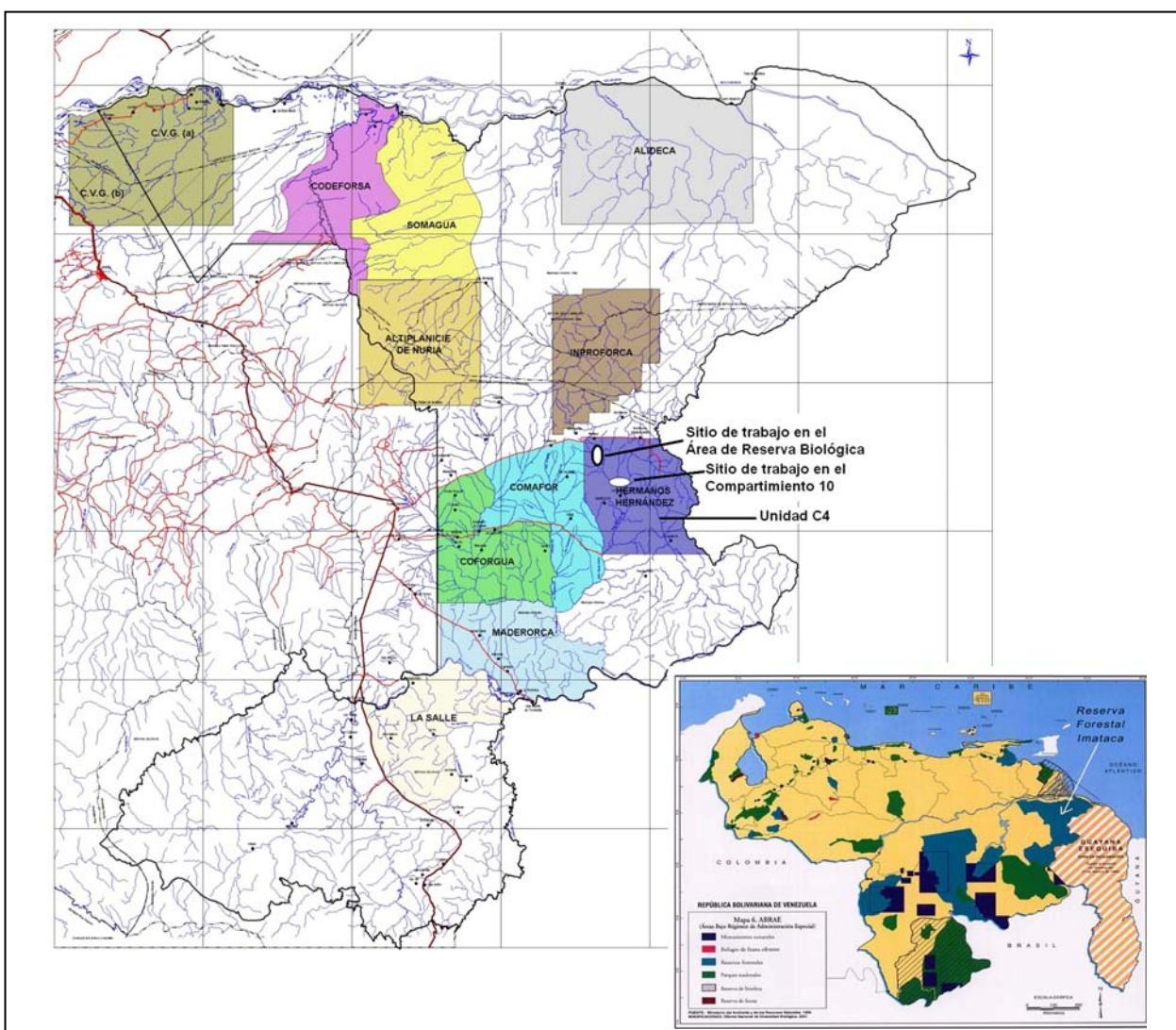


Figura 1. Ubicación de la Reserva Forestal Imataca y del área de estudio (adaptado de MARNR, 1998 y MARN-UCV, 2003).

De acuerdo a los mapas de isoyetas e isotermas (MARN-UCV, 2003) se estima que la precipitación anual del área del estudio está cercana a 1700 mm y la temperatura media anual es de 26°C. Aunque está fuera de la RFI, la estación climática de Tumeremo muestra que existen picos de precipitación en Diciembre, en el período Mayo-Agosto y que no hay déficit hídrico en todo el año (Figura 2).

La geología está dominada por rocas graníticas, volcánicas básicas y turbídicas metamorfizadas del Precámbrico. La fisiografía es penillanura suave o medianamente ondulada con pequeños valles en las zonas más bajas. Los suelos son ácidos, muy lixiviados, de muy baja capacidad de intercambio catiónico y saturación de bases (Franco, 1988).

Por otra parte, más del 80% de la RFI posee cobertura boscosa (MARN-UCV, 2003). De acuerdo al Sistema de Holdridge, el área de estudio pertenece al bosque húmedo tropical (Ewel *et al.*, 1976) y desde el punto de vista fisionómico y estructural son bosques altos y siempreverdes (Huber, 1995).

Debe tomarse en cuenta que el Escudo Guayanés es una especie de isla geológica rodeada de formaciones sedimentarias, terciarias y cuaternarias, más recientes, que están en las cuencas de los ríos Amazonas y Orinoco. Estas características condicionan la flora de este sector de la Guayana Venezolana, y actualmente en todos los sistemas de clasificación biogeográfica aplicados se conoce a esta región como una entidad propia llamada Provincia florística Imataca (Prance 1974, 1982; Mori 1991), al igual que los Llanos, los Andes y la Región del Caribe.

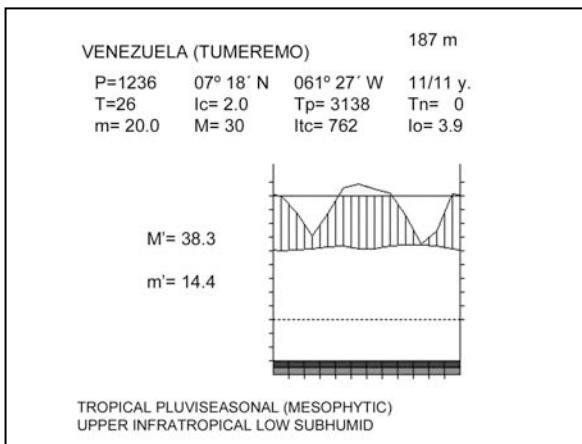


Figura 2. Diagrama ombrotérmico de la Estación Tumeremo (tomado de Rivas-Martínez, S. y S. Sáenz. 2006).

Sin embargo, aún falta claridad en relación a la categoría que debe tener el área (Región, Provincia, etc.) y en cuanto a sus límites precisos. Esto influye en el tratamiento que debe tener una zona más pequeña, como es la Reserva Forestal Imataca.

La Tabla 1 señala la posible ubicación de la RFI dentro de los sistemas conocidos. La mayoría de los sistemas, otorga a la Guayana Venezolana la categoría de Región. Solamente Takthajan (1986) y Rivas-Martínez & Navarro (2001), consideran que este territorio es una provincia subordinada a la Región Amazónica.

El trabajo de Huber y Alarcón (1988) indica que la RFI pertenece a la Provincia Guayana Baja, de la Región Guayana. Berry *et al.* (1995) han seguido el enfoque más preciso de Good (1974) y dividen a las tierras bajas en las Provincias Occidental, Central y Oriental. A esta última pertenece la RFI y tiene una flora muy relacionada con Trinidad, Guyana, Surinam, Guayana Francesa, y con el norte del estado brasileño de Amapá.

La presencia de algunas especies típicas de la región de la RFI como, *Qualea dinizii*, *Couepia sandwithii*, *Licania discolor*, *Loxopterygium sagotii*, *Pouteria cayennensis*, *Ocotea schomburgkiana*, *Alexa imbreratricis*, *Mora excelsa*, *M. gongrijpii*, *Eschweilera alata* y *E. subglandulosa*, coincide con la caracterización hecha por Prance (1974; 1882), Mori (1991) y Berry *et al.* (1995) para la provincia antes mencionada.

Tabla 1. Clasificación de la Reserva Forestal Imataca, según algunos sistemas biogeográficos aplicados en Venezuela.

Sistema	Región	Provincia
Good (1947)	De Venezuela y de las Guayanás	De la Cuenca del Orinoco
Good (1974)	Guayana	-----
Cabrera & Willink (1973)	Guayana	De Guayana
Takthajan (1986)	Amazónica	Amazónica
Huber y Alarcón (1988)	Guayana	Guayana Baja
Berry <i>et al.</i> (1995)	Guayana	De la Guayana Oriental
Rivas-Martínez y Navarro (2001)	Amazónica	Guyana

Es posible que estudios futuros más detallados permitan subdividir la extensa área de la RFI en unidades más pequeñas con una flora particular. MARN-CIERFI-ULA (2000) realizaron el único análisis fitogeográfico, basado en la distribución de 66 especies endémicas que producen una cierta zonificación. Se reflejan 5 grandes sectores que presentan muy baja similaridad florística entre sí, estos son:

- 1.- Subcuencas de los Ríos Amacuro y Cuyubini.
 - 2.- Sierra de Imataca.
 - 3.- Altiplanicie de Nuria.
 - 4.- Cuenca Media del Río Cuyuní.
 - 5.- Cuenca Alta del Río Cuyuní y Sierra de Lema.
- El área de estudio (zona central de la R.F. Imataca) pertenece a la Cuenca Media del Río Cuyuní y se estima que su flora debe estar muy relacionada con

los sectores Sierra de Imataca y Altiplanicie de Nuria.

Selección de los sitios de trabajo

Se realizaron recorridos terrestres, en áreas no intervenidas, para detectar las zonas con mayor variabilidad ecológica. Se trazaron dos picas (sendas) de interpretación ecológica. En cada una se realizó un levantamiento topográfico y se identificaron, de manera preliminar, diferentes comunidades vegetales de acuerdo a su altura, cobertura y posi-

ción fisiográfica. Cada comunidad representa un sector de trabajo y en cada uno de ellos se establecieron 3 parcelas para el levantamiento ecológico.

Se utilizaron parcelas de 100 x 100 m (1 ha). Intecmaca (1989) y Aserradero Hermanos Hernández (1992) señalan que este tamaño es adecuado de acuerdo al método de la curva especies-área. La parcela se divide en 16 sub-parcelas de 25 x 25 m. Se anexaron 4 sub-parcelas de sotobosque (100 m² c/u) para el inventario de todas las formas de vida de espermatófitas (Figura 3).

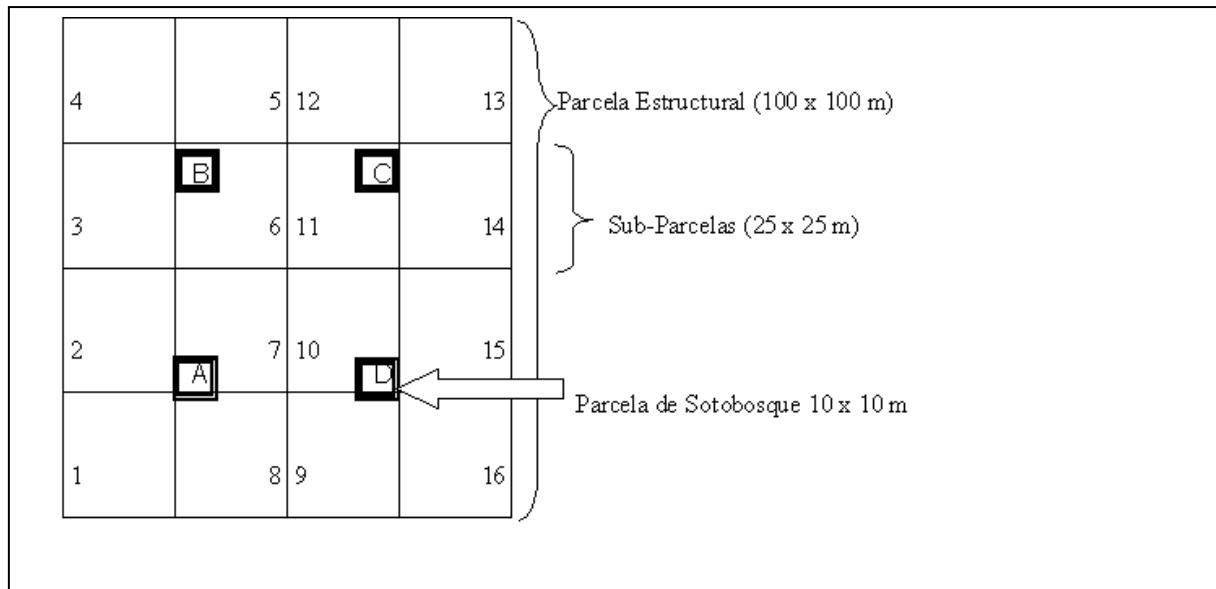


Figura 3. Diseño de las parcelas de 1 ha utilizadas en el presente estudio.

En cada parcela se midieron todos los árboles, palmas y lianas con diámetro mayor o igual a 10 cm dap (diámetro a la altura del pecho, es decir 1.3 m de altura). En cada individuo se evaluaron los siguientes aspectos: ubicación en la sub-parcela, identificación de la especie, circunferencia a la altura del pecho (cap), y altura total y de fuste.

En cada sub-parcela de sotobosque se realizó un censo de todas las especies de espermatófitas, se midieron los individuos inferiores a 10 cm dap. Nótese que en cada parcela estructural hay 4 parcelas de sotobosque.

Análisis de los datos

El Índice de Valor de Importancia (IVI) fue creado por Curtis y McIntosh (1951) bajo la premisa de que “la variación en la composición florística es una de las características más importantes que deben ser determinadas en el estudio de una vegetación”. El IVI es un indicador de la importancia fitosociológica de una especie, dentro de una comunidad. Se calcula mediante la siguiente ecuación:

$$\text{IVI} = \text{Abundancia\%} + \text{Dominancia\%} + \text{Frecuencia\%}$$

El IVI es uno de los índices más utilizados en el análisis de ecosistemas forestales tropicales (Lampricht, 1990; Plonczak, 1993; Kammesheidt, 1994; Dezzeo *et al.*, 2000; Aymard *et al.*, 2009; Cielo-Filho *et al.*, 2009; Lin *et al.*, 2010; Thakur & Kare, 2010). Su principal ventaja es que es cuantitativo y preciso; no se presta a interpretaciones subjetivas. Además, suministra una gran cantidad de información en un tiempo relativamente corto. Soporta análisis estadísticos y es exigente en el conocimiento de la flora. El método no sólo proporciona un índice de importancia de cada especie, también aporta elementos cuantitativos fundamentales en el análisis ecológico, como la densidad y la biomasa (por especie y por parcela). Este último es un carácter básico para interpretar la productividad de un sitio, lo cual depende en gran medida del bioclima y de los recursos edáficos.

En el IVI, la dominancia se evalúa por la cobertura o el área basal. La cobertura presenta graves problemas de “apreciación” ya que el bosque tropical es muy diverso, las copas están muy altas e intensamente mezcladas. Por ello, en estudios forestales se acostumbra utilizar el área basal, es decir, la

superficie que ocupa un tallo que posee un diámetro o circunferencia determinado. Este parámetro tiene una relación directa con la cobertura o la biomasa. La desventaja de este procedimiento es que requiere individuos con un dap apreciable. Usualmente se han levantado palmas y árboles y se ha prescindido de otras formas de vida como lianas y helechos arborescentes y otras que no poseen un tallo definido (hierbas).

Las formas de vida despreciadas pueden, en conjunto, representar una fracción pequeña de la biomasa de la comunidad. Pero resulta obvio que su función ecológica NO es despreciable. Con estos procedimientos hay una visión restringida de la diversidad del ecosistema y de las relaciones bióticas entre sus componentes. De hecho, el sotobosque contiene 25-46% de la diversidad de especies en bosques tropicales (Gentry & Dodson, 1987).

Por otra parte, el Índice de Importancia Ampliado fue desarrollado por Finol (1971) para incorporar datos de regeneración y posición sociológica (estratos) al IVI tradicional. Es un parámetro más robusto y se calcula de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$\text{IVIA} = \text{IVI} + \text{Regeneración\%} + \text{Posición Sociológica\%}$$

Aunque también ha sufrido modificaciones, el IVIA ha sido utilizado con éxito para hacer interpretaciones fitosociológicas de ecosistemas forestales (da Silva *et al.*, 1997; Barreira *et al.*, 2002; Bentes-Gama *et al.*, 2002; Pereira-Silva *et al.*, 2004).

Por ser más detallado, el IVIA es mucho más complicado y lento en su ejecución de campo. Además, la forma de considerar la regeneración (por categorías de tamaño) y la posición fitosociológica (dominante, codominante y dominado) está fuertemente orientada a especies arbóreas.

Por todo lo antes expuesto, se consideró necesario simplificar el método para adecuarlo a formas de vida herbácea y trepadora. Además se cambió el nombre para diferenciarlo claramente del índice original propuesto por Finol.

Por lo tanto, en el presente estudio se utilizó un **Índice de Valor de Importancia Ampliado** (IIA), que se calcula por la fórmula:

$$\text{IIA} = \text{IVI} + \text{Abundancia en sotobosque\%} + \text{Frecuencia en sotobosque\%}$$

As%: abundancia de sotobosque relativa

$$\text{As\%} = (\text{Abundancia absoluta en sotobosque/ N\º total de Individuos}) * 100$$

Abundancia absoluta en sotobosque = Nº de individuos de una misma especie dentro de toda la parcela en estudio.

Fs%: frecuencia de sotobosque relativa

$$\text{Fs\%} = (\text{Frecuencia absoluta en sotobosque / total de Frecuencia absoluta}) * 100$$

Frecuencia absoluta en sotobosque = Nº de sub-parcelas donde aparece la especie / total de sub-parcelas.

Este procedimiento ha intentado subsanar algunas desventajas que presenta la forma tradicional de evaluación mediante el IVI. El IIA presenta grandes ventajas: incluye todas las formas de vida, es objetivo, rápido, cuantitativo y muy preciso. Las especies que no forman un tallo o el mismo no alcanza a 10 cm de dap, pueden ser muy importantes cuando son muy abundantes y frecuentes.

Para los análisis de clasificación y ordenamiento se utilizó el programa PC-ORD (McCune y Mefford, 1999) y se aplicó el método Análisis de Componentes Principales.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Curva especies-área

Los resultados de los levantamientos realizados (Figura 4) confirman que 1 ha es un tamaño relativamente adecuado para el estudio de vegetación a través de parcelas, ya que un aumento en el 10% del área levantada genera un incremento inferior al 10% en el número de especies (criterio de Cain, 1938, citado por Muller-Dombois y Ellenberg, 1974).

En total se evaluaron 15 parcelas y para facilitar la interpretación, en la figura siguiente, se representa sólo 1 parcela de cada sector. Puede observarse que en algunos sitios la curva se estabiliza en 5000 u 8000 m². Pero, se decidió mantener el tamaño de 1 ha para todas las parcelas, con el fin de facilitar las comparaciones respectivas.

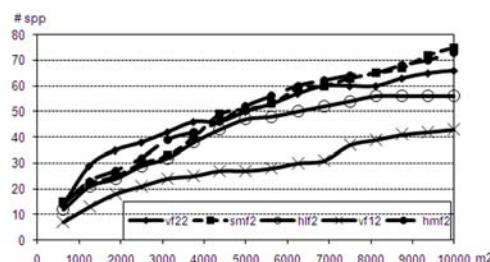


Figura 4. Curva especies-área para levantamientos ecológicos en la Reserva Forestal Imataca.

Variabilidad de la vegetación

Los recorridos por las picas de interpretación ecológica permitieron separar los tipos de vegetación que se señalan en las Figura 5 A y B. Para diferenciar estos bosques, en el campo, se utilizó la posición fisiográfica, la fisionomía y la altura del dosel. Como resultado, en la Pica 1 se encontró el Bosque Medio de Cima (bmc), el Bosque Bajo de Ladera (bbl) y un Bosque Medio de Valle (bv2). En la Pica 2 se identificó el Bosque Medio de Ladera (bml) y un Bosque Medio de Valle (bv1). Los bosques de valle antes

mencionados tienen diferencias florísticas relevantes que serán discutidas más adelante.

Lozada *et al.* (2011) estudiaron los suelos de toda esta zona y señalan que, en general, tienen un pH entre 3.1 y 4.5, los nutrientes están en concentraciones muy bajas y la Relación Ca/Al es inferior a 1, con lo cual se presume que hay toxicidad por Aluminio. Existen diferencias entre las comunidades, determinadas principalmente por la textura.

Composición florística y clasificación de las parcelas evaluadas

El Anexo 1 muestra parcialmente los resultados del IIA en una de las parcelas del estudio. En estos

datos se han diferenciado las especies que pueden llegar a los estratos superiores (árboles y palmas), las exclusivas de sotobosque (hierbas y arbustos) y las trepadoras. Estas últimas también pueden llegar a los estratos superiores y presentar valores de IVI.

El Anexo 2 muestra los resultados del IIA en todas las parcelas. Siguiendo la metodología propuesta por Braun-Blanquet (1979), se han ordenado las especies y las parcelas de forma que se evidencien las posibles asociaciones florísticas. Estas asociaciones se hacen muy notables al observar el resumen presentado en la Tabla 3.

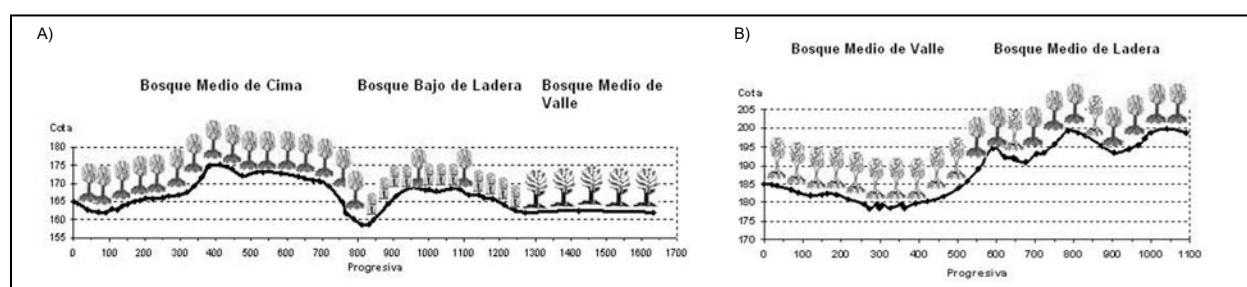


Figura 5. Tipos de Bosque identificados en las Picas de Interpretación Ecológica (A) Pica No. 1. (B) Pica No. 2.

Tabla 3. Determinación de las unidades florísticas de acuerdo a los valores de IIA%.

Especie	Parcelas														
	bmc1	bmc2	bmc3	bb11	bb12	bb13	bml1	bml2	bml3	bv11	bv12	bv13	bv21	bv22	bv23
<i>Pentaclethra macroloba</i>	12,1	9,6	9,9	15,5	12,7	13,1	3,9	5,4	7,5	0,4	1,4	0,0	13,3	8,9	1,7
<i>Carapa guianensis</i>	2,4	2,5	1,9	1,4	2,2	3,0	2,8	1,3	2,8	4,2	3,4	7,1	8,7	3,2	8,6
<i>Clathrotropis brachypetala</i>	1,2	1,2	1,6	2,7	2,0	1,5	0,3	0,9	1,4	3,1	2,7	4,5	2,0	1,4	2,0
<i>Lecythis chartacea</i>	1,8	0,7	0,5	0,7	0,7	0,8	2,5	1,2	1,3	1,2	0,9	1,3	3,4	3,7	4,4
<i>Sterculia pruriens</i>	1,9	1,3	1,0	1,8	1,7	1,3	1,2	1,3	1,7	0,5	0,6	0,8	1,2	2,4	2,9
<i>Alexa imperatricis</i>	12,7	8,6	15,2	17,0	16,3	17,3	2,2	5,8	9,9	1,1	0,2	0,0	1,6	0,3	0,6
<i>Eschweilera decolorans</i>	7,6	2,9	3,5	0,6	0,1	0,5	8,6	9,9	8,7	2,0	0,7	1,0	0,3	0,4	0,4
<i>Protium decandrum</i>	3,8	7,3	5,1	1,7	2,6	3,5	1,2	0,8	1,8	0,4	0,2	0,4	1,6	7,7	1,3
<i>Protium neglectum</i>	2,4	5,7	3,1	0,9	1,6	2,5	3,1	3,5	2,7	0,6	1,6	0,0	0,1	0,2	0,0
<i>Mabea piriri</i>	3,2	1,4	5,7	2,4	3,0	4,5	1,1	1,2	2,9	0,0	0,0	0,0	0,5	0,7	0,1
<i>Mora excelsa</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,2	3,0	33,6	35,4	33,4	0,0	0,0	0,0
<i>Adiantum petiolatum</i>	0,2	0,0	0,1	0,2	0,0	0,5	0,0	0,2	0,3	1,7	1,7	13,8	0,4	0,0	0,3
<i>Brownia coccinea subsp. capitella</i>	0,7	0,7	0,2	0,6	0,7	0,4	0,3	0,4	0,7	3,8	3,2	3,3	1,2	0,9	1,9
<i>Inga umbellifera</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,8	3,8	3,4	0,0	0,0	0,0
<i>Eschweilera subglandulosa</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	1,2	0,6	0,0	0,5	0,6	1,5	2,0	0,9	1,4	0,6
<i>Catostemma commune</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,3	0,0	0,0	0,1	0,9	0,0	0,4	12,6	18,9	11,3
<i>Pterocarpus officinalis</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,2	0,0	0,0	0,0	4,6	3,4	3,5	12,1	4,6	12,3
<i>Calathea sp.</i>	0,4	0,1	0,2	0,3	0,5	0,3	0,0	0,0	0,0	0,9	0,0	0,0	5,0	3,4	4,5
<i>Euterpe oleracea</i>	0,6	0,4	0,9	0,9	1,0	0,1	0,4	0,3	0,1	0,5	0,0	0,0	1,9	1,8	2,3
<i>Tabebuia stenocalyx</i>	0,0	0,0	0,0	0,5	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,2	2,8

La Figura 6 confirma la validez del agrupamiento realizado. Es un Análisis de Componentes Principales, ejecutado con las 15 parcelas evaluadas y las

232 especies registradas, donde se logró un 81% de varianza acumulada explicada por los ejes 1 y 2.

En esta figura, las parcelas de las colinas (bmc, bml y bbl) están reunidas en el sector izquierdo inferior;

las del valle 1 (bv1) están a la derecha y las del valle 2 (bv2) están en la parte superior izquierda.

Se interpreta que toda el área de estudio posiblemente pertenece a una Unidad de Vegetación caracterizada por *Pentaclethra macroloba* y *Carapa guianensis*. Dentro de esta entidad florística se presentan las siguientes faciaciones:

- *Alexa imperaticis*, en las parcelas de ladera y cima (bmc, bml y bbl).
- *Mora excelsa*, en las parcelas del valle 1 (bv1).
- *Catostemma commune*, en las parcelas del valle 2 (bv2).

En la unidad de vegetación amplia, las especies *Pentaclethra macroloba* y *Carapa guianensis* destacan por su frecuencia e importancia, también son las más representativas en el conjunto de áreas estudiadas. A estas dos especies se pueden adicionar *Clathrotropis brachypetala*, *Lecythis chartacea*, *Sterculia pruriens*, *Inga punctata*, *Trichilia lepidota*, y *Neea sp*. Por otra parte, *Brosimum alicastrum* subsp. *bolivarensis*, *Drypetes variabilis* y *Unonopsis glaucopetalata* forman un grupo que presentan árboles pequeños a medianos (rara vez superan 80 cm dap) y están en los estratos medios e inferiores de casi todas las parcelas evaluadas.

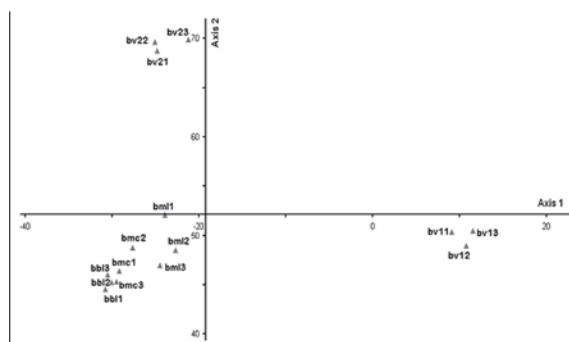


Figura 6. Ordenamiento de las parcelas estructurales, según el Análisis de Componentes Principales.

De acuerdo a los Planes de Ordenación y Manejo elaborados en el sector del estudio, *P. macroloba* parece tener una distribución errática porque en algunas unidades es muy importante y en otras no. Por su parte, los resultados obtenidos para *C. guianensis* coinciden con los inventarios de las empresas madereras ya que aparece como la segunda especie más abundante en dichos trabajos (INTECMACA, 1989; Aserradero Hermanos Hernández, 1992; COMAFOR, 1995). Esta especie tiene su mayor presencia en los bosques de valle (bv1 y bv2), pero no es despreciable en las colinas y por ello se le considera característica de toda la zona evaluada. También debe resaltarse que los arbustos *Rinorea riana* y *Faramea torquata* son los más

abundantes en el sotobosque de estas comunidades.

Así mismo, es común la presencia de trepadoras leñosas de tamaño considerable, que por lo general están asociadas a los árboles más altos y corpulentos del dosel; entre éstas se destacan las especies *Cheiloclinium hippocrateoides*, *Bauhinia scalarisimiae* y *Machaerium quinatum*.

Se encontraron 40 especies presentes en la mayoría de los sitios, estas también se consideran características en toda la zona de estudio, pero (en general) son poco abundantes o raras. Además, hay un grupo de 101 especies accidentales, todo lo cual es una expresión de la diversidad florística en el Neotrópico.

Breve descripción de las comunidades identificadas

Faciación de *Alexa imperaticis*

Esta comunidad se presenta en los topes y lados de las pequeñas elevaciones de las áreas de estudio. Se observó que estas zonas corresponden a Penillanuras suave y medianamente onduladas donde las pendientes máximas alcanzan a 10%. De acuerdo a la posición fisiográfica, en el campo se consideró conveniente separar el Bosque de Cima (bmc) y el de Ladera (bml). Pero, el análisis de los resultados indica que desde el punto de vista florístico ambos sectores corresponden a la misma comunidad. Estos bosques poseen un dosel medio (15-25 m de altura) y frecuentes individuos mayores a 25 m de altura, son siempre-verdes y en general poseen 3-4 estratos. Son abundantes los árboles con fustes cilíndricos cuya ramificación está cercana al dosel, como consecuencia de una alta competencia por la luz. Este mismo factor genera, en algunos casos, un sotobosque ralo y heterogéneo dominado por especies esciófitas y donde la regeneración arbórea está en latencia.

En estas comunidades, la especie dominante es *Alexa imperaticis*. Es un árbol que llega a tamaños medianos a altos (cerca de 80 cm dap) y está presente en toda el área del estudio, por sus elevados valores de abundancia-dominancia se considera la especie más característica en esta faciación.

En el dosel también son muy importantes *Protium neglectum*, *P. decandrum*, *Eschweilera decolorans* y *E. parviflora*. El estrato bajo (entre 7 y 12 m) está dominado por árboles pequeños de *Paypayrola longifolia*, *Mabea piriri* y *Duguetia pycnastera*.

Los bosques dominados por *A. imperaticis* han sido reportados por Fanshawe (1952), Aymard (1987), Huber (1995), Dezzeo y Briceño (1997) y ter Steege & Zondervan (2000). Los resultados de Lozada *et al.* (2011) indican que en esta comunidad existen los suelos con texturas más finas (30-60 % de arcilla). El Anexo 2 muestra un conjunto de 47 especies

adicionales que también se consideraron especies características de esta faciación.

Bosque de Lianas

Al considerar la posición fisiográfica y la estructura del bosque, esta comunidad corresponde a un Bosque Bajo de Ladera (bbl), con un dosel inferior a 15 m de altura, con algunos individuos emergentes que llegan a 25 m. Sin embargo, desde el punto de vista florístico esta comunidad es equivalente a los bosques medios de cima (bmc) y ladera (bml) antes descritos, que corresponden a la Faciación de *A. imperatricis*. En sus estratos inferiores, el bosque de lianas está dominado por trepadoras leñosas, además de su gran abundancia, estos individuos están muy retorcidos y constituyen buena parte de la cobertura del bosque.

No hay evidencias actuales, pero se cree que esta comunidad está vinculada a un viento muy fuerte que destruyó la mayor parte de la cobertura boscosa, similar a los casos reportados por Webb (1958), Rollet (1971) y Allen *et al.* (2005). Existen individuos emergentes relictos del bosque original, por lo tanto, no debe haber limitaciones ambientales para el desarrollo de los árboles a gran altura. El dosel bajo (15 m) es la expresión de una masa coetánea que se desarrolló después de la perturbación. Las evaluaciones posteriores indicarán la tasa de crecimiento de la biomasa de esta comunidad, lo que permitirá obtener conclusiones más acertadas sobre su estado sucesional.

Lozada *et al.* (2011) señalan que los suelos de esta comunidad son equivalentes a los de Bosque Medio de Cima (bmc) y Bosque Medio de Ladera (bml). No existen restricciones edáficas para el desarrollo de la vegetación, esta variable apoya la tesis de que estos bosques de lianas son producto de una perturbación.

Faciación de *Mora excelsa*

Es un bosque medio (dosel entre 15 y 25 m), dominado por *Mora excelsa*. Esta especie tiene su óptimo en valles estrechos y en la parte baja de algunas colinas (con pendientes muy suaves), y luego va disminuyendo hacia las partes más elevadas. La dominancia de *M. excelsa* es notable. A ello contribuye el extraordinario porte de sus árboles (algunos llegan a los 35 m), su abundancia y alta regeneración. Por lo tanto, prevalece desde el sotobosque hasta el dosel.

Carapa guianensis y *Pterocarpus officinalis* poseen árboles de gran porte, y comparten el dosel con *M. excelsa*. En los estratos intermedios las especies más importantes son *Brownea coccinea* subsp. *capitella* e *Inga umbellifera*, que presentan árboles de porte mediano.

Un aspecto peculiar de esta comunidad es que el sotobosque es bastante homogéneo. Se estima que

no hay condiciones muy favorables para el establecimiento de otras especies, debido a la abundantsima regeneración de *M. excelsa* y a la gruesa capa de hojarasca de esta especie, que impide que otras semillas lleguen al suelo y puedan germinar. Pero, existe una considerable cantidad de individuos de *Adiantum petiolatum*. Este helecho también se presenta en otras parcelas, pero con baja abundancia. Por lo tanto, parece estar muy bien adaptado a las condiciones particulares de esta faciación.

Los bosques dominados por *M. excelsa* han sido ampliamente registrados por Fanshawe (1952), Beard (1946), Finol (1992), ter Steege (1994), Oatham & Jodham (2002) y Huber (2005).

Los valles donde se presenta esta comunidad poseen cauces bien definidos con bordes de hasta 2 m de altura. El nivel freático es alto, se supone que hay inundaciones en época húmeda y hay evidencias de gleización. Aquí está la mayor presencia de limos con un 25-40 % (Lozada *et al.*, 2011).

Faciación de *Catostemma commune*

Es un bosque medio (dosel entre 15 y 25 m) que ocupa valles amplios con muy poca pendiente. La especie dominante es *Catostemma commune*, conocida con el nombre común de "Baramán", presenta árboles de gran tamaño, se encuentra en todos los estratos y posee abundante regeneración. En el dosel está acompañada por *Carapa guianensis* y *Lecythis chartacea*, taxa característicos en toda la unidad de vegetación. Debido a sus altos valores de regeneración en este sector, se consideró conveniente incluir a *P. officinalis* como diferencial en esta faciación, a pesar de que tiene los mismos valores de importancia en la Faciación de *Mora excelsa*. Los estratos intermedios e inferiores son bastante heterogéneos, destaca la presencia de *Euterpe oleracea*. Esta palma es frecuente en toda el área de estudio, pero tiene su óptimo en estos sectores de valle. En el sotobosque es muy resaltante la presencia de la hierba *Calathea sp.* Además de tener muy alta abundancia, posee una gran cobertura que debe representar una fuerte competencia para el establecimiento de la regeneración de otras especies.

No se han encontrado reportes de bosques con una clara dominancia de *C. commune*, Aymard (1987) la registró como una especie poco frecuente en bosques dominados por *Mora gonggrijpii* del sector Las Claritas, al sur del área del presente estudio, sin embargo ter Steege *et al.* (2002) y Arends (2005) mencionan su alta abundancia en algunos sectores de Guyana.

Estos valles no poseen cauces bien definidos, sino encharcamiento (aún en época seca). Se observaron microzuros y gleización (en los horizontes más profundos). La textura es fundamentalmente arenosa, con un 50-90% (Lozada *et al.*, 2011).

CONCLUSIONES

Los esquemas de ordenamiento territorial que definen las normas para un posible desarrollo sustentable, se deben basar en un conocimiento detallado de las características naturales del área considerada y de su potencial. Por la extensión y la biodiversidad de la Reserva Forestal Imataca estos conocimientos son escasos y puntuales.

En este sentido, el presente trabajo ha permitido identificar una gran unidad de vegetación donde las especies *Pentaclethra macroloba* y *Carapa guianensis* son características-dominantes y los arbustos *Rinorea riana* y *Faramea torquata* son los más importantes en el sotobosque. En posición de cima y ladera se identificó una Faciación de *Alexa imperatricis*, en comunidades siempreverdes con numerosos individuos de altura media (15-25 m). Existe un tipo de valle donde se presenta una Faciación dominada por *Catostemma commune*, especie que sobresale en el dosel, y *Calathea sp.* en el sotobosque, y hay otro valle con una Faciación de *Mora excelsa*, especie que prevalece desde el sotobosque hasta el dosel.

Finalmente, los datos generados en el presente estudio demuestran que la metodología adoptada fue eficaz para cumplir los objetivos planteados.

AGRADECIMIENTOS

A las Empresas COMAFOR y Aserradero Hermanos Hernández, por el apoyo logístico prestado durante la realización de las actividades de campo. Al CDCHT-ULA (Proyecto FO-643-07-01-B) por el aporte de los recursos financieros necesarios para la realización del presente estudio. A Gerardo Aymard y Nidia Cuello para la revisión del manuscrito y a Gustavo Romero por la corrección del resumen en Ingles.

BIBLIOGRAFÍA

- Allen B., R. Sharitz & P. Goebel. 2005. Twelve years post-hurricane liana dynamics in an old-growth southeastern floodplain forest. *Forest Ecology and Management*. 218(1-3): 259-269.
- Arrets E. 2005. Long-term responses of populations and communities of trees to selective logging in tropical rain forests in Guyana. *Tropenbos-Guyana Series* 13. Georgetown, Guyana.
- Aserradero Hermanos Hernández. 1992. Plan de Ordenación y Manejo Forestal. Unidad C-4 de la Reserva Forestal Imataca. Upata, Venezuela.
- Aymard G., R. Schargel, P. Berry, y B. Stergios. 2009. Estudio de los suelos y la vegetación (estructura, composición florística y diversidad) en bosques macrotérmicos no-inundables, Estado Amazonas, Venezuela. BioLlania (Edic. Esp.) 9: 6-250.
- . 1987. Observaciones sobre el estado de la vegetación en las concesiones mineras, al noroeste de la Clarita (06° 13' N; 61° 26' O) Dtto. Sifontes del Estado Bolívar, Venezuela. Boletín Técnico Programa de R.N.R (UNELLEZ-Guanare. Venezuela) N° 13: 39-59.
- Barreira, S, J. Soares, S. Alvarenga, y J. Márcio. 2002. Estudo da estrutura da regeneração natural e da vegetação adulta de um cerrado senso stricto para fines de manejo forestal. *Scientia Forestalis* 61: 64-78.
- Beard J. 1946. The Mora forests of Trinidad. *Journal of Ecology* 33: 173-192.
- Bentes-Gama, M., J. Soares, J. Vasconcellos A. y Donizette. 2002. Estrutura e valoração de uma floresta de várzea alta na Amazônia. *CERNE* 8(1): 88-102.
- Berry, P., Huber, O & Holst, B. 1995. Floristic Analysis and Phyto-geography. Pp. 161-192, In: J. Steyermark, P. Berry B. & B. Holst (Eds.). *Flora of the Venezuelan Guayana. Volume I.* Missouri Botanical Garden, Timber Press. St. Louis, Portland, USA.
- Bevilacqua, M, L. Cárdenas, A. Flores, L. Hernández, E. Lares, A. Mansutti, M. Miranda, J. Ochoa, M. Rodríguez y E. Selig. 2002. Situación de los bosques de Venezuela – La Región Guayana como caso de estudio. *Observatorio Mundial de Bosques*. Caracas, Venezuela.
- Braun Blanquet, J. 1979. *Fitosociología*. H Blume. Madrid,
- Cabrera, A y A. Wilink. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington.
- Cielo-Filho R., M. Gneri M & F. Martins. 2009. Sampling effort and factors influencing the precision of estimates of tree species abundance in a tropical forest stand. *Phytocoenologia* 39(4): 377-388.
- COMAFOR. 1995. Plan de Ordenación y Manejo Forestal. Unidad C-3, Imataca. Upata, Venezuela.
- Curtis, J. & R. McIntosh. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32: 476-496.
- da Silva, J. A. Salomão,A. Gripp& E. Leite. 1997. Phytosociological survey in Brazilian forest genetic reserve of Caçador. *Plant Ecology* 133: 1-11.
- Dezzeo, N., P. Maquirino, P. Berry y G. Aymard. 2000. Principales tipos de bosque en el área de San Carlos de Río Negro, Venezuela. *Scientia Guaianae* 11: 15-36.
- Dezzeo N. y E. Briceño. 1997. La vegetación en la cuenca del Río Chanaro: Medio Río Caura. *Scientia Guaianae* 7: 365-385.
- Ewel, J. A. Madriz y J. Tosi. 1976. Zonas de Vida de Venezuela. Ministerio de Agricultura y Cría, Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Caracas, Venezuela.
- Fanshawe, D. 1952. The vegetation of British Guiana - A preliminary review. Imperial Forestry Institute. University of Oxford. UK.
- Finol H. 1992. Silvicultura de la Mora de Guayana (Mora gong-griijpii). Instituto Forestal Latinoamericano. Mérida, Venezuela.
- . 1971. Nuevos parámetros a considerarse en el análisis estructural de las selvas vírgenes tropicales. *Revista Forestal Venezolana* 21: 29-42.
- Franco, W. 1988. Los suelos del Lote Boscoso San Pedro y Reservas Forestales Imataca, Guarapiche y Ticoporo. Trabajo de ascenso para la categoría de Profesor Titular. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- Gentry, A. & C. Dodson. 1987. Contribution of non-trees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19(2): 149-156.
- Good, R. 1974. *The geography of the flowering plants*. 4th edition. Longmans. London.
- . 1947. *The geography of the flowering plants*. 1o Edition. Longmans, Green & Co. London.
- Huber O. 2005. Diversity of vegetation types in the Guayana Region: an overview. *Biologiske Skrifter Kongelige Danske Videnskabernes Selskab* 55: 169-188.
- . 1995. Guayana Venezolana – Mapa de Vegetación. CVG – Edelca, Missouri Botanical Garden. Caracas. Escala 1:2.000.000.
- y C. Alarcón. 1988. Mapa de la Vegetación de Venezuela. MARNR, Natural Conservancy. Caracas, Venezuela. Escala 1:2.000.000.

- INTECMACA. 1989. Plan de Ordenación y Manejo Forestal de la Unidad N-5 de la Reserva Forestal Imataca. Caracas, Venezuela.
- Kammescheidt, L. 1994. Estructura y diversidad en bosques explotados de los llanos venezolanos occidentales considerando algunas características autoecológicas de las especies más importantes. Tesis Doctoral. Georg-August-Universität Göttingen. Alemania.
- Lamprecht, H. 1990. Silvicultura en los trópicos. Agencia de Cooperación Técnica Alemana (GTZ). Eschborn, Alemania.
- Lin, C., C. Chuang, W. Lin & W. Chou. 2010. Vegetation recovery and landscape change assessment at Chiufenershan landslide area caused by Chichi earthquake in central Taiwan. *Natural Hazards* 53(1): 175-194.
- Lozada, J. P. Soriano y M. Costa (en prensa). Características físicas y químicas de los suelos, en la zona central de la Reserva Forestal Imataca, Venezuela. *Revista Forestal Latinoamericana*
- Lozada, J. y E. Arends. 2000. Aspectos ambientales de los diferentes tipos de minería de oro, desarrollados en la Reserva Forestal Imataca. *Revista Forestal Latinoamericana* 15 (27): 81-99.
- MARNR. 1998. Mapa de las Áreas Bajo Régimen de Administración Especial. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables. Caracas, Venezuela.
- MARN-CIERFI-ULA. 2000. Levantamiento de la información básica existente sobre la flora de la Reserva Forestal Imataca. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales, Comisión Interna para la Evaluación de la Reserva Forestal Imataca, Universidad de Los Andes (UFORGA). Mérida, Venezuela. Mimeografiado
- MARN-UCV. 2003. Bases Técnicas para el Ordenamiento Territorial de la Reserva Forestal Imataca. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- Mason, D. 1996. Responses of Venezuelan Understory Birds to Selective Logging, Enrichment Strips and Vine Cutting. *Biotropica* 28 (3): 296-309.
- McCune, B. & M. Mefford. 1999. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 4.01. MJM Software. Oregon, USA. En CD.
- McIntosh, R. 1967. The continuum concept of vegetation. *Bot. Rev.* 33: 130-187.
- Miranda, M., A. Blanco-Uribe, L. Hernández, J. Ochoa, y E. Yerena. 1998. No todo lo que brilla es oro. Instituto de Recursos Mundiales. Washington.
- Mori, S. A. 1991. The Guayana lowland floristic province. *C. R. Soc. Biogéogr.* 67(2): 67-75.
- Muller-Dombois, D. H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons. New York.
- Oatham, M. & D. Jodhan. 2002. Is Mora taking over? Testing the limits to the invasive ability of *Mora excelsa* Benth. A pilot study. *Living World. Journal of The Trinidad and Tobago Field Naturalists' Club* 2002: 27-33.
- Ochoa, J. 1998. Análisis preliminar de los efectos del aprovechamiento de maderas sobre la composición y estructura de bosques en la Guayana Venezolana. *Interciencia* 23: 197-207.
- _____. 1997. Análisis de las sensibilidades potenciales de una comunidad de mamíferos en un bosque productor de maderas de la Guayana Venezolana. *Interciencia* 22 (3): 112-122.
- Pereira-Silva, E., J. Dos Santos, P. Kageyama E. y Hard. 2004. Florística e fitossociología dos estratos arbustivo e arbóreo de um remanescente de cerradão em uma Unidade de Conservação do Estado de São Paulo. *Revista Brasil. Bot.* 27(3): 533-544.
- 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.
- Prance, G. 1982. A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in the Neotropics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 594-624.
- _____. 1974. Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon Basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. *Acta Amaz.* 3(3): 5-28.
- Rivas-Martínez, S. y S. Sáenz. 2006. Worldwide Bioclimatic Classification System. En: <http://www.ucm.es/info/cif/data/index.htm>
- Rivas-Martínez, S. y G. Navarro. 2001. Biogeographic Map of South America. Scale 1:22.000.000. University of León. Spain.
- Rollet, B. 1971. La regeneración natural en bosque denso siempre verde de llanura de la Guayana Venezolana. *Boletín del Instituto Forestal Latinoamericano* 35: 39-73.
- ter Steege H., I. Welch & R. Zagt. 2002. Long-term effect of timber harvesting in the Bartica Triangle, Central Guyana. *Forest Ecology and Management* 170: 127-144.
- _____. & G. Zondervan. 2000. A preliminary analysis of large-scale forest inventory data of the Guiana Shield. Pp. 35-54, In: Plant diversity in Guyana: implications for a national protected areas strategy. H. ter Steege, R. Zagt, P. Bertilsson & J. Singh (Eds.). Wageningen, The Netherlands. Tropenbos Foundation
- _____. 1994. Flooding and drought tolerance in seeds and seedlings of two Mora species segregated along a soil hydrological gradient in the tropical rain forest of Guyana. *Oecologia* 100: 356-367.
- Takhtajan, A. 1986. Floristic Regions of the World. University of California Press. Berkeley, USA.
- Thakur, A. & P. Khare. 2010. Vegetation changes during fifty years in the forest-complex of Patharia hills, Sagar, India. *Tropical Ecology* 51(2): 161-171.
- Webb, L. 1958. Cyclones as an ecological factor in tropical lowland rain-forest, North Queensland. *Australian Journal of Botany* 6(3): 220 - 228.

Anexo 1. Resultados del IIA en la parcela “bmc1”.

Tipo	Especie	ABe	Ae%	Dom	De%	Fe%	IVI	ABs	As%	Fs	Fs%	IIA	IIA%
Sup	<i>Alexa imperatricis</i>	97	19,4	5,92	25,9	6,9	52,1	89	9,5	4	2,0	63,6	12,7
Sup	<i>Pentaclethra macroloba</i>	100	20,0	3,91	17,1	7,3	44,3	134	14,3	4	2,0	60,6	12,1
Sup	<i>Eschweilera decolorans</i>	61	12,2	3,64	15,9	6,9	34,9	15	1,6	3	1,5	38,1	7,6
Sup	<i>Protium decandrum</i>	29	5,8	1,05	4,6	5,0	15,4	15	1,6	4	2,0	19,0	3,8
Sup	<i>Mabea piriri</i>	23	4,6	0,40	1,8	5,9	12,3	18	1,9	4	2,0	16,2	3,2
Sup	<i>Carapa guianensis</i>	16	3,2	0,94	4,1	3,6	10,9	4	0,4	1	0,5	11,8	2,4
Sup	<i>Protium neglectum</i>	14	2,8	0,71	3,1	4,5	10,4	4	0,4	2	1,0	11,8	2,4
Sup	<i>Duguetia pycnastera</i>	0	0,0	0,00	0,0	0,0	0,0	90	9,6	4	2,0	11,6	2,3
Sup	<i>Sterculia pruriens</i>	9	1,8	0,50	2,2	3,6	7,6	6	0,6	3	1,5	9,7	1,9
Sup	<i>Eschweilera parviflora</i>	13	2,6	0,77	3,4	3,2	9,2	0	0,0	0	0,0	9,2	1,8
Sup	<i>Tetragastris panamensis</i>	8	1,6	0,20	0,9	2,3	4,8	20	2,1	4	2,0	8,9	1,8
Sup	<i>Neea spruceana</i>	10	2,0	0,21	0,9	3,2	6,1	6	0,6	3	1,5	8,3	1,7
Sup	<i>Trichilia lepidota</i>	5	1,0	0,07	0,3	1,8	3,1	17	1,8	3	1,5	6,4	1,3
Sup	<i>Clathrotropis brachypetala</i>	7	1,4	0,11	0,5	2,7	4,6	4	0,4	2	1,0	6,0	1,2
Sup	<i>Inga alba</i>	5	1,0	0,60	2,6	2,3	5,9	0	0,0	0	0,0	5,9	1,2
Sot	<i>Rinorea riana</i>	0	0,0	0,00	0,0	0,0	0,0	80	8,5	4	2,0	10,5	2,1
Sot	<i>Faramea torquata</i>	0	0,0	0,00	0,0	0,0	0,0	22	2,3	2	1,0	3,3	0,7
Sot	<i>Ischnosiphon aromma</i>	0	0,0	0,00	0,0	0,0	0,0	12	1,3	4	2,0	3,3	0,7
Sot	<i>Bactris maraja</i>	0	0,0	0,00	0,0	0,0	0,0	14	1,5	3	1,5	3,0	0,6
Sot	<i>Calathea sp.</i>	0	0,0	0,00	0,0	0,0	0,0	9	1,0	2	1,0	2,0	0,4
Tre	<i>Machaerium quinatum</i>	4	0,8	0,06	0,3	1,4	2,5	13	1,4	4	2,0	5,8	1,2
Tre	<i>Cheiloclinium hippocrateoides</i>	0	0,0	0,00	0,0	0,0	0,0	25	2,7	4	2,0	4,6	0,9
Tre	<i>Mucuna urens</i>	5	1,0	0,07	0,3	1,4	2,7	7	0,7	2	1,0	4,5	0,9
Tre	<i>Bignonia hyacinthina</i>	0	0,0	0,00	0,0	0,0	0,0	22	2,3	3	1,5	3,8	0,8
Tre	<i>Coccocloba sp.2</i>	1	0,2	0,01	0,1	0,4	0,7	8	0,9	4	2,0	3,5	0,7
TOTAL (112 especies)		501	100	22,9	100	99,3	300	940	100	201	100	500	100

Leyenda: Sup (especies que aparecen en todos los estratos); Sot (especies exclusivas del sotobosque); Tre (trepadoras); ABe (abundancia estructural); Ae% (abundancia estructural relativa); Dom (dominancia); De% (dominancia relativa); Fe% (frecuencia estructural relativa); ABs (abundancia en sotobosque); As% (abundancia en sotobosque relativa); Fs (frecuencia en sotobosque); Fs% (frecuencia en sotobosque relativa); IIA (índice de Importancia Ampliado), IIA% (índice de Importancia Ampliado Relativo).

Anexo 2. Resultados del Índice de Importancia Ampliado para todas las especies.

Species	Parcelas														
	bmc1	bmc2	bmc3	bb1	bb2	bb3	bml1	bml2	bml3	bv11	bv12	bv13	bv21	bv22	bv23
Especies Características de la Unidad de Vegetación: <i>Pentaclethra macroloba - Carapa guianensis</i>															
<i>Pentaclethra macroloba</i>	12,1	9,6	9,9	15,5	12,7	13,1	3,9	5,4	7,5	0,4	1,4	0,0	13,3	8,9	1,7
<i>Carapa guianensis</i>	2,4	2,5	1,9	1,4	2,2	3,0	2,8	1,3	2,8	4,2	3,4	7,1	8,7	3,2	8,6
<i>Clathrotropis brachypetala</i>	1,2	1,2	1,6	2,7	2,0	1,5	0,3	0,9	1,4	3,1	2,7	4,5	2,0	1,4	2,0
<i>Eschweilera parviflora</i>	1,8	0,7	0,5	0,7	0,7	0,8	2,5	1,2	1,3	1,2	0,9	1,3	3,4	3,7	4,4
<i>Sterculia pruriens</i>	1,9	1,3	1,0	1,8	1,7	1,3	1,2	1,3	1,7	0,5	0,6	0,8	1,2	2,4	2,9
<i>Inga punctata</i>	1,5	0,9	0,7	4,1	2,6	2,0	0,5	0,3	0,3	0,5	1,2	0,9	0,6	0,3	1,0
<i>Trichilia lepidota</i>	1,3	0,8	0,4	0,9	0,6	1,8	1,8	0,7	1,1	1,5	1,4	1,1	1,5	0,7	1,5
<i>Neea spruceana</i>	1,7	1,8	1,6	2,2	0,6	1,6	1,5	0,6	1,3	0,2	0,5	0,2	0,5	0,8	0,7
<i>Rinorea riana</i>	2,1	1,4	0,7	1,5	0,4	0,0	2,0	0,8	1,0	1,2	1,7	1,3	0,2	0,7	0,8
<i>Brosimum alicastrum</i> subsp. <i>bolivarensis</i>	0,6	1,8	0,8	1,4	1,6	1,2	0,5	1,5	0,9	1,0	1,1	0,4	0,7	0,7	0,4
<i>Cheiloclinium hippocrateoides</i>	0,9	1,2	1,1	1,9	1,6	1,1	1,3	2,0	0,6	0,4	0,2	0,4	0,3	0,4	0,4
<i>Drypetes variabilis</i>	1,4	0,5	0,6	0,3	0,2	0,6	1,4	1,4	1,4	1,6	0,9	1,5	0,3	0,5	0,0
<i>Unonopsis glaucopetala</i>	0,8	1,2	0,2	1,0	0,6	0,5	0,7	0,9	1,1	0,2	0,4	1,0	1,4	0,7	1,3
<i>Bactris maraja</i>	0,6	0,8	0,7	0,9	1,3	1,0	1,2	1,2	0,8	0,7	0,3	0,4	0,5	0,8	0,8
<i>Peltogyne paniculata</i> subsp. <i>pubescens</i>	0,6	1,3	1,4	0,5	1,3	0,8	1,5	0,9	1,0	0,3	0,7	0,6	0,0	0,3	0,8
<i>Pouteria egregia</i>	0,6	2,2	1,5	0,0	0,6	0,3	1,9	1,2	1,8	0,5	0,4	0,2	0,0	0,1	0,5
<i>Faramea torquata</i>	0,7	0,6	1,7	0,7	1,3	1,2	0,2	0,4	0,9	0,4	0,8	0,6	0,9	0,6	0,7
<i>Machaerium quinatum</i>	1,2	0,3	0,8	0,6	0,3	0,8	0,6	1,5	0,5	0,9	0,3	0,6	0,9	0,7	1,3
<i>Licania densiflora</i>	0,9	1,2	0,9	0,8	0,9	1,2	0,6	0,3	0,8	0,7	1,0	0,8	0,2	0,4	0,3
<i>Bauhinia scala-simiae</i>	0,7	0,7	1,4	1,2	1,2	0,9	0,4	0,6	0,6	0,3	0,2	0,4	0,7	0,3	0,5
<i>Chaetocarpus schomburgkianus</i>	0,5	0,0	0,0	0,0	0,1	0,3	2,3	2,4	2,2	0,0	0,3	0,4	0,7	0,3	0,0
<i>Eugenia compta</i>	1,1	0,7	0,5	0,1	0,0	0,6	1,3	1,0	0,3	0,5	0,5	0,2	0,3	2,0	0,3
<i>Protium heptaphyllum</i>	1,1	0,5	0,8	0,4	0,7	0,6	0,5	0,6	0,6	0,6	0,2	0,2	0,3	1,3	0,1
<i>Toulicia guianensis</i>	1,0	0,5	0,3	0,4	0,5	0,5	0,3	0,1	0,1	1,3	0,0	0,2	0,5	1,4	1,3
<i>Ischnosiphon aromia</i>	0,7	0,6	0,5	0,3	0,6	0,6	0,2	0,0	0,2	1,0	0,5	0,2	0,7	1,1	0,8
<i>Petrea volubilis</i>	0,2	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,2	0,6	0,6	1,2	1,2	0,6	0,5	0,4	1,8
<i>Cordia exaltata</i>	0,6	0,4	0,1	1,4	0,9	0,9	0,4	0,8	0,8	0,0	0,2	0,2	0,3	0,0	0,3
<i>Inga lateriflora</i>	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	1,6	1,5	0,5	1,8	0,0	0,0	0,0	0,2	0,1
<i>Couratari guianensis</i>	0,4	0,4	0,6	0,0	0,0	0,3	1,3	0,3	0,0	0,6	0,0	0,0	0,7	0,7	0,7
<i>Bravaisia integerrima</i>	0,7	0,5	1,0	0,7	1,2	0,2	0,1	0,0	0,8	0,2	0,4	0,0	0,2	0,0	0,0
<i>Chrysophyllum argenteum</i> subsp. <i>auratum</i>	0,2	0,1	0,3	0,6	0,0	0,0	0,1	0,1	0,5	0,5	1,4	0,7	0,0	0,0	0,8
<i>Bignonia sordida</i>	0,2	0,3	0,2	1,0	0,7	0,5	0,0	0,0	0,0	0,2	0,2	0,0	0,7	0,8	0,6
<i>Cupania cinerea</i>	0,3	0,3	0,6	0,3	0,2	0,3	1,1	0,8	0,5	0,3	0,3	0,2	0,0	0,1	0,0
<i>Stizophyllum riparium</i>	0,4	0,0	0,4	0,7	0,6	0,4	0,0	0,0	0,0	0,5	0,3	0,5	0,3	0,1	0,3
<i>Tovomita eggersii</i>	0,2	1,9	0,8	0,3	0,0	0,1	0,0	0,0	0,7	0,2	0,0	0,2	0,0	0,3	0,1
<i>Bignonia corymbosa</i>	0,4	0,4	0,3	0,7	0,3	0,6	0,2	0,4	0,4	0,0	0,2	0,0	0,3	0,3	0,1
<i>Duroia eriopila</i>	1,2	0,1	0,2	0,3	0,2	0,4	0,3	0,4	0,4	0,3	0,2	0,4	0,0	0,1	0,3
<i>Hirtella sp.</i>	0,7	0,5	0,5	0,3	0,0	0,3	0,2	0,3	0,1	0,2	0,5	0,6	0,0	0,0	0,5
<i>Maripa paniculata</i>	0,1	0,4	0,5	0,0	0,0	0,2	0,1	0,5	0,2	0,4	0,4	0,2	0,5	0,4	0,1
<i>Garcinia benthamiana</i>	0,2	0,7	0,0	0,3	0,3	0,0	0,0	0,4	0,1	0,3	0,2	0,0	0,7	1,0	
<i>Cecropia sciadophylla</i>	0,0	0,8	0,1	0,8	0,8	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,2	0,0
<i>Geonoma deversa</i>	0,1	0,6	0,2	0,2	0,4	0,7	0,1	0,3	0,1	0,2	0,2	0,2	0,0	0,0	0,1
<i>Pera glabrata</i>	0,6	0,4	0,4	0,4	0,0	0,0	0,3	0,4	0,0	0,0	0,2	0,0	0,2	0,1	0,2
<i>Tabernaemontana cymosa</i>	0,3	0,3	0,4	0,3	0,5	0,4	0,0	0,1	0,0	0,2	0,2	0,0	0,3	0,0	0,1
<i>Uncaria guianensis</i>	0,2	0,0	0,0	0,1	0,2	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,6	0,7	0,2
<i>Piper hostmannianum</i>	0,3	0,1	0,4	0,4	0,5	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,2	0,0	0,7	0,1	0,2
<i>Aspidosperma marcgravianum</i>	0,4	0,3	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,7	0,0	0,0	0,1	0,9	0,3
<i>Philodendron acutatum</i>	0,2	0,2	0,1	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,3	0,2	0,5	0,3	0,4
<i>Philodendron sp.</i>	0,1	0,1	0,3	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,2	0,7	0,1	0,5
<i>Tapura guianensis</i>	0,1	0,1	0,1	0,0	0,1	0,1	0,3	0,4	0,5	0,2	0,0	0,2	0,0	0,2	0,0

Anexo 2. Continuación.

Especies	Parcelas														
	bmc1	bmc2	bmc3	bb11	bb12	bb13	bml1	bml2	bml3	bv11	bv12	bv13	bv21	bv22	bv23
<i>Dimerocostus strobilaceus</i>	0,1	0,0	0,1	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,2	0,0	0,5	0,2	0,1
<i>Mouriri sideroxylon</i>	0,0	0,3	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,1	0,0	0,2	0,4	0,5	0,1	0,1
<i>Bactris x moorei</i>	0,0	0,0	0,1	0,1	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,2	0,2	0,2	0,1	0,6
<i>Mouriri huberi</i>	0,0	0,1	0,2	0,0	0,2	0,0	0,2	0,0	0,4	0,0	0,2	0,2	0,0	0,4	0,0
<i>Parinari excelsa</i>	0,1	0,0	0,0	0,0	0,4	0,4	0,0	0,3	0,0	0,0	0,3	0,0	0,2	0,1	0,0
<i>Machaerium acuminatum</i>	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,2	0,2	0,0	0,3	0,3	0,1
<i>Davilla rugosa</i> var. <i>rugosa</i>	0,0	0,0	0,0	0,1	0,2	0,1	0,0	0,0	0,0	0,2	0,2	0,0	0,2	0,1	0,0
Especies diferenciales de la Faciación Alexa imperatricis.															
<i>Alexa imperatricis</i>	12,7	8,6	15,2	17,0	16,3	17,3	2,2	5,8	9,9	1,1	0,2	0,0	1,6	0,3	0,6
<i>Eschweilera decolorans</i>	7,6	2,9	3,5	0,6	0,1	0,5	8,6	9,9	8,7	2,0	0,7	1,0	0,3	0,4	0,4
<i>Protium decandrum</i>	3,8	7,3	5,1	1,7	2,6	3,5	1,2	0,8	1,8	0,4	0,2	0,4	1,6	7,7	1,3
<i>Protium neglectum</i>	2,4	5,7	3,1	0,9	1,6	2,5	3,1	3,5	2,7	0,6	1,6	0,0	0,1	0,2	0,0
<i>Mabea piriri</i>	3,2	1,4	5,7	2,4	3,0	4,5	1,1	1,2	2,9	0,0	0,0	0,0	0,5	0,7	0,1
<i>Papayrola longifolia</i>	1,9	3,8	1,7	1,7	1,8	2,4	4,2	2,6	1,7	0,6	0,5	0,6	0,7	2,0	0,7
<i>Duguetia pycnastera</i>	2,3	1,7	1,2	2,0	1,9	3,8	1,4	1,3	2,7	0,8	0,4	0,7	0,9	0,8	0,9
<i>Eschweilera parviflora</i>	0,5	1,9	0,4	0,1	0,0	0,3	1,9	8,1	5,2	0,4	0,0	0,2	0,3	0,1	0,2
<i>Tetragastris panamensis</i>	1,8	2,1	1,6	1,7	1,8	1,7	1,4	1,5	1,7	0,2	0,0	0,2	0,2	0,3	0,1
<i>Inga alba</i>	1,2	1,5	0,5	1,2	0,7	0,7	1,7	1,8	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0
<i>Inga ingoides</i>	0,6	0,4	1,0	1,7	1,6	0,8	0,7	0,9	0,5	0,0	0,0	0,0	0,5	0,5	0,3
<i>Inga rubiginosa</i>	0,1	0,5	1,4	0,7	1,2	0,1	0,8	0,7	0,5	0,3	0,0	0,0	0,0	0,3	0,3
<i>Clavija imatacae</i>	0,4	1,9	0,6	0,4	0,9	0,5	0,4	0,2	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Bixa urucurana</i>	0,0	0,0	0,5	0,7	3,6	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0
<i>Inga splendens</i>	0,3	0,4	0,4	0,3	0,6	1,6	1,1	0,3	0,1	0,0	0,0	0,0	0,6	0,4	0,6
<i>Inga edulis</i>	0,2	0,5	1,7	0,1	0,3	0,0	0,8	0,6	0,8	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Geonoma baculifera</i>	0,3	0,5	1,3	0,7	1,4	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Curarea candicans</i>	0,3	0,7	0,4	0,2	0,2	0,1	0,8	0,5	0,6	0,3	0,2	0,2	0,0	0,0	0,0
<i>Simarouba amara</i>	0,5	0,8	0,2	0,3	0,8	0,8	0,2	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,4	0,1	0,0
<i>Caraipa richardiana</i>	0,4	0,2	0,8	0,0	0,1	0,4	0,8	0,8	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3
<i>Mucuna urens</i>	0,9	0,5	0,7	0,3	0,1	0,7	0,2	0,3	0,2	0,0	0,0	0,0	0,8	0,1	0,5
<i>Erisma uncinatum</i>	0,2	0,4	0,9	0,0	0,1	0,1	0,0	0,8	1,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0
<i>Endlicheria cocuirey</i>	0,1	0,7	0,4	0,4	0,6	0,0	0,8	0,5	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0
<i>Pradosia cochlearia</i> subsp. <i>praealta</i>	0,0	0,6	0,3	0,0	0,2	0,0	0,6	0,7	0,7	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	0,0
<i>Parinari rodolphii</i>	0,3	0,3	0,7	0,0	0,0	0,1	1,0	0,4	0,4	0,0	0,2	0,0	0,0	0,3	0,0
<i>Coccocloba</i> sp.2	0,7	0,0	0,3	0,2	0,2	0,2	0,7	0,1	0,5	0,0	0,0	0,0	0,1	0,1	0,0
<i>Oenocarpus bacaba</i>	0,3	0,1	0,1	0,2	1,3	0,0	0,6	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,3
<i>Pseudopiptadenia suaveolens</i>	0,1	0,3	0,0	0,0	0,4	0,3	0,8	1,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Bignonia hyacinthina</i>	0,8	0,9	0,6	0,2	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,5
<i>Rourea frutescens</i>	0,6	0,0	0,2	0,5	0,4	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Rinorea lindeniana</i>	0,7	0,3	0,0	0,0	0,2	0,3	0,4	0,3	0,2	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0
<i>Apeiba tibourbou</i>	0,0	0,4	1,0	0,4	0,2	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,2	0,0
<i>Senegalia tenuifolia</i>	0,0	0,1	0,2	0,4	0,4	0,0	0,3	0,3	0,3	0,0	0,2	0,0	0,0	0,1	0,0
<i>Pouteria venosa</i>	0,0	0,5	0,6	0,0	0,0	0,0	0,1	0,3	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Licania parviflora</i>	0,0	0,5	0,0	0,4	0,2	0,3	0,5	0,0	0,1	0,0	0,2	0,0	0,0	0,4	0,0
<i>Triplaris weigeltiana</i>	0,1	0,0	0,0	0,5	0,0	0,1	0,1	0,3	0,7	0,0	0,0	0,0	0,2	0,2	0,0
<i>Rollinia fendleri</i>	0,0	0,3	0,2	0,7	0,3	0,1	0,0	0,1	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0
<i>Trattinnickia rhoifolia</i>	0,3	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,4	0,4	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Diospyros ierensis</i>	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,3	0,3	0,3	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1
<i>Sloanea guianensis</i>	0,0	0,4	0,0	0,2	0,4	0,0	0,3	0,3	0,3	0,0	0,3	0,2	0,0	0,0	0,0
<i>Miconia</i> sp.	0,3	0,0	0,3	0,4	0,1	0,1	0,2	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1
<i>Ocotea glandulosa</i>	0,1	0,0	0,2	0,0	0,4	0,3	0,3	0,1	0,1	0,0	0,5	0,0	0,0	0,8	0,0
<i>Sloanea grandiflora</i>	0,0	0,0	0,6	0,3	0,3	0,0	0,0	0,2	0,1	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Ocotea martiniana</i>	0,1	0,3	0,0	0,2	0,4	0,3	0,2	0,0	0,0	0,2	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Cecropia</i> sp.	0,0	0,0	0,3	0,3	0,6	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Anexo 2. Continuación.

Especies	Parcelas														
	bmc1	bmc2	bmc3	bbI1	bbI2	bbI3	bml1	bml2	bml3	bv11	bv12	bv13	bv21	bv22	bv23
<i>Coccocoba fallax</i>	0,4	0,0	0,0	0,5	0,1	0,0	0,0	0,1	0,1	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,4
<i>Talisia reticulata</i>	0,3	0,3	0,1	0,0	0,0	0,3	0,3	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0
<i>Tachigali guianense</i>	0,1	0,0	0,2	0,1	0,1	0,2	0,3	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Forsteronia guyanensis</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,3	0,4	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Gouania lupuloides</i>	0,1	0,0	0,0	0,1	0,2	0,1	0,0	0,0	0,5	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0
<i>Virola sebifera</i>	0,2	0,0	0,2	0,1	0,2	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0
<i>Aspidosperma álbum</i>	0,0	0,4	0,2	0,2	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,1
<i>Casearia grandiflora</i>	0,0	0,1	0,0	0,1	0,1	0,0	0,3	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Sterculia sp.1</i>	0,3	0,2	0,1	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0
<i>Serjania atrolineata</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,1	0,2	0,1	0,2	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0

Especies diferenciales de la Faciación Mora excelsa.

<i>Mora excelsa</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,2	3,0	33,6	35,4	33,4	0,0	0,0	0,0
<i>Adiantum petiolatum</i>	0,2	0,0	0,1	0,2	0,0	0,5	0,0	0,2	0,3	1,7	1,7	13,8	0,4	0,0	0,3
<i>Brownea coccinea subsp. capitella</i>	0,7	0,7	0,2	0,6	0,7	0,4	0,3	0,4	0,7	3,8	3,2	3,3	1,2	0,9	1,9
<i>Inga umbellifera</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,8	3,8	3,4	0,0	0,0	0,0
<i>Eschweilera subglandulosa</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	1,2	0,6	0,0	0,5	0,6	1,5	2,0	0,9	1,4	0,6
<i>Trichilia quadrijuga</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,9	0,5	1,2	0,0	0,9
<i>Hylenaea comosa</i>	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,4	0,7	0,4	0,0	0,0	0,0
<i>Spondias mombin</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,5	0,0	0,0	0,0
<i>Mansoa hymenaea</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,3	0,4	0,0	0,0	0,3
<i>Cipura sp.</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,3	0,2	0,0	0,0	0,0
<i>Seguieria macrophylla</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,2	0,0	0,0	0,0

Especies diferenciales de la Faciación Catostemma commune.

<i>Catostemma commune</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,3	0,0	0,0	0,1	0,9	0,0	0,4	12,6	18,9	11,3
<i>Pterocarpus officinalis</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,2	0,0	0,0	0,0	4,6	3,4	3,5	12,1	4,6	12,3
<i>Calathea sp.</i>	0,4	0,1	0,2	0,3	0,5	0,3	0,0	0,0	0,0	0,9	0,0	0,0	5,0	3,4	4,5
<i>Euterpe oleracea</i>	0,6	0,4	0,9	0,9	1,0	0,1	0,4	0,3	0,1	0,5	0,0	0,0	1,9	1,8	2,3
<i>Tabebuia stenocalyx</i>	0,0	0,0	0,0	0,5	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,2	2,8
<i>Virola surinamensis</i>	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,8	0,5	0,5
<i>Hernandia guianensis</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,3	0,7
<i>Sympodia globulifera</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,6

Especies Accidentales.

<i>Acacia articulata</i>	0,0	0,0	0,2	0,1	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Amaioua guianensis</i>	0,2	0,1	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Andira inermis</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Aniba excelsa</i>	0,1	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,3	0,1	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Aspidosperma excelsum</i>	0,5	0,4	0,0	0,0	0,3	0,1	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,1	0,1
<i>Aspidosperma oblongum</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Astronium lecointei</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,4	0,0	0,8	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	0,0
<i>Attalea butyracea</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Attalea racemosa</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Bactris oligoclada</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,3	0,0
<i>Bactris simplicifrons</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0
<i>Byrsonima cowanii</i>	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Casearia guianensis</i>	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,4	0,0	0,0	0,0
<i>Cassia leandrii</i>	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Cassia moschata</i>	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Cecropia angulata</i>	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Celtis iguanea</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Chimarrhis microcarpa</i>	0,0	0,3	0,0	0,3	0,0	0,0	0,1	0,0	0,2	0,0	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0

Anexo 2. Continuación.

Especies	Parcelas														
	bmc1	bmc2	bmc3	bb11	bb12	bb13	bml1	bml2	bml3	bv11	bv12	bv13	bv21	bv22	bv23
<i>Cissus sicyoides</i>	0,0	0,0	0,0	0,3	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Clisia racemosa</i>	0,0	0,3	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0
<i>Clusia rosea</i>	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Coccocloba latifolia</i>	0,1	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,1
<i>Coccocloba marginata</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0
<i>Combretum fruticosum</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1
<i>Cordia nodosa</i>	0,0	0,2	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1
<i>Couratari multiflora</i>	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0
<i>Crudia oblonga</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,9	0,0	0,0	0,0
<i>Dendropanax arboreum</i>	0,0	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Desmoncus orthacanthos</i>	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,1
<i>Diplotropis purpurea</i>	0,0	0,0	0,5	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Ecclinusa sp.</i>	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Eperua jenmanii</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0
<i>Eriotheca globosa</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,1	0,0	0,2	0,0	0,0	0,3	0,0
<i>Erythrina mitis</i>	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Erythrina pallida</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Euterpe precatoria</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0
<i>Ficus insípida</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0
<i>Ficus paraensis</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,2	0,6	0,0	0,0	0,3
<i>Ficus máxima</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1
<i>Forsteronia gracilis</i>	0,4	0,3	0,3	0,5	0,5	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,3	0,3
<i>Guadua venezuelae</i>	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Guarea guidonia</i>	0,0	0,0	0,0	0,1	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Helecho Canillón</i>	0,0	0,4	0,3	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Helecho Punta de Lanza</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1
<i>Helecho Rastrero</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Helecho Trepador</i>	0,0	0,1	0,3	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0
<i>Heliconia sp.</i>	0,0	0,0	0,1	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,4	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Herrania lemniscata</i>	0,1	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Heteropsis flexuosa</i>	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3
<i>Himatanthus articulatus</i>	0,0	0,2	0,0	0,4	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,2
<i>Hymenaea courbaril</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,2	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Hymenolobium heterocarpum</i>	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Inga fastuosa</i>	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Inga heterophylla</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Ipomoea alba</i>	0,0	0,1	0,0	0,0	0,3	0,1	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0
<i>Ipomoea phyllomega</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0
<i>Iriartea exorrhiza</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Jacaranda copaia</i>	0,3	0,0	0,0	0,6	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Jacaranda obtusifolia</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,1	0,8	0,1
<i>Laetia procera</i>	0,0	0,7	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Lecythis zabujaca</i>	0,0	0,1	0,2	0,0	0,0	0,2	0,2	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,5	1,7	0,4
<i>Licania sp.</i>	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Lonchocarpus heptaphyllus</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,6	5,3	3,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Lonchocarpus domingensis</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0
<i>Dolichandra uncata</i>	0,1	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,5	0,0	0,1
<i>Manilkara bidentata</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,7	1,1	0,5	0,2	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Pachyptera kerere</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Mascagnia ovatifolia</i>	0,6	0,1	0,2	0,0	0,2	0,4	0,0	0,1	0,2	0,3	0,2	0,6	0,0	0,0	0,0
<i>Miconia amacurensis</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Nectandra grandis</i>	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,8	0,0	0,0	0,4	0,2	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0
<i>Norantea guianensis</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Anexo 2. Continuación.

Especies	Parcelas														
	bmc1	bmc2	bmc3	bbi1	bbi2	bbi3	bml1	bml2	bml3	bv11	bv12	bv13	bv21	bv22	bv23
<i>Ormosia paraensis</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,3
<i>Parkia sp.</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Parkia pendula</i>	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Paullinia pinnata</i>	0,0	0,0	0,0	0,1	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Abarema jupunba</i>	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,3	0,0
<i>Balizia pedicelaris</i>	0,0	0,4	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,9	0,2
<i>Platymiscium pinnatum</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0
<i>Pouteria caitito</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,5	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Montricardia sp.</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Randia armata</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0
<i>Renealmia orinocensis</i>	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,2
<i>Rudgea hostmanniana</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,1	0,0
<i>Sacoglottis cydonioides</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0
<i>Schefflera morototoni</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,1	0,3	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Scleria latifolia</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Tachigali sp.</i>	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Senna nitida</i>	0,0	0,0	0,0	0,1	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0
<i>Serjania pyramidata</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Simaba multiflora</i>	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,3	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Smilax maypurensis</i>	0,0	0,0	0,2	0,3	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0
<i>Stryphnodendron polystachyum</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Handroanthus serratifolius</i>	0,4	1,3	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,7	0,0
<i>Tapirira guianensis</i>	0,1	0,1	0,0	0,4	0,9	0,3	0,5	0,3	0,2	0,0	0,0	0,0	0,2	1,7	0,2
<i>Terminalia amazonia</i>	0,0	0,0	0,4	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,2	0,2	0,0	0,0	0,0	1,8	0,0
<i>Tetracerá volubilis</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Thoracocarpus bissectus</i>	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,1
<i>Trichilia schomburgkii</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Vitex staheli</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

ESTUDIO A LARGO PLAZO DE LA DINÁMICA DE BOSQUES EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL AL SUDESTE DE LA GUAYANA VENEZOLANA

Lionel Hernández¹, Elio Sanoja¹, Cristabel Durán², José Ayala¹, Jacqueline Ortíz¹, Leandro Salazar¹, Mayerslin Echagaray¹, Nelda Dezzeo³, Nay Valero¹, Winfried Meier⁴, Litzinia Aguirre¹, Patricia Rodríguez¹, Jagni C. González¹, Luz Delgado¹, Glenda Rodríguez¹ y Hernán Castellanos¹

INTRODUCCIÓN

En el Escudo de Guayana se encuentra la extensión más grande de bosques tropicales poco perturbados del planeta (Bevilacqua *et al.*, 2002; Huber & Foster, 2003; Hammond, 2005). En esta región, los bosques de la Guayana Venezolana conforman más del 80% de la superficie boscosa del país, situación de gran importancia nacional en términos de generación de bienes y servicios ambientales (papel clave en el ciclo global del carbono), como reservorios de biodiversidad, fuentes de madera, productos forestales no maderables, recursos para el sustento de pobladores indígenas y cobertura protectora de cuencas hídricas suministradoras de agua potable e hidroelectricidad (Hernández *et al.*, 1994; Bevilacqua *et al.*, 2002; Aymard *et al.*, 2009; Figueiroa *et al.*, 2010). Estos bosques, como la mayoría de los bosques tropicales, están sometidos a cambios ambientales como la elevación de temperaturas, cambios en la precipitación, fertilización de CO₂, procesos de deforestación, fragmentación y empobrecimiento biológico. A pesar de estas amenazas, el conocimiento sobre el funcionamiento y la dinámica de los bosques regionales es limitado, menos conocidas aún son sus posibles respuestas ante el cambio global. Disponer de tal conocimiento sería útil para poder garantizar su conservación y uso sustentable. En este sentido, el monitoreo o investigación ecológica, continua y sistemática a largo plazo, realizado en sitios de muestreo representativos de paisajes y ecosistemas forestales, característicos de la Guayana Venezolana, es un instrumento clave para cuantificar patrones y cambios ecológicos.

En los bosques de esta región se han realizado numerosos estudios ecológicos (Weiherzahn & Janzen-Weiherzahn, 1990; Huber, 1995; Herrera & Chen, 2000; Señaris *et al.*, 2009; Colonello *et al.*, este libro), no obstante la mayoría han sido estudios a corto plazo que no pueden explicar los atributos y procesos forestales, caracterizados por una gran variabilidad espacial y temporal. Solamente existen dos estudios de seguimiento forestal a largo plazo en esta región. El primero es una red a nivel nacional de parcelas permanentes de muestreo forestal (PPM), establecida desde 1953 por el Prof. Jean Pierre Veillon (Veillon, 1962; 1974), 6 de ellas establecidas en bosques de tierra baja en la Guayana

Venezolana (Veillon, 1985). El segundo (REDUNEG), es una red de monitoreo forestal establecida por UNEG y CVG-Electrificación del Caroní C.A (EDELCA) en el sudeste de la Guayana Venezolana (Hernández y Castellanos, 2006), que constituye el único estudio a largo plazo sobre la dinámica de bosques en el Escudo Guayanés con PPM localizadas sobre los 500 m s.n.m.

El objetivo del presente artículo es describir los aspectos conceptuales y metodológicos planteados durante el desarrollo del proyecto REDUNEG. La primera parte comprende un repaso breve sobre el tema objeto de estudio, la dinámica de comunidades de bosque húmedo tropical. La segunda parte corresponde a la REDUNEG, presentando sus objetivos, área de estudio, procedimientos, proyectos asociados, logros, resultados preliminares y perspectivas.

Dinámica de bosques tropicales y su estudio

El estudio ecológico del bosque tropical se enfoca hacia: 1) la enumeración y comparación de la riqueza de especies en diferentes áreas, 2) el estudio de los patrones de estructura y composición florística de las comunidades en relación a variables ambientales (Chazdon & Denslow, 2002), 3) el análisis de la distribución espacial de las especies vegetales y 4) el estudio de procesos involucrados a nivel de especies y comunidades (Burslem & Swaine, 2002). La estructura, composición y funcionamiento de los ecosistemas forestales mantienen una estrecha asociación con la dinámica, la cual comprende diversos procesos de organización como la sucesión, el crecimiento, la regeneración, la mortalidad y las interrelaciones biológicas. Tales procesos son los principales agentes de cambios temporales en las comunidades forestales.

La dinámica de comunidades es un componente esencial para el estudio de bosques tropicales y ha sido definida como los cambios temporales de la estructura de la vegetación, la composición de especies y su regeneración (Primack, 1992; Burslem & Swaine, 2002). Tales cambios forman parte del proceso de sucesión o silvigenesis y se diferencian de las fluctuaciones menores usuales en los sistemas vegetales naturales (Bakker *et al.*, 1996) y de la dinámica de las poblaciones de especies arbóreas tropicales *per se* (Burslem & Swaine, 2002). Los

¹Centro de Investigaciones Ecológicas de Guayana, UNEG, Calle Chile, Urb. Chilémex, Puerto Ordaz, Estado Bolívar, Venezuela. ²Institute of Silviculture. Faculty of Forest and Environmental Sciences. University of Freiburg, Germany. ³Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Altos de Pipe. Estado Miranda, Venezuela. ⁴Fundación Instituto Botánico de Venezuela, Herbario Nacional de Venezuela, Apartado 2156. Caracas. 1010-A. Venezuela. Dirección actual: Instituto de Silvicultura, Universidad de Freiburg, Tennenbacher Strasse 4, 79106 Freiburg, Alemania

bosques naturales no perturbados son ecosistemas que se auto-mantienen mediante procesos de mortalidad, crecimiento y regeneración, los árboles que mueren son reemplazados continuamente por árboles jóvenes reclutados. La vegetación boscosa continúa existiendo y se desarrolla bajo un equilibrio dinámico o cercano a un estado estable, sin ser una entidad estática. Al igual que todos los sistemas biológicos, las comunidades forestales se encuentran sometidas a procesos de cambio continuo a diferentes escalas espaciales y temporales. Diversos procesos o eventos pueden provocar cambios. Pequeñas perturbaciones, como p. ej. la caída de un árbol, transforman el medio ambiente local y por ende las condiciones de desarrollo vegetal. Asimismo eventos de gran perturbación como incendios, vientos muy fuertes y tormentas son frecuentes en varias regiones tropicales. Se conoce que grandes perturbaciones causadas por terremotos, erupciones volcánicas, deslizamientos de tierra y huracanes, han dado forma a muchas comunidades forestales (ter Steege, 2003).

La dinámica de los bosques tiene un profundo efecto sobre la diversidad de especies y la composición florística de bosques tropicales. No siempre se puede predecir con exactitud las características de tales cambios, principalmente porque el desarrollo de las comunidades vegetales depende de muchos factores, cuya interacción conjunta limita tal predicción. El cambio de comunidades es inevitablemente continuo y dependiente de las escalas temporales y espaciales tomadas como referencia (Condit *et al.*, 1992).

Para estudiar la dinámica de comunidades de bosques tropicales se contemplan tres modalidades: i) el monitoreo del bosque en base a PPM, ii) la cronosecuencia y iii) la dendrocronología. El monitoreo en base a PPM se refiere a estudios donde las mismas parcelas se censan sucesivamente durante varios años (Sheil, 1995). En sensu lato, el monitoreo ecológico se entiende como las mediciones de parámetros bióticos y abióticos de ecosistemas con el fin de entender su funcionamiento (Lugo & Brown, 1981). El monitoreo forestal, se define como la observación periódica de parámetros seleccionados para cuantificar cambios en el tiempo (Päivinen *et al.*, 1994). El enfoque metodológico a escoger depende de la escala y fines del estudio. El monitoreo puede llevarse a cabo en el terreno, mediante sensores remotos o haciendo una combinación de ambos. La longevidad de los árboles, su lento crecimiento y la lenta sucesión de eventos dinámicos transcurren durante décadas o siglos, lo que determina que las PPM no puedan suministrar información significativa en corto tiempo. Modalidades más expeditas para evaluar cambios forestales son la dendrocronología y la cronosecuencia; la primera es una disciplina basada en el análisis y datación de los anillos de crecimiento de árboles (Kaennel &

Schweingruber, 1995), que permite analizar largos períodos del ciclo de desarrollo y crecimiento arbóreo, lo cual le confiere una gran ventaja a este método, si se considera que los períodos de observación de cambios demográficos mediante el monitoreo en PPM son usualmente menores que el probable lapso de tiempo requerido para el desarrollo de la mayoría de las especies arbóreas tropicales. Sus desventajas principales las representan, el elevado costo y que los árboles estudiados usualmente deben ser talados. Otra modalidad usada a menudo es el reemplazo de la secuencia temporal por una secuencia espacial denominada cronosecuencia, que consiste en el estudio simultáneo de diferentes fases seriales de vegetación en distintos sitios con hábitats similares, y se usa frecuentemente para estudiar la sucesión secundaria boscosa que crece luego del cese del cultivo agrícola (Hernández, 1994). Su uso está limitado por la incertidumbre sobre las fechas de perturbaciones y por la variabilidad espacial en las trayectorias de sucesión (ter Steege, 2003). La historia de cada sitio puede ser diferente a pesar de la similitud ambiental, por ende la cronosecuencia no es confiable para entender bien el cambio sucesional (Pickett, 1989).

En este sentido, las PPM mantienen su importancia como herramienta para i) diferenciar entre tendencias y fluctuaciones ii) describir el impacto de causas externas, iii) extrapolar a otros sitios y más allá de los períodos de observación, iv) formular hipótesis sobre causas y mecanismos internos de reemplazo de especies durante la silvigenesis, v) predecir posibles escenarios de futuros cambios vegetales bajo diferentes combinaciones de factores ambientales y vi) comprobar modelos ecológicos no basados en premisas resultantes de sólidos estudios en el terreno (Bakker *et al.*, 1996). Las numerosas PPM establecidas durante las últimas décadas en diferentes bosques paleotropicales (Egeling, 1947; Sheil & Burslem, 2003; Burslem & Whitmore, 2003; Condit *et al.*, 2005) y neotropicales (Lugo & Brown, 1981; Lieberman *et al.*, 1985; Malhi *et al.*, 2002; Weaver, 2006; Condit *et al.*, 2005; Drew *et al.*, 2009), han jugando un papel muy importante como fuente de colección de datos y como medio para ampliar el nivel de comprensión actual sobre la ecología de especies y bosques tropicales. Asimismo han servido para probar algunas hipótesis sobre la coexistencia de las especies (Hubbell, 2001; Sheil & Burslem, 2003; Hubbell *et al.*, 2008).

En el Escudo de Guayana, se han establecido PPM en bosques de Suriname (Graaf *et al.* 1999; ter Steege, 2003), Guyana (Arets *et al.*, 2003), Guyana Francesa (Favrichon *et al.*, 1997) y en Venezuela (Veillon, 1985; Hernández & Castellanos, 2006).

REDUNEG

La REDUNEG fue establecida en el año 2000 mediante providencia del Ministerio del Poder Popular para el Ambiente con motivo de la construcción de la línea de transmisión eléctrica Las Claritas- Santa Elena de Uairén, que insta a EDELCA la ejecución de una investigación sobre biodiversidad regional. El objetivo de este proyecto (Proyecto PP) fue desarrollar una base de datos para registrar, analizar y modelar a largo plazo los cambios temporales de especies arbóreas y comunidades boscosas y su relación con suelo y clima a lo largo de un gradiente altitudinal entre la Sierra de Lema y la Gran Sabana (Hernández y Castellanos, 2006).

Con la información que se obtenga se busca responder interrogantes que usualmente se plantean al estudiar la dinámica boscosa tropical (Swaine *et al.*, 1987), tales como ¿Cuáles son los procesos de equilibrio importantes en la dinámica del bosque?, ¿Existirá un equilibrio entre mortalidad y reclutamiento arbóreos?, ¿Cuál es la contribución de las perturbaciones, a diferentes escalas, en el mantenimiento de la estructura, composición y riqueza de especies en los bosques?, ¿Cuán rápidas son la respuesta y la recuperación (o degradación) de las comunidades ante perturbaciones externas?, ¿Cuán importante es el proceso de silvigenésis para la regeneración del bosque?, ¿En qué medida la autoecología de las especies de árboles tropicales reflejan sus requerimientos de regeneración en claros?, ¿Se relacionan los rasgos de historia de vida de las especies con sus características demográficas?, ¿Existen factores que resisten el cambio en las comunidades o mecanismos de amortiguación ante las perturbaciones causadas por el cambio climático u otras actividades humanas? (Condit *et al.*, 1992; Nascimento *et al.*, 2005). Estas preguntas son difíciles de responder, por tratarse de comunidades complejas de bosque tropical con composición florística variable y con muchas especies arbóreas, varias de ellas difíciles de identificar y muchas especies con pocos individuos (Condit *et al.*, 1992; Vásquez & Phillips, 2000; Pitman *et al.*, 2008; Ayamard *et al.*, 2009). Tal situación conlleva a no concentrar el análisis a nivel de especie sino más bien a nivel de grupos o gremios de especies (Hartshorn, 1990). Esta estrategia facilita la identificación de senderos, causas y mecanismos de la dinámica forestal.

Los senderos se definen como los patrones temporales del cambio vegetal. Las causas se entienden como los agentes, circunstancias o acciones responsables de los patrones serales y los mecanismos como interacciones que contribuyen al cambio seral (Pickett *et al.*, 1987). Asimismo, por tratarse de un estudio de la dinámica a lo largo de un gradiente altitudinal, se incorpora un componente de variación espacial de climas y suelos que permitirá

evaluar el peso de estos factores abióticos en la dinámica.

En el 2006, la REDUNEG fue ampliada para acometer el objetivo adicional de estudiar la composición, estructura y dinámica de parches de bosques en un paisaje dominado por sabanas en el norte de la Gran Sabana (Hernández y Delgado, 2005). Este estudio (proyecto Fragmento) se realiza en el marco de una investigación interinstitucional y multidisciplinaria, donde participan investigadores de la Universidad Simón Bolívar, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), UNEG y CVG-Secretaría Ejecutiva de la Autoridad de Área Gran Sabana con cofinanciamiento de FONACYT. Su objetivo es analizar los factores de riesgo en la reducción de hábitats en el Parque Nacional Canaima (Bilbao *et al.*, 2005).

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio, ubicada al sudeste de Venezuela, es un transecto de 188 Km de longitud, paralelo a la carretera El Dorado - Santa Elena de Uairen, que atraviesa dos regiones, la Sierra de Lema (SL) y la Gran Sabana (GS) (Figura 1). SL es un sistema montañoso irregular con altitudes entre 150 y 1490 m. La GS es una altiplanicie con altitud descendiente en dirección norte-sur desde 1400 a 800-900 msnm, sobre la altiplanicie emergen mesetas (tepuyes) con elevaciones de hasta 2.800 m snm. Ambas regiones están conformadas por rocas sedimentarias del grupo Roraima de edad Precámbrica y algunas intrusiones de diabasa de edad Mesozoica (Schubert *et al.*, 1986; Huber & Febres, 2000; Urbani, este libro). En las dos regiones predominan suelos fuertemente meteorizados y ácidos, caracterizados por deficiencia en cationes básicos y acumulación de cationes ácidos (Dezzeo, 1994; Dezzeo *et al.*, 2004). En el nivel altitudinal de 150 a 500-600 m s.n.m de SL, predomina un clima cálido macrotropical húmedo con una cobertura bosques basimontanos macrotémicos (BB). De 500-600 a 1200/1400 m s.n.m. en SL, se presenta un clima muy húmedo submesotropical con bosques premontanos (BP). Sobre los 1400 m snm predomina un clima submesotropical perhúmedo con bosques montanos (BM) nublados en SL. En la GS prevalecen climas submesotropical perhúmedo en el Norte y húmedo submesotropical en el sur (Hernández 1994; Huber 1995). Por su clima húmedo en la región de la GS, se esperaría que la vegetación natural fuese bosque. Sin embargo, hoy día predomina un mosaico vegetal con una matriz de sabana y fragmentos dispersos de BM al norte y BP al sur. La ocurrencia de incendios en las sabanas es frecuente.

PROCEDIMIENTOS

REDUNEG contempla tres fases: caracterización básica, monitoreo y simulación. La primera fase

tiene como fin la caracterización biótica y abiótica de los ecosistemas boscosos. Hasta ahora, la caracterización de la estructura, composición, diversidad se ha completado en todas las PPM. Los suelos de 11 PPM fueron caracterizados, faltando aún la caracterización edáfica de 9 PPM. Con el establecimiento y realización del primer censo de las PPM, se inicia la fase de monitoreo, que consiste en la repetición de los censos. Inicialmente fueron previstos censos anuales, pero por limitaciones

presupuestarias su frecuencia ha sido irregular. Los primeros censos se realizaron entre 1999 y 2000, generalmente durante el período de menor precipitación, siguieron otros entre 2003 y 2011. En la fase de simulación, la información resultante se usará como insumo para la validación y parametrización de los modelos de simulación FACET y MO-SAIC (Acevedo *et al.*, 1996) y modelos poblacionales de especies. Ellos servirán para simular cambios de gremios arbóreos y comunidades de bosques.

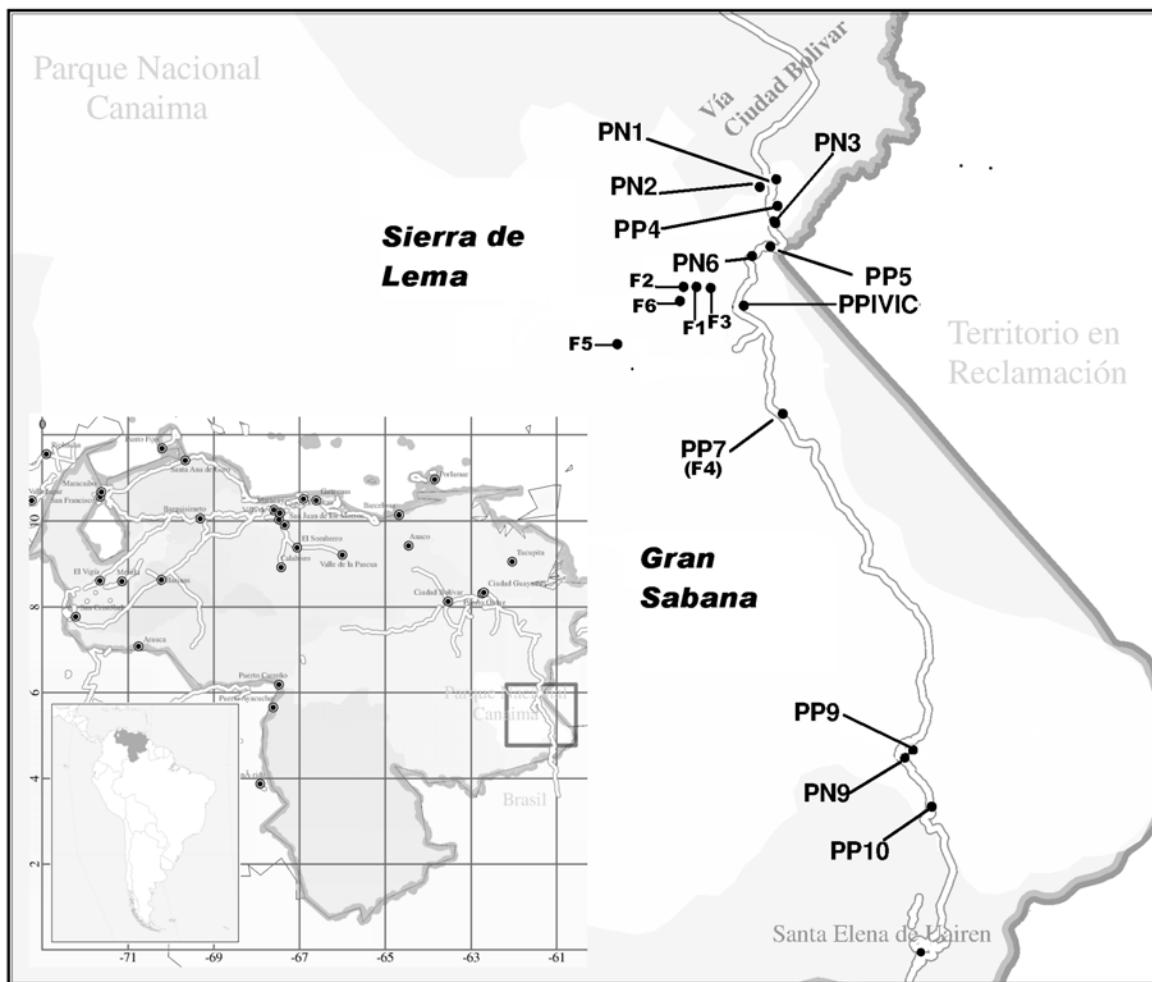


Figura 1. Ubicación de los fragmentos y las parcelas permanentes en el

REDUNEG comprende los proyectos PP y Fragmento. La estrategia de muestreo del primero es una transecta que cruza tres niveles altitudinales y dos regiones. Por su accesibilidad y la variación climática y vegetal en cortas distancias, esta transecta brinda la oportunidad de estudiar a largo plazo comunidades boscosas en diferentes climas. El segundo proyecto sobre la dinámica de fragmentos boscosos, localiza sus unidades de muestreo en fragmentos con diferentes superficies bajo clima

perhúmedo submesotérmico. Los criterios de selección de sitios en ambos enfoques fueron el nivel altitudinal, la fácil accesibilidad, los suelos bien drenados y no inundables, los bosques aparentemente maduros con poca o ninguna perturbación antrópica, el bajo riesgo de intervención humana, la homogeneidad fisiográfica y la continuidad fisionómico-estructural del bosque. En el proyecto Fragmento se agregó la distinción entre zona borde (0-

100 m) y zona núcleo (>100 m del borde) de cada fragmento.

La REDUNEG totaliza 20 sitios forestales y un área de muestreo de 6,3 ha (Tabla 1 y Figura 1). Las PPM del proyecto PP fueron establecidas en 11 sitios a lo largo de la transecta de estudio, sus superficies varían de 0,1 a 1,0 ha. En cada nivel altitudinal del transecto se seleccionaron dos sitios con

un área conjunta de muestreo de 0,5 o más ha. Algunas parcelas desforestadas durante el replanteo del tendido eléctrico, se reemplazaron el 2003 por parcelas en lugares cercanos. Adicionalmente, entre el 2004 y 2005, se establecieron nuevas parcelas para ampliar la muestra. En el 2006 se sumaron 9 PPM de 0,3 ha del proyecto Fragmento (Tabla 1).

Tabla 1. Localidades y parcelas permanentes de muestreo

1a: Transecta altitudinal, proyecto PP

Localidad	Parcela	Tipo bosque ¹	Altitud m snm	Precipitación (mm)	Lapso monitoreo	Área (ha)
Bosque extenso en La Escalera, Sierra de Lema						
Piedra La Virgen este	PN1	BBM	220	2.974	2.003 - 2.011	0,2
Piedra La Virgen oeste	PN2	BBM	225	2.974	2.003 - 2.011	1,0
Torre 44	PN3	BPB	780	3.000	2.003 - 2.011	0,4
Torre 40	PP4	BPB	760	3.000	2.000 - 2.011	0,1
Torre 66	PP5	BPA	1.320	3.954	2.000 - 2.011	0,1
Torre 75	PN6	BPA	1.400	3.954	2.003 - 2.011	0,4
Fragmentos de bosque en la Gran Sabana						
Luepa	PIVIC	BPA-F	1.375	2.215	1.999 - 2.011	0,5
Kamoirán	PP7	BPA-F	1.307	2.053	2.000 - 2.011	0,3
Yuruani Km	PN9	BPB-F	995	1.880	2.003 - 2.008	0,3
Yuruani Km	PP9	BPB-F	990	1.880	2.000 - 2.008	0,1
Mapaurí	PP10	BPB-F	1.000	1.858	2.000 - 2.011	0,2

1b: Fragmentos de bosque en el Norte de Gran Sabana, PPM-Fragmentos del proyecto Riesgo

Localidad	Parcela	Tipo bosque ¹	Altitud m snm	Precipitación (mm)	Lapso monitoreo	Área (ha)
Fragmento F1	F1-borde ²	BPA	1.420	2.215	2.007 - 2.009	0,3
Fragmento F1	F1-núcleo ³	BPA	1.420	2.215	2.007 - 2.009	0,3
Fragmento F2	F2-borde ²	BPA	1.410	2.215	2.007 - 2.009	0,3
Fragmento F2	F2-núcleo ³	BPA	1.410	2.215	2.007 - 2.009	0,3
Fragmento F5	F5-borde ²	BPA	1.380	2.053	2.003 - 2.009	0,3
Fragmento F5	F5-núcleo ³	BPA	1.380	2.053	2.003 - 2.009	0,3
Fragmento F3	F3-borde ²	BPA	1.447	2.215	2.006 - 2.009	0,3
Fragmento F3	F3-núcleo ³	BPA	1.447	2.215	2.006 - 2.009	0,3
Fragmento F4	F4-borde ²	BPA	1.307	2.215	2.007 - 2.011	0,3
Fragmento F6	F6-borde ²	BPA	1.420	2.215	2.007 - 2.009	0,3

¹BBM= Bosque basimontano en SL, BPB= Bosque premontano bajo en SL, BPA= Bosque premontano alto en SL, BPA-F= Fragmentos de Bosque premontano alto en GS, BPB-F= Fragmentos de Bosque premontano bajo en GS

²zona borde del fragmento (0-100 m del borde del bosque), ³Núcleo=Núcleo del fragmento (> 100 m del límite de bosque más cercano)

Se espera que el período de monitoreo en REDUNEG llegue a ser lo suficientemente largo (*>décadas?*), como para cubrir la ocurrencia de ciclos lluviosos y secos, así como de posibles eventos catastróficos (incendios, vientos huracanados) y sus efectos sobre los bosques monitoreados. En ecosistemas templados se asume un período mínimo de 10 años como criterio para que un proyecto pueda ser calificado como un estudio a largo plazo (Bakker *et al.*, 1996). En bosques tropicales frecuentemente se considera a una parcela como permanente cuando cumple un período de 5 años (Del Valle-Arango, 1995) y al menos 3 censos (Gadow *et al.*, 2001).

En cada censo, se aplicó el protocolo de Hernández y Ayala (2003). En todas las parcelas se midieron

los fustes (árboles y lianas) vivos y muertos en pie mayores que 10 cm de DAP (diámetro a la altura del pecho, medido a 1,3 m del suelo); mientras que los individuos entre 5 y 10 cm de DAP fueron medidos solamente en una parcela de cada nivel altitudinal. Las principales variables registradas son DAP, altura total, altura de fuste, posición sociológica y vigorosidad. Asimismo, se registran los fustes que ingresan y los que egresan (muertos o desparecidos). En la medida de lo posible, cada fuste fue diferenciado a nivel de morfoespecie, bien sea en el campo o mediante la colección de muestras botánicas para su posterior identificación taxonómica. La identificación ha sido difícil porque la mayoría de muestras colectadas fueron estériles, hasta ahora ca. 5.000 muestras botánicas han sido colectadas y

depositadas en el Herbario Nacional de Venezuela (VEN).

En la gran mayoría de los estudios forestales realizados en la región, las especies arbóreas son identificadas a partir de nombres vulgares sin colecciones botánicas de referencia que permitan obtener la identificación precisa de la especie. En otros estudios, se hacen colecciones botánicas y/o son identificadas en el terreno por un taxónomo experto, pero generalmente no se identifican todos los árboles medidos, creando dudas sobre la identidad taxonómica de árboles sin muestras botánicas. En este trabajo, por las múltiples visitas a las PPM, la experiencia del personal y la colección botánica permanente, ha sido posible identificar casi todos los fustes a nivel de especie, género o familia. Se han colectado muestras botánicas de todos los fustes no identificados en el terreno, algunos aún no se identifican, por tratarse de especies nuevas para la ciencia o no registradas para la flora de Venezuela.

Proyectos de investigación asociados

Varias interrogantes planteadas en los objetivos no se abordan en los proyectos PP y Fragmento. Para tratar de responderlas se realizan diversos estudios, varios de carácter pionero a nivel nacional y que se han enfocado hacia bosques montanos nublados, por ser los menos conocidos. Ellos son presentados a continuación.

En base al inventario taxonómico de Sanoja (2009) con la colaboración de Rodríguez (2007) se completó el listado de especies arbóreas de los bosques montanos en SL. De manera complementaria Yuribia Vivas de la Fundación Instituto Botánico de Venezuela adelanta el inventario de especies herbáceas y arbustivas de SL.

Durán (2005) y Durán *et al.* (2011) reconocieron las características estructurales y la variación espacial de los claros del dosel en una parcela de 50 ha de bosque nublado en SL, con el fin de determinar el rango de las superficies de los claros, el modo de caída de los árboles que originan los claros, la relación entre claros y condiciones topográficas y la proporción de claros en la parcela de estudio en el momento del inventario. Hoy en la misma parcela, Durán (2006) está estudiando la vegetación presente en los claros, con el fin de evaluar la relación entre composición, diversidad y microhábitats; agrupar las especies según su distribución en ambientes con diferentes grados de iluminación (claros, bordes de claro y dosel cerrado) y analizar la abundancia de la regeneración arbórea en diferentes microhábitats.

Mediante el monitoreo en PPM durante 5 años en una área de 10 ha de bosque nublado en SL, Ayala (2005) estudia actualmente la dinámica de plántulas y brizales arbóreos, con el fin de determinar patrones de regeneración de especies y gremios arbóreos en términos de crecimiento, mortalidad y reclu-

tamiento bajo distintas fases (claro, reconstrucción y dosel cerrado).

Actualmente, Ortiz (2007) continua estudiando las edades y las tendencias y características del crecimiento diamétrico mensual y anual a largo plazo de 11 especies arbóreas de bosque nublado en SL. Con una muestra de 203 árboles y aplicando técnicas dendrocronológicas, analizará largos períodos históricos de crecimiento arbóreo y su relación con la precipitación, la disponibilidad de agua en el suelo y con eventos extraordinarios fechados. Asociado a este estudio se determinó la densidad de madera de algunas especies arbóreas de bosque nublado, SL (Méndez, 2006; Mujica, 2007).

Para entender mejor la dispersión de semillas, Aguirre (2006) y González (2006) analizan la estructura espacial de la densidad de diásporas en sombra de semillas en 2 ha de bosque nublado en SL.

La información de los estudios anteriores contribuirá a entender mejor los rasgos funcionales de algunas especies. Queda aún pendiente la clasificación funcional de esas especies. Martínez (2006) inició un estudio para agrupar especies arbóreas de un bosque nublado en SL, con estrategias similares de desarrollo y respuestas ante factores bióticos y ambientales.

Logros y limitaciones

La REDUNEG ha servido de plataforma conceptual y logística para 15 proyectos de investigación ecológica, los cuales han recibido el aval de las comunidades indígenas locales.

Los proyectos interrelacionados, las visitas conjuntas de campo, la realización de 2 talleres y las publicaciones conjuntas han facilitado la comunicación y la colaboración de un grupo de 10 investigadores de diferentes disciplinas e instituciones (UNEG, IVIC, Fundación Instituto Botánico de Venezuela, Universidad de Freiburg (Alemania), Universidad de Alicante (España) e Instituto Nacional de Pesquisas Amazonicas (Brasil).

Entre los principales logros obtenidos se pueden mencionar una base de datos de 9.083 fustes leñosos de 20 comunidades boscosas censadas sucesivamente en períodos de 3 a 11 años, 10 artículos publicados o en vías de publicación en revistas científicas arbitradas, 8 informes técnicos, 5 tesis de pregrado, 2 tesis de magister, 1 trabajo de ascenso, 3 pasantías, 22 presentaciones en congresos o similares, 10 especies arbóreas nuevas para la ciencia, 1 lista de 385 especies leñosas, un listado de 220 nombres Pemón-Arekuna, y 3 protocolos de medición. Actualmente se adelantan 3 tesis de magister y 4 tesis de doctorado.

Asimismo, se hicieron 5 presentaciones en comunidades indígenas y se capacitaron 9 asistentes de investigación y 3 trabajadores locales en técnicas de levantamiento de bosques, monitoreo ecológico

forestal, muestreo de suelos, escalada de árboles y dendrología. Además se ha establecido un sendero de interpretación de un bosque nublado en SL, que servirá para actividades de educación ambiental para escolares, visitantes y turistas, ya se realizó una visita guiada a 22 escolares indígenas, que constituye la primera experiencia de validación del sendero.

Mediante actividades de educación ambiental (charlas en escuelas, comunidades y visitas guiadas en senderos) y el entrenamiento a pobladores locales en técnicas de monitoreo se ha iniciado el camino para incorporar a la población local. La estrategia de interpretación ambiental como una herramienta de educación ambiental para dar a conocer el bosque, permitirá a la población local identificar las potencialidades ecoturísticas de estos ecosistemas, divulgar la importancia del estudio e inducir la concientización y motivación del público sobre la importancia del estudio, monitoreo, uso sustentable y protección de los bosques y su diversidad.

En REDUNEG se presentan varias limitaciones. El trabajo de campo demanda esfuerzo físico y se efectúa en lugares de accesibilidad difícil, fuera de horarios y calendarios usuales. Restricciones financieras, logísticas y demoras de permisos han afectado el desarrollo óptimo del estudio. Ello ha conducido a la irregularidad temporal de censos, lo que ha generado períodos con vacíos de información durante los años sin censo. Asimismo, la base de datos puede ser afectada por mediciones defectuosas de árboles deformados y por el sesgo de localizar parcelas en pequeñas áreas de bosques no representativos (Phillips *et al.*, 2004),, por lo que se requieren revisiones futuras y mediciones adicionales. Los datos del presente estudio indican que al presente no se podrá capturar suficiente información sobre especies raras, incluso la información sobre demografía y dinámica de algunas especies abundantes será insuficiente. A excepción de estudios breves (Kingsbury, 2001; Delgado *et al.*, 2007), no hay un monitoreo cartográfico constante ni a través del tiempo de la cobertura forestal regional, indispensable para la extrapolación espacial de resultados y al presente no se cuenta con monitoreo de fauna.

Resultados preliminares

El estudio ha incrementado el conocimiento taxonómico, registrando por ejemplo que el 13% de las especies arbóreas en los bosques nublados son endémicas de SL y la familia dominante es Lauraceae (Sanoja, 2009). Asimismo ha mejorado la comprensión de patrones estructurales de comunidades boscosas, distribución de algunas especies y sus factores asociados. Al respecto, Hernández *et al.* (inédito) encontraron que: i) con el incremento de la altitud aumenta el área basal en hemiepífitas y disminuye en las lianas, ii) los niveles bajos en ri-

queza de especies se asocian con la dominancia de pocas especies, iii) la composición arbórea cambia a lo largo de la transecta de estudio, iv) la densidad de madera decrece significativamente a mayor altitud, sugiriendo un cambio en la composición funcional y v) el mantillo orgánico sobre el suelo es más profundo en bosques montanos que en bosques de tierra baja. Se observan diferentes respuestas ecológicas de los rodales ante cambios físicos-ambientales. La variación de la composición de especies en el gradiente es controlada por la altitud, el régimen de precipitaciones y las condiciones edáficas; pero se desconoce el efecto de otros factores como régimen de perturbaciones, interacciones biológicas e historia de dispersión.

Durante los primeros 5 años de monitoreo en el gradiente altitudinal de SL, se estimó un intervalo de crecimiento diamétrico anual de árboles entre 0,39 y 0,21cm. Sin embargo, ese crecimiento presentó diferencias estadísticamente significativas solamente entre las clases de iluminación de copa y las clases diamétricas. Las mayores tasas de crecimiento correspondieron a árboles emergentes, generalmente pertenecientes a las clases diamétricas superiores (como es el caso de árboles de *Mora gonggrijpii* en bosques de tierra baja y *Sextonia rubra* en bosques nublados), indicando la utilidad de la iluminación de copas para explicar la diferencia de crecimiento (Hernández y Castellanos, 2006).

En base a un análisis dendrocronológico de especies de *Tachigali* y *Terminalia* en bosques de SL, Ortiz *et al.* (2006) encontraron que, a pesar de algunas limitaciones, el método es aplicable en estos bosques con poca estacionalidad, cuando los anillos presentan un nivel aceptable de nitidez.

En el análisis de patrones espaciales de fragmentos de bosque al norte de la GS, se encontró que: i) el paisaje dominado por sabanas contiene una vegetación boscosa hiperfragmentada, donde predominan pequeños parches boscosos con zonas núcleo reducidas o ausentes, conectadas parcialmente por estrechos bosques de galería mayormente degradados y ii) los parches disminuyen en número y superficie al alejarse del bosque continuo. Asimismo, se registró que la abundancia, el diámetro y el área basal de comunidades arbóreas mostraron diferencias significativas entre los hábitats de fragmento. En comparación con el bosque continuo, los parches presentaron una menor estructura de tamaño arbóreo asociado a un empobrecimiento del estrato de árboles grandes (>75 cm DAP), lo cual ocurre principalmente en fragmentos pequeños y zonas de borde. Los parches de bosque mostraron una composición diferente y una menor riqueza arbórea que el bosque continuo. La fragmentación de hábitat promueve la compactación de la estructura vertical del bosque, la reducción de biomasa y un cambio de la composición florística. Indicando un proceso de degradación de las comunidades arbóreas.

reas en los parches estudiados (Hernández *et al.* inédito).

En 50 ha de un bosque nublado en SL, Durán *et al.* (2011) hallaron que: i) los claros se originaron principalmente por árboles desraizados y ii) la caída múltiple de árboles es un evento frecuente. Claros con áreas entre 50 y 350 m² son frecuentes y pertenecen a los claros naturales con mayor superficie registrados para bosques tropicales.

Beneficios esperados y perspectivas

Por su valor en términos de la alta diversidad gamma y los elevados niveles de endemismo, es fundamental el mantenimiento a largo plazo de los bosques de la Guayana Venezolana. Para poder garantizar su conservación y uso sustentable es necesario inventariar, monitorear y evaluar sus recursos biológicos. Un mayor entendimiento de los mecanismos del funcionamiento y la sucesión vegetal de los ecosistemas es un insumo básico para garantizar su supervivencia a largo plazo. Tales funciones del ecosistema forestal pueden ser identificadas a plenitud mediante el monitoreo en bosques no perturbados (Comiskey *et al.*, 1994; Comiskey & Dallmeier, 1998). El mismo es un medio para comprender mejor los diferentes fenómenos (poco conocidos) relacionados con la respuesta de los bosques ante procesos y eventos extraordinarios. El monitoreo permite distinguir entre tendencias, fluctuaciones y cambios; y puede ser usado para identificar y evaluar desarrollos forestales indeseables causados por influencias externas fuera del control de las autoridades de manejo (p.ej. cambio global) y para distinguir cambios antrópicos de procesos naturales. El monitoreo ha demostrado que han ocurrido cambios importantes en la composición, estructura y dinámica en bosques tropicales durante los últimos años, mucho de los cuales se atribuyen al cambio climático (Phillips *et al.*, 2008, Laurance *et al.*, 2009). Los cambios en la composición y abundancia de especies, indicadores de tales procesos de cambio, se iniciaron siempre a pequeña escala, ya sea como un cambio en la estructura vegetal o en características poblacionales de especies vulnerables. Estos cambios podrían detectarse mediante el monitoreo combinado de la dinámica de comunidades y las poblaciones de algunas especies claves. Para poder predecir la estabilidad futura de la composición de especies de bosques tropicales en áreas protegidas y su respuesta al cambio global (Lewis, 2006), es requisito disponer de información sobre cambios temporales de biomasa, estructura y composición de las comunidades forestales. Sheil (1995) considera que el establecimiento y el mantenimiento de un número suficiente de PPM, determinará parte de los avances futuros del entendimiento de los bosques tropicales.

Los resultados esperados no serán solamente de utilidad académica, sino que además serán útiles en

otros ámbitos. REDUNEG puede constituir un componente fundamental en la gestión más eficaz de áreas naturales protegidas del Parque Nacional Canaima; ella puede ser la base para medir si el manejo aplicado coincide con algunas de las metas de conservación de bosques. Esto otorgaría mayor flexibilidad en las prácticas de manejo y mejoraría la evaluación del estado de la biodiversidad y los efectos del manejo. El monitoreo puede usarse en la biología de la conservación para predecir la estabilidad de la composición de especies en zonas protegidas, que posean diferentes superficies y estén sometidas a diferentes niveles de perturbación (Primack, 1992). El monitoreo representa una herramienta útil para evaluar impactos adversos en la biodiversidad por pérdida y simplificación del hábitat e identificar medidas para su mitigación. Por ejemplo, la información demográfica de especies obtenida por el monitoreo es insumo útil para actividades de reforestación y plantaciones. La caracterización de condiciones y tasas de crecimiento de especies arbóreas y su lapso de tiempo para alcanzar tamaños reproductivos, suministra datos esenciales para seleccionar especies candidatas para reforestación de corredores forestales y recuperación de áreas degradadas. Se espera que REDUNEG pueda servir de base para el desarrollo de una base científica de la gestión estratégica para la conservación y el uso sostenible de los bosques poco perturbados de la Guayana Venezolana. Los resultados serán útiles también para entender, examinar y predecir de manera más acertada algunas de las consecuencias ecológicas y sociales que generará el cambio global. Suministrando información al estado y a la sociedad requerida para instrumentar políticas y actividades de gestión ambiental que permitan mitigar los efectos negativos derivados. Entre otras cosas se podría desarrollar un sistema de alerta temprana del funcionamiento y dinámica de bosques, o podría servir como referencia para planes tentativos de adaptación de bosques extensos y fragmentados a procesos de cambio climático y fragmentación, y para identificar niveles sustentables de uso de recursos en bosques aprovechados e incendiados. Otro beneficio será el uso de la información generada y los sitios de estudio, como instrumentos para actividades de educación ambiental y ecoturismo, contribuyendo así al entendimiento y reconocimiento público del valor de los recursos y servicios ambientales suministrados por los bosques y la necesidad de su protección como aporte imprescindible al bienestar humano. Para lograr la instrumentación exitosa de lo anterior, se requeriría una cooperación con científicos sociales que acompañen este monitoreo, instrumentando programas de prevención y mitigación. Ambos enfoques deberían integrarse a un concepto y estrategia de uso sostenible y conservación de la diversidad biológica regional. En virtud de la ausencia de estudios ecológicos a largo plazo en bosques del

Escudo de Guayana a lo largo de gradientes altitudinales, los 11 años de REDUNEG incrementaron su importancia científica a nivel global. Con el correr del tiempo y un incremento de recursos, el estudio podría suministrar información cada vez más precisa y confiable sobre la dinámica forestal, que permitiría alimentar y calibrar modelos de simulación con mayor capacidad predictiva. En el futuro se espera que la red sea una plataforma múltiple que incorpore monitoreo cartográfico y de otros grupos de organismos vegetales y animales y otros biomas (bosques altotepuyanos y arbustales). El crecimiento y fortalecimiento de REDUNEG ha rebasado los alcances y mecanismos originalmente previstos. Sus características particulares de multidisciplinariedad e investigación ecológica a largo plazo sobrepasa los formatos tradicionales para la planificación y administración de proyectos. Por tal motivo, en conjunto con el Proyecto Corredor del Orinoco (Rosales *et al.*, 2004), se busca crear una organización institucional más idónea para cumplir las metas a largo plazo en programas permanentes de monitoreo ecológico de ecosistemas y paisajes de la Guayana Venezolana.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Angela Torres, Haiddye Durán, Jesús Salazar, Moisés Salazar, Anselmo Ortega y Orlando Martínez por su participación en los trabajos de campo, a EDELCA el apoyo financiero y logístico, a FONACYT el apoyo financiero, a INPARQUES el apoyo logístico, a Juan López la elaboración del mapa y a Gerardo Aymard y Nidia Cuello por los comentarios al manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo, M., D. Urban & H. Shugart. 1996. Models of forest dynamics based on roles of tree species. Ecological Modeling 87/1:267-284.
- Aguirre, L. 2006. "Relación entre el banco de semillas grandes y la estructura de un bosque nublado de La Escalera, Sierra de Lema, Venezuela." Anteproyecto de tesis de Magíster en Ciencias Ambientales, UNEG. Puerto Ordaz. estado Bolívar. Inédito.
- Arrets E., P. van der Hout & R. Zagt. 2003. Responses of tree populations and forest composition to selective logging in Guyana. Pp. 95-114, In: Long-term changes in tropical tree diversity studies from the Guiana Shield, Africa, Borneo and Melanesia. H. ter Steege (Ed.): Tropenbos series 22.
- Aymard, G., R. Schargel, P. Berry y B. Stergios. 2009. Estudio de los suelos y la vegetación (estructura, composición florística y diversidad) en bosques macrotérmicos no-inundables, estado Amazonas Venezuela (aprox. 01° 30' -- 05° 55' N; 66° 00' -- 67° 50' O). Biollania (Edic. Esp.) 9: 6-251.
- Ayala, J. 2005. "Dinámica de la regeneración natural arbórea en la selva nublada de Sierra de Lema". Proyecto de Tesis de doctorado en Ciencias Ambientales UNEG. Estado Bolívar. Inédito.
- Bakker J., H. Olaff, J. H. Willems M. & Zobel. 1996. Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? J. Veg. Sci. 7: 147-156.
- Bevilacqua M.P., L. Cárdenas, A. Flores, L. Hernández, E. Lares, A. Mansutti, M. Miranda, J. Ochoa., M. Rodríguez & E. Selig. 2002. The State of Venezuela's Forests: A Case Study of the Guayana Region. Global Forest Watch. Word Resource Inst.. Washington.
- Bilbao B., H. Vesuri, L. Bravo, J. Rosales, L. Hernández & L. Delgado. 2005. Factores de riesgo en la reducción de hábitats en el Parque Nacional Canaima: vulnerabilidad y herramientas para el desarrollo sostenible. Proyecto USB, IVIC, SEAGS, UNEG, FONACYT. Caracas, Inédito.
- Burslem, D. & T. Whitmore. 2003. Life history and response to disturbance in a lowland tropical rain forest on Kolombangara, Solomon Islands. Pp. 61-77, In: Long-term changes in tropical tree diversity studies from the Guiana Shield, Africa, Borneo and Melanesia. H. Ter Steege (Ed.). Tropenbos series 22.
- Burslem D. & R. Swaine. 2002. Forest dynamics and regeneration. Pp. 577-583, In: Foundations of tropical forest biology. R. L. Chazdon & T. Whitmore (Eds.). The University of Chicago Press. Chicago.
- Chazdon R. L. & J. Denslow. 2002. Floristic composition and species richness. Pp. 513-522, In: Foundations of tropical forest biology. R. L. Chazdon & T. Whitmore (Eds.), The University of Chicago Press. Chicago.
- Condit R., P. Ahston, H. Balslev, N. Brokaw, S. Bunyavejchewin, G. Chuyong, L. CO, et al. 2005. Tropical tree diversity: results from a network of large plots. Biologiske Skrifter 55: 565-582.
- _____. S. Hubbell & R. Foster. 1992. Short-term dynamics of a Neotropical forest. BioScience 42: 822-828.
- Comiskey J. & F. Dallmeier. 1998. Forest biodiversity research and monitoring in the New World. Pp. 749-755, In: Forest biodiversity in North, Central and South America, and the Caribbean. Research and Monitoring, F. Dallmeier & J. Comiskey (Eds.).MAB Series 21. UNESCO.
- _____, G. Aymard & F. Dallmaier. 1994. Structure and Composition of Lowland Mixed Forest in the Kwakkani Region of Guyana. Biollania 10: 13-35.
- Delgado, M.D, B. Bilbao & S. Higgins.2007. The sustainability of shifting agriculture in the forests of the Gran Sabana, Venezuela: a remote sensing approach. Symposium 09: Tropical Rainforests and Agroforests under Global Change. 37th Annual Conference of the Ecological Society of Germany. Switzerland.
- Del Valle-Arango, J. 1995. Evaluación del crecimiento diamétrico de árboles de humedales forestales del Pacífico Colombiano. Interciencia 20: 273-282.
- Dezzeo N., N. Chacón, E. Sanoja & G. Picón. 2004. Changes in soil properties and vegetation characteristics along a forest-savanna gradient in southern Venezuela. For. Ecol. Manage. 200:183-193
- _____. (Ed.). 1994 Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana) I. Scientia Guaianae 4
- Drew A., et al. 2009. Sixty-two years of change in subtropical wet forest structure and composition at El Verde, Puerto Rico. Interciencia 34 (1): 34-40.
- Durán C., A. Reif, & L. Hernández. 2011. Understanding small-scale disturbances in the Guayana's Montane Forests: Gap characterization in Sierra de Lema, Venezuela. Interciencia 36(4): 272-280.
- _____. 2006. "Tree regeneration in a gap forest phase, in the cloud forest of Sierra Lema, Venezuela". Ph.D. proposal. Albert-Ludwigs Universität Freiburg. Freiburg Alemania.
- _____. 2005. "Distribution and structure of gaps in the cloud forest of Sierra Lema; Venezuela". Master thesis. Albert-Ludwigs Universität Freiburg. Freiburg Alemania..

- Eggeling, W. 1947. Observations on the ecology of the Budongo rain forest, Uganda. *J. Ecol.* 34, 20-87.
- Favrichon V., T. Damio, B. Doumbia, B. Dupuy, N. Higuchi, K. Kadir, H. Maitre, N. Nguyen-The, Y. Petrucci & P. Sist. 1997. Re`action de peuplements forestiers tropicaux a des interventions sylvicoles. *Bois et Forets des Tropiques* 254 : 5-23.
- Figueredo, J., E. Sanoja y L. Delgado. 2010. Árboles utilizados como productos forestales no maderables en la cuenca alta del río Botanamo, Estado Bolívar, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 33(1) : 119-136.
- Gadow von K., P. Real, y J. Álvarez-González. (Eds.). 2001. Modelización del Crecimiento y la Evolución de Bosques. Vienna, IUFRO World Series Vol. 12.
- Gómez C. 2006 .“Densidad de Plántulas y su relación con la estructura y composición florística de un bosque nublado de La Escalera, Sierra de Lema ” Anteproyecto tesis de Magíster en Ciencias Ambientales, UNEG. Puerto Ordaz. Estado Bolívar.
- Graaf, N. R., R. L. H. Poels & R. S. A. R. van Rompaey. 1999. Effect of silvicultural treatment on growth and mortality of rainforest in Surinam over long periods. *For. Ecol. Manage.* 124:123-135
- Hartshorn, G. S. (1990). An overview of Neotropical Forest Dynamics. Pp. 585-599. In : Four Neotropical Forests. A. Gentry (Ed.). Yale University. .
- Hammond, D. S. 2005. Tropical rain forests of Guiana shield: ancient forests in a modern world. CABI publishing Wallingford. UK.
- Hernández L. y H. Castellanos. 2006. Crecimiento diamétrico arbóreo en bosques de Sierra de Lema. Guayana Venezolana: primeras evaluaciones. *Interciencia* 31(11): 779-786.
- _____, y L. Delgado. 2005. Fragmentación, riqueza, estructura y dinámica en bosques de la Gran Sabana. Subproyecto realizado en el marco del proyecto Factores de riesgo en la reducción de hábitats en el Parque Nacional Canaima: vulnerabilidad y herramientas para el desarrollo sostenible. USB, IVIC, SEAGS, UNEG, FONACYT. Puerto Ordaz. Inédito.
- _____, y J. Ayala. 2003. Guía de procedimientos de campo de la red de parcelas permanentes de la UNEG. UNEG. Puerto Ordaz, Informe inédito.
- _____, C. Durán y L. Delgado. 2002. Dinámica y crecimiento de bosques en un gradiente climático del sur de la Reserva Forestal Imataca a la Gran Sabana: una red de parcelas permanentes. Proyecto CVG-EDELCA, UNEG . Inédito
- _____. 1994. Clima. En Dezzeo N (Ed.) Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana) I. Scientia Guaianae N° 4. pp. 25-33.
- _____, P. Williams, R. Azuaje, Y. Rivas & G. Picón (1994): “Nombres indígenas y usos de algunas plantas de bosques de la Gran Sabana; Una introducción a la etnobotánica regional”. *Acta Botanica Venezolica* 17 (1,2,3 y 4): 69-127
- Herrera R. y M. Chen. 2000. Proyecto Amazonas del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas en San Carlos de Río Negro. *Scientia Guaianae* 11. 71-100.
- Hubbell, S. P., F. He, R. Condit, L. Borda-de Agua, J. Kellner & H. ter Steege. 2008. How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct?. *PNAS* 105: 11498-11504.
- _____. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Monographs in Population Biology 32. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Huber, O. & M. N. Foster. (Eds.). 2003. Conservation Priorities for the Guayana Shield: 2002 Consensus. Conservation International Center for Applied Biodiversity Science. Washington, DC. USA.
- Huber O. G. Febres. (Eds). 2000. Guía Ecológica de la Gran Sabana. Troncal 10: Piedra de la Virgen-Santa Elena de Uairén. The Nature Conservancy. Caracas, Venezuela.
- _____. 1995. Vegetation. Pp. 97- 160, In: Flora of the Venezuelan Guayana, P. Berry, B. Holst y K. Yatskievych (Eds.). Vol. I: Introduction.. Botanical Garden. Missouri. USA.
- Kingsbury N. 2001. Impacts of land use and cultural change in a fragile environment: Indigenous acculturation and deforestation in Kavanayén, Gran Sabana, *Interciencia* 26: 327-362
- Kaenel, M. & F. Schweingruber. 1995. Multilingual glossary of Dendrochronology. Terms and definitions in English, French, Spanish, Italian, Portuguese and Russian. Edited by Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, WSL/FNP. Birmensdorf.
- Laurance S. G. W., W. F. Laurance, H. E. M. Nascimento, A. Andrade, P. M. Fearnside, E. R. G. Rebello & R. Condit. 2009. Long-term variation in Amazon forest dynamics *J. Veg. Sci.* 20: 323-333.
- Lewis S. 2006. Tropical forests and the changing earth system. *Philosophical Transactions Royal Society. Volume* 361: 195-210.
- Lieberman D., M. Lieberman, G. S. Hartshorn & R. Peralta. 1985. Growth rates and age-size relationships of a tropical wet forest trees in Costa Rica. *J. Trop. Ecol.* 1: 97-109
- Lugo A. & S. Brown. 1981. Ecological Monitoring in the Luquillo Forest Reserve. *Ambio* 10: 102-107
- Malhi Y. et al. 2002. An international network to monitor the structure, composition and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR). *J. Veg. Sci.* 13: 439-450.
- Martínez, O. 2006. "Estudio de grupos funcionales arbóreos a lo largo de un gradiente climático de bosques en Sierra de Lema". Anteproyecto tesis de Magíster en Ciencias Ambientales UNEG. Puerto Ordáz, Estado Bolívar. Inédito
- Méndez, S. 2006. Caracterización anatómica de la madera, con fines de análisis dendrocronológico de 8 especies provenientes de un bosque húmedo premontano alto ubicado en la parte alta de La Escalera, Sierra de Lema, Estado Bolívar. UNEG. Pasantía en Ingeniería de Industrias forestales. Upata
- Mujica, N. 2007. Determinación de la densidad de madera de especies arbóreas un bosque nublado de La escalera (Sierra de Lema). Trabajo de grado. UNEG. Upata.
- Nascimento, H. E. M., W. F. Laurance, R. Condit, S. G. Laurance, S. D'Angelo & A. C. Andrade. 2005. Demographic and life-history correlates for Amazonian trees. *J. Veg. Sci.* 16, 625-629
- Ortíz J. 2007. Estudio de crecimiento a largo plazo y edades de árboles en un bosque nublado al sudeste de Venezuela. Proyecto de Investigación Doctoral. UNEG. Puerto Ordáz, Estado Bolívar.
- Ortíz, J. Hernández & M. Worbes. 2006. Crecimiento radial de Tachigali y Terminalia en bosques de tierra baja al sudeste de Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 29 (2) 211-234.
- Päivinen R., H. Lund., S. Poso, & T. Zawila-Niedzwiecki. (Eds.). 1994. IUFRO International Guidelines for Forest Monitoring. Vienna. IUFRO.
- Phillips O., L. Lewis, T. R. Baker, K. J. Chao & N. Higuchi. 2008. The changing Amazon forest. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* 363: 1819-1827.
- _____, Baker T., L. Arroyo, N. Higuchi, T. Killeen, et al. (2004): Patterns and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* 359: 381-347
- Pitman, N. C., H. Mogollón, N. Dávila, M. Ríos, R. García-Villacorta, J. Guevara, T. Baker, A. Monteagudo, O. Phillips,

-
- R. Vásquez-Martínez, M. Ahuite, M. Aulestia, D. Cardenas, C. Cerón, P. A. Loizeau, D. Neill, P. Núñez, W. Palacios, R. Spichiger & E. Valderrama. 2008. Tree community change across 700 km of Lowland Amazonian Forest from the Andean Foothills to Brazil. *Biotropica* 40: 525–535.
- Primack, R. 1992. Tropical community dynamics and conservation biology: long-term data on community dynamics are necessary part of research studies. *BioScience* 42 (11): 818-821
- Rodríguez, P. 2007. Inventario dendrológico de bosques a lo largo de un gradiente altitudinal en La Escalera, Sierra de Lema. Tesis Ingeniero en Industrias Forestales. UNEG. Upata.
- Rosales J., M. Rodríguez y A. S. Narayán. 2004. El corredor ribereño del bajo río Orinoco, basamento hidrogeomorfológico y sedimentológico funcional. Informe Fundacite-Guayana.
- Sanoja E. 2009. Lista dendrológica de los bosques montanos de La Escalera, Sierra de Lema, Edo. Bolívar, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 32:79-111.
- Schubert, C., H. Briceño & P. Fritz. 1986. Paleoenvironmental aspects of the Caroni-Paragua river basin (Southeastern Venezuela). *Interciencia* 11: 278-289
- Señaris J., D. Lew y C. Lasso (Eds.). 2009. Biodiversidad del Parque Nacional Canaima: bases técnicas para la conservación de la Guayana venezolana. Fundacion La Salle de Ciencias Naturales y The Nature Conservancy. Caracas.
- Sheil D., & D. Burslem. 2003. Disturbing hypotheses in tropical forests. *Trends Ecol. Evol.* 18:18-26
- _____. 1995. A critique of permanent plot methods and analysis with examples from Budongo Forest, Uganda. *For. Ecol. Man.* 77:11-34.
- Swaine M. D., D. Lieberman F. E. Putz. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *J. Trop. Ecol.* 3:359-366.
- ter Steege H. 2003. Long-term changes in tropical tree diversity studies from the Guiana Shield, Africa, Borneo and Melanesia. *Tropenbos Series* 22. Wageningen. The Netherlands.
- Vásquez, R. & O. L. Phillips. 2000. Alipahuayo: floristics, structure, and dynamics of a high-diversity forest in Amazonian Peru. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 87: 499-527.
- Veillon, J. P. (1985): El crecimiento de algunos bosques naturales de Venezuela en relación con los parámetros del medio ambiente. *Rev. For. Venez.* 29: 5-122.
- _____. 1974. Relaciones entre los bosques naturales y el clima en diferentes zonas ecológicas del noroccidente de Venezuela. Instituto de Silvicultura, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de los Andes, Mérida. Venezuela.
- _____. 1962. Relación de ciertas características de la masa forestal de los bosques de unas zonas bajas de Venezuela con el factor climático: humedad pluvial. *Rev. Forest. Venez.* 6-7: 35-95.
- Weaver P. L. 2006. A Summary of 20 Years of Forest Monitoring in Cinnamon Bay Watershed, St. John, U.S. Virgin Islands. General Technical Report IITF-34. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, International Institute of Tropical Forestry, San Juan, PR.
- Weibeahn F. & B. Janzen-Weibeahn. 1990 El Territorio Federal Amazonas: una bibliografía. *Scientia Guaianae* 1: 1-294.

BOSQUES DE LOS ANDES DE VENEZUELA: CASO EL RAMAL DE GUARAMACAL

Nidia L. Cuello A.¹ y Antoine M. Cleef²

INTRODUCCIÓN

El estudio de la vegetación de los Andes de Venezuela es muy importante para la conservación de la biodiversidad, ya que los ecosistemas allí presentes se encuentran dentro de la bioregión de los Andes del norte de Suramérica, la cual es catalogada globalmente de *alta prioridad* de conservación (Dinerstein *et al.*, 1995; Mittermeier *et al.*, 1999; Myers *et al.*, 2000).

Los Andes de Venezuela, son una continuación de la Cordillera Oriental colombiana que termina en la depresión de Táchira en la frontera Colombo-Venezolana. La extensión norteña corresponde a una cordillera pequeña, la Serranía de Perijá. Mientras que la extensión del noreste es la Cordillera de Mérida, la cual es referida principalmente como los Andes venezolanos, ésta incluye al Páramo de Tamá, que es en sí parte de la Cordillera Oriental. El otro sistema de montaña, la Cordillera de la Costa de Venezuela, se considera como sistema separado de los Andes (Schubert, 1980; González de Juana *et al.*, 1980; Pouyllau, 1989; Vivas, 1992; Urbani, en este libro).

La Cordillera de Mérida se compone de varios sistemas montañosos que incluyen la Sierra Nevada de Mérida, Sierra de la Culata, Sierra de Santo Domingo, Sierra de Tovar, Sierra de Uribante, y la Sierra de Trujillo. Este complejo de ramales tiene cerca de 100 kilómetros de ancho y se extiende en la dirección del noreste sobre 450 kilómetros. La altitud mayor se alcanza en el Pico Bolívar (5007 m) en el Sierra Nevada de Mérida. La mayor parte de la Cordillera de Mérida está cubierta por bosques montanos, mientras que por encima de 3000 m, y en algunos lugares incluso sobre 2500 m, es cubierta por páramo.

Los bosques montanos de los Andes del Norte son ecosistemas frágiles con una diversidad biológica y ecológica significativa, una historia biogeográfica compleja y con un papel importante en el equilibrio hidrológico regional (Gentry, 1995; Cavalier & Goldstein, 1989; Cavelier *et al.*, 1996; Kappelle & Brown, 2001; Holder, 2006).

A pesar de la creciente atención e interés por la conservación de los ecosistemas de bosques de los Andes del Norte en las últimas tres décadas (Van der Hammen *et al.*, 1983; Henderson *et al.*, 1991; Churchill *et al.*, 1995; Gentry, 1995; Luteyn & Chur-

chill, 2000; Kappelle & Brown, 2001; Cuello, 2002), las investigaciones sobre bosques montanos de los Andes venezolanos siguen siendo limitados en área geográfica, su enfoque y en el tiempo. La mayoría de los estudios se ha llevado a cabo en bosques montanos dentro del estado Mérida. Entre los aspectos estudiados, son particularmente notorios los ensayos silvícolas de los bosques de La Mucuy y La Carbonera (Lamprecht, 1954; Veillon, 1965, 1985), estudios de ecología de vegetación (Vareschi, 1953, 1955; Yáñez, 1998); análisis florísticos (Kelly *et al.*, 1994, 2004); estudios enfocados a diferentes aspectos ecofisiológicos, de ecología de poblaciones e hidroecología de bosques nublados (Brun, 1979; ICAE, 2005); y muy pocos trabajos relativamente recientes, como los estudios sobre diversidad, estructura y biogeografía en lotes de bosque maduro y sucesional cerca de la ciudad de Mérida (Schneider *et al.*, 2000; Schneider, 2001).

Se han estudiado algunas áreas de bosque montano en los Andes fuera del estado Mérida (Ortega *et al.*, 1987; Bono, 1996; Cuello 1996, 1999, 2002; Dorr *et al.*, 2000). Fuera de los Andes, otras áreas de bosques montanos previamente estudiadas han sido en la Cordillera de la Costa (Huber, 1986; Howorth & Pendry, 2006); Cerro El Ávila (Vareschi, 1955; Steyermark & Huber, 1978; Meier, 2004) y en el Cerro Copey en la Isla de Margarita (Sugden, 1985).

En las montañas tropicales, el límite altitudinal de formaciones forestales varía con la latitud (Troll, 1959, 1968) o en respuesta a las peculiaridades locales o regionales de la topografía o clima (Grubb & Whitmore, 1966; Monasterio & Reyes, 1980; Van der Hammen & Cleef, 1986; Van der Hammen, 1995; Lauer *et al.*, 2001; Richter, 2003). En los Andes tropicales, la distribución de los tipos de vegetación y su composición cualitativa y cuantitativa se ha sugerido que están determinadas, en gran medida, por gradientes de temperatura, de precipitación y humedad relativa (Van der Hammen & Cleef, 1986; Van der Hammen, 1995), así como también por la precipitación y deposición de niebla horizontal (Bendix *et al.*, 2006; Richter & Moreira-Muñoz, 2005). Los gradientes de temperatura tienen efectos pronunciados en los patrones de zonación de la vegetación, especialmente en los límites superiores de la línea de bosque (Troll, 1973; Rundel, 1994).

¹Universidad Nacional Experimental de los Llanos Ezequiel Zamora (UNELLEZ-Guanare) Programa de Ciencias del Agro y del Mar, Herbario Universitario (PORT), Mesa de Cavacas, Estado Portuguesa 3323, Venezuela. E-mail: ncuello@cantv.net. ² Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics (IBED), Universiteit van Amsterdam, 1098 XH Sciencepark 904, Amsterdam, The Netherlands. E-mail: cleef@uva.nl

En los Andes del Norte, la zonación altitudinal de la vegetación se distinguen: la zona de tierras bajas del bosques tropical de 0-1.000 m, la zona de bosque húmedo montano bajo (BHMB) o bosques subandinos de 1.000-2.300 m, la zona de bosque húmedo montano alto (BHMA) o bosques andinos de 2.300-3.500 m (3.200-3.600) y la zona de bosques húmedos subalpinos (BHSAs) o bosques alto-andinos desde 3.500 (3.000-3.500) - 3.900 m. La vegetación de páramo abierto se encuentra por encima de 3200-3900 m hasta la zona nival (>4.800-5.000 m) (Cuatrecasas, 1934, 1958; Van der Hammen, 1974; Cleef *et al.*, 1984; Van der Hammen & Hooghiemstra, 2001).

La posición sobre la existencia en los Andes del Norte de una zonación altitudinal con cinturones de vegetación discretos (Cuatrecasas, 1958; Van der Hammen, 1974), frente a la de la existencia de cambios continuos en la composición de las especies en montañas tropicales, han sido objeto de debate. Algunos estudios cuantitativos en otras zonas de montaña tropical apoyan la existencia de cinturones de vegetación (Kitayama, 1992; Hemp, 2006), mientras otros trabajos han sido menos concluyentes sobre zonación (Nakashizuka *et al.*, 1992; Kappelle *et al.*, 1995; Lieberman *et al.*, 1996; Vásquez & Givnish, 1998). Las diferencias en su alcance, métodos de muestreo y técnicas analíticas pueden explicar la discrepancia en sus conclusiones (Cuello, 1996, 2000; Hemp 2006).

En los Andes venezolanos, se han distinguido seis zonas altitudinales ecológicas (Sarmiento *et al.*, 1971, Monasterio, 1980, Monasterio & Reyes, 1980; Ataroff & Sarmiento, 2004): (1) una zona Basal desde el piedemonte hasta 1.000 m, (2) una zona Subandina entre 1.000 y 2.000 m, (3) una zona Andina inferior entre 2.000 y 3000 m, (4) y una zona andina superior 3000 y 4.000 m, (5) una zona alto-andina entre 4.000 y 4.800 m y (6) una zona nival por encima de 4.800 m. La distribución de los tipos de vegetación a lo largo de las zonas altitudinales en los andes de Venezuela difiere entre las vertientes secas y húmedas (Sarmiento *et al.*, 1971, Monasterio, 1980, Monasterio & Reyes, 1980, Ataroff & Sarmiento, 2004).

Como en otros lugares, los Andes venezolanos están sufriendo un incremento en la intervención humana. Muchas áreas de bosques montanos siguen convirtiéndose en áreas de tierras agrícolas u otros usos, mientras que los estudios básicos de la biodiversidad siguen siendo escasos (Ataroff, 2001). Afortunadamente, debido a sus laderas empinadas y la inaccesibilidad hay todavía gran parte de los Andes venezolanos, con o sin protección legal, donde la vegetación natural sigue siendo relativamente inalterada. Una de esas zonas es el Ramal de Guaramacal, cuya mayor parte está protegida por un parque nacional (Parque Nacional 'Gral. Cruz Carrillo en Guaramacal' o mejor conocido como 'Parque Nacional Guaramacal'), y hasta el presente, no ha sido sujeta a una fuerte intervención humana.

En el presente trabajo se describe la diversidad florística y estructura de los bosques montanos del Ramal de Guaramacal y se presenta un esquema sintáxonómico de clasificación de los bosques húmedos de este sector de los Andes de Venezuela, basado en el análisis florístico y relaciones ecológicas de las diferentes comunidades vegetales estudiadas a lo largo de un gradiente altitudinal y entre diferentes vertientes y sectores del ramal (Cuello & Cleef, 2009).

El Ramal de Guaramacal es una formación montañosa que se extiende aproximadamente 30 kilómetros en dirección noreste, al extremo oriental de la Cordillera de Mérida, abarcando parte del Municipio Boconó, del Estado Trujillo y Municipio Sucre del estado Portuguesa, Venezuela, entre los 9° 05'-21' de latitud N y 70° 00'-20' de longitud O (Fig. 1). Esta formación se ubica por encima de 1.200 m de altitud y en su mayor extensión alcanza alturas mayores a 2.000 m. Siendo las alturas máximas de 3.130 m en el Páramo de Guaramacal, de 2.900 en el Páramo El Pumar, de 2.800 m en el Páramo de Agua Fría y de 2.600 m en el Páramo de Los Rosarios (Urriola, 1999). El Páramo de Guaramacal, en donde se encuentran instaladas un complejo de antenas de telecomunicaciones, es el único accesible por carretera.

La mayor parte de la superficie del Ramal de Guaramacal se encuentra protegida por el Parque Nacional, el cual abarca, a partir de la cota de 1.600 m, una superficie aproximada de 21.466 Ha.

El clima en las cumbres de Guaramacal es muy húmedo. La precipitación promedio anual medida en el período 2002-2008 en una estación pluviométrica ubicada en el área de estudio (Laguna de los Cedros, a 1980 m; 9° 15' 55" N; 70° 13' 13" S) fue de 2106 mm, mostrando un patrón unimodal, siendo Febrero el mes más seco y Junio el mes más lluvioso. La temperatura promedio oscila de 18 a 20° C entre 1000 y 1500 m de altitud, y de 9 a 12° C por encima de 2500 m (Cuello & Barbera, 1999). De acuerdo con los primeros datos registrados en una estación climática portátil *Davis Pro 2* instalada por la autora cerca de la cima de Guaramacal (a 3.100 m) en el área de las antenas, desde Diciembre 2006, las máximas precipitaciones caen entre Abril - Julio. Las precipitaciones anuales en el área de páramo son altas, alcanzando más de 3200 mm/año y la humedad relativa se mantiene en 100% casi todo el año. Más información sobre las características del medio físico del Ramal de Guaramacal se complementan en Cuello (1999) y en Cuello & Cleef (2009).

La vegetación del Ramal de Guaramacal está representada predominantemente por bosques

húmedos montanos que se extienden desde el límite inferior de la cota de Parque Nacional a unos 1.800 aproximadamente en la vertiente norte, y desde 1.350-1.600 en la vertiente sur. La densidad, estatura y diversidad de especies que componen estos bosques es variable en función de la altitud (Cuello, 2002; Cuello & Cleef 2009). A partir de 2700 m, se encuentra vegetación de subpáramo y páramo, sin embargo, se puede observar la presencia de bosques cohabitando con vegetación de páramo a altitudes hasta de 2.900-3.000 m en la zona de cumbres.

Los bosques montanos del Ramal de Guaramacal se ubican en las zonas de vida de Bosque muy húmedo tropical montano bajo y Bosque húmedo Montano alto de Holdridge (Ewel *et al.*, 1976). De acuerdo a Huber & Alarcón (1988) los bosques de Guaramacal se clasifican como 'Bosques ombrófilos submontanos/montanos siempreverdes'. De acuerdo a la clasificación bioclimática propuesta por Costa *et al.* (2007) para los Andes de Mérida, las zonas de bosques y páramos de Guaramacal corresponden a la franja Mesotropical.

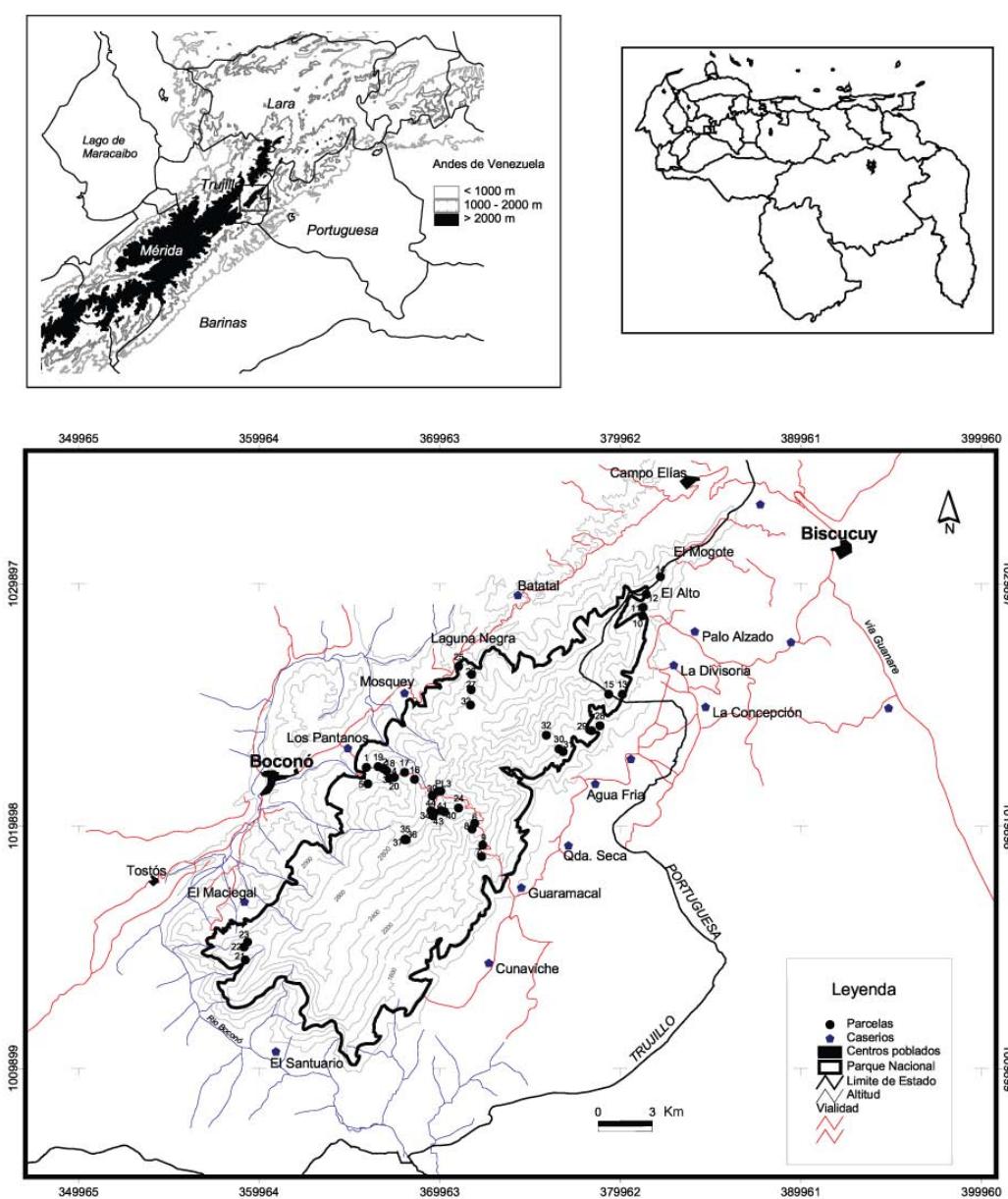


Figura 1. Ubicación relativa del Ramal de Guaramacal en los Andes de Venezuela.

Tabla 1. Tabla fitosociológica de los bosques montaños del Ramal de Guaramacal, Venezuela. Comunidades de bosques subandinos y bosques andinos. 1: *Simiro erythroxylonis* - *Quararibeum magnificae*; 1.1: typicum; 1.2: *bunchosietosum armeniaceae*. 2: *Conchocarpo larensis* - *Coussaretum moritzianae*. 3: *Crozatio brevipetiolatae* - *Wettinietum praemorsae*; 3.1: *hedyosmetosum cuatrecasanum*; 3.2: var. *Protium tovarensis*. 4: *Schefflero ferruginea* - *Cybianthetum laurifoli*; 4.1: typicum; 4.2: *miconietosum suaveolentis*

Parcela No.	13	28	29	5	21	22	11	14	10	25	2	3	18	1	7	12	19	26	32	15	30	31	4	17	20	23	27	16	33	6	9	24	8																																																													
No. Especies (DAP ≥ 2,5 cm)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100																																																														
Area 1x10 (m ²)	47	40	45	36	43	55	42	53	52	60	35	50	41	41	36	42	46	44	42	43	38	45	59	36	60	35	61	33	29	31	29	34	31																																																													
A	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	2	2	2	1	1	1	2	2	2	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2																																																														
L	4	3	4	8	8	1	8	6	6	9	1	3	1	9	9	9	0	1	8	8	7	4	4	3	2	2	5	4	4	1	5	3																																																														
T	5	3	5	5	8	0	0	5	0	0	0	0	7	6	5	5	7	0	2	8	7	5	8	5	5	6	8	7	7	0	8	0																																																														
(m)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	5	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0																																																														
Vertiente	S	S	S	N	NO	NO	S	N	S	B	B	B	B	N	N	S	S	N	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S																																																															
Sector del Parque	B	B	B	A	C	C	B	B	B	B	A	A	A	A	A	B	A	B	B	B	B	A	A	A	C	B	A	B	A	A																																																																
Orden	Meliosma tachirensis - Alchornea grandiflora montane forest order group																																																																																													
Allianza	Geonomo undatae - Posoq coriaceae																																																																																													
Asociación	1	Fareameo killipi - Prunion mortizianae																																																																																												
Subasociación	1.1	3.1																																																																																												
Variante	3.2																																																																																													
Bosques Subandinos (LMRF)																																																																																														
Asoc. 1. Simiro erythroxylí - Quararibeum magnificae																																																																																														
Simira erythroxylon	1	5	3	1	3																																																												
Parathesis venezuelana	1	3	1	2	1																																																												
Urena caracasana	2	1	1	4																																																												
Quarariba magnifica	.	4	3	.	4	1																																																												
Cuatrebla riparia	.	1	3	.	3																																																												
Picramnia sp.	.	1	1	.	1	1																																																												
Aegiphila floribunda	1	.	1	2																																																												
Diplazium hians	1	.	.	3																																																												
Inga edulis	.	1	.	1																																																											
Vasconcellea microcarpa	.	1	.	1																																																											
Ocotea cernua	1	.	.	1																																																											
Huertea glandulosa	1	.	.	1																																																											
Subsoc. 1.1. typicum																																																																																														
Aphelandra macrophylla	3	1	2																																																											
Psychotria trichotoma	3	2	1																																																											
Alchornea glandulosa	1	1	1																																																											
Cecropia sarrensis	3	.	1																																																											
Ocotea sp. C	.	3	2																																																											
Stylogyne longifolia	.	2	3																																																											
Hippocratea albiflora	2	.	2																																																											
Matisia sp.	.	1	1																																																											
Nectandra aff.	1																																																											
membranacea																																																											
Trichilia pallida	.	1	1																																																											
Zygia bisinuata	2																																																											
Ficus sp.	2																																																											
Paullinia capreolata	2																																																											
Tammiá anomala	.	2																																																											
Trichilia hirta	.	2																																																											
Piper hispidum	.	.	2																																																											
Subsoc. 1.2. bunchosietosum armeniacae																																																																																														
Acalypha macrostachya	.	.	4																																																											
Psychotria tortuosa	.	.	4	1	2																																																												
Bunchosia armeniaca	.	2	1																																																											
Pleurothryum costanense	.	1	1	4																																																											
Ficus tonduzii	.	.	1	1	1																																																											
Saurauia tomentosa	.	.	3																																																											
Diplazium celidifolium	.	.	2																																																											
Piper sp. (Liana)	.	.	2	.	2																																																											
Hydrangea aff. peruviana	.	2																																																											
Cestrum bigibbosum	.	.	.	1	1																																																												
Solanum nudum	.	.	.	1	1																																																											
Asoc. 2. Conchocarpo larense - Coussaretum moritzianae																																																																																														
Coussarea moritziana	.	.	.	2	1	1	3	3	3																																																												
Conchocarpus larenensis	4	.	.	.	5	1	5	1	5																																																												
Alsophila erinacea	.	.	.	1	.	4	.	1																																																											
Sloanea guanensis	.	.	1	1	1	1	1	1	1																																																												
Miconia loricophylla	.	.	.	1	1	1	1	1	3	.	1																																																													
Meliosma pittieriiana	.	.</																																																																																												

Parcela No.	13	28	29	5	21	22	11	14	10	25	2	3	18	1	7	12	19	26	32	15	30	31	4	17	20	23	27	16	33	6	9	24	8			
<i>Hedysomum translucidum</i>	4	.	3	.					
<i>Chusquea purdieana</i>	3	.	.						
<i>Ocotea</i> sp. B	1	1	.						
<i>Monnina meridensis</i>	2	.	.						
<i>Freziella serrata</i>	1	.						
<i>Macrocarpaea bracteata</i>	1	.						
<i>Ocotea calophylla</i>	1	.						
Alianza 2. Farameo killipii - Prunion moritzianae																																				
<i>Faramea killipii</i>	1	2	.	1	1	2	1	2	1	.	1	.	4	3	2	1	4	4	4	1	.	1				
<i>Clethra fagifolia</i>	1	.	.	1	1	.	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	.	1	1	5	2	2	2			
<i>Anectocalyx bracteosa</i>	1	1	.	1	1	1	3	3	2	3	3	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Cyathea pauciflora</i>	1	.	2	2	.	4	1	.	1	.	2	1	2	.	3	.	2	.							
<i>Prunus moritziana</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1				
<i>Zanthoxylum melanostictum</i>	1	1	1	2	.	1	1	1	1	1	1	2	1	1	.	1	.	1	.	1	.				
<i>Cyathea caracasana</i>	1	2	.	1	2	.	1	.	2	1	1	.	2	1	.	2	.	1	.	2	.					
<i>Cyathia iteoides</i>	3	.	1	.	.	1	.	1	.	3	.	2	1	.	1	.	1	.	1	.						
<i>Eugenia cf. tamaensis</i>	.	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1					
<i>Weinmannia aff. balbisiana</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1					
<i>Rudgea tayloriae</i>	1	.	.	1	.	2	2	.	.	.	1	.	2	1	.	1	.	1	.	1						
<i>Aliquia dubia</i>	.	.	1	1	.	1	.	2	.	1	.	.	1	1	1	.	1	.	1	.	1	.							
<i>Miconia mesmeana</i>	1	.	.	1	.	.	1	1	.	4	.							
<i>Miconia tovarensis</i>	2	2	.	.	.	1	.	2	1	1	.	2	1	.	.	3	.	2	.							
<i>Myrcia cf. sanisidrensis</i>	1	1	.	1	.	2	.	.	1	.	.	2	2							
<i>Ocotea vaginans</i>	2	1	.	1	.	1	.	1	.	.	1	.	.	2	.	.	1	.	1							
<i>Hieronyma moritziana</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1						
<i>Symbolanthus vasculosus</i>	1	.	.	1	.	1	.	.	1	1	1	.	1	1	2	.	.	1							
cf. <i>Eleocharis nuda</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1						
<i>Ocotea leucoxyylon</i>	1	.	.	1	.	1	.	.	1	1	1	.	1	1	1	.	.	.							
<i>Mikania banisteriae</i>	1	.	.	2	1	.	1	1	.	.	.							
<i>Citronella costaricensis</i>	1	1	.	1	.	1	.	1	.	.	1	1	1	.	1	.	.	.	1							
<i>Geonoma jussieana</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1						
<i>Diodia tetrandra</i>	1	.	.	1	.	1	.	.	1	1	1	.	1	1	.	1	.	2	.						
<i>Ocotea cf. hexanthera</i>	1	.	.	1	.	1	.	.	1	1	1	.	1	1	.	1	.	2	.						
<i>Saurauia yasicae</i>	1	.	.	1	.	.	1	.	.	1	1	1	.	1	1	.	1	.	.	.						
<i>Dicksonia sellowiana</i>	1	.	.	1	.	1	.	.	1	1	1	.	1	1	.	1	.	.	.						
<i>Mikania nigropunctata</i>	1	.	.	1	.	1	.	.	1	1	1	.	1	1	.	1	.	1	.						
<i>Eugenia alba</i>	1	.	.	1	.	1	.	.	1	1	1	.	1	1	.	1	.	1	.						
Montane forest order group of <i>Meliosma tachirensis</i> and <i>Alchornea grandiflora</i>																																				
<i>Clausia trochiformis</i>	1	.	2	1	.	1	2	1	2	1	1	1	1	3	1	2	1	2	1	1	3	2	1	1	3	1	1	2	2	2	.					
<i>Alchornea grandiflora</i>	1	.	2	1	.	2	1	2	1	1	1	1	1	2	1	2	1	2	1	1	3	2	1	1	3	1	1	2	2	2	.					
<i>Piper longispicum</i>	.	1	1	3	1	3	1	2	1	2	3	3	3	2	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.				
<i>Clausia alata</i>	.	1	.	.	1	.	1	.	1	.	.	1	.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.			
<i>Miconia theazeana</i>	.	1	.	.	1	1	2	1	2	1	2	1	2	2	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.				
<i>Ruega pubescens</i>	2	2	.	.	.	1	.	.	1	.	2	3	1	2	1	1	2	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.			
<i>Geissanthus fragrans</i>	.	2	2	.	1	1	.	1	1	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.			
<i>Besleria pendula</i>	1	.	1	.	1	1	1	1	1	1	1	3	.	2	1	2	1	2	3	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.			
<i>Cyathea fulva</i>	2	2	1	1	3	2	1	1	2	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.		
<i>Belschmiedia tovarensis</i>	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.		
<i>Billa rosea</i>	1	.	1	.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.				
<i>Hieronyma cf. oblonga</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.		
<i>Psammisia hookeriana</i>	.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.		
<i>Blakea schimlii</i>	.	1	.	.	1	1	1	1	2	.	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.				
<i>Meliosma tachirensis</i>	.	2	.	.	.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.			
<i>Sphaeradenia laueana</i>	.	1	.	1	1	.	.	1	.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.	
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i>	1	.	1	1	2	.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.		
<i>Palicourea angustifolia</i>	1	.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.		
<i>Dendropanax arboreus</i>	1	1	2	1	.	.	1	1	1	1	1	1	1	1	2	.	1		
<i>Ocotea karsteniana</i>	.	.	1	1	.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.		
<i>Eugenia cf. oerstediana</i>	1	.</																																		

Clasificación de los bosques

En el Ramal de Guaramacal se reconocen hasta el presente, un total de siete asociaciones o comunidades de bosques, agrupadas en tres alianzas y un grupo mayor equivalente a orden (Cuello & Cleef, 2009). Tres comunidades corresponden a bosque subandino y cuatro comunidades de bosque andino/alto-andino. Se reconocen subasociaciones para cuatro asociaciones y una variante (Tabla 1 y 2). Esta clasificación se deriva de un análisis mediante TWINSPLAN de 44 levantamientos de bosques (Cuello & Cleef, 2009) y su interpretación sintaxonómica, basado en el método fitosociológico de la Escuela de Zurich-Montpellier (Westhoff & Van der Maarel, 1973; Braun-Blanquet, 1979). Detalles sobre la metodología empleada se presentan en Cuello & Cleef (2009).

Las comunidades reconocidas se clasifican de la siguiente manera:

- I. Grupo de Bosques montanos del Orden de *Meliosma tachirensis* y *Alchornea grandiflora*.
 - A. Bosques subandinos del grupo de comunidades de la Alianza Geonomo undatae - Posoqueria coriaceae Cuello & Cleef 2009.
 1. Bosques subandinos de la asociación Simiro erythroxylonis - Quararibeetum magnifica Cuello & Cleef 2009.
 - 1.1 Subasoc. *typicum* de *Simira erythroxylon*
 - 1.2. Subasoc. *bunchosietosum armeniacae*
 2. Bosques subandinos de la asociación Conchocarpo larensis - Coussareetum moritziana Cuello & Cleef 2009.
 - B. Bosques subandino/andinos del grupo de comunidades de la Alianza Farameo killipii - Prunion moritziana Cuello & Cleef 2009.
 3. Bosques subandinos de la asociación Croizatio brevipetiolatae - Wettinietum praemorsae Cuello & Cleef 2009.
 - 3.1. Subasoc. *hedyosmetosum cuatrecasanum*
 - 3.2. Variante de *Protium tovarens*
 4. Bosques andinos de la asociación Schefflero ferrugineae - Cybianthetum laurifolii Cuello & Cleef 2009.
 - 4.1. Subasoc. *typicum* de *Cybianthus laurifolius*
 - 4.2. Subasociación miconietosum suaveolentis
 - C. Bosques altoandinos del grupo de comunidades de la Alianza Ruilopezio paltonioides - Cybianthion marginati Cuello & Cleef 2009.
 5. Bosques andinos/altoandinos de la asociación Geissantho andini - Miconietum jahni Cuello & Cleef 2009.
 - 5.1. Subcomunidad de *Freziera serrata*
 6. Bosque altoandino de la Asociación Libanothamnetum griffinii Cuello & Cleef 2009.
7. Bosques altoandinos enanos de la Asociación *Gaultheria anastomosantis* - *Hesperomeletum obtusifoliae* Cuello & Cleef 2009.

GRUPO DE BOSQUES MONTANOS DEL ORDEN DE *MELIOSMA TACHIRENSIS* Y *ALCHORNEA GRANDIFLORA*.

Fisionomía: Este orden de bosques agrupa las comunidades de bosques nublados húmedos de montaña correspondientes a bosques subandinos y andinos. Estos bosques son densos, con gran número de individuos de tallos delgados y un dosel de altura media a alta (25-30 m) en los bosques subandinos y de altura media a baja (15-20 m) en los bosques andinos. La presencia de una alta cobertura de briófitas epífitas sobre los troncos de los árboles es característica de estos bosques.

Composición y sintaxonomía: Entre las especies de árboles grandes características del dosel de este grupo de bosques se encuentran: *Alchornea grandiflora*, *Beilschmiedia tovarensis*, *Billia rosea*, *Elaeagia karstenii*, *Hieronyma cf. oblonga*, *Miconia cf. dolichopoda*, *Ruagea pubescens*, *Tetrorchidium rubrivenium*. Son comunes los árboles hemiepífitos: *Clusia trochiformis* y *Clusia alata*. También son frecuentes las lianas y bejucos como *Blakea schlimii*, *Celastrus liebmennii*, *Macleania rupestris*, *Mikania stuebelii* y *Psammisia hookeriana*. Entre los arbólitos más pequeños, de hasta 6 m de altura, son comunes *Besleria pendula* y los helechos arborescentes *Cyathea fulva* y *C. pungens*. Las especies diagnósticas del subdosel son *Geissanthus fragans*, *Meliosma tachirensis*, *Miconia theaezans* y *Piper longispiculum* var. *glabratum*.

El grupo de bosques de *Meliosma tachirensis* y *Alchornea grandiflora* podría ser considerado como un orden provisional, en el que se reconocen las siguientes dos alianzas: Geonomo undatae - Posoquerion coriaceae y Farameo killipii - Prunion moritziana.

Ecología y distribución: Las comunidades de bosques pertenecientes al orden de *Meliosma tachirensis* - *Alchornea grandiflora* se localizan desde 1.350 m en la vertiente Sur y desde 1.650 m en la vertiente Norte, hasta alrededor de los 2.600 m de altitud a todo lo largo del Ramal de Guaramacal.

A. VEGETACIÓN DE BOSQUES SUBANDINOS DEL GRUPO DE COMUNIDADES DE LA ALIANZA GEONOMO UNDATAE - POSOQUERION CORIACEAE CUELLO & CLEEF 2009. (Tabla 1)

(Bosques subandinos del grupo de comunidades de *Geonomia undata* - *Posoqueria coriacea*)

Fisionomía y composición: Las comunidades de bosque que integran esta alianza se caracterizan por ser bosques húmedos de estatura media a alta, con un dosel que alcanza hasta 25-30 m de alto. Se caracteriza por la presencia de árboles altos perte-

necientes a las familias de las Rubiaceae, Euphorbiaceae, Lauraceae, Sapotaceae, Melastomataceae, Moraceae, Bombacaceae (*Sensu lato*), Meliaceae y Rutaceae, los cuales presentan altos valores de importancia de acuerdo a su abundancia, frecuencia y área basal. Siendo las familias más diversas en especies las Rubiaceae, Lauraceae, Melastomataceae, Myrtaceae, Euphorbiaceae y Meliaceae. Entre las especies del dosel se pueden encontrar *Calatola venezuelana*, *Ficus nymphaeifolia*, *Gordonia fruticosa*, *Matayba camproneura*, aff. *Mouriri barinensis*, *Nectandra aff. purpurea*, *Persea peruviana*, *Posoqueria coriacea*, *Pouteria baehniana*, *Tapirira guianensis* y *Trigynaea duckei*. En el subdosal, son comunes: *Eugenia moritziana*, *Geonoma undata*, *Guarea kunthiana*, *Mabea occidentalis*, *Psychotria longirostris*, *Rollinia mucosa* y *Rudgea nebulicola*. En estos bosques también se pueden encontrar algunas lianas, tales como: *Hydrangea cf. preslii*, *Marcgravia brownei*, *Paullinia cf. latifolia* y *Salacia aff. cordata*.

Sintaxonomía: Esta alianza fue definida en base a diez levantamientos de 0,1-Ha que incluyen 211 especies con DAP $\geq 2,5$ cm, pertenecientes a 123 géneros y 60 familias de plantas vasculares. Las especies diagnósticas en el dosel son *Posoqueria coriacea* y *Pouteria baehniana*. También son diagnósticas los arbolitos del subdosal *Matayba camproneura* y *Guarea kunthiana*, y la palma *Geonoma undata*.

Esta alianza incluye dos asociaciones: Simiro erythroxylonis - Quararibeetum magnifica e Conchocarpo larenensis - Coussareetum moritzianae.

Ecología y distribución: Las comunidades de bosques subandinos de la alianza *Geonoma undata - Posoqueria coriacea* se localizan en las vertientes bajas del Ramal de Guaramacal, particularmente en áreas de bosques remanentes cercanos a los límites del área de Parque Nacional.

1. Bosques subandinos de la asociación Simiro erythroxylonis - Quararibeetum magnificae Cuello & Cleef 2009

(Bosques subandinos de *Simira erythroxylon* y *Quararibea magnifica*).

Fisionomía y composición: Los bosques subandinos de *Simira erythroxylon* var. *meridensis* y *Quararibea magnifica* presentan una estatura y densidad medias, compuesto principalmente de arboles maduros con un promedio de diámetro mayor a 10 cm DAP y con escasos individuos delgados. El dosel lo conforman arboles entre 10 y 28 m de alto con una cobertura densa, entre los más abundantes se destacan, *Simira erythroxylon* var. *meridensis*, *Quararibea magnifica*, *Ocotea cernua* y *Posoqueria coriacea*. En algunas áreas se observan arboles emergentes que pueden alcanzar hasta 32 m, tales como: *Pleurothyrium costanense*, *Casearia tachiren-*

sis, *Sloanea aff. guianensis* y *Simira erythroxylon* var. *meridensis*, entre los más abundantes.

Simira erythroxylon var. *meridensis* también es una especie común en el subdosal (5-10 m), junto con otros árboles como *Parathesis venezuelana*, *Aegiphila floribunda*, *Inga edulis*, *Miconia cf. dolichopoda*, *Trichilia pallida*, *Vasconcellea microcarpa*, los arbolitos *Cuatresia riparia*, *Picramnia* sp. C. y los helechos arborescentes *Cyathea pungens* y *C. caracasana*.

Entre las lianas y trepadoras más abundantes se encuentran: *Anthurium eminens*, *A. smaragdinum*, *Campyloneuron ophiocalon*, *Elateriopsis oerstedii*, *Paullinia capreolata*, *Smilax spinosa*, *Sphaeradenia laucheana* y *Trichomanes radicans*. Entre las epífitas se destacan: *Epidendrum unguiculatum*, *Guzmania mitis*, *Maxillaria nigrescens*, *Mezobromelia capituligera*, *Peperomia ouabiana*, *P. peltoida*, *P. portuguesensis* y *Polytaenium lineatum*.

El sotobosque es rico en helechos terrestres, tales como: *Asplenium alatum*, *Didymochlaena truncatula*, *Diplazium celtidifolium*, *D. hians*, *Polystichum muricatum*, algunos de ellos alcanzando hasta 2 m de altura. Otras especies del sotobosques que se pueden encontrar presentes son la orquídea terrestre *Corymborkis flava*, la palma *Chamaedorea pinatifrons*, y arbustos como *Urera caracasana*, *Psychotria fortuita* y varias especies del género *Piper*, tales como *P. hispidum*, *P. dilatatum* y *P. aduncum*.

Sintaxonomía: Esta asociación ha sido definida en base a diez levantamientos 0,1-Ha en los cuales se registraron 127 especies con DAP $\geq 2,5$ cm. Las especies diagnósticas son *Simira erythroxylon* en el dosel, y *Parathesis venezuelana* en el subdosal. De esta asociación se reconocen dos subasociaciones: la subasociación *typicum* y la subasociación *bunchosietosum armeniacae*.

Ecología y distribución: Los bosques subandinos de la asociación Simiro erythroxylonis - Quararibeetum magnifica se encuentran en la vertiente sur del Ramal de Guaramacal, sector Agua Fría, en los alrededores del Río Frio, (1.300-1.500 m); en la vertiente Nor-occidental, sector Quebrada Honda (1.800-2.100 m); y en la vertiente norte, en los alrededores del área recreativa Laguna de los Cedros (1.800-1.900 m) (Fig. 2).

Simiro erythroxylonis - Quararibeetum magnificae 1.1 Subasociación *typicum*

(Subasociación de *Simira erythroxylon*).

Fisionomía y composición: El dosel alcanza 10-24 m con una cobertura densa. La composición es como la descrita para la asociación; siendo *Simira erythroxylon*, *Pouteria baehniana* y *Quararibea magnifica*, también abundantes, junto con otras especies como *Cecropia sararensis*, *Eugenia moritziana*, *Hippotis albiflora*, *Tammsia anomala* y *Trichilia pallida*.

El subdosal difiere al de la asociación por la mayor presencia de *Alchornea glandulosa*, *Hippotis albiflora*, *Rudgea nebulicola*, *Simira lezamae*, *Stylogyne longifolia* y la palma *Geonoma undata*, la cual puede alcanzar hasta 14 m. Entre los arbolitos y arbustos (3 a 6 m) destacan *Aphelandra macrophylla*, *Cuatresia riparia* y *Psychotria trichotoma*. Entre otros arbustos se pueden encontrar también: *Palicourea petiolaris*, *Piper phytolaccifolium*, *Psychotria patria*, *Randia dioica*, *Ruellia tubiflora* var. *tetraschantha*, *Winterigia solanacea*; enredaderas como *Dioscorea coriacea*, epífitas como *Dichaea* sp., *Elleanthus graminifolius*, *Jacquinia teretifolia* y *Peperomia peltoides*; el helecho *Asplenium uniseptiale*; hierbas perennes grandes como *Heliconia hirsuta* y *Sphaeradenia laueana* y algunas hierbas pequeñas del estrato rasante como: *Heppiella viscosa*, *Ichnanthus nemorosus*, *Solanum pentaphyllum*, *Sanicula liberta* y *Begonia trispalathulata*.

Sintaxonomía: La subasociación ha sido definida en base a tres levantamientos de 0,1-Ha, en los cuales se registró un total de 83 especies con DAP \geq 2,5 cm. Las especies diagnósticas en el dosal son *Alchornea glandulosa*, *Cecropia sararensis* y *Ocotea* sp. C. En el subdosal las especies diagnósticas son *Aphelandra macrophylla* y *Psychotria trichotoma*.

Otras especies encontradas solo en los bosques de esta subasociación, aunque con una densidad y frecuencia muy bajas son: *Citharexylum venezuelense*, *Coccoloba* sp., *Cupania* cf. *scrobiculata*,

Eschweilera sp. nov. (Cuello 1832), *Heisteria acuminata*, *Ladenbergia* cf. *buntingii*, *Nectandra* sp. (Cuello 1838), *Neea* sp. (Cuello 1851), *Morus insignis*, *Miconia donaeana* y *Talauma* sp. (Cuello 1745).

Ecología y distribución: Los bosques de Simiro erythroxylonis - Quararibeetum magnifica subasociación *typicum* se localizan entre 1.300 y 1.500 m, en la vertiente Sur, cerca del límite de los estados Portuguesa-Trujillo y también en los alrededores del Río Frío (sector Agua Fría). Estos bosques representan las pocas extensiones de bosque maduro no intervenido aun existentes en este piso altitudinal.

Simiro erythroxylonis - Quararibeetum magnificae 1.2. Subasociación bunchosietosum armeniacae

(Subasociación de *Bunchosia armeniaca*). Fig. 2

Fisionomía y composición: La fisionomía y composición de los bosques de esta subasociación es como la descrita para la asociación, siendo más abundantes en el dosal las especies *Acalypha macrostachya*, *Calatola venezuelana*, *Cecropia telenitida*, *Ficus tonduzii* y *Pleurothyrium costanense*. Esta subasociación difiere de la subasociación *typicum* por la presencia en el subdosal de *Bunchosia armeniaca*, *Cestrum bigibbosum*, *Hydrangea* aff. *peruviana*, *Psychotria fortuita*, *Sauraia tormentosa* y *Solanum nudum*, y por la densidad alta del helecho *Diplazium celtidifolium* en el sotobosque.

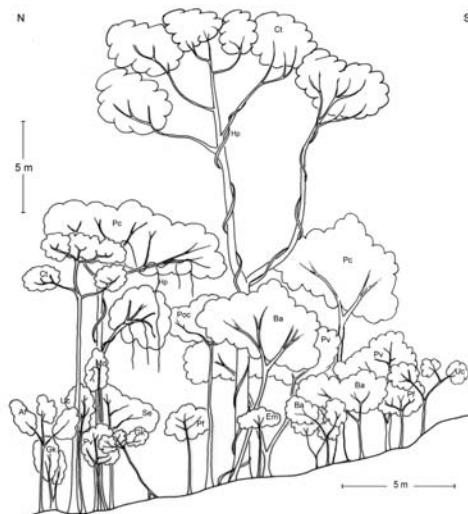


Figura 2. Derecha: Aspecto del bosque subandino en la vertiente Norte del Ramal de Guaramacal. Se observan los bosques con las copas blancas de los arboles de *Cecropia telenitida*, justo arriba del área recreativa "Laguna de los Cedros" a aprox. 1850 m. Izquierdo: Bosques Subandinos de la asociación Simiro erythroxylonis-Quararibeetum magnifica subassoc. Bunchosietum armeniacae. Parcela 5: 1850 m, vertiente Norte. Af: *Aegiphila fl. orbigniana*; Ba: *Bunchosia armeniaca*; Ct: *Cecropia telenitida*; Em: *Eugenia moritziana*; Gk: *Guarea kunthiana*; Hp: *Hydrangea peruviana*; Md: *Miconia cf. dolichopoda*; Poc: *Pleurothyrium costanense*; Pf: *Psychotria fortuita*; Poc: *Posoqueria coriacea*; Pv: *Parathesis venezuelana*; Se: *Simira erythroxylon*; Uc: *Urera caracasana*

Sintaxonomía: Los bosques de la subasociación *bunchosietosum armeniacae* están representados por dos levantamientos de 0,1-ha, con un total de 67 especies con DAP \geq 2,5 cm. Las especies diagnósticas de la subasociación son *Bunchosia armeniaca*, *Psychotria fortuita* y *Pleurothyrium costanense*.

Ecología y distribución: Los bosques de la subasociación de *Bunchosia armeniaca* corresponde a esos lotes de bosque subandino remanentes localizados entre 1.800 y 1.900 m en las vertientes norte y noroeste (Sector Quebrada Honda) del Ramal de Guaramacal. Su extensión está restringida a las áreas protegidas dentro del límite del Parque. En general, este intervalo altitudinal está ocupado por actividades antropogénicas a lo largo de la vertiente Norte. Esta comunidad se puede reconocer desde distancia por la presencia de la especie *Cecropia telenitida* ("Yagrumo blanco"), cuyas hojas con indumento blanco las hace destacar entre los demás árboles (Fig. 2). Esta especie constituye una franja de bosques en la vertiente norte, la cual se corresponde con la zona de acumulación de nubes entre 1.800-2.000 m. Los bosques subandinos con *Cecropia telenitida* o especies vicariantes pueden ser fácilmente observados a todo lo largo de los Andes de Venezuela y Colombia (Cuatrecasas, 1958; Smith, 1985; Cleef *et al.*, 2003).

2. Bosques subandinos de la asociación Conchocarpo larensis - Coussareetum moritziana Cuello & Cleef 2009

(Bosques subandinos de *Conchocarpus larensis* y *Coussarea moritziana*)

Fisionomía y composición: Estos bosques presentan un dosel que alcanza entre 10 y 25 m, con emergentes que pueden llegar a medir unos 30 m de alto, y una composición de especies como la descrita para la alianza.

Algunas de las especies más abundantes del dosel son *Coussarea moritziana*, *Miconia longiphylla*, *Aniba cf. cinnamomiflora*, *Protium tovarensse*, *Eschweilera perumbonata*, *Chrysophyllum cf. cainito*, *Tocoyena costanensis* subsp. *andina* y *Sloanea guianensis*. Entre los árboles del subdosel (3-10 m de altura), se encuentran *Piper longispicum* var. *glabratum*, *Mabea occidentalis*, *Croizatia brevipetiolata*, *Hedyosmum cf. gentryi*, *Conchocarpus larensis*, *Meliosma pittieriana*, *Handroanthus guayacan*, *Rudgea nebulicola*, *Faramea guaramacalensis*, *Petrea pubescens*, *Eugenia cf. tamaensis*, y las palmas *Geonoma undata* y *Wettinia praemorsa*.

Las lianas también son abundantes en esta comunidad. Entre ellas se destacan *Clusia* sp.1, *Dichapetalum pedunculatum*, *Hydrangea* sp. 1 (Cuello 2211), *Machaerium cf. floribundum*, *Mascagnia* sp. A, *Mendoncia tovarensis*, *Mikania houstonians*, *Salacia aff. cordata*, *Schlegelia spruceana*, la trepadora *Asplundia vagans* y los árboles hemiepífitos

como *Clusia alata* y *C. trochiformis*. Las especies de epífitas más comunes son los helechos *Asplenium raddianum*, *Microgramma percusa*, las bromeliáceas *Guzmania mitis* y *Mezobromelia capituligera*, y las orquídeas *Pleurothallis biserrula*, *Scaphyglottis summersii* y *Trichocentrum pulchrum*.

Entre los arbólitos y arbustos menores de 3 m de alto se encuentran: *Besleria pendula*, *Dendropanax arboreus*, *Eugenia cf. oerstediana*, *Psychotria amita*, *P. cf. lindenii*, *Piper aequale*, y los helechos arborescentes *Alsophila erinacea*, *Cyathea kalbreyeri* y *C. fulva*. En algunos lugares, en el sotobosque, se pueden encontrar también colonias densas de hierbas perennes latifoliadas como *Sphaeradenia laucheana*, *Heliconia hirsuta* y *Renealmia nicolaoides*. En el estrato rasante pueden estar presentes hierbas pequeñas como *Heppiella viscosa* y los helechos *Danaea moritziana*, *Arachniodes denticulada*, y *Asplenium radicans*.

Sintaxonomía: La asociación Conchocarpo larensis - Coussareetum moritziana fue definida en base a cinco levantamientos de 0,1 ha, con un total de 145 especies con DAP \geq 2,5 cm.

Esta asociación se disgrega de las otras dos asociaciones de bosques de la alianza por la presencia diagnóstica de *Conchocarpus larensis*, *Coussarea moritziana*, *Meliosma pittieriana*, *Hedyosmum cf. gentryi*, *Pseudolmedia rigida* y *Cyathea kalbreyeri*. Otras especies diagnósticas en esta asociación, aunque en menor abundancia y frecuencia, pero a su vez, ausentes en las otras asociaciones, son: *Alsophila erinacea*, *Asplundia vagans*, *Eugenia grandiflora*, *Machaerium cf. floribundum*, *Petrea pubescens*, *Piper arboretum*, *Salacia aff. cordata* y *Tocoyena costanensis*.



Figura 3. Bosques subandinos de la asociación Conchocarpo larensis - Coussareetum moritziana. Parcela 10: 1650 m, vertiente Sur. **Cc:** *Chrysophyllum caimito*; **Ccu:** *Cybianthus cuspidatus*; **Cm:** *Coussarea moritziana*; **Cl:** *Conchocarpus larensis*; **Da:** *Dendropanax arboreus*; **Gu:** *Geonoma undata*; **Ho:** *Heronima oblonga*; **Mo:** *Mabea occidentalis*; **Mb:** *Eugenia* sp.; **Mp:** *Meliosma pittieriana*; **Pp:** *Petrea pubescens*; **Pl:** *Psychotria* cf. *lindenii*; **Wp:** *Wettinia praemorsa*.

Las especies del dosel *Aniba* cf. *cinnamomiflora*, *Protium tovarensis*, *Miconia lonchophylla*, *Sloanea guianensis* y *Wettinia praemorsa* presentes en esta asociación, están ausentes también en la asociación previa, pero son muy comunes en los bosques de la siguiente asociación Croizatio brevipetiolatae - Wettinietum praemorsae de la alianza Farameo killipii - Prunion moritziana.

Ecología y distribución: Los bosques de la asociación Conchocarpo larense - Coussareetum moritziana se localizan principalmente en el extremo nor-oriental del Ramal de Guaramacal (sectores Laguna Negra, El Mogote, El Alto) a altitudes entre 1.600 y 1.900 m en ambas vertientes Norte y Sur, así como también alrededor de 2.100 m en el sector nor-occidental en Quebrada Honda.

B. VEGETACION DE BOSQUES SUBANDINOS Y ANDINOS DEL GRUPO DE COMUNIDADES DE LA ALIANZA FARAMEO KILLIPII - PRUNION MORITZIANAE CUENLO & CLEEF 2009 (Tabla 1).

(Bosques subandinos y Andinos de *Faramea killipii* y *Prunus moritziana*)

Fisionomía y composición: Estos son bosques húmedos con densidad y alturas de árboles de media a alta. Los árboles más importantes en cuanto a su abundancia, frecuencia y área basal pertenecen a las familias Euphorbiaceae, Melastomataceae, Rubiaceae, Arecaceae, Clusiaceae, Lauraceae, Cyatheaceae, Chloranthaceae, Myrtaceae y Cunoniaceae.

Las diez familias más diversas en especies en este grupo de comunidades de bosque son: Melastomataceae, Lauraceae, Rubiaceae, Euphorbiaceae, Myrtaceae, Myrsinaceae, Cyatheaceae, Clusiaceae, Arecaceae y Chloranthaceae.

Las principales especies del dosel son las mismas que se mencionan para el grupo de bosques a nivel de orden de *Meliosma tachirensis* y *Alchornea grandiflora*. Adicionalmente, otras especies del dosel importantes en los bosques de esta alianza son: cf. *Elaeoluma nuda*, *Hieronyma moritziana*, *Prunus moritziana*, *Ocotea leucoxylon*, *O. vaginans*, *Weinmannia balbisiana* y *Zanthoxylum melanostictum*. Las especies más comunes en el subdosel son *Faramea killipii*, *Clethra fagifolia* y *Eugenia* cf. *tamaensis*. En estos bosques también son muy comunes las lianas y bejucos como *Mikania banisteriae*, *Diogenesia tetrandra*, y *Mikania nigropunctata*. En el sotobosque son muy comunes los arbustos de *Cybianthus iteoides* y *Symbolanthus vasculosus*.

Sintaxonomía: Se reconocen dos asociaciones en esta alianza. Definidas en base a 23 parcelas que incluyeron 228 especies con DAP ≥ 2,5 cm pertenecientes a 118 géneros y 60 familias.

Las especies diagnosticas en el dosel son *Prunus moritziana* y *Zanthoxylum melanostictum*, y en el subdosel son *Faramea killipii* y *Clethra fagifolia*.

Para esta alianza también se consideran diagnósticas a *Miconia tovarensis*, *Rudgea tayloriae*, a los helechos arborescentes *Cyathea caracasana* y *C. pauciflora* y a los arbólitos *Anaectocalyx bracteosa* y *Cybianthus iteoides*.

Esta alianza contiene la asociación de bosque subandino Croizatio brevipetiolatae - Wettinietum praemorsae, y la asociación de bosque Andino Schefflero ferrugineae - Cybianthetum laurifolii.

Ecología y distribución: La alianza de *Faramea killipii* y *Prunus moritziana* incluye las comunidades de bosque subandino y Andino presentes a altitudes entre 1770 y 2600 m en la vertiente Sur, y desde alrededor de 1950 hasta cerca de 2600 m en la vertiente Norte.

3. Bosques subandinos de la asociación Croizatio brevipetiolatae - Wettinietum praemorsae

Cuello & Cleef 2009

(Bosques subandinos de *Croizatia brevipetiolata* y *Wettinia praemorsa*) Fig. 4

Fisionomía y Composición: Estos bosques son de estatura y densidad medias. Presentan un dosel que alcanza entre 15 a 25 m de altura, con algunos árboles emergentes que llegan a 26-30 m de alto. Entre las especies del dosel, además de las ya mencionadas para la alianza y grupo superior, las más prominentes son *Aniba cinnamomiflora*, *Elaeagia ruiz-teranii*, *Protium tovarensis*, *Miconia lucida* y *Sloanea guianensis*. El subdosel alcanza una altura entre 5 y 15 m, caracterizado por la dominancia de la palma *Wettinia praemorsa*, la cual, ocasionalmente, puede llegar hasta 25 m de alto. *Croizatia brevipetiolata* es una especie muy abundante en el estrato del subdosel, junto con *Palicourea angustifolia*, *Piper longispicum* var. *glabratum* y *Geissanthus fragrans*, entre otras. La especie parásita *Aethanthes nodosus* es frecuente encontrarla en el dosel.

Las especies de epífitas más comunes en estos bosques son los helechos *Asplenium auriculatum*, *A. cuspidatum*, *A. harpeodes*, *Elaphoglossum cuspidatum*, *E. eximium*, *Hymenophyllum polyanthus*, *Melpomene xiphopteroides*, *Polypodium fraxinifolium*, *P. funckii*, *Polytaenium lineatum*, *Terpsichore subtilis*, *T. taxifolia* y *T. xanthotrichia*. También son epífitas comunes del dosel las bromeliáceas como *Guzmania mitis*, *Mezobromelia capituligera* y algunas especies de los géneros *Aechmea*, *Racinaea* y *Tillandsia*, así como la arácea *Philodendron fraternum*.

Entre las especies del estrato de arbólitos bajos (5 m) se encuentran: *Besleria pendula*, las palmitas *Geonoma jussieuana*, *Geonoma undata*, y los helechos arborescentes *Cyathea fulva*, *C. pauciflora*, *C. kalbreyeri*, *C. caracasana*, *Dicksonia sellowiana*. También se destacan en el sotobosque, las hierbas perennes latifoliadas como *Sphaeradenia lauehana* y *Anthurium nymphaeifolium*.

Sintaxonomía: La asociación *Croizatio brevipetiolatae - Wettinietum praemorsae* fue definida en base a doce levantamientos de 0,1-ha en los cuales se registró un total de 154 especies con DAP $\geq 2,5$ cm.

Las especies diagnósticas del dosel son: *Wettinia praemorsa*, *Meriania grandidens*, y *Miconia lucida*. *Wettinia praemorsa* también es diagnóstica en el subdosal, junto con *Croizatia brevipetiolata*.

En esta asociación se reconoce una subasociación y una variante: la subasociación de *hedyosmetosum cuatrecazanum* y la variante de *Protium tovarensense*.

Ecología y distribución: Los bosques de *Croizatia brevipetiolata* y *Wettinia praemorsa* corresponden a una franja más menos homogénea de bosques subandinos comprendida entre 1700 y ca. 2300 m de altitud a lo largo de ambas vertientes del Ramal de Guaramacal. La palma *Wettinia praemorsa*, localmente conocida como “mapora” es la especie más común, por lo que consecuentemente estos bosques son conocidos en la zona como “maporales”. Estos bosques pueden mostrar algunas variaciones en su composición y estructura entre 1700 y 1900 m en la vertiente sur (variante de *Protium tovarensense*), y entre 2100 y ca. 2300 m en la vertiente norte (subas. *He-dyosmetosum cuatrecazanum*), sin embargo, generalmente, mantienen una composición más o menos uniforme entre 1.900 y 2.200 m en ambas vertientes.



Figura 4. Bosque subandino de la asociación *Croizatio brevipetiolatae-Wettinietum praemorsae*. Parcela 1: 1960 m, Vertiente Norte. **Ac:** *Aniba cinnamomiflora*; **Ag:** *Alchornea grandiflora*; **Bp:** *Besleria pendula*; **Br:** *Billia rosea*; **Cb:** *Croizatia brevipetiolata*; **Cc:** *Cybianthus cuspidatus*; **Er:** *Elaeagia ruiz-teranii*; **Gf:** *Geissanthus fragrans*; **Mth:** *Miconia theaezans*; **Op:** *Ocotea puberula*; **Pa:** *Palicourea angustifolia*; **Pp:** *Palicourea puberulenta*; **Pm:** *Persea meridensis*; **Pl:** *Piper longiscum* var. *glabratum*; **Pb:** *Pouteria baheniana*; **Sc:** *Symbolanthus calygonus*; **Sg:** *Sloanea guianensis*; **Wp:** *Wettinia praemorsa*.

Croizatio brevipetiolatae - Wettinietum praemorsae

3.1. Subasociación *hedyosmetosum cuatrecazanum*

(Subasociación de *Hedyosmum cuatrecazanum*)

Fisionomía y composición: El dosel alcanza entre 10 y 25 m de altura con árboles emergentes que alcanzan hasta 28 m. La composición se mantiene como la descrita para la asociación. Siendo especies importantes en el dosel, *Casearia tachirensis*, *Perrottetia quinduensis*, *Meriania macrophylla*, *Miconia theaezans* var. *longifolia*, *Sapium stylare* y *Turpinia occidentalis*. Otras especies que algunas veces forman parte también del dosel son: *Aegiphila ternifolia*, *Hedyosmum cuatrecazanum*, *Trichilia septentrionalis* y *Wettinia praemorsa*. Entre los árboles de 5 a 10 m de alto, se encuentran: *Croizatia brevipetiolata*, *Eugenia cf. tamaensis*, *Geissanthus fragrans*, *Hedyosmum cuatrecazanum*, *Meriania grandidens*, *Palicourea demissa*, *P. puberulenta*, *Piper longispicum* var. *glabratum* y *Prunus moritziana*. En el estrato de 2 a 5 m de alto se registraron los helechos arbóreos *Cyathea fulva* y *Sphaeropteris* sp., así como arbolitos de *Cestrum darcyanum*, *Gordonia fruticosa*, *Guarea kunthiana*, *Miconia amilcariana*, *M. mesmeana* subsp. *longipetiolata*, *Persea peruviana*, *Saurauia yasicae*, *Solanum confine* y *Trichilia hirta*; los arbustos *Cybianthus cuspidatus* y *Ruellia tubiflora* var. *tetraстichantha* y las palmitas *Geonoma orbigniana* y *G. jussieuana*.

Sintaxonomía: La subasociación de *hedyosmetosum cuatrecazanum* se definió en base a tres levantamientos de 0,1-ha en los que se registró un total de 72 especies con DAP $\geq 2,5$ cm.

Las especies diagnósticas del dosel son *Casearia tachirensis*, *Hedyosmum cuatrecazanum*, *Palicourea demissa* y *Sapium stylare*. En el subdosal las especies diagnósticas son: *Aegiphila ternifolia*, *Cestrum darcyanum*, *Croizatia brevipetiolata* y *Trichilia septentrionalis*.

Ecología y distribución: La subasociación de bosque subandino de *hedyosmetosum cuatrecazanum* se localiza entre 2.100 y 2.300 m de altitud en la vertiente norte del Ramal de Guaramacal, específicamente se pueden observar a lo largo de la vía que conduce a las antenas. Estos bosques (por ej. a 2.300 m) se encuentran sobre terrenos con pendientes de 20-25%, y sobre suelos de profundidad variable (0 - 100 cm), con texturas arenosas, con 20-50% de fragmentos gruesos, de colores marrón rojizo en las capas superficiales (0 - 20 cm) rojo amarillento en las capas más profundas (20-100 cm). El pH aumenta con la profundidad, desde 4 a 4,4; mientras que el porcentaje de materia orgánica disminuye de 7.5 a 3% (Marvél & Schargel, 1999).

3.2. Variante de *Protium tovarensense*

Fisionomía y composición: Los bosques de la variante de *Protium tovarensense* de la asociación *Croiza-*

tio brevipetiolatae -Wettinietum praemorsae tienen una estatura y densidad medias. Presentan un dosel denso, de 15 a 25 m de alto, con algunos arboles emergentes de hasta 30 m de alto. Basicamente, se componen de las mismas especies indicadas para la asociación, pero con la particular abundancia de *Protium tovarens*, *Coccoloba* cf. *llewelynii*, *Weinmannia sorbifolia*, *Hedyosmum* cf. *gentryii*, *Weinmannia glabra*, *Myrcia acuminata*, *Meliosma tachirensis* y *Miconia lucida*, entre otras. El subdosel alcanza entre 8 y 12 m, representado principalmente por *Aiphanes stergiosii*, *Cyathea pauciflora*, *C. fulva*, *C. kalbreyeri*, *Eschweilera perumbonata*, *Eugenia tamaensis*, *Matayba campstoneura*, *Myrcia* cf. *sanisidrensis*, *Palicourea apicata* y *Weinmannia glabra*. Adicionalmente, se observaron en esta comunidad, bejucos de *Cissus obliqua*, epífitas como *Columnea sanguinea*, *Mezobromelia capituligera*; el helecho trepador *Hypolepis nigricens*, los arbustos *Notopleura steyermarkiana*, *Symbolanthus vasculosus*, *Cavendishia bracteata*, *Geonomia jussieuana* y el helecho terreste *Huperzia reflexa*.

Sintaxonomía: La variante de *Protium tovarens* fue definida en base a tres levantamientos de 0,1-ha en los que se registraron un total de 75 especies con DAP $\geq 2,5$ cm.

Estos bosques se distinguen por la presencia de las especies características *Protium tovarens* y *Weinmannia sorbifolia*, así como también la palma *Aiphanes stergiosii* (6 - 12 m). Esta palma, aunque abundante en estos bosques, parece tener una distribución muy restringida, ya que hasta el presente se conoce solo de esta comunidad, de donde la especie fue recolectada por primera vez durante la realización de este estudio y de allí se basa la documentación y descripción original de la especie.



Figura 5. Interior del bosque subandino en la Parcela No. 30 de la comunidad de Croizatio brevipetiolatae-Wettinietum praemorsae variante de *Protium tovarens* a 1875 m. vertiente Sur, Sector Agua Fria-La Peña.

Ecología y distribución: Los bosques de la variante de *Protium tovarens* se localizan entre (1.600-) 1.700 y 1.900 m de altitud en la vertiente Sur del Ramal de Guaramacal, sector Agua Fria, en el límite entre los estados Portuguesa y Trujillo ("Alto de La Divisoria de La Concepción") y las áreas más arriba

del poblado de "La Peña de Agua Fría" (Fig. 5). Estos bosques se ubican en sitios con pendientes muy pronunciadas y suelos muy superficiales y húmedos, con gran cantidad de fragmentos rocosos. Debido a su inaccesibilidad, estos bosques se mantienen muy prístinos. En los bosques cercanos a el Alto de La Divisoria de La Concepción, se observaron árboles de *Podocarpus oleifolius* creciendo en las zonas de cumbre de este sector de la montaña a alrededores de 1.900 m de altitud.

4. Bosques andinos de la asociación Schefflera ferruginea - Cybianthetum laurifolii Cuello & Cleef 2009

(Bosques Andinos de *Schefflera ferruginea* y *Cybianthus laurifolius*)

Fisionomía y composición: Corresponde a bosques nublados, húmedos, con un dosel entre 8-18 m, y con algunos árboles emergentes aislados de hasta 22 m. Entre las especies mas comunes en el dosel se encuentran: *Eugenia* cf. *tamaensis*, *Ilex myricoides*, *Miconia tinifolia*, *Ocotea* aff. *karsteniana*, *Podocarpus oleifolius* var. *macrostachyus*, *Trichilia septentrionalis* y *Weinmannia glabra*.

La estructura de la comunidad está dominada por una gran abundancia de individuos delgados menores de 10 cm de DAP. Entre las especies con mayor abundancia se encuentran: *Calyptanthes meridensis*, *Clethra fagifolia*, *Critoniopsis paradoxa*, *Cybianthus laurifolius*, *Eugenia* cf. *tamaensis*, *Farmaea killipii*, *Hedyosmum crenatum*, *Ilex laurina*, *Miconia ulmarioides*, *Myrsine coriacea*, *Palicourea apicata*, *Schefflera ferruginea* y *Weinmannia glabra*. Los hemiepífitos como *Clusia alata* y *C. trochiformis* también son muy comunes en el dosel. Las epífitas son muy abundantes, se destacan: *Pecluma divaricata*, *Peperomia peltoidaea*, *Racinaea* sp., varias especies de orquídeas de los géneros *Pleurothallis* (*P. semiscabra*, *P. archidiaconi*, *P. siphoglossa*, *P. bivalvis*, entre otras), y *Stelis*. También están presentes la parásita *Aetanthus nodosus* y la trepadora *Sphaeradenia laucheana*, así como varias especies de bejucos y lianas pertenecientes a las familias Ericaceae y Asteraceae, tales como *Diogenesia tetrandra*, *Macleania rupestris*, *Mikania nigropunctata*, *M. stuebelii*, *Pentacalia vicelliptica* y *Themistoclesia dependens*.

En el estrato bajo, abundan arbólitos o arbustos melastomatáceos (2-3 m), tales como: *Anaectocalyx bracteosa*, *Miconia ulmarioides* y *M. suaveolens*. Los helechos arbóreos *Cyathea fulva*, *C. caracasana*, *C. pauciflora* y *Dicksonia sellowiana* son muy abundantes y frecuentes, así como colonias de bambúes de *Rhipidocladum geminatum*.

En el sotobosque se encuentran abundantes arbustos de *Notopleura steyermarkiana* y *Psychotria aubletiana*, palmitas de *Geonomia jussiaeana* y *G. orbigniana*, los helechos terrestres *Lycopodium*

jussiaeae y *Culcita conifolia* y algunas hierbas como *Rhynchospora tuerckheimii* y *R. immensa*.

Sintaxonomía: Los bosques de la asociación Schefflero ferrugineae - Cybianthetum laurifolii están representados por once levantamientos (diez de 0,1-Ha y uno de 0,03-Ha) en los que se registraron un total de 158 especies con DAP ≥ 2,5 cm. Las especies diagnósticas son: *Cybianthus laurifolius*, *Hedyosmum crenatum*, *Miconia ulmarioides*, *Myrsine coriacea* y *Schefflera ferruginea*.

Ecología y distribución: Los bosques de la asociación Schefflero ferrugineae - Cybianthetum laurifolii representan un tipo de vegetación transicional entre el bosque subandino y el bosque Andino, localizado por encima de 2.300 m de altitud en la vertiente norte, pero también en sitios más bajos (2.100 - 2.250 m) en áreas cercanas a crestas o cumbres bajas. Estos sitios se caracterizan por una mayor densidad de arbólitos delgados y un dosel bajo. También por la presencia de un grupo de especies con hojas más pequeñas típicas del bosque andino creciendo junto con las especies de hojas más grandes propias del bosque subandino. Esta condición transicional es comparable a la descrita por Kelly *et al.* (1994) en los bosques de "La montaña del teleférico" de Mérida.

Schefflero ferrugineae - Cybianthetum laurifolii

4.1. Subasociación typicum

(Subasociación de *Cybianthus laurifolius*)

Fisionomía y composición: La estructura y composición de estos bosques se mantiene como la descrita para la asociación. Adicionalmente, se encuentran como las especies más importantes del dosel a: *Dioicodendron dioicum*, *Gaiadendron punctatum*, *Ilex truxillensis* var. *bullatisima*, *Meliosma venezuelensis*, *Myrcia aff. guianensis*, *Ocotea sericea* y *Symplocos bogotensis*.

Sintaxonomía: Los bosques de Schefflero ferrugineae - Cybianthetum laurifolii subasociación typicum están representados en siete parcelas, con un total de 96 especies con DAP ≥ 2,5 cm. Las especies diagnósticas son *Brunellia cf. integrifolia*, *Calyptranthes cf. meridensis*, *Palicourea apicata* y *Panopsis suaveolens*.

Ecología y distribución: Los bosques de la subasociación de *Cybianthus laurifolius* (típica) se localizan entre 2.350 - 2.580 m en la vertiente Norte del Ramal de Guaramacal, particularmente en el sector central a lo largo de la carretera que conduce a las antenas. Esta comunidad de bosques también se observa a lo largo de las crestas entre 2.260-2.570 m en la vertiente Norte del sector Agua Fría y en las mismas condiciones alrededor de 2.250 m en el sector El Santuario al noroeste del Parque.

Schefflero ferrugineae - Cybianthetum laurifolii

4.2. Subasociación miconietosum suaveolentis

(Subasociación de *Miconia suaveolens*)

Fisionomía y composición: Estos bosques tienen un aspecto muy irregular en el dosel, el cual alcanza entre 8 y 15 m, con pocos árboles emergentes aislados que pueden alcanzar hasta 18-20 m. Algunos de los árboles más altos son: *Alchornea grandiflora*, *Miconia theazans*, *M. tinifolia*, *M. tovarensis* y *Prunus moritziana*. Los hemiepífitos *Clusia trochiformis* y *C. alata*, con raíces aéreas múltiples, también son muy abundantes.

Las especies más comunes del dosel son *Aegiphila moldenkeana*, *Clethra fagifolia*, *Critoniopsis paradox*, *Cybianthus laurifolius*, *Hedyosmum translucidum*, *Hedyosmum sp. A*, *H. crenatum*, *Ilex laurina*, *Weinmannia lechleriana* y *W. fagaroides*. La presencia de helechos arborescentes es muy característica en estos bosques, siendo *Cyathea pauciflora* la especie más abundante. El sotobosque está dominado por pequeños arbólitos de las Melastomataceae, como: *Miconia suaveolens*, *M. mesmeana* subsp. *longipetiolata*, *M. theaezans* y *Anaectocalyx bracteosa*; algunos arbustos como *Symbolanthus vasculosus*, el bambú *Chusquea purdieana* y la palma *Geonoma jussieuana*, entre otros.

Sintaxonomía: Los bosques de la subasociación miconietosum suaveolentis están representados en cuatro levantamientos de 0,1-Ha, con un total de 73 especies con DAP ≥ 2,5 cm. Estos bosques difieren a los de la subasociación typicum por la presencia de especies diagnósticas de *Critoniopsis paradox*, *Hedyosmum sp. A*, *Heronima scabrida* y *Miconia suaveolens*, las cuales, con la excepción de *Critoniopsis paradox*, están ausentes en esa subasociación.



Figura 6. Bosque Andino de la asociación Schefflero ferrugineae-Cybianthetum laurifolii subasociación miconietosum suaveolentis. Parcela 6: 2500 m, Vertiente Sur. **Ca:** *Clusia alata*; **Cf:** *Clethra fagifolia*; **Cp:** *Critoniopsis paradox*; **Cp:** *Cyathea pauciflora*; **Gj:** *Geonoma jussieuana*; **Hs:** *Heronima scabrida*; **Mth:** *Miconia theazans*; **Ms:** *Miconia suaveolens*; **Mto:** *Miconia tovarensis*; **Mv:** *Meliosma venezuelensis*; **Hsp:** *Hedyosmum sp. A*; **Wl:** *Weinmannia lechleriana*. **Rt:** *Rudgea tayloriae*.

Ecología y distribución: Los bosques de la subasociación *Miconia suaveolens* se localizan entre 2.100 y 2.600 m en la vertiente sur del sector Guaramacal. Estos bosques húmedos se localizan sobre laderas muy inclinadas y afectadas por deslizamientos de tierra. Los movimientos en masa son frecuentes y ampliamente observados en las partes más altas de la vertiente sur, los cuales son generados por las altas precipitaciones que ocurren allí.

En general, estos bosques tienen una diversidad de especies baja, algunos taxa que son comunes a la misma altitud en la vertiente norte, en sitios estables y menos pendientes, están ausentes en estos bosques. Aquí se aprecia una mayor abundancia de individuos con raíces fulcreas, indicadoras de adaptación a superficies pendientes en un régimen muy húmedo (Cleef *et al.*, 1984).

C. VEGETACIÓN DE BOSQUES ALTOANDINOS DEL GRUPO DE COMUNIDADES DE LA ALIANZA RUILOPEZIO PALTONIOIDES - CYBIANTHION MARGINATI CUELLO & CLEEF 2009. (Tabla 2)

(Bosques altoandinos del grupo de comunidades de *Ruilopezia paltonioides* y *Cybianthus marginatus*)

Fisionomía y composición: Son bosques densos y bajos, con un dosel desde 3-5 a 12-14 m de altura, conformado por individuos delgados y de hojas pequeñas.

Sintaxonomía: Se reconocen tres comunidades en este grupo, definidas a partir de 11 levantamientos de diferentes tamaños que incluyen 69 especies, correspondientes a 47 géneros y 28 familias de plantas vasculares (Tabla 1). Se destacan por su diversidad y abundancia las familias Asteraceae, Ericaceae, Myrsinaceae, Melastomataceae, Cunoniaceae y Aquifoliaceae.

Las comunidades de bosques agrupadas en esta alianza son tres: la comunidad de *Geissanthus andinus* y *Miconia jahnii*, en la cual se distingue una subcomunidad dominada por *Freziera serrata*; la comunidad de *Gaultheria anastomosans* y *Hesperomeles obtusifolia* y la comunidad de *Libanothamnus gri-finnii*. En todas estas comunidades son frecuentes en el dosel las especies diagnósticas *Cybianthus marginatus*, *Ilex guaramacalensis*, *Miconia tinifolia*, *Myrsine dependens*, *Symplocos tamana*, así como también la especie caulirosuleta *Ruilopezia paltonioides* y otras especies de arbólitos como *Monochaetum discolor*, *Pentacalia cachaensis*, y *Vaccinium corymbodendron*. Son también comunes la liana *Themistoclesia dependens* y en el sotobosque, el helecho arbóreo *Blechnum schomburgkii*.

Ecología y distribución: El grupo de comunidades de bosque de *Ruilopezia paltonioides* y *Cybianthus marginatus* se compone de bosques andinos y alto-andinos localizados entre 2.750 y 2.950 m en a lo largo de la zona de cumbre del Ramal de Guarama-

cal. Esta zona altitudinal se caracteriza por una humedad relativa alta, evidenciada por neblinas permanentes y lluvias frecuentes con una alta densidad de epífitas de briófitas y de hepáticas.

5. Bosques andinos/altoandinos de la Asociación *Geissantho andini* -*Miconietum jahnii* Cuello & Cleef 2009

(Bosques andinos/altoandinos de *Geissanthus andinus* y *Miconia jahnii*)

Fisionomía y composición: Estos bosques andinos/altoandinos se caracterizan por presentar una estatura baja con una densidad de individuos alta y un sotobosque ralo con una capa de hojarasca gruesa. También es característico una alta densidad de epífitas, principalmente helechos, orquídeas, musgos y hepáticas.

El dosel puede alcanzar entre 6 y 14 m de alto, con algunos árboles emergentes que llegan hasta 16 m, entre ellos se destacan: *Ilex guaramacalensis*, *Miconia jahnii*, *Myrsine dependens* y *Symplocos tamana*.

Las especies más abundantes que conforman el dosel son *Miconia tinifolia*, *Symplocos tamana*, *Cybianthus marginatus*, *Myrsine dependens*, *Miconia jahnii*, *Geissanthus andinus*, *Ilex guaramacalensis*, *Diplostephium obtusum*, *Vaccinium corymbodendron*, *Drimys granadensis* y *Oreopanax discolor*, entre otras.

En estos bosques es muy común la presencia de lianas y bejucos, tales como: *Fuchsia membranacea*, *Pentacalia theaefolia*, *Thibaudia floribunda*, *Disterigma alaternoides*, *Mikania stuebelii*, *Themistoclesia dependens* y *Pentacalia vicelliptica*. Es llamativa la presencia de las epífitas vasculares: *Guzmania squarrosa*, *Odontoglossum schillerianum*, *Racinaea tetrantha*, y varias especies de helechos de los géneros *Polypodium* y *Asplenium*.

La especie de bambú *Chusquea spencei* se puede encontrar dentro del bosque, formando grupos densos con múltiples culmos que pueden alcanzar hasta 8 m de alto y 3 cm de diámetro.

En el sotobosque es común la presencia de arbustos de *Macrocarpaea bracteata*, rosetas de Bromeliaceae (Cuello 2816) y arbustos postrados de *Psychotria dunstervilleorum*. Creciendo entre o sobre la capa de hojarasca se pueden encontrar algunas hierbitas rastreras como *Hydrocotyle venezuelensis* y *Drymaria ovata* y la orquídea terrestre *Cranichis antioquensis*. En el sotobosque también es común encontrar la orquídea terrestre *Cyrtochilum megaphyllum* con inflorescencias tan largas que llegan hasta 2 m de longitud. Otras hierbas rastreras como *Sibthorpia repens*, especies de *Pilea*, *Rhynchospora guaramacalensis* y *Carex jamesonii* son también comunes.

Tabla 2. Tabla fitosociológica de los bosques montanos del Ramal de Guaramacal, Venezuela. Comunidades de bosques andinos/altoandinos. 5: Geissantho andini-Miconietum jahni; 5.1: Subcommunity of *Freziera serrata*. 6: Libanothamnetum griffinii. 7: Gaultherio anastomosans-Hesperomeletum obtusifoliae.

Parcela No.	39	35	36	37	38	43	44	PL3	34	40	41
Área 1x10 (m ²)	100	100	40	100	20	5	10	10	20	20	40
No. de Especies (DAP ≥ 2,5 cm)	41	27	21	18	17	9	10	10	18	19	22
A	2	2	2	2	2	3	3	2	3	2	2
I	7	8	8	8	8	0	0	8	0	9	9
t	5	9	7	7	1	6	5	3	5	5	5
(m)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Vertiente	N	N	N	N	N	S	N	N	S	S	S
Alianza											
Asociación											
Subasociación	5.1										
Asoc. 5. Geissantho andini - Miconietum jahni											
<i>Weinmannia lechleriana</i>	5	2	1	.	1	1
<i>Geissanthus andinus</i>	2	1	4	2	1	1
<i>Miconia jahni</i>	1	2	3	4	1
<i>Drimys granadensis</i>	1	1	2	1
<i>Oreopanax discolor</i>	2	2	2	1	1	1
<i>Disterigma alaternoides</i>	1	2	1	1	.	.
<i>Thibaudia floribunda</i>	.	1	1	2	1	.
<i>Pentacalia theifolia</i>	.	1	.	2
<i>Mikania stuebelii</i>	1	.	.	1
Subcomunidad 5.1. Freziera serrata											
<i>Hedyosmum translucidum</i>	3	.	1
<i>Freziera serrata</i>	3
<i>Weinmannia auriculata</i>	3	.	.	.	1	.	.	2	.	.	.
<i>Weinmannia karsteniana</i>	2	.	.	.	1
<i>Rhipidocladum geminatum</i>	2
<i>Podocarpus oleifolius</i>	2
Asoc. 6. Libanothamnetum griffinii											
<i>Libanothamnus griffinii</i>	5	5	5	5	1	.	.
Asoc. 7. Gaultherio anastomosans - Hesperomeletum obtusifoliae											
<i>Hesperomeles obtusifolia</i>	.	1	1	1	.	2	3	.	3	4	4
<i>Diplostephium obtusum</i>	.	2	4	.	.	1	.	.	4	2	1
<i>Gaultheria anastomosans</i>	1	.	3	3	1
<i>Pentacalia greenmanniana</i>	1	2
<i>Ageratina theifolia</i>	1	.	.	.	1	.
Alianza Ruilopezio paltonioides - Cybianthion marginati											
<i>Miconia tinifolia</i>	3	5	4	5	1	2	1	2	1	2	3
<i>Cybianthus marginatus</i>	1	4	4	2	3	2	4	5	5	5	5
<i>Myrsine dependens</i>	3	4	3	3	1	2	1	.	2	3	4
<i>Vaccinium corymbodendron</i>	1	1	2	2	1	1	.	3	3	3	4
<i>Pentacalia cachacoensis</i>	1	1	1	2	1	.	1	.	1	2	2
<i>Ruilopezia paltonioides</i>	.	1	1	.	1	.	1	2	1	1	3
<i>Blechnum schomburgkii</i>	.	1	.	1	1	1	1	4	3	4	.
<i>Monochaetum discolor</i>	1	1	.	.	2	.	.	2	1	.	.
<i>Symplocos tamanha</i>	3	5	3	3	1	.	.	.	1	1	1
<i>Ilex guaramacalensis</i>	1	2	2	3	1	.	.	2	1	1	1
<i>Themistoclesia dependens</i>	1	1	1	2	.	.	2
<i>Monnina sp.</i>	.	1	1	.	1	.	.	.	1	.	1
<i>Chusquea angustifolia</i>	.	1	.	2	1
<i>Chaetolepis lindeniana</i>	.	1	1	.	.
<i>Palicourea jahni</i>	1
<i>Weinmannia fagaroides</i>	1	1
<i>Pentacalia vicelliptica</i>	.	1
<i>Gaiadendron punctatum</i>	1
<i>Clethra fagifolia</i>	2	1	.	.	1
<i>Miconia mesmeana</i>	1
<i>Clusia alata</i>	1
<i>Cyathea fulva</i>	1	1
	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1
	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1

Otras especies: *Macrocarpaea bracteata* 39 (1), *Ocotea calophylla* 39 (1), *Cestrum darcyanum* 39(1), *Cybianthus laurifolius* 39 (1), *Myrsine coriacea* 39 (1), *Ilex myricoides* 39 (1), *Persea aff. mutisii* 39 (1), *Psammisia hookeriana* 41(1).

Sintaxonomía: La asociación de *Geissanthus andinus* - *Miconietum jahnnii* se definió en base a cuatro levantamientos (tres de 0,1 Ha y uno de 0,04 Ha) en los cuales se registraron un total de 53 especies de plantas vasculares con DAP \geq 2,5 cm.

Esta comunidad se distingue por las especies diagnósticas del dosel *Miconia jahnnii*, *Geissanthus andinus*, *Weinmannia lechleriana* y por la gran abundancia de la especie *Miconia tinifolia*. También se consideran diagnósticas *Disterigma alaternoides*, *Oreopanax discolor*, *Pentacalia theaefolia* y *Thibaudia floribunda*.

En esta asociación se reconoce una subcomunidad de bosque dominado por *Freziera serrata*, basado en un solo levantamiento de 0,1 Ha.

Ecología and Distribución: Los bosques húmedos enanos de *Geissanthus andinus* y *Miconia jahnnii* cubren una extensión considerable en la zona del Páramo El Pumar, hacia el centro-oeste de las cimas del Ramal de Guaramacal.

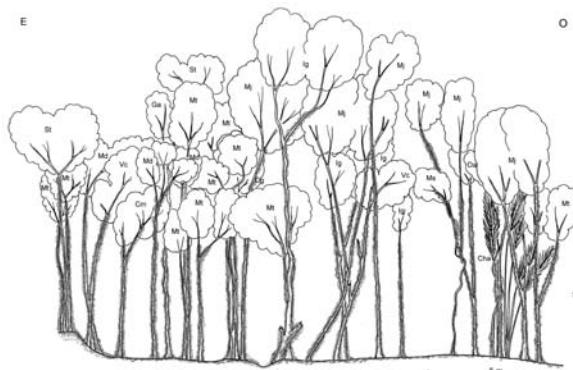


Figura. 7. Bosque Andino/altoandino de la asociación *Geissanthus andinus*-*Miconietum jahnnii*. Parcela 37: 2890 m. Páramo El Pumar. **Cm:** *Cybianthus marginatus*; **Cha:** *Chusquea spencii*; **Da:** *Disterigma alaternoides*; **Dg:** *Drimys granadensis*; **Ga:** *Geissanthus andinus*; **Ig:** *Ilex guaramacalensis*; **Md:** *Myrsine dependens*; **Mj:** *Miconia jahnnii*; **Mt:** *Miconia tinifolia*; **Vc:** *Vaccinium corymbodendron*.

5.1. Subcomunidad de *Freziera serrata*

Fisionomía y composición: La subcomunidad de *Freziera serrata* corresponde a un bosque denso, el cual presenta un dosel más alto que los bosques típicos de esta asociación, que alcanza unos 14 m con árboles emergentes que llegan hasta 18 m. Entre los árboles del dosel más comunes (en orden de abundancia) se encuentran las especies de bosque andino: *Weinmannia lechleriana*, *Freziera serrata*, *Myrsine dependens*, *Hedyosmum translucidum*, *Weinmannia auriculata*, *Clethra fagifolia* var. *fagifolia*, *Symplocos tamana*, *Miconia tinifolia*, *Clusiaria alata*, *Gaiadendron punctatum*, *Weinmannia karsteniana*, *Oreopanax discolor*, *Geissanthus andinus*, *Ilex myricoides*, *Drimys granadensis*, *Miconia*

jahnnii, *Ilex guaramacalensis*, *Paragynoxys cuatrecasasii*, *Weinmannia fagaroides*, *Ocotea calophylla*, *Myrsine coriacea*, *Persea aff. mutisii* y *Podocarpus oleifolius* var. *macrostachyus*. También están presentes algunas de las especies típicas de bosque enano paramero, tales como: *Cybianthus marginatus*, *Monochaetum discolor*, *Vaccinium corymbodendron*, *Disterigma alaternoides* y *Pentacalia chacoensis*.

En el subdosel se encuentran colonias densas de bambúes altos de *Rhipidocladum geminatum* y arbólitos de tallo delgado como *Cybianthus laurifolius*, *Miconia mesmeana* subsp. *longipetiolata*, *Baccharis brachylaenoides*, *Cestrum darcyanum*, *Oreopanax discolor*, helechos arbóreos de *Cyathea fulva*, y arbustos de *Macrocarpaea bracteata*. También están presentes las lianas y bejucos: *Thermistoclesia dependens*, *Disterigma alaternoides*, *Mikania stuebelii* y *Passiflora truxillensis*, y el helecho epítito *Terpsichore xanthotrichia*. En el sotobosque se encuentran colonias densas de la gramínea bambusoide *Chusquea steyermarkii* así como individuos de *Rhynchospora guaramacalensis*.

Sintaxonomía: Esta subcomunidad de Bosque Andino de *Freziera serrata* fue descrita basada en un solo levantamiento de 0,1 ha en el cual se registraron 40 especies leñosas con DAP \geq 2,5 cm. Las especies diagnósticas del dosel son: *Paragynoxys cuatrecasasii*, *Freziera serrata*, *Hedyosmum translucidum*, *Ocotea calophylla*, *Weinmannia auriculata*, *W. karsteniana* y *W. lechleriana*.

Ecología y Distribución: La subcomunidad de *Freziera serrata* se conoce solamente de un pequeño lote de bosque remanente de Bosque Andino ubicado a 2.750 m en un área de vertientes muy pendientes y de difícil acceso en la vertiente Norte del Ramal de Guaramacal. Este remanente de bosque está bordeado por un lado por la carretera que conduce al páramo y el área de las antenas, y por el otro lado por el área de clareado de mantenimiento de los cables de electricidad que llegan a las antenas. Esta comunidad se incluyó en este estudio, por representar un remanente de bosque andino que se encuentra justo en el límite del área ocupada por vegetación paramera.

6. Bosque altoandino de la Asociación *Libanothamnetum griffinii* Cuello & Cleef 2009.

(Bosque altoandino de *Libanothamnus griffinii*)

Fisionomía y composición: Esta comunidad está representada por bosques enanos muy densos, caracterizados a la distancia por copas de aspecto blanquesino, y conformados por arbólitos de tallos delgados de 3 a 5 m de alto y dominados casi exclusivamente por la especie espeletiñoide *Libanothamnus griffinii*. Entre las demás especies (escasas) se pueden encontrar: *Clethra fagifolia*, *Cy-*

bianthus marginatus, *Miconia jahnii*, *M. tinifolia*, *Monnieria* sp., *Monochaetum discolor*, *Palicourea jahnii*, *Weinmannia auriculata*, *W. karsteniana* y *W. lechleriana*.

Sobre los troncos de los arbolitos, crece una alta densidad de especies de hepáticas principalmente pertenecientes al género *Plagiochila* (Cuello 3040, 3043), así como especies del género *Riccardia* y de pequeños helechos como *Trichomanes* sp. (Cuello 2938) y *Lellingeria myosuroides*.

El sotobosque es muy ralo y pobre en especies. Se pueden observar algunas colonias dispersas del helecho terrestre *Culcita coniifolia*, algunos individuos volubles sobre troncos *Eriosorus flexuosus* y el helecho caulirosuleto *Blechnum schomburgkii*. Se encuentran creciendo entre la hojarasca y formando colonias la orquídea terrestre *Brachionidium tuberculatum*, el helecho licopodio *Huperzia* sp. (Cuello 2822), y el sufrúctice estolonífero *Psychotria dunservillorum*, así como también algunos cojines densos de briófitas como *Plagiochila* sp. (Cuello 3042) y *Sphagnum meridense*. Hacia los bordes de estos bosquesitos también se puede encontrar la orquídea terrestre *Cyrtochilum ramosissimum*, rosetas de especies de *Puya* y *Greigia* y la ciperácea endémica *Rhynchospora guaramacalensis*.

Sintaxonomía: Esta asociación fue descrita en base a cuatro levantamientos en los cuales se registró un total de 27 especies con DAP $\geq 2,5$ cm. La especie diagnóstica es *Libanothamnus griffinii*.

Ecología y Distribución: Los bosques enanos de *Libanothamnus griffinii* se encuentran sobre grandes extensiones a lo largo del límite de bosque-páramo. Crecen sobre vertientes convexas con inclinaciones entre 20 y 30 grados. Hacia la vertiente Norte, se observan extendiéndose en forma continua, con un dosel más alto y desde altitudes relativamente más bajas (2800 m) que en el lado sur, mientras que allí su presencia se inicia a partir de 3000 m.

Sobre las vertientes del norte los bosques enanos de *Libanothamnus griffinii* se observan creciendo en áreas protegidas del viento, sobre suelos relativamente profundos, de texturas arcillo-arenosas, con presencia de fragmentos gruesos (1 cm diámetro) a partir de 70 cm de profundidad, con coloraciones grises en la capa superior que cambian de marrón claro a marrón oscuro y rojizo con la profundidad. Sobre las vertientes expuestas a los vientos del lado sur, los arbolitos de *Libanothamnus griffinii* crecen más pequeños y forman un dosel más o menos abierto. Se encuentran sobre suelos relativamente superficiales, con fragmentos rocosos desde 45 cm de profundidad, texturas arcillosas a arcillo-arenosas y colores grises que cambian a moteado de anaranjado y marrón oscuro con la profundidad.



Figura 8. Izquierda: Aspecto exterior (manchas grisáceas) de extensiones de bosque enano altoandino de la asociación *Libanothamnetum griffinii* en el límite superior de la línea de bosques (~2800–2900 m) en la vertiente Norte del Ramal de Guaramacal, la flecha indica la ubicación de la Parcela 38 a 2810 m. Derecha: Interior de la Parcela 38 del bosque de la asociación *Libanothamnetum griffinii*

7. Bosques altoandinos (bosques enanos) de la Asociación *Gaultherio anastomosantis - Hesperomeletum obtusifoliae* Cuello & Cleef 2009.

(Bosques altoandinos de *Gaultheria anastomosans* y *Hesperomeles obtusifoliae*)

Fisionomía y composición: Los bosques enanos de la asociación de *Gaultheria anastomosans - Hespe-*

romeles obtusifoliae, son comunidades densas, con un alto número de arbolitos y con las copas de cobertura muy cerrada que permiten la penetración de muy poca luz. El dosel alcanza entre 4 y 6 m de altura con algunos individuos emergentes que alcanzan de 8 a 10 m, entre los que se encuentran: *Miconia tinifolia*, *Weinmannia lechleriana* y *Ruizopozia paltonioides*.

Entre las especies más abundantes en el dosel se encuentran: *Cybianthus marginatus*, *Hesperomeles obtusifolia*, *Vaccinium corymbodendron*, *Myrsine dependens*, *Gaultheria anastomosans*, *Diplostephium obtusum*, *Miconia tinifolia*, *Pentacalia cacha-coensis*, *Ilex guaramacalensis* y *Pentacalia greenmanniana*. Menos abundantes son: *Oreopanax discolor*, *Geissanthus andinus*, *Symplocos tamana*, *Monochaetum discolor*, *Libanothamnus griffinii*, *Weinmannia lechleriana*, *Chaetolepis lindeniana*, *Miconia elvirae* y *Ageratina theifolia*.

En estos bosquecitos son muy comunes las lianas y bejucos que, junto a la alta densidad de tallos delgados de los arbolitos, le dan un aspecto bien intrincado a este tipo de vegetación. Se destacan especialmente miembros de la familia Ericaceae, tales como: *Themistoclesia dependens*, *Psammisia hookeriana*, *Disterigma alaternoides* y *Thibaudia floribunda*. Los helechos epífitos son muy abundantes, como *Grammitis* sp. y *Melpomene flabelliformis* los cuales crecen sobre cojines densos de briófitas (que se encuentran sobre los troncos de los árboles), destaca: *Campylopus trichophorus*, *Herbertus acanthelius*, y varias especies de *Lepidozia* y *Plagiochila*.

El sotobosque es muy ralo y pobre en especies, con una capa gruesa de hojarasca. Solo en los sitios más abiertos con mayor entrada de luz se observan colonias del helecho *Blechnum schomburgkii* y de una Bromeliaceae (cf. *Greigia* sp., Cuello 2816). Adicionalmente se pueden notar algunos individuos dispersos de la orquídea terrestre *Gomphichis costaricense*, parches del arbusto enano estolonífero *Psychotria dunstervilleorum* creciendo entre la hojarasca y algunas macollas de bambúes de *Chusquea angustifolia* y *Chusquea steyermarkii*. Una diversidad de briófitas crecen en la base de los troncos, o sobre las raíces superficiales, entre las que se distinguen *Bryum grandifolium*, *Campylopus pilifer*, *C. nivalis*, *Dicranum frigidum*, *Herbertus juniperoides*, *Leptodontium longicaule*, *Plagiochila cf. aerea*, *Plagiochila* sp., *Scapania portoricensis*, *Sphagnum meridense* y *Tetraplodon mnioides*, entre otros.

Sintaxonomía: La asociación *Gaultherio anastomosans - Hesperomeletum obtusifoliae*, se describió en base a tres parcelas en las que se registraron 31 especies con DAP $\geq 2,5$ cm. Las especies diagnósticas de esta asociación son: *Ageratina theifolia*, *Cybianthus marginatus*, *Diplostephium obtusum*, *Gaultheria anastomosans*, *Hesperomeles obtusifolia* y *Pentacalia greenmanniana*.

Ecología y distribución: Los bosques enanos de la asociación *Gaultherio anastomosans - Hesperomeletum obtusifoliae* se encuentran formando parches o islas de bosque en las cimas del Ramal de Guaramacal entre 2.950 y 3.050 m. Se localizan en áreas de terreno cóncavas, protegidas del viento o

sobre áreas inclinadas con pendientes hasta 22 grados. Se desarrollan sobre suelos superficiales con presencia de fragmentos rocosos desde 15 cm y una capa de roca madre a los 45 cm de profundidad, con texturas arcillo-limosa, superficialmente de colores grises que se tornan más claros y con moteados de color anaranjado a mayor profundidad. El pH de los suelos varía entre 3,6 a 3,9 en las capas superficiales y de 4,1 a 4,9 a mayor profundidad.

Estos bosques junto a los de la asociación *Libanothanetum griffinii* conforman la vegetación del límite superior de bosque del Ramal de Guaramacal.

CONSIDERACIONES FINALES

Clasificación fitosociológica

La clasificación a nivel de orden y clase no ha sido definida, debido al poco número de levantamientos existentes y a la falta de datos de otros bosques de montaña en la región de los Andes de Venezuela y partes adyacentes en Colombia.

Es de esperarse que los bosques subandinos (BHMB) y los bosques Andinos (BHMA), respectivamente, pertenecieran a órdenes y clases separadas de bosque húmedo ecuatorial montano. El grupo mayor aquí reconocido de *Meliosma tachirensis - Alchornea grandiflora* podría ser considerado equivalente a orden. Sin embargo, las especies en común en ese grupo podrían también pertenecer a una unidad superior - clase - la cual abarca una formación, de distribución amplia, de bosque montano ecuatorial de los Andes. Esta es la razón principal por la cual todavía aquí no se presenta un sintaxon propiamente dicho a nivel de orden. Es sorprendente que la alianza *Farameo killipii - Prunion moritziana*, incluye asociaciones tanto de bosque subandino (BHMB) y bosque andino (BHMA). Esta es la primera vez que el BHMB, en su parte superior, y el BHMA, en su parte inferior, quedan incluidos en una misma alianza fitosociológica. En estudios previos del Programa ECOANDES en Colombia, las alianzas solamente han contenido levantamientos bien sea de BHMB o BHMA. Hay dos razones que pueden explicar esto: (1) las altas pendientes de Guaramacal, con páramo húmedo en el tope a 3.120 m, resulta en un tipo de zonación de bosques comprimida. En un intervalo altitudinal relativamente corto y de baja altitud, con una humedad ambiental alta y casi permanente, y con solo cambios leves de temperatura, los límites abruptos de vegetación pueden enmascararse. Lo cual podría ser la explicación más probable. (2) La otra posibilidad es que la alianza sea un artefacto de la falta de resolución fitosociológica; en este caso, más levantamientos en este intervalo altitudinal podrían proporcionar más información para la clasificación de los bosques y la zonación altitudinal.

Hay que reconocer algunas limitaciones metodológicas para la descripción de la vegetación de bosque del Ramal de Guaramacal. Además del número relativamente bajo de levantamientos, hay que destacar la baja accesibilidad al área, por lo que en el sector central del Ramal de Guaramacal (a lo largo de la carretera que conduce al poblado de Guaramacal), es donde las parcelas fueron más numerosas y distribuidas más homogéneamente a lo largo del gradiente altitudinal. Aunque la mayoría de las parcelas fueron de 1.000 m², algunas parcelas entre 2.800-3.000 m fueron más pequeñas (100-400 m²). En los bosques húmedos tropicales de montaña la diversidad disminuye con la altitud, por lo que las parcelas de 0,1 ha utilizadas en este estudio, probablemente no representan el área mínima para los BHMB, pero aparentemente, serían suficientemente representativas para los muestreos del BHMA (ver también Westhoff & Van der Maarel, 1973). En los bosques enanos altoandinos, se usaron parcelas más pequeñas debido a las condiciones de cobertura y altas pendientes del terreno. La metodología usada incluyó solo el censo de especies leñosas con DAP ≥ 2,5 cm. De tal manera, que las comunidades de bosques están definidas principalmente en base a especies de árboles diagnósticas del dosel y subdosel, más que de otras formas de crecimiento.

A pesar de las limitaciones metodológicas, se considera que la clasificación resultante de los bosques es claramente visible para los bosques del Ramal de Guaramacal. Este constituye el primer intento de clasificación fitosociológico de bosques montanos en los Andes de Venezuela, basado en datos cuantitativos de un ramal montañoso completo.

Zonación altitudinal

El resultado de la clasificación de los levantamientos de bosques de Guaramacal mediante TWINS-PAN ordenó los tipos de bosque de acuerdo a un gradiente altitudinal (Tabla 1 y 2). Basado en la fisionomía y composición florística, estos tipos de bosque pueden ser fácilmente agrupados en zonas que se corresponden con las clases de Grubb (1977) de BHMB, BHMA y BHSA, o en las respectivas zonas de Bosque subandino, Andino y altoandino de acuerdo a Cuatrecasas (1934, 1958); tal como ha sido aplicada también por Cleef *et al.* (1984, 2003) y Rangel-Ch. *et al.* (2003, 2005, 2008) para los estudios de ECOANDES. En los Andes de Colombia, Rangel-Ch. & Franco-R. (1985), Rangel-Ch. & Lozano (1989) y Rangel-Ch. (1994) han publicado estudios en bosques montanos. Para Ecuador, los estudios de referencia de bosques montanos son los de Bussmann (2002), Lauer *et al.* (2001) y Moscol & Cleef (2009).

La primera división en la clasificación de TWINS-PAN de los bosques de Guaramacal, separa a las

comunidades de bosque andino y de bosque enano alto-andino menos diversas y ubicadas por encima d.e 2750 m (Tabla 2), de las de bosques subandinos-andinos más ricos en especies y presentes hasta 2600 m (Tabla 1). La segunda división separa a las comunidades de bosque subandino (BHMB) de las de bosque andino (BHMA), e incluye en el segundo grupo a un tipo de bosque que pertenece más a bosque Andino (BHMA).

La zona de BHMB del Ramal de Guaramacal se puede encontrar en algunas partes o sectores desde 1.350 m en la vertiente Sur y desde 1.650 m en la vertiente Norte. Sin embargo, la mayoría de los BHMB se extienden desde 1.800 m hasta aproximadamente 2.300 m. El límite inferior de 1.800 m lo determina la cota inferior del Parque Nacional, ya que por debajo de esta, la zona de BHMB está ocupada por áreas intervenidas, especialmente en la vertiente Norte. La zona de BHMA está presente desde 2.300 hasta aprox. 2.800 m, en la vertiente norte del sector Guaramacal; en los topes de pequeños ramales en las vertientes Sur y Noroeste, la zona de BHMA se encuentra desde 2.100 m. La zona de BHSA en el Ramal de Guaramacal ocupa la misma altitud que la zona de páramo desde 2.800 hasta 3.100 m. Eso probablemente está determinado por la exposición vs. protección a los fuertes vientos Alisios, temperaturas bajas y extremas y disponibilidad de sustrato que soporte un bosque enano.

La zonación de los bosques varía entre las vertientes Norte y Sur de Guaramacal. La Figura 9 muestra que en la vertiente Sur más húmeda, la zona de BHMA tiende a alcanzar elevaciones más bajas que en la vertiente norte opuesta y más seca. Este fenómeno en primera instancia probablemente se debe a diferencias de temperatura entre ambas vertientes. La humedad casi permanente impide altas temperaturas y puede causar valores más bajos de temperatura media anual. También puede jugar un papel importante los deslizamientos frecuentes a altitudes medias-altas que ocurren en la vertiente más húmeda y más pendiente del lado sur. Los BHMB también se presentan en una posición más baja, esto es debido a la existencia de mayores extensiones de bosques presentes por debajo del límite del parque (1.800 m). La configuración asimétrica de las zonas de bosques en montañas equatoriales también ha sido reportada en otras partes (e.g., Cleef, 1981; Kappelle *et al.*, 1995). En general, se trata de una vertiente seca y una más húmeda que están opuestas. Además, es notable que existe un límite superior de bosque (LSB o UFL por Upper Forest Line) altitudinalmente bajo en el Ramal de Guaramacal, aparentemente causado por el efecto de tope ("top effect", *sensu* Grubb, 1971) con un BHMA (incluyendo el BHSA) encontrándose a menor altitud (Grubb, 1977). Este fenómeno corresponde a lo previamente conocido como efecto 'telescopio' de la masa de elevación de la montaña

(Van Steenis, 1961, 1972) o como el efecto 'Masenerhebung' (Schröter, 1926). En comparación con los Andes de Mérida, el límite superior del bosque se sitúa a una altitud promedio alrededor de 3.400 m (Monasterio, 1980a; Schneider, 2001), existiendo una diferencia vertical de unos 350 m en comparación con el LSB en Guaramacal. Considerando un gradiente adiabático de 0,6°C por cada 100 m, esto indicaría una temperatura media anual de aproximadamente 2°C más fría en la zona de cima del Ramal de Guaramacal.

Las diferencias en humedad entre la vertiente norte más seca y la sur, más húmeda, afecta también la posición altitudinal de las zonas de vegetación entre vertientes. Una consecuencia de la baja posición altitudinal del LSB es la compresión de las zonas de bosque montano, las cuales se sitúan en distancias verticales cortas, tal como se observa a lo largo de

la vertiente sur. En este sentido, se puede hacer relación con el caso del sector al Oeste suroeste de Bogotá, en donde el LSB fue localizado a 1.900-2.000 m durante la fase más fría del último avance de los glaciares ("Last Glacial Maximum", LGM, en inglés) (Hooghiemstra & Van der Hammen, 1993). Lo más probable es que durante el mismo período frío del LGM, las condiciones del área de estudio en Venezuela fueron similares, lo que probablemente resultó en unas zonas de bosque montano mucho más comprimidas en relación a la actual. Más ideas o evidencias de esto podrían obtenerse con estudios paleoecológicos de sedimentos lacustres, como por ejemplo en una turbera a 2.000 m cerca de la casa de guardaparques en la vertiente norte de Guaramacal.

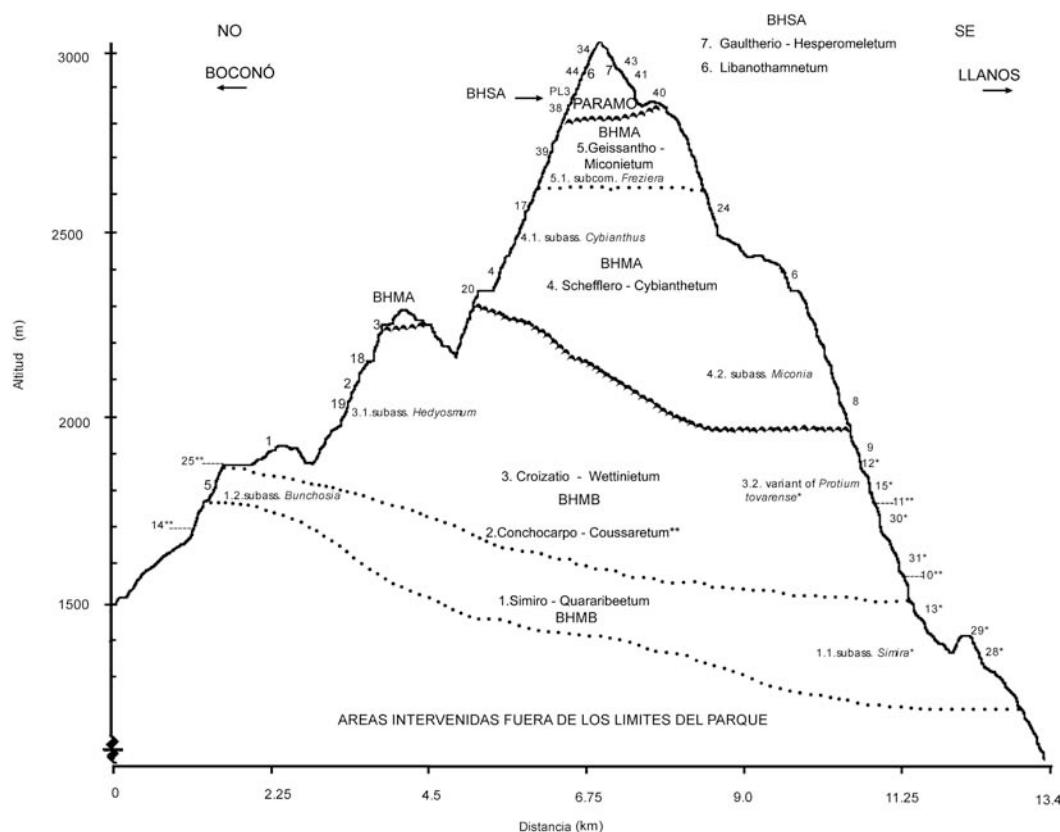


Figura 9. Perfil esquemático del Ramal de Guaramacal, Andes, Venezuela. Se muestra la zonación altitudinal de los bosques montanos y páramos húmedos de bambúes a lo largo de las vertientes Norte y Sur, con sus respectivos números de las parcelas. Exageración vertical de 5.0 x.

Diversidad y Composición florística de los bosques

Los bosques montanos del Ramal de Guaramacal presentan una diversidad y composición florística que cambia con la altitud. La composición a nivel de familias muestra en general algunas tendencias

observadas en otros bosques de los Andes (Gentry, 1992, 1995; Rangel-Ch., 1991), sin embargo se notan diferencias entre diferentes zonas de vegetación. Las familias y géneros con mayor número de especies registradas en general para los bosques de Guaramacal (Cuello & Cleef, 2009) se presentan

en la Tabla 3, siendo Lauraceae, Rubiaceae y Melastomataceae las familias más ricas en especies.

Tabla 3. Listado de las familias (con más de 10 especies) y géneros (con más de 5 especies) más diversas de plantas leñosas con DAP > 2,5 cm registradas en las parcelas de estudio fitosociológico en los bosques montanos del Ramal de Guaramacal (Cuello & Cleef 2009).

Familias	No. Spp.	No. Género	No. Spp.
LAURACEAE	34	Ocotea	21
RUBIACEAE	30	Miconia	19
MELASTOMATACEAE	27	Eugenia	13
MYRTACEAE	24	Piper	8
ASTERACEAE	20	Persea	7
MYRSINACEAE	12	Palicourea	6
ERICACEAE	12	Psychotria	6
EUPHORBIACEAE	10	Cybianthus	5

En la zona de BHMB de Guaramacal, las familias de plantas leñosas Rubiaceae, Lauraceae y Melastomataceae son las más diversas en especies. En el BHMA, la familia Lauraceae es todavía la más diversa, seguido por las Melastomataceae y Myrtaceae, mientras que en el BHSA las familias Asteraceae y Ericaceae son las más ricas en especies (Tabla 4).

La riqueza y composición de especies también cambia a lo largo del gradiente altitudinal, con algunas variaciones entre vertientes y sectores (Tabla

5). La riqueza de especies generalmente disminuye con la altitud; sin embargo, se observa un incremento local en especies por parcela de 0,1 Ha entre 2.300-2.400 m en la vertiente Norte del sector Guaramacal en la zona límite o transición entre BHMB-BHMA (Tabla 5a). Esta tendencia en la diversidad y su relación con un aumento de la humedad con la altitud ha sido previamente discutida por Cuello (1996, 2002). Asimismo, un pico de diversidad a elevaciones medias de para briófitas y líquenes reportado por Wolf (1993) sigue vigente. Aquí también se confirma, tal como lo registró Schneider (2001) para los bosques cerca de Mérida, la existencia de un aumento de diversidad de especies vasculares a altitudes medias en la zona de transición de BHMB a BHMA.

El límite inferior del BHMB está representado por las comunidades de Simiro erythroxylonis - Quararibetum magnificae, las cuales, en la vertiente Norte, presentan un grupo de especies diferentes que caracterizan la subasociación bunchosietosum armeniaca, mientras que en la vertiente sur el tipo de bosque vicariante está representado por la subasociación typicum.

Tabla 4. Familias con mayor riqueza de especies por zona de vegetación (Cuello & Cleef 2009).

BHMB (1300~2300 m)		BHMA ~2350 ~2900 m		BHSA (2800 - 3060 m)	
Familia	# spp.	Familia	# spp.	Familia	# spp.
Rubiaceae	29	Lauraceae	19	Asteraceae	11
Lauraceae	24	Melastomataceae	13	Ericaceae	7
Melastomataceae	22	Myrtaceae	13	Myrsinaceae	5
Myrtaceae	17	Asteraceae	11	Melastomataceae	5
Euphorbiaceae	10	Rubiaceae	9	Cunoniaceae	4
Piperaceae	8	Ericaceae	8	Araliaceae	2
Myrsinaceae	7	Myrsinaceae	7	Polygalaceae	2
Cyatheaceae	7	Cyatheaceae	6	Rosaceae	2
Meliaceae	6	Euphorbiaceae	6		
Arecaceae	6	Cunoniaceae	6		
Moraceae	6	Aquifoliaceae	5		
Sapindaceae	6				
Solanaceae	6				
67 familias	266	51 familias	169	20 familias	50

Una comunidad característica del bosque montano bajo es la de Croizatio brevipetiolatae - Wettiniectum praemorsae, la cual está presente en ambas vertientes de Guaramacal en el mismo ámbito altitudinal. Sin embargo, una variante de *Protium tovarens* de este BHMB es obviamente característica en la vertiente sur; una subasociación hedyosmetosum cuatrecasanum se encuentra presente en la zona

de límite superior del BHMB en la vertiente norte. La composición de los bosques de la variante de *Protium tovarens* es también indicativa de una alta humedad atmosférica existente en la vertiente sur. Como por ejemplo, la presencia de especies con hojas grandes de los géneros *Hedyosmum*, *Weinmannia* y una diversidad de especies de *Cyathea*.

El BHMA está representado por la asociación Schefflero ferrugineae - Cybianthetum laurifolii y la subcomunidad de *Freziera serrata* de la asociación Geissantho andini - Miconietum jahnii. En La vertiente sur el límite inferior del BHMA se observó a 2.100 m, representado por la subasociación miconietosum suaveolentis de la asociación Schefflero ferrugineae - Cybianthetum laurifolii; mientras que en la vertiente norte, a 2.350 m por las subasociación típica de esta asociación, la cual también se encuentra a 2.250 m en la vertiente noroccidental. Los bosques de la subasociación típica en la vertiente norte, presentan una composición con una mezcla de especies de ambos BHMB y BHMA que convergen en este tipo de bosque. El bosque de la subcomunidad de *Freziera serrata*, perteneciente a la asociación Geissantho - Miconietum presente a 2.750 m, representa el límite superior del BHMA en la vertiente Norte. La asociación de bosque montano alto de Geissantho - Miconietum puede encontrarse en altitudes hasta 2.890 m, como se ha ob-

servado en el Páramo El Pumar en el sector centro-occidental de las cumbres del Ramal de Guaramacal.

Una composición diferente de los bosques se puede notar en la zona de bosques "altoandinos" (BHSA o SARF, 2.800-3.050 m) en el piso montano alto, en donde se encuentran las dos asociaciones de bosques enanos poco diversos en especies: una dominada por *Libanothamnus griffinii* y otra por *Gaultheria anastomosans* y *Hesperomeles obtusifolia* con alta densidad de *Cybianthus marginatus*. Estos bosques, combinados con la vegetación de páramo de bambúes, caracterizan la zona de límite superior de bosques. Estos bosques enanos "altoandinos" se consideran que pertenecen a una subzona del dominio del Bosque montano alto, ya que comparten con éste características no solo en su ecología, sino también en florística y suelos, tal como se ha demostrado en los estudios de ECO-ANDES (Van der Hammen *et al.*, 1983-2008).

Tabla 5. Resumen de datos estructurales de los bosques estudiados en las diferentes altitudes y sectores del Ramal de Guaramacal. (A).Parcelas de 0,1 Ha, (B) Parcelas menores de 0,1 Ha (Cuello & Cleef, 2009).

Tabla 5 (a)

Vertiente	Sector	Alt. m	No. Parc.	Num spp	Num Ind	Área Basal	Altura arboles Max.	Altura arboles Med.	Dosel	Diámetro Max.	Diámetro Med.
Norte	Guaramacal	1850	5	36	182	4.57	24	7.3	10-20	64.0	9.2
		1960	1	41	358	2.66	20	8.0	10-15	38.2	7.2
		2070	19	46	446	6.64	24	7.6	10-18	114.6	7.9
		2100	2	35	401	3.31	18	6.5	10-15	62.1	7.1
		2170	18	41	316	5.00	26	9.4	10-20	90.0	9.3
		2300	3	50	377	8.57	21	7.1	8-15	111.4	10.5
		2350	20	60	479	5.19	22	8.1	8-15	60.0	7.9
		2400	4	59	547	6.91	19	6.5	6-15	108.2	8.3
		2480	17	36	602	4.59	23	7.0	6-14	127.3	6.3
		2580	16	33	413	5.67	19	8.6	6-14	69.0	9.4
		2750	39	41	458	5.2	17	9.8	7-14	42.7	8.6
		2870	37	18	231	4.35	16	8.2	6-12	44	10.1
		2890	35	27	423	3.65	12	6.7	5-10	40	8
Nor-Oeste	Agua Fría	1830	14	53	390	4.94	24	7.3	10-20	64.0	9.2
		1900	25	60	320	7.08	28	10.8	8-24	116.5	7.8
		2100	26	44	492	5.15	26	9.4	9-23	61.0	6.9
		2260	27	61	438	5.43	24	9.1	7-18	105	8.2
	(Qda. Honda)	1880	21	43	227	4.65	32	11.6	14-29	83	9.9
		2100	22	55	324	5.35	30	10.4	13-26	70	8.5
Sur	Guaramacal	2250	23	35	257	4.03	18	8.6	7-14	50	9.5
		1950	7	36	500	4.62	22	8.9	9-18	76	6.32
		2100	9	29	301	2.82	20	7.7	9-13	76	7.84
		2300	8	31	306	2.98	21	7.9	9-16	41.4	8.3
		2470	6	31	378	2.98	13	6.5	8-11	50	7.7
	Agua Fría	2580	24	34	309	3.78	18	8.6	8-14	56	8.0
		1330	28	40	154	3.76	28	10.4	10-24	69	11.7
		1450	29	45	191	3.63	27	8.8	10-24	82	8.6
		1550	13	47	265	5.44	24	11.7	13-22	123	8.68
		1600	10	52	328	4.95	25	7.3	12-20	105	7.93
		1770	31	45	376	4.37	28	11.5	11-24	34	9.1
		1800	11	42	482	5.96	26	7.2	12-20	90	6.73
		1875	30	38	342	3.73	26	11.5	11-22	61	8.9
		1880	15	43	472	4.01	25	7.2	15-22	66	6.82
		1950	12	42	506	5.96	18	6.7	9-13	85	7.28
	Promedio	2125	32	42	420	5.37	24	9.9	9-18	56	6.5
											8.29

Vertiente	Sector Total	Alt. m	No. Parc.	Num spp	Num Ind 13011	Área Basal 167.3	Altura arboles	Diámetro
-----------	-----------------	--------	-----------	---------	------------------	---------------------	----------------	----------

Tabla 5(b).

Vertiente	Sector	Alt. m	No. Parc.	Área Parc.	Num. Spp.	Num Total Ind/parc	Área prom.Basal Ind/100m ²	Altura arboles	Diámetro
								Max. Med. Dosel	Max. Med.
Norte	Guaramacal	2474	33	300	29	175	58.3	0.97	12 6.1 6-10 27 6.8
		2810	38	200	21	407	203.5	0.91	8.3 4.5 3-6 13 4.7
		2830	PL3	100	10	41	41.0	0.19	4.3 2.8 2-4 16 6.8
		2870	36	500	21	172	34.4	1.71	12 5.8 5-10 41.5 7.7
		3050	34	200	18	263	131.5	0.81	6.5 4.1 3-5 21 5.3
		3050	44	100	12	131	131	0.26	6 3.5 3-4 17 4.1
Sur	Guaramacal	2950	41	400	22	272	68.0	1.77	10 6.2 5-8 25 6.9
		2950	40	200	19	277	138.5	1.1	6 3.6 3-5 27.5 5.6
		3060	43	50	14	92	184	0.25	5 3.1 3-5 12.8 5.2

Tabla 6. Número de especies e individuos de diferentes formas de crecimiento inventariados en cada zona altitudinal del Ramal de Guaramacal. BHMB: Bosque Húmedo Montano Bajo, BHMA: Bosque Húmedo Montano Alto, BHSA: Bosque Húmedo Subalpino. *porcentaje del total de arboles con DAP ≥ 2,5 cm; ** arbustos presentes BHMB y BHSA fueron < 2,5 cm diámetro (Cuello & Cleef, 2009).

Formas de crecimiento	BHMB				BHMA				BHSA			
	Spp.		Indiv.		Spp.		Indiv.		Spp.		Indiv.	
	#	(%)	#	(%)	#	(%)	#	(%)	#	(%)	#	(%)
Total arboles ≥ 2,5 cm	215	(77,9)	5615	(72,0)	145	(77,5)	3876	(81,8)	37	(75,5)	2128	(92,2)
Arboles ≥ 10 cm	168*	78,1*	1430	25,5*	94	64,8*	833	21,5*	27	73,0*	316	14,8*
Helechos arbóreos	7	(2,5)	325	(4,2)	8	(4,3)	216	(4,6)	2	(4,1)	63	(2,7)
Arboles hemiepífitos (<i>Clusia</i>)	3	(1,1)	113	(1,4)	3	(1,6)	339	(7,2)	-	-	-	-
Hierbas perennes grandes (incl. Helechos y cyclant.)	4	(1,4)	149	(1,9)	2	(1,1)	33	(0,7)	-	-	-	-
Bambúes	1	(0,4)	1	(0,0)	3	(1,6)	136	(2,9)	1	(2,0)	7	(0,3)
Trepadoras	3	(1,1)	39	(0,5)	2	(1,1)	4	(0,1)	-	-	-	-
Lianas	37	(13,4)	223	(2,9)	19	(10,2)	88	(1,9)	8	(16,3)	67	(2,9)
Palmas	6	(2,2)	1338	(17,1)	4	(2,1)	44	(0,9)	-	-	-	-
Arbustos	**	**	**	**	1	(0,5)	3	(0,1)	**	**	**	**
Rosetas con tallo	-	-	-	-	-	-	-	-	1	(2,0)	44	(1,9)
Total	276		7803		187		4739		49		2309	
Área total muestreada (ha)			2,2				1,13				0,36	

Estructura de los bosques

En la Tabla 5 (a y b) se resumen los parámetros estructurales observados en las 44 parcelas estudiadas en cada sector y a diferentes altitudes el Ramal de Guaramacal (Cuello & Cleef, 2009). En un total de 3,705 Ha de parcelas de bosque se inventariaron un total de 14.895 individuos con DAP ≥ 2,5 cm. El número de individuos varía entre 154 y 602, con una densidad promedio 372 individuos/0.1 Ha. En la vertiente norte la densidad de individuos/0.1-Ha aumenta con la altitud hasta la altura de 2.480 m, y de ahí disminuye hacia los 2.890 m. No obstante, en las parcelas de bosques enanos

por encima de 2.900 m existe una alta densidad de individuos delgados, con un promedio de 110,02 individuos/100 m² (con una extrapolación de aprox. 1100 individuos/0.1 Ha). La altura del dosel es variable entre las parcelas estudiadas, pero generalmente disminuye con la altitud. A cada altitud estudiada se aprecian arboles emergentes que sobresalen del dosel. Los diámetros máximos y promedios son variables entre las parcelas estudiadas, encontrándose el individuo con mayor diámetro (127,3 cm) a la altura de 2.480 m. En general, la estructura de los bosques montanos del Ramal de Guaramacal se vuelve más compacta hacia las altitudes mayores. Con el incremento en altitud, también se

observa un aumento en la densidad de individuos y una disminución del diámetro de los tallos y la altura del dosel (Tabla 5 a y b). Las comunidades de BHMB son densas de alturas media a alta, con copas que llegan hasta 25 m de alto, mientras que las copas en el BHMA pueden alcanzar hasta 18 m y las del BHSA solo llegan hasta 6-8 m de alto. El área basal es ligeramente mayor en la vertiente norte que en la sur y muestra un patrón distinto con la altitud entre ambas vertientes. En la vertiente sur el área basal disminuye con la altitud, mientras que en la vertiente norte se encontraron valores altos entre 2.300-2.400 m. Los valores bajos de área basal en la vertiente sur probablemente están relacionados a los efectos de intervención causados por los deslizamientos por las pendientes mayores.

La diversidad y densidad de formas de crecimiento también varían con la altitud entre zonas de vegetación (Tabla 6). En el BHMB se observa claramente mayor diversidad y densidad de palmas, lianas y trepadoras. Aunque la diversidad y densidad de lianas disminuye con la altitud, un porcentaje importante de la riqueza de especies del BHSA está representado por especies de lianas (16.3 %). Esto podría estar relacionado con el obvio incremento de la dinámica del bosque, como consecuencia de pendientes altas y consecuentes deslizamientos. Los árboles hemiepífitos como *Clusia* se encuentran presentes en ambos BHMB y BHMA, pero con mayor densidad en el BHMA. La densidad de helechos arborescentes disminuye con la altitud, aunque la mayor diversidad de helechos arborescentes se observa en el BHMA, todavía son definitivamente más conspicuos en el BHMB.

Comparación con otros bosques montanos en los Andes de Venezuela

Son pocos los estudios sobre composición y diversidad de bosques montanos en Venezuela disponibles para realizar una comparación con los bosques del Ramal de Guaramacal. Aparte de los localizados realizados por Vareschi (1953), no existen trabajos recientes enfocados en la clasificación fitosociológica y descripción de las comunidades vegetales en los Andes de Venezuela. Algunas descripciones generales de BHMA/BHSA de los Andes de Mérida han sido realizadas por Veillon (1955) y Monasterio (1980b). Berg & Suchi (2000), reportaron un bosque de *Podocarpus oleifolius* a 3.100-3.200 m de altitud, así como también una comunidad de bosque enano (BHSA) de *Libanothamnus cf. lucidus*, *Ugni myricoides* y *Cybianthus marginatus* en el Páramo La Aguada, en el Parque Nacional Sierra Nevada, en el estado Mérida. Bono (1996) presenta una lista de especies de bosques montanos del estado Táchira, ordenada principalmente de acuerdo a estratos de vegetación.

La asociación de BHMA de *Schefflero ferrugineo - Cybianthetum laurifolii* en Guaramacal presenta afinidades florísticas y fisionómicas con los BHMA

del estado Mérida, como son los caracterizados por la presencia de *Podocarpus oleifolius* var. *macrostachyus* descritos en La Mucuy, alrededor de 3.000 m (Vareschi 1953), en el Parque Nacional Sierra Nevada entre 3.000-3.200 m (Berg & Suchi, 2001) y en el Valle San Javier a 2.950-3.000 m (Schneider, 2001). Las afinidades florísticas son claras con los bosques de La Montaña ('teleférico') en el Parque Nacional Sierra Nevada a 2550-2650 m (Kelly *et al.*, 1994), allí al menos 16 (41 %) de las 39 especies de árboles reportadas en La Montaña están presentes en la comunidad *Schefflero ferrugineae - Cybianthetum laurifolii* de Guaramacal, entre ellas, algunas diagnósticas como *Brunellia integrifolia*, *Hedyosmum crenatum*, *Myrsine coriacea*, *Schefflera ferruginea* y *Weinmannia glabra*.

El bosque de la subcomunidad *Freziera serrata* de la asociación *Geissantho andini - Miconietum jahnnii* a 2.750 m en Guaramacal, presenta algunas afinidades florísticas con el lote boscoso sucesional a 2.600 - 2.700 m en el Valle de San Javier, Mérida descrito por Schneider (2001). Esta comunidad de bosque en Guaramacal ha sido afectada por intervención debido a la proximidad de la carretera, las altas pendientes y cortes de aclareo, lo cual se evidencia por la presencia de algunas especies (tales como *Brunellia integrifolia*, *Clethra fagifolia* y *Freziera serrata*) las cuales también son comunes (pero no restringidas) en los bosques Andinos secundarios de la Sierra Nevada de Mérida (Vareschi 1953).

Los bosques enanos de *Libanothamnus griffini* se comparan en su fisionomía y especies acompañantes (de *Hypericum*, *Vaccinium*, *Weinmannia*), con los bosques enanos dominados por *Libanothamnus nerifolius* descritos para la Cordillera de Mérida y la Cordillera de la Costa (Vareschi, 1953, 1955; Monasterio, 1980), así como también con los de *Libanothamnus glossophyllus* de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia (Cleef & Rangel, 1984) y la Cordillera de Perijá (Rangel & Arellano, 2007). En Venezuela, los bosques enanos de *Libanothamnus nerifolius* están presentes en el límite inferior (2.700-3.200 m) de los páramos secos de la Sierra Nevada de Mérida y páramos del borde de los estados Lara-Trujillo (Cendé, Tuñame, Los Nepes) creciendo sobre rocas sedimentarias de lutitas y areniscas (Monasterio & Reyes, 1980; Monasterio 1980). Sin embargo, los bosques enanos de *Libanothamnus nerifolius* / *L. glossophyllus* de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia, están presentes sobre vertientes pronunciadas protegidas del viento entre 3.700-3.900 m en condiciones ecológicas comparables a la de los bosques de *Polylepis* en la Cordillera Oriental Colombiana y en la Sierra Nevada de Mérida (Cleef & Rangel, 1984). Los bosques enanos de *Libanothamnus griffini* de Guaramacal están presentes en una litología y ámbito altitudinal similar a lo de los bosques enanos de *Libanotham-*

nus nerifolius, pero bajo condiciones mucho más húmedas. *Libanothamnus griffinii*, originalmente descrito como endémico de Guaramacal, ha sido también reportado para el estado Lara (Briceño & Morillo, 2002). Existen en total unas 11 especies de *Libanothamnus*, la mayoría de ellas registradas para Venezuela (Luteyn, 1999); sin embargo muy pocas constituyen bosques enanos.

Influencia humana y conservación

El Ramal de Guaramacal está rodeado de al menos 12 pueblos o caseríos (Fig. 1). En la región ha habido una historia larga de actividad agrícola. Actualmente, esta actividad ocupa la zona de bosques premontanos, representada principalmente por plantaciones de café, agricultura migratoria y ganadería extensiva, entre otros usos (Barbera, 1999). Sin embargo, en las altas pendientes de Guaramacal se han mantenido la mayor parte de los bosques montanos con un mínimo de intervención. Solo existen desde el pasado, algunos senderos que cruzan el ramal en sentido Norte-Sur, los cuales proporcionaron rutas comerciales entre los pueblos al Sur del Ramal de Guaramacal y la ciudad de Boconó y sus alrededores en el lado Norte. Estos caminos fueron abandonados durante los años 60, después de que se construyó la carretera para la instalación de las antenas en el Páramo de Guaramacal (3.080 m) y que continúa hasta el poblado de Guaramacal (ca. 1.300 m) en la vertiente Sur.

El Ramal de Guaramacal ha sido y continúa siendo un área bajo régimen de administración especial (ABRAE) con la figura de Parque Nacional desde 1988, por lo que la mayoría de las actividades humanas y sus impactos se mantienen fuera de los límites del Parque. Se conoce que en el pasado también ocurrieron quemas, especialmente en las áreas de páramo cerca de las antenas, así como también en el área conocida como Cerro El Diablo al Oeste del Ramal, en donde se llevaba ganado para pastoreo extensivo. La extracción de madera ha sido de forma selectiva y generalmente en muy baja intensidad, localizada en algunos sectores cercanos a los límites del Parque. La mayor actividad humana en el Parque se concentra a lo largo de la carretera que conduce a las antenas y en las áreas recreativas manejadas por los funcionarios de INPARQUES.

Actualmente, el Ramal de Guaramacal con sus ecosistemas montanos, conforma uno de los parques nacionales mejor conservados en Venezuela. Solo se espera que esta situación se mantenga en el futuro.

AGRADECIMIENTOS

Financiamiento para apoyar el trabajo de campo y compra de equipos para este estudio fue obtenido de UNELLEZ (SEI-23195107, SEI-23105102); CONICIT (S1-97001662) y FONACIT (PEM-

2001002165). Se agradece al personal de INPARQUES-Boconó, especialmente al Superintendente del Parque Nacional Guaramacal, TSU Amilcar Bencomo y a su equipo de guardaparques, por toda la colaboración. Este trabajo fue posible gracias a la colaboración de muchas personas en los trabajos de campo, incluyendo estudiantes, guardaparques, lugareños, colegas, hermanos y amigos de la primera autora. Se agradece especialmente a Wilfredo Albaran, Karina Bastidas, Ramón Caracas, Oscar León, Luis A. Linarez, Pedro Tovar, Máximo Valla-dares y Luis Zambrano† por su solidaridad y ayuda recurrentes. Angelina Licata (UNELLEZ) elaboró las ilustraciones de vegetación y Gerardo Aymard (UNNELLEZ) revisó el manuscrito original.

BIBLIOGRAFIA

- Ataroff, M. 2001. Venezuela. Pp. 397-442, En: Los bosques nublados del neotrópico. M. Kappelle & A. Brown (Eds.), INBIO, Costa Rica.
- & L. Sarmiento. 2004. Las unidades ecológicas de los Andes de Venezuela. Pp. 9-26, En: Reptiles de Los Andes de Venezuela, E. La Marca, & P. Soriano (Eds.). Fundación Polar, Codepre-ULA, Fundacie-Mérida, Biogeos, Mérida.
- Axelius, B. & W. D' Arcy. 1993. A new species of *Deprea* (Solanaeae) from Venezuela. Novon 3: 11-13.
- Aymard, G., L. Dorr & N. Cuello. 1999. *Rudgea tayloriae* (Rubiaceae), An unusual new species from the Eastern slopes of the Venezuela Andes. Novon 9: 315-317.
- Badillo, V. 1994. *Fleischmannia guaramacalana* Badillo sp. nov. (Compositae-Eupatorieae). Ernsta 3(3-4):139-141.
- Barbera, O. 1999. El Uso de la Tierra en los Alrededores del Parque Nacional Guaramacal. pp. 123-128, En: Parque Nacional Guaramacal, N. Cuello, (Ed.). Unellez- Fundación Polar. Caracas, Venezuela.
- Bendix, J., J. Homeier, E. Cueva Ortiz, P. Emck, S.W. Breckle, M. Richter & E. Beck. 2006. Seasonality of weather and tree phenology in tropical evergreen mountain rain forest. Int. J. Biometeorol 50 (6): 370-384.
- Berg, A. & S. Suchi. 2000. Vegetación de los Páramos La Aguada, La Fría y Espejo en los Andes Venezolanos. Plántula 3(1): 47-64.
- Bono, G. 1996. Flora y vegetación del estado Táchira. Monogr. Reg. di Scien. Nat. 20. Torino, Italia.
- Braun-Blanquet, J. 1979. Plant sociology, the study of plant communities. Transl. by G. D. Fueller & H. S. Conard. Mc. Graw-Hill, New York.
- Briceño, B. & G. Morillo. 2002. Catálogo abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte I. Dicotiledóneas (Magnoliopsida). Acta Bot. Venez. 25(1): 1-46.
- Brun, R. 1979. Methods and results of biomass determination in a cloud forest ecosystem in the Venezuelan Andes. Plant Res. and Dev. 9: 61-70.
- Bussmann, R.W. 2002. Estudio fitosociológico de la vegetación en la Reserva Biológica San Francisco (ECSF) Zamora-Chinchipe. Herbario Loja 8: 1-106. Universidad Nacional de Loja. Departamento de Botánica y Ecología. Loja, Ecuador.
- Carnevali, G. & I. Ramírez. 1998. Notes on the orchid flora of the Cruz Carrillo National Park (Guaramacal), Venezuela. Harvard Papers in Botany 3: 239-252.
- Cavelier, J. D. Solis & M. A. Jaramillo. 1996. Fog interception in montane forests across the central Cordillera of Panama. J. Trop. Ecol. 12: 357-369
- & G. Goldstein. 1989. Mist and fog interception in elfin cloud forests in Colombia and Venezuela. J. Trop. Ecol. 5: 309-322.

- Churchill, S., H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (Eds.). 1995. Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests, Proceedings of the Neotropical Montane Forest Biodiversity and Conservation Symposium. The New York Botanical Garden, New York
- Cleef, A. M., J. O. Rangel-Ch. & S. Salamanca. 2003. The Andean rain forests of the Parque Los Nevados Transect. In: T Van der Hammen & A. G. dos Santos (Eds.), Studies on Tropical Andean Ecosystems 5: 79-143. Cramer, Berlin-Stuttgart
- _____, ___. T. Van der Hammen y R. Jaramillo. 1984. La vegetación de las selvas del transecto Buritica. En: T. Van der Hammen & P.M. Ruiz (Eds.), La Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia). Transecto Buritica-La Cumbre. Estudios de ecosistemas tropandinos 2: 267-406. J. Cramer, Berlin, Stuttgart
- _____, _____. 1984. La vegetación del páramo noreste de la Sierra Nevada de Santa Marta. En: T. Van der Hammen & P. M. Ruiz (Eds.), La Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia). Transecto Buritica-La Cumbre. Estudios de ecosistemas tropandinos 2: 203-266. J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- _____, _____. & S. Salamanca. 1983. Reconocimiento de la vegetación de la parte alta del transecto Parque Los Nevados. En: T. Van der Hammen, T., A. Perez-P. & P. Pinto (Eds.), La Cordillera Central colombiana. Transecto Parque Los Nevados. Estudios de Ecosistemas tropandinos 1: 150-173. J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- Cleef, A.M. 1981. The vegetation of the paramos of the Colombian Cordillera Oriental. Diss. Bot. 61. J. Cramer, Vaduz.
- Costa, M., A. Cegarra, L. Lugo, J. Lozada, J. Guevara, & P. Soria-no. 2007. The bioclimatic belts of the Venezuelan Andes in the State of Mérida. Phytocoenología 37 (3-4): 711-738.
- Cuatrecasas, J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. Rev. Acad. Colomb. Ci. Exact. 10: 221-268.
- _____. 1934. Observaciones geobotánicas en Colombia. Trab. Mus. Nac. Cienc. Nat. Madrid, Sér. Bot. 27:1-144.
- Cuello, N. & A. M. Cleef. 2009a. The forests of Ramal de Guaramacal in the Venezuelan Andes. Phytocoenología 39(1): 109-156.
- _____, _____. 2009b. The páramo vegetation of Ramal de Guaramacal, Trujillo State, Venezuela. I. Zonal communities. Phytocoenología 39(3): 295-329.
- _____, & Aymard, G. 2008. *Ilex guaramacalensis*, a New Species (AQUIFOLIACEAE) from the Ramal de Guaramacal in the Venezuelan Andes. Novon 18(3): 319-324.
- _____. 2002. Altitudinal Changes in Forest Diversity and Composition in the Ramal de Guaramacal in the Venezuelan Andes. Ecotropicos 15(2): 160-176.
- _____. 2000. Caracterización de los bosques montanos del Parque Nacional Cruz Carrillo en los Andes de Venezuela. Memorias del IV Congreso Latinoamericano de Ecología: Ecología y Desarrollo Sostenible: Reto de America Latina para el Tercer Milenio. Pp.127-130. Arequipa, Perú.
- _____.(Ed.) 1999a. Parque Nacional Guaramacal. Unellez - Fundación Polar, Caracas, Venezuela
- _____. 1999b. Observaciones sobre la Vegetación del Parque Nacional Guaramacal. Pp. 109-128, En: Parque Nacional Guaramacal, N Cuello, (Ed.), Unellez - Fundación Polar. Caracas, Venezuela.
- _____, & Barbera, O. 1999. Aspectos climáticos del Parque Nacional Guaramacal. Pp. 47-49, En: Parque Nacional Guaramacal, N. Cuello, (Ed.),Unellez - Fundación Polar. Caracas, Venezuela.
- _____. 1996. Floristic diversity and structure of montane cloud forests of Cruz Carrillo National Park in the Venezuelan Andes. [Master Thesis]. University of Missouri - St. Louis. U.S.A.
- Dinerstein, E., D. M. Olson, D. J. Graham, A. L. Webster, S. A. Prim, M. P. Bookbinder & G. Ledec. 1995. A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean. The World Wildlife Fund and the World Bank, Washington, D.C., USA.
- Dorr, L. 1999. Exploración Botánica en el Parque Nacional Guaramacal. Pp. 63-65. En: Parque Nacional Guaramacal N. Cuello (ed.), Unellez- Fundación Polar. Caracas, Venezuela.
- _____, Stergius, B., Smith, A. & Cuello, N. 2000. Catalogue of the Vascular Plants of Guaramacal National Park, Portuguesa and Trujillo States, Venezuela. Contr. US Nat. Herb. 40: 1-155.
- Dunsterville G.C.K. & L. Garay. 1965. Venezuelan Orchids Illustrated. Vol. 3. André Deutsch, Ltd., London
- Ewel, J.J., A. Madriz & J.A. Tosi Jr. 1976. Zonas de vida de Venezuela: Memoria explicativa sobre el Mapa ecológico. FONIA-AP. Ministerio de Agricultura y Cría. República de Venezuela. Caracas. 2da. Edición.
- Gentry, A. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical Montane Forests. Pp. 103-126. In: Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests. S. Churchill, H. Baslev, E. Forero & J. Luteyn (Eds.). Proceedings of the Neotropical Montane Forest Biodiversity and Conservation Symposium, The New York Botanical Garden, New York.
- _____. 1992. Diversity and floristic composition of Andean forests of Peru and adjacent countries: Implications for their conservation. Mem. Mus. Hist. Nat. 21: 11-29.
- _____. 1982. Neotropical floristic diversity; phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? Ann. Miss. Bot. Gard. 75: 1-34.
- Grubb, P. J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains; with special reference to mineral nutrition. Ann. Rev. Ecol. Syst. 8: 83-107.
- _____. 1971. Interpretation of the 'Massenerhebung' effect on tropical mountains. Nature 229: 44-45.
- _____, & T. C. Whitmore. 1966. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador II. The climate and its effects on the distribution and physiognomy of the forests. J. Ecol. 54: 303-333.
- Hemp, A. 2006. Continuum or zonation? Altitudinal gradients in the forest vegetation of Mt. Kilimanjaro. Plant Ecology 184(1): 27-42.
- Henderson, A., S. P. Churchill & J. Luteyn. 1991. Neotropical plant diversity. Nature 351: 21-22.
- Hill, M. O. 1979. Twinstan, a Fortran program for arranging multivariate data in an ordered two way table by classification of the individuals and the attributes. Cornell University, Department of Ecology and Systematics, Ithaca, New York.
- Hooghiemstra, H. & T. Van der Hammen. 1993. Late Quaternary vegetation history and paleoecology of Laguna Pedro Palo (subandean forest belt, Eastern Cordillera, Colombia). Rev. Palaeobot. Palyn. 77: 235-262.
- Holder, C. D. 2006. The hydrological significance of cloud forests in the Sierra de las Minas Biosphere Reserve, Guatemala. Geoforum 37: 82-93.
- Howorth, R.T. & C. A. Pendry. 2006. Post-cultivation secondary succession in a Venezuelan lower montane rain forest. Biodiv. Cons. 15: 693-715.
- Huber, O. & C. Alarcón. 1988. Mapa de vegetación de Venezuela. 1: 2.000.000. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Nat. Renovables. Caracas
- _____. 1986. Las selvas nubladas de Rancho Grande. Observaciones sobre su fisionomía, estructura y fenología. Pp. 131-170. En: La selva nublada de Rancho Grande Parque Nacional "Henri Pittier", el ambiente físico, vegetal y anatomía vegetal, O. Huber (Ed.), Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Seguros Anauco, C.A., Caracas.
- Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Centro de Investigación de la Vivienda, Departamento de Medicina Preventiva y Social & Universidad de Los Andes. 2004. Plan de acción para la conservación del Páramo de Gavidia, Mérida, Venezuela.
- ICAE 2005. 35 Años de estudios ecológicos: Páramo, agroecología, sabanas, ecofisiología, selvas nubladas. Universidad de los Andes, Mérida-Venezuela. CD-Rom.

- Kappelle, M. & A. Brown (Eds.), 2001. Bosques Nublados del Neotropico. INBIO, Costa Rica.
- _____, J. G. Van Uffelen & A. M. Cleef. 1995. Altitudinal zonation of montane Quercus forests along two transects in the Chirripó National Park, Costa Rica. *Vegetatio* 119: 119-153.
- Kelly, D. L., G. O'Donovan, J. Feehan, S. Murphy, S. O. Drangeid & L. Marcano-Berti. 2004. The epiphyte communities of a montane rain forest in the Andes of Venezuela: patterns in the distribution of the flora. *J. Trop. Ecol.* 20:643-666.
- _____, E. V. Tanner, E. M. Nic Lughadha & V. Kapos. 1994. Floristics and biogeography of a rain forest in the Venezuelan Andes. *J. Biogeogr.* 21: 421-440.
- Kitayama, K. 1992. An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. *Vegetatio* 102: 149-171.
- Lamprecht, H. 1954. Estudios silviculturales en los bosques del valle de la Mucuy, cerca de Mérida. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Mérida.
- Lauer, W., M. Daud Rafiqpoor & I. Theisen. 2001. Physiographie, Vegetation und Syntaxonomie der Flora des Páramo de Pa-pallacta (Ostkordillere Ecuador). *Erdwiss. Forsch.* 39. Stuttgart.
- Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peralta & G.S. Hartshorn. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *J. Ecol.* 84: 137-152.
- Luteyn, J. L. & S. P. Churchill. 2000. Vegetation of the Tropical Andes. Pp. 281-310. In: *Imperfect Balance: Landscape Transformations in the Pre-Columbian Americas*, D. Lentz (Ed.), Columbia University Press, New York.
- Marvez, P. & R. Schargel. 1999. Características y génesis de los suelos del Parque Nacional Guaramacal. Pp. 35-44, En: Parque Nacional Guaramacal, N. Cuello (Ed.), Unellez- Fundación Polar. Caracas, Venezuela.
- McCune, B. & M.J. Mefford. 1999. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 4.10. MjM Software, Gleneden Beach, OR, U.S.A.
- Meier, W. 2004. Flora y vegetación del Parque Nacional El Ávila (Venezuela, Cordillera de la Costa), con especial énfasis en los bosques nublados. Freiburg, Germany. Spanish version of Meier, W. 1998."Flora und Vegetation des Ávila - Nationalparks (Venezuela/Küstenkordillere) unter besonderer Berücksichtigung der Nebelwaldstufe". Diss. Bot. 296. 485. J. Cramer in der Gebr. Borntraeger Verlagsbuch-handlung - Berlin - Stuttgart.
- Ministerio de Minas e Hidrocarburos. (s/f). Mapa Geológico de la Región de Calderas, estados Trujillo, Barinas y Portuguesa. Escala 1:50.000. Dirección de Geología, Caracas, Venezuela.
- _____. 1970. Léxico Estratigráfico de Venezuela. Bol. Gol. Public. Esp. 1: 1-728. Dirección de Geología. Caracas, Venezuela.
- Mittermeier, R.A., N. Myers, P. Robles Gil & C.G. Mittermeier. 1999. Hotspots. CEMEX. México City, México.
- Monasterio, M. (Ed.) 1980a. Estudios ecológicos en los páramos andinos. Ediciones de la Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- _____. 1980b. Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. pp. 93-158, En: Estudios ecológicos en los páramos andinos, M. Monasterio (Ed.), Ediciones de la Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- _____. & S. Reyes. 1980. Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes Venezolanos. Pp. 47-91, En: Estudios ecológicos en los páramos andinos, M. Monasterio (Ed.), Ediciones de la Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- Morillo, G. 1988. Nuevas especies de Asclepiadaceae para Venezuela. *Ernstia* 34:12-30.
- Moscol Olivera, M. C. & A. M. Cleef. 2009. Vegetation composition and altitudinal distribution of Andean rain forests in El Carchi Province, northern Ecuador. *Phytocoenologia* 39 (2): 175-204.
- Myers, N., R.A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G.A.B. da Fonseca & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Nakashizuka, T., Z. Yusop & A.R. Nik. 1992. Latitudinal zonation of forest communities in Selangor, Peninsular Malasia. *J. Trop. Forest Sc.* 4: 233-244.
- Niño, M., L. Dorr & F. W. Stauffer. 2005. Una nueva especie de *Aiphanes* (Arecaceae) de la Cordillera de Mérida, Venezuela. *Sida* 21: 1529-1606.
- Ortega, F., G. Aymard & B. Stergios. 1987. Aproximación al conocimiento de la flora de las Montañas de Guaramacal, Edo. Trujillo, Venezuela. *Biollania* 5: 1-60.
- Rangel-Ch., J. O. & H. Arellano. 2007. Vegetación. Pp. 173-192. En: Colombia Diversidad Biológica V. La alta montaña de la Serranía de Perijá, Departamento del Cesar, J. O. Rangel-Ch. (Ed), Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- _____, A.M. Cleef & S. Salamanca & C. Ariza-N. 2005. La vegetación de los bosques y selvas del Tatamá (The forest vegetation of the Tatamá area). En: La cordillera Occidental colombiana Transecto de Tatamá, T. Van der Hammen, J. O. Rangel-Ch. & A. M. Cleef (Eds.).*Estudios de Ecosistemas Tropandinos* 6: 459-643. Cramer, Berlin-Stuttgart.
- _____, _____. & _____. 2003. The equatorial interandean and subandean forests of the Parque Los Nevados Transect. Cordillera Central, Colombia, T. van der Hammen, T. & A. G. dos Santos (Eds.), *Studies on Tropical Andean Ecosystems* 5: 143-204. Cramer, Berlin-Stuttgart.
- _____. 1994. La vegetación del Parque Regional Natural Ucumari. Pp. 59-81. En: Ucumari, Un caso típico de la diversidad biótica andina- J. O. Rangel-Ch. (Ed.), Universidad Nacional de Colombia, Pereira.
- _____. 1991. Vegetación y ambiente en tres gradientes montañosos en Colombia. Thesis, Universiteit van Amsterdam.
- _____. & G. Lozano. 1989. The forest vegetation of the Valle de la Plata. In: Herrera, L. F., Drennan, R. D. & Uribe, C. A. (eds.), *Prehispanic chiefdoms in the Valle de la Plata 1:* 95-119. University of Pittsburgh. Memoirs in Latin American Archaeology 2.
- _____. & P. Franco-R. 1985. Observaciones fitoecológicas en varias regiones de vida de la cordillera Central de Colombia. *Caldasia* 14(67): 211-249.
- Reaud-Thomas, G. 1989. Vegetation et utilisation du Sol dans la Région Guanare-Masparro, Andes Vénézuéliennes. Venezuela. *Environnement et Changements* 63(2): 137-201. CEGET, CNRS, Bordeaux.
- Richter, M. & A. Moreira-Muñoz. 2005. Heterogeneidad climática y diversidad vegetacional en el sur de Ecuador: un método de fitoindicación. En: Weigend, Rodríguez & Arana (comps.). *Bosques relictos del NO de Perú y SO de Ecuador. Rev. Per. Biol.* 12(2): 217-238.
- _____. 2003. Using epiphytes and soil temperatures for eco-climatic interpretations in Southern Ecuador. *Erdkunde* 57: 161-181.
- Rivero, R. & F. Ortega. 1989. Notas fitogeográficas y adiciones a la Pteridoflora de las montañas de Guaramacal, estado Trujillo, Venezuela. *Biollania* 6: 133-142.
- Rundel, P.W. 1994. Tropical alpine climates. Pp. 21-44. In: *Tropical Alpine Environments: Plant form and function*, P. W. Rundel, A. P. Smith & F.C. Meinzer (Eds.), Cambridge University Press.
- Sarmiento, G. 1986. Ecological features of climate in high tropical mountains. Pp. 11-45. In: *High Altitude Tropical Biogeography*, F. Vuilleumier & M. Monasterio (Eds.), Oxford University Press.
- _____. M. Monasterio, A. Azocar, E. Castellano & J. Silva. 1971. Vegetación natural. Estudio integral de la Cuenca de los Ríos Chama y Capazón. Sub-proyecto No. III. Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, Mérida.
- Schneider, J. V. 2001. Diversity, structure and biogeography of a successional and mature upper montane forest of the Venezuelan Andes. Andere Verlag, Frankfurt am Main. Ph.D. Thesis.

- Schneider, J. V., J. Gaviria & G. Zizka. 2000. Inventario florístico de un bosque altimontano húmedo en el Valle de San Javier, Edo. Mérida, Venezuela. *Plántula*, 3(2): 65-81.
- Schröter, C. 1926: Das Pflanzenleben der Alpen. Ed. 2:32. Zürich.
- Schubert, C. 1980. Late-Cenozoic pull-apart basins, Boconó fault zone, Venezuelan Andes. *J. Struct. Geol.* 2(4): 463-468.
- Smith, R. 1985. La vegetación de las cuencas de los Ríos Guasare, Socuy y Cachiri, estado Zulia. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.* 143(40): 295-325.
- Stancik, D. 2004. *Festuca dinirica* and *F. guaramacalana* (Poaceae, Loliinae), two new species from the Venezuelan Andes. *Novon* 14 (3): 341-344.
- Stergios, B. & L. Dorr. 2003. *Bomarea amilcariana* (Amaryllidaceae). *Acta Bot. Ven.* 26: 31-40.
- _____. 1999. La Flora Espermatófita de las Montañas de Guaramacal. Pp. 73-91, En: Parque Nacional Guaramacal, N. Cuello (Ed.), Unellez - Fundación Polar. Caracas, Venezuela.
- Steyermark, J. A., & O. Huber. 1978. Flora del Avila. Vollmer Foundation & MARNR, Caracas.
- Taylor, C. 2002. Rubiacearum Americanarum Magna Hama Pars 10. New species and a new subspecies of *Faramea* (Cousseenae) from Central and South America. *Novon* 12 (4): 563-570.
- Troll, C. 1973. The upper timberlines in different climatic zones. *Arct. Alp. Res.* 5(3): A3-A18.
- _____. 1968. Geo-ecology of the mountainous regions of the tropical Americas. *Coll. Geogr.* 9. Bonn.
- _____. 1959. Die tropischen Gebirge. *Bonner Geogr. Abh.*, 25. Bonn.
- Urriola, P. 1999. Una Interpretación de la Geología y Geomorfología de Guaramacal. Pp. 21-34, En: Parque Nacional Guaramacal, N. Cuello (Ed.), Unellez- Fundación Polar. Caracas, Venezuela.
- Van der Hammen, T. & H. Hooghiemstra. 2001. Historia y paleoecología de los bosques montanos andinos neotropicales. Pp. 63-84. En: Bosques nublados del neotrópico, M. Kappeile, M. & A. Brown, (Eds.), INBIO, Costa Rica
- _____. 1995. Global change, Biodiversity, and Conservation of Neotropical Montane forests. Pp. 603-607, In: Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests, S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (Eds.), The New York Botanical Garden, New York.
- _____. & A. M. Cleef. 1986. Development of the high Andean páramo flora and vegetation. Pp. 153-201. In: High altitude tropical biogeography, F. Vuilleumier, & M. Monasterio, (Eds.), Oxford University Press. Oxford.
- _____. & P.M. Ruiz (Eds.). 1984. La Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia). Transecto Buritica-La Cumbre. Estudios de ecosistemas tropandinos 2. J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- _____. A. Pérez-P., & P. Pinto (Eds.), 1983. La Cordillera Central colombiana. Transecto Parque Los Nevados. Estudios de Ecosistemas tropandinos 1: 150-173. J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- _____. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *J. Biogeogr.* 1: 3-26.
- Van Steenis, C. G. G. J. 1961. An attempt towards an explanation of the effect of mountain mass elevation. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet.* 64: 435-442.
- _____. 1972. The mountain flora of Java. Leiden, 57 colour plates.
- Vareschi, V. 1955. Monografías geobotánicas de Venezuela. I. Rasgos geobotánicos sobre el Pico de Naiguatá. *Acta Cient. Venez.* 6(5/6): 180-201.
- _____. 1953. Sobre las superficies de asimilación de sociedades vegetales de cordilleras tropicales y extratropicales. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 14(79): 121-173.
- Vásquez, J. A. & T. Givnish. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manatlán. *J. Ecol.* 86: 999-1020.
- Veillon, J. P.. 1985. El crecimiento de algunos bosques naturales de Venezuela en relación con los parámetros del medio ambiente. *Rev. Forestal Venez.* 29: 5-119.
- _____. 1965. Variación altitudinal de la masa forestal de los bosques primarios en la vertiente nor-occidental de la cordillera de los Andes, Venezuela. *Turrialba* 15:216-224.
- Westhoff, V. & E. Van der Maarel. 1973. The Braun-Blanquet approach. In: R. H. Whittaker (Ed.), *Handbook of vegetation science* 5: 617-726. Junk, The Hague.
- Wolf, J.H.D. 1993. Ecology of epiphyte communities in montane rain forests, Colombia. PhD Thesis. Universiteit van Ámsterdam.
- Yáñez, P. 1998. Caracterización florística en un sector de cambio Páramo – Selva Nublada en el Parque Nacional Sierra Nevada, Venezuela. *Rev. Forest. Venez.* 42(1): 51-62.

APÉNDICE 1.

LISTADO DE TODAS LAS ESPECIES REGISTRADAS EN LOS BOSQUES Y SUS ESPECÍMENES DEPOSITADOS EN PORT, RECOLECTADOS POR NIDIA CUELLO *ET AL.* (NC) O ANGELINA LICATA (AL).

LYCOPODIOPSIDA: LYCOPIDIACEAE: *Huperzia* sp. * NC 2822; *H. sp.* * NC 2268; *H. mollicoma* (Spring) Holub. * NC 1471; *Lycopodium contiguum* Kl. * NC 2696; *L. jussiaei* Desv. ex Peir * NC 1075; SELAGINELLACEAE: *Selaginella difussa* (C. Presl) Spring * NC 1452; *S. producta* Baker. * NC 1472; *S. substipitata* Spring * NC 1298. **FILICPSIDA:** ASPLENIACEAE: *Asplenium* sp. * NC 2814; *A. alatum* Alvaro Cogollo * NC 2150; *A. auriculatum* Sw. * AL 220, 235, 260; *A. cirratum* Rich. ex Willd * NC 2385; *A. cristatum* Lam. * NC 1860, 1862; *A. cuspidatum* Lam. * AL 221; *A. flabellulatum* Kunze * AL 222; *A. harpeodes* Kunze * AL 228, 251; *A. raddianum* Gaudich. * NC 1247, 1523; *A. radicans* L. * NC 1631, 2014; *A. uniseriale* Raddi * NC 1719. BLECHNACEAE: *Blechnum ensiforme* (Liebm.) C. Chr. * NC 1305; *B. schomburgkii* (Klotzsch) C. Chr. CYATHEACEAE: *Alsophila angélica* Tryon NC 2432; *A. erinacea* (Karst.) Conant NC 1765, 2209, 2224, 2302; *Cyathea* aff. *straminea* H. Karst NC 2394; *C. caracasana* (Klotzsch) Domin NC 1101, 1226, 1276, 1857, 1875, 1938, 2391, 2473, 2482, 2483; *C. fulva* (Mart. & Gal.) Féé NC 1032, 1701, 1887, 2011, 2041, 2096, 2365, 2396, 2461, 2582, 2286, 2295, 2301; *C. kalbreyeri* (Baker) Domin NC 1512, 1763, 2206, 2624; *C. pauciflora* (Kuhn) Lellingier NC 1157, 1971, 2353, 2392, 2633; *C. pungens* (Willd.) Domin NC 1324; *Sphaeropteris* sp. NC 1051. DENNSTAEDTIACEAE: *Dennstaedtia* sp. * NC 1473. DICKSONIACEAE: *Dicksonia sellowiana* Hook. NC 1873, 1921, 2429. DRYOPTERIDACEAE: *Arachniodes denticulata* (Sw) Ching * NC 1246, 1477, 1628; *Didymochlaena truncatula* J. Smith * NC 2151; *Diplazium celtidifolium* Kunze NC 2154; *D. hians* Kunze ex Klotzsch. NC 1841, 2136; *Elaphoglossum cuspidatum* (Will.) Moore * AL 266; *E. eximium* (Mett.) H. Christ * AL 245; *Polystichum muricatum* (L.) Féé * NC 2181; *P. platyphyllum* (Will.) C. Presl * NC 1863. GRAMMITIDACEAE: *Melpomene flabelliformis* (Poir.) A.R. Sm. & R.C. Moran * NC 2877; *M. xiphopteroides* (Liebm.) A.R. Sm. & R.C. Moran * AL 270; *Microplagiopodium truncicola* (Klotzsch) A.R. Sm. * AL 275; *Terpischore asplenifolia* (L.) A.R. Sm. * NC 1499, 2427; *T. subtilis* (Kunze ex Klotzsch) A.R. Smith, vel aff * AL 271; *T. taxifolia* (L.) A.R. Sm. * NC 1302; *T. xanthotrichia* (Klotzsch) A.R. Smith * AL 244. HYMENOPHYLLACEAE: *Hymenophyllum fucoides* (Sw.) Sw. * NC 1317; *H. microcarpum* Desv. * NC 1492; *H. myriocarpum* Hook. * NC 1465; *H. polyanthos* (Sw.) Sw. * AL 248; *H. trichomanoides* Bosch * NC 1489, 1491; *Trichomanes capillaceum* L. * NC 1490; *T. radicans* Sw. * NC 2152. MARATTIACEAE: *Danaea moritziana* C. Presl. * NC 1533. POLYPODIACEAE: *Campyloneurum ophiocaulon* (Klotzsch) Féé * NC 2153; *C. serpentinum* (H. Christ) Ching. * NC 1846; *Microgramma percussa* (Cav.) de la Sota * NC 1630; *Pecluma divaricata* (E. Fourn.) Mickel & Beitel * NC 2089; *Polypodium* sp.* NC 2809; *P. buchtienii* H. Christ. & Rosenst. * AL 287; *P. fraxinifolium* Jacq. * NC 1248. PTERIDACEAE: *Eriosorus flexuosus* (Kunth) Copel. * NC 2824. THELYPTERIDACEAE: *Thelypteris concinna* (Will.) Ching * AL 337; *T. dentata* (Forssk.) E.P. St. John * AL 338. VITTARIACEAE: *Polytaenium lineatum* (Sw.) J. Sm. * NC 1203; *Vittaria graminifolia* Kaulf. * AL 274. PINOPSISIDA: PODOCARPACEAE: *Podocarpus oleifolius* D. Don ex Lambert var. *macrostachyus* (Parl.) J. Bunchholz & N.E. Gray NC 1126, 2410, 2647. MAGNOLIOPSIDA: ACANTHACEAE: *Aphelandra macrophylla* Leonard NC 1736, 2535, 2557; *Mendoncia tovarensis* (Klotzsch & Karsten ex Nees) Leonard NC 1800; *Ruellia tuberosa* L. * NC 2499; *R. tubiflora* Kunth var. *teretistachantha* (Lindau) Leon NC 1038. ACTINIDIACEAE: *Saurauja tomentosa* (Kunth) Spreng. NC 1190; *S. yasicae* Loes NC 1026, 1143. ANACARDIACEAE: *Tapirira guianensis* Aubl. NC 1546, 1854, 2281. ANNONACEAE: *Rollinia mucosa* (Jacq.) Baill. NC 1814, 2558; *Trigynaëa duckei* (R.E. Fr.) R.E. Fr. NC 1526, 2512. AQUIFOLIACEAE: *Ilex guaramacalensis* Cuell. & Aymard, sp. nov. NC 2853; *I. laurina* Kunth NC 1147, 1338, 1920, 1961, 2599, 2693; *I. myricoides* Kunth NC 1140; *I. sp.1* NC 1189; *I. sp.2* NC 1333, 2462, 2470; *I. truxillensis* Turcz. subsp. *bullatissima* Cuatrec. NC 1120, 2412, 2471. ARA利ACEAE: *Dendropanax arboreus* (L.) Dcne. & Planch. NC 1503, 1787, 2297; *Oreopanax discolor* (Kunth) Decne. & Planch. NC 1257, 2448; *O. sp.* NC 2768, 2826; *Schefflera ferruginea* (Willd. ex Roem. & Schult.) Harms NC 1083, 1328, 1966, 2393. ASTERACEAE: *Ageratina nerifolia* (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob. NC 2079; *A. theifolia* (Benth.) R. M. King & H. Rob. NC 2881; *Baccharis brachylaenoides* DC. NC 2869; *Critionopsis paradoxia* (Sch. Bip.) V.M. Badillo NC 1110, 1253, 1291, 1318, 1935, 2625; *Diplostephium obtusum* S.F. Blake NC 2678; *Fleischmannia pratensis* (Klatt) R.M. King & H. Rob. * NC 1548; *Libanothamnus griffinii* (Ruiz-Térán & Lop. Fig.) Cuatr. NC 2704; *Mikania banisteriae* DC. NC 1004, 2010, 2379; *M. bogotensis* Benth. * NC 1355; *M. houstonians* (L.) B.L. Rob. NC 2232; *M. nigropunctulata* Hieron NC 2068; *M. sp.1* NC 2082; *M. stuebelii* Hieron NC 2075, 2316, 2363, 2852; *Paragynoxys cuatrecasasii* Ruiz-Térán & López Figueiras NC 1217; *P. venezuelae* (V.M. Badillo) Cuatrec. NC 1238; *Pentacalia cachacoensis* (Cuatrec.) Cuatrec. NC 1242; *P. greenmanniana* (Hieron.) Cuatr. NC 2879; *P. theifolia* (Benth.) Cuatrec. NC 2838; *P. vicelliptica* (Cuatrec.) Cuatrec. NC 2085; *Ruileozia paltonioides* (Standl.) Cuatrec. NC 2616. BEGONIACEAE: *Begonia* sp.* NC 2182; *B. trispathulata* (A. DC.) Warb. in Engler & Prantl * NC 2553; *B. vareschii* Irmischer * NC 1464. BIGNONIACEAE: *Schlegelia spruceana* K. Schum. NC 1816; *Tabebuia guayacan* (Seem.) Hemsl. NC 1609, 1790. BOMBACACEAE: *Matisia* sp. NC 2508; *Quararibea magnifica* Pittieri NC 2133, 2225, 2505. BORAGINACEAE: *Cordia cylindrostachya* (Ruiz & Pav.) Roem. & Schult. * AL 283. BRASSICACEAE: *Cardamine fulcrata* Greene * AL 272. BRUNELLACEAE: *Brunellia acutangula* Humb. & Bonpl. NC 1241; *B. cf. integrifolia* Szyszyl. NC 1105, 1864, 1936, 2104, 2600. BURSERACEAE: *Protium tovarensis* Pittier NC 1283, 1558, 1778, 2257. CAESALPINIACEAE: *Senna pendula* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) H. Irwin & Barneby * AL 333. CAMPAULACEAE: *Centropogon cornutus* (L.) Druce * AL 309; *C. elmanus* Wimm. * NC 1420; *C. solanifolius* Benth. * NC 1479. CAPRIFOLIACEAE: *Viburnum tinoides* L.f. var. *venezuelensis* (Killip & A. C. Smith) Steyermark NC 1258, 1919. CARICACEAE: *Vasconcellea microcarpa* (Jacq.) A. DC. NC 1201, 2526. CARYOPHYLLACEAE: *Drymaria cordata* (L.) Willd. ex Roem. & Schult. * NC 1457; *D. ovata* willd. ex Roem & Schult * NC 1439; *Stellaria ovata* Willd. * NC 2810; *Stellaria* sp. * NC 2763. CELASTRACEAE: *Celastrus liebmianii* Standl. NC 1011, 2241, 2357; *Maytenus* sp. A NC 1293, 1582, 1659, 2626; *Perrottetia quinduenensis* Kunth NC 2030, 1003, 1068. CHLORANTHACEAE: *Hedyosmum cf. gentyi* D'Arcy & Liesner NC 1518, 1593, 1813, 1870, 2008, 2283, 2380, 2604; *H. crenatum* Occhioni NC 1115, 1933, 1949, 2101, 2254; *H. cuatrecasanum* Occhioni NC 989, 1025, 2047; *H. goudotianum* Solms-Laubach * NC 1441; *H. racemosum* (Ruiz & Pav.) G. Don NC s/n; *H. sp.* A NC 1232, 1323, 2450, 2629; *H. translucidum* Cuatrec. NC 1223, 1326, 2799. CLETHRACEAE: *Clethra fagifolia* Kunth var. *fagifolia* NC 1059, 1148, 1330, 1931, 1959, 2356. CLusiaceae: *Clusia alata* Triana & Planch. NC 1215, 1219, 1356, 1578, 1883, 1942, 1967, 2001, 2051, 2445, 2617, 2250, 2453; *C. sp.1* NC 2270, 2360; *C. sp. A?* (C. multiflora group) NC 1676, 1748, 1970; *C. trochiformis* Vesque NC 1017, 1113, 1255, 1288, 1357, 1674, 1934, 1968, 2120, 2219, 2467, 2251, 2408, 2510; *Hypericum paramitanum* N. Robson NC 2831; *H. thesiifolium* Kunth * AL 319; *Vismia baccifera* (L.) Triana & Planch subsp. *dealbata* (Kunth) Ewan NC 1274. CUCURBITACEAE: *Elateriopsis orstedii* (Cogn.) Pittier NC 2514. CUNNIACEAE: *Weinmannia aff. balbisiana* Kunth NC 1648, 1877, 2106, 2451, 2638; *W. auriculata* D. Don NC 2849; *W. fagaroides* Kunth NC 2252, 2850; *W. glabra* L.f. var. *balbisiana* Kunth NC 1929, 1964, 2109, 2398; *W. karsteniana* Szyszyl. NC 2848; *W. lechleriana* Engl. NC 1351; *W. sorbilifolia* Kunth NC 1195, 2586. DICAPETALACEAE: *Dichapetalum pedunculatum* (DC.) Baill. NC 2263. ELAEOCARPACEAE: *Sloanea brevipinna* F. Sm. NC 2265; *S. guianensis* Aubl. NC 919, 1541, 1775, 1995, 2170, 2231, 2271; *S. laurifolia* (Benth.) Benth. NC 937; *S. rufa* Planch. ex Benth. NC 1070, 1513, 2003, 2140, 2276, 2287. EREMOLEPIDACEAE: *Antidaphne viscoidea* Poepp. & Endl. * NC 1014. ERICACEAE: *Diogenesia tetrandra* (A. C. Jm.) Sleumer NC 2118, 2589; *Disterigma alaternoides* (Kunth) Nied. NC 2861; D. sp. NC 2437; Indet. Eric-1 NC 2417; *Gaultheria anastomosans* (L.f.) Kunth NC 2680; *G. erecta* Vent. 2827; *G. myrsinoides* Kunth [Pernettya prostrata] (Cav.) DC. NC 2706; *Macleania rupestris* (Kunth) A.C. Sm. NC 1575; *Psammisia hookeriana* Klotzsch. NC 1125, 1637, 1896, 2063, 2334, 2338, 2498; *P. penduliflora* Klotzsch * NC 1717; *Themistoclesia dependens* (Benth.) A. C. Smith NC 1974; *Thibaudia floribunda* Kunth. NC 2693; *Vaccinium corymbosum* Dunal NC 2687. ESCALLONIACEAE: cf. *Escallonia hispida* (Vell.) Sleumer NC 2431. EUPHORBIACEAE: *Acalypha macrostachya* Jacq. NC 1177; *Alchornea glandulosa* Poepp. & Endl. NC 1855, 2536; *A. grandiflora* Muell. Arg. NC 927, 1186, 1273, 1565, 1584, 1667, 1806, 2129, 2326, 2354, 2415; *Croizatia brevipetiolata* (Secco) Dorr NC 1703; *Hermonia cf. oblonga* (Tul.) Mull. Arg. NC 953, 1309, 1655, 1999, 2035, 2073, 2291, 2628; *H. moritziana* (M. Arg.) Pax & Hoffmann NC 948, 1081, 1292, 1339, 1773, 1988, 2036, 2601; *H. scabrida* (Tul.) Mull. Arg. NC 1231, 1352, 2447, 2618; *Mabea occidentalis* Benth. NC 1519; *Phyllanthus niruri* L. * AL 325; *Sapium stylare* Mull. Arg. NC 2029; *Tetrorchidium rubrivenium* Poepp. NC 1196, 1812, 2022. FABACEAE: *Desmodium intortum* (Mill.) Urb. * AL 300; *D. molliculum* (Kunth) DC. * NC 1400, 1438; *Dussia coriacea* (Sw.) Roem. & Schult. NC 1607, 1977, 2053, 2138; *Machaerium cf. floribundum* Benth. NC 1807, 2277. FLACOURTIACEAE: *Casearia tachirensis* Sleumer NC 2032, 2165, 207. GENTIANACEAE: *Macrocarpaea bracteata* Ewan NC 2806; *Symbolanthus vasculosus* (Griseb.) Gilg. NC 1329, 1649, 1891, 2122, 2474. GESNERIACEAE: *Alloplectus aff. chrysanthus* Planch. & Linden * NC 1424; *Besleria pendula* Hanst. NC 942, 1930; *Columnea sanguinea* (Pers.) Hanst. * AL 307; *Drymonia crassa* C. V. Morton * NC 2492; *D. crassa* C.V. Morton NC 2048; *Heppiella viscida* (Lindl. & Paxt.) Fritzschi * NC 1622, 1724; *Kohleria hirsuta* (Kunth) Regel * NC 1716. HIPPOCRATEACEAE: *Salacia* aff. *cordata* (Miers.) Mennega NC 1786, 2259. HYDRANGEACEAE: *Hydrangea aff. peruviana* Moricard NC 1180; *H. cf. presili* Briq. NC 2238, 2525; *H. sp.1* NC 2211. ICACINACEAE: *Calatola venezuelana* Pittier NC 1005, 2135, 2221, 2282, 2564; *Citronella costaricensis* (Dunn. Sm.) R.A. Howard NC 1165, 1914, 2033. LAMIACEAE: *Hyptis vilis* Kunth & Bouché * AL 331. LAURACEAE: *Alourea dubia* (Kunth) Mez NC 926, 1916, 1998, 2092, 2208, 2444, 2640; *Aniba cf. cinnamomiflora* C. K. Allen NC 1514, 1596, 1780, 1902, 1992, 2262; *Beilschmiedia tovarensis* (Meissn.) Sa. Nishida NC 1313, 1587, 1888, 1987, 2023, 2245, 2266; *Endlicheria* sp. NC 2285, 2330; *Nectandra* aff. *membranacea* (Sw.) Griseb. NC 1835, 2532; *N. aff. purpurea* (Ruiz & Pav.) Mez NC 1536, 2520; *N. sp.* NC 1838; *Ocotea* aff. *puberula* (Rich.) Nees NC 922, 1991; *O. aff. tarapotana* (Meissn.) Mez NC 1799; *O. auriculata* Lasser NC 1178; *O. calophylla* Mez NC 2460; *O. cernua* (Nees) Mez, vel aff. NC 1828, 2162; *O. cf. hexanthera* Kopp. NC 2369, 2397; *O. floribunda* (Sw.) Mez NC 1010, 1037, 1539, 2099, 2351; *O. jelski* Mez NC 1137, 1962; *O. karsteniana* Mez NC 1123, 1197, 1307, 1707, 1912, 1996, 2121, 2414; *O. leucoxylon* (Sw.) de Lanessan, s.l. NC 1664,

1893, 2110, 2366, 2438; *O. macropoda* (Kunth) Mez NC 1084, 1791, 1880, 1960, 2115, 2318, 2475; *O. rubrinervis* Mez NC 1563, 2000; *O. sericea* Kunth NC 2076, 2479; *O. sp. s/n*; *O. sp. A* NC 1044, 1295, 1660, 1867, 2290; *O. sp. C* NC 2518, 2569, 2574; *O. terciopelo* C. K. Allen NC 2086; *O. vaginans* (Meissn.) Mez NC 1045, 1290, 1989, 2037, 2641; *Persea aff. mutisii* Kunth NC 1928, 1954, 1975, 2449, 2464; *P. ferruginea* Kunth. NC 2480; *P. meridensis* Kopp. NC 943, 1985, 1897, 1885; *P. peruviana* Nees NC 976, 1569, 1817, 2142, 2223, 2575; *P. sp.1* NC 1953, 1963, 2472; *P. sp.2* NC 2434; *P. sp.3* NC 1770; *Pleurothryium costanense* van der Werff NC 1188, 2128. LECYTHIDACEAE: *Eschweilera perumbonata* Pittier NC 1521, 1646, 2260, 2278; *E. sp. nov* NC 1832. LORANTHACEAE: *Aetanthus nodosus* (Desr.) Engl. * NC 1066, 1345, 2401; *Dendrophthora* sp. * NC 2795; *Gaiadendron punctatum* (R. & P.) G. Don NC 1121, 2084, 2847; *Struthanthus dichotrianthus* Eichl. * AL 320. LYTHRACEAE: *Cuphea denticulata* Kunth * NC 1401. MAGNOLIACEAE: *Talauma* sp. NC 1745. MALPIGHIAEAE: *Bunchosia armeniaca* (Cav.) DC. NC 1181, 2126; *Byrsinima karstenii* W. R. Anderson NC 1131; *B. sp.* NC 2439, 2481, 2642; *Mascagnia* sp. A NC 1552. MARCGRAVIACEAE: *Marcgravia brownei* (Tr. & Pl.) Krug & Urb. NC 2176, 2578. MELASTOMATACEAE: *Anaectocalyx bracteosa* (Naud.) Triana NC 1112, 1254, 1285, 1685, 1907, 1941, 2078, 2341, 2477; *Blakea schlimirii* (Naud.) Triana NC 944, 1277, 1571; *Chaetolepis lindeniana* (Naudin) Triana NC 2691; *Henrietella* cf. *verrucosa* Triana NC 1769; *H. sp.* NC 2303; *H. tovarensis* Cogn. NC 1550; *Meriania grandidens* Triana NC 2002, 2046, 2648; *M. macrophylla* (Benth.) Triana NC 1997, 2141; *Miconia aeruginosa* Naud. * NC 1549; *M. amilcariana* Almeda & Dorr NC 999, 1185, 1327; *M. cf. dolichopoda* Naud. NC 1174, 1836, 2025, 2098, 2299, 2442, 2534; *M. donaeana* Naud. NC 2577; *M. elvirae* Wurdack NC 1362; *M. cf. minutiflora* (Bonpl.) DC. NC 960, 1598, 1662, 2045, 2594; *M. jahni* Pittier NC 2828; *M. ionchophylla* Naud. NC 1043, 1555, 1577, 1771, 1886, 207, 2215, 2300, 2346; *M. lucida* Naud. NC 932, 941, 1657, 1900, 1978, 2333, 2342; *M. mesmeana* Gleason subsp. *longipetiolata* Wurdack NC 1948; *M. sp. C* (hibrido) NC 1028; *M. sp.B* NC 2644; *M. spinulosa* Naudin * NC 1460; *M. suaveolens* Wurdack NC 1222; *M. theaezans* (Bonpl.) Cogn., s.l. NC 1151, 1237, 1271, 1349, 1540, 2637; *M. tinfolia* Naud. NC 1106, 1325, 1336, 2062, 2436, 2631; *M. tovarensis* Cogn. NC 1278, 1231, 2621; *M. tuberculata* (Naud.) Triana * AL 315; *M. ulmarioides* Naud. NC 1119, 1225, 1320, 1939, 2390; *Monochaetum discolor* H. Karst. NC 2710; *Mouriria barbinensis* (Morley) Morley NC 1504, 1830, 2205; *Ossaea micrantha* (Sw.) Macfad. NC 2168. MELIACEAE: *Guarea kunthiana* A. Juss. NC 1171, 1525, 1810, 2210, 2555, 2568; *Ruagea glabra* Triana & Planch. NC 928; *R. pubescens* H. Karst. NC 1270, 1642, 1801, 1881, 2361, 2523; *Trichilia hirta* L. NC 2517; *T. pallida* Sw. NC 1545; *T. septentrio-nalis* C. DC. NC 1909, 2043, 2164, 2213. MIMOSACEAE: *Inga* aff. *densiflora* Benth. NC 1595, 2226, 2605; *Inga edulis* Mart. NC 1179, 2524; *Zygia bisingula* L. Rico NC 1737. MORACEAE: *Cecropia sararensis* Cuatrec. NC 1746; *C. sp.* NC 2311; *C. telenitida* Cuatrec. NC 1826; *Ficus nymphaefolia* P. Miller NC 1793, 2538; *F. sp.* NC 1843; *F. tonduzi* Standl. NC 1198, 2145, 2570; *F. tovarensis* Pittier NC 2294; *Morus insignis* Bureau NC 2527; *Pseudolmedia rigida* (Planch. & Karst.) Cuatrec. subsp. *rigida* NC 1537, 2273. MYRICACEAE: *Myrica pubescens* Willd. * AL 314; *MYRSINACEAE* *Cybianthus cuspidatus* Miq. NC 1652, 1895; *Cybianthus iteoides* (Benth.) Agost. NC 1141, 2403; *C. laurifolius* (Mez) Agost. NC 1153, 1926, 2409; *C. marginatus* (Benth.) Pipoly NC 2679; *C. staphii* (Mez) Agostini NC 2832; *Geissanthus fragrans* Mez NC 1199, 2620; *Mrysine dependens* (Ruiz & Pav.) Spreng NC 2792; *M. coriacea* (Sw.) R. Br. ex Roem & Schult. NC 1107, 2117; *Parathesis venezuelana* Mez NC 1744, 2173, 2506; *Stylogyne longifolia* (Mart. ex Miq.) Mez NC 2530, 2559; *S. sp.* NC 2236, 2645; *Geissanthus andinus* Mez NC 2863. MYRTACEAE: *Calyptranthes* cf. *meridensis* Steyerl. NC 1104, 1951, 1965, 2343, 2359, 2646; *Calyptranthes* sp. NC 2446; *Eugenia albida* Humb. & Bonpl. NC 1951, 1980; *E. cf. oerstediana* O. Berg. NC 1560, 1739, 1788, 2264, 2264, 2298, 2584; *E. cf. patens* Poir. NC 1337, 1766, 1792, 1798, 1815; *E. cf. tamaensis* Steyerl. NC 951, 954, 1021, 1142, 1133, 1127, 1874, 2114, 2220, 2348, 2340, 2345, 2406, 2430; *E. grandiflora* O. Berg. NC 1535, 1625, 1591, 1603; *E. moritziana* H. Karst. NC 1173, 2519; *E. sp. 1* NC 1567, 1617, 2292, 2350; *E. sp. 2* NC 1889, 1905, 2222; *E. sp. 3* NC 2161, 2166, 2218; *E. triquetra* Berg NC 2804; *Myrcia acuminata* (Kunth) DC. NC 1616, 1670, 1673, 1680, 2595, 2608, 2650; *M. aff. guianensis* (Aubl.) DC. NC 1130, 1144, 1280, 2413; *M. cf. sanisidrensis* Steyerl. NC 1272, 1649, 1709, 1876, 2202, 2368, 24692, 2399, 2404, 2443; *M. sp.1* NC 1866, 1899, 1903, 2615; *Myrcianthes* sp. NC 1023; *Myrtaceae* sp. p 14 NC 1510, 1774, 1840, 2513, 265; *Myrtaceae*-indet. 'hojita chiquita' NC 2854. NYCTAGINACEAE: *Neea* sp. NC 1851; OLACACEAE: *Heisteria acuminata* (Humb. & Bonpl.) Engler NC 2511. OLEACEAE: *Chionanthus* sp. NC 2230. ONAGRACEAE: *Fuchsia nigricans* Linden * NC 1493; *Ludwigia peruviana* (L.) H.Hara * AL 316. PICRAMNIACEAE: *Picramnia* sp. A NC 1802, 1839, 2314; *Picramnia* sp. C NC 2137, 228, 2515, 2579. PIPERACEAE: *Peperomia* * NC 1391; *Peperomia acuminata* Ruiz & Pav. * NC 2204; *P. ouabianae* C. DC. * NC 1202; *P. peleoides* H. B. K. * NC 2489; *P. portuguesensis* Steyerl. * NC 2187; *P. rotundata* Kunth * NC 1861; *P. tetraphylla* (G. Frost.) Hook. & Arn. * NC 1467; *Piper aduncum* L. var. *cordulatum* (C. DC.) Yunck. NC 1183; *P. aequale* Vahl * NC 1450; *P. dilatatum* L. C. Rich. * AL 334; *P. hispidum* Sw. NC 2567; *P. longispicum* C. DC. var. *glabratum* (Yunck.) Steyerl. NC 1538, 2174; *P. phytolaccifolium* Opiz NC 1735; *P. sp.* NC 2019; *P. sp.* Liana NC 2144, 2214; *P. veraguense* C. DC. NC 2242. PLANTAGINACEAE: *Plantago australis* Lam * NC 1402. POLYGALACEAE: *Bredemeyera* sp. NC 2267; *Monnieria meridensis* Planch. & Lindl. ex Wedd. NC 1221; *M. smithii* Chodat * AL 282; *M. sp.* NC 2825. POLYGONACEAE: *Coccobola* cf. *llewelynii* R.A. Howard NC 1906, 2344, 2623; *Coccobola* sp. NC 2516. PROTEACEAE: *Panopsis* sp. NC 2616; *Panopsis suaveolens* (H. Karst.) Pittier NC 1911, 2081; *Roupaella barnettiae* Dorr NC 2637. RANUNCULACEAE: *Clematis guadeloupae* Pers * NC 1757. RHAMNACEAE: *Rhamnus sphaerosperma* Sw. var. *polymorpha* (Reiss.) M.C. Johnst NC 2441, 2395. ROSACEAE: *Hesperomeles obtusifolia* (Pers.) Lindl. NC 2685; *Hesperomeles* sp. NC 3080; *Prunus moritziana* Koehne NC 1245, 1314, 1650, 1915, 1990, 2031, 2100, 2352, 2485, 2597, 2619, 2639. RUBIACEAE: *Arachnothrix reflexa* (Benth.) Planchon * AL 301; *Borreria laevis* (Lam.) Griseb. * AL 332; *Coffea arabica* L. NC 1561; *Coussarea moritziana* (Benth.) Standl. NC 935, 1574, 1767, 1886; *Dioicodendron dioicum* (K. Schum. & Krause) Steyerl. NC 1135, 2095, 2418; *Elaeagia karstenii* Standl. NC 1590, 2362; *E. myriantha* (Standl.) Hammel & C. M. Taylor NC 1192; *E. ruiz-teranii* Steyerl. NC 921, 991, 1644, 1918, 2009, 2237; *Faramea guaramacalensis* Taylor NC 1297, 1623, 1699, 2364, 2607, 2635; *F. killipii* Standl. NC 938, 1030; *Guettarda crispiiflora* Vahl subsp. *discolor* (Rusby) Steyerl. NC 1007, 2055, 2216; *Hillia parasitica* Jacq. * NC 1389; *Hippotis albiloba* H. Karst. NC 1733, 2554; *Hoffmannia pauciflora* Standl. NC 2167; *Ladenbergia* cf. *buntingii* Steyerl. NC 1842; *Manettia moritziana* (Schum.) Wernham * NC 2491; *Notopleura patria* (Standl. & Steyerl.) C.M. Taylor * NC 1462; *N. steyermarkiana* C.M. Taylor * NC 1094; *Palicourea angustifolia* Kunth NC 1239, 2240, 2602; *P. apicata* Kunth NC 1894, 2339, 2609; *P. demissa* Standl. NC 994, 1109, 1184, 2049; *P. jahni* Standl. NC 2830; *P. petiolaris* Kunth * NC 2549; *P. puberulenta* Steyerl. NC 917; *Posoqueria coriacea* M. Mart. & Galeotti subsp. *formosa* NC 1187, 1559, 1740, 2132; *Psychotria amita* Stand. NC 2217; *P. aubletiana* Steyerl. * NC 1095; *P. dunstervilleorum* Steyerl. * NC 2807; *P. fortuita* Standl. NC 1172, 2160, 2235; *P. lindenii* Standley * NC 1448; NC 1554; *P. longirostris* (Rusby) Standl. NC 1200, 1794; *P. macrophylla* Ruiz & Pav. * NC 1483; *P. molliramis* (Schum. & Kr.) Steyerl. * NC 1403; *P. trichotoma* Mart. & Gal. NC 1849, 2560; *Randia* cf. *dioica* H. Karst. NC 1782; *Rudgea nebulicola* Steyerl. NC 1794, 2177, 2556; *R. tayloriae* Aymard, Dorr & Cuello NC 1331, 2332, 2347, 2358, 2630; *Simira erythroxylon* (Willd.) Brem. var. *meridensis* Steyerl. NC 1176, 1833, 2507; *S. lezamae* Steyerl. NC 1979, 2312; *Tammsia anomala* Karst. NC 2533; *Tocoyena costanensis* Steyerl. subsp. *andina* Steyerl. NC 1777, 1827. RUTACEAE: *Conchocarpus laurensis* (Tamayo & Croizat) Kallunki & Pirani NC 1451; *Zanthoxylum acuminatum* (Sw.) Sw subsp. *juniperinum* (Poep.) Reynel NC 1230; *Z. melanostictum* Schltdl. & Cham. NC 1687, 2411. SABIACEAE: *Meliosma meridensis* Lasser NC 1086; *Meliosma pittieri* Steyerl. NC 1562, 1804, 2052; *M. tachirensis* Steyerl. & Gentry NC 1080, 1250, 2243, 2591; *M. venezuelensis* Steyerl. NC 1354, 2112. SAPINDACEAE: *Allophylus* cf. *glabratus* (Kunth) Radlk NC 2018; *Billia columbiana* Planch. & Lindl. ex Triana & Planch. NC 1583, 2172; *Cupania* cf. *scrobiculata* Rich. NC 1829; *Matayba camptoneura* Radlk. NC 1544, 2566, 2593; *Paullinia capreolata* (Aubl.) Radlk. NC 1856; *P. cf. latifolia* Benth. ex Radlk NC 1823, 2563. SAPOTACEAE: cf. *Elaeoluma nuda* (Baehni) Aubr. NC 1087, 1671; *Chrysophyllum* cf. *cainito* L. NC 939, 950, 1542, 2258, 2337; C. sp. NC 2239; *Pouteria baehniana* Monachino NC 1501, 2146. SCROPHULARIACEAE: *Sibthorpia repens* (Mutis ex L.) Kunze * NC 2801. SMILACACEAE: *Smilax kunthii* Killip & C. V. Morton NC 2071. SOLANACEAE: *Browallia americana* L. * NC 1434; *Cestrum bigibbosum* Pittier NC 2163, 2233; *C. buxifolium* Kunth NC 2457; *C. daryanum* Benitez & N.W. Sawyer NC 1053, 2056; *Cuateris riparia* (Kunth.) Hunz NC 2149, 2158, 2529, 2562; *Deprea paneroi* Benitez & Martinez * NC 1218; *Lycianthes radiata* (Sendtn.) Bitter * NC 1212; *Markea* sp. NC 2057; *Solanum acerifolium* Dunal * AL 330; *S. aturense* Humb. & Bonpl. ex Dunal NC 2034; *S. confine* Dunal NC 995, 1024, 1411; *S. nudum* Dunal NC 2130, 2249, 2234; *S. pentaphyllum* Bitter * NC 2496; *S. torvum* Sw. * AL 322. STAPHYLEACEAE: *Symplocos bogotensis* Brand. NC 1129, 2059; *Symplocos tamana* Steyerl. NC 1957. THEACEAE: *Freziera serrata* A. L. Weitzman, ined. NC 2459; *Gordonia fruticosa* (Schradner) H. Keng NC 1191, 1576; *Ternstroemia acro-dantha* Kobuski & Steyerl. NC 1154; *T. sp.* A NC 1917; *T. sp.B* NC 1973. THYMELAEAE: *Daphnopsis* sp.* NC 1714; *Schoenobiblus suffruticosa* Barringer & Nevling, vel aff. * NC 1484. URTICACEAE: *Pilea* A * NC 1470; *Pilea* B * NC 1399; *P. c* * NC 1408; *P. rhombaea* (L.f.) Liebm. * NC 1436; *Urera caracasana* (Jacq.) Griseb. NC 1175, 2531. VERBENACEAE: *Aegiphila floribunda* Moritz & Moldenke NC 1170, 1853, 2576; *Aegiphila moldenkeana* López-Pal. NC 1243; *A. ternifolia* (Kunth) Moldenke NC 1214, 2028; *Citharexylum venezuelense* Mol. NC 2539; *Petrea pubescens* Turcz. NC 1502; Verbenaceae indet. NC 1532. VITACEAE: *Cissus trianae* Planch NC 1872. WINTERACEAE: *Drimys granadensis* L.f. NC 1118, 1947, 2484. LILIOPSIDA: ARACEAE: *Anthurium bernardii* Croat. * AL 688; *Anthurium eminens* Schott NC 2580; *A. gehrigeri* Croat. * NC 1469, 1606; *A. ginesii* Croat NC 2465; *A. humboldtianum* Kunth NC 2435; *A. nymphaeifolium* K. Koch & Bouche NC 1890; *A. scandens* (Aubl.) Engl. * NC 1469, 2307; *A. smargdianum* Bunting NC 2159; *Philodendron fraternum* Schott * AL 238. ARECACEAE: *Alphanes steriglossii* Niño, Dorr & Stauffer NC 1868, 2592; *Chamaedorea pinnatifrons* (Jacq.) Oersted * AL 288; *Geonoma jussiaeana* Mart. NC 1651, 1901, 2105; *G. orbigniana* Mart. NC 1950, 2244; *G. undata* Klotzsch NC 1613, 1731, 2193, 2509; *Prestoea acuminata* (Willd.) H.E. Moore var. *acuminata* NC 1282, 2428; *Wettinia praemorsa* (Willd.) Wess. Boer NC 1275. BROMELIACEAE: *Greigia albo-rosea* (Griseb) Mez NC 2080; *Pitcairnia*

brevicalycina Mez. * NC 1359; *Racinaea* sp.* NC 2425. COMMELINACEAE: *Tradescantia zanonia* (L.) Sw. * AL 292. CYCLANTHACEAE: *Asplundia vagans* Harling NC 1803; *Sphaeradenia laucheana* (Mast.) Harling NC 1509, 1898, 2192, 2416, 2561. CYPERACEAE: *Carex jamesonii* Boot, s.l. * NC 2819; *Rhynchospora immensa* Kük. * NC 1159; *R. tuerckheimii* * NC 1160; *Uncinia hamata* * NC 2845. DIOSCOREACEAE: *Dioscorea lisae* Dorr & Stergios * NC 2433. HELICONIACEAE: E *Heliconia hirsuta* L. F. * NC 1747, 2548; H. *meridensis* Klotzsch * NC 1481. ORCHIDACEAE: *Anathallis sclerophylla* (Lindl.) Pridgeon & M. W. Chase * NC 2306. *Brachionidium tuberculatum* Lindl. * NC 2823; *Cirtochilum megalophyllum* (Lind.) Känzl. * NC 2794; *Corymborkis flava* (Sw.) Kuntze * NC 2155; *Dichaea camaridioides* Schlechter * NC 1466; *Elleanthus flavescens* (Lindl.) Rchb.f. * NC 1430; *Epidendrum cereiflorum* Garay & Dunst. * AL 689; E. *unguiculatum* (C. Schweinf.) Garay & Dunst. * NC 2185; *Gomphichis costaricensis* (Schltr.) Ames, F. T. Hubbard & C. Schweinf. * NC 2754; *Jacquinia teretifolia* (Sw.) Britton & P. Wilson * NC 1732; *Malaxis licatae* Carnevali & Ramirez * AL 218; M. *nidiae* Carnevali & Ramirez * NC 2372; *Maxillaria nigrescens* Lindl. * NC 2184; *Odontoglossum crocidipterum* (Rchb. f.) * AL 230; O. *schillerianum* Rchb.f. * NC 2817; *Ornithidium ruberrimum* Reichb. F. * NC 2322; *Pachyphylum* sp. * NC 2760; *Platystele pisifera* (Lindl.) Luer. * NC 2374; *Pleurothallis biserrula* Rchb.f. * NC 2279; P. *bivalvis* Lindl. * NC 1413; P. *calamifolia* Luer y R. Escobar R. * NC 2327; P. *semiscabra* Lindl. * NC 2308, 2328; *Scaphyglottis summersii* L.O. Williams * NC 2269; *Scelochilus ottonis* Kl. * AL 231; *Sobralia* sp.* NC 2310; *Stelis chamaestelis* (Rchb.f.) Garay & Dunst. * NC 1604; S. *oblonga* Willd. * AL 329; S. *vulcanii* Rchb.f. * AL 327; *Trichocentrum pulchrum* Poepp. & Endl. * NC 1528. POACEAE: *Arthrostylidium venezuelae* (Steud.) McClure * NC 2426; 2426; *Chusquea angustifolia* (Soderstr. & C.E. Calderon) L. G. Clark NC 2757, 2884; Ch. *purdieana* Munro NC 1240; *Ichnanthus nemorosus* (Sw.) Doll * NC 2503; *Muhlenbergia diversiglumis* Trin. * NC 2551; *Rhipidocladum geminatum* (McClure) McClure 2466. INDETS. *bejuco* NC 2178; Indet. *Liana* NC s/n.

LOS BOSQUES NUBLADOS DE LA CORDILLERA DE LA COSTA EN VENEZUELA

Winfried Meier¹

INTRODUCCIÓN

La Cordillera de la Costa es un sistema montañoso angosto situado al norte de Venezuela, el cual se extiende desde la Sierra de Aroa (estado Yaracuy) hasta la Península de Paria (estado Sucre). Está separada por de la depresión de Unare en dos partes: la cordillera central y la cordillera oriental, las cuales a su vez se dividen en un ramal costero y un ramal interior.

La Cordillera central posee dos ramales que están separados por valles, de los cuales los más conocidos son los valles de Caracas, Valencia y de Nirgua. En el macizo del Ávila en un tramo aproximado de 40 km, la serranía supera los 2000 m de altura ininterrumpidamente y se localizan las mayores alturas de la cordillera (Pico Naiguatá con 2765 msnm). Entre El Junquito y el oeste del Parque Nacional Henri Pittier, las elevaciones también sobrepasan los 2000 msnm. Al oeste de Valencia las sierras tienen menores alturas, las elevaciones más representativas son el Cerro Paja (Cerro Cariaprima) con 1704 msnm y Cerro La Copa (ca. 1700 msnm). La Sierra de Aroa, separada del resto de la Cordillera Central por el valle del Río Yaracuy (depresión de Yaracuy), culmina en el Cerro Negro con 1800 msnm.

En la mayor parte del ramal interior las alturas oscilan entre 1000 y 1300 msnm, sin embargo la montaña más alta es el Cerro Platillón (1930 msnm) en los linderos con los estados Guárico y Carabobo. Otras elevaciones significativas de este sector son el Cerro Azul o Tucuragua (1600 msnm), Fila El Socorro-Topo El Paují (1500 msnm), Topo Golfo Triste (aprox. 1700 msnm).

En la cordillera oriental, el ramal costero está constituido principalmente por la Península de Paria. En general es una serranía con que no sobrepasa los 1000 msnm, entre las elevaciones más altas de la península está el Cerro de Humo (1253 msnm), el Cerro Patao (1050 msnm) y el Cerro La Cerbatana (aprox. 1000 msnm). En la isla de Margarita, el Cerro Copey es la montaña más alta con 930 msnm.

En la cordillera oriental, se encuentra el macizo del Turimiquire con la elevación más alta de 2595 msnm, la cual está ubicada en los límites de los estados de Anzoátegui, Sucre y Monagas. Sin embargo, hay muchas cumbres que superan los 2000 msnm, por ejemplo en los alrededores de Caripe la elevación más alta corresponde al Cerro Negro (2150 msnm) y al Cerro El Guácharo (1600 msnm).

Aspectos generales del clima, geología y suelos de la Cordillera de la Costa

Venezuela está ubicada en una zona de clima estacional, el cual está determinado por el régimen de precipitaciones y no por el cambio de la temperatura. En el verano (estación de sequía) la región está bajo la influencia de los alisios, en el invierno se encuentra bajo la influencia de la zona de convergencia intertropical, en esta época tienen lugar las precipitaciones principales en el país. Hay pocos registros climáticos dentro de la zona de bosque nublado. Entre las que tenemos están: La Colonia Tovar (ubicada en el límite inferior del bosque nublado), a 1798 msnm, tiene una pluviosidad anual promedio de 1272 mm y en promedio 2,7 meses áridos (Veillon, 1989). En Rancho Grande (1020 msnm) se midieron 1842 mm (Vareschi, 1992). En los bosques nublados del Parque Nacional El Ávila (Hotel Humboldt, 2129 msnm) las precipitaciones son bastante bajas (925 mm). En Loma de Hierro en la Cordillera del Interior (1355 msnm) las precipitaciones se elevan a 1588 (Monedero, 1998).

Los bosques nublados no solamente reciben precipitaciones por las lluvias ("precipitaciones verticales"), sino también por las nubes ("precipitaciones ocultas" o "precipitaciones horizontales"), lo que ejerce un efecto amortiguador el cual es muy importante para la existencia de los bosques nublados. Las precipitaciones ocultas pueden aportar más del 50% de las precipitaciones verticales (por ejemplo, en las inmediaciones de la Fila del Ávila corresponde al 71% (Gordon *et al.*, 1994a). La temperatura promedio en Loma de Hierro es de 20,2°C (Monedero, 1998), en la estación biológica Rancho Grande de 19,1°C (Vareschi, 1992) y en El Ávila (Hotel Humboldt es de 13,5 °C (Steyermark y Huber, 1978).

Los bosques nublados más húmedos se encuentran en las zonas donde los vientos alisios chocan contra las montañas del continente, es decir en las vertiente norte de la Cordillera. En general los bosques nublados de la Cordillera Interior son más secos por efecto de la sombra de lluvia, siendo estas áreas de alta susceptibilidad a los incendios.

Los bosques nublados de la Cordillera de la Costa se encuentran generalmente en una franja altitudinal entre 700 y 2300 msnm. Sin embargo, su ubicación depende de muchos factores como por ejemplo: cercanía de la montaña al mar, tamaño del macizo, exposición del macizo al viento, factores topográficos, cantidad de precipitaciones, distribución y ocurrencia de la niebla en el transcurso del

¹Fundación Instituto Botánico de Venezuela, Dirección de Investigación y Desarrollo, Herbario Nacional de Venezuela, Apartado 2156. Caracas. 1010-A. Venezuela. Dirección actual: Instituto de Silvicultura, Universidad de Freiburg, Tennenbacher Strasse 4, 79106 Freiburg, Alemania; e-mail: winfried.meier@waldbau.uni-freiburg.de

año. En el Cerro Santa Ana (estado Falcón), la Península de Paria en el estado Sucre (Beard, 1946) y el Cerro Copey en la Isla de Margarita (Sugden, 1986), los bosques comienzan entre los 600 y 700 msnm. En los Andes venezolanos los bosques nublados se pueden encontrar desde 1800-3000 msnm (Ataroff, 2003). En el Parque Nacional El Ávila (Warairarepano) hay una variación de la distribución altitudinal entre la vertiente norte y la vertiente sur y entre la parte oriental y la parte occidental del parque (Smith *et al.*, 1991; Meier, 1998). El mapa de vegetación de Huber & Alarcón (1989) muestra muy bien la asimetría de la distribución de los diferentes tipos de vegetación, en el Parque Nacional Henri Pittier se hace énfasis en la distribución asimétrica de los diferentes tipos de vegetación en la vertiente norte y la vertiente sur (Beebe & Crane, 1948, Schäfer, 1952, Huber, 1986b).

En las cumbres de las montañas del ramal de la costa (desde Sierra de Aroa hasta la serranía del Ávila), predominan las rocas metamórficas tipo gneisses o granitos. En la cordillera interior la geología es más diversa: los complejos lávicos y metamórficos se asocian con unidades sedimentarias del Mesozoico y hasta Cenozoico Inferior. Cabe mencionar las rocas serpentiniticas en la Loma de Hierro. La Península de Paria está constituida casi exclusivamente por rocas metamórficas. Las zonas altas del Turimiquire están constituidas por las areniscas de la Formación San Juan. El Cerro Negro cerca de Caripe y los alrededores, están formados por calizas (rocas sedimentarias del Mesozoico y Cenozoico Inferior (Hackley *et al.*, 2006, Urbani, 2005).

Los suelos de los bosques nublados de la Cordillera de la Costa generalmente van de ácidos hasta muy ácidos (Colella, 1986, Monedero y González, 1994, Gordon *et al.*, 1994a, Zinck, 1986b). Para los bosques de Alto de Pipe (IVIC) se señalaron inceptisoles (Gordon *et al.*, 1994a), y para el Parque Nacional Henri Pittier inceptisoles y ultisoles (Zinck 1986a,b,c). En la Selva a 1700 msnm se encuentra el típico humitropepts, a 1350 m los hapludults y en la selva nublada de transición en 1150 m los haplohumults (Prada y Torres, 1996).

Exploraciones y estudios florísticos de los bosques nublados de la Cordillera de la Costa

Las exploraciones botánicas de los bosques nublados de la Cordillera de la Costa comienzan con el ascenso de Alexander von Humboldt y Aimé Bonpland a la Silla de Caracas el 3 de Enero de 1800 (Humboldt, 1804; Manara, 2001). Carl Ferdinand von Appun fue el primero en explorar los bosques nublados entre Puerto Cabello y Valencia en 1849. Una de las mejores descripciones del bosque nublado y dibujos exactos de especies están conservadas en sus extraordinarios trabajos (Appun, 1871;

Meyers Konversationslexikon, 1885-1892). En 1843, Karl Moritz elaboró las primeras descripciones de los bosques nublados de los alrededores de la Colonia Tovar e hizo las primeras colecciones botánicas de esta zona (Moritz, 1846). De esta época, quedan conservados dibujos y pinturas de los bosques nublados de los alrededores de la Colonia Tovar y El Ávila elaborados por el artista alemán N. Bellermann. Entre 1854-1858, Augustus Fendler hizo extensas colecciones en la misma zona, gran parte a sus colecciones, corresponden a la localidad tipo de numerosas especies descritas de los bosques nublados (Smith & Todzia, 1989; Todzia, 1989). El suizo Henri Pittier aportó nuevas informaciones florísticas con sus actividades en los alrededores del Ávila y Rancho Grande, Pittier también es conocido por su lucha para declarar esta última zona como el primer parque nacional del país. Julian A. Steyermark cuando llegó a Venezuela en 1944, hizo numerosas colecciones en toda la Cordillera, destacan las del macizo del Turimiquire, región en la que describió numerosos taxa, entre los más importantes está el descubrimiento del género *Croizatia* (Phyllanthaceae) en 1945. Bruno Manara, es uno de los botánicos venezolanos que mejor conoce la región del Ávila, sus aportes al conocimiento de este sector son muy importantes, destacan sus numerosas colecciones, varias de estas son especies nuevas para la ciencia (ej. *Billbergia manarae*, *Anaectocalyx manarae*, *Peperomia manarae*, *Paullinia manarae*).

En los años ochenta, varios botánicos colectaron en zonas anteriormente poco o aún no colectadas, como por ejemplo: G. Davidse & A. González en Guatopo y Cerros del Bachiller. Recientemente se han hecho amplias colecciones en el Parque Nacional Henri Pittier (A. Field, O. Huber, A. Cardozo), Loma de Hierro (M. Colella), Colonia Tovar (R. Howorth), Ávila (P. Berry, W. Meier) y Cordillera del Interior (Iskandar). Al final de los años 90 en el marco del proyecto "Bosques nublados de la Cordillera de la Costa: distribución biodiversidad y conservación" se hicieron colecciones intensas en la parte norte del macizo de Nirgua; la Serranía de Aroa, el Macizo del Golfo Triste (límite entre los Estado Miranda y Aragua), Caripe, y la Península de Paria.

Entre los trabajos florísticos más importantes de la región se encuentra la lista de especies del parque nacional Henri Pittier por Badillo *et al.* (1984), autores que toman en cuenta todas las plantas traqueofitas presentes en bosques nublados (excluidos los helechos). Rodríguez y deMartino (1997) reportaron las especies de los alrededores de la estación científica de Rancho Grande, Stauffer (1994) y Stauffer & Rodríguez (1994) sobre las especies de palmas del mismo sector. Alfonso Cardozo hizo numerosos aportes florísticos para el parque Henri Pittier (Cardozo 1992a,b; 1993; 1994; 2000; 2001). De los alrededores de la Hacienda El Limón (Distrito

Federal) existe un listado de especies, el cual cubre áreas dentro y fuera del Monumento Natural Pico Codazzi (Delascio Chitty, 1976); también existe información sobre los helechos de este sector (Cortez y Castillo, 1999; Mostacero, 2000). La Flora del Ávila” (Steyermark y Huber, 1978) es el trabajo más importante elaborado para esta región, cubre todos los ecosistemas del Cerro El Ávila, y desde La Silla de Caracas hasta el Pico Naiguatá. El suplemento de la “Flora del Ávila” (Meier, 1998) se concentra en las áreas de bosques nublados de la vertiente sur del Cerro El Ávila y de la Silla de Caracas. En el sector “Los Guayabitos” (El Volcán, estado Miranda) al sureste de Caracas, existe una lista de especies arbóreas (Aristeguieta y Matos, 1959). De la parte central de la Cordillera de la Costa Interior está disponible una lista de especies en un gradiente entre sabana y bosque nublado, realizada en la zona de Loma de Hierro (estados Aragua y Miranda) por Colella (1986). También existen listados de plantas de los alrededores del Cerro Azul, en los límites de Cojedes y Yaracuy (Delascio Chitty, 1994), del Cerro Platillón, (Meier, 2005a), Serranía del Turimiquire (Steyermark, 1966), Península de Paria (Steyermark y Agostini, 1966) y para el Cerro La Cerbatana (al sureste de Carúpano) existe una lista de los helechos (Cortez, 2001). Para el estado Nueva Esparta está disponible la Flora de la Isla de Margarita (Hoyos 1985), y los trabajos de vegetación de Sugden (1983, 1986), Xena de Enrech *et al.* (1991) y González (2007). En el estado Yaracuy, actualmente se está elaborando una lista de aproximadamente 1000 especies del Cerro La Chapa y sus alrededores (Meier, en prep.).

A pesar de los grandes esfuerzos de exploración botánica, todavía hay muchas especies por descubrir en la Cordillera de la Costa (Steyermark, 1974a; Lutelyn, 1985; Huber *et al.*, 1998; Duno *et al.*, 2009; Meier, 2009). Por ejemplo, en la flora del Ávila (Steyermark & Huber 1979) están reportadas 1982 especies, sin embargo, Meier (1998) superó las 2200 y actualmente el número excede los 2500 especies (Meier, en prep.). En la zona perturbada de Galipán, se colectó *Rhodostemonodaphne avilensis* (Madriñán, 2004), un ejemplo que todavía es posible conseguir especies nuevas para la ciencia de árboles grandes. Por lo general, en la revisión taxonómica de un taxón en particular se encuentran especies nuevas para la Cordillera de la Costa, como por ejemplo *Solanum falconense* de la Sierra de San Luis, *S. tanysepalum*, *S. tenuiflagellatum* de la parte central de la Cordillera de la Costa, *S. lasiocladum* de la Serranía de Turimiquire y *S. turgidum* de la Península de Paria (Knapp, 1986, 2002). Recientemente se describieron especies nuevas de diferentes partes de la Cordillera de la Costa: *Ampelozizyphus guaquirensis* en el ramal litoral de la Cordillera central, *Miconia chapensis* en el Cerro La Chapa (estado Yaracuy), *Clidemia intonsa* de la Pení-

sula de Paria (Cotton & Meier, 2003), *Croton domatifer* de los estados Aragua, Sucre y Yaracuy (Riina *et al.*, 2010) y *Caryodaphnopsis fieldii*, género de origen Paleotropical, nuevo para Venezuela, al presente conocido del Parque Nacional Henri Pittier (Aymard & Romero-González, 2009).

Existen pocos trabajos relacionados con el estudio de la vegetación de los bosques nublados de la Cordillera de la Costa y pocos comparables por la variabilidad de métodos aplicados y los diferentes enfoques de investigación. Meier (1998) aplicó el método fitosociológico para clasificar los bosques nublados de la Cordillera de la Costa, utilizando diferentes tamaños de parcelas para los diferentes tipos de bosques, dependiendo de la altura del doble (200 hasta 1500 m²). Aún cuando no se utilizó la terminología fitosociológica clásica para describir la sintaxonomía de las comunidades vegetales, éste trabajo demostró que es factible la aplicación del método fitosociológico en bosques nublados de zonas superiores, lo que ha sido ampliamente demostrado en trabajos recientes de la región andina (Cuello & Cleef, 2009).

LA VEGETACIÓN DEL BOSQUE NUBLADO

Los bosques nublados de la Cordillera de la Costa se pueden diferenciar en bosques de zonas altas (desde aprox. 1700 hasta 2200 (2400) msnm) y bosques de zonas bajas (600- 1700 msnm). En las zonas altas llama la atención la casi ausencia de representantes de la familia Annonaceae, también son ausentes o muy raros Sapindaceae y Bignonaceae. Taxa característicos son algunas especies de las Podocarpaceae (*Podocarpus salicifolius*, *P. oleifolius* var. *macrostachyus*, *Prumnopitys harmaliana*).

Las especies típicas de los bosques nublados como *Chrysophyllum scalare* pueden descender mucho en quebradas como en el Parque Nacional Henri Pittier (Cardozo y Conde, 2007). Debido a perturbaciones antrópicas, algunas especies propias del subpáramo (*Monochaetum humboldtianum*, *Gaultheria buxifolia*) pueden encontrarse también en zonas de bosque nublado.

Bambusales

Diferentes especies de bambúes son características por pisos altitudinales en los bosques de montañas. En el bosque nublado superior (especialmente cerca de los límites con el subpáramo) dominan *Chusquea fendleri*, *Aulonemia subpectinata* *Arthrostylidium longiflorum*. Algunas especies de *Arthrostylidium* (*A. venezuelae*, *A. pubescens* y *A. sarmentosum*) dominan los bosques por debajo de los 2000 msnm. En el límite inferior de éste bosque (bordeando con el bosque transicional) *Chusquea pallida* forma bambusales casi impenetrables. *Rhipidocladum ampliflorum* (especie endémica de la Colonia

Tovar y el macizo del Ávila) forma grandes comunidades en las hondonadas.

Bosques de palmas

Appun (1868) llamó la atención a la importancia de diferenciar regiones utilizando la distribución de las palmas, describió las especies de palmas fisionómicamente más importantes de los bosques nublados y suministró datos sobre su hábitat (Appun 1871; Bellermann, 1977). Huber (1986b) diferenció tres tipos de bosque nublados por la presencia y abundancia de especies de palmas. Steyermark y Huber (1979) mencionan una distribución altitudinal de diferentes especies de palmas, destacan la presencia de numerosos individuos emergentes de las palmas de cera (*Ceroxylon ceriferum*, *C. alpinum* y *C. interruptum*) desde la Colonia Tovar hasta el macizo del Ávila. La palma multicaule *Wettinia premorsa* y monocaule *Geonoma undata* son muy comunes a lo largo de la Cordillera de la Costa (Cardozo, 2003a, Howorth & Pendry, 2006, Huber, 1986b, Meier, 1998). Desde el Cerro La Chapa hasta el extremo oriental del Ávila y del P. N. Guatopo dos palmas a menudo emergentes (*Dictyocaryum fuscum* y *Socratea* sp.) caracterizan los bosques nublados de zonas bajas. Éstas representan unas de las palmas más hermosas del país por la forma de la copa y las raíces en forma de zancos (Appun, 1871; Braun, 1994; Braun & Delascio Chitty, 1987; Schäfer, 1996; Hoyos & Braun, 2001; Huber, 1986b; Michelangeli, 1998; Meier, 2002, 2004). En el sotobosque de las zonas inferiores es muy común *Geonoma interrupta* var. *interrupta*, una palma multicaule con troncos muy delgados. Las tres especies de *Asteroxyne* conocidas de Venezuela crecen solamente en los bosques de la Cordillera de la Costa (Stauffer *et al.*, 2003). En toda la cordillera de la Costa son muy comunes los palmares, muchas veces de largas extensiones, conformados por *Euterpe precatoria*.

CARACTERÍSTICAS DE LOS BOSQUES NUBLADOS DE LA CORDILLERA DE LA COSTA

Bosques aislados Cerro Santa Ana y Cerro Copey

Las montañas insulares o pequeñas cerca de la costa tienen un bajo número de plantas endémicas, y la mayoría de las especies tienen amplia distribución en el Neotrópico (Sugden, 1986). En el Cerro Santa Ana destaca *Ardisia cuneata* y en Cerro Copey *Blakea monticola*, *Epidendrum johnstonii*, *Inga macrantha* (Sugden, 1983; Xena de Enrech *et al.*, 1999).

Sugden (1983) comparó los bosques nublados de la Serranía de Macuira (península de Guajira, Colombia), Cerro Santa Ana (Falcón) y Cerro Copey (Nueva Esparta, isla Margarita) encontrando que los bosques del Cerro Santa Ana y Cerro Copey muestran semejanzas fisionómicas con los bosques de la Serranía de Macuira, pero no comparten muchas

especies en común con un bajo número de plantas endémicas (Sugden, 1982ab; 1983). Estas montañas aisladas no se consideran un refugio, como Steyermark (1982) lo describió para los bosques nublados de la Cordillera de la Costa, su origen es más reciente por colonización de especies de gran dispersión y de amplia tolerancia ecológica (Sugden, 1982b).

El Cerro copey en la Isla Margarita presenta una vegetación más variada, de acuerdo con Sugden (1986) se diferencian cuatro diferentes tipos de bosques nublados en este sector: el “tall cloud forest”, el tipo más rico en especies y con dosel entre 15 y 20 m y con troncos alcanzando hasta 2 m de diámetro; el “pole cloud forest” un tipo de bosque con la carencia de árboles con grandes diámetros el dosel entre 13 y 16 m, y la mayor densidad de árboles; el “lower palm forest” un bosque nublado con *Euterpe precatoria* como componente importante del dosel y altura del dosel entre 10-12 m; y finalmente el “upper palm forest” distinguiéndose del anterior por la menor altura (6-9 m) y la inclinación de los árboles.

El Ávila

Para la selva nublada del Parque Nacional El Ávila (entre 1700 y 2200 msnm) se describen al menos trece unidades de vegetación diferentes, de las cuales las más importantes son el bosque de *Clusia multiflora*, los bosques de *Micropholis crotonoides*, de *Myrcianthes karsteniana* y *Podocarpus oleifolius* (Meier, 1998).

El bosque dominado por *Clusia multiflora* forma el límite superior de los bosques en el cerro el Ávila, se encuentra desde los 2000 hasta 2200 msnm en lomas expuestas al viento, en laderas superiores,. El dosel alcanza una altura entre los 5 y 15 metros. Otras especies presentes con menor cobertura son: *Schefflera glabrata*, *Roupala pseudocordata* e *Ilex myricoides*. Este bosque es una de las comunidades más ricas en epífitas del Ávila (Vareschi, 1955). Las lianas no son abundantes, las hojas simples dominan, estas tienen una consistencia coriácea hasta fuertemente coriácea. La cercanía al límite superior del bosque es indicada por especies del subpáramo, como *Libanothamnus nerifolius*. Muchas especies de árboles del bosque de *C. multiflora*, pueden florecer y fructificar como arbustos en el subpáramo. Dentro de éste bosque apenas existe regeneración de las especies arbóreas. El estrato herbáceo están presentes helechos (*Elaphoglossum spp.*), Bromeliaceae (*Guzmania ventricosa*, *Pitcairnia microcalyx*), y orquídeas terrestres (*Oncidium spp.*, *Epidendrum spp.*).

La comunidad de *M. crotonoides* es típica desde las lomas hasta las pendientes medias desde 1700 hasta 1950 msnm, está caracterizado por un estrato arbóreo que alcanza alturas desde los 10 hasta 25 m, con individuos de *Licania subrotundata*, *Protium*

tovarensis, *Aniba robusta* y *Elaeagia karstenii*, que pueden alcanzar la misma altura que *M. crotonoides*. Las lianas y epífitas vasculares son poco frecuentes, las raíces tabulares se desarrollan pocas veces, el estrato arbustivo está bien desarrollado, por la buena regeneración de las especies arbóreas y la presencia de colonias del bambú *Arthrostylidium venezuelae*, el estrato herbáceo es pobre en especies e individuos. También se han encontrado comunidades dominadas por esta especie en el sector Cristóbal Colón (ca. 1000 msnm) en la Península de Paria (Beard, 1945-1946) en el Monumento Natural Pico Codazzi (Howorth & Pendry, 2006), a 1300 msnm en la Sierra de Aroa (Smith y Field, 2001) y en el Parque Nacional Henri Pittier (Cardozo, 1993; 1999).

El bosque de *Myrcianthes karsteniana* alcanza entre 15 y más de 40 m de altura, dependiendo de la edad del rodal, los sitios maduros conforman el tipo de bosque más alto del Ávila. El estrato superior de esta comunidad está conformado casi exclusivamente por numerosos de la mencionada especie, *Guarea kunthiana* y *Ocotea floribunda* llegan apenas a este estrato. Las lianas *Amphilophium paniculatum* y *Celastrus racemosus* son comunes y alcanzan grandes tamaños (>5 cm de diámetro). En el estrato inferior son comunes las 'palmas de cera' (*Ceroxylon alpinum*, *C. ceriferum*). La comunidad de *Myrcianthes karsteniana* se encuentra principalmente en áreas protegidas de viento en las partes medias e inferiores de las pendientes, así como en pequeñas lomas al abrigo de otras más grandes, entre los 1700 y 1950 m.

El bosque de *Podocarpus oleifolius* se localiza entre 1950 (2000) y 2200 msnm, principalmente en la parte media y baja de las pendientes y está caracterizada por la presencia de grandes comunidades de las palmas *Wettinia praemorsa* y *Geonoma undata*, las cuales forman un estrato entre 3,5 y 9 m de altura. El estrato arbóreo emerge por encima de las palmas, alcanzando alturas entre 9 y 15 m, es poco denso y tiene una cobertura generalmente inferior a 40 %. En éste bosque predominan las hojas simples, coriáceas y pequeñas, es muy ricos en epífitas y está ampliamente dominado por *P. oleifolius* y *Ruagea pubescens*. En el sotobosque existe una regeneración abundante de *G. undata* y *W. praemorsa*. Cardozo (2003a) presenta un levantamiento (0,1 ha) en el Pico La Mesa a 2350 msnm en el Parque Nacional Henri Pittier, que parece corresponder a un bosque de *Podocarpus oleifolius*, donde ésta especie alcanza la mayor área basal. En este sector igualmente dominan las palmas *W. praemorsa* y *Geonoma* sp.

Rancho Grande

En base a levantamientos florísticos y fisionómico-estructurales entre los 1000 y 1850 msnm, Huber (1976; 1986b) describió la vegetación de bosques

nublados del Parque Nacional Henri Pittier, distinguiendo tres tipos de bosque nublados: la selva nublada de transición, la selva nublada propiamente dicha y la selva nublada superior.

La selva nublada de transición (entre la selva nublada y la selva semidecidua) se ubica entre 950 y 1300/1400 msnm, este autor fundamenta este nombre por la alta presencia de nubes y sus efectos sobre la vegetación (sin atenuar totalmente los efectos de la estación de sequía), la composición florística y estructura entre un bosque deciduo y un bosque nublado. En este sector el bosque posee tres estratos arbóreos; uno superior, conformado por un piso irregular de árboles emergentes de *Gyranthera caribensis* que alcanza alturas entre 30 y 50 m, cuyas raíces tabulares pueden alcanzar alturas de hasta 8 m. El segundo estrato forma el dosel propiamente dicho, con una altura entre 10-20/25 m. El tercer estrato se encuentra entre 3-7/8 m de altura y está constituido principalmente por la regeneración de palmas. Entre 0,5 hasta 2/3 m existe estrato de hierbas y arbustos y abundan las palmas *Geonoma simplicifrons*, *Bactris setulosa* y *Chamaedorea pinnatifrons*. Lianas y trepadoras pueden abundar localmente. Sobre los troncos prevalecen abundantes epífitas y trepadoras de las familias de las Araceae y Cyclanthaceae. En el estrato de las hierbas altas abundan hojas macro- y megafílicas, de un metro y más de largo de diferentes especies de Heliconiaceae, Marantaceae, Cyclanthaceae, Araceae y Zingiberaceae. Estos bosques contienen hasta 600 individuos de arboles por hectárea constituidos por 60 especies en 25 familias. *G. caribensis* posee características de una especie sucesional tardía, se encuentra en pequeños grupos indicando perturbaciones más grandes. Smith & Field (2001) reportan estructuras poligonales de agrupaciones de *Gyranthera* y lo interpretan como antiguos conucos de los indígenas. Los mismos autores indican que *G. caribensis* no se desarrolla en áreas sobre suelos ácidos con pluviometría superiores a 1500 mm anuales, razones por la cual este taxón es un indicativo del límite inferior de esta formación vegetal.

La selva nublada propiamente dicha se distribuye entre los 1100 y 1600 (1800) msnm. Se han registrado 500 árboles por hectárea y ca. 50 especies, en estos bosques, distinguiéndose dos estratos arbóreos. El primero, muy irregular y abierto, con árboles emergentes, cuyas copas generalmente alcanzan entre 20 y 30 m de altura, y en pocos casos una altura máxima de 35/40 m. Los árboles más altos son *Chrysophyllum scalare* (nombrado en este trabajo *Ecclinusa abbreviata*), *Sloanea* spp., *Guapira olfersiana* y *Chimarrhis microcarpa*, esta última especie en algunos casos forma raíces tabulares de grandes tamaños. Las hojas en su mayoría son simples, de tamaño mediano hasta grandes (entre 10-25 cm de largo) de consistencia coriácea. Las epifitas muestran aquí su desarrollo máximo (Medi-

na & Huber, 1998), especialmente las Bromeliaceae, Orchidaceae y las Hymenophyllaceae. Se estima que 1-2% de la biomasa de este bosque está constituida por epífitas. El segundo estrato arbóreo se encuentra entre 8 y 15 m. El tamaño foliar generalmente está entre los 5-30 cm de largo, la consistencia foliar es herbácea, las hojas coriáceas parecen ser mucho más escasas y la caducifolia no es frecuente. El estrato arbustivo y herbáceo generalmente son muy densos, abundan los helechos arborescentes. El elemento florístico más importante para la selva nublada propiamente dicha, es el gran número (hasta 10 especies) de palmas en todos los estratos de la selva, destacando *Dictyocaryum fuscum*, *Socratea* sp., *Hyospathe elegans* y *Geonoma simplicifrons*, característica también registrada por Vareschi (1986b; 1992).

Sin embargo, Cardozo (1999; 2006) diferencia dos tipos de selva nublada en el P. N. Henri Pittier: una selva nublada baja (inferior), incluyendo la selva nublada transicional y selva nublada propiamente dicha en el sentido de Huber, y una selva nublada superior. Este autor registra para la selva nublada baja 1040 especies en 108 familias y 370 especies en 78 familias para la selva nublada superior.

La selva nublada superior se encuentra entre los (1480) 1600 y 1850 (2400?) msnm, el estrato arbóreo está constituido solamente por un piso bastante irregular, cuyo dosel se desarrolla entre los 8 y 20 m., se encuentran individuos de *Pseudolmedia rigida*, *Drypetes standleyi*, *Tetrorchidium rubrivenium*, *Alchornea triplinervia*, *Elaeagia karstenii*, *Ternstroemia camelliifolia*, *Aspidosperma fendleri*, *Croton domatifer* y la palma *Wettinia praemorsa*. El número de individuos arbóreos es extremadamente alto (980/ha), característica también observada por Rodríguez *et al.* (1990) en el Cerro Picacho (1400 msnm), sector en el cual registraron 100 especies en una parcela de 1250 m².

Las raíces tabulares están ausentes, las hojas presentan en su gran mayoría un tamaño de mediano hasta pequeño (5 a 10 cm de largo) y casi únicamente de consistencia coriácea. El sotobosque está dominado por *Geonoma undata*, los helechos arborescentes son escasos, las lianas y trepadoras están ausentes y las epífitas parecen ser mucho menos abundantes. Dos tercios de los árboles están comprendidos en las clases de 10 a 15 y de 15 a 20 m de altura. Los diámetros muestran mayores valores en dos clases diamétricas: uno en la clase de 10-15 cm y otro en la clase mayor de 30 cm. En general son muy escasos los árboles con más de 40 cm diámetro, mientras que en los otros dos tipos de selva los fustes con diámetros entre 50 y 100 cm son más frecuentes.

Otros estudios

El bosque nublado de Loma de Hierro está ubicado en el ramal interior de la Cordillera de la Costa Cen-

tral, es uno de los bosques que dispone de más información (Monedero y González, 1994; 1995a,b; 1996; Monedero, 1998). En este sector el bosque posee dos estratos arbóreos: uno entre 7 y 9 m de altura y otro entre 21 y 27 m de altura, observándose individuos emergentes de 42 m, el dosel es irregular y discontinuo entre los 30 a 42 m (Monedero, 1998). En una parcela de 1 ha, el 82% de los árboles están representados por 18 especies de un total de 60, de las cuales *Guatteria saffordiana* y *Piper caracasana* poseen el 22% de los individuos. Otras especies observadas en el estrato superior fueron: *Ficus* sp., *Nectandra pitchurin*, *Piptocoma acuminata*, *Euterpe* sp. y *Cecropia palmatisecta*.

En los bosques nublados del Pico Codazzi el bosque maduro muestra dos o tres diferentes estratos, el más denso entre 4 y 12 m, uno más abierto entre 13-18 m y otro de 22-27 m, representando el dosel superior con árboles emergentes (Howorth & Pendry, 2006).

Smith y Field (2001) estudiaron los bosques de la Sierra de Aroa (1300-1400 msnm), utilizando tres parcelas de 0,5 has con un DAP \geq 10 cm. Entre las especies más comunes se observaron: *Calatola venezuelana*, *Conchocarpus larenensis*, *Eschweilera perumbonata*, *E. tenax*, *Hieronyma moritziana*, *Mabea occidentalis*, *Micropholis crotoides*, *Pouteria baehniana*, *Licania cariae* y *Sloanea grossa*, estas dos últimas especies son endémicas de la Cordillera de la Costa.

Biomasa

Los estudios sobre biomasa de los bosques nublados de la Cordillera de la Costa son escasos. En Loma de Hierro, Monedero & González (1995c) reportan una hojarasca caída calculada de 10,7 t/ha/año, valor encontrado en el rango de otros estudios para diversas comunidades tropicales y la fitomasa por encima del suelo de 393 t/ha. En Rancho Grande se midió para la biomasa aérea de árboles 343 t/ha (leño 337,8 y foliar 4,68), la biomasa de epífitas de 3,8 t/ha (leño 1,1 y foliar 2,74), la biomasa de hierbas 0,89 t/ha, los troncos muertos en pie 24 t/ha y la biomasa de raíces 73,3 t/ha (Medina ,1986).

Número de fustes

Los números de fustes (dap $>$ 10 cm) de la comunidades de *Myrcianthes karsteniana* (512 fustes/ha), *Micropholis crotoides* (856 fustes/ha) y de la Loma de Hierro (721 fustes/ha), concuerdan con en el rango de los valores reportados para un bosque nublado (entre 711-1076 fustes/ha) ubicado de San Eusebio en los Andes de Venezuela (Hoheisel, 1976). Mientras que el número de fustes registrado en el bosque de *Clusia multiflora* (1380 árboles/ha) se encuentra por arriba de los indicados en Hoheisel (1976). Por su parte Huber (1986, com. pers.), registra 1400 árboles/ha con un dap $>$ 10 cm para

una parcela de 500 m² ubicada en la vertiente sur del Ávila (ca. 2.060 msnm), valor que concuerda con el número de fustes del bosque de *Clusia multi-*

flora. Esto confirma que los bosques del área superior de los bosques nublados son extraordinariamente ricos en número de fustes (Veillon, 1965).

Tabla 1: Parámetros estructurales de diferentes bosques nublados de la Cordillera de la Costa. s. i. = sin información, * valores para dap >=10 cm, s. n. = selva nublada, M. & G.= Monedero y González (1994).

Localidad	Literatura	Área medida (ha)	Diametro medido (cm)	Tipo de vegetación	Altitud (m)	Núm. de fustes (ind/ha)	Área basal (m ² /ha)	Altura del dosel (m)
Rancho Grande	Huber 1986	0,25	≥10	S.n. de transición	1150	600	s. i.	30-50
Rancho Grande	Huber 1986	0,25	≥10	S.n. propiamente dicho	1160-1170	500	s. i.	20-30 (35)
Rancho Grande	Huber 1986	0,05	≥10	S.n. superior	1670-1680	980	s. i.	8-20
Rancho Grande	Cardozo 1999	0,1	≥2,5	S. n. baja	1350-1450	4400 (1550*)	108,5	18-22 (-25)
Rancho Grande	Cardozo 1999	0,1	≥2,5	S. n. superior	1700-1800	6330 (1580*)	120	18-20 (-22)
Loma de Hierro	M. & G. 1994	1,6	≥3,18		1350	2457	46,2	21-27
Pico Codazzi	Howorth & Pendry 2006	0,12	>5	B. maduro	1800-1930	2542	56,76	11,3 (27)
Ávila	Meier 1998	0,1	≥10	B. de <i>Clusia multiflora</i>	2115-2195	1380	48	11
Ávila	Meier 1998	0,25	≥10	B. de <i>Micropholis crot.</i>	1860-1970	856	58	22,2
Ávila	Meier 1998	0,25	≥10	B. de <i>Myrcianthes karst.</i>	1820-1930	512	64	30,2

Área basal y distribución del número de fustes vs. diámetro

Existe una gran amplitud entre los resultados de las estimaciones del área basal para las diferentes comunidades del Ávila, que nos resultan útiles para la diferenciación de los diferentes tipos de bosques. Así, el área basal varía en las diferentes parcelas medidas desde 34 hasta 74 m²/ha en la comunidad de *Clusia multiflora*, desde 52 hasta 69 m²/ha en la comunidad de *Micropholis crotonoides* y desde 43 hasta 91 m²/ha en la comunidad de *Myrcianthes karsteniana* (Meier, 1998). Para un bosque maduro en el monumento natural Pico Codazzi se midió un área basal de 56,76 m²/ha (Howorth & Pendry, 2006) y en el bosque nublado de Loma de Hierro se calculó 40,4 m²/ha (Monedero, 1998). Los valores promedio de área basal total de los tipos de bosques se encuentran, en la mayoría de los casos, en los rangos indicados por Lamprecht (1972) para bosques nublados (desde 40 hasta 60 m²/ha).

Los bosques examinados en el Ávila (Meier, 1998) y en la Loma de Hierro (Monedero & González, 1995a), podrían constatar una distribución de tipo "J" invertida para el número de fustes-diámetro de árboles para todas las parcelas (dap > 10 cm). Ésta distribución desciende casi exponencialmente con el incremento del diámetro, es decir numerosos individuos en las clases diamétricas inferiores y muy pocos en las clases de mayor tamaño, tal como fue

indicado por Lamprecht (1975) para los bosques tropicales de montaña.

Estructura y dinámica

Se podría esperar que, por el efecto atenuante de la neblina, la vegetación de un bosque nublado no varíe mucho en diferentes sitios. Sin embargo, los sitios se diferencian fuertemente, ocurriendo a menudo cambios florístico-estructurales en pocos metros (Meier, 1998). El bosque de *Clusia multiflora* se encuentra desde las lomas (a menudo crestas angostas y cuchillas) hasta las pendientes medianas, mientras que el bosque de *Podocarpus oleifolius* está distribuido a lo largo de las pendientes medianas e inferiores, donde las condiciones son más húmedas. Sobre las dos comunidades el viento tiene un efecto decisivo, pero de diferente manera. En el caso del bosque de *C. multiflora* el dosel es continuo y se cierra suavemente, mientras en el caso del bosque de *P. oleifolius* existe un dosel poco continuo de aspecto muy áspero. De todas las comunidades investigadas en el parque Nacional el Ávila, los claros más grandes se hallan en la zona del bosque de *Myrcianthes karsteniana*. Por lo general, las raíces tabulares son raras en los bosques nublados estudiados, estas son muy frecuentes en la comunidad de *M. karsteniana*.

En términos generales, en el Ávila se han observado menos cantidades de epífitas de lo se había

esperado para un bosque nublado. La mayoría de las epífitas se encuentran distribuidas tanto en número de especies como en abundancia, sobre todo en las áreas expuestas de la región superior del bosque nublado (bosques de *C. multiflora* y de *P. oleifolius*). Las hemiepífitas son escasas en la mayoría de las comunidades, solamente en la comunidad de *M. karsteniana* suelen dominar localmente. Las lianas (herbáceas, en la mayoría de los casos) están presentes en todas las comunidades. Las lianas leñosas solamente juegan un papel importante en la comunidad de *M. karsteniana*. En la mayoría de los casos se trata de lianas altas, que se extienden sobre las copas de los árboles.

En el bosque de *C. multiflora* se observó una ausencia en la etapa juvenil (plántulas hasta 1,3 m altura), lo que indica el alto requerimiento de luz de esta especie. En este bosque una relación entre diámetro (> 10 cm) y las alturas de los árboles no es reconocible. Se encontraron árboles delgados con la misma altura que los árboles más gruesos o con diámetros mayores. A pesar de que el número de individuos decrece en forma exponencial con el aumento del diámetro, éste bosque presenta solo un estrato de árboles. Las características descritas aquí para *C. multiflora* se consideran como típicas de las especies pioneras. Los bajos porcentajes de madera muerta (0,2 % del total del área) sugieren una muy baja mortalidad para los árboles con diámetros mayores, esto indica también un estadio sucesional probablemente tardío. En comparación con los otros tipos de bosque, el bosque de *Micropolis crotonoides* tiene una composición muy regular. No es posible diferenciar estratos. En contraste con el bosque de *C. multiflora*, el estrato superior del bosque de *M. crotonoides* está conformado por varias especies. *M. crotonoides*, tiene una regeneración natural muy numerosa (más de 11000 individuos/ha entre 10 y 130 cm de altura) y está representado en casi todos las clases de altura con un porcentaje relativamente alto. La continuidad de esta especie en el sitio a través del tiempo parece estar asegurada. La regeneración de este tipo de bosque es sumamente alta, y forma una parte importante del estrato arbustivo en contraste con las otras comunidades estudiadas. Partiendo del hecho de que la estructura del bosque, la composición florística y la abundancia de la regeneración natural se encuentran en relaciones muy equilibradas, se podría inferir que se trata de un bosque en estado de clímax. En contraste con este estudio, Smith y Cadena (1991) clasificaron como bosque perturbado ó bosque secundario a una comunidad dominada por *M. crotonoides* ubicado en el Parque Nacional Terepaima (estado Lara, 1400 msnm). El bosque de *Myrcianthes karsteniana* podría tratarse de un estadio tardío sucesional, esta especie forma casi exclusivamente un estrato superior bien delimitado que corresponde a los diámetros más grandes.

Igualmente el establecimiento masivo, y posiblemente al mismo tiempo, permite inferir que se trata de una especie pionera, aunque también se observó regeneración relativamente baja.

Sucesión

Pocos estudios han examinados la sucesión de las plantas en los bosques nublados Venezolanos (Silva, 1994, Cardozo, 2003a; Howorth & Pendry, 2006; Meier, 1998; 2005c). Por ejemplo, Howorth & Pendry (2006) sugieren cuatro fases de sucesión, cada una con un conjunto propio de especies: una fase inicial colonizadora herbácea, una fase con especies arbóreas de semillas pequeñas de vida corta y, una fase con especies arbóreas de vida más larga y finalmente la fase con especies propias de semillas grandes del bosque maduro. *Oyedaea verbesinoides*, *Citharexylum* sp. nov. y *Miconia theaezans* (Melastomataceae) dominaron en las tres primeras fases de la sucesión. Cardozo (2003b) en un levantamiento (0,1 ha) de un área afectada por incendios en El Topo y El Guayabo en el P. N. Henri Pittier (a 2085 msnm), reporta las especies *Myrcia fallax* y *Viburnum tinoides* como las más frecuentes y abundantes, aunque para *Clusia* sp. se reportó el mayor diámetro. En los bosques nublados de la zona superior, algunas de las especies secundarias más destacadas son las palmas de *Ceroxylon*, presente en todos los rodales. Humboldt (1804) hizo especial mención a esta especie durante su visita al Ávila, posteriormente, Vareschi (1955) en su trabajo sobre la vegetación de Pico Naiguatá, diferenció los rodales de *Ceroxylon* como un tipo de vegetación aparte ("colonias de Klopstockia"). Parece que los rodales de *Ceroxylon* spp. son la consecuencia de perturbaciones naturales como derrumbes, como fue evidenciado en la catástrofe de Vargas de 1999 (Meier, 2005c) y de perturbaciones antropogénicas como los incendios ocurridos en los rodales de entre El Junquito y La Colonia Tovar (Smith *et al.*, 1991). Los bosques de *Myrcianthes karsteniana* en el Ávila son el producto de perturbaciones humanas, muy probablemente de incendios recurrentes (Meier, 1998).

En la Cordillera de la Costa, *Oyedaea verbesinoides* domina en arbustales y en bosques secundarios llegando hasta una altura de 12-15 m. Crece en cultivos abandonados ("conucos") y en zonas afectadas por incendios. Esta especie fue también la más común en la repoblación de los derrumbes en el estado Vargas, ocasionados por las fuertes lluvias en diciembre de 1999 (Meier, 2005c). Otras especies pioneras importantes del bosque nublado son: *Heliocarpus americanus*, *Montanoa quadrangularis*, *Escallonia paniculata*, *Croton huberi* y *Myrcia fallax*. Se puede concluir que hay una diversidad de especies pioneras adaptadas a los diferentes patrones de perturbación, y que sólo es posible

entender la vegetación actual si se conoce el régimen de perturbaciones (Veillon, 1989).

Fenología

La estacionalidad climática de la selva nublada también se expresa en su fenología (floración, fructificación, desarrollo del follaje y caída de hojas). En general, la época de lluvias representa el período con mayor actividad fenológica (Huber 1986b); entre finales de la estación de lluvia y comienzos de la estación de sequía florecen las especies pioneras *Oyedaea verbesinoides* y *Montanoa quadrangularis* y en la estación de sequía florecen diferentes especies, principalmente de la familia Myrtaceae (Meier 1998).

En el bosque nublado de transición de Rancho Grande, del 20 al 25% de las especie arbóreas (únicamente de los estratos superiores) pierden su follaje durante la estación de sequía, mientras que los dos otros tipos de bosques estudiados son siempreverdes (Huber 1986b). En los bosques nublados del Ávila hay pocas especies deciduas, éstas son por lo general especies de los estratos superiores y especies que principalmente crecen en las quebradas y hondonadas, como *Cedrela montana* (Meier, 1998). Las diferentes especies de bambú en el Ávila demostraron diferentes intervalos de floración (Meier, 1998).

Aspectos Fitogeográficos

De los cuatro géneros (monotípicos) endémicos de la Cordillera de la Costa citados por Duno *et al.* (2009), únicamente *Llewelynia* (Melastomataceae) está restringido a los bosques nublados (entre P. N. Henri Pittier y la Sierra de Aroa). Steyermark (1982) citó 278 especies endémicas para la Cordillera de la Costa y 215 como especies disjuntas; Duno *et al.* (2009) estimaron que el número de especies endémicas podría elevarse hasta 400. Los centros de endemismos pueden ser muy cercanos como por ejemplo los del Cerro La Chapa y la Sierra de Aroa, los cuales están separados por la depresión de Yaracuy (elevaciones entre 100 y 150 msnm, 18 km de ancho).

En la Cordillera de la Costa se encuentran especies de diferentes afinidades fitogeográficas: elementos amazónicos, guayanenses, andinos y antillanos. Steyermark (1974b, 1982) llamó la atención al elemento amazónico y/o guayanés, principalmente de zonas bajas, el cual se encuentra en la Cordillera de la Costa, especialmente en los bosques nublados a elevaciones entre 800-1500 msnm. Colecciones recientes incrementaron la lista de especies con esta distribución, como *Bactris brongniartii* (estados Carabobo y Anzoátegui - Amazonía), *Besleria insolita* (Península de Paria - Guayana Francesa y Guyana, Figura 1), *Conchocarpus grandis* (macizo de Nirgua - Amapá-Brazil, ver Kallunki & Pirani, 1998 y Meier, 2005b), *Pulchranthus variegatus* (parte cen-

tral de la Cordillera de la Costa - Guayana francesa y Amapá, Brazil (Baum *et al.*, 1983). También existe un número de especies hermanas ("sister species") como *Aegiphila arcta* (estado Yaracuy) - *A. hystricina* de los estados Bolívar y Amazonas, (Aymard & Cuello, 2004); *Ampelozizyphus guaquirensis* (Cordillera de la Costa Central) - *A. amazonicus* (del escudo Guayanés y la cuenca amazónica (Meier & Berry, 2008). Muy manifiestas son las relaciones fitogeográficas entre la Cordillera de la Costa y la Guayana, principalmente en la región del Cerro Turimiquire (Steyermark 1966, 1974b, 1982), quizás esto se deba a la similitudes del substrato, la formación San Juan dominan las areniscas (Hackley *et al.*, 2006), mientras que gran parte de los suelos del escudo guayanés están compuestos de areniscas, sin embargo estas pertenecen a la Formación Roraima de origen Precámbrico.



Figura 1: *Besleria insolita* C. V. Morton (Gesneriaceae). Cerro La Cerbatana, estado Sucre. Nuevo registro para la flora de Venezuela. Foto W. Meier

Elementos andinos

El elemento andino disminuye paulatinamente hacia el oriente del país, y en el Ávila termina bruscamente la distribución de varias especies (Manara, 1996; Meier, 1998). Ejemplos de esto lo representan *Ceroxylon ceriferum*, *C. alpinum*, *Geissanthus fragrans*, *Podocarpus oleifolius* var. *macrostachyus*, *Prumnopitys harmsiana*, *Libanothamnus nerifolius*, *Montanoa quadrangularis* y *Ruagea pubescens*. Aparentemente la depresión del río Unare (estado Anzoátegui) fue una barrera insuperable para los

taxa andinos para migrar hacia el macizo de Turimiquire. *Campyloneurum ophiocaulon*, una especie de los Andes entre Perú y Bolivia fue recientemente encontrada en los alrededores de la Colonia Tovar y en el macizo del Ávila. *Polybotrya altescandens* anteriormente conocida del sur de Colombia, Ecuador y Perú, se encontró en el macizo de Nirgua; ambas especies representan nuevos registros de especies andinas sin haber sido reportadas previamente para los Andes venezolanos. *Ilex yurumaniguis* distribuida en Costa Rica, Panamá, Colombia y Ecuador se ha encontrado en Venezuela solamente en el estado Yaracuy. La exploración del Cerro Platillón (1930 msnm), resultó en un gran número de reportes nuevos de especies de origen andino para el ramal interior de la Cordillera de la Costa, como por ejemplo: *Lepechinia bullata* y *Mintostachys mollis* (Meier, 2005a). También existe el caso de especies anteriormente conocidas solamente en la Cordillera de la Costa y luego halladas en los Andes, como el género *Croizatia* (*C. brevipetiolata*), *Dussia coriacea*, *Byrsonima karstenii* (Aymard, 1999; Cuello, 2002; Cuello & Cleef, 2009) y *Ladenbergia buntingii* (Cuello & Cleef, 2009 como L.cf. *buntingii*).

Los elementos antillanos son muy raros en la Cordillera de la Costa y los Andes. Cabe destacar la presencia del helecho *Lellingeria pendula* (Macizo del Ávila, montañas del estado Carabobo, Guaramacal, estado Trujillo - Jamaica, Cuba, La Española, Guadalupe), los cuales representan los únicos reportes para el continente Suramericano (Meier, 1998; Tropicos.org. Missouri Botanical Garden, 01, Abril, 2011, www.tropicos.org).

Amenazas de los bosques nublados

La amenaza principal de los bosques nublados de la Cordillera de la Costa es la introducción, reproducción y diseminación de especies exóticas forrajeras (especialmente la *Urochloa decumbens*) efectuada por gente ajena de la zona (colonos y/o migrantes), la quema indiscriminada y la cultura de establecimiento de los “conucos” utilizando la práctica de quema y roza (Meier, 2002, 2004). Muy preocupante es el incremento de los conucos, una técnica originalmente de subsistencia, que no abastece las necesidades de las ciudades. Los bosques nublados son ecosistemas húmedos siempreverdes, pero en condiciones climáticas excepcionales (como sequías prolongadas y fuertes) pueden ser muy susceptibles a los incendios. Un ejemplo es la quema de la vertiente sur del Ávila en 1960, cuando un incendio que comenzó en Caracas eliminando el bosque hasta la cumbre de la Silla (Meier, 1998). No menos devastador es la destrucción paulatina de las sabanas adyacentes a los bosques nublados. Entre las más peligrosas esta la gramínea *Melinis minutiflora* (“Capin melado”), una invasora cuyas poblaciones suelen adentrarse algunos metros

dentro del bosque, aumentando la inflamabilidad por la acumulación de biomasa y por sus aceites etéricos (Meier, 2002).

Actualmente, una gran parte del bosque nublado se ha convertido en tierras baldías, improductivas conformadas por helechales (*Pteridium spp.*), gamelotales (*Panicum maximum*) y extensas sabanas de *Melinis minutiflora*. En el macizo del Turimiquire, también los incendios son la mayor amenaza. Tate (1931) y Meier (1992) han reportado vegetación destruida por el fuego al ascender a las cumbres. En general, en la Cordillera de la Costa, la vertiente sur es mucho más intervenida que la vertiente norte. Las razones son que allá se encuentran las mayores poblaciones del país y prevalecen condiciones climáticas más secas (sombra de lluvia) y por ende la mayor susceptibilidad a incendios. Como consecuencia en el lado sur a menudo las pendientes están quemadas hasta la cumbre mientras que la vertiente norte todavía ha podido conservar su bosque nublado original. Los bosques nublados intervenidos por el hombre son muy susceptibles a los incendios porque abundan las trepadoras que llegan hasta las copas de los árboles, y los bambusales grandes. La consecuencia es una enorme acumulación de material orgánico (en el caso de los bambusales) que favorece la iniciación de incendios que pone en peligro la copa de los árboles y la destrucción del banco de semillas.

Al igual que en otras regiones del país, la tala ilegal de árboles maderables sigue siendo un problema en toda la Cordillera de la costa. El mismo autor lo ha constatado personalmente en muchas ocasiones, observando como la madera se asierra *in situ* y se transporta en mula hasta las carreteras.

Una gran parte de la masa boscosa de la zona de bosques nublados de la Cordillera de la Costa fueron antiguos cafetales. Muchas veces se puede discernir del resto de la vegetación por la visible red de carreteras, las ruinas de las haciendas de café y los árboles de sombra, muchos de los cuales que se han conservados especialmente diferentes especies de *Inga* y *Erythrina poeppigiana*.

Generalmente los bosques nublados en estado natural son bastante resistentes a las plantas invasoras. *Hedychium coronarium* forma a menudo herbazales puros a lo largo de los senderos y en los sitios abiertos de los ríos y quebradas. La reforestación con taxa exóticos es de cuidado, especialmente en casos de especies que su comportamiento invasor es conocido, como por ejemplo el “Freno” (*Fraxinus uhdei*) en los Andes, donde está invadiendo los ecosistemas naturales. Ésta especie se ha observado en repetidas ocasiones en las reforestaciones del Parque Nacional El Ávila. Otra especie exótica es la Pumarosa (*Syzgium jambos*), que casi nunca falta en los conucos, crece en sombra y produce un sinnúmero de plántulas.

Conservación de los bosques nublados

En las primeras décadas del siglo XX algunos científicos con visión futurista reconocieron el alto valor de los bosques nublados de la Cordillera de la Costa. Hay que mencionar que el primer parque nacional de Venezuela, el “Henri Pittier” en el Estado Aragua, se creó con la finalidad de proteger uno de los bosques nublados más espectaculares del mundo. La mayoría de los “refugios de bosques” nombrados por Steyermark (1982) para la Cordillera de la Costa, actualmente están incluidos en el sistema de áreas protegidas de Venezuela. Ejemplos de estos refugios son “San Luis” (Parque Nacional Sierra de San Luis), “Aroa” (P. N. Yurubí), “Borburata” (P. N. San Esteban), “Rancho Grande” (P. N. Henri Pittier), “Colonia Tovar” (Monumento Natural Pico Codazzi), “Naiguatá” (P. N. El Ávila), “Guatopo” (P. N. Guatopo) y “El Guacharo” en el P. N. El Guacharo. Las excepciones son “Turimiquire” y “Nirgua”, los cuales todavía no disfrutan de una categoría eficiente de protección. Con los Parques Nacionales El Ávila, Macarao, Henri Pittier, San Esteban y el M. N. Pico Codazzi tenemos la mayor superficie de bosques nublados protegidos formando un corredor casi continuo. Escasos son los bosques nublados ubicados en las áreas protegidas en el ramal interior de la Cordillera de la Costa, donde se incluyen solamente dos monumentos naturales (M. N. “María Lionza” y M. N. “Cerro Platillón”) y dos parques nacionales (Guatopo y Tigua). No hay parques nacionales en el macizo de Turimiquire al oeste de la carretera Cumanacoa-Cocollar, una de las regiones con mayores extensiones de bosques nublados. Aparentemente se encuentran en el P. N. Mochima bosques nublados en límite superior del parque a 1150 msnm (Parkswatch 2002; Cumana-Campos, 2008). En los alrededores de Caripe existe el M. N. “Alejandro de Humboldt” y el P. N. “Cueva del Guácharo”. En la Península de Paría están protegidas las mayores elevaciones dentro del P. N. “Península de Paría” y en la Isla Margarita existe el P. N. “Cerro Copey”. En la categoría de zona protectora existen extensas áreas que incluyen bosques nublados como la Z. P. Sierra Nirgua con una superficie de 235.000 has, o la Z. P. Macizo Montañoso del Turimiquire con 540.000 has, pero esta denominación no demostró los resultados esperados por falta de: recursos financieros, delimitación del área en el campo y falta de vigilancia (Gondelles, 1992).

Hay suficiente información para hacer hincapié sobre la infertilidad de los bosques nublados. Por ejemplo, para el estado de Yaracuy existe un mapa de capacidad del uso de las tierras (Strebin y Pérez-Pérez, 1982) con escalas que van de I (muy bueno) hasta VIII (muy malo), las cumbres de las montañas de este estado tienen las categorías VII y VIII, es decir que no son aptas bajo ningún concepto ni para la agricultura ni para la ganadería. En contraste, los

suelos en los valles tienen la categoría II. En la actualidad lo que sucede es el “uso inverso” de estas tierras, en donde se tala las cumbres o partes altas para establecer ganaderías insostenibles y se deja sin uso, los suelos fértilles de los valles por la falta de recursos hídricos.



Figura 2: *Asterogyne spicata* (H. E. Moore) Wess. Boer (Arecaceae). Macizo del Golfo Triste, límites de los estados Miranda y Aragua. Foto W. Meier

El proyecto “Los bosques nublados de la Cordillera de la Costa” (entre 1998 y 2001), en el marco de un convenio entre la FIBV y la CIM (Alemania), en el macizo del Golfo Triste (límites de los estados Aragua y Miranda) se resaltó como un área prioritaria de conservación y como un posible centro de endemismo (posibles nuevas especies de *Magnolia* y *Asterogyne*, Figura 2). El Golfo Triste forma parte de la Cordillera de la Costa del Interior, y está ubicado a 14 km al sur de Ocumare del Tuy. Esta es una de las pocas áreas al norte del río Orinoco que presenta una “altiplanicie” con largas extensiones de bosques nublados primarios. Es importante señalar, que los ríos y quebradas que nacen en esta montaña, suministran el agua a la represa de Camatagua (una de las mayores fuentes de agua para Caracas). Forma parte de los linderos de la cuenca del río Tuy y se encuentra muy cerca (ca. 15 km) del Parque Nacional Guatopo. Las autoridades responsables deberían evaluar la posibilidad de integrar el macizo de Golfo Triste en el sistema de áreas protegidas a través de una extensión del parque nacional Guatopo. Con inclusión del sector del Golfo Triste al sistema de áreas protegidas, se estaría asegurando la conservación de las regiones de bosques nublados vírgenes más grandes del ramal interior de la Cordillera de la Costa.

Por otra parte, es muy preocupante la situación del macizo entre el Río Yaracuy y la ciudad de Valencia. Algunas zonas que anteriormente abastecían otras regiones con agua, actualmente necesitan agua de otras regiones. El lado norte del macizo Cerro La Copa, la elevación más alta del Estado Carabobo (1700 msnm), entre los estados Yaracuy

y Carabobo, está siendo modificado por la introducción de pastos para ganado.

CONSIDERACIONES FINALES

En orden de prioridad, lo más importante es extender la protección a los bosques nublados que están fuera de las áreas protegidas a la brevedad posible. La ubicación y extensión de muchos de estos bosques son conocidas. Entre ellos están los del Cerro La Chapa y sus alrededores (Yaracuy), las cabeceras de los valles altos de Carabobo, el Macizo del Golfo Triste (límite Aragua/Miranda), el macizo de Turimiquire (Anzoátegui/ Sucre/ Monagas), y la parte oriental del macizo del Ávila en el estado Miranda (Figura 3).



Figura 3: Extremo sureste del macizo del Ávila, carretera Salmerón-Venado, estado Miranda. 13 Octubre-2008. Foto W. Meier

Por otra parte, para completar el corredor ecológico de la parte central de la Cordillera de la Costa (Yerena, 1994; Yerena *et al.*, 2003) falta proteger la parte del macizo de Nirgua entre el Río Yaracuy y Valencia.

En La Cordillera de la Costa hay más centros de endemismo por descubrir y en algunos casos, se puede prever con cierta certeza la localización de estas zonas, por esta razón no es necesario esperar los resultados de los trabajos científicos o los inventarios para modificar las políticas de actuación.

Para ubicar y delimitar los bosques nublados restantes es necesario hacer exploraciones sistematizadas en toda la Cordillera de la Costa. Muchas veces la biodiversidad se concentra en áreas muy pequeñas y restringidas. Para proteger estas áreas se debe explorar la creación de otros Instrumentos de conservación como nuevas categorías de protección para áreas pequeñas, y reconsiderar el concepto de reservas privadas, implementadas exitosamente en otros países.

Otra prioridad es la protección de los bosques nublados que ya gozan de protección legal. Para lograr esto hace falta aumentar el número de guardaparques y bomberos forestales así como sus recur-

sos. Crear centros de documentación acerca de las perturbaciones naturales y antropogénicas, por ejemplo (mapas de los incendios en los parques nacionales - fechas y superficie) en las sedes de los organismos del estado y la instalación de estaciones meteorológicas en los bosques nublados.

En materia de investigación, se debería explorar áreas nunca o pocas veces visitadas, e inventariar los bosques nublados en estados que tienen principalmente otras zonas de vida (por ejemplo Cerro Platillón en el estado llanero de Guárico). También se recomienda investigaciones interdisciplinarias (especialmente botánicas, edafológicas, climatológicas) a lo largo de un gradiente altitudinal (transectos) como se ha hecho exitosamente en Colombia ("Estudios de Ecosistemas Tropandinos").

En Venezuela, no existe la "tradición" de publicar listados florísticos. Se deberá promover este tipo de investigación como una actividad de igual importancia como la del trabajo de un taxónomo. Buenos listados son un requisito para las otras disciplinas de la ciencia (taxonomía, etnobotánica, ecología etc.).

Hasta este momento no existe un jardín botánico en una zona de los bosques nublados de la Cordillera de la Costa. Todos los jardines botánicos de la Cordillera de la Costa se encuentran en zonas demasiado bajas para cultivar al aire libre especies de bosques nublados. Se sugiere la instalación de un jardín botánico en la zona superior de bosque nublado (por ejemplo en la Colonia Tovar) y otro en una zona inferior de bosque nublado (por ejemplo en Rancho Grande o en el Cerro La Chapa). Estos jardines botánicos no solo servirían como protección de especies amenazadas de bosques nublados sino que también tendrían una función educativa importante, y además podrían convertirse en una atracción turística.

Los siguientes temas merecen estudios más detallados:

- Autoecología de las especies claves de los ecosistemas y de utilidad.
- Clasificación de bosques nublados.
- Sucesiones de la vegetación después de diferentes patrones de perturbación: por ejemplo incendios, conucos con diferentes rubros, deslizamientos, etc.
- El estudio y comparación de bosques nublados en diferentes sustratos geológicos: serpentinita (ofiolita) como por ejemplo en el ramal interior de la Cordillera central (al este de Villa de Cura), cuarcitas (Sierra de San Luis, Serranía del Turimiquire) y rocas calcáreas (alrededores de Caripe, Sierra de San Luis, Cerro Tucusito).
- Estudios interdisciplinarios, especialmente entre climatólogos, edafólogos y botánicos

Hay muchas razones para proteger los bosques nublados, entre las más importantes están: las mayores fuentes hídricas para el abastecimiento de las ciudades y para la agricultura, pulmones vegetales, su potencial para el ecoturismo, su alto número de plantas endémicas y la alta biodiversidad representan un gran reservorio genético de primer orden en el país y son unos de los ecosistemas más ricos en especies. No hay una buena razón para abandonarlos a la destrucción.

Bosques nublados y el cambio climático

El reto principal para el entendimiento de los efectos del cambio climático sobre los bosques nublados es la falta de información básica disponible. Especies que únicamente crecen en las cumbres de sistemas de montañas de baja altitud pudiesen estar en peligro de extinción, cuando el estrato de nubes asciende por encima de la altitud de la montaña. Ésta puede ser una de las razones por la cual los bosques nublados de Margarita (Cerro Santa Ana y el Cerro Copey) tienen baja diversidad y un bajo grado de endemismo. Hasta ahora no hay estudios científicos que prueben el efecto del cambio climático en los bosques nublados de Venezuela, no obstante hay muchas pruebas «anecdóticas» de los lugareños de muchas zonas - como por ejemplo en los bosques nublados de la zona metropolitana de Caracas - donde hace mas de 30 años hubo mucho más neblina (hoy en día casi no hay), y el clima era fresco (hasta para usar calefacción). Vareschi (1992) reporta sobre un aumento de días secos desde el año 1970 (y cambios de la fisionomía de la vegetación en Rancho Grande). El futuro va a demostrar, si esto es consecuencia del cambio climático causado por el hombre o una fluctuación natural.

AGRADECIMIENTOS

Mis más sinceros agradecimientos a David A. Espinosa G. (Elzach, Alemania), Osvaldo Vidal (Freiburg), Glen Forbes (Caracas), Cristabel Durán (Freiburg), Nestor Gutierrez (Mérida), Rodrigo Duno de Stefano (CICY), Nidia Cuello (UNELLEZ-Guanare) y Gerardo Aymard (UNELLEZ-Guanare) por mejorar el español y sus sugerencias en diferentes etapas del manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- Appun, K. F. 1871. En los trópicos. Reimpresión de la imprenta universitaria. Universidad Central de Venezuela. Caracas
- _____. 1868. Zur Pflanzenphysiognomie von Süd-Amerika. Das Ausland 44: 1046-1052.
- Aristeguieta, L. & F. Matos. 1959. Estudios dendrológicos en el Bosque de Guayabitos. Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 95(21): 16-52.
- Ataroff, M. 2003. Selvas y bosques de montaña. Pp. 762-810. En: Biodiversidad en Venezuela, M. Aguilera, A. Azócar, A. y E. González-Jiménez (Eds.). Ediciones CONICIT-Fundación Polar.
- _____. 2001. Venezuela. Pp. 397-442 En: Bosques nublados del neotrópico, M. Kappelle, M. & A. D. Brown (Eds.). Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio.
- Aymard, C. G. & G. Romero-González. 2009. *Caryodaphnopsis fieldii* (Lauraceae), a new species from the Coastal Cordillera of Venezuela. Novon 19: 7-10.
- _____. & N. Cuello. 2004. Two New Species of *Aegiphila* (Verbenaceae) from Venezuela and Brazil. Novon 14: 20-24.
- _____. 1999. Aspectos sobre la fitogeografía de la flora de las montañas de Guaramacal en los Andes de Venezuela. Pp. 95-100. En: Parque Nacional "Guaramacal". N. Cuello (Ed.). UNELLEZ-Fundación Polar. Caracas
- Badillo, V. M., C. E. Benítez de R. y O. Huber. 1984. Lista preliminar de especies de antófitas del parque nacional "Henri Pittier", estado Aragua. Ernstia 26: 1-57.
- Baum, V. M., J. L. Reveal & J. W. & Nowicke. 1983. *Pulchranthus* (Acanthaceae), a new genus from northern South America. Syst. Bot. 8(2): 211-220.
- Beard, J. S. 1946. Notes on the vegetation of the Paria Peninsula, Venezuela. Caribbean Forester 7 (1): 37-46.
- _____. 1945-1946. Notas acerca de la vegetación de la Península de Paria. Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 65-66: 191-204.
- Beebe, W. & J. Crane. 1948. Ecología del Rancho Grande, una selva nublada en el norte de Venezuela. Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 73: 217-258.
- Bellermann, F. 1977. Bellermann y el paisaje venezolano 1842/1845. Editorial Arte. Caracas.
- Bordón A., C. 1987. Andy: Vida de un Botánico Inglés en la Selva Nublada de Rancho Grande, Venezuela. Multimar S.R.L. Maracay, estado Aragua
- Braun, A. 1994. La selva nublada de Venezuela. The Venezuelan cloud forest. Caracas.
- _____. y F. Delascio-Chitty. 1987. Palmas autóctonas de Venezuela y de los países adyacentes. Ed. Nemesio Martínez. Litopar C. A. Caracas
- _____. 1984. More Venezuelan palms. Principes 28(2): 73-84.
- _____. 1977a. Generalidades sobre *Ceroxylon klopstockia*. Acta Bot. Venez. 12(1-4): 247-265.
- _____. 1977b. La influencia climática y de otros factores sobre la propagación de algunas especies de palmas de la Cordillera Costanera de Venezuela. Acta Bot. Venez. 12(1-4): 267-284.
- _____. 1976: Various observations on *Ceroxylon klopstockia*. Principes 20: 158-166.
- Cardozo, A. & M. D. Conde. 2007. Estructura y florística de un bosque ribereño de montaña, Parque Nacional Henri Pittier, estado Aragua. Ernstia 17(2): 85-110.
- _____. 2006. La selva nublada baja del Parque Nacional "Henri Pittier", sector oriental. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Agronomía, Maracay.
- _____. 2003a. Estructura y florística del Pico La Mesa, Parque Nacional Henri Pittier, Estado Aragua, Venezuela. Res. XV Congr. Ven. Bot. Mérida.
- _____. 2003b. Estructura y vegetación de Topo de Guayabo, Parque Nacional Henri Pittier, edos. Aragua y Carabobo. Res. XV Congr. Ven. Bot. Mérida.
- _____. 2001. Lista de familias y especies de espermatófitas de la selva nublada del Parque Nacional Henri Pittier, edos. Aragua y Carabobo. Ernstia (2 etapa) 11(2): 101-146.
- _____. 2000. *Berberis vitellina* Hieron. (Berberidaceae) y *Gymnosiphon suaveolens* (H. Karst.) Urban (Burmanniaceae) dos nuevos registros para el P. N. Henri Pittier, E. Aragua, Venezuela. Ernstia (2 etapa) 10(4): 149-154.

- _____. 1999. Comparación florística y estructural entre la selva nublada baja y la selva nublada superior del Parque Nacional Henri Pittier. Estados Aragua y Carabobo. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Caracas, Tesis doctoral.
- _____. 1994. Adiciones a la flora de espermatofitas del parque nacional Henri Pittier. Ernsta (2 etapa) 3(3 & 4): 135-139.
- _____. 1993. Florula de la cumbre del Pico Guacamaya y sus alrededores. Uuniversidad Central de Venezuela, Facultad de Agronomía, Maracay. Estado Aragua.
- _____. 1992a. *Licania carii*, una nueva especie de Chrysobalanaceae del Parque Nacional Henri Pittier, Edo. Aragua, Venezuela. Ernsta (2 etapa) 1(4): 143-146.
- _____. 1992b. *Drypetes standleyi* Webster (Euphorbiaceae: Phyllanthoideae), nuevo registro para la flora de Venezuela. Ernsta (2 etapa) 2(3-4): 73-76.
- Colella, M. 1986. Análisis de los factores que determinan el límite sabana bosque en la región de Loma de Hierro (Edos. Aragua y Miranda). Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Caracas: Tesis de Grado.
- Cortez, L. 2001. Pteridofitas del Cerro La Cerbatana, Estado Sucre, Venezuela Ernsta (2 etapa) 11(1): 5-34.
- _____. y A. Castillo. 1999. Los helechos arborescentes del Monumento Natural Pico Codazzi, región central de la Cordillera de la Costa, Venezuela. Mem. Soc. Ci. Nat. La Salle 152: 59-88.
- Cotton, E. & W. Meier. 2003. *Clidemia intonsa* and *Miconia chapensis* (Miconiaeae, Melastomataceae), two new species endemic to the cloud forests of the Coastal Cordillera of Venezuela. Willdenowia 33: 197-203.
- Cuello, N. & Cleef, A. M. 2009. The forest vegetation of Ramal de Guaramacal in the Venezuelan Andes. Phytocoenologia 39 (1): 109-156.
- _____. 2002. Altitudinal changes of forest diversity and composition in the Ramal de Guaramacal in the Venezuelan Andes. Ecotropicos 15 (2): 160-176.
- Cumana-Campos, L. J. 2008. Plantas vasculares del parque nacional Mochima, Estados Anzoátegui y Sucre, Venezuela. Ernsta 18 (2): 14-25.
- Dallmeier, F. & Comiskey, J. A. (Eds.). 1998. Forest biodiversity in north and South America: research and monitoring. Man and the Biosphere Series, Vol. 21. Unesco and the Parthenon Publishing Group. Carnforth, Lancashire, UK.
- Delascio-Chitty, F. 1998. La vegetación y la flora de la selva nublada. Pp. 69-97, En: La selva nublada: Rancho Grande, F. Michelangeli (Ed.), Caracas. Armitano Editores.
- _____. 1994. Notas sobre la vegetación del Cerro Azul, Estado Cojedes, Venezuela. Acta Terramaris 7: 26-46.
- _____. 1977. Notas sobre la flora del Yurubí, estado Yaracuy, Venezuela. Mem. Soc. Ci. Nat. La Salle 37(108): 265-282.
- _____. 1976. Flora de la Hacienda El Limón, Distrito Federal. Mem. Soc. Ci. Nat. La Salle 36(103): 7-110.
- Duno, R., F.W. Stauffer, R. Riina, O. Huber, G. Aymard, O. Hokche, P. E. Berry, y W. Meier. 2009. A New Assessment of Vascular Plant Diversity and Endemism in Venezuela. Candollea 64 (2): 203-212.
- García, M. y R. Herrera. 1971. Propiedades físicas, químicas y mineralógicas de una clinosecuencia de suelos ácidos. Agron. Trop. (Maracay) 21(5): 411-420.
- Gondelles, R. 1992: El régimen de áreas protegidas en Venezuela. Fundación Banco Consolidado. Caracas..
- González, V. 2007. La vegetación de la Isla de Margarita y sus interrelaciones con el ambiente físico. Memoria Soc. Cien. Nat. La Salle 167: 131-161.
- Gordon, C. A., R. Herrera & T. C. Hutchinson. 1995: The use of a common epiphytic lichen as a bioindicator of atmospheric inputs to two Venezuelan cloud forests. J. Trop. Ecology 11: 1-26.
- _____, _____. & _____. 1994a: Studies of fog events at two cloud forests near Caracas, Venezuela - I. Frequency and duration of fog. Atmospheric Environment 28: 317-322.
- _____, _____. & _____. 1994b: Studies of fog events at two cloud forests near Caracas, Venezuela - II. Chemistry of fog. Atmospheric Environment 28: 323-334.
- Hackley, P. C., F. Urbani, A. W. Karlsen C. P. & Garrity. 2006. Mapa Geológico de Venezuela a Escala 1:750,000. U.S. Geological Survey Open File Report 2006-1109.
- Henderson, A. G. Galeano & R. Bernal. 1985. Field guide to the Palms of the Americas. Princeton University Press, New Jersey.
- Hoheisel, H. F. 1976. Strukturanalyse und Waldtypengliederung im primären Wolkenwald "San Eusebio" in der Nordkordillere der venezolanischen Anden. Dissertation.
- Howorth, R. & C. A. Pendry. 2006. Post-cultivation secondary succession in a Venezuelan lower montane rain forest. Biodiversity and Conservation 15(2): 693-715.
- Hoyos F., J. & Braun, A. 2001. Palmas en Venezuela autóctonas y exóticas. Mono-grafía / Sociedad de Ciencias Naturales la Salle 47. Caracas.
- _____. 1985. Flora de la isla Margarita, Venezuela. Sociedad y Fundación La Salle de Ciencias Naturales. Monografía 34. Caracas.
- Huber, O., R. Duno de Stefano, R. Riina, R. F. Stauffer, L. Pappaterra, A. Jiménez, S. Llamozas, y G. Orsini. 1998. Estado actual del conocimiento de la Flora de Venezuela. Documento Técnico de la Estrategia Nacional de Diversidad Biológica. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables-Fundación Instituto Botánico. Caracas.
- _____. y C. Alarcón. 1988. Mapa de vegetación de Venezuela. Escala 1:2000000. MARNR. Caracas.
- _____. (Ed.). 1986a. La selva nublada de Rancho Grande Parque Nacional „Henri Pittier“. Editorial Arte. Caracas.
- _____. 1986b. Observaciones sobre su fisionomía, estructura y fenología. Pp. 131-170. En: La selva nublada de Rancho Grande Parque Nacional „Henri Pittier“, O. Huber (Ed.), Editorial Arte. Caracas.
- _____. 1976. Pflanzenökologische Untersuchungen im Gebirgsnebelwald von Rancho Grande (venezolanische Küstenkordillere). Dissertation. Innsbruck.
- Humboldt, A. 1804. Viaje a las Regiones Equinocciales del Nuevo Continente. Traducción de Lisandro Alvarado, 1941. Caracas. Biblioteca Venezolana de Cultura, Colección Viajes y Naturaleza, 5 tomos.
- Kallunki, J. A. & J. R. Pirani. 1998. Synopsis of *Angostura Roem. & Schult.* and *Conchocarpus* J. C. Mikan (Rutaceae). Kew Bull. 53(2): 257-334.
- Knapp, S. 2002. *Solanum* section *Geminata* (Solanaceae). Fl. Neotrop. Monogr. 84 : 1-404.
- _____. New species of *Solanum* section *Geminata* (Solanaceae) from South America. Brittonia 38(3): 273-301.
- Lamprecht, H. 1975. Über tropische Bergwälder. Schriftenreihe des Alpinist 3, Sonderheft: 41-45.
- _____. 1972. Einige Strukturmerkmale natürlicher Tropenwaldtypen und ihre waldbauliche Bedeutung. Forstwiss. Centralbl. 41: 270-277.
- Luteyn, J. L. 1985. Species of Ericaceae new to Venezuela. Bull. Torrey Bot. Club. 112(4): 449-453.

- Madriñán, S. 2004. *Rhodostemonodaphne* (Lauraceae). Fl. Neotrop. Monogr. 92: 1-102.
- Manara, B. 2001. Humboldt y El Ávila. Edic. Esp.) 7: 76-126.
- _____. 1996. Plantas andinas en El Ávila. Fundarte (Alcaldía de Caracas), Colección Rescate. Caracas
- Medina, E. y O. Huber. 1998. Bosques nublados tropicales, el hábitat óptimo de las epífitas vasculares. Pp. 103-121, En: La selva nublada: Rancho Grande, F. Michelangeli (Ed.). Armitano Editores. Caracas
- _____. 1986. Aspectos ecológicos de plantas de bosques nublados tropicales: el bosque nublado de Rancho Grande, Pp. 189-196, En: La selva nublada de Rancho Grande Parque Nacional "Henri Pittier", O. Huber (Ed.), Editorial Arte, Caracas.
- Meier, W. 2009. Protection of the cloud forests and their biodiversity in the coastal cordillera of Venezuela. Mountain Forum Bulletin July 2009: 27-28.
- _____. & P. E. Berry. 2008. *Ampelozizyphus guaquirensis* (Rhamnaceae), a new tree species endemic to the Venezuelan Coastal Cordillera. Brittonia 60(2): 131-135.
- _____. 2005a. Aspectos de la flora y vegetación del Monumento Natural Cerro Platillón (Juan Germán Roscio), Estado Guárico, Venezuela. Acta Bot. Venez. 28(1): 39-62.
- _____. 2005b. Relaciones fitogeográficas del Cerro La Chapa y los alrededores (Estado Yaracuy, Cordillera de la Costa de Venezuela). Resúmenes XVI Congreso Venezolano de Botánica, Maturín. Estado Monagas.
- _____. 2005c. Colonización por árboles en zonas de deslave ocasionados por fuertes lluvias en diciembre de 1999, Estado Vargas, Cordillera de la Costa, Venezuela. Resúmenes XVI Congreso Venezolano de Botánica, Maturín. Estado Monagas.
- _____. 2004. Los bosques nublados de la Cordillera de la Costa de Venezuela. Natura 126: 15-20.
- _____. 2002. Die Situation der Nebelwälder der Küstenkordillere Venezuelas im Internationalen Jahr der Berge. Situación actual de los bosques nublados de la Cordillera de la Costa de Venezuela en el marco del Año Internacional de las montañas". Jahrbuch des Vereins zum Schutz der Bergwelt - vorwärts Verein zum Schutze der Alpenpflanzen und -Tiere 67: 109-138.
- _____. 1998. Flora und Vegetation des Avila-Nationalparks (Venezuela-Küsten-kordillere) unter besonderer Berücksichtigung der Nebelwaldstufe. Dissertationes Botanicae No. 296. 485 p. La traducción: Flora y vegetación del Parque Nacional El Ávila (Venezuela, Cordillera de la Costa), con especial énfasis en los bosques nublados. Traducción publicada en 2004 En: <http://freidok.ub.uni-freiburg.de/volltexte/1455/>
- Meyers Konversationslexikon Autorenkollektiv, Verlag des Bibliographischen Instituts, Leipzig und Wien, Vierte Auflage, 1885-1892.
<http://www.retrobibliotheek.de/retrobib/impressum.html>
- Michelangeli, F. (Ed.). 1998. La selva nublada: Rancho Grande. Armitano Editores. Caracas.
- Monedero, C. 1998. Quantitative analysis of the arboreal structure in a tropical cloud forest: Ramal interior of the Cordillera de la Costa, Loma de Hierro (Estado Aragua), Venezuela. Pp. 427-447, En: Forest biodiversity in North, Central and South America, and the Caribbean: research and monitoring. F. Dallmeier & J. A. Comiskey (Eds.), Paris, UNESCO; Man and the Biosphere Series 21.
- _____. y V. González. 1996. Análisis cuantitativo de la estructura florística de una selva nublada tropical. Loma de Hierro (Edo. Aragua). Venezuela. Acta Biol. Ven. (U. C. V.) 16 (4): 1-18.
- _____. y V. González. 1995a. Análisis cuantitativo de la estructura arbórea en una selva nublada tropical del ramal interior de la cordillera Caribe (Loma de Hierro, Venezuela). II. Estructura vertical de la comunidad arbórea. Acta Biol. Ven. (U. C. V.) 15(3-4): 29-39.
- _____. y V. González. 1995b. Análisis cuantitativo de la estructura arbórea en una selva nublada tropical del ramal interior de la cordillera Caribe (Loma de Hierro, Venezuela). III. Estructura horizontal de la comunidad arbórea 16(1): 55-66. Acta Biol. Ven. (U. C. V.) 15(3-4): 29-39.
- _____. y V. González. 1995c. Producción de hojarasca y descomposición en una selva nublada del ramal interior de la Cordillera de la Costa, Venezuela. Ecotropicos 8 (1-2): 1-14.
- _____. y V. González. 1994. Análisis cuantitativo de la estructura arbórea en una selva nublada tropical del ramal interior de la cordillera caribe (Loma de Hierro, Venezuela). I. Características estructurales generales de la comunidad. Acta Biol. Venez. (U. C. V.) 15(1): 51-62.
- Moritz, K. 1846. Vegetation der Urwälder um die Colonia Tovar. Bot. Zeitung IV. 1846, Col. 5-8. 24-27.
- Mostacero, J. 2000. Estudio florístico de las pteridofitas del Monumento Natural Pico Codazzi. Trabajo Especial de Grado, Coordinación de Biología. Universidad Simón Bolívar. Caracas.
- Parkswatch. 2002. Venezuela: Parque Nacional Mochima.
- Pfeifer, H. 1994. Baumartenzusammensetzung und Strukturuntersuchungen im Bergnebelwald des Nationalparks „El Ávila“ in der zentralen Küstenkordillere Venezuelas. Diplomarbeit. Freiburg i. Br. Inst. Waldbau Abtg. Vegetationskunde.
- Prada, R. y S. Torres. 1996. Características estructurales de tres perfiles de suelo de la selva nublada de Rancho Grande en el parque nacional "Henri Pittier". Revista VENESUELOS 4(2): 40-48.
- Riina, R., B. van Ee., A. C. Wiedenhoeft, A. Cardozo & Paul E. Berry. 2010. Sectional rearrangement of arborescent clades of Croton (Euphorbiaceae) in South America: Evolution of arilate seeds and a new species, Croton domatifer. Taxon 59 (4): 1147-1160.
- Rodríguez, H. & G. DeMartino. 1997. Inventario florístico de angiospermas y pterido-fititas en la selva nublada cercana al edificio de la estación biológica de Rancho Grande del Parque Nacional Henri Pittier. Ernsta (2 etapa) 7(1-4): 7-151.
- Schäfer, E. 1996. Die Vogelwelt Venezuelas und ihre ökologischen Bedingungen. tomo 1. Berglen: Wirtemberg-Verl., Lang- Jeutter & Jeutter. Germany
- _____. 1952. Ökologischer Querschnitt durch den «Parque Nacional de Aragua». J. Orn. 93(3/4): 313-352.
- Silva, A. 1994. Estructura y funcionamiento de un bosque húmedo montano bajo sobre la vertiente norte del parque nacional "El Ávila", Venezuela. Serie Informes Técnicos DGSIASV/IT/344. MARNR, Dirección de Vegetación, División de Estudios Especiales. Caracas
- Smith, A. R. & C. A. Todzia. 1989. Augustus Fendler's Venezuelan collections of ferns and fern allies. Ann. Missouri Bot. Gard. 76: 330-349.
- Smith, R. F. y A. Field. 2001. Aspectos de la ecología de *Gyranthera caribensis* Pittier (Bombacaceae) y su implicación en la conservación de algunos bosques del norte de Venezuela. Acta Bot. Venez. 24: 143-202.
- _____. y C. A. Cadena. 1991. Dinámica de un bosque seco de Pico Pico, y otro húmedo, en la Fila de Los Naranjos. BioLlania (Edic. Esp.) 1: sin paginación.
- _____. M. Lluveres, L. Aristeguieta y H. Agar, H. 1991. Vegetación de la región capital. BioLlania (Edic. Esp.) 1: sin paginación.

- Stauffer, F. W., C. B. Asmussen, A. Henderson & P. K. Endress. 2003. A revision of *Asterogyne* (Arecaceae: Arecoideae: Geonomeae). *Brittonia* 55(4): 326-356.
- _____. 1994. Palmas de la Selva Nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier (Edo. Aragua), Venezuela, Universidad Central de Venezuela, Facultad de Agronomía, Trabajo de grado para optar al título de Ingeniero Agrónomo.
- _____. & H. Rodriguez. 1994. Palms in the cloud forest of the Henri Pittier National Park, Venezuela. *Principes* 38 (1): 47-50.
- Steyermark, J. A. 1982. Relationships of some Venezuelan forest refuges with low-land tropical flora. Pp. 182-220, In: Biological diversification in the tropics, G. T. Prance (Ed.), Proc. of the 5th Intern. Symp. of the Ass. for Tropical Biology, Caracas.
- _____. 1979. Plant refuge and dispersal centres in Venezuela: their relict and endemic element, Pp. 185-221 In: Tropical Botany, K. Larsen, & L. Holm-Nielsen, L. (Eds.), Academic Press, London.
- _____. y O. Huber. 1978. Flora del Avila. Madrid: INCAFO. 970 S.
- _____. 1974a. Situación actual de las exploraciones botánicas en Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 9: 241-243.
- _____. 1974b. Relación florística entre la Cordillera de la Costa y la zona de Guayana y Amazonas. *Acta Bot. Venez.* 9: 245-252.
- _____. 1966. Contribuciones a la flora de Venezuela, parte 5. 4. El Cerro Turimiquire y la región oriental adyacente. *Acta Bot. Venez.* Vol. 1(3-4): 104-168.
- _____. y G. Agostini. 1966. Exploración botánica del Cerro Patao y zonas adyacentes a Puerto Hierro, en la Península de Paria, Estado Sucre. *Acta Bot. Venez.* 2(2): 7-80.
- Strebin, S. J. y J. Pérez Pérez. 1982. Capacidad de Uso de las Tierras del Estado Yaracuy. MARNR - Serie Informes Técnicos Zona 2/IT/40.
- Sugden, A. M. 1986. The montane vegetation and flora of Margarita Island, Venezuela. *J. Arnold Arbor.* 67: 187-232.
- _____. 1985. Leaf anatomy in a Venezuelan montane forest. *J. of Linnaean Society, Botany* 90: 231-241.
- _____. 1983. Determinants of species composition in some isolated neo-tropical cloud forests. Pp. 43-56, In: Tropical rain forests, ecology and management. S. L. Sutton, T. C. Whitmore & A. C. Chadwick (Eds.), Oxford: Blackwell.
- _____. 1982a. The vegetation of the Serranía de Macuira, Guajira, Colombia: A contrast of arid lowlands and an isolated cloud forest. *J. Arnold Arbor.* 63(1): 1-30.
- _____. 1982b. The ecological, geographic, and taxonomic relationships of the flora of an isolated Colombian cloud forest, with some implications for island biogeography. *J. Arnold Arbor.* 63: 31-61.
- Tate, H. H. 1931. The ascent of Mount Turumiquire. *Natural History* 31: 539-548.
- Todzia, C. A. 1989. Augustus Fendler's Venezuelan Plant Collections. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 76: 310-329.
- Urbani, F. 2005. Síntesis de la nomenclatura de las unidades de rocas ígneas y metamórficas de la cordillera de la costa, Venezuela. IMME, jun. 2005, vol. 43(2): 1-10.
- Vareschi, V. 1992. Ecología de la vegetación tropical con especial atención a investigaciones en Venezuela. Caracas,
- _____. 1986. Cinco breves ensayos ecológicos acerca de la selva virgen de Rancho Grande. Pp. p. 171-188, En: La Selva Nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier: El Ambiente Físico, Ecología Vegetal y Anatomía Vegetal, O. Huber (Ed.). Fondo Editorial Acta Científica Venezolana y Seguros Anauco. Caracas
- _____. 1955. Monografías geobotánicas de Venezuela. I. Rasgos geobotánicos sobre el Pico de Naiguatá. *Acta Científica Venezolana* 6(5-6): 180-201.
- Veillon, J. P. 1989. Los bosques naturales de Venezuela. Parte I: El medio ambiente. Instituto de Silvicultura. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Edt. O. Todtmann, Caracas.
- _____. 1965. Variación altitudinal de la masa forestal de los bosques primarios en la vertiente noroccidental de la Cordillera de Los Andes, Venezuela. *Turrialba* 15: 216-224.
- Xena de Enrech, N., M. Escala, R. Madriz y M. López. 1999. Inventario florístico de angiospermas en el bosque enano del Cerro Copey (Isla de Margarita, Venezuela). *Ernstia* (2 etapa) 9(2): 51-101.
- Yerena, E., J. Padrón, R. Vera, Z. Martínez y D. Bigio. 2003. Building consensus on biological corridors in the Venezuelan Andes. *Mountain Res. Developm.* 23(3): 215-218.
- _____. 1994. Corredores ecológicos en los Andes de Venezuela. *Parques Nacionales y Conservación Ambiental* 4:1-87.
- Zinck, A. 1986a. Los suelos. Características y fragilidad de los suelos en ambiente de selva nublada: el ejemplo de Rancho Grande. Pp. 31-66, En: La selva nublada de Rancho Grande Parque Nacional "Henri Pittier", O. Huber (Ed.), Editorial Arte. Caracas
- _____. 1986b. Una toposecuencia de suelos en el área de Rancho Grande. Dinámica actual e implicaciones paleogeográficas. Pp. 67-90, En: La selva nublada de Rancho Grande Parque Nacional "Henri Pittier", O. Huber (Ed.), Editorial Arte. Caracas
- _____. 1986c. Propiedades y estabilidad mecánica de los suelos en ambiente de selva nublada. Pp. 91-105, En: La selva nublada de Rancho Grande Parque Nacional "Henri Pittier", O. Huber (Ed.), Editorial Arte. Caracas

ESTRUCTURA Y FLORÍSTICA DE LOS BOSQUES DE LA CUENCA DEL RÍO CUCURITAL, SECTOR OCCIDENTAL DEL PARQUE NACIONAL CANAIMA, ESTADO BOLÍVAR, VENEZUELA

Giuseppe Colonnello¹, Leyda Rodríguez², Omaira Hokche², Irene C. Fedón² y María González-Azuaje³

INTRODUCCIÓN

La región Guayana cuenta con exploraciones y colecciones botánicas desde 1754 cuando Pehr Loefling realizó las primeras colecciones en el bajo río Caroní. Posteriormente, numerosas exploraciones enriquecieron en primera instancia, el conocimiento de las tierras bajas siguiendo los cursos de los ríos, quedando las regiones altas y mesetas poco estudiadas por su inaccesibilidad; no obstante, se realizaron algunas exploraciones entre las que destacan las de F. Cardona, J. Steyermark, B. Maguire, J.J. Wurdack y R. Cowan (Huber, 1995a). Sin embargo, a partir de 1969 con el empleo intensivo de los helicópteros, las expediciones se centraron en las zonas más interesantes de la región, las cimas de los tepuyes (Huber, 1995a). Si bien en la cuenca del río Caroní se han realizado numerosas investigaciones botánicas, existen zonas poco conocidas, en particular, las laderas y piedemontes no cuentan con estudios detallados (Huber, 1986, 1995c). De las pocas exploraciones pueden citarse las realizadas por A.L. Bernardi en el sector del río Urimán y el Cerro Aprada (Bernardi *et al.*, 1955) y la de Steyermark (1966) quien analizó el gradiente altitudinal entre 1220 y 1285 m en la vertiente sur del Ptari-tepui. En particular, el gradiente entre las tierras bajas y la cima del Auyán-tepui sólo cuenta con pocas colecciones realizadas por Steyermark en 1964, en su ascenso a la cima por la parte sur. Este mismo autor recalca la necesidad de exploraciones más intensivas en dichas vertientes (Steyermark, 1967).

El río Cucurital forma parte de la cuenca del río Caroní y constituye una de las zonas poco exploradas. Los estudios de vegetación más relacionados con esta área son el de Steyermark (1967), quien realizó colecciones ascendiendo por la ruta Guayaraca-El Libertador, en el extremo sur del Auyán-tepui y el análisis estructural y florístico preliminar de la vegetación de la cuenca del río Urimán realizado por Dezzeo *et al.* (1997), con la finalidad de evaluar la presencia de parches de bosque con altas tasas de árboles muertos.

También muy relacionados dentro del marco regional del Escudo Guayanés, se pueden citar los análisis florístico-estructurales llevados a cabo por

Hernández (1994, 1999a, b), Delgado *et al.* (2009) y Sanoja (2009) en los bosques de la Gran Sabana; los aportes realizados por Aymard *et al.* (1997), Dezzeo y Briceño (1997), Briceño *et al.* (1997), Salas *et al.* (1997) y Knab-Vispo *et al.* (1999) en la cuenca del río Caura, y por Aymard (1997) y Aymard *et al.* (2009) en el estado Amazonas. Huber (1986a) describió los tipos de vegetación de la cuenca del río Caroní en un contexto regional, con base a su conocimiento personal y a los resultados de expediciones realizadas. Posteriormente, un estudio más detallado fue desarrollado por CVG-Tecmín (1989a, b) abarcando la cuenca del río Caroní y específicamente la del Cucurital, sin embargo, no se dispuso ninguna parcela dasométrica y florística dentro de esta última.

En este sentido, los objetivos de la presente contribución fueron:

- 1) describir y analizar la dinámica y la estructura de bosques a diferentes altitudes de la cuenca del río Cucurital
- 2) inventariar taxonómicamente las especies presentes
- 3) identificar las especies dominantes en cada uno de los estratos de la vegetación
- 4) analizar y comparar la diversidad de los bosques estudiados en la cuenca
- 5) relacionar la diversidad con aspectos fisiográficos como suelos y topografía

Área de estudio

La cuenca del río Cucurital se ubica en la vertiente oeste del Auyán-tepui (Figura 1), se forma predominantemente por los cauces que discurren desde la cima del tepui y en menor grado por afluentes formados por la escorrentía de las tierras bajas. El curso principal se origina por encima de los 1.400 m snm, cerca del extremo sur del macizo del Auyán-tepui; fluye hacia el noroeste descendiendo primero de forma abrupta hasta aproximadamente la cota de 400 m, en la confluencia del río Purumay, y luego sin cauce fijo en una llanura aluvial hasta los rápidos de Wareipa, desde donde desciende de forma escalonada hasta su confluencia con el río Caroní, a unos 320 m snm. Considerando las pequeñas diferencias altitudinales entre la desembocadura en el

¹Museo de Historia Natural La Salle, Apartado Postal 1930. Caracas 1010-A. Venezuela, ²Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser, Apartado Postal 2156, Caracas 1010-A. Venezuela, ³Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas. Venezuela

Caroní y la confluencia del cauce con el río Purumay, la cuenca del río Cucurital puede dividirse en tres sectores: a) *alto*, por encima de los 500 m de elevación, b) *medio*, entre 380 y 400 m, y c) *bajo*, por debajo de 380 m.

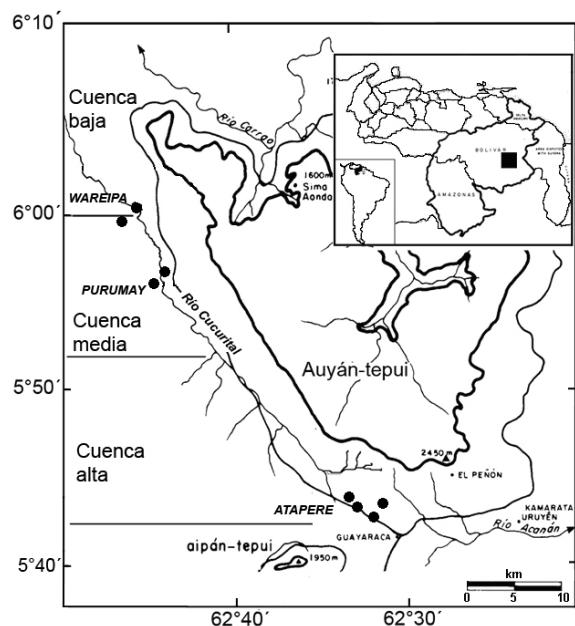


Figura 1. Ubicación de las localidades de las parcelas de estudio Wareipa, Purumay y Ataperé a lo largo del río Cucurital, estado Bolívar, Venezuela.

Fisiográficamente el sector alto consiste en las escarpas y los diferentes planos de erosión del Auyán-tepui, cuyas pendientes pueden ser mayores de 60% las cuales frecuentemente presentan conos de derrumbes sueltos o fosilizados por la vegetación, que se alterna con arbustales y sabanas. El cauce del río en este sector tiene una alta capacidad de transporte, acarreando bloques y guijarros.

El sector medio, ampliamente dominado por bosques, se caracteriza por un cauce de características totalmente distintas ya que, debido a la escasa pendiente, el río ha construido una planicie de inundación con sedimentos más finos acarreados desde las cimas y taludes del Auyán-tepui, situación que ha permitido migrar lateralmente y formar un sistema de meandros. El desarrollo lateral de la planicie se halla controlado por la peniplanicie que la enmarca, la cual presenta un relieve desde abrupto hasta moderado ya que desciende de las escarpas del tepui por el este y por la penillanura que confluye en el río Caroní por el oeste. El desarrollo longitudinal está limitado por la presencia de los raudales de Wareipa, que separan el sector bajo y medio del río.

El sector bajo comienza en los raudales de Wareipa. En primera instancia el cauce serpentea entallado entre lomas de la penillanura circundante, cubierta mayormente de vegetación boscosa, para

continuar por un curso rectilíneo y lento determinado por la escasa pendiente general donde predominan las sabanas laterales. El río ha adaptado su curso a partir de los raudales de Wareipa a la estructura geológica del sector.

Siguiendo la clasificación de Sioli (1965), las aguas que drenan la cuenca son negras, como en el río Cucurital y el Purumay, por la gran cantidad de ácidos húmicos y taninos (escasos sedimentos disueltos) que han recogido en su recorrido desde su nacimiento, mientras que en ríos pequeños como el Wareipita, que confluye en el Cucurital, las aguas podrían catalogarse como claras pues, debido a su corto recorrido, contienen escasos ácidos disueltos.

Características y ubicación de las parcelas

La ubicación de las parcelas estudiadas en los diferentes sectores de la cuenca se presenta en la Figura 1.

Sector bajo de la cuenca (Wareipa)

La parcela WAR 1 se situó en la orilla derecha del río Cucurital (06°00'37" N, 62°47'33" O), a una altitud de 370 m snm. El terreno tiene una pendiente variable desde 60% hasta hacerse plano hacia la cresta de la loma. La parcela WAR 2 se ubicó en una peniplanicie (05°59'18" N, 62°47'03" O), a una altitud de 400 m snm. En sentido longitudinal, esta parcela abarca dos sectores claramente diferenciables: 40 m en un terreno ligeramente inclinado hacia el fondo del valle en el que discurre un pequeño cauce, y 60 m en la planicie de inundación de dicho curso de agua.

Sector medio de la cuenca (Purumay)

La parcela PUR 1 se estableció a la derecha del curso del río Cucurital (05°56'10" N, 62°49'28" O), sobre una ligera pendiente en la peniplanicie. La parcela PUR 2 se dispuso en la margen izquierda del cauce, sobre la planicie aluvial creada por el río Cucurital (05°55'57" N, 62°44'32" O), sobre un terreno de topografía plana. Las dos parcelas se encuentran a una altitud similar de unos 400 m snm.

Sector alto de la cuenca (Ataperé)

La parcela ATA 1 se situó en el bosque que rodea las sabanas de Guayaraca, en terreno plano (05°42'30,6" N, 62°32'36,9" O), a una altitud de cerca de 1000 m snm. La parcela ATA 2 se ubicó en una pendiente fuerte de 30-35% (05°43'16,3" N, 62°32'21,4" O), que da acceso a la siguiente terraza de erosión del macizo del Auyán-tepui, a una altitud de 1150 m snm. La parcela ATA 3 se dispuso en terreno ondulado de peniplanicie (05°42'31,7" N, 62°33'0,8" O), a una altitud de 1000 m snm y la parcela ATA 4 en una pendiente rocosa con lajas fracturadas (05°43'14,3" N, 62°34'17,9" O), a una altitud de unos 1100 m snm.

METODOLOGÍA

Tipología de la vegetación y selección de las parcelas

Se realizó un análisis general de la vegetación de la cuenca con base en los mapas previos elaborados por CVG-Tecmín (1989b), sobrevuelos preliminares, recorridos por tierra y en bote y al análisis de las fotografías aéreas N° 1171 y 1275 de la misión 050172 a escala 1:250.000, de los sectores Wareipa y Purumay, y la fotografía N° 119 de la misión 0501118 del sector Ataperé, escala 1:50000, suministradas por la Dirección de Cartografía Nacional. Con esta información y las disponibilidades de acceso se seleccionaron los tipos de bosque a estudiar.

Se realizaron mapas a escala 1:25000 de la zona en la que se ubicó cada grupo de parcelas. En Wareipa y Purumay se realizaron perfiles topográficos gracias a la disponibilidad de planos a escala 1:25000 del Catastro Minero, suministrados por la Dirección de Cartografía Nacional. En Ataperé el perfil se realizó con estimaciones de campo y las fotografías aéreas.

La forma de las parcelas se definió siguiendo el modelo de Boyle (1997, citado en Aymard, 1997), quien establece modificaciones al modelo de Gentry (1982). En cada parcela se marcaron cinco franjas paralelas de muestreo de 100 m de largo x 2 m de ancho. Dichas líneas estuvieron separadas entre sí por pasillos de 10 m de ancho. Las cinco líneas conforman un área de muestreo efectivo de 0,1 ha, pero considerando los pasillos entre cada línea el área total representada fue de 0,5 ha en cada parcela.

Para árboles, palmas, herbáceas gigantes (*Phenakospermum guyannense*) y lianas cuyo diámetro fuese mayor o igual a 2,5 cm (dap) se llevaron a cabo los siguientes registros en cada franja de muestreo:

- 1) Localización a lo largo de los 100 m y diámetro del tallo (dap) a 1,3 m del suelo
- 2) Altura total, estimada por medio de una vara de tamaño conocido y con mediciones directas (longitud de las cuerdas de escalada empleadas)
- 3) Presencia de exudados y olores (al cortar el tallo) y observaciones referentes a la morfología y fenología del árbol que ayudara a la identificación del individuo

Se realizaron perfiles estructurales de las parcelas (100 x 10 m) utilizando la metodología (modificada) de Richards (1983) para analizar la estructura vertical de la vegetación. Para ubicar las especies componentes dentro del perfil del bosque, se establecieron estratos tratando de diferenciar aquellas especies con hábito de crecimiento bajo (propias del sotobosque), medio, y de aquellas mayores que pueden ocupar todo el perfil de la comunidad. Como

lo establece Hernández (1994), el uso de los términos estratificación y estratos es subjetivo y problemático en los bosques húmedos tropicales, sin embargo, se usa en este trabajo con el objeto de facilitar la interpretación de los perfiles de vegetación.

Aymard *et al.* (2009) discuten ampliamente el método de las cinco franjas separadas por pasillos y empleado en este estudio y plantean que tiene ventajas sobre otras propuestas metodológicas por varias razones, entre las cuales destacan: 1) reducción del error sistemático en la selección de cada sub-parcela (en el método de Boyle (1997, citado en Aymard, 1997) el único error se produce al establecer la primera línea, pues las restantes son paralelas a ésta); 2) es más apropiado para medir la diversidad alpha que para medir la diversidad beta (para esta última el método de Gentry (1982) resulta más adecuado); 3) asegura la posibilidad de la repetición y comparación entre las cinco submuestras (un requisito para llevar a cabo comparaciones estadísticas).

Otros métodos comúnmente empleados para análisis estructurales y florísticos delimitan parcelas rectangulares de 20 x 500 m (1 ha) (D'Amico y Gautier 2000) o cuadradas de 100 x 100 m (1 ha) (Faber-Langendoen y Gentry 1991; Duivenvoorden 1996). En relación con ambos, el método propuesto por Boyle (*op. cit.*) permite analizar un área de 0,5 ha (franjas y pasillos), mediante la prospección de 0,1 ha (franjas), con la consecuente y muy relevante reducción del tiempo requerido para la toma de datos.

Comparación del método utilizado con parcelas continuas de 10 x 100 m

Con el fin de comparar los muestreos realizados con el formato frecuentemente usado en estudios de vegetación (parcelas de 10 x 100 m), se comparó la densidad, el diámetro y la altura de los individuos mayores o iguales a 10 cm dap en las dos parcelas de Wareipa en la cuenca baja y en las dos de Purumay en la cuenca media. Los resultados indican que en tres de las cuatro parcelas estudiadas, el método de Boyle (1997, citado en Aymard, 1997) subestima ligeramente la densidad de árboles con relación al método comparativo rectangular. Las diferencias están en el orden del 10% (8,7%). La excepción ocurre en la parcela del sector bajo (WAR 2) que posee individuos de gran porte. En dicho caso, el método de los pasillos contabilizó 17,72% más individuos con respecto al método rectangular de 10 x 100 m. Una de las suposiciones previas era que por estar las franjas de medición separadas por pasillos de 10 m se podrían "capturar" más árboles medianos entre aquellos de gran tamaño, porque se minimiza el efecto de sombreo y la reducción del espacio que estos árboles muy grandes generan para el crecimiento. Correspon-

dientemente, las menores diferencias entre los resultados de ambos métodos se observan en la parcela PUR 1 del sector medio (Purumay) en donde un porcentaje importante del total de individuos (cerca del 40%) está constituido por la hierba gigante *Phenakospermum guyannense*.

Se encontraron pocas diferencias respecto al número y composición de especies entre ambos tipos de muestreo realizados. Solamente en la parcela PUR 2 de Purumay se hallaron *Inga pilosula*, *Chrysobalanus venezuelanus* y *Votomita roraimensis* en la parcela 10 x 10 m. Cabe destacar que *Chrysobalanus venezuelanus* es endémica del país (estados Amazonas y Bolívar) y *V. roraimensis* resultó ser un nuevo registro para la flora de Venezuela.

Colección de muestras de plantas

De los individuos marcados en cada franja se colectaron muestras con la ayuda de varas descopadoras y un escalador profesional. Un número pequeño de muestras, cerca del 8%, no pudo ser alcanzado. El material colectado fue prensado y preservado en alcohol isopropílico 60% y trasladado al Herbario Nacional de Venezuela (VEN). Las muestras fueron etiquetadas e identificadas mediante la bibliografía y comparación con especímenes de herbario, y depositadas en los herbarios VEN, CAR y GUYN. Duplicados de las familias Myrtaceae y Lauraceae fueron enviados a especialistas (MO, SEL) para confirmar la identificación.

Colección de muestras de suelo

Se tomaron dos muestras de suelo en las localidades WAR 1, WAR 2, PUR 1, PUR 2, ATA 1 y ATA 3. Las muestras (compuestas) se colectaron al comienzo, centro y final de estas parcelas, tanto en superficie (0-50 cm) como en profundidad (50-100 cm) y se enviaron al Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA) para ser analizadas. Los parámetros medidos fueron: clase textural; proporción de arcilla, limo y arena; % C orgánico; % materia orgánica; contenido en me/100 g de Ca, Mg, K, Al, Acidez total, Fe, Mn; además, se determinó el contenido de N y P total y la capacidad de intercambio catiónico. Se tomaron adicionalmente datos de la pendiente, ubicación geomorfológica y otras características geográficas importantes.

Procesamiento de los datos

Se determinó el Índice de Valor de Importancia de las especies (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974), por parcelas y por estrato dentro de cada parcela. La determinación de los estratos se basó, además de la observación de campo y el análisis de los perfiles realizados, en las discontinuidades que se encontraron en la distribución de la altura de los árboles, en un gráfico de altura contra diámetro de cada parcela. Las especies del sotobosque menores de 2 m de alto evaluadas dentro de las cuadra-

tas son, en su gran mayoría, plántulas o juveniles no identificables, por lo que en los resultados solamente se citan aquellas conocidas que se hallaban en mayor número. Se determinó la diversidad alpha de cada parcela con el índice de Shannon-Wiener (Magurran, 1988) usando una subrutina del programa MVSP, el índice alpha de Fischer y el índice de similaridad de Sørensen (Kent y Coker, 1992) se determinaron mediante el programa Estimates, versión Win 8.2.

Se realizó un análisis de agrupamiento de las parcelas para establecer las similitudes florísticas entre ellas, y las relaciones con los suelos por medio de un Análisis Canónico de Correspondencia CCA (subrutina del programa MVSP) (Kent y Coker, *op. cit.*).

RESULTADOS

Topografía y mapas de vegetación de los sectores estudiados

En los perfiles topográficos se observan las formas predominantes en el sector Wareipa (Figura 2), la penillanura en la que discurre el río Cucurital, flanqueada por sinclinales paralelos a los taludes occidentales del Auyán-tepui, que forman colinas de unos 80 m de altitud de pendientes suaves o crestas muy inclinadas de cerca de 220 m que constituyen los frentes de cuesta de cara al cauce del río y los correspondientes reversos de cuesta.

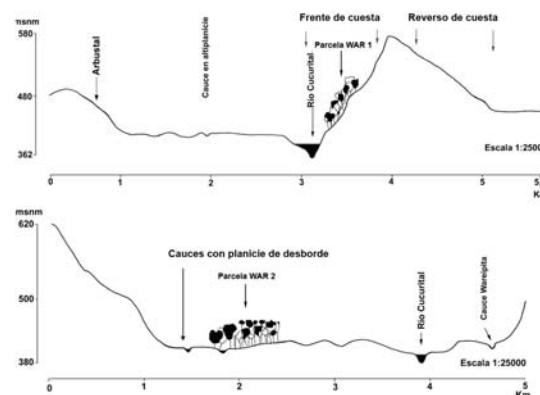


Figura 2. Perfiles del sector de los raudales de Wareipa del río Cucurital, en el que se ubican las parcelas WAR 1 y WAR 2 (Rodríguez y Colonnello, 2009). El cauce desciende cerca de 20 m en un trayecto de un kilómetro. Escala vertical aumentada seis veces con respecto de la horizontal.

Las unidades de vegetación que se aprecian en el sector de los raudales de Wareipa (Figura 3), a una escala de 1:250.000, fueron previamente descritas por Rodríguez y Colonnello (2009). En la ribera derecha, entre el río y el talud del tepui, se observan bosques medio-altos en los frentes de cuesta y asociaciones de arbustales y bosques bajos en los reversos de cuesta. Los arbustales se ubican en las afloraciones rocosas en las cimas de los sinclinales.

En los taludes de derrubios del tepui se encuentran bosques medios y bajos en pendiente. En la ribera izquierda la altiplanicie está surcada por pequeños cursos que forman estrechas planicies de anegación estacional y en general está ocupada por bosques más altos. En sectores con sustratos de arenas blancas se desarrollan formaciones bajas de árboles delgados tipo Caatinga amazónica y en afloraciones rocosas, arbustales bajos esclerófilos. Río abajo se encuentran sabanas en la penillanura por la que discurre el cauce del Cucurital. Perpendiculares a éste y en los pequeños cauces provenientes de las escarpas del tepui se forman morichales y bosquetes de galería.

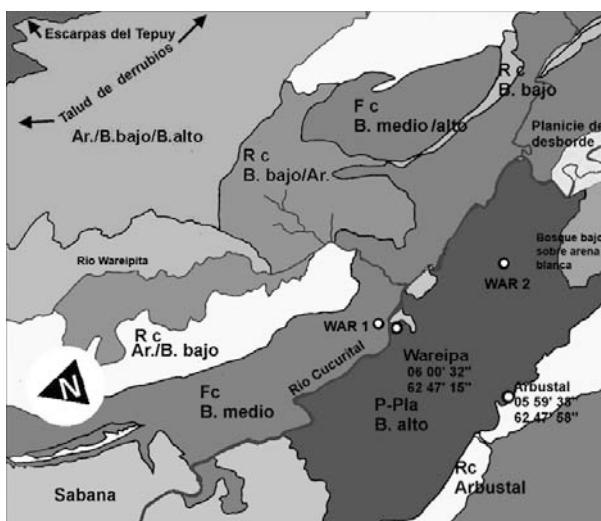


Figura 3. Vegetación del sector Wareipa de la cuenca baja del río Cucurital, 1:250.000 (Rodríguez y Colonnello, 2009).

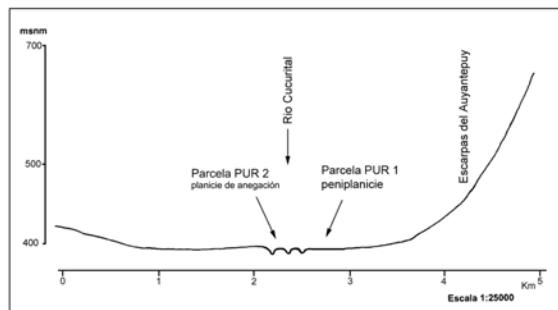


Figura 4. Perfil del sector Purumay indicando la ubicación de las parcelas PUR 1 y PUR 2. Escala vertical aumentada seis veces.

El sector Purumay está igualmente enmarcado por los sinclinales que flanquean el curso del río (Figura 4). Sin embargo, la topografía entre los raudales de Wareipa y este sector es muy plana por lo que el río ha labrado una planicie aluvial durante las crecientes estacionales, formando meandros que ha abandonado dejando espiras de meandros (lagunas o madreviejas). El cauce se ha acercado al talud del tepui por un lado por lo que la fisiografía es abrupta

en forma de colinas y terrazas de erosión, mientras que por el otro la penillanura se extiende hacia el oeste ascendiendo, por lo que la fisiografía se va disectando paulatinamente y los cauces que afluyen al Cucurital contienen rápidos y cascadas como la Purumay-vená.

En este sector se observa un mosaico de formaciones gramosas, arbustales y bosques (Figura 5). En esta zona la ribera derecha se encuentra cerca a los primeros taludes del tepui por lo que se forman terrazas. Las penillanuras muestran bosques medios y altos, bosques altos y penillanuras con un mosaico de arbustales y bosques bajos, arbustales y bosque bajo ralo en el pie de cuesta, previo a la siguiente escarpa y arbustales. Los bosques medios se encuentran a lo largo de la ribera del Cucurital con predominancia de la palma Cucurito (*Attalea maripa*), mientras que en otros sectores domina fisonómicamente *Phenakospermum guyannense*. En la ribera izquierda la topografía es menos abrupta y se halla una penillanura que asciende suavemente hacia el sur con un mosaico de bosque medio y alto interrumpido por parches de sabanas y herbazales. En estas formaciones herbáceas pueden encontrarse pequeños morichales.

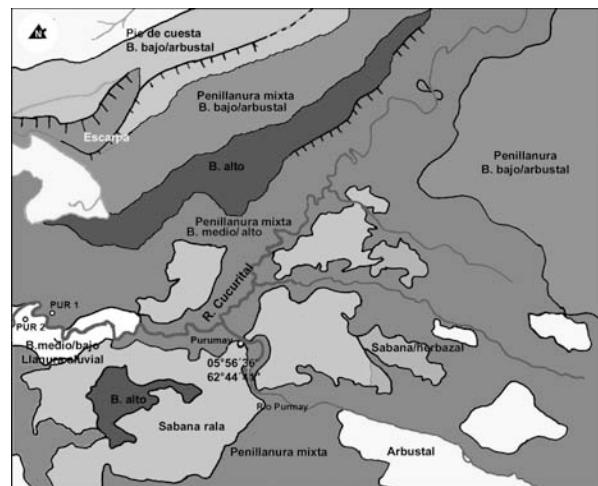


Figura 5. Vegetación del sector Purumay en la cuenca media del río Cucurital.

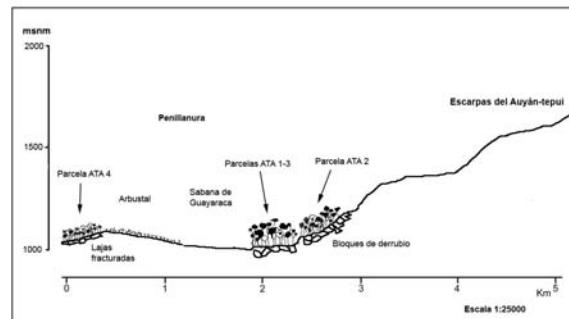


Figura 6. Perfil del sector Ataperé, indicando la ubicación de las parcelas ATA 1 a ATA 4. Escala vertical aumentada seis veces.

El sector Ataperé constituye parte de las nacientes del río Cucurital y por él discurren cursos de agua como el Ataperé, el Avasakapay y el Vachinimopa que conformarán el cauce mayor aguas abajo. Las formas predominantes, entre 850 y 1000 m de altitud (Figura 6), son peniplanicies suavemente inclinadas y disectadas, cubiertas por bosques altos y medios, arbustales y herbazales graminoides (Figura 7), estos últimos anualmente quemados como la sabana de Guayaraca. Los relieves más frecuentes son pequeñas vegas a lo largo de los cauces, abanicos coluviales y lomas. Entre aproximadamente 1000 y 1600 m de altitud se halla una pendiente fuertemente inclinada que da paso a la siguiente terraza de erosión del Auyán-tepui y que está cubierta de bosques que van desde altos en la base a medios y bajos. A continuación, una altiplanicie inclinada localizada entre 1500-1600 m de altitud con una vegetación premontana de arbustales de mediana altura, 3-5 m, y bosques bajos.

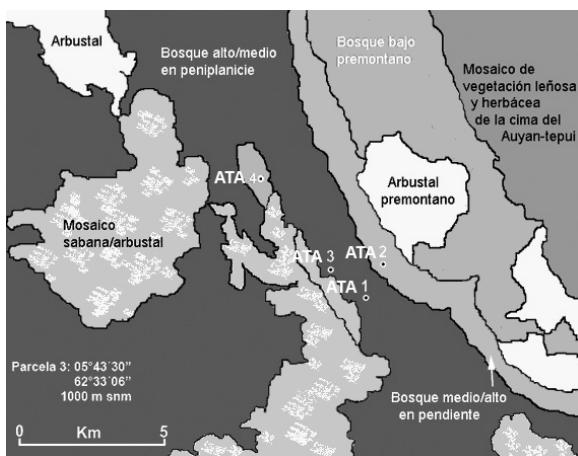


Figura 7. Vegetación del sector Ataperé en la cuenca alta del río Cucurital

Cerca de la escarpa del tepui se encuentra un talud muy inclinado, mediana a fuertemente disectado, cubierto por arbustales y bosque bajos y ralos de 4 a 8 m de alto entre bloques de granito. Los relieves más frecuentes son taludes de derrubio, terrazas estructurales y glacis coluviales (CVG-Tecmín, 1989a). Finalmente se encuentra la escarpa vertical del Auyán-tepui.

Composición florística

En las parcelas se registraron 93 familias, 238 géneros y 504 especies (considerando 10 morfotipos) de plantas vasculares (Anexo 1). De éstos, 151 géneros y 330 especies son árboles y 16 géneros y 26 especies son lianas. Sólo 2,9% de los individuos marcados del total muestreado no pudo ser identificado. Del total de familias, 12 (12,90%) corresponden a pteridófitos, 1 (1,08%) a gimnospermas y 80 (86,02%) a angiospermas, de las cuales la mayoría son dicotiledóneas.

Las familias con mayor riqueza de especies en los bosques estudiados son: Melastomataceae (40 especies), Lauraceae (34), Fabaceae (25), Rubiaceae (24), Euphorbiaceae (19), Burseraceae (17), Arecaceae y Chrysobalanaceae (16), Clusiaceae y Mimosaceae (15), Moraceae (14), Sapotaceae y Annonaceae (11) las cuales conforman 51,6% del número total de especies. Los géneros más diversos fueron *Miconia* (16 especies), *Ocotea* (14), *Inga* (10), *Protium* (9), *Pououma* y *Licania* (8), los cuales representan 13,37% del total de especies registradas.

Riqueza y diversidad alpha entre parcelas

En la Tabla 1 se muestran los valores de riqueza y diversidad alpha para las parcelas estudiadas. Los valores de diversidad según los índices de Shannon-Wiener y Fischer se corresponden con la riqueza específica de las parcelas. Aunque los valores son bastante homogéneos entre parcelas de penillanura y pendiente (bosques altos y medio altos), los mayores corresponden a ATA 3 y ATA 1, y a WAR 1 y WAR 2 ubicadas en la cuenca alta y baja respectivamente. Las parcelas de Purumay y la parcela ATA 2 tienen valores menores. Esta última, que cuenta con 77 especies leñosas, se encuentra en una pendiente moderada a fuerte con suelos poco profundos sobre bloques y derrubios de las terrazas de erosión del tepui, lo que deja grandes espacios sub-superficiales vacíos, en las que las raíces hallan poco sustento y nutrientes. La parcela PUR 2, con 69 especies, es un bosque de altura media situado en una llanura aluvial y está sometida a frecuentes inundaciones y con un sustrato muy erosionado (descripción más adelante), lo que limita igualmente el desarrollo y determina la coexistencia de pocas especies. Los valores más bajos de riqueza y diversidad alfa se obtuvieron en la parcela ATA 4 con apenas 21 especies. Esta comunidad de baja altura se desarrolla sobre lajas de arenisca muy fracturadas.

La equitabilidad E' de Shannon-Wiener mostró valores muy cercanos a 1, indicando que las especies son igualmente abundantes entre las parcelas aún cuando la diversidad haya sido relativamente diferente. Aún así, los menores valores se observaron en las dos parcelas de Purumay, particularmente en PUR 1 ubicada en penillanura, y en la parcela en pendiente de Wareipa. Los valores mayores se hallaron en las parcelas en los planos ligeramente ondulados de Ataperé (ATA 1 y ATA 3) y en el pie de cuesta de Wareipa (WAR 2).

Fisonomía y estructura, clases diamétricas y de altura

En las ocho parcelas estudiadas se censaron 2877 individuos; las especies con el mayor número son *Protium spruceanum* (96 individuos), *Pentaclethra macroloba* (64), *Mollinedia ovata* (56), *Arrabidaea*

nigrescens (51), *Anaxagorea petiolata* (41), *Protium altonii* (37), *Eperua jenmannii* (37), *Ochthocosmus roraimae* (35) y *Caraipa punctulata* (30). En general, las especies presentan muchos tallos al hallarse poblaciones grandes en una misma parcela o localidad, este es el caso de *Protium spruceanum* de la que se contabilizaron 94 individuos en la parcela ATA 2 de la cuenca alta y sólo dos en la parcela WAR 1 de la cuenca baja, ambas en pendiente. *Phenakospermum guyannense*, debido a sus rizomas, presentó 120 tallos en las parcelas de la cuenca media y apenas 13 en la cuenca baja. Especies como *Arrabidaea nigrescens*, *Astrocaryum gynacanthum*, *Attalea maripa*, *Discophora guianensis*, *Iriartella setigera*, *Licania octandra*, *L. intrapetiolaris*, *Myrcia paivae*, *Ocotea cernua*, *Swartzia piarenensis* y *Tapirira guianensis* se distribuyen a lo

largo de todo el gradiente caracterizando y homogeneizando la fisionomía del bosque.

En las parcelas se contabilizaron 181 individuos correspondientes a 10 especies de palmas (Tabla 2), que equivale al 6,38%, cifra igual (6%, 747 individuos de 25 especies) a la cuantificada en el estado Amazonas por Aymard *et al.* (2009) en 42 parcelas de 0,1 ha. La palma Cucurito (*Attalea maripa*), a la cual la cuenca del Cucurital debe su nombre, se halla distribuida muy heterogéneamente a lo largo del cauce; sin embargo, es en la penillanura de Purumay en la cuenca media donde se encuentra con mayor densidad (21 individuos) y en menor grado en la de Ataperé. En las comunidades en pendiente, tanto de Wareipa como de Ataperé, tiene menor representación. *Iriartella setigera*, *Astrocaryum gynacanthum* y *Euterpe precatoria* también se encuentran bien distribuidas en toda la cuenca.

Tabla 1. Diversidad (H Shannon–Wiener, equitabilidad E'), y número de especies e individuos de las parcelas estudiadas.

Parcela	WAR 1	WAR 2	PUR 1	PUR 2	ATA 1	ATA 2	ATA 3	ATA 4
	Cuesta	Peniplan.	Penill.	Lia. Alu.	Penill.	Cuesta	Penill.	Cuesta
Nº Especies	101	105	92	69	104	77	104	21
Nº Individuos	315	375	337	385	366	386	480	176
H Shannon	4,212	4,186	3,701	3,707	4,195	3,886	4,233	2,746
E'	0,913	0,818	0,818	0,879	0,901	0,889	0,908	0,902
Fisher (α)	41	48	37	24	48	28	45	7

Tabla 2. Densidad relativa de las especies de palmas en las parcelas estudiadas.

Especies	Parcelas							
	WAR 1	WAR 2	PUR 1	PUR 2	ATA 1	ATA 2	ATA 3	ATA 4
<i>Astrocaryum gynacanthum</i>	1,05	0,31	1,16	0,26	0,27			
<i>Attalea maripa</i>	0,52	1,23	6,10	1,79	2,44	0,80	3,83	
<i>Bactris hirta</i>						0,27		
<i>Bactris simplicifrons</i>				1,02			0,21	
<i>Desmoncus mitis</i>		0,31						
<i>Euterpe catinga</i> var. <i>catinga</i>					0,27			
<i>Euterpe precatoria</i>		1,84		2,81	0,27			2,91
<i>Iriartella setigera</i>	1,83	0,61	0,29		2,71	1,59	5,74	
<i>Oenocarpus bacaba</i>	2,62	0,31	0,29					
<i>Socratea exorrhiza</i>	0,26	2,15						
Número total de individuos	24	21	26	24	22	13	46	5

En la Tabla 3 se muestran los porcentajes de los individuos de las parcelas estudiadas correspondientes a cada rango de altura en que se dividieron los datos. En general, los valores en cada clase son bastante similares para todas las parcelas. Los mayores porcentajes (50 a 60%) se encuentran en las clases I y II, tallos menores de 10 m de altura agrupando a los juveniles y estratos bajos. Las clases mayores tienden a tener pocos individuos. Las parcelas con individuos que alcanzan las mayo-

res alturas (clases VII y VIII) son ATA 1, ATA 2 y ATA 3 de la parte alta de la cuenca y las que alcanzan las menores son las de la cuenca media (Purumay). En la cuenca baja (Wareipa) alcanzan valores intermedios (entre 25 y 30 m). Debe acotarse como marcadamente diferente la parcela ATA 4, un bosque bajo con pocos individuos que apenas superan los 15 m (64,74% de los individuos tiene entre 5,5 y 10 m de alto).

En la Tabla 4 se muestran los porcentajes de los individuos de las parcelas estudiadas correspondientes a las clases diamétricas en que se dividieron los datos. Las clases I y II agrupan, con la excepción de PUR 1, entre 70 y 80% de los individuos en todas las parcelas. En general, todas las parcelas tienen tallos comprendidos dentro de las diez primeras clases (diámetros hasta 50 cm dap), en correspondencia con un desarrollo de fustes de hasta 30 m de alto. Las excepciones son el bosque bajo de ATA 4 y las parcelas medias de PUR 1 y

PUR 2. En los bosques bajos como ATA 4 hay más individuos de las clases de diámetro menores que en los bosques altos y correspondientemente, los árboles de mayor desarrollo están en menor número. La parcela WAR 2 tiene un individuo con un gran diámetro (entre 80,5 y 85 cm) que, sin embargo, no es mayor de 28 m de altura. Los mayores diámetros corresponden a la clase XIV, en las parcelas de ATA 1 y ATA 2.

Tabla 3. Clases de altura para los individuos de las parcelas de Cucurital.

Clases de altura (m)	Parcelas							
	WAR 1 %	WAR 2 %	PUR 1 %	PUR 2 %	ATA 1 %	ATA 2 %	ATA 3 %	ATA 4 %
I (2,0-5)	19,34	26,81	25,00	15,05	29,97	20,99	28,74	12,72
II (5,5-10)	46,56	50,00	48,54	49,19	38,42	51,60	42,51	64,74
III (10,5-15)	23,93	11,96	15,69	22,84	9,26	10,20	15,99	21,97
IV (15,5-20)	8,20	6,16	9,59	11,55	13,08	11,37	9,51	0,58
V (20,5-25)	1,64	1,81	1,16	1,34	4,63	2,92	1,42	
VI (25,5-30)	0,33	3,26			3,54	2,62	1,42	
VII (30,5-35)					0,27	0,29	0,40	
VIII (35,5-40)					0,82			

Tabla 4. Clases diamétricas para los individuos de la parcelas estudiadas y área basal total (m^2).

Clases diamétricas	Parcelas							
	WAR 1 %	WAR 2 %	PUR 1 %	PUR 2 %	ATA 1 %	ATA 2 %	ATA 3 %	ATA 4 %
dap (cm)	%	%	%	%	%	%	%	%
I (2,5-5)	55,92	56,27	32,04	49,73	53,02	56,73	50,97	30,18
II (5,1-10)	22,51	21,86	33,43	28,46	22,57	21,20	29,89	43,79
III (10,1-15)	11,14	9,65	20,99	11,70	10,76	8,31	5,81	15,98
IV (15,1-20)	4,03	3,54	7,46	5,05	5,51	3,72	4,95	6,51
V (20,1-25)	2,61	1,93	4,70	2,66	4,20	2,87	2,15	1,18
VI (25,1-30)	1,18	1,61	0,55	1,06	1,05	2,29	3,01	1,78
VII (30,1-35)	1,18	2,57	0,28	1,33	1,05	2,87	1,51	0,59
VIII (35,1-40)	0,71	0,64			0,52	0,57	0,65	
IX (40,1-45)	0,24	0,96	0,28		0,26	0,57	0,65	
X (45,1-50)	0,24	0,64	0,28			0,29	0,22	
XI (50,1-55)					0,26			
XII (55,1-60)								
XIII (60,1-65)	0,24				0,52		0,22	
XIV (65,1-70)					0,26	0,57		
XV (70,1-75)								
XVI (75,1-80)								
XVII (80,1-85)		0,32						
Área basal (m^2)	3,28	7,26	3,78	3,67	4,74	3,77	4,89	1,35

El promedio de las áreas basales para las muestras estudiadas es de $4,09 m^2$, siendo el menor el de ATA 4 y el más alto el de la parcela en penillanura

WAR 2 con el mayor número de individuos gruesos como *Osteophloeum platyspermum*, *Eperua jenmanni* y *Pouteria guianensis*, además de un árbol

no identificado de 205 cm de diámetro. Valores altos se encontraron también en ATA 1 y ATA 3, mientras que las parcelas en pendientes como WAR 1 y ATA 2 tienen valores intermedios al igual que PUR 1 y PUR 2 de la cuenca media (Tabla 4).

Índice de Valor de Importancia (IVI) de las especies

En general, pocas especies son muy dominantes en cada parcela y acumulan la mayor parte del IVI. Así, con apenas tres especies, se acumula cerca del 30% del valor máximo en PUR 1 y en ATA 4 y el 21 % en ATA 2. La especie *Phenakospermum guyannense* acumula el mayor valor de todas las parcelas con 70,18 debido a su altísima densidad. Valores altos son también los de *Pentaclethra macroloba* en PUR 2, *Protium spruceanum* en ATA 2 y *Eperua jenmanii* en WAR 2. Éstas son especies de gran frecuencia, densidad y área basal. Así mismo, un gran porcentaje de especies de cada parcela tiene valores muy bajos, por debajo de 2, cerca del 60%

en ATA 1 y el 50% en ATA 3, indicando por el contrario que tienen valores bajos de densidad, frecuencia y área basal.

Las especies dominantes en cada parcela son en WAR 1 *Ochthocosmus roraimae*, *Talisia chartacea*, *Caraipa tereticaulis* y la liana *Arrabidaea nigrescens*. En WAR 2 *Eperua jenmanii*, *Diplasia karataefolia*, *Ocotea aff. cernua* y *Osteoploemun platyspermum*. En PUR 1 *Phenakospermum guyannense*, *Attalea maripa*, *Swartzia laevicarpa* y *Endlicheria* sp. En PUR 2 *Pentaclethra macroloba*, *Iryanthera hostamanii*, *Eschweilera subglandulosa* y *Alexa cowanii*. En ATA 1 *Endlicheria* sp., *Caraipa punctulata*, *Iriartella setigera* y *Mollinedia ovata*. En ATA 2 *Protium spruceanum*, *Anaxagorea petiolulata*, *Elaeagia maguirei* y *Cupania scorbiculata*. En ATA 3 *Sextonia rubra*, *Attalea maripa*, *Tapura guianensis* y *Licania leucosepala* y en ATA 4 *Graffenreidea caryophyllea*, *Clusia huberi*, *Aldina* sp. y *Landenbergia lambertiana*.

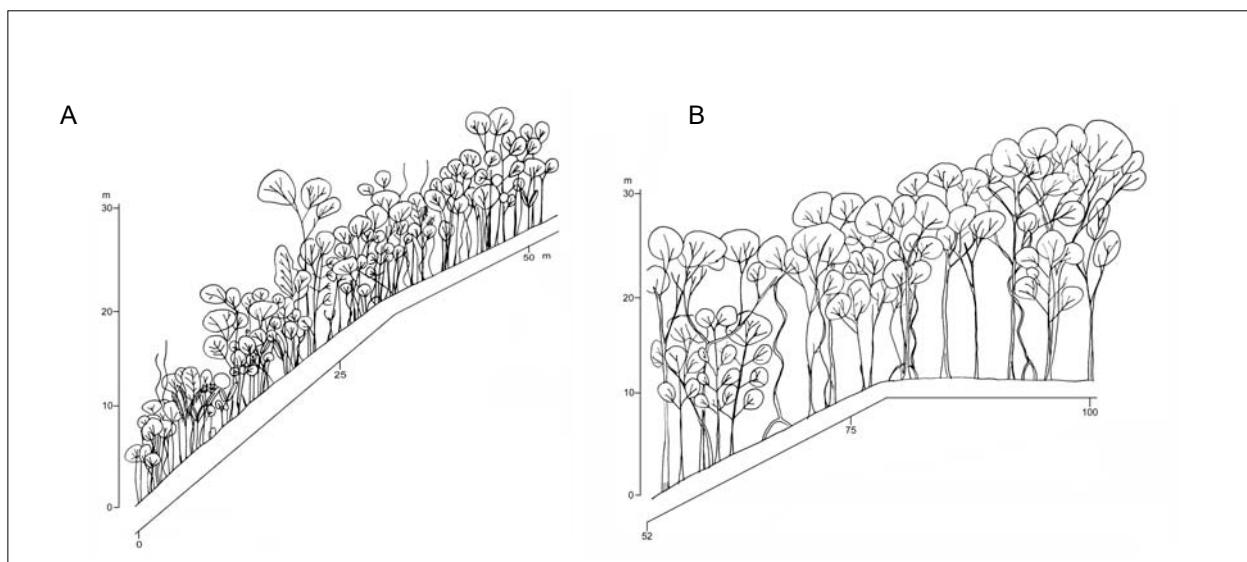


Figura 8. Perfiles de vegetación del sector Wareipa. Parcela WAR 1. (A) De 0-50 m, mostrando individuos menores de 10 cm dap (clases de altura I a III). Las lianas que alcanzan el dosel superior se representan como líneas ondulantes. (B) De 52-100 m, mostrando individuos mayores de 10 cm (dap) que conforman el estrato superior (clases de altura IV a VI).

Estratificación e importancia de las especies por estratos de cada parcela

Parcela WAR 1

Estructuralmente los árboles más altos de esta parcela se desarrollan en la zona de menor pendiente (<30%) hacia la cima de la loma, mientras que en las áreas de mayor inclinación (60%) hacia la base de la pendiente, los árboles alcanzan alturas inferiores a los 20 m. La parcela presenta un sotobosque y dos estratos de plantas. El inferior está formado por plántulas, especies herbáceas y sufrúcticas (cerca de 2 m de alto), entre las que destacan *Aphelandra pulcherrima*, varias especies del

género *Psychotria* y algunas herbáceas como *Diplasia karatifolia*, *Olyra micrantha*, *Heliconia acuminata*, *Bactris simplicifrons*, *Calathea acuminata* e *Ischnosiphion longiflorus*; estas dos últimas especies son más abundantes en las partes bajas del bosque que están cercanas al río. En época de lluvias es común observar en la hojarasca especies saprófitas como *Gymnosiphon cymosus* y *G. divaricatus*, así como *Voyria acuminata* y *V. amphylla*. El estrato medio (de 2 a 10,5 m) se halla dominado por *Ochthocosmus roraimae*, *Phenakospermum guyannense* y la palma *Oenocarpus bacaba*.

El estrato alto (de 11 a 25 m) se encuentra dominado por *Macoubea guianensis* seguido por las lianas

Arrabidaea nigrescens y *Moutabea guianensis*, así como por *Ochthocosmus roraimae* (Figura 8A). La liana *Machaerium madeirense* es la única especie que sobresale y alcanza las ramas de un árbol no identificado ubicado fuera de los límites de la parcela y que superaba los 30 m de altura.

De las 20 especies con mayor importancia (IVI's hasta 3,6) presentes en el estrato alto, sólo 6 (excluyendo las dos lianas) se encuentran también en el estrato bajo (con IVI's superiores a 4,6), *Micrandra rossiana*, *Tachigali guianensis*, *Caraipa tereticaulis*, *Oenocarpus bacaba*, *Cassipourea guianensis* y *Alchornea discolor*, lo que podría indicar que

éstas son especies que alcanzan mayor desarrollo (Figura 8B) con juveniles en el estrato inferior. Especies del estrato bajo, como *Protium trifoliatum*, *Bocageopsis multiflora*, *Myrcia paivae*, *Iriartella setigera* y *Mabea subsessilis*, representan árboles de desarrollo bajo o moderado, por debajo de los 10 m de altura (Figura 8A).

La comunidad en que se ubica WAR 1 es estructuralmente similar a los bosques macrotérmicos medios siempreverdes sobre laderas de lomeríos y sobre topes, descrita por Aymard *et al.* (1997), en la región del bajo río Caura, localidad ubicada a una altitud menor.

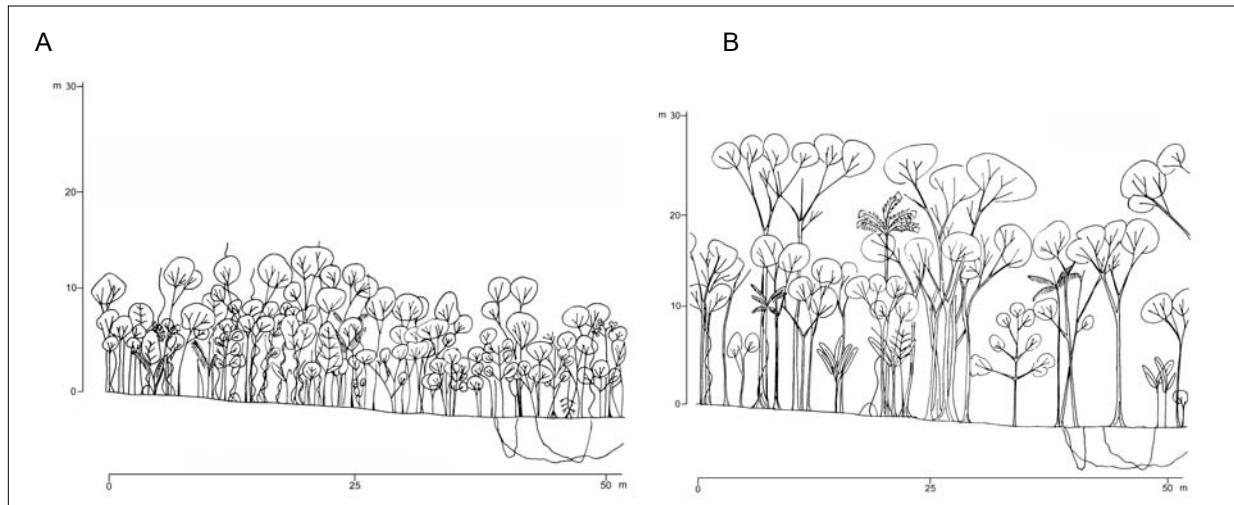


Figura 9. Perfiles de vegetación del Sector Wareipa. Parcela WAR 2 (0-50 m). (A) Individuos menores de 10 cm dap y generalmente menores de 10 m de altura (clases I a III). Se representan los meandros del cauce que cruza la parte más baja de la parcela. (B) Individuos mayores o iguales a 10 cm dap.

Parcela WAR 2

La parcela WAR 2 representa un bosque más alto que WAR 1 con tres estratos de plantas, además del sotobosque (Figura 9 A y B). El estrato herbáceo está formado por plántulas, algunas hierbas y arbustos entre los cuales destacan *Calathea acuminata*, *Psychotria variegata* y *Maleta guianensis*; el inferior (de 2 a 9,5 m) se halla dominado por *Pourouma guianense* seguido por *Ocotea cernua*, *Mabea subsessilis*, *Eperua jenmanii* y las palmas *Attalea maripa* y *Astrocaryum gynacanthum*. Estos tallos conforman un dosel denso y continuo, solamente interrumpido por el cauce del río que atraviesa la parcela. En este sector se observaron varios árboles recientemente caídos, que generaron claros de luz en el sotobosque y propiciaron una proliferación de arbustos y plántulas.

El estrato medio (de 10 a 20 m) está dominado por *Eperua jenmanii*, *Micrandra rossiana*, *Eschweilera coriacea*, *Pouteria guianensis* y las lianas *Bauhinia guianensis* y *Arrabidaea nigrescens*.

El estrato superior (de 20,5 a 30 m) está compuesto por cinco especies dominantes: *Conceveiba guianensis*, *Eperua jenmanii*, *Inga aff. alba*, *Alexa confusa* y *Gouphia glabra*.

De las 20 especies con mayor importancia ($IVI > 4,2$) que se hallan en el estrato medio, sólo 9 (excluyendo las dos lianas) se encuentran también en el estrato inferior (con IVI's $> 4,6$), *Eperua jenmanii*, *Ocotea cernua*, *Pentaclethra macroloba*, *Socratea exorrhiza*, *Virola elongata*, *Euterpe precatoria*, *Conceveiba guianensis*, *Aparisthium cordatum* y *Crepidospermum rhoifolium*, lo que podría indicar que éstas son especies de mediano desarrollo con juveniles en el estrato inferior. Así mismo, algunas de ellas como *E. jenmanii*, *Conceveiba guianensis* y *Gouphia glabra* se encuentran en todo el perfil de la parcela indicando que se trata de especies de mayor desarrollo y con individuos juveniles y de medio tamaño. *E. jenmanii*, en efecto, ha sido reportada como dominante en suelos de arenas blancas en la región guayanesa (Gentry, 1993).

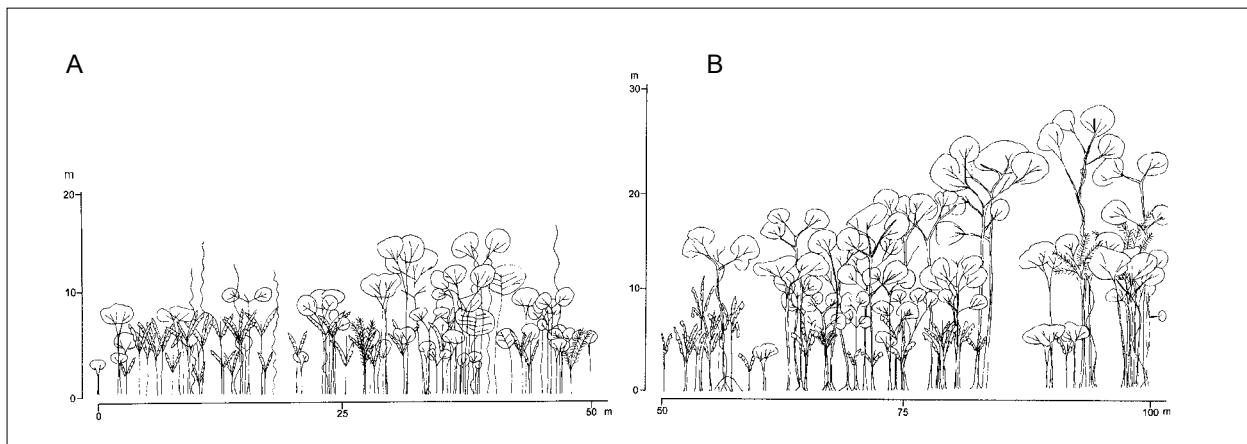


Figura 10. Perfiles de la vegetación del sector Purumay. Parcela PUR 1. (A) De 0-50 m, mostrando individuos menores de 10 cm dap. (B) De 50-100 m, mostrando individuos mayores o iguales de 10 cm dap.

Parcela PUR 1

La parcela PUR 1, ubicada en un bosque medio-alto, presenta además del sotobosque, tres estratos de plantas y elementos emergentes (Figura 10 A y B). El estrato herbáceo (sotobosque) está formado por plántulas y algunas hierbas (hasta unos 2 m de alto) entre las que abundan juveniles de *Phenakospermum guyannense*, *Bauhinia guianensis*, *Attalea maripa*, y el bambú herbáceo *Olyra ecaudata*; el inferior (de 2 a 9,5 m) se halla dominado por *P. guyannense*, con casi un tercio del valor máximo del índice, *Attalea maripa*, *Virola elongata*, *Trattinnickia lawrencei*, *Brosimum utile* y *Discophora guianensis*.

En el estrato intermedio (de 10 a 16 m) predominan *A. maripa*, *Virola elongata*, *Endlicheria* sp., *D. guianensis*, y las trepadoras *Bauhinia guianensis* y *Pin-zonia coriacea*.

En el estrato alto (de 16,5 a 24 m) también predominan la palma *A. maripa*, la trepadora *Bauhinia guianensis* y los árboles *Endlicheria* sp., *Inga thi-baudiana* y *Licania octandra*. Algunos individuos no presentes en los estratos inferiores emergen sobre el dosel hasta alcanzar 28 m de altura, tales como *Swartzia laevicarpa*, *Gouania glabra*, *Hirtella bicornis* y una especie solo identificada por tener la corteza que se desprende en tiras (Figura 10B).

La parcela PUR 1 representa un bosque de penillanura aislado de los efectos de desborde del río Cucurital. Uno de los aspectos característicos de esta comunidad son las poblaciones -en algunos casos muy densas- de *Phenakospermum guyannense*, especie ampliamente distribuida en la región, que ha sido asociada a ambientes de transición y vegetación secundaria del Neotrópico, en comunidades de bosque pluvial y sabanas abiertas (Kress, 1993; Prance, 1989). Las referencias sobre los condicionamientos ecológicos de esta especie tan abundante son escasas. En el sector medio de la cuenca del

Cucurital esta especie forma poblaciones densas en el bosque medio de la penillanura, en la margen derecha del río y en rodales del borde de las sabanas conformando, junto a los morichales, la zona de ecotonos. En el sector bajo de la cuenca (localidad Wareipa), específicamente en áreas boscosas de la penillanura, se encontraron ciertas poblaciones de esta especie asociadas a áreas anegables cercanas a cauces. Cabe señalar que se han hallado indicios de intervención antropogénica en aquellas áreas en las que *P. guyannense* forma rodales más o menos densos, tanto en el sector de la cuenca baja (Wareipa) como de la media (Purumay). La forma de reproducción vegetativa (por rizomas) predominante de esta especie sugiere que el establecimiento de poblaciones densas es más factible en suelos profundos, poco compactos y con mayor proporción de materia orgánica, tal es el caso de las parcelas PUR 1 y WAR 1. Aymard *et al.* (2009) igualmente reportan comunidades de esta especie asociada con la palma *Attalea maripa* (también dominante en PUR 1) en planicies sobre dunas estabilizadas del bajo río Ventuari.

Parcela PUR 2

La parcela PUR 2 presenta, además del sotobosque, dos estratos de plantas (Figura 11 A y B). La franja herbácea está formada por plántulas y algunas hierbas (hasta unos 2 m de alto) entre las cuales destacan *Calyptrocarya glomerulata*, *Hypolytrum pulchrum*, *Panicum stoloniferum* y varias especies de helechos; el inferior (de 2 a 8,5 m) se halla dominado por *Pentaclethra macroloba*, *Iryanthera hostmannii*, *Rinorea flavescens*, *Attalea maripa*, individuos jóvenes de *Conceveiba guianensis* y *Carapa densiflora*. Plantas que en general son de poco tamaño, como las especies *Miconia tomentosa*, *M. splendens* y *M. impetiolaris*, son características del estrato inferior (clases de altura I, II, III).

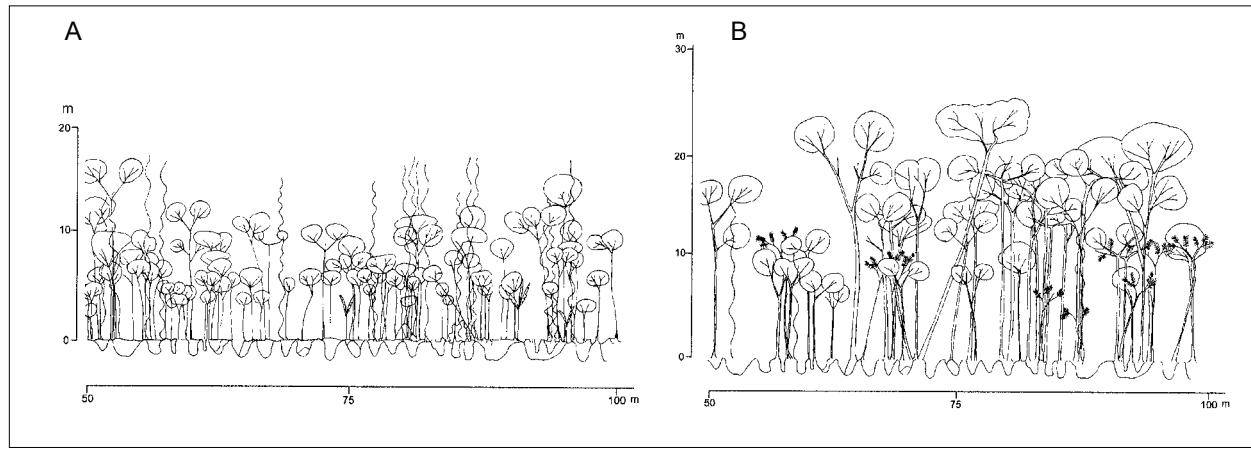


Figura 11. Perfil de la vegetación del sector Purumay. Parcela PUR 2 (50-100 m). (A) mostrando individuos menores de 10 cm dap. (B) mostrando individuos mayores o iguales a 10 cm dap y huecos de sufusión en el terreno.

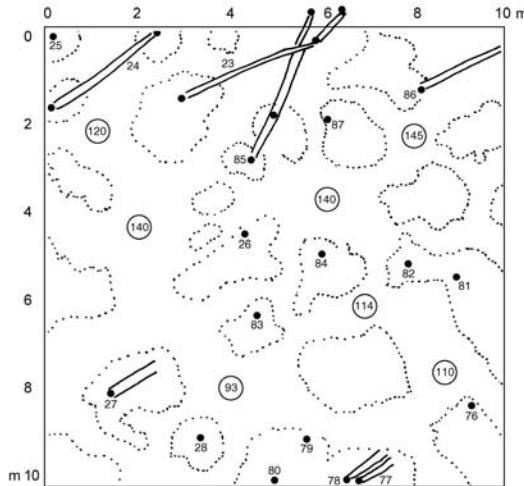


Figura 12. Esquema de planta de una parcela de 10 x 10 m ubicada en el centro de la parcela. Líneas continuas: Tallos inclinados. Líneas punteadas: contorno de los hoyos de sufusión. Puntos negros: individuos mayores o iguales de 10 cm dap. Números dentro de un círculo: profundidad (cm) de los hoyos de sufusión.

El estrato superior incluye individuos de 9 a 25 m de alto con prevalencia de *P. macroloba* e *I. hostmannii*, así como *Dalbergia foliosa* y *Eschweilera subglandulosa*, *Alexa cowanii* y *Pouteria cuspidata*. Aproximadamente la mitad de las especies están presentes en todo el perfil, la planta dominante, *Pentaclethra macroloba*, pertenece a un género con una sola especie en América y es frecuentemente hallada en áreas anegadizas (Gentry, 1993) como es el caso de esta parcela en la cuenca media.

La parcela PUR 2 presentó una mayor proporción de individuos juveniles (clases de diámetro I, II y III) que en la parcela de penillanura. Las diferencias encontradas entre ambos bosques podrían atribuirse *a priori*, al origen y evolución de la planicie en

que se desarrollan. Por ejemplo, la alta dinámica hidrológica de PUR 2 incluye procesos geomorfológicos tales como la migración lateral del cauce y la consiguiente formación de albardones, abandono de cauces y formación de lagunas de hendidura entre otros (madreviejas). Este proceso continuo de ingreso de nutrientes, deposición de sedimentos y hojarasca por medio del río, establece una marcada heterogeneidad espacial que podría explicar las diferencias estructurales observadas entre ambos bosques. La acción fluvial ha formado una microtopografía particular llamadas "huecos de sufusión" que se observan en la Figura 11 y 12. La mayor abundancia de individuos menores de 10 cm de diámetro en PUR 2 puede asociarse además, al grado de perturbación que supone la inundación de este bosque, de forma que las comunidades del bosque de llanura aluvial se mantienen en un constante estado de renovación mucho más acusado que las del bosque de penillanura, en donde dicha perturbación no existe. Al respecto, Armesto *et al.* (1986) coinciden en que un mayor porcentaje de individuos de las clases de diámetro menores (<10 cm) y la ausencia de clases superiores (> 20 cm), pueden ser indicio de una comunidad joven en estado de renovación. En los cauces pequeños y medianos la inundación puede ocasionar ensanchamiento de los cauces, erosión de las planicies de inundación (ver Figura 11), así como deposición de arenas gruesas en los canales y en las áreas inundables y formación de bancos de arena (Gutpa, 1988).

Parcela ATA 1

La parcela ATA 1 se ubica en un bosque alto y muestra, además del sotobosque, tres estratos de plantas e individuos emergentes (Figura 13 A y B). El estrato herbáceo está constituido por plántulas y algunas hierbas (hasta unos 2 m de alto) entre las

cuales destacan *Hypolytrum pulchrum*, *Rhynchospora holoschoenoides*, *Leandra aristigera*, *L. chae-todon*, *Psychotria iodotricha*, y el sufrúctice *Palicourea nitidella*; el estrato inferior (de 2 a 11,5 m) con 89 especies, se halla dominado por gran número de juveniles de *Attalea maripa*. *Mollinedia ovata* es la segunda especie en importancia seguida de *Anaxagorea petiolata*, *Caraipa punctulata*, *Quiina guianensis*, *Protium altsonii* y *Tapura guianensis*.

El siguiente estrato (de 12 a 24,5 m) contiene alrededor de 40 especies, se observa como dominante a *Caraipa punctulata*, taxón con el mayor valor en el estrato medio. Las demás acompañantes son *Iriartella setigera*, *Chrysophyllum sanguinolentum*, *Car-yocar montanum* y *E. jenmanii*. El tercer estrato (de 25 a 34 m) con 20 especies está dominado por

Ocotea sp. 8, *Pouteria guianensis*, *Euterpe precatoria*, *Eperua jenmanii* y *Byrsonima stipulacea*. Un solo individuo emerge sobre el dosel, *Byrsonima aerugo*, alcanzando unos 38 m de altura. En este bosque es característica la abundancia de epífitas vasculares entre las que se pueden señalar varias especies de helechos como *Cochlidium furcatum*, *Hymenophyllum polyanthos*, *Elaphoglossum glabellum* y *Microgramma lycopodioides*, la áracea *Philodendron hylaeae* y orquídeas como *Elleanthus granifolius*, *Maxillaria conferta* y *Trichosalpinx orbicularis*. Asimismo, se observaron abundantes agrupaciones de briófitas (musgos y hepáticas), tanto en el suelo como en los troncos de los árboles.

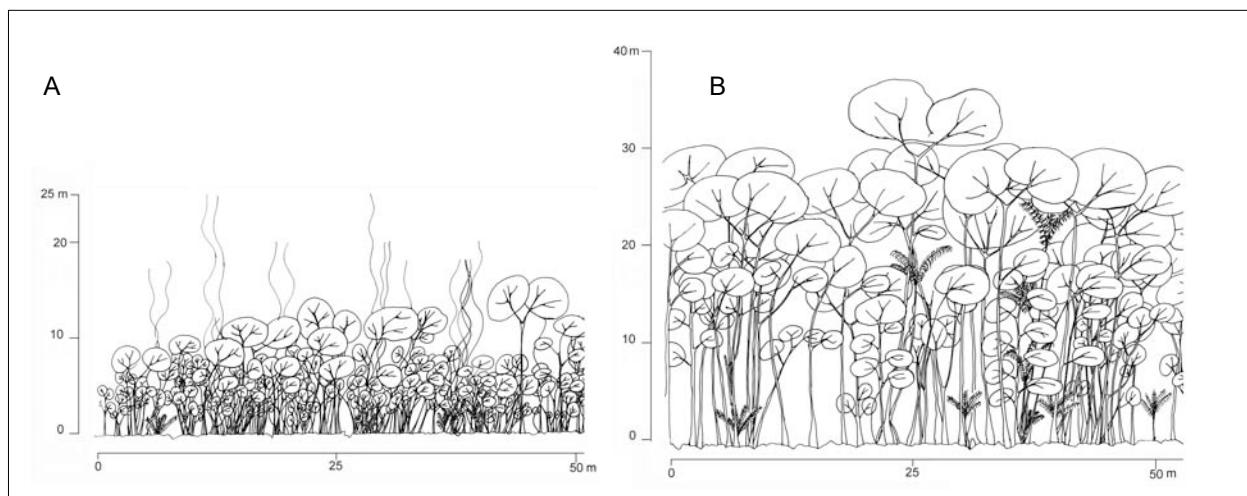


Figura 13. Perfil de la vegetación del sector Ataperé. Parcela ATA 1 (0-50 m). (A) mostrando individuos menores de 10 cm dap. (B) mostrando individuos mayores o iguales de 10 cm dap.

Parcela ATA 2

La parcela ATA 2 se ubica en un bosque medio-alto, y muestra además del sotobosque, tres estratos de plantas e individuos emergentes (Figura 14 A y B). El estrato herbáceo (hasta unos 2 m de alto) está formado por algunas plántulas, la poácea *Ichnanthus pallens*, los arbustos *Piper demeraranum*, *Psychotria platypoda*, *P. poeppigiana*, *Clidemia involucrata*, *Besleria parviflora* y *Notopleura uliginosa*. Es importante destacar la presencia de helechos herbáceos como *Cyclodium guianense*, *Thelypteris leprieurii* y *Triplophyllum funestum*, arborescentes como *Cyathea cyatheoides* y *C. pungens* y algunas epífitas como *Peperomia ovabiana*, *Pleurothallis ruscifolia*, *Dichaea latifolia* y *Guzmania retusa*. El estrato inferior (de 2 a 11 m) está constituido por 58 especies y dominado por gran número de juveniles de *Protium spruceanum*, *Elaeagia maguirei*, *Iriartella setigera*, *Clidemia bernardii*, *Guarea kunthiana* y *Anaxagorea petiolata*.

El siguiente estrato (de 11,5 a 22 m) está formado por 36 especies, destacando en importancia *Ficus insipida*, *Protium spruceanum* y *Anaxagorea petiolata* (también dominantes en el estrato inferior), secundadas por *Pourouma guianensis*, *Eschweilera coriacea*, la liana *Arrabidaea nigrescens* y *Clarisia illicifolia*. El tercer estrato (de 22,5 a 30 m) con 12 especies, se halla dominado por *P. spruceanum*, *Pouteria bangii*, *Cupania scrobiculata*, *Protium opacum*, *E. coriacea* y una laurácea no identificada (LAU 8).

Parcela ATA 3

La parcela ATA 3 se ubica en un bosque alto similar a ATA 1; esta comunidad muestra tres estratos de plantas además del sotobosque e individuos emergentes (Figura 15 A y B). El estrato herbáceo está constituido por plántulas (hasta unos 2 m de alto) entre las cuales destacan *Swartzia panacoco*, *Bauhinia guianensis*, *Mollinedia ovata* y juveniles de *Psychotria iodotricha*, hierbas y sufrúctices de *Psychotria poeppigiana*, *Ronabea latifolia* y *Bactris*

simplicifrons; el inferior (de 2 a 11 m) se encuentra conformado por 81 especies y dominando por gran número de juveniles y sub-adultos de *Attalea maripa*, además de *Tapura guianensis*, *Mollinedia ovata*, *Duguetia pauciflora*, *Protium guianense*, *Macrolobium longeracemosum*, *Iriartella setigera* y *Anaxagorea petiolata*. El estrato intermedio (de 11,5 a 20 m) está conformado por 50 especies y dominado por *Sextonia rubra*, *Licania leucosepala*, *Virola elongata*, *Dacryodes chimanensis*, las trepadoras *Bauhinia guianensis* y *Gnetum leyboldii*. *Attalea maripa*, muy dominante en el estrato inferior, tiene pocos individuos adultos, al igual que *Tapura guianensis*. *Ochthocosmus roraimae*, común en las parcelas de la cuenca baja del Cucurital, también está presente en este estrato. El tercer estrato (de 20,5 a 30 m) se halla conformado por 10 especies con dominancia de *Chrysophyllum sanguinolentum* y *Elaeolum nuda*, además de *Coussapoa asperifolia* subsp. *magnifolia*, *Eschweilera* sp., *Gnetum leyboldii* y *Maprounea guianensis*.

Los individuos emergentes de esta parcela pertenecen a las especies *Sextonia rubra* y *Pourouma cecropiifolia*, que alcanzan 35 m de altura. *Chrysophyllum sanguinolentum*, *Elaeolum nuda*, *Maprounea guianensis*, *Coussapoa asperifolia* subsp. *magnifolia* y *Symplocos martinicensis* no se encontraron en otros estratos de este bosque ni en otras parcelas del sector superior de la cuenca del Cucurital.

Parcela ATA 4

La parcela ATA 4 se ubica en un bosque bajo de dos estratos de plantas, además del sotobosque (Figura 16 A y B). El estrato herbáceo (hasta unos 0,6 m de alto) está constituido por *Anthurium guayanum*, *Sobralia valida* y *Maxillaria auyantepuiensis* y plántulas de *Pagamea capitata*; el inferior (de 2 a 11 m) se halla conformado por 20 especies y dominado por juveniles de *Graffenreida caryophyllea*, *Aldina* sp., *Pagamea capitata*, *Stenopadus talaumifolius*, *Ilex paupiensis* y *Clusia huberi*.

En el estrato superior (de 11,5 a 16 m) se inventariaron 10 especies con dominancia de *Ladenbergia lambertiana*, *Ruitzerania ferruginea*, *Stenopadus talaumifolius*, *Graffenreida caryophyllea*, *Clusia huberi*, *Digomorphia densicomata* y *Aldina* sp.

Tipos de suelo en las parcelas

En las Tablas 5 y 6 se muestran los resultados de los análisis de suelos para cinco de las parcelas estudiadas. Los suelos tienen texturas básicamente arcillosas en la parcela WAR 1 tanto en superficie como en profundidad, y franco-arenosas en WAR 2 en todo el perfil, correspondiéndose con la ubicación geomorfológica de pendiente y penillanura de cada uno. El análisis detallado de la muestra de WAR 2 señala que tiene texturas algo más arcillosas hacia la porción más alta de la parcela, mientras que en la más baja, cercana a una estrecha

planicie aluvial, el suelo es más arenoso. Los suelos de la parcela PUR 1, que se ubica en penillanura por encima del nivel de río Cucurital, son arcillosos en todo el perfil, mientras que en la planicie aluvial en que se ubica PUR 2, son fracos. Las texturas de las parcelas de Ataperé que se hallan en penillanura son franco-arcillosas en superficie y arcillosas en profundidad en ATA 1, mientras que en ATA 3, de pendientes muy suaves, son franco-arenosas en superficie y franco-arcillosas en profundidad.

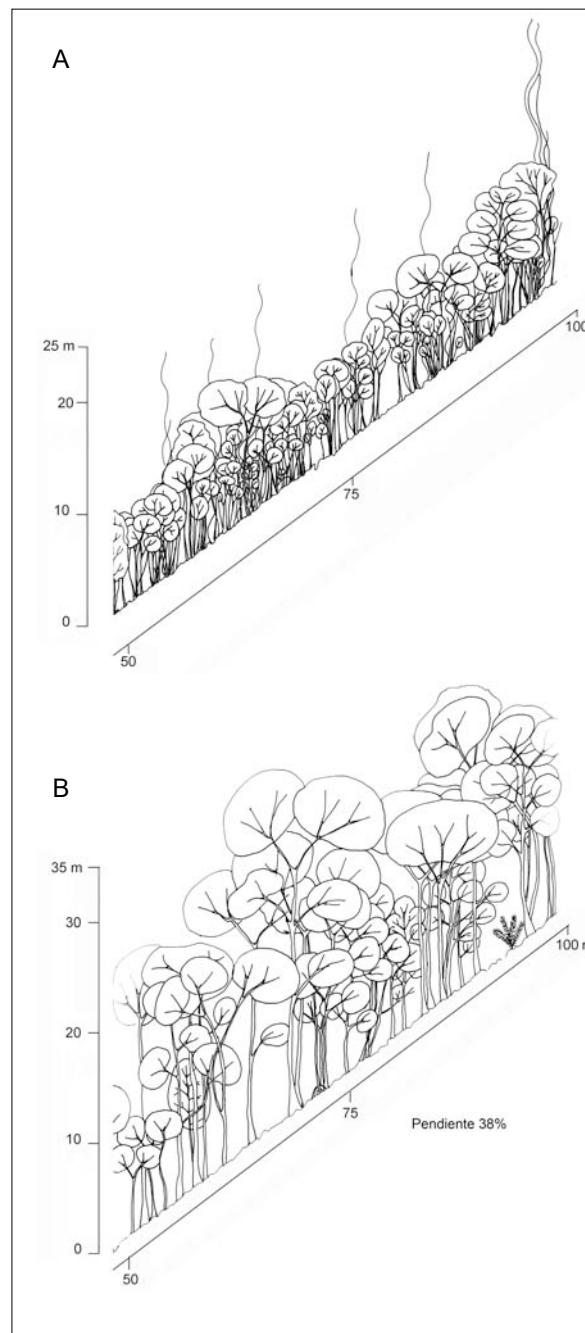


Figura 14. Perfil de la vegetación del sector Ataperé. Parcela ATA 2 (50-100 m). (A) mostrando individuos con $dap \leq 10$ cm.(B) mostrando individuos con $dap \geq 10$ cm.

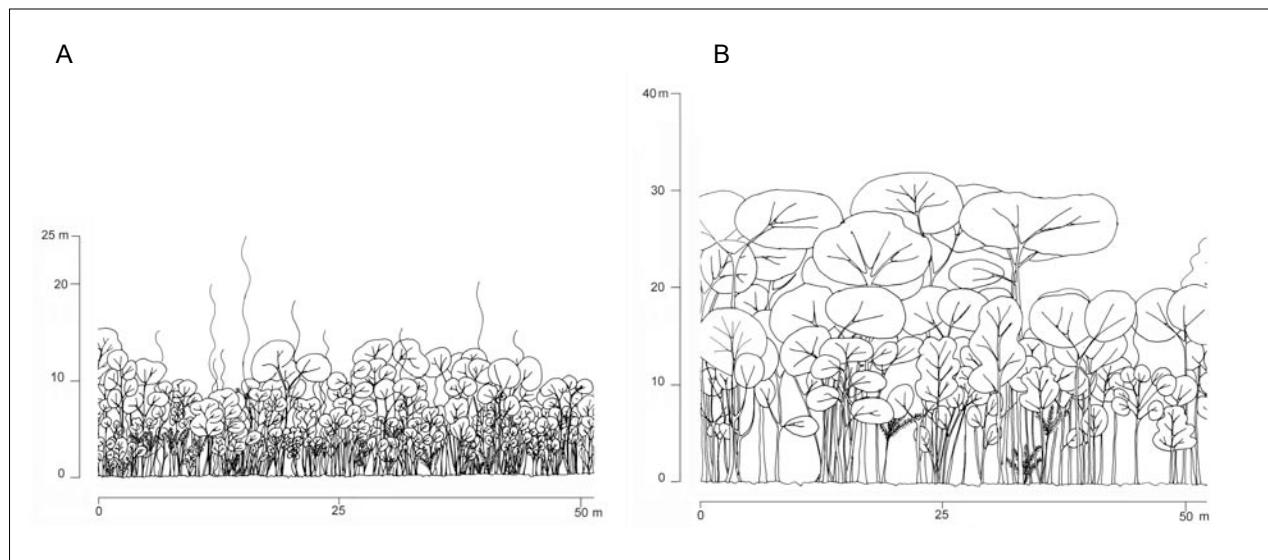


Figura 15. Perfil de la vegetación del sector Ataperé. Parcela ATA 3 (0-50 m). (A) mostrando individuos menores de 10 cm dap.(B) mostrando individuos mayores o iguales a 10 cm dap

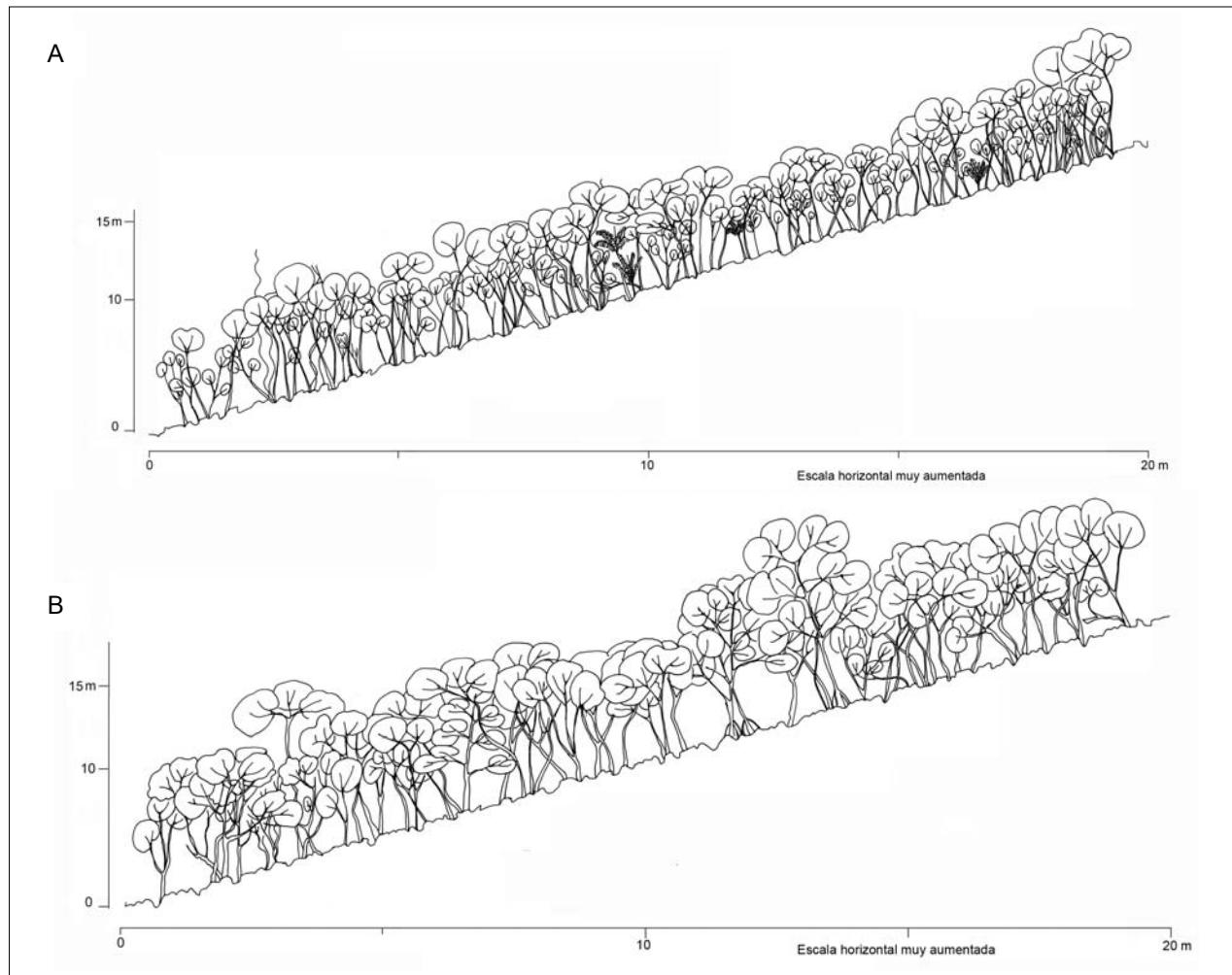


Figura 16. Perfil de la vegetación del sector Ataperé. Parcela ATA 4. (A) mostrando individuos menores de 10 cm dap. (B) mostrando individuos mayores o iguales de 10 cm dap.

Tabla 5. Características de los suelos de las parcelas (0-50 cm).

Parcela	Arena %	Limo %	Arcilla %	C. orgánico %	Mat. Org. %	Al me/100g	H me/100g	Acidez T. me/100g
WAR 1	42,80	15,80	41,40	9,38	16,23	2,71	0,23	2,93
WAR 2	53,47	14,47	32,07	2,52	4,35	2,25	0,12	2,37
PUR 1	40,80	17,80	41,40	8,51	14,72	3,04	0,09	3,13
PUR 2	48,80	31,80	19,40	2,63	4,56	3,58	0,25	3,83
ATA 1	39,33	26,00	34,67	2,98	5,17	2,54	0,02	2,56
ATA 3	58,67	20,67	20,67	2,06	3,57	2,50	0,00	2,50
Parcela	Ca me/100g	Mg me/100g	K me/100g	CICE me/100g	Fe ppm	Mn ppm	N total %	P total %
WAR 1	0,36	0,32	0,54	4,16	14,56	2,60	0,65	0,05
WAR 2	0,49	0,17	0,30	3,25	26,56	1,08	0,17	0,01
PUR 1					16,92	1,83	0,58	0,05
PUR 2					10,04	1,52	0,42	0,03
ATA 1	0,32	0,18	0,12	18,06	46,00	2,80	0,21	0,01
ATA 3	0,13	0,09	0,05	12,5	13,73	0,43	0,12	0,01

Tabla 6. Características de los suelos de las parcelas (50-100 cm).

Parcela	Arena %	Limo %	Arcilla %	C. orgánico %	Mat. Org. %	Al me/100g	H me/100g	Acidez T. me/100g
WAR 1	36,13	15,8	48,07	6,25	10,81	1,55	0,08	1,63
WAR 2	49,47	19,8	30,73	2,78	4,81	1,85	0,10	1,95
PUR 1	27,80	12,8	59,4	5,04	8,72	2,28	0,44	2,72
PUR 2	48,80	29,13	22,07	2,69	4,65	2,33	0,21	2,53
ATA 1	26,00	19,00	55,00	1,31	2,27	1,24	0,01	1,25
ATA 3	48,67	22,33	29,00	0,41	0,71	1,39	0,00	1,39
Parcela	Ca me/100g	Mg me/100g	K me/100g	CICe me/100g	Fe ppm	Mn ppm	N total %	P total %
WAR 1	0,41	0,22	0,50	2,76	16,11	2,13	0,38	0,03
WAR 2	0,37	0,13	0,27	2,72	22,25	1,19	0,11	0,01
PUR 1					19,16	1,63	0,35	0,03
PUR 2					7,46	0,73	0,20	0,03
ATA 1	0,27	0,12	0,05	8,73	51,79	1,96	0,16	0,01
ATA 3	0,17	0,07	0,03	4,51	27,43	0,31	0,04	0,01

Los valores de materia orgánica y C orgánico disponible son relativamente altos en la parcela en pendiente WAR 1 (cuenca baja) y en PUR 1 (cuenca media) donde se observó mayor cantidad de

mantillo y humus. Las parcelas WAR 2 y PUR 2, ambas asociadas a planicie aluvial, con mayor arrastre superficial de hojarasca y percolación de materiales en el suelo, muestran valores menores.

Las parcelas de Ataperé tienen valores bajos particularmente en profundidad, probablemente asociados a la presencia de bloques grandes y vacíos en el perfil del suelo, especialmente en ATA 1.

La acidez total, expresada como la suma de los valores de Al e H, es mayor en las parcelas de la cuenca media. En cuanto a los macroelementos (Ca, Mg y K), el Ca se encuentra en valores relativamente altos. Igualmente se tienen elevados valores de Al que conduce a una reducción de la capacidad de intercambio catiónico. Estos macroelementos se encuentran en mayor proporción en las parcelas de Wareipa (cuenca baja) que en Ataperé (cuenca alta).

La capacidad de intercambio catiónico de las parcelas es, en general, baja y varía entre 2,72 y 18,6, siendo mayor en las de Ataperé, particularmente en la superficie. En general, los mayores valores están asociados a las texturas más arcillosas dentro del perfil del suelo. Por otra parte, la relación C/N que varía entre 14 y 18 en el perfil superficial del suelo, indicaría una deficiencia de nitrógeno disponible para el crecimiento de las plantas.

Los valores de Fe y Mn son particularmente altos en las parcelas WAR 2, ATA 1 y ATA 3, y pueden ser más altos en profundidad que en la superficie del perfil. Los valores y gradientes, tanto físicos como químicos, son similares a los obtenidos para diferentes tipos de vegetación leñosa, bosques altos a bajos y matorrales, primarios o secundarios, en la región de la Gran Sabana (Dezzeo y Folster, 1994).

DISCUSIÓN

La vegetación de la cuenca del río Cucurital ha sido descrita cronológicamente por Huber y Alarcón (1988) a una escala 1:2.000.000, quienes la ubican dentro de la formación bosques ombrófilos submontanos siempreverdes, medio-altos (20 a 30 m). Igualmente, en el mapa de vegetación de la Guayana venezolana (Huber, 1995a) se señala que los bosques de la cuenca baja y media del Cucurital se hallarían entre dos zonas climáticas, i) bosques macrotérmicos de tierras bajas por debajo de los 500 m snm ($>24^{\circ}\text{C}$), y ii) bosques submesotémicos de tierras intermedias (18 - 24 °C). Orográficamente las parcelas de Wareipa y Purumay en la porción baja y media del curso del río se ubicarían entre bosques basí y submontanos, medios a altos, siempreverdes (50-800 m) y las parcelas de Ataperé en las nacientes, en la categoría de bosques montanos medios a altos, siempreverdes (800-1500 m). A una escala mayor 1:250.000, CVG-Tecmín (1989a, b) establece para la ubicación de Wareipa, una vegetación de bosque ombrófilo medio denso en valle, mientras que para Purumay un bosque ombrófilo, macrotérmico medio denso en peniplanicie, y Ataperé en bosque ombrófilo submesotémico medio denso en altiplanicie o en piedemonte. De acuerdo

al mapa (escala 1:500.000) presentado por Delgado *et al.* (2009), las comunidades de Wareipa estarían enmarcadas dentro de la unidad vegetal de bosque ombrófilo submesotémico, Purumay en sabanas y bosque de galería ombrófilo submesotémico y la localidad de Ataperé en la formación sabana ombrófila submesotémica.

Composición florística

La composición de las principales familias encontrada en los bosques muestreados en la cuenca del río Cucurital es similar a la reportada para la mayoría de los bosques neotropicales de la Amazonía y Escudo de Guayana, donde se han señalado las Fabaceae (*s.l.*), junto con Burseraceae, Euphorbiaceae, Chrysobalanaceae y Lauraceae entre los taxa más abundantes en tierras bajas con relación al número de especies (Gentry, 1993; Berry *et al.*, 1995; Inpa, 1999; Aymard, 2000; Ter Steege *et al.*, 2000). Cabe destacar la riqueza de especies de palmas encontrada a lo largo de la cuenca. Este grupo taxonómico ha sido referido como elemento característico y de alta riqueza en bosques amazónicos de tierras bajas e intermedias (Stauffer, 2000). *Attalea maripa*, especie de palma característica de la cuenca del Cucurital, también se ha documentado como elemento fisionómico de otros bosques de tierra firme del estado Bolívar (Aymard *et al.*, 1997; Dezzeo y Briceño, 1997) y de Amazonas (Aymard, 2000; Stauffer, 2000; Aymard *et al.*, 2006).

Es importante señalar la disminución en la cantidad de especies de leguminosas en los bosques muestreados en el sector alto de la cuenca, sobre todo en el ubicado a 1200 m. Esto coincide con lo encontrado por Sanoja (2009) en Sierra de Lema y, en general, para tierras altas de la Guayana (Berry *et al.*, 1995; Berry y Riina, 2005), donde se ha indicado que las leguminosas son relativamente escasas.

La mayoría de las familias de árboles con gran cantidad de especies inventariadas en los bosques estudiados en la cuenca del río Cucurital forman parte también de bosques húmedos de tierras bajas del estado Amazonas (Aymard, 2000; Aymard *et al.*, 2006, 2009). Aunque la composición de las principales familias es similar entre estos bosques de Bolívar y Amazonas (Aymard, *op. cit.*), la composición de especies es diferente y es marcadamente influenciada en Amazonas, no sólo por efectos topográficos y tipos de suelos, sino también por la intensidad de las precipitaciones y duración del periodo de sequía (Aymard *et al.*, 2009).

Los elementos florísticos encontrados en los bosques estudiados de la cuenca del río Cucurital presentan afinidades con otras localidades del estado Bolívar. Así, la predominancia en cuanto al número de especies de familias como Fabaceae, Chrysobalanaceae, Burseraceae, Euphorbiaceae en los bosques, principalmente de la cuenca baja y media, coincide, de manera general, con lo señalado para

bosques de tierras bajas de la cuenca del río Caura (Aymard *et al.*, 1997; Dezzeo y Briceño, 1997; Salas *et al.*, 1997; Knab-Vispo *et al.*, 1999) y en bosques submesotérmicos de la Gran Sabana (Hernández, 1999) y en Sierra de Lema (Sanoja, 2009).

Cabe destacar que aunque se mantienen afinidades en los bosques estudiados, sobre todo algunos elementos de Burseraceae, Clusiaceae y Lauraceae, la composición florística en la cuenca alta es diferente respecto a las familias y especies cuando se compara con los bosques de tierras bajas de la cuenca del río Cucurital (Colonnello *et al.*, 2001, 2003; Rodríguez y Colonnello, 2009) y con los bosques mesotérmicos estudiados por Hernández (1999) y Sanoja (2009). Cabe señalar también que aunque las Lauraceae son importantes especialmente en el bosque en pendiente de la cuenca alta (1200 m snm), no se encontró la riqueza de especies que señala Sanoja (2009) para un bosque montano en Sierra de Lema.

Como elementos leñosos comunes con los bosques de la cuenca baja del río Caura se pueden señalar a *Hieronyma oblonga*, *Ocotea* aff. *cernua*, *Tapirira guianensis*, *Abarema jupunba*, *Cassipourea guianensis*, *Virola elongata*, *Alexa confusa* y *Eschweilera subglandulosa*. A *Ochthocosmus roraimae* y *Caripa tereticaulis* en los bosques submesotérmicos de la Gran Sabana (Hernández, *op. cit.*); y a *Anaxagorea petiolata*, *Alexa confusa* y *Byrsonima stipulacea* en los bosques del Ptari-tepui (Steyermark, 1966), las cuales parecieran ser características de la región de las tierras bajas localizadas al SE del estado Bolívar.

Aunque existen afinidades a nivel de familias y géneros con otros bosques del Escudo Guayanés, las comunidades estudiadas se caracterizan por poseer una composición particular de especies, muy probablemente influenciada por la topografía del terreno, por el régimen hídrico y el tipo de sustrato (Colonnello *et al.*, 2001, 2003, 2006; Rodríguez *et al.*, 2005; Rodríguez y Colonnello, 2009). Como ejemplo se puede señalar la ausencia de *Dimorphandra macrostachya*, especie abundante en los bosques submesotérmicos de la Gran Sabana (Hernández, 1999) y de *Brosimum alicastrum* subsp. *bolivarense*, *Licania discolor*, *Pouteria cayenensis* y *Angostura trifoliolata* señaladas por Aymard *et al.* (1997) para bosques de la cuenca baja del río Caura. En sectores altos de la cuenca aparecen en los bosques elementos florísticos característicos como especies del género *Ilex*, *Cybianthus*, *Sextonia rubra* y helechos arborescentes del género *Cyathea*, lo que coincide con lo encontrado por Hernández (*op. cit.*) así como abundancias de epífitas vasculares y briófitas como lo señala Sanoja (2009) en Sierra de Lema.

Tapirira guianensis, *Alchornea discolor*, *Ocotea* aff. *cernua*, *Miconia argyrophylla*, *Virola elongata* e *Inga capitata*, entre otras, tienen amplia distribución en el

Neotrópico. De marcada afinidad con la región Guayana se tiene *Annona symphyocarpa*, *Chrysobalanus venezuelanus*, *Duguetia pauciflora*, *Spirotropis longifolia*, *Swartzia piarensis*, *S. steyermarkii*, *Couepia cognata*, *Ochthocosmus roraimae*, *Endlicheria bracteolata*, *Euphronia guianensis* y *Ouratea roraimae*. Se destaca la presencia de elementos amazónicos de los géneros *Micrandra*, *Licania* y *Protium*.

Varias especies de árboles de la cuenca del río Cucurital tienen distribución restringida a la Guayana venezolana, siendo conocidas, hasta el presente, sólo para el SE del estado Bolívar como *Ilex altiplana*, *I. paujiensis*, *Pachira gracilis*, *Eperua venosa*, *Maytenus longistipitata*, *Couepia foveolata*, *Duroia boliviarensis*, *Swartzia piarensis*, *S. steyermarkii* y *Chrysobalanus venezuelanus* (de esta última se conoce una colección de Maroa, estado Amazonas), referidos previamente en Rodríguez *et al.* (2007).

Es importante destacar como hallazgo taxonómico la presencia de *Votomita roraimensis* en el bosque de penillanura de Purumay, en la cuenca media. Esta especie era conocida de Brasil y constituye un nuevo registro para la flora de Venezuela (Rodríguez y Hokche, 2009).

Análisis de agrupamiento

El análisis de agrupamiento de las parcelas en relación con todas las especies componentes (Figura 17) produjo tres grupos, el primero formado por las parcelas ATA 1, ATA 2 y ATA 3 de la cuenca alta; ATA 1 y ATA 3 que se ubican sobre penillanura, se separan de ATA 2, dispuesta en pendiente. En un segundo grupo se encuentran las parcelas de Purumay y las de Wareipa, en la cuenca media y baja, que altitudinalmente no están muy separadas (menos de 100 m) y a unos 10 km de distancia río arriba.

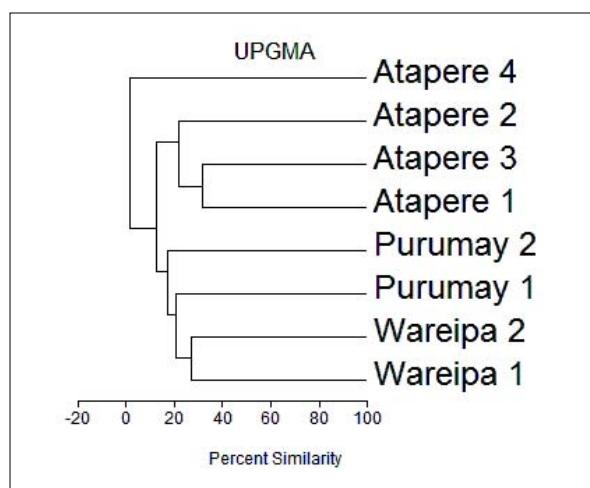


Figura 17. Análisis de agrupamiento de las ocho parcelas estudiadas.

Tabla 7. Número de especies compartidas para cada localidad y % de similitud según Índice de Sørensen (entre paréntesis).

	ATA 1	ATA 2	ATA 3	ATA 4	PUR 1	PUR 2	WAR 1	WAR 2
ATA 1	31							
ATA 2	29 (50)	26						
ATA 3	36 (48)	23 (39)	44					
ATA 4	1	0	1	19				
PUR 1	25 (44)	8	23 (38)	1	31			
PUR 2	11 (28)	5	13	2	24 (46)	25		
WAR 1	21 (37)	15 (31)	22	0	24	7 (17)	39	
WAR 2	23	12	16	1	29 (49)	25	32 (46)	35
TOTAL	105	75	110	22	86	68	98	98

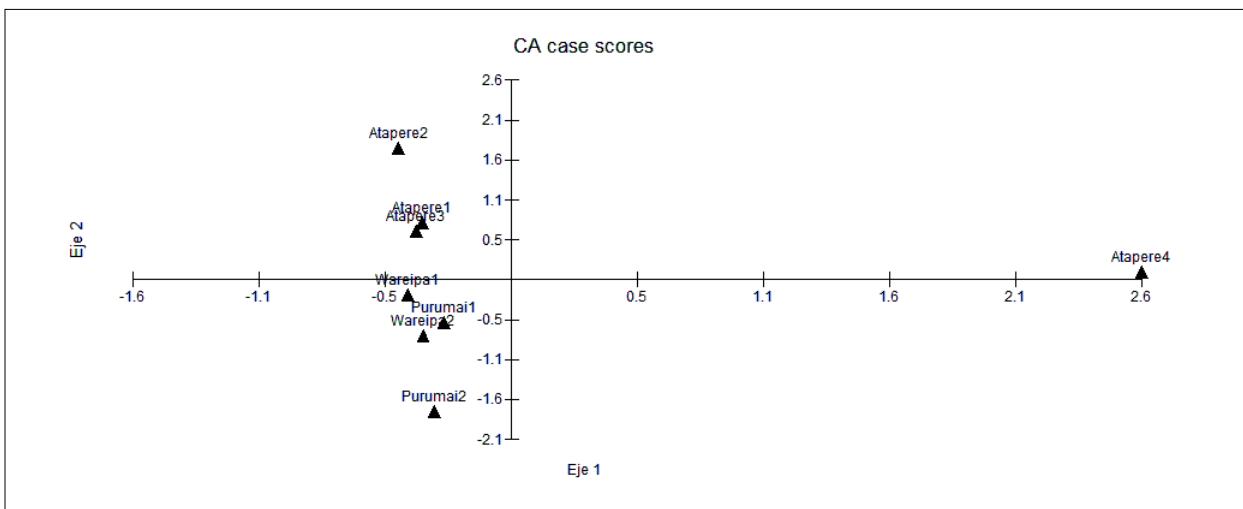


Figura 18. Análisis de correspondencia de las ocho parcelas estudiadas.

Las parcelas WAR 1, WAR 2 y PUR 1 son más afines florísticamente, PUR 2 conforma un grupo separado por encontrarse en una llanura aluvial activa. El último grupo lo forma la parcela ATA 4, ubicada sobre sustrato arenoso y rocoso, con una composición florística distinta de las demás.

Este agrupamiento también es visible en el análisis de correspondencia realizado (Figura 18). El eje 2 explica el 38,14 de la varianza. Se observa un gradiente entre las localidades de Ataperé y Purumay, con la excepción de ATA 4 que es muy diferente; en esta parcela se encuentra un bosque bajo sobre sustrato rocoso con presencia de *Taralea crassifolia*, *Pachira gracilis*, *Graffenreida caryophyllea*, *Pradosia schomburgkiana*, *Ilex polita* y *Pagamea capitata*, entre otras. Esta formación se encuentra a lo largo de toda la cuenca.

Las parcelas de la cuenca alta son más afines entre sí que con las ubicadas en la parte media y baja. Aún así, la diferencia de altitud a lo largo del cauce del río no establece variaciones florísticas demasiado marcadas. Así, las parcelas ATA 1 y ATA 3, de la cuenca alta a 1000-1200 m de altitud, comparten

entre 16 y 23 especies con las regiones más bajas de la penillanura en Wareipa, y entre 23 y 25 con la penillanura de Purumay, ambas situadas cerca de 600 m más abajo. La planicie aluvial de Purumay es marcadamente diferente con apenas 11 a 13 especies en común con la cuenca alta. La parcela ATA 4, por las particulares características del sustrato rocoso en que se desarrolla, sólo comparte dos especies con las comunidades de PUR 2, *Swartzia laevicarpa* y *Euterpe precatoria*. Esta última, una palma de amplia distribución altitudinal ya que se encontró también en ATA 1 y WAR 2, crece muy baja en la parcela ATA 4.

A pesar de las similitudes encontradas, la cuenca del Cucurital se puede considerar florísticamente diversa, probablemente debido a la alta variabilidad de formas de terreno y suelos. Esto es evidente al analizar la composición florística marcadamente diferente de las parcelas PUR 2 y ATA 4, la primera influenciada por la dinámica aluvial en el terreno, que condiciona el sustrato, y la segunda caracterizada por la presencia de rocas y sustrato arenoso.

La afinidad florística encontrada entre las parcelas está vinculada con la topografía del terreno. En este sentido, las parcelas WAR 2 y PUR 1 se encuentran en penillanura, mientras que WAR 1 se encuentra en pendiente y PUR 2 está influenciada por el efecto aluvial.

Los resultados señalan que la vegetación del área posee afinidades a nivel de familias y especies con bosques de tierras bajas estudiados al sur del río Orinoco. Entre los elementos de las tierras bajas destacan *Bocageopsis multiflora*, *Duguetia pygnastera*, *Trattinnickia burserifolia*, *T. lawrencei*, *Pouzouma bicolor*, *P. guianensis*, *Gouphia glabra* y *Licania canescens*, entre otras. En los bosques de tierras altas se observan *Sextonia rubra*, *Protium spruceanum*, *P. altsonii*, *Swartzia steyermarkii*, *Anaxagorea petiolata* y *Bactris hirta*, entre otras. Algunas de estas especies también han sido señaladas para bosques de tierra firme del Bajo río Caura (Aymard *et al.*, 1997), para bosques siempreverdes a lo largo del río Tabaro, estado Bolívar (Salas *et al.*, 1997), y para bosques de tierra firme del Alto Orinoco en el estado Amazonas (Aymard, 2000). Igualmente, en bosques mesotérmicos y submesotérmicos de la Gran Sabana (Hernández, 1999b) y en el bosque de tierra firme de la Reserva Ducke en la Amazonía brasileña, con la que comparte casi un 50% de las especies (Inpa, 1999).

La gran diversidad de especies encontrada en algunas familias, como por ejemplo Lauraceae, Melastomataceae, Burseraceae, Chrysobalanaceae y Euphorbiaceae, sugiere que la variación en la composición florística de estos bosques, en relación con otras comunidades leñosas de tierras bajas, probablemente resulta de las diferentes condiciones topográficas, hidrológicas y edáficas que permiten el establecimiento de este tipo de plantas.

Diversidad

Los valores de diversidad alpha obtenidos según los índices de Shannon-Wiener y Fisher son consistentes con el número de especies o riqueza específica en cada parcela. En bosques submesotérmicos del sector oriental de la Gran Sabana, Hernández (1999) encontró que la diversidad disminuye de comunidades de bosque alto a bosque medio (Tabla 8), lo que coincide con lo encontrado en este estudio; sin embargo, la riqueza específica en individuos de diámetro mayor de 10 cm es más baja, ya que el promedio es de 13,5 especies comparados con 31 para Cucurital.

En otras comunidades submesotérmicas, bosques altos y medios del sector oriental de la Gran Sabana, Delgado *et al.* (2009) (Tabla 8) registraron una diversidad menor, pero una riqueza específica similar a las registradas en Cucurital, considerando individuos mayores de 10 cm dap.

En el estado Amazonas los valores del índice de Pielou reportados por Aymard (1997) para seis

parcelas de bosques en el Alto río Negro y Guainía utilizando la misma metodología, fueron similares en cuanto a número de especies, estructura y desarrollo a los obtenidos en Cucurital (Tabla 8). Sin embargo, Aymard *et al.* (2009), en el centro-oeste de ese mismo estado, en un estudio de 42 parcelas en bosques macrotérmicos no-inundables, obtuvieron valores de diversidad más bajos (Índice de Shannon-Wiener promedio ca. 1,48) que los encontrados en este estudio (Índice de Shannon-Wiener promedio 3,85), aunque son coincidentes utilizando el índice alpha de Fischer (33,81 en Amazonas, 34,75 en Cucurital).

Tabla 8. Comparación de los valores de diversidad Alpha obtenidos en varios estudios realizados en los estados Bolívar y Amazonas.

Autor	Índice	Índice media	Mín-máx	Riqueza Media
Hernández (1999)	Margalef	Odum		13,5
	B. altos	14,1	14,3	
	B.medio-alto	11,0	11,2	
	B. medio	9,8	10,0	
Delgado <i>et al.</i> (2009)	H Shannon		2,95 (2,25-3,24)	26-29
	E'		0,88 (0,77-0,94)	
Aymard (1997)	H		3,76 (3,67-4,04)	
	H' (Pielou)		0,89 (0,857-0,94)	
	H Shannon		1,48 (1,02-1,94)	
	E'		0,93 (0,71-0,94)	
	Fisher (α)		33,81 (6,64-83,67)	

Los bosques neotropicales contienen una enorme riqueza de especies tanto de flora como de fauna (Hartshorn, 2002); sin embargo, existen grandes diferencias entre las regiones del Neotrópico en cuanto a su riqueza florística, diversidad y abundancia de biotipos. Así pues, ciertas regiones destacan por su variedad de epífitas y lianas, o de árboles. Tal es el caso de los bosques de la América Central y la Amazonía (Hartshorn, *op.cit.*). Ter Steege *et al.* (2000) señalan una alta diversidad de especies en la subregión amazónica, incluyendo al Escudo de la Guayana. Sus resultados muestran que tanto los bosques de la Amazonía occidental como los de la región central poseen una amplia variedad de especies. Al respecto, consideran que la menor extensión de los bosques y su alta fragmentación, tal como ocurre en el Macizo guayanés, son factores más influyentes que la precipitación en el mantenimiento de la diversidad alpha. Según la escala propuesta por Knight (1975), la cuenca del río Cucurital podría considerarse como diversa, ya que tiene comunidades que superan el valor de 4 en el Índice de Shannon-Wiener a pesar de hallarse a poniente del macizo del Auyán-tepui donde la sequía esta-

cional se observó muy marcada y las comunidades boscosas no son uniformes, fragmentadas por las geoformas y los activos procesos sedimentarios que en ellas actúan.

Estructura

Comparando las clases diamétricas de las parcelas analizadas con las de bosques de la Gran Sabana (Hernández, 1999a), se puede señalar que las parcelas de Ataperé (1, 2 y 3) son consideradas bosques altos, las de Wareipa, bosques medios altos (con individuos de 30 m, aunque no se registraron en la parcela) y bosques medios los de Purumay.

Al confrontar el número de individuos de cada clase diamétrica (Tabla 9) obtenido para las parcelas de este estudio con comunidades en la Gran Sabana (Hernández, 1994a) se encontraron valores por lo mayores para los bosques altos, en las clases diamétricas inferiores (II a V) y equiparables con las clases mayores (VI a XVII). Para los bosques medios de la Gran Sabana los valores de las clases inferiores son mayores en relación con las parcelas de Purumay, específicamente PUR 2 pero, por el contrario, las clases mayores tienen menos individuos. Se necesitaría analizar muy detalladamente los condicionantes ecológicos de ambas regiones y de cada parcela para poder dar una explicación a

estos resultados. Los datos reportados por Delgado *et al.* (2009) para el sector Kavanayén muestran coincidencias en las clases de diámetro mayores de 30 cm para los bosques altos y medios, densos y ralos, mientras que en las clases menores el número de individuos en Cucurital es marcadamente mayor. Sin embargo, estos autores reconocen signos de intervención antrópica que pudieron reducir el número de tallos en las parcelas.

El área basal de las parcelas estudiadas es comparable con los valores obtenidos por Delgado *et al.* (2009) para 11 muestreos de bosques altos, medios y bajos en el sector oriental del Auyán-tepui (promedio 3,86, y min-max 2,04-4,93) y con los reportados por Hernández (1999) en nueve parcelas de comunidades submesotémicas y mesotémicas incluyendo bosque alto, medios de galería y bajos (promedio 2,94, y min-max 0,9-4,61). De igual modo, los valores son similares a los señalados por Aymard *et al.* (2009) para 42 parcelas en Amazonas (1,14-33,78). Si bien hay comunidades que se equiparan en cuanto al desarrollo de sus individuos entre ambas regiones (Amazonas y Bolívar), en el estado Amazonas también se encuentran algunas que pueden alcanzar mayor desarrollo, posiblemente por las características nutricionales de los suelos.

Tabla 9. Distribución del número de individuos por clases diamétricas para las parcelas y comparación con comunidades de la Gran Sabana (Hernández, 1999a).

Clases diamétricas	WAR 1	WAR 2	PUR 1	PUR 2	ATA 1	ATA 2	ATA 3	Media	Ind/ha	Gran Sabana (Ind/ha)	Bosques altos	Bosques medios altos	Bosques medios
dap (cm)													
I(2,5-5)	236	175	100	187	202	198	237	206,0	2060				
II (5,1-10)	95	68	120	107	86	74	139	101,5	1015	500-890	1.130	1.175	
III(10,1-15)	47	30	163	44	41	29	27	35,3	353	210-300	396	700	
IV(15,1-20)	17	11	35	19	21	13	23	19,0	190	90-220	236	340	
V(20,1-25)	11	6	11	10	16	10	10	11,5	115	70-124	156	120	
VI(25,1-30)	5	5	1	4	4	8	14	7,5	75	100-84	80	20	
VII-XVII (30,1-85)	11	16	2	5	11	17	15	11	111	170-100	80	40	

Comparación de la densidad de árboles en las parcelas y con otras comunidades leñosas

La densidad de individuos por hectárea (dap > 2,5 cm) de los bosques de los tres sectores de la cuenca varía entre 3180 y 4990 (Tabla 10). El número de individuos en las parcelas de WAR 1 (422) y ATA 3 (465) es claramente superior a los que obtuvieron Aymard *et al.* (2009) en el estado Amazonas, en parcelas más densas (373) para este rango de diámetro. Las parcelas con mayor número de individuos con dap >10 cm están en el sector medio (PUR 1), donde se registraron 1420 tallos por hectárea, y en el sector alto (ATA 4) con 1425 tallos/ha. El primer bosque contiene, sin embargo, una gran cantidad de individuos (116) de la herbácea gigante

de tallo leñoso *Phenakospermum guyannense*, y el segundo, muchos tallos gruesos pero de baja altura.

De la comparación con otros bosques de la región Guayana (Tabla 11), se observa que la cuenca del río Cucurital posee una elevada densidad de árboles (dap >10 cm) por hectárea, similares a otros bosques submesotémicos, como lo reportan Hernández (1999a) y Delgado *et al.* (2009) en la Gran Sabana.

Las densidades de los árboles de diámetro mayor de 10 cm dap son más altas, por lo menos localmente, que en los bosques de tierra firme en la cuenca del río Amazonas, como lo indican los promedios para la región (427-750 árboles/ha) presentados por Ter Steege *et al.* (2003). De acuerdo con Berry (2002), estos resultados podrían explicarse

por la presencia de mayor proporción de árboles de gran altura y diámetro en los bosques amazónicos de tierra firme, por lo que el espacio está ocupado por menor número de individuos (Oksanen, 1996).

Tabla 10. Densidad de los individuos dap $\geq 2,5$ y dap ≥ 10 cm, totales y por hectárea en las parcelas estudiadas.* en (0,04 ha)

Bosque	dap $\geq 2,5$	dap $\geq 2,5$	dap ≥ 10	dap ≥ 10
	cm	cm	cm	cm
WAR 1	422	4220	94	940
WAR 2	311	3110	77	770
PUR 1	339	3390	142	1420
PUR 2	376	3760	96	960
ATA 1	381	3810	76	760
ATA 2	349	3490	85	850
ATA 3	465	4650	108	1080
ATA 4	175*	4375	57*	1425

Tabla 11. Comparación de la densidad de árboles con dap ≥ 10 cm, en distintas formaciones del Neotrópico.

Localidad	Densidad Ind/ha	Referencia
Terra Firme, La Selva, Costa Rica	395 - 529	Lieberman y Lieberman (1987)
Bosque inundable, P. N. Yasuní, Ecuador	417	Balslev <i>et al.</i> (1987)
Varzea, Brasil	440	Campbell <i>et al.</i> (1986)
Terra firme, Brasil	473	Campbell <i>et al.</i> (1986)
Terra firme, Brasil	484	Salomao <i>et al.</i> (1988)
Kwakwani, Guyana	491 - 504	Comiskey <i>et al.</i> (1994)
Barro Colorado, Panamá	512	Lang y Knight (1983)
Terra firme, Brasil	546	Mori <i>et al.</i> (1989)
Terra firme, Brasil	602	Maciel y Lisboa (1989)
NE Bolivia	649	Boom (1986)
Alto Ivón, Bolivia	649	Boom (1986)
P.N. Yasuní, Ecuador	728	Balslev <i>et al.</i> (1987)
Terra firme, Brasil	789	Lima da Silva <i>et al.</i> (1992)
Bosque Yavarí, Venezuela	790	Aymard G. (com. pers.)
Bosque Caatinga, Venezuela	1100	Aymard G. (com. pers.)
Bosque mesotérmico río Caroní	272-362	CVG-Tecmín (1989a)
Bosque submesotérmico río Caroní	246-512	CVG-Tecmín (1989a)
B. submesotérmico alto G. Sabana	880	Hernández (1999a)
B. submesotérmico medio G. Sabana	1205	Hernández (1999a)
B. submesotérmico alto-denso G. Sabana	490-940	Delgado <i>et al.</i> (2009)
B. submesotérmico medio G. Sabana	810-1040	Delgado <i>et al.</i> (2009)
Bosque bajo-ralo submesotérmico	590	Delgado <i>et al.</i> (2009)
Bosque medio-alto Wareipa	770-940	este estudio
Bosque medio Purumay	960-1420	este estudio
Bosque alto Ataperé	760-1080	este estudio
Bosque bajo Ataperé	1425	este estudio

También es diferente la estructura de las comunidades en las diversas regiones. La densidad o

número de individuos por unidad de área se asocia a factores tales como el tipo de desarrollo vegetativo y reproductivo de las especies, al clima y la precipitación, además de la topografía y los suelos, especialmente su capacidad de intercambio catiónico y disponibilidad de macroelementos (N, P, K). Otros ecosistemas forestales como las selvas nubladas de la Cordillera de la Costa, muestran una densidad de 500 ind/ha (Huber, 1986b), mientras que en la región andina habitan entre 690 y 1313 ind/ha (Hetsch y Hoheisel, 1976 en Huber, 1986b).

En las parcelas WAR 1 y WAR 2 se observó como la distribución de los tallos y el tipo de raíces se relaciona con el tipo de sustrato presente (ver perfiles en Figuras 9 y 10). En WAR 1 hay mayor porcentaje de árboles menores de 10 m de altura (clases de altura I y II) en el sector de mayor pendiente (60%) que en el de menor inclinación (30%) a plano, lo cual estaría asociado con la capacidad de sostén de los árboles de gran porte en terrenos de alta pendiente (Tabla 12). Individuos de gran porte en terrenos muy pendientes y de suelo poco profundo -debido a las capas rocosas del subsuelo-, serían más propensos a ser derribados por el viento.

Tabla 12. Distribución del % de los individuos <10 y >10 m de altura a lo largo de las líneas de las parcelas WAR 1 y WAR 2.

Parcela	WAR 1		WAR 2		
	Sector	Pendiente mayor	Pendiente menor	Alto	Planicie aluvial
		0-50 m	50-100 m		
Árboles <10m de alto		62,8	51,1	50,6	67,2
Árboles >10m de alto		30,5	38,7	33,8	22,3
No medidos		6,67	10,1	15,5	10,6

En la parcela WAR 2 se encontró una relación similar entre las proporciones de árboles menores y mayores de 10 m de altura (Tabla 7) asociadas al tipo de sustrato presente. Esta parcela tenía un sector más alto, con suelo arcilloso (unos 35 m desde el origen) y otro correspondiente a una planicie de inundación de suelo arenoso (ver Figuras 11 y 12). El porcentaje de árboles menores de 10 m es superior en el sector de la planicie de inundación y los individuos mayores de 10 m de altura tienen mayor cobertura en el sector no anegable. Esto puede relacionarse con la alta dinámica fluvial que establece el cauce en el sector inferior, al recorrer el fondo-valle. Igualmente, los suelos arenosos brindan menor soporte a los árboles de mayor porte. Ambos factores explicarían los frecuentes claros observados, producto del colapso de grandes árboles.

La proporción del tipo de raíces de las parcelas WAR 1 y WAR 2 también pone en evidencia la estructura de la vegetación y el sustrato correspon-

diente. En WAR 1, 6% de los tallos mayores de 10 m de altura tiene raíces tabulares bien desarrolladas, mientras que en WAR 2 éstas se presentan en 13% de los tallos en ambas clases de altura (mayor y menor de 10 m). Las raíces adventicias, un crecimiento relacionado con condiciones anóxicas del suelo, sólo se observaron en WAR 2 (10%) cuyo sector inferior sufre inundaciones periódicas por el desborde del cauce que la cruza.

Tipos de suelos

Regionalmente las características físicas y químicas de los suelos varían fundamentalmente de acuerdo al clima, al material parental, la litología, la topografía y a la cobertura de la vegetación. En el trópico las condiciones de alta temperatura y pluviosidad aceleran el lavado de las sales y propician el incremento de la acidez (Paolini, 1988), particularmente en la Guayana donde los suelos son muy ácidos y pobres en contenido de nutrientes. Según los reportes de CVG-Tecmín (1989a), para la cuenca alta del Cucurital (Ataperé) los suelos corresponden al tipo Kanhaplohumults en un paisaje de lomas; están bien drenados, con texturas FA-A, fuertemente ácidos y de baja a moderada CICe. Para la cuenca media y baja (Purumay y Wareipa) los suelos son del tipo Kanhaplohumults ubicados en una llanura residual bien drenada, de texturas F-Fa-FAA en superficie y Faa-Aa en profundidad y fuertemente ácidos con baja CICe, y por último suelos tipo Troapaquenpts y Quartzipsammets inundables en llanura anegable, pobre a moderadamente bien drenados, texturas Faa y a-aF en superficie y Aa-a-aF en profundidad, con baja a muy baja CICe.

Análisis de correlación de los suelos con las parcelas de vegetación

El análisis de correspondencia realizado, que tomó en cuenta la composición de especies y su importancia (VI), agrupó las parcelas de cada localidad en cuadrantes diferentes, resaltándose por una parte las diferencias de las parcelas con relación a la composición de especies ya establecida anteriormente, y por la otra, las diferencias edáficas que las caracterizan.

Se utilizó el conjunto de variables del suelo correspondientes a la muestra de suelo en profundidad (50-100 cm) ya que los datos analizados por medio de una prueba de T de Student ($p < 0,05$) demostraron ser significativamente iguales a los superficiales, con la excepción del Aluminio y la capacidad de intercambio catiónico.

Los ejes 1 y 2 (Figura 19) de la ordenación explican el 45,85% de la varianza total de los datos. La parcela WAR 1, establecida en una cuesta, se ubica distintivamente hacia el extremo positivo del primer eje, mientras que WAR 2 se ubica próximo al origen de este eje. Cercano se encuentra PUR 1, que comparte con WAR 2 el paisaje geomorfológico de

penillanura en la cuenca baja-media; PUR 2 se coloca mucho más alejada por ocupar una llanura aluvial de características diferentes. Las parcelas de Ataperé se encuentran muy cercanas por su similitud geográfica y hacia el extremo negativo del segundo eje.

En la Figura 20 se observan agrupadas las especies que caracterizan a cada parcela de acuerdo a las variables edáficas. Las parcelas de la cuenca baja, en particular WAR 1, muestran valores más altos de acidez total, materia orgánica, fósforo y nitrógeno así como valores bajos de calcio y magnesio. Las especies asociadas por el análisis son *Caryocar pallidum*, *Cassipourea guianensis*, especies exclusivas de la parcela, y *Bocageopsis multiflora* y *Caripa tereticaulis*, que no son exclusivas del sector pero tienen gran importancia ecológica.

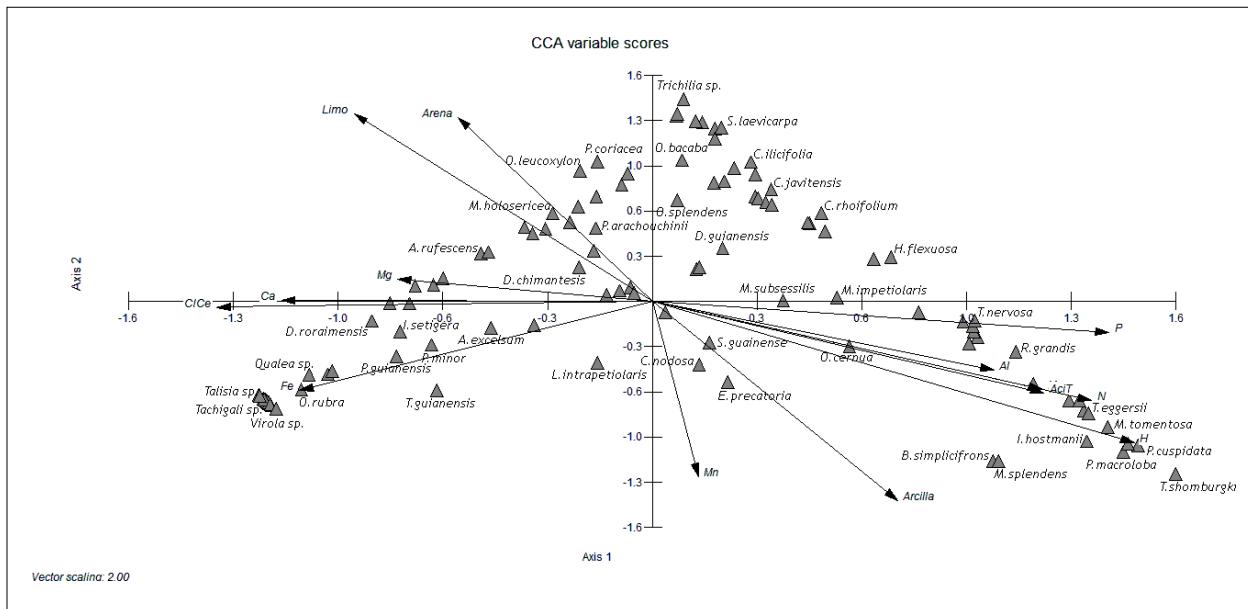
La parcela WAR 2 presenta valores más bajos de acidez, nitrógeno y materia orgánica, y muy bajos de hierro así como muy baja capacidad de intercambio catiónico. A pesar de esto, en ella se alcanzó la mayor área basal ($7,26 \text{ m}^2$), casi duplicando a las otras parcelas. Las especies asociadas son *Eperua jenmanii*, *Mabea subsessilis*, *Hirtella cf. bicornis* y *Osteophloeum platyspermum* entre las exclusivas de la parcela.

Las parcelas de la cuenca media se dispusieron a lo largo del primer eje de coordenadas donde prevalecen texturas arenosas, y altos valores de potasio, calcio y magnesio; sin embargo, el desarrollo de los individuos (área basal) no fue de los mayores. PUR 1 se relaciona con *Brosimum utile* y *Helicostylis tomentosa* entre sus especies exclusivas. PUR 2 se separa principalmente por hallarse en una llanura aluvial. *Alexa confusa* y *Caripa densifolia* son las especies compartidas con otras parcelas, *Dalbergia foliosa*, *Elvasia elvasioides* y *Couepia faveolata* se encuentran entre las exclusivas. ATA 1 y ATA 3 se encuentran muy cercanas y se asocian con alta capacidad de intercambio catiónico del suelo y altos valores de hierro que contrastan con bajos contenidos de materia orgánica y baja acidez. Los valores de área basal son relativamente altos. Las especies relacionadas con ambas parcelas son *Anaxagorea petiolata*, *Croton palanostigma*, *Chrysophyllum sanguinolentum* e *Ilex altiplana* entre las exclusivas, e *Iriartella setigera* y *Licania steyermarkii* entre las compartidas.

Si bien en la literatura son escasos los trabajos en que se consiguen correlaciones entre las variables edáficas y las parcelas (Dalberg-Poulsen *et al.*, 2006), hay claros reportes de las correlaciones entre la fisiografía y topografía sobre los patrones de distribución y abundancia de las especies, así como de la estructura de algunas parcelas. También se presentan muchas excepciones dentro de una misma región debido a la amplia variación de suelos y tipos de agua, así como de tipos de drenaje y anegación (Aymard *et al.*, 2009). Los análisis de

agrupamiento florístico y edáfico obtenidos en este trabajo son coincidentes, lo que sugiere que hay

y estructura de las parcelas con el tipo de suelo y la fisiografía.



una clara relación entre la composición de especies

Figura 19. Análisis canónico de correspondencia. Distribución de las especies (IVI) y parámetros edáficos. Se representan, para mayor claridad, sólo aquellas especies (193) con un IVI > 1,5.

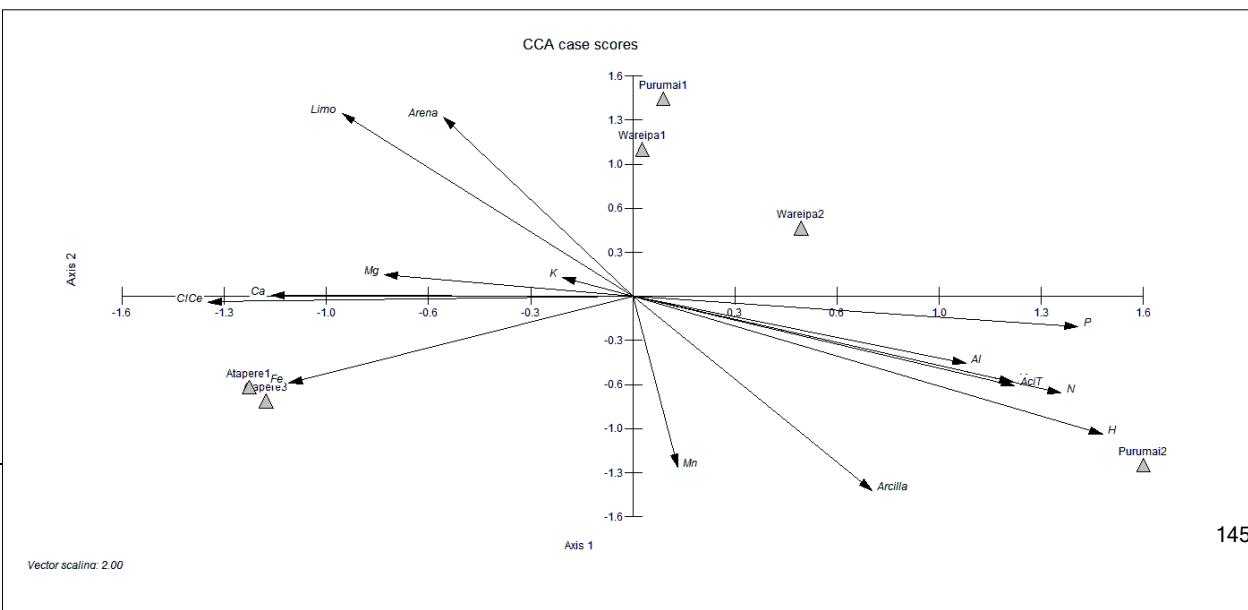
Figura 20. Análisis canónico de correspondencia. Distribución de las parcelas y parámetros edáficos.

En resumen, de los análisis estructurales no se encuentran mayores diferencias entre las parcelas estudiadas, con excepción de PUR 2 en cuenca media y ATA 4 en cuenca alta. Desde el punto de vista florístico existen diferencias entre algunas localidades estudiadas y aún entre comunidades de una misma localidad. Las diferencias altitudinales no son marcadas entre la cuenca baja y la media, únicamente dada por el raudal de Wareipa cuya diferencia de cota es de aproximadamente 50 m, pero sí con la cuenca alta. En gradientes altitudinales relativamente cortos, como por ejemplo a lo largo de la vertiente de montaña, es frecuente observar cambios notables de composición florística y estructura de la vegetación como ha sido puntuali-

zado por Vásquez y Givnish (1998). En la cuenca del Cucurital no era de esperarse diferencias notables en los tipos de bosque a lo largo de estos sectores, ya que las condiciones macro y mesoclimáticas no son tan diferentes. Sin embargo, la fisiografía local y las características edáficas si establecen diferencias en la estructura y composición florística de las comunidades (Schulze y Whitacre, 1999), como ha sido documentado y evidenciado en los resultados del presente estudio.

AGRADECIMIENTOS

A FONACIT por financiar el Proyecto interinstitucional: "Caracterización de la biodiversidad de la cuenca del río Cucurital, afluente del río Caroní, estado



Bolívar”, Agenda Biodiversidad, N° 9803384 (Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Fundación Instituto Botánico de Venezuela, Universidad de Los Andes, Universidad Simón Bolívar), del cual forma parte este trabajo. A Anabel Rial por su colaboración en el campo y en la elaboración de algunos informes preliminares, a Rodrigo Duno, Ricardo Riina y especialmente a Fernando García por su invaluable ayuda, sobre todo en la colección de muestras. A Thalia Morales por su asistencia en el procesado y montaje de muestras botánicas. A Carlos Varela por su ayuda en la identificación de muestras. A los baquianos Nataniel, Ernesto Flores e Ismael. A los especialistas Bruce Holst, Mauricio Ramia, Gustavo Romero, Alan Smith, Fred Stauffer por la identificación de muestras botánicas de Myrtaceae, Poaceae, Orchidaceae, Pteridófitas y Arecaceae, respectivamente.

BIBLIOGRAFÍA

- Armesto, J.J., J.D. Mitchell y C. Villagran. 1986. A comparison of spatial patterns of trees in some tropical and temperate forests. *Biotropica* 18(1): 1-11.
- Aymard, G., R. Schargel, P. Berry y B. Stergios. 2009. Estudio de los suelos y la vegetación (estructura, composición florística y diversidad) en bosques macrotérmicos no-inundables, estado Amazonas Venezuela (aprox. 01° 30' -- 05° 55' N; 66° 00' -- 67° 50' O). *BioLlania* (Edic. Esp.) 9: 6-251.
- _____, ___, ___, ___, ____ y P. Marváz. 2006. Estudio de la vegetación y su relación con los suelos, drenaje y geomorfología en bosques no inundables del bajo Ventuari. Pp. 69-89. In: Evaluación rápida de la biodiversidad de los ecosistemas acuáticos en la confluencia de los ríos Orinoco y Ventuari, estado Amazonas, Venezuela. Lasso, C. A., J. C. Señaris, L.E. Alonso y A. Flores (Eds.). Boletín RAP de Evaluación Biológica 30. Conservación Internacional. Washington DC.
- _____. 2000. Estudio de la composición florística en bosques de terra firme del Alto río Orinoco. Ed. Amazonas, Venezuela. Acta Bot. Venez. 23 (2): 123-156.
- _____. 1997. Forest diversity in the interfluvial zone of the río Negro and río Orinoco in Southwestern Venezuela. Thesis of Masters of Science in Biology. Graduate School at University of Missouri. St. Louis.
- _____, S. Elcoro, E. Marín y A. Chavel. 1997. Caracterización estructural y florística en bosques de tierra firme de un sector del bajo río Caura, estado Bolívar, Venezuela. In: Ecología de la cuenca del río Caura, Venezuela II. Estudios especiales. *Sci. Guianaiae* 7: 143-169.
- Balslev, H., J. Luteyn, B. Ollgaard y L.B. Holms-Nielsen. 1987. Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain forest in Amazonian Ecuador. *Opera Bot.* 92: 37-57.
- Bernardi, L. A., P. Kiener y A. Vinci. 1955. Expedición al Cerro Aprada (Guayana Venezolana- Región de Urimán). Publ. Dirección de Cultura de la U.L.A. No. 37. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- Berry, P.E. y R. Riina. 2005. Insights into the diversity of the Pantepui Flora and the biogeographic complexity of the Guayana Shield. *Biol. Skr.* 55: 145-167.
- _____. 2002. Diversidad y endemismo en los bosques neotropicales de bajura. Pp. 83-96. In: Ecología de Bosques Neotropicales. M. R. Guariguata y G. H. Kattan (Eds.). Libro Universitario Regional, Cartago. Costa Rica.
- _____, O. Huber y B. Holst. 1995. Floristic analysis and phytogeography. Pp. 161-191. In: *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 1: Introduction. J.A. Steyermark, P. E. Berry & B. K. Holst (Eds.), Missouri Botanical Garden Press, St. Louis; Timber Press, Portland.
- Boom, B.M. 1986. A forest inventory in Amazonian Bolivia. *Biotropica* 18: 287-294.
- Briceño, E., E. Balbas y J.A. Blanco. 1997. Bosques ribereños del Bajo río Caura: Vegetación, suelos y fauna. In: *Ecología de la Cuenca del Río Caura, Venezuela II. Estudios especiales* (Huber, O. y J. Rosales, eds.). *Sci. Guianaiae* 7: 365-385.
- Campbell, D.G., D.C. Daly y U.N. Maciel. 1986. Quantitative ecological inventory of terra firme and varzea tropical forest of the Rio Xingu, Brazilian Amazon. *Brittonia* 38: 369-375.
- Comiskey, J., G. Aymard y F. Dallmeyer. 1994. Structure and composition of lowland mixed forest in the Kwakwani region of Guyana. *BioLlania* 10: 13-28.
- Colonello, G., L. Rodríguez, O. Hokche, I. Fedón y A. Rial. 2006. Diversidad y estructura de los bosques de la cuenca del Río Cucurital, Parque Nacional Canaima, Venezuela. Libro de resúmenes del I Congreso Internacional de biodiversidad del Escudo Guayanés. Santa Elena de Uairén, Estado Bolívar, Venezuela.
- _____, A. Rial, L. Rodríguez e I. Fedón. 2003. Estructura y composición florística de los bosques de la cuenca baja del Río Cucurital, Parque Nacional Canaima. Libro de resúmenes del V Congreso Venezolano de Ecología. Isla de Margarita, Venezuela.
- _____, A. Rial, L. Rodríguez, O. Hokche e I. Fedón. 2001. Estructura y composición florística de los bosques de la cuenca baja del Río Cucurital, Parque Nacional Canaima. Libro de resúmenes del IV Congreso Venezolano de Ecología. Mérida, Venezuela.
- Condit, R., S.P. Hubbell, V.J. La Feankie, R. Sukumar, N. Marokaran, R.B. Roster y P.S. Ashton. 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-hectare plots. *J. Ecol.* 84: 549-562.
- CVG-Tecmín. 1989a. Informe de Avance NB-20-11. Clima, Geología, Geomorfología, Suelos y Vegetación. Tomo I. C.V.G. Técnica Minera C.A. Gerencia de Proyectos Especiales. Proyecto inventario de los recursos de la región Guayana. Estado Bolívar, Venezuela.
- _____. 1989b. Informe de Avance NB-20-11. Clima, Geología, Geomorfología, Suelos y Vegetación. Tomo III-Mapas. C.V.G. Técnica Minera C.A. Gerencia de Proyectos Especiales. Proyecto inventario de los recursos de la región Guayana. Estado Bolívar, Venezuela.
- Dalberg-Poulsen, A., H. Tuomisto y H. Baslev. 2006. Edaphic and floristic variation within a 1-ha plot of Lowland Amazonian Rain Forest. *Biotropica* 38(4): 468-478.
- D'Amico, C. y L. Gautier. 2000. Inventory of 1-ha lowland rainforest plot in Manongarivo (NW Madagascar). *Candollea* 55: 319-340.
- Delgado, L., H. Castellanos y M. Rodríguez. 2009. Vegetación del Parque Nacional Canaima. Capítulo 2, Pp. 41-75. En: Biodiversidad del Parque Nacional Canaima: Bases técnicas para la conservación de la Guayana venezolana. J. C. Señaris, D. Lew y C. Lasso (Eds.). Fundación La Salle de Ciencias Naturales y The Nature Conservancy. Caracas.
- Dezzeo, N., L. Hernández & H. Fölster. 1997. Canopy dieback in humid premontane forests of Alto Urimán, Venezuelan Guayana. *Plant Ecology* 132 (2): 197-209.
- Dezzeo, N. y E. Briceño. 1997. La vegetación de la cuenca del Río Chanaro: Medio Río Caura. In: *Ecología de la Cuenca del Río Caura, Venezuela II. Estudios especiales*. *Sci. Guianaiae* 7: 365-385.

- ____ y H. Folster. 1994. Los suelos. Ecología de la altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana) Sci. Guaianae 4: 45-75.
- Duivenvoorden, J.F. 1996. Patterns of tree species richness in rain forests of the Middle Caquetá area, Colombia, NW Amazonia. *Biotropica* 28(2): 142-158.
- Faber-Langendoen, D. y A.H. Gentry. 1991. The structure and diversity of rain forests at Bajo Calima, Chocó Region, Western Colombia. *Biotropica* 23(1): 2-11.
- Gentry, A.H. 1993. A field guide to the Families and Genera of Woody plants of northwest South America (Colombia, Ecuador, Perú). The University of Chicago Press. Chicago.
- _____. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.* 15: 1-84.
- Gupta, A. 1988. The changing geomorphology of the humid tropics. *Geomorphology* 7: 165-186.
- Hartshorn, G.S. 2002. Biogeografía de los bosques neotropicales. Pp. 59-81. In: *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. M. Guariguata y G. Katan (Eds.). Ediciones LUR. Cartago, Costa Rica.
- Hernández, L. 1999a. Fisionomía y estructura de los bosques submesotérmicos y mesotérmicos. In: *Ecología de la altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana venezolana)* II. Sci. Guaianae 9: 5-34.
- _____. 1999b. Caracterización florística de los bosques. In: *Ecología de la altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana venezolana)*. Sci. Guaianae 9: 53-83.
- _____. 1994. Bosques. In: *Ecología de la altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana venezolana)*. Sci. Guaianae 4: 80-94.
- Huber, O. 1986a. La vegetación de la Cuenca del Río Caroní. *Interciencia* 11: 301-310.
- _____. 1986b. La Selva Nublada de Rancho Grande Parque Nacional "Henry Pittier". El ambiente físico, ecología vegetal y anatomía vegetal. Fondo editorial Acta Científica Venezolana. Caracas.
- _____. 1995a. Venezuelan Guayana, vegetation map. 1:2,000,000. CVG-Edelca-Missouri Botanical Garden.
- _____. 1995b. History of botanical explorations. Pp. 63-96. In: *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 1: Introduction. J. A. Steyermark, P. E. Berry & B. K. Holst (Eds.), Missouri Botanical Garden Press, St. Louis; Timber Press, Portland.
- _____. 1995c. Vegetation. In: *Flora of the Venezuelan Guayana*. Pp. 97-160. Vol. 1: Introduction. J. A. Steyermark, P. E. Berry y B. K. Holst (Eds.), Missouri Botanical Garden Press, St. Louis; Timber Press, Portland.
- _____. y C. Alarcón. 1988. Mapa de la vegetación de Venezuela. 1:2,000,000. Caracas: MARNR, The Nature Conservancy
- INPA. 1999. Flora da Reserva Ducke. Guía de identificación de plantas vasculares de una floresta de terra-firme en la Amazonia Central/José Eduardo L. da Ribeiro (et al.) INPA, DFID. Manaus, Amazonas, Brasil.
- Kent, M. y P. Coker. 1992. Vegetation description and analysis, a practical approach. Belhaven Press, London.
- Knab-Vispo, C., P.E. Berry y G. Rodríguez. 1999. Floristic and structural characterization of a lowland rain forest in the lower Caura Watershed, Venezuelan Guayana. *Acta Bot. Venez.* 22: 325-359.
- Kress, W.J. 1993. Morphology and floral biology of *Phenakospermum* (*Strelitziaceae*), an arborescent herb of the Neotropics. *Biotropica* 25(3): 290-300.
- Knight, D.H. 1975. A phytosociological analysis of species of rich-tropical forest on Barro Colorado Island, Panamá. *Ecol. Monogr.* 4: 259-284.
- Lang, E.G. y D.H. Knight 1983. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology* 64: 1075-1080.
- Laurance, W.F., L.V. Ferreira, J.M. Rankin-de Merona y R.W. Hutchings. 1998. Influence of plot shape on estimates of tree diversity and community composition in Central Amazonia. *Biotropica* 30(4): 662-665.
- Lieberman, D. y M. Lieberman. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *J. Trop. Ecol.* 3: 347-358.
- Lima da Silva, A.S., P.L.B. Lisboa y U.N. Maciel. 1992. Diversidade florística e estrutura em floresta densa da bacia do rio Juruá-Am. *Boletim Museum Paraense Emilio Goeldi*, ser. Botânica 8(2): 203-257.
- Maciel, N.U. y P.L.B. Lisboa. 1989. Estudio florístico de 1 hectare de mata de terra firme no km 15 da rodovia Presidente Médici-Costa Marques (RO-429), Rondonia. *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi*, ser. Botânica 5(1): 25-37.
- Magurran, A. 1988. Diversidad biológica y su medición. Ed. Vechá, Barcelona.
- Mori, A.S., B.V. Rabelo, C. Tsou y D. Daly. 1989. Composition and structure of an eastern Amazonian forest at Camapí, Amapá, Brazil. *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi*, ser. Botânica 5(1): 3-19.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. Wiley & Sons, New York.
- Oksanen, J. 1996. Is the humped relationship between species richness and biomass an artifact due to plot size? *J. Ecol.* 84: 293-295.
- Paolini, J. 1988. Physico-chemical properties of Venezuelan soils and their sensitivity to acidification (Chapter 7). Pp. 201-210. In: *Acidification in tropical countries*. H. Rodhe & R. Herrera (Eds.). SCOPE, Wiley & Sons Ltd.
- Prance, G.T. 1989. American tropical forests. Pp. 99-132. In: *Ecosystems of the World*, H. Leith & M. J. A. Werger (Eds.). Elsevier, Amsterdam.
- Prance, G.T., W.A. Rodriguez y M.F. Da Silva. 1976. Inventário forestal de um hectare de mata de terra firme km 30 da estrada Manaus-Itacoatiara. *Acta Amazon.* 6(1): 9-35.
- Richards, P.W. 1983. The three dimensional structure of a tropical rain forest. Pp. 3-8. In: *Tropical Rain Forests: Ecology and Management*, S. L. Sutton, T. C. Withmore, & A. C. Chadwick (Eds.), Special Publication No. 2 of the BES, Blackwell Scientific, Oxford.
- Rodríguez, L. y G. Colonello. 2009. Caracterización florística de ambientes de la cuenca baja del río Cucurital, afluente del río Caroní, estado Bolívar, Guayana Venezolana. *Acta Amazon.* 39: 35-52.
- _____. y O. Hokche. 2009. *Votomita roraimensis* Morley (Memecyiae, Melastomataceae), nuevo registro para Venezuela. *Ernestia* 19: 17-34.
- _____. _____. y G. Colonello. 2007. Flora arbórea de bosques no ribereños de la cuenca alta del río Cucurital, afluente del río Caroní, Parque Nacional Canaima, estado Bolívar, Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ)* 24(1): 386-390.
- _____. G. Colonello y O. Hokche. 2005. Composición florística preliminar de dos tipos de bosques de la cuenca alta del río Cucurital, afluente del río Caroní, estado Bolívar, Venezuela. *SABER* 17: 90-92.
- Salas, L., P. Berry y I. Goldstein. 1997. Composición y estructura de una comunidad de árboles grandes en el valle del Río Tabaro, Venezuela: una muestra de 18,75 ha. *Ecología de la Cuenca del Río Caura, Venezuela II. Estudios especiales*. Sci. Guaianae 7: 291-308.

- Salomao, P.R., M.F.F. Da Silva y N.A. Rosa. 1988. Inventário ecológico em floresta pluvial tropical de terra firme, Serra Norte, Cacharás, Pará. Boletim do Museu paraense Emílio Goeldi, ser. Botânica 4(1): 1-46.
- Sanoja, E. 2009. Lista dendrológica de los bosques montanos de La Escalera, Sierra de Lema, estado Bolívar, Venezuela. Acta Bot. Venez. 32: 78-111.
- Schulze, M.D. y D.F. Whitacre. 1999. A classification and ordination of the tree community of Tikal National Park, Petén, Guatemala. Bull. Florida Museum Nat. Hist. 41(3): 169-297.
- Sioli, H. 1965. Bemerkung zur typologie amazonischer Flussen. Amazoniana 1(1): 74-83.
- Stauffer, F.W. 2000. Diversidad y ecología de las palmas. In: Contribución al estudio de las palmas (Arecaceae) del estado Amazonas, Venezuela. Sci. Guiana 10: 13-25.
- Steyermark, J. 1967. Flora de Auyán-tepui. Acta Bot. Venez. 2(5-8): 5-370.
- _____. 1966. Contribuciones a la flora de Venezuela, Parte 5. Acta Bot. Venez. 1(3/4): 9-256.

Anexo 1. Lista de especies presentes en diferentes localidades en Cucurital

Familia (Acrónimo)	Parcelas							
Especie	W	W	P	P	A	A	A	A
	1	2	1	2	1	2	3	4
ACANTHACEAE (ACA)								
<i>Aphelandra pulcherrima</i> (Jacq.) Kunth	X							
ANACARDIACEAE (ANA)								
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	X	X	X	X	X	X		
<i>Thyrsodium spruceanum</i> Benth.	X		X					
ANNONACEAE (ANN)								
<i>Anaxagorea petiolata</i> R.E. Fr.				X	X	X		
<i>Annona symphyocarpa</i> Sandwith					X			
<i>Bocageopsis multiflora</i> (Mart.) R.E. Fr.	X	X	X					
<i>Duguetia pauciflora</i> Rusby	X	X			X			
<i>Duguetia pycnastera</i> Sandwith		X						
<i>Duguetia rigida</i> R.E. Fr.				X				
<i>Guatteria blepharophylla</i> Mart.	X	X						
<i>Guatteria ovalifolia</i> R.E. Fr.	X			X	X	X		
<i>Guatteria recurvisepala</i> R.E. Fr.	X	X	X	X	X			
<i>Pseudoxandra polyphleba</i> (Diels) R.E. Fr.			X					
ANN Indet				X	X			
APOCYNACEAE (APO)								
<i>Aspidosperma excelsum</i> Benth.	X		X					
<i>Aspidosperma</i> sp.				X	X			
<i>Couma macrocarpa</i> Barb. Rodr.		X						
<i>Forsteronia diospyrifolia</i> Müll. Arg.					X			
<i>Forsteronia</i> sp.			X					
<i>Macoubea guianensis</i> Aubl.	X							
<i>Rhigospira quadrangularis</i> (Müll. Arg.) Miers	X	X						
APO Indet				X				
AQUIFOLIACEAE (AQF)								
<i>Ilex altiplana</i> Steyermark.			X	X				
<i>Ilex laureola</i> Triana			X					
<i>Ilex paujiensis</i> Steyermark.					X			
ARACEAE (ARA)								

Ter Steege, H.T., N.C. Pitman, D. Sabatier, H. Castellanos, P. van der Hout, D.C. Daly, M. Silveira, O. Phillips, R. Vasquez, T. Van Andel, J. Duivenvoorden, A.A de Oliveira, R. Ek, R. Lilah, R. Thomas, J. van Essen, C. Baider, P. Maas, S. Mori, J. Terborgh, P. Nuñez, H. Mogollón y W. Morawetz. 2003. A spatial model of tree α -diversity and tree density for the Amazon. Biodiversity and Conservation 12: 2255-2277.

_____, H.T., D. Sabatier, H. Castellanos, T. Van Andel, J. Duidenwoeden, A.A. De Oliveira, R. Ek, H. Lilwah, P. Maas y S. Mori. 2000. An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. J. Trop. Ecol. 16: 801-828.

Vásquez, G.J.A. y T.J. Givnish. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure and diversity in the Sierra de Maantlán. J. Ecol. 86: 999-1020.

<i>Anthurium clavigerum</i> Poepp.	X							
<i>Anthurium gracile</i> (Rudge) Schott								
<i>Anthurium guayanum</i> G.S. Bunting							X	
<i>Anthurium obtusum</i> (Engl.) Grayum						X		
<i>Heteropsis flexuosa</i> (Kunth) G.S. Bunting				X	X			
<i>Philodendron fragrantissimum</i> (Hook.) G. Don	X	X						
<i>Philodendron hylaeae</i> G.S. Bunting				X				
<i>Philodendron linnaei</i> Kunth					X			
<i>Philodendron pedatum</i> (Hook.) Kunth	X							
ARALIACEAE (ARL)								
<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	X	X	X					
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyermark. & Frodin						X		
ARECACEAE (ARC)								
<i>Astrocaryum acaule</i> Mart.							X	
<i>Astrocaryum gynacanthum</i> Mart.	X	X	X	X	X			
<i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart.	X	X	X	X	X	X		
<i>Bactris hirta</i> Mart.					X	X		
<i>Bactris simplicifrons</i> Mart.	X	X	X	X	X			
<i>Bactris</i> sp.				X				
<i>Desmoncus mitis</i> Mart.	X							
<i>Euterpe catinga</i> Wallace var. <i>catinga</i>	X		X					
<i>Euterpe precatoria</i> Mart.	X	X	X	X	X	X		
<i>Geonoma deversa</i> (Poit.) Kunth	X		X		?			
<i>Geonoma interrupta</i> (Ruiz & Pav.) Mart.					X			
<i>Geonoma leptospadix</i> Trail.						X		
<i>Geonoma macrostachys</i> Mart.	X							
<i>Iriartella setigera</i> (Mart.) H. Wendl.	X	X	X		X	X	X	
<i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.	X	X	X				X	
<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H. Wendl.	X	X						
ASTERACEAE								
<i>Stenopadus talaumifolius</i> S.F. Blake							X	
BIGNONIACEAE (BIG)								

<i>Anemopaegma chrysoleucum</i> (Kunth) Sandwith		X		
<i>Arrabidaea nigrescens</i> Sandwith	X X X	X X X		
<i>Arrabidaea</i> sp.		X X		
<i>Digomphia densicoma</i> (Mart. ex DC.) Pilg.			X	
<i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.) D. Don	X	X		
<i>Jacaranda obtusifolia</i> Bonpl.				
<i>Tabebuia subtilis</i> Sprague & Sandwith	X			
BIG Indet		X		
BOMBACACEAE (BOM)				
<i>Pachira gracilis</i> (A. Robyns) W.S. Alverson			X	
BONNETIACEAE				
<i>Bonnetia sessilis</i> Benth.			X	
BORAGINACEAE (BOR)				
<i>Cordia bicolor</i> A. DC.	X			
<i>Cordia nodosa</i> Lam.	X X X X X			
<i>Cordia</i> aff. <i>exaltata</i> Lam.	X	X		
BROMELIACEAE (BML)				
<i>Aechmea bromeliifolia</i> (Rudge) Baker			X	
<i>Guzmania</i> aff. <i>patula</i> Mez & Wercklé			X	
BURMANNIACEAE (BMN)				
<i>Dictyostega orobanchoides</i> (Hook.) Miers			X	
<i>Gymnosiphon cymosus</i> (Benth.) Benth. & Hook. f.	X			
<i>Gymnosiphon divaricatus</i> (Benth.) Benth. & Hook. f.	X			
BURSERACEAE (BRS)				
<i>Crepidospermum rhoifolium</i> (Benth.) Triana & Planch.	X X X			
<i>Dacryodes chimantensis</i> Steyermark & Maguire	X X X	X		
<i>Dacryodes nitens</i> Cuatrec.	X X			
<i>Dacryodes roraimensis</i> Steyermark & Maguire	X X X			
<i>Dacryodes</i> sp.		X		
<i>Protium altsonii</i> Sandwith		X X		
<i>Protium aracouchini</i> (Aubl.) Marchand	X X X	X		
<i>Protium guianense</i> (Aubl.) Marchand			X	
<i>Protium opacum</i> Swart	X X	X		
<i>Protium sagotianum</i> Marchand	X			
<i>Protium spruceanum</i> (Benth.) Engl.	X	X X X		
<i>Protium trifoliolatum</i> Engl.	X		X	
<i>Protium</i> sp. 1	X			
<i>Protium</i> sp. 2	X			
<i>Trattinnickia burserifolia</i> Mart.	X			
<i>Trattinnickia lawrencei</i> Standl.	X X X			
<i>Trattinnickia</i> sp.		X		
CONNARACEAE (CNN)				
<i>Rourea krukovi</i> Steyermark.		X		
CARYOCARACEAE (CCR)				
<i>Caryocar montanum</i> Prance		X		
<i>Caryocar pallidum</i> A.C. Sm.	X			
CECROPIACEAE (CEC)				
<i>Coussapoa asperifolia</i> Trécul subsp. <i>magnifolia</i> (Trécul) Akkermans & C.C. Berg			X	
<i>Pourouma bicolor</i> Mart.	X			

<i>Pourouma</i> aff. <i>cecropiifolia</i> Mart.			X X X	
<i>Pourouma</i> aff. <i>cucura</i> Standl. & Cuatrec.			X	
<i>Pourouma guianensis</i> Aubl.		X X		X
<i>Pourouma melinonii</i> Benoist		X X		
<i>Pourouma minor</i> Benoist		X	X	
<i>Pourouma tomentosa</i> Mart. ex Miq.			X	
<i>Pourouma</i> sp.			X	
CELASTRACEAE (CEL)				
<i>Gouania glabra</i> Aubl.		X X X		
<i>Maytenus</i> aff. <i>longistipitata</i> Steyermark.			X X	
CHRYSOBALANACEAE (CHB)				
<i>Couepia foveolata</i> Prance			X	
<i>Couepia guianensis</i> Aubl.		X X		
<i>Hirtella bicornis</i> Mart. & Zucc.		X X X		
<i>Hirtella bullata</i> Benth.			X	
<i>Hirtella deflexa</i> Maguire			X	
<i>Hirtella hispida</i> Miq.			X	
<i>Hirtella silicea</i> Griseb.			X	
<i>Hirtella</i> sp.			X	
<i>Licania boyanii</i> Tutin		X		
<i>Licania canescens</i> Benoist		X		
<i>Licania</i> aff. <i>guianensis</i> (Aubl.) Griseb.			X	
<i>Licania intrapetiolaris</i> Spruce ex Hook. f.		X X X X X	X	
<i>Licania leucosepala</i> Griseb.			X	
<i>Licania octandra</i> (Hoffmanns. ex Roem. & Schult.) Kuntze		X X X X	X	
<i>Licania parviflora</i> Benth.			X	
<i>Licania steyermarkii</i> Maguire	X X X	X		
CLusiaceae (CLU)				
<i>Caripa densifolia</i> Mart.		X X		
<i>Caripa punctulata</i> Ducke			X X	
<i>Caripa richardiana</i> Cambess.		X		
<i>Caripa tereticaulis</i> Tul.	X		X X	
<i>Chrysophlamys membranacea</i> Planch. & Triana			X X	
<i>Clusia huberi</i> Pipoly				X
<i>Clusia</i> sp.	X		X	
<i>Mahorea exstipulata</i> Benth.			X	
<i>Symphonia globulifera</i> L. f.			X	
<i>Tovomita</i> aff. <i>eggarsii</i> Vesque	X X			
<i>Tovomita gracilipes</i> Planch. & Triana		X		
<i>Tovomita schomburgkii</i> Planch. & Triana		X X X		
<i>Tovomita</i> aff. <i>tenuiflora</i> Benth. ex Planch. & Triana		X		
<i>Tovomita</i> sp.			X X X	
<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Pers.			X	
CAESALPINIACEAE (CSL)				
<i>Bauhinia guianensis</i> Aubl.		X X X X	X	
<i>Bauhinia rutilans</i> Spruce ex Benth.		X		
<i>Eperua jenmanii</i> Oliv.		X X		
<i>Macrolobium longeracemosum</i> Amshoff			X	
<i>Senna</i> sp.			X	
<i>Tachigali guianensis</i> (Benth.) Zarucchi & Herend.	X			

<i>Tachigali rusbyi</i> Harms	X	X		
<i>Tachigali</i> sp.		X	X	
CYCLANTHACEAE (CYC)				
<i>Asplundia venezuelensis</i> Harling		X		
CONVOLVULACEAE (CNV)				
<i>Maripa scandens</i> Aubl.	X			
COSTACEAE (COS)				
<i>Costus spiralis</i> (Jacq.) Roscoe	X			
CYPERACEAE (CYP)				
<i>Calyptrocarya bicolor</i> (H. Pfeiff.) T. Koyama	X	X		
<i>Calyptrocarya glomerulata</i> (Brongn.) Urb.	X	X		
<i>Diplasia karatifolia</i> L.C. Rich.	X X			
<i>Hypolytrum pulchrum</i> (Rudge) H. Pfeiff.		X X		
<i>Rhynchospora holoschoenoides</i> (Rich.) Herter		X		
DICHRONIACEAE (DCH)				
<i>Tapura guianensis</i> Aubl.		X	X	
DILLENIACEAE (DLL)				
<i>Pinzona coriacea</i> Mart. & Zucc.	X	X	X	
ELAEOCARPACEAE (ELC)				
<i>Sloanea aff. boliviensis</i> Steyermark.			X	
<i>Sloanea eichleri</i> K. Schum.		X	X	
<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.			X	
<i>Sloanea aff. macrophylla</i> Benth. ex Turcz.	X	X	X	
<i>Sloanea</i> sp.	X		X	
ERICACEAE (ERI)				
<i>Satyria panurensis</i> (Benth. ex Meisn.) Hook. f. ex Nied.			X	
ERI Indet				X
ERYTHROXYLACEAE (ERX)				
<i>Erythroxylum citrifolium</i> A. St.-Hil.	X			
<i>Erythroxylum mucronatum</i> Benth.			X	
EUPHORBIACEAE (EUP)				
<i>Aparisthium cordatum</i> (A. Juss.) Baill.	X			
<i>Alchornea discolor</i> Poepp.	X			
<i>Conceveiba guianensis</i> Aubl.		X	X	
<i>Conceveiba ptariana</i> (Steyermark.) Jabl.			X	
<i>Croton palanostigma</i> Klotsch		X	X	X
<i>Hieronyma oblonga</i> (Tul.) Müll. Arg.	X	X	X	X
<i>Mabea aff. nitida</i> Spruce ex Benth.	X			
<i>Mabea subsessilis</i> Pax & K. Hoffm.	X	X	X	X
<i>Mabea taquari</i> Aubl.		X		
<i>Mabea</i> sp.	X			
<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	X		X	
<i>Micrandra rossiana</i> R.E. Schult.	X	X		
<i>Micrandra siphonoides</i> Benth.	X	X		
<i>Pausandra martinii</i> Baill.			X	
<i>Pera decipiens</i> (Müll. Arg.) Müll. Arg.		X		
<i>Richeria grandis</i> Vahl		X	X	
<i>Sagotia brachysepala</i> (Müll. Arg.) Secco	X			
EUP Indet 1		X		
EUP Indet 2		X	X	
FABACEAE (FAB)				
<i>Alidina</i> sp.				X

<i>Alexa cowanii</i> Yakovlev	X	X		
<i>Alexa confusa</i> Pittier	X	X	X	
<i>Clathrotropis aff. brachypetala</i> (Tul.) Kleinhoochte		X		
<i>Dalbergia foliosa</i> (Benth.) A.M.V. de Carvalho			X	
<i>Diplotropis purpurea</i> (Rich.) Amshoff		X		
<i>Diplotropis</i> sp.				X
<i>Hymenolobium heterocarpum</i> Ducke		X	X	
<i>Lonchocarpus utilis</i> A.C. Sm.	X			
<i>Machaerium inundatum</i> (Mart. ex Benth.) Ducke	X			
<i>Machaerium madeirense</i> Pittier	X	X	X	X
<i>Machaerium myrianthum</i> Spruce ex Benth.			X	
<i>Machaerium</i> sp. 1	X			
<i>Machaerium</i> sp. 2	X			
<i>Swartzia arborea</i> (Aubl.) Pittier		X	X	
<i>Swartzia laevigarpa</i> Amshoff		X	X	X
<i>Swartzia panacoco</i> (Aubl.) R.S. Cowan			X	X
<i>Swartzia piarensis</i> R.S. Cowan	X	X	X	X
<i>Swartzia schomburgkii</i> Benth.			X	
<i>Swartzia steyermarkii</i> R.S. Cowan			X	
<i>Taralea crassifolia</i> (Benth.) Ducke			X	X
FAB Indet 1	X	X		
FAB Indet 2			X	
FAB Indet 3			X	
FAB Indet 4			X	
FLACOURTIACEAE (FLC)				
<i>Banara nitida</i> Spruce ex Benth.				X
<i>Casearia arborea</i> (Rich.) Urb.				X
<i>Casearia javitensis</i> Kunth	X	X	X	
<i>Casearia</i> sp.				X
<i>Euceraea nitida</i> Mart.				X
<i>Ryania dentata</i> (Kunth) Miq.				X
FLC Indet				X
GENTIANACEAE (GEN)				
<i>Voyria acuminata</i> Benth.			X	
<i>Voyria aphylla</i> (Jacq.) Pers.		X	X	
<i>Voyriella parviflora</i> (Miq.) Miq.			X	
GESNERIACEAE (GES)				
<i>Besleria parviflora</i> L.E. Skog & Steyermark.				X
<i>Codonanthe crassifolia</i> (H. Focke) C.V. Morton			X	
GNETACEAE (GNE)				
<i>Gnetum leyboldii</i> Tul.				X
HELICONIACEAE (HEL)				
<i>Heliconia acuminata</i> Rich.		X		X
HUMIRIACEAE (HOU)				
<i>Sacoglottis guianensis</i> Benth.			X	
HOU Indet		X	X	
HIPPOCRATEACEAE (HPC)				
<i>Cheiloclinium cognatum</i> (Miers) A.C. Sm.				X
<i>Cheiloclinium serratum</i> (Cambess.) A.C. Sm.			X	
<i>Pristimera nervosa</i> (Miers) A.C. Sm.			X	X
<i>Tontelea ovalifolia</i> (Miers) A.C. Sm.	X	X	X	X

HUGONIACEAE (HUG)					
<i>Hebeptetalum</i> sp.		X			
ICACINACEAE (ICC)					
<i>Dendrobangia boliviiana</i> Rusby			X		
<i>Discophora guianensis</i> Miers	X	X	X	X	X
<i>Discophora</i> sp.			X	X	X
<i>Emmotum conjunctum</i> R.A. Howard					X
IXONANTHACEAE (IXO)					
<i>Ochthocosmus roraimae</i> Benth.	X			X	
LACISTEMATACEAE (LCS)					
<i>Lacistema aggregatum</i> (Berg.) Rusby				X	
LAURACEAE (LAU)					
<i>Aiouea myristicoides</i> Mez	X	X			
<i>Aniba panurensis</i> (Meisn.) Mez	X				
<i>Aniba taubertiana</i> Mez	X	X			
<i>Cinnamomum triplinerve</i> (Ruiz & Pav.) Kos-term.				X	
<i>Endlicheria</i> aff. <i>anomala</i> (Nees) Mez	X	X			
<i>Endlicheria bracteata</i> Mez			X		
<i>Endlicheria dictifarinosa</i> C.K. Allen			X	X	
<i>Endlicheria</i> sp.		X	X		
<i>Ocotea</i> aff. <i>cernua</i> (Nees) Mez	X	X	X	X	X
<i>Ocotea cujumary</i> Mart.	X	X			
<i>Ocotea leucoxylon</i> (Sw.) Laness		X	X		
<i>Ocotea neesiana</i> (Miq.) Kosterm.	X			X	
<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees				X	X
<i>Ocotea schomburgkiana</i> (Nees) Mez	X				
<i>Ocotea splendens</i> (Meisn.) Baill.	X	X		X	
<i>Ocotea</i> sp. 1	X				
<i>Ocotea</i> sp. 2		X			
<i>Ocotea</i> sp. 3	X	X	X	X	X
<i>Ocotea</i> sp. 4	X	X	X	X	X
<i>Ocotea</i> sp. 6			X		
<i>Ocotea</i> sp. 7				X	
<i>Ocotea</i> sp. 8			X		
<i>Rhodostemonodaphne kunthiana</i> (Nees) Rohwer				X	
<i>Sextonia rubra</i> (Mez) van der Werff				X	
LAU Indet 8	X	X	X	X	
LAU Indet 10	X				
LAU Indet 12			X	X	
LAU Indet 14		X	X	X	
LAU Indet 15			X		
LAU Indet 16			X	X	
LAU Indet 17			X	X	
LAU Indet 18			X	X	
LAU Indet 19				X	
LAU Indet 24				X	
LECYTHIDACEAE (LCY)					
<i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) S.A. Mori	X	X	X	X	X
<i>Eschweilera</i> aff. <i>decolorans</i> Sandwith			X		
<i>Eschweilera subglandulosa</i> (Steud. ex O. Berg) Miers			X		

<i>Eschweilera</i> sp.					X
LOGANIACEAE (LOG)					
<i>Strychnos mitscherlichii</i> M.R. Schomb.				X	
<i>Strychnos peckii</i> B.L. Rob.				X	X
MALPIGHIACEAE (MLP)					
<i>Byrsinima aerugo</i> Sagot				X	X
<i>Byrsinima stipulacea</i> A. Juss.				X	
MARANTACEAE (MRN)					
<i>Calathea acuminata</i> Steyermark			X		
<i>Ischnosiphon longiflorus</i> K. Schum.			X		
<i>Monotagma plurispicatum</i> (Körn.) Schum.			X		X
<i>Monotagma tomentosum</i> K. Schum. ex Loes.		X			
<i>Monotagma spicatum</i> (Aubl.) J.F. Macbr.		X		X	
MELIACEAE (MEL)					
<i>Guarea kunthiana</i> A. Juss.					X
<i>Trichilia schomburgkii</i> C. DC.		X	X		
<i>Trichilia septentrionalis</i> C. DC.		X	X		
<i>Trichilia</i> sp.			X		
MELASTOMATACEAE (MLS)					
<i>Clidemia bernardii</i> Wurdack				X	X
<i>Clidemia conglobata</i> DC.				X	
<i>Clidemia involucrata</i> DC.				X	
<i>Graffenreida caryophyllea</i> Triana					X
<i>Henriettea</i> cf. <i>ramiflora</i> (Sw.) DC.			X		
<i>Henriettea</i> cf. <i>stellaris</i> O. Berg ex Triana			X		
<i>Leandra aristigera</i> (Naudin) Cogn.				X	
<i>Leandra chaetodon</i> (DC.) Cogn.			X		
<i>Leandra clidemoides</i> (Naudin) Wurdack				X	
<i>Leandra divaricata</i> (Naudin) Cogn.		X			
<i>Leandra purpurea</i> Gleason				X	
<i>Loreya</i> aff. <i>arborescens</i> (Aubl.) DC.	X		X	X	
<i>Maieta guianensis</i> Aubl.		X	X		
<i>Maieta poeppigii</i> Mart. ex Cogn.		X	X		
<i>Miconia</i> aff. <i>chrysophylla</i> (Rich.) Urb.	X				
<i>Miconia dispar</i> Benth.			X	X	X
<i>Miconia holosericea</i> (L.) DC.	X	X		X	
<i>Miconia impetiolaris</i> (Sw.) D. Don ex DC.			X	X	X
<i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.		X			
<i>Miconia pseudocapsularis</i> Wurdack					X
<i>Miconia pubipetala</i> Miq.			X		
<i>Miconia punctata</i> (Desr.) D. Don ex DC.				X	X
<i>Miconia solmsii</i> Cogn.		X			
<i>Miconia splendens</i> (Sw.) Griseb.			X	X	
<i>Miconia</i> aff. <i>tetraspermoides</i> Wurdack	X	X		X	
<i>Miconia tomentosa</i> (Rich.) D. Don ex DC.		X	X		
<i>Miconia</i> sp.				X	
<i>Miconia</i> sp. 8			X		
<i>Miconia</i> sp. 11			X		
<i>Miconia</i> sp. 12			X		
<i>Mouriri brevipes</i> Hook.	X				
<i>Mouriri myrtifolia</i> Spruce ex Triana			X	X	
<i>Mouriri sagotiana</i> Triana			X		

<i>Mouriri sideroxylon</i> Sagot ex Triana	X		X		
<i>Mouriri</i> sp.			X	X	
<i>Tococa guianensis</i> Aubl.		X			
<i>Votomita roraimensis</i> Morley			X		
MLS Indet 1	X				
MLS Indet 2		X			
MLS Indet 3				X	
MENDONCIACEAE (MND)					
<i>Mendoncia cardonae</i> Leonard			X		
MIMOSACEAE (MIM)					
<i>Abarema jupunba</i> (Willd.) Britton & Killip		X		X	
<i>Enterolobium schomburgkii</i> (Benth.) Benth.	X	X	X		
<i>Inga</i> aff. <i>alba</i> (Sw.) Willd.	X	X		X	
<i>Inga capitata</i> Desv.			X		
<i>Inga gracilifolia</i> Benth.				X	
<i>Inga lateriflora</i> Miq.	X	X			
<i>Inga laurina</i> (Sw.) Willd.			X		
<i>Inga multijuga</i> Benth.	X				
<i>Inga pilosula</i> (Rich.) J.F. Macbr.			X		
<i>Inga splendens</i> Willd.				X	
<i>Inga thibaudiana</i> DC.		X	X	X	
<i>Inga umbellifera</i> (Vahl) Steud.				X	
<i>Pentaclethra macroloba</i> (Willd.) Kunze	X	X	X		
<i>Stryphnodendron pulcherrimum</i> (Willd.) Hochr.		X		X	
<i>Zygia</i> aff. <i>latifolia</i> (L.) Fawc. & Rendle			X		
MONIMIACEAE (MNM)					
<i>Mollinedia ovata</i> Ruiz & Pav.			X	X	
<i>Mollinedia</i> sp.				X	
<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.			X		
<i>Siparuna reginæ</i> (Tul.) A. DC.		X	X		
MENIPERMACEAE (MNS)					
<i>Abuta imene</i> (Mart.) Eichler		X		X	
<i>Abuta obovata</i> Diels	X			X	
<i>Abuta rufescens</i> Aubl.		X		X	
MORACEAE (MOR)					
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	X				
<i>Brosimum rubescens</i> Taub.		X			
<i>Brosimum utile</i> (Kunth) Oken ex J. Presl		X			
<i>Clarisia ilicifolia</i> (Spreng.) Lanj. & Rossberg	X	X		X	
<i>Ficus gomelleira</i> Kunth & C.D. Bouché	X				
<i>Ficus guianensis</i> Desv. ex Ham.				X	
<i>Ficus insipida</i> Willd.			X		
<i>Ficus</i> sp.				X	
<i>Helicostylis scabra</i> (J.F. Macbr.) C.C. Berg	X				
<i>Helicostylis tomentosa</i> (Poepp. & Endl.) Rusby		X			
<i>Pseudolmedia laevis</i> (Ruiz & Pav.) J.F. Macbr.	X				
<i>Pseudolmedia laevigata</i> Trécul	X		X		
<i>Sorocea muriculata</i> Miq.	X				
<i>Trymatococcus amazonicus</i> Poepp. & Endl.	X				
MYRISTICACEAE (MYS)					
<i>Iryanthera hostmannii</i> (Benth.) Warb.	X	X		X	
<i>Iryanthera juruensis</i> Warb.	X				

<i>Osteophloeum platyspermum</i> (Spruce ex A. DC.) Warb.	X				
<i>Virola elongata</i> (Benth.) Warb.	X	X	X	X	X
<i>Virola sebifera</i> Aubl.				X	
<i>Virola theiodora</i> (Spruce ex Benth.) Warb.				X	
MYS Indet (corteza negra)				X	
MYRSINACEAE (MRS)					
<i>Cybianthus fulvopulverulentus</i> (Mez) G. Agostini					X
<i>Cybianthus grandifolius</i> (Mez) G. Agostini		X	X		
<i>Cybianthus punctatus</i> (Mez) G. Agostini				X	
MRS Indet 1		X			
MRS Indet 2				X	
MYRTACEAE (MRT)					
<i>Eugenia</i> aff. <i>anastomosans</i> DC.	X	X		X	
<i>Eugenia tapacumensis</i> O. Berg				X	
<i>Eugenia</i> sp.1				X	X
<i>Eugenia</i> sp. 2				X	
<i>Myrcia bracteata</i> (Rich.) DC.				X	X
<i>Myrcia paivae</i> O. Berg	X	X	X	X	X
MRT Indet 1		X			
OCHNACEAE (OCH)					
<i>Elvasia elvasioides</i> (Planch.) Gilg				X	
<i>Ouratea ferruginea</i> Engl.				X	
<i>Ouratea ramosissima</i> Maguire & Steyermark					X
OLACACEAE (OLC)					
<i>Heisteria</i> aff. <i>ovata</i> Benth.				X	
ORCHIDACEAE (ORC)					
<i>Brassia bidens</i> Lindl.					X
<i>Dichaea</i> aff. <i>trinitensis</i> Gleason		X			
<i>Maxillaria auyantepuiensis</i> Foldats					X
<i>Maxillaria conferta</i> (Griseb.) C. Schweinf. ex León				X	
<i>Myoxanthus simplicicaulis</i> (C. Schweinf.) Luer				X	
<i>Pleurothallis ruscifolia</i> (Jacq.) R. Br.				X	
<i>Polystachya concreta</i> (Jacq.) Garay & H.R. Sweet				X	
<i>Scaphyglottis fusiformis</i> (Griseb.) Schult.				X	
<i>Sobralia elisabethae</i> R.H. Schomb.				X	
POLYGALACEAE (PGL)					
<i>Bredemeyera</i> sp.				X	
<i>Moutabea guianensis</i> Aubl.		X			
PGL Indet 1				X	
PIPERACEAE (PIP)					
<i>Peperomia alata</i> Ruiz & Pav.				X	
<i>Peperomia obtusifolia</i> (L.) A. Dietr.				X	
<i>Peperomia ouabiana</i> C. DC.				X	
<i>Piper arboreum</i> Aubl.				X	X
<i>Piper bartlingianum</i> (Miq.) C. DC.				X	
<i>Piper ciliatum</i> Yunck.				X	
<i>Piper consanguineum</i> Kunth				X	
<i>Piper demeraranum</i> (Miq.) C. DC.				X	
<i>Piper otto-huberi</i> Steyermark				X	
POACEAE (POA)					

<i>Olyra ecaudata</i> Döll		X			
<i>Olyra fasciculata</i> Trin.					
<i>Olyra micrantha</i> (Kunth) Davidse & Zuloaga	X				
<i>Panicum stoloniferum</i> Poir.		X			
QUIINACEAE (QII)					
<i>Quiina cruegeriana</i> Griseb.			X X		
<i>Quiina guianensis</i> Aubl.	X	X X			
<i>Quiina obovata</i> Tul.	X				
RHIZOPHORACEAE (RHZ)					
<i>Cassipourea guianensis</i> Aubl.	X	X			
<i>Sterigmapetalum guianense</i> Steyerm.	X	X	X		
RUBIACEAE (RUB)					
<i>Alibertia acuminata</i> (Benth.) Sandwith		X			
<i>Duroia boliviensis</i> Steyerm.			X		
<i>Elaeagia maguirei</i> Standl.		X X			
<i>Ferdinandusa goudotiana</i> K. Schum.			X		
<i>Isertia hypoleuca</i> Benth.	X	X			
<i>Ladenbergia lambertiana</i> (A. Braun ex Mart.) Klotzsch			X		
<i>Notopleura uliginosa</i> (Sw.) Bremek.			X		
<i>Pagamea capitata</i> Benth.			X		
<i>Palicourea longistipulata</i> (Müll. Arg.) Standl.			X		
<i>Palicourea nitidella</i> (Müll. Arg.) Standl.	X	X			
<i>Psychotria capitata</i> Ruiz & Pav.		X			
<i>Psychotria cupularis</i> (Müll. Arg.) Standl.			X		
<i>Psychotria deflexa</i> DC.	X				
<i>Psychotria hoffmannseggiana</i> (Willd. ex Roem. & Schult.) Müll. Arg.	X				
<i>Psychotria iodotricha</i> Müll. Arg.	X	X			
<i>Psychotria phaneroloma</i> Standl. & Steyerm.	X				
<i>Psychotria platypoda</i> DC.	X	X			
<i>Psychotria poeppigiana</i> Müll. Arg.	X	X			
<i>Psychotria polyccephala</i> Benth.	X				
<i>Psychotria racemosa</i> Rich.	X				
<i>Psychotria tepuiensis</i> (Steyerm.) Steyerm.			X X		
<i>Psychotria variegata</i> Steyerm.	X X				
<i>Psychotria</i> sp.			X		
<i>Remijia roraimae</i> (Benth.) K. Schum.	X				
SABIACEAE (SAB)					
<i>Meliosma herbertii</i> Rolfe			X		
SAPINDACEAE (SAP)					
<i>Cupania scrobiculata</i> Rich.			X X X		
<i>Matayba arborescens</i> (Aubl.) Radlk.	X				
<i>Matayba peruviana</i> Radlk.			X		
<i>Matayba ptariana</i> Steyerm.			X		
<i>Paullinia rufescens</i> Rich. ex Juss.			X		
<i>Toulicia</i> sp.	X X				
<i>Talisia chartacea</i> Acev.-Rodr.	X				
<i>Talisia macrophylla</i> (Mart.) Radlk.	X X X X				
<i>Talisia nervosa</i> Radlk.		X X	X		
<i>Talisia</i> sp.			X X		
SAP Indet 1	X X				
SAP Indet 2					

SIMAROUBACEAE (SMR)					
<i>Simarouba amara</i> Aubl.			X	X	
SAPOTACEAE (SPT)					
<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i> (Pierre) Baehni			X	X	
<i>Elaeoluma nuda</i> (Baehni) Aubrév.				X	
<i>Micropholis guyanensis</i> (A. DC.) Pierre		X		X	
<i>Pouteria bangii</i> (Rusby) T.D. Penn.				X X	
<i>Pouteria cuspidata</i> (A. DC.) Baehni			X X		
<i>Pouteria eugenifolia</i> (Pierre) Baehni	X				
<i>Pouteria guianensis</i> Aubl.	X X		X X X		
<i>Pradosia schomburgkiana</i> (A. DC.) Cronquist				X X	
SPT Indet 3			X		
SPT Indet 2				X X	
SPT Indet 1			X		
STERCULIACEAE					
<i>Herrania lemniscata</i> (R.H. Schomb.) R.E. Schult.				X	
STRELITZIACEAE (STZ)					
<i>Phenakospermum guyannense</i> (Rich.) Endl.		X X X X			
SYMPLOCACEAE (SYM)					
<i>Symplocus martinicensis</i> Jacq.			X		
THEACEAE (TEA)					
<i>Gordonia fruticosa</i> (Schrad.) H. Keng			X		
VIOLACEAE (VIO)					
<i>Amphirrhox longifolia</i> (A. St.-Hil.) Spreng.	X				
<i>Leonia cymosa</i> Mart.	X				
<i>Leonia glycycarpa</i> Ruiz & Pav.			X		
<i>Rinorea flavescentia</i> (Aubl.) Kuntze	X X	X			
<i>Rinorea macrocarpa</i> (C. Mart. ex Eichler) Kuntze	X				
VISCACEAE (VIS)					
<i>Phoradendron</i> sp.			X		
VOCHysiaceae (VOC)					
<i>Erisma uncinatum</i> Warm.			X		
<i>Qualea</i> sp.	X	X X			
<i>Ruizterania ferruginea</i> (Steyerm.) Marc.-Berti			X		
<i>Vochysia surinamensis</i> Staflieu	X		X		
FAMILIAS INDETERMINADAS					
<i>Flia</i> Indet 1		X X			
<i>Flia</i> Indet 2		X			
<i>Flia</i> Indet 3		X X			
<i>Flia</i> Indet 4			X		
<i>Flia</i> Indet 5			X		
<i>Flia</i> Indet 6	X				
<i>Flia</i> Indet 7 (fragancia hedionda)			X		
<i>Flia</i> Indet 8 (corteza caediza)			X		
<i>Flia</i> Indet 9 (látex ámbar, fragancia dulce)			X		
<i>Flia</i> Indet 10 (fragancia a vainilla)			X		
ASPLENIACEAE (ASL)					
<i>Asplenium serratum</i> L.			X		
CYATHEACEAE (CTH)					
<i>Cyathea cyatheoides</i> (Desv.) K.U. Kramer			X X		
<i>Cyathea pungens</i> (Willd.) Domin			X		

DAVALLIACEAE (DAV)						
<i>Nephrolepis rivularis</i> (Vahl) Mett. ex Krug			X			
DENNSTAEDTIACEAE (DST)						
<i>Lindsaea</i> sp.		X				
DRYOPTERIDACEAE (DRY)				X		
<i>Cyclodium guianense</i> (Klotzsch) van der Werff ex L.D. Gómez				X		
<i>Elaphoglossum glabellum</i> J. Sm.	X					
<i>Elaphoglossum raywaense</i> (Jenman) Alston		X				
<i>Oleandra pilosa</i> Hook.		X				
<i>Triplophyllum funestum</i> (Kunze) Holttum			X			
GRAMMITIDACEAE (GMM)						
<i>Terpsichore staheliana</i> (Posth.) A.R. Sm.		X				
<i>Terpsichore taxifolia</i> (L.) A.R. Sm.		X				
HYMENOPHYLLACEAE (HMP)						

Hymenophyllum <i>polyanthos</i> Sw.			X			
MARATTIACEAE (MTT)						
<i>Danaea simplicifolia</i> Rudge			X			
POLYPODIACEAE (PLP)						
<i>Microgramma lycopodioides</i> (L.) Copel.				X		
SELAGINELLACEAE (SEL)						
<i>Selaginella</i> sp.					X	
THELYPTERIDACEAE (THL)						
<i>Thelypteris leprieuri</i> (Hook.) R.M. Tryon					X	
VITTARIACEAE (VITT)						
<i>Polytaenium cajennense</i> (Desv.) Benedict					X	
TOTALES	1	1	1	8	1	1
	3	3	3	2	4	0
	6	2	9	7	1	2

BOSQUES SECOS MACROTÉRMICOS DE VENEZUELA

Gerardo A. Aymard C.¹, José A. Farreras P.¹ y Richard Schargel^{1†}

INTRODUCCIÓN

Los bosques secos neotropicales representan unos de los ecosistemas más interesantes del planeta (Janzen, 1988a,b; Pennington *et al.*, 2006, 2009), bien sea por sus numerosas unidades de vegetación (Bullock *et al.*, 1995; Linares-Palomino *et al.*, 2011), diversidad de formas de vida (Medina, 1995), valores bajos/medios de diversidad alpha (Gentry, 1995; Phillips & Miller, 2002) y su alta resiliencia. A pesar de su importancia biológica, esta zona de vida ha estado sometida a una intensa tasa de deforestación, durante las últimas seis décadas (Trejo & Dirzo, 2000; Gillespie *et al.*, 2000; 2004; Miles *et al.*, 2006; Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa, 2010). Como consecuencia, las regiones que tenían extensos bosques secos, en la actualidad solamente poseen numerosos fragmentos de vegetación original, mezclados con vegetación secundaria, tierras agrícolas, pastizales, matorrales y sabanas (Harvey *et al.*, 2007; Vázquez *et al.*, 2008; Gardner *et al.*, 2009). En Venezuela, al presente las grandes áreas de bosques secos han desaparecido, principalmente las situadas en la región norte del río Orinoco (Veillon, 1976; Aymard, 2005; Fajardo *et al.*, 2005; Huber *et al.*, 2006; Aymard & González, 2007. Madi *et al.*, en este libro), debido al poco consenso de integrar los ambientes modificados por el hombre con la conservación de la biodiversidad, y al escaso interés en utilizar los planes de manejo forestal diseñados para lograr un equilibrio en la explotación y conservación del bosque natural.

Las actividades humanas han modificado en gran escala la estructura y la composición florística de los bosques tropicales secos, actualmente, considerados como el ecosistema con las mayores tasas de intervención y perdida de biodiversidad en el mundo (Prance, 2006; Pennington *et al.*, 2006; Castillo-Campos *et al.*, 2008; Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa, 2010). Por lo que se requieren esfuerzos urgentes para evaluar los cambios de la vegetación a través del tiempo en los remanentes boscosos y nuevos planes de conservación, que involucren los servicios que prestan estos ecosistemas intensamente alterados con la valoración de la biodiversidad (Dos Santos *et al.*, 2007; Padilla-Gil & Halffter, 2007; Chazdon *et al.*, 2009).

Se utilizó el nombre de bosques secos basándose en los conceptos de Veillon (1989), Murphy & Lugo (1986; 1995) y Pennington *et al.* (2000; 2006), autores que consideran que bosques secos tropicales los representan las comunidades vegetales situadas

principalmente en regiones macrotérmicas ($\geq 25^{\circ}$ C), con precipitaciones entre 900-1700 mm anuales, de tres a siete meses áridos (< 100 mm), los cuales poseen una cantidad considerable especies que pierden su follaje durante el período de los meses áridos. Los porcentajes de especies y el número de individuos que pierden el follaje, han sido variables ampliamente utilizadas para clasificar esta zona de vida en bosques decíduos o semídecíduos. Sin embargo, esta denominación abarca tanto a bosques secos como húmedos, en virtud que ambas comunidades poseen taxa de naturaleza siempre-verde o con cierto grado de deciduidad (Vareschi, 1992; González, 2003a). Para utilizar clasificaciones por porcentajes se tienen que conocer las cifras exactas del número de especies decíduas de una región en particular; en virtud que el porcentaje de especies que pierden su follaje puede variar año tras año por las variaciones locales de retención de humedad edáfica, precipitación y topografía, factores que determinan que muchas especies se comporten como brevidecíduos o decíduas facultativos (ej. *Swietenia macrophylla*, *Licania pyrifolia*, *Pachira insignis*, y *Vochysia lehmannii*).

Para los alcances de la presente contribución, las descripciones de la vegetación boscosa se organizaron en dos grandes sectores, el norte y sur del río Orinoco (Figura 1). El sector norte se dividió en la región noroccidental (estados Falcón, Lara, Trujillo y Zulia), Central (estados Miranda, Yaracuy), sectores de los estados Sucre, Nueva Esparta y los Llanos venezonales. Para esta bioregión, se utilizó la clasificación de paisajes geomorfológicos propuesta por Schargel (2007). Autor que dividió la región en: Llanos Occidentales altos e intermedios (Planicies aluviales del Pleistoceno (recientes y actuales) y meridionales (Planicies eólicas limosas, Altiplanicie de Apure meridional, Llanos Centrales altos y bajos (colinas con coberturas del Cuaternario, sobre rocas del Terciario, altiplanicies de los Llanos centrales) y los Llanos Orientales altos, de planicie de sedimentación fluvial y las altiplanicies de los Llanos Orientales (Figura 2). El sector al sur del río Orinoco se dividió en las regiones del noreste, centro y noroeste del estado Bolívar, norte del estado Amazonas y pequeñas áreas en el Alto río Orinoco.

Se tomó en cuenta las zonas de transición entre comunidades secas a muy secas, las cuales pueden ser muy ajustadas donde el clima sufre cambios drásticos en cortas distancias, o al contrario extenderse a través de grandes extensiones de terreno con clima similares, variaciones ampliamen-

¹UNELLEZ-Guanare, Programa de Ciencias del Agro y el Mar, Herbario Universitario (PORT), Mesa de Cavacas, estado Portuguesa. VENEZUELA 3350

te observadas y documentadas para la región llanera (Jahn, 1921; Pittier, 1937, 1942, 1948; Pittier & Williams, 1945; Beard, 1946, 1955; Hueck, 1959, 1960, 1978; Tamayo, 1958; Veillon, 1989; Vareschi, 1992; González *et al.*, 2008).

Adicionalmente, este capítulo contiene una gran cantidad de referencias bibliográficas de trabajos realizados en bosques secos venezolanos, los nombres científicos de la gran mayoría de estos

(especialmente los trabajos de J. P. Veillon) se actualizaron a través de la revisión de los herbarios nacionales e internacionales, en la actualidad considerados las fuentes de información más confiable para los estudios de distribución geográfica y conservación de especies vegetales (Loiselle *et al.*, 2008; Bebber *et al.*, 2010; Feeley & Silman, 2011).

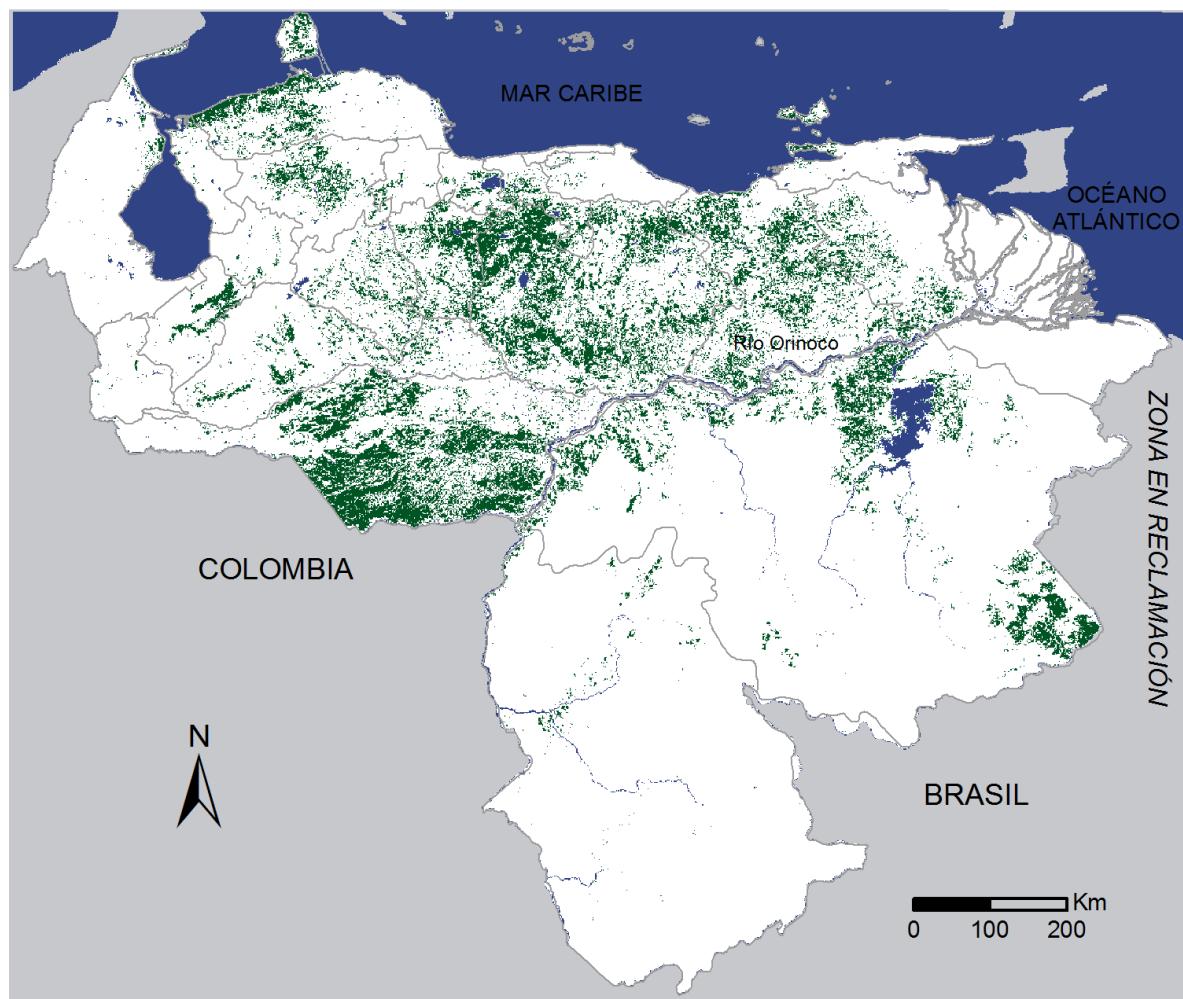


Figura 1. Mapa de vegetación de Venezuela 2010, resaltando las regiones de bosques secos. (Extraído y adaptado por Carlos Pacheco Angulo, Julio-2011 a partir del GlobCover-2009 by ESA & The Université Catholique de Louvain)

SECTOR NORTE

Llanos Occidentales (Planicies aluviales recientes y actuales, Planicies aluviales del Pleistoceno, Planicies Eólicas con Médanos, Planicies Eólicas limosas)

El gran sector de los Llanos Occidentales, comprende la amplia llanura aluvial de la cuenca sedimentaria de Barinas-Apure, la cual comienza en la

base oriental de la Cordillera Andina en los estados Táchira y Barinas (Llanos Occidentales altos) continúa en dirección oeste-este, hasta la región del contacto piedemonte andino cerca de San Carlos. Estas planicies aluviales se extienden en dirección norte-sur en los estados Barinas, Portuguesa y Cojedes (Llanos Occidentales intermedios) hasta la planicie de desborde del río Meta (Llanos Occidentales meridionales o bajos) en el estado Apure. La

vegetación de este sector estuvo vinculada por una gran dinámica fluvial y deposicional muy compleja, producto del proceso de orogenésis en el terciario y de los cambios climáticos durante el Pleistoceno,

especialmente por los repetidos eventos de sequía a finales Holoceno (Leyden, 1985; Graham & Dilcher, 1995; Pennington *et al.*, 2000; Mayle, 2006).

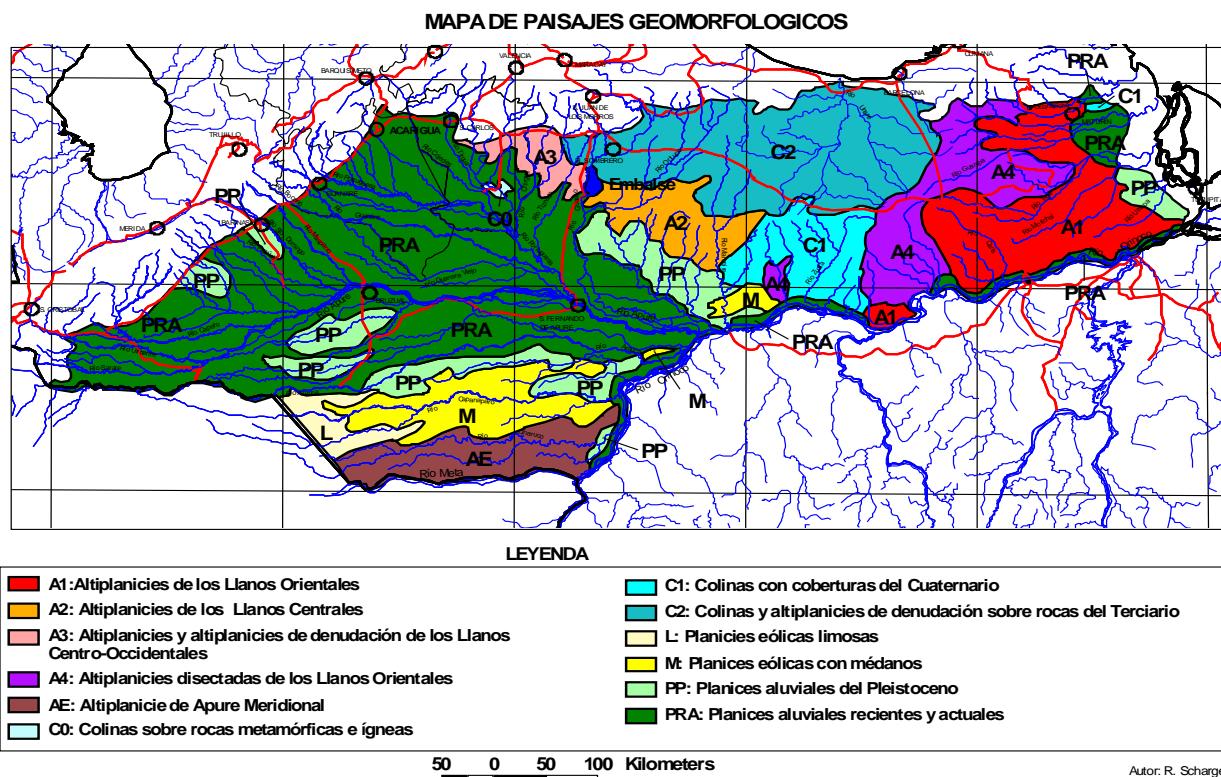


Figura 2. Paisajes geomorfológicos de los Llanos venezolanos (Schargel, 2007).

Piedemonte Andino (Planicies recientes y actuales).

Lisandro Alvarado, fue el primer autor en describir la composición florística de un bosque seco del piedemonte andino ubicado en el sector de las aguas termales “Los Baños”, 16 km al NO de la ciudad de Guanare, estado Portuguesa (Alvarado, 1911). Destaca la presencia de una variada flora, compuesta por “Copeyes” (*Clusia spp.*), “Matapalos” (*Ficus spp.*), “Titín” (*Vochysia lehmanii*), “Cecropias” (*Cecropia peltata*), “Burseras” (*Bursera simaruba*); grandes árboles de la leguminosa denominada “Cartán” (*Centrolobium paraense*), en los declives y cerca de los manantiales crecen “Guaduas” (*Guadua angustifolia*), “Palmiches” (*Carlodovica palmaria*), “Heliconias” (*Heliconia spp.*) y “Dracontiuns” (*Dracontium spp.*). La vegetación boscosa de la región del contacto pie del monte andino con la planicie aluvial reciente y actual, está representada, por una franja de bosques de mediana y baja altura, situados sobre terrazas (lomas) y vegas (valles coluvio-aluviales), mezclados con diferentes tipos de sabanas, arbustales de origen antrópico y charrapales (Rengel *et al.*, 1983; Stergios, 1984). En

1972, J. P. Veillon estableció un parcela de 2.40 Ha sobre laderas del río Canagua, estado Barinas (Veillon, 1997). Utilizando un DAP ≥ 10 cm midió 681 individuos e identificó 99 especies, los taxones más comunes en este sector fueron: *Protium heptaphyllum* (“Tacamajaco”), *Sorocea sprucei* (“Charo”), *Pouteria reticulata* subsp. *reticulata* (“Chupón negro”), *Aniba guianensis* (“Laurel canelo”), *Sapium glandulosum* (“Lechero”), *Brownea macrophylla* (“Rosa de montaña”) y *Duguetia lucida* (“Yaya”).

Al noroeste de la ciudad de Barinas, se han estudiado los bosques con transectos de 0.10 Ha (Rojas y Aymard, 2010), encontrándose comunidades boscosas intervenidas con valores muy altos de densidad (697-1130 individuos) y diversidad alpha (87-140 spp.). Estos bosques están compuestos por comunidades de *Guadua angustifolia* (“Guafa”) y numerosos individuos de *Guarea guidonia* (“Trompillo”), *Attalea butyracea* (“Palma de agua”), *Brosimum alicastrum* subsp. *boliviense* (“Charo”), *Anacardium excelsum* (“Mijao”), *Fissicalyx fendleri* (“Tasajó”) y *Miconia trinervia*. Al sureste de Barinas, en el sector “Los Guasimitos” se estudiaron bosques

sobre taludes dominados por *Tapirira guianensis* ("Palo negro"), *Genipa americana* var. *caruto* ("Caruto") y bosques medios sobre terrazas con presencia de comunidades *Guadua angustifolia* ("Guafa"), *Rollinia exsucca* ("Malageto blanco"), *Parinari pachyphylla* ("Merecurillo"), *Andira surinamensis* ("Carbonero") y *Ouratea gildingii*.

Otros tipos de bosques que se ubican en este sector de los Llanos, son los localizados en el área "El Caimital", a orillas del Río La Yuca, ca. 7 km. al SE de Barrancas. El Bosque "El Caimital" actualmente representa el único remanente de la gran "Selva del Masparro", la cual comenzó a ser intervenida a finales del siglo XIX, e intervenida a mediados del siglo XX (Finol, 1964). Esta área, está bajo la responsabilidad de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales (Universidad de los Andes), razón por la cual, la estructura, composición florística y aspectos ecológicos y silviculturales de la vegetación boscosa han sido estudiados en detalle por numerosos investigadores de esta institución (Lamprecht, 1957, 1962, 1964; Marcano-Berti, 1964; Petit, 1969; Finol, 1964, 1980, Veillon, 1962, 1985, 1986; Ramírez *et al.*, 1997). En una área de 10 Ha, utilizando un diámetro mínimo (DAP) de 10 cm, se midieron 3.126 individuos y se identificaron 90 especies (Veillon, 1997). De acuerdo con todos estos estudios, los bosques del "El Caimital" son pobres en especies y están dominados por *Attalea butyracea* ("Palma de agua"), *Brosimum alicastrum* subsp. *bolivarensis* ("Charo"), *Syagrus sancona* ("Palma sarare"), *Fissicalyx fendleri* ("Tasajo"), *Roystonea oleracea* ("Mapora"), *Protium heptaphyllum* ("Tacamajaco"), Guapira pacurero ("Casabe"), *Melicoccus bijuga* ("Mamón") y *Calycophyllum candidissimum* ("Araguato"). El sector de la cuenca media-alta del río La Yuca, se encuentran comunidades con árboles con alturas entre 15-25 m y presencia de individuos emergentes de hasta 30 m. Su densidad es de mediana a rala, y la estratificación del dosel no es uniforme, debido al grado de intervención a que han estado sometidas comunidades. Entre las especies más comunes se registraron las siguientes: *Ficus insipida* subsp. *insipida* ("Mata palo"), *Brosimum alicastrum* subsp. *bolivarensis* ("Charo") y *Simira lezamae* (Rubiaceae), esta última especie, hasta el presente es endémica de Venezuela.

En 1971, Veillon, levantó una parcela de 4,1 Ha en el alto río Tucupido, estado Portuguesa, en la cual describió bosques con presencia de individuos con alturas entre 25-30 m, una gran diversidad florística (103 especies en 1.274 ind.) y abundantes especies maderables (Veillon, 1997). Estos bosques estaban dominados por *Croton gossypifolius* ("Sangrito"), *Brownea macrophylla* ("Rosa de montaña"), *Banara guianensis* ("Marfilito"), *Pachira quinata* ("Saquisaqui"), *Brosimum alicastrum* subsp. *bolivarensis* ("Charo blanco"), *Lonchocarpus hedyosmus* ("Jebe"), *Pseudanamomis umbellulifera* ("Guayabo

agrío"), y *Chrysophyllum argenteum* subsp. *aurantum* ("Chupón"). Al noroeste de la cuenca del río Tucupido, todavía se encuentran remanentes de esta gran selva, los cuales están representados por comunidades boscosas ribereñas con especies siembreverdes de hasta 30 m de altura, en las que dominan *Anacardium excelsum* ("Mijao"), *Ormosia macrocalyx* ("Peonió"), *Guarea guidonia* ("Trompillo"), *Pradosia caracasana* ("Chupón"), abundantes individuos de las palmas *Attalea butyracea* ("Palma de agua"), *Aiphanes horrida* ("Palma marará"), *Oenocarpus mapora* ("Palma real"), el arbusto *Sageretia elegans* y densas colonias del bambú *Rhipidocladum racemiflorum*. Aymard & Cuello (1989) y Falcón (2010), describieron dos comunidades de bosques situados al norte de Guanare, una sobre lomas, con presencia de *Cyrtocarpa velutinifolia* ("Jobo liso"), *Apuleia leiocarpa* ("Gateado"), *Ardisia foetida* ("Manteco"), *Machaerium biovoltatum* ("Siete cueros"), *Xylosma benthamii* ("Barba tigre"), *Vitex compressa* ("Aceituno"), *Swartzia pittieri*, la liana *Entada polystachya* y las especies endémicas *Zanthoxylum syncarpum* ("Tachuelo"), *Rudgea trujilloi* y *Habenaria unellezii*. El otro bosque se encuentra en los vallecitos coluvio-aluviales a lo largo de los cursos de agua, en estas comunidades dominan *Ocotea bofo* ("Laurel baboso"), *Protium heptaphyllum* ("Tacamajaca"), *Porcelia venezuelensis* ("Camburón"), *Aspidosperma cuspa* ("Amargo-so"), *Petrea pubescens* ("Penitente"), *Myrcia acuminata* ("Guayabo negro"), *Casearia sylvestris* var. *sylvestris* ("Tortolito"), *Vochysia lehmannii* ("Salado"), *Jacaranda caucana* ("Chingalí"), *Lonchocarpus pictus* ("Amarillito") y el helecho arborescente *Cyathea microdonta*.

Entre Guanare y Acarigua, se han estudiado bosques situados en suelos con problemas de drenaje, estas comunidades se dividen en dos clases, las que poseen individuos emergentes de hasta 30 m de altura de *Anacardium excelsum* ("Mijao"), acompañados por *Pradosia caracasana* ("Chupón"), *Melicoccus bijuga* ("Mamón"), *Licania apetala* var. *aperta* ("Mamón cillo"), *Stylogyne micrantha* ("Mortiño") y *Cedrela odorata* ("Cedro"), y los bosques situados en las depresiones de los bancos con numerosos individuos de *Protium heptaphyllum* ("Tacamajaca"), *Ficus nymphaefolia* ("Mata palo"), *Xylopia aromatica* ("Fruta de Burro"), *Amaioua corymbosa*, *Eugenia monticola* ("Guayabo negro"), *Clitoria dendrina*, *Myrcia fallax*, *Vitex orinocensis* var. *multiflora* ("Aceituno") y *Erythroxylum orinocensis* (Aymard, 2009).

Al noreste de Acarigua, en el sector Agua Blanca, en la base de la Serranía del Altar, se encuentran bosques bajos relativamente bien conservados sobre afloramientos calcáreos. Estas comunidades poseen una composición florística muy diferente a las demás comunidades descritas para el piedemonte llanero. Entre las especies presentes en estas unidades de vegetación destacan *Handroanthus*

ochraceus subsp. *heterotrichus* ("Araguaney"), *Plumeria inodora*, *Gyrocarpus americanus*, *Pittoniotis trichantha*, *Maytenus karstenii*, las endémicas *Anemopaegma villosum*, *Melicoccus aymardii* y *Pitcairnia venezuelana*.

Los bosques de ribereños (galería) sobre las planicies aluviales de los principales ríos de los Estados Barinas, Portuguesa y Cojedes fueron muy abundantes. Por lo general, estas comunidades boscosas sobre suelos con problemas de drenaje, individuos de 30 m de altura de *Anacardium excelsum* ("Mijao") y numerosas especies siempreverdes se denominan "Mijaguales" (Veillon, 1997). En la planicie del río Guanare, todavía se observan comunidades dominadas por enormes mijaos, acompañadas de *Courupita guianensis* ("Taparón"), *Ficus insipida*, *F. maxima* ("Matapalo"), *Ormosia macrocalyx* ("Peonio") y *Attalea butyracea* ("Palma de agua"). También existen otros tipos de bosques situados con abundantes individuos de mediana altura, los cuales se encuentran en la planicie de desborde en la cuenca media del río Portuguesa (Cuello *et al.*, 1989); especies comunes de este sector son *Nectandra turbacensis* ("Laurel negro"), *Trichilia martiana* ("Mangle"), *Ocotea caudata*, *Terminalia oblonga* ("Guayabón") y *Pradosia caracasana* ("Chupón"). A lo largo del Caño Delgadito, Stergios *et al.* (1998) encontraron bosques con abundancia de *Trichanthera gigantea* ("Nacedero"), *Sorocea sprucei* ("Charo"), *Sabal mauritiaeformis* ("Palma redonda"); en el caño Iguez se han estudiado comunidades boscosas con numerosos individuos de *Pterocarpus acapulcensis* ("Drago"), la liana *Xylophragma seemannianum*. En el sector del Hato Sun-Sun, al sur de Papelón, Veillon (1989) estableció una parcela de 5 Ha en bosques intervenidos, identificando 46 especies en 1.381 individuos con DAP \geq 10 cm, las especies dominantes de fueron: *Guazuma ulmifolia* ("Guacimo"), *Pterocarpus acapulcensis* ("Drago"), *Casearia corymbosa* ("Fruta de paloma") y *Coccoloba portuguesana* ("Ranchero").

Otros tipos de bosques ribereños lo representan las comunidades dominadas por densas colonias de *Guadua angustifolia* ("Guafa"). Estos bosques situados al sur de Ospino se denominan "Guafales", se encuentran en planicies aluviales, forman compactas barreras de bambúes mezclados con numerosos individuos de mediana altura. Al presente, se han estudiado en detalle dos tipos de bosques con dominancia de "Guafa, uno con presencia de *Pterocarpus acapulcensis* ("Drago"), *Sorocea sprucei* ("Charo"), *Platymiscium pinnatum* ("Roble"), *Ziziphus saeri* ("Limóncido"), *Diospyros inscontans* ("Guacharaco"), *Sapium glandulosum* ("Lechero"), *Inga interrupta* ("Guamo"), *Coccoloba portuguesana* ("Ranchero"), *Vitex orinocensis* var. *multiflora* ("Aceituno") y *Picramnia pentandra* (Aymard y Farreras, 2009a). La otra comunidad está situada en llanuras planas, sobre suelos con texturas arcillo-

sas de hasta 120 cm, conformadas por árboles de *Adelia ricinella* ("Espinito blanco"), *Annona purpurea* ("Manirote"), *Bauhinia aculeata* ("Pata de vaca"), *Casearia ulmifolia* ("Fruta de paloma"), *Lonchocarpus heptaphyllus* ("Jebe"), *Chomelia venezuelensis* ("Espinito") y *Pittoniotis trichantha* (Betancourt, 2009). En general, estos bosques están muy intervenidos, se encuentran constituidos por especies arbóreas de baja altura (8-15 m) de troncos delgados, que conforman un dosel medio, dando la apariencia de un sólo estrato. Su estructura (mezcla de especies árboles pioneros de mediana altura con la especies del bosque original) y la baja diversidad, están fuertemente influenciados por las quemas y explotación selectiva a las cuales están sometidos estos bosques anualmente. Asociados con los bosques de guafa, se observaron comunidades con estructura y composición florística propias del bosque poco intervenido. Estas comunidades se encuentran situadas en llanuras de inundación, sobre suelos ultisoles, de acuerdo con los resultados de un transecto de 0.10 Ha, este bosque estuvo representado por 63 especies en 232 individuos, en la que dominan *Piptadenia robusta* ("Hueso de pescado carbonero"), *Senagalnia polyphylla* ("Tiamo"), *Hura crepitans* ("Jabillo"), *Allophylus racemosus* ("Palomero"), *Lecythis ollaria* ("Coco de mono"), *Agonandra brasiliensis* ("Angalio"), *Zanthoxylum caribaeum* ("Mapurite negro"), las lianas *Machaerium humboldtianum* ("Cascarón"), *Tanaecium tetragonolobum* y la hierba *Dracontium dubium* ("Changuango"), cuyos cormos son comestibles.

Llanos Occidentales Intermedios (Planicies aluviales del Pleistoceno)

La vegetación boscosa de la región de los Llanos occidentales intermedios se encuentra situada en planicies de desborde, sobre suelos de mediana fertilidad natural, con diferentes grados de inundación al norte y centro del Estado Barinas, centro y sur de los estados Portuguesa y Cojedes y noroeste del estado Apure. Actualmente, los bosques que aún persisten en esta área están muy fragmentados, se encuentran a lo largo de los numerosos ríos que atraviesan la región (desde el río Sarare, estado Apure hasta el Río Cojedes en estado Cojedes), en fincas privadas y en sectores de las Reservas Forestales de Ticoporo, Caparo y San Camilo. A principios del siglo XIX, los bosques de los Llanos occidentales presentaban niveles de intervención significativos (Veillón, 1971, 1976). A pesar de la continua expansión de la frontera agrícola y la actividad forestal que tomó su mayor auge a partir de 1930 (González-Vale, 1945), para 1949 el estado Portuguesa y el norte-oeste del estado Barinas poseían aproximadamente 900.000 hectáreas bajo bosques, de las cuales cerca de 500.000 eran bosques dominados por especies de maderas valiosas (Figura 3). Valores dasonómicos tomados de inventarios forestales entre 1940-1960 (Veillón, 1971),

indican que los bosques de la Reserva Forestal de Turén, poseían promedios de 59 m³ por hectárea, solamente para Cedro y Caoba. Este mismo autor describió los bosques de esta reserva como altos (25-35 m de altura), con tres estratos bien definidos, dominados por *Swietenia macrophylla*, *Cedrela odorata* y *Pachira quinata*, especies que representaron 20% (190 ind.) del total de individuos (949) para una muestra de 6 Ha (Veillón, 1997). No se existe información en detalle acerca de la composición florística del área de la reserva, el sector actualmente posee una pequeña porción de bosques (ca. 300 Ha) muy intervenidos situados en la estación experimental "El Manguito". Sin embargo, al norte de Píritu entre los cultivos de arroz se encuentran pequeños fragmentos de bosques ribereños, los cuales todavía poseen especies del bosque original tales como *Lecythis minor* ("Coco de mono"), *Matisia ochrocalyx*, *Crateva tapia* ("Zorrocloco"), *Pouteria stipitata* ("Araguatillo"), la liana *Connarus lambertii*, los arbustos *Clavija ornata* y *Coccoloba portuguesana*.



Figura 3. Explotación maderera en la región de los Llanos Occidentales, sur del estado Portuguesa (Foto cortesía de T. Parcesepe).

Al sur de San Carlos, en el sector "La Quebradita", en planicies residuales de los ríos Cojedes y San Carlos, sobre suelos ultisoles bien drenados se localizó un bosque bien conservado, con individuos arbóreos entre 20-30 m de *Pradosia caracasana* ("Chupón"), *Melicoccus bijuga* ("Mamón"), *Tabebuia rosea* ("Apamate"), *Piptadenia robusta*, *Cupania americana*, *Platymicium pinnatum*, *Lonchocarpus hedyosmus*, *Cordia coloccoca* y la palma *Acrocomia aculeata* (Aymard y Farreras, 2009a).

Los bosques de las reservas de Ticoporo y Caparo en el estado Barinas y San Camilo en el estado Apure también pertenecen a la región de los Llanos occidentales intermedios (Guevara *et al.*, en este libro). En el atlas de vegetación de Venezuela (MARNR, 1985) se clasificaron estas comunidades como bosques siempreverdes, brevidecíduos y decíduos, de altos a medios, con una densidad de media a densa. De acuerdo a los inventarios forestales de (Finol, 1969, 1971, 1980) y Veillón (1997), los bosques de Ticoporo o "Selvas de Ana-

ro" representan una transición de bosques decíduos a siempreverdes. En una parcela de 16 Ha, utilizando un DAP de ≥ 20 cm, Veillón encontró bosques dominados por *Attalea butyracea* ("Palma de agua"), *Pouteria reticulata* subsp. *reticulata* ("Chupón negro"), *Pachira quinata* ("Saqui-saqui"), *Terminalia amazonia* ("Amarillón") y *Mouriri barinensis* ("Perhuetano"), esta última especie actualmente en peligro de extinción.

La vegetación boscosa de la reserva forestal de Caparo estuvo representada por un amplio mosaico de tipos de bosques que va desde los bosques altos siempreverdes a los medianos decíduos. La masa forestal ha sido estudiada desde 1970 (Vincent, 1970; Finol, 1976; Hase & Fölster, 1982; Sobrevilla, 1982; Arends *et al.*, 1993; Hernández & Guevara, 1994), investigaciones que han identificado entre 9 y 12 tipos de vegetación boscosa (Carreño-Araque, 1995). De acuerdo a los estudios mencionados en la región de Caparo, existen dos tipos de bosques muy característicos, los de banco dominados por *Paquira quinata* ("Saqui-saqui"), *Pterocarpus acapulcensis* ("Drago") y *Protium crenatum* ("Riaco") y los bosques de bajío dominados por: *Trichanthera gigantea* ("Yatago"), *Sapium glandulosum* ("Lechero"), *Triplaris americana* ("Palo de María") y *Pachira quinata* ("Saqui-saqui").

Llanos Occidentales bajos o meridionales

Este amplio sector, ubicado al sur de los estados Portuguesa y Cojedes, sureste de Barinas y centro, noreste y sur del estado Apure, se caracteriza por importantes inundaciones anuales, suelos con problemas de drenaje, e incluye al sur del Río Arauca el área más grande de médanos que posee el país (Schargel, 2007). Por lo general la vegetación boscosa en los Llanos bajos está conformada por una amplia red de largos y continuos bosques de galería y por bosques no-inundables, situados en las posiciones topográficas más altas (bancos). Estos bosques no-inundables sobre bancos se encuentran en la región sudeste del estado Barinas, sur de Portuguesa, Cojedes y el norte del estado Apure hasta la planicie norte del río Arauca. En la regiones de Dolores, Libertad y Arismendi, en el estado Barinas todavía se encuentran remanentes de bosques codominados por samanes (*Samanea saman*) y carabalí o hueso de pescado (*Albizia niopoides* var. *niopoides*). En los alrededores del "Samán de Apure" estas comunidades están conformadas por copulentos samanes (*Samanea saman*), acompañados por *Pterocarpus acapulcensis* ("Drago"), *Pseudosamanea guachapele* ("Urero macho") y *Enterolobium cyclocarpum* ("Caro-caro"). En esta región se encuentran variadas comunidades de bosques parcialmente inundados, sobre bancos bajos/bajíos. Los bosques a lo largo del río Masparro, cerca de Libertad, poseen numerosos individuos de *Pterocarpus acapulcensis* ("Drago"), *Machaerium robinii*

folium ("Siete cueros"), *Trichilia trifolia* ("Hayito"), *Abarema jupunba* var. *trapezifolia*, *Ruprechtia ramiflora* ("Palo de agua"), *Connarus venezuelanus* var. *orinocensis*, *Coccoloba portuguesana* ("Ranchero"), *Margaritaria nobilis* ("Marranito") y la especie endémica *Lecythis ollaria* ("Coco de mono"). En el sector Chaparrito al norte de Ciudad de Nutrias (estado Barinas), se observaron remanentes de bosques inundables, dominados por *Bravaisia integerrima* ("Naranjillo"), *Terminalia oblonga* ("Guayabón"), *Hura crepitans* ("Jabillo") y *Crateva tapia* ("Zorrocloco"). Entremezclados con los individuos de las especies mencionadas, se observaron densas comunidades de *Bactris major* ("Cubarro de monte") y la hierba gigante *Heliconia marginata* (Aymard & Fariñas, 2008).

Al sur del estado Cojedes, la red Tropi-dry en Venezuela, estudia los bosques de la reserva natural privada Hato Piñero, resultados preliminares indican que estas comunidades en suelos con problemas de drenaje poseen numerosos individuos de *Protium heptaphyllum*, *Trichilia trifolia*, *Caesalpinia coriaria*, *Pterocarpus acapulcensis*, *Pisonia macrocarpa*, *Astronium graveolens* y especies de lianas de *Machaerium robiniiifolium*, *Mansoa verrucifera* y *Combretum fruticosum* (Fernández et al., 2007, 2010).

En la planicie aluvial del río Apure, todavía se observan bosques de *Coccoloba caracasana* ("Uvero"), *Phyllanthus elsiae* ("Barba de tigre") y *Ruprechtia ramiflora* ("Palo de agua"). Estas comunidades se presentan como remanentes del bosque de galería, los cuales están muy intervenidos por la elaboración de terraplenes a lo largo de la planicie aluvial. Otras especies comunes en este sector fueron: *Inga interrupta* ("Guamo"), *Pithecellobium lanceolatum* ("Yacure"), *Casearia mollis* ("Fruta de Paloma") y *Alchornea castaneifolia* ("Mangle"). En el "Hato El Frío" y regiones adyacentes del caño Guárico, Castroviejo & López (1985) y Gálán de Mera et al. (2006) describieron bosques de galería dominados por *Nectandra pichurin* (Lauraceae), la especie endémica *Duguetia riberensis* y densas comunidades de mangle (*Coccoloba obtusifolia*). Los mismos autores también señalan que la región posee manchas de vegetación arbórea dominadas por *Spondias mombin* y *Coccoloba caracasana*, y abundantes comunidades que crecen aisladas en la sabana; este tipo de vegetación se conocen localmente con el nombre de "Matas", las cuales también son muy comunes en los estados Apure y Guárico (Aristeguieta, 1966; Berroterán, 1985, 1988).

González (1985) describió trece asociaciones de bosques decíduos, semidecíduos, siembreverdes y matorrales a lo largo del río Caicara, y de los caños Pavóncto y Caucagua en el estado Apure. Entre los bosques decíduos y brevidecíduos menciona como especies dominantes *Guazuma ulmifolia* ("Guasimo"), *Platymiscium pinnatum* ("Roble"), *Lonchocar-*

pus pictus ("Jebe"), *Inga nobilis* ("Guamo"), y *Alchornea schomburgkii* y *Myrcia subsessilis* para los bosques siempreverdes.

Planicie Eólica Limosa (Altiplanicie de Apure Meridional)

Al sur del río Arauca, y hasta el río Meta, el paisaje cambia drásticamente, las sabanas son más amplias, en este sector se encuentran las planicies eólicas limosas, compuesta por numerosos medanos. La vegetación boscosa en este sector se limita a bosques de galería y extensos Morichales, está última formación vegetal no es tratada en la presente contribución, sin embargo información en detalle acerca de la ecología, estructura y composición florística de los Morichales se encuentra en González (1987) y Fernández (2007). En el río Cunaviche, los bosques están dominados por numerosos individuos de "Chiga", (*Campsandra implexicaulis*), cuyas semillas son ampliamente consumidas por las comunidades indígenas de este sector (Stergios, 1993, 1996). En la región comprendida entre los ríos Capanaparo y Cinaruco-Rieci, los bosques de galería están compuestos por comunidades de mediana a baja altura, las cuales están dominadas por especies de afinidad amazónica (Schargel y Aymard, 1993), entre los taxa más importantes se encuentran: *Laetia suaveolens*, *Mabea schomburgkii* y *Pouteria elegans*. Al este de estos bosques, en el sector del caño La Pica y los ríos Juriépe y Cinaruco, la presencia de especies comunes de la cuenca del alto Río Negro se hace más evidente. Esta región hasta el presente, representa el límite más septentrional de varias de ellas, entre las que destacan *Licania wurdackii* y las especies de palmas *Leopoldinia pulchra*, *Lepidocarrium tenue* y *Mauritiella aculeata*.

Llanos Centrales (altos y bajos en colinas con coberturas del Cuaternario, sobre rocas del Terciario y región de las altiplanicies de los Llanos centrales)

Los Llanos Centrales se encuentran ubicados al sur de los estados Cojedes, centro-sur de Guárico y suroeste de Anzoátegui. Se separan en Llanos Centrales altos y bajos, y se dividen en altiplanicies de denudación, colinas con cobertura del Cuaternario, colinas y altiplanicies de denudación sobre rocas del Terciario (Morales, 1978; Schargel, 2007). Las precipitaciones anuales son menores que en los Llanos Occidentales, con promedios de 700 a 1.200 mm (Sánchez-Carrillo, 1960) y la vegetación está constituida por grandes extensiones de sabanas, matorrales, Morichales, bosques secos a muy secos (Vareschi, 1992), bosques de galería (Castillo, 1977), por grupos compactos de vegetación boscosa ("Matas") y por numerosos individuos arbóreos dispersos en la sabana dominadas por *Trachypogon* (Aristeguieta, 1966; San José & Fariñas, 1983; San José et al., 1985; Berroterán, 1985, 1988). En 1800, A. von Humboldt y A. G. Bonpland

realizaron colecciones botánicas en la actual región de San Juan de los Morros, Parapara, Ortiz y Calabozo, hasta llegar el 30 de marzo de ese mismo año a San Fernando de Apure. Estos exploradores reconocen a este sector de los Llanos como una región florísticamente pobre; hacen referencia a unas pocas plantas, en especial, palmas como el moriche (*Mauritia flexuosa*) y la palma llanera o sombrero (*Copernicia tectorum*). Esté sector, lo conforman un mosaico de vegetación compuesto por extensas sabanas entremezcladas con comunidades de la “palma llanera”, formación vegetal que se observa sin interrupción desde El Sombrero hasta los esteros de Camaguán.

Sobre las altiplanicies de denudación, desde “La Fe” (estado Cojedes) hasta “Los Dos Caminos” (estado Guárico), existe una extensa franja de bosques muy poco intervenidos sobre colinas, no se conoce en detalle aspectos acerca de su estructura y composición florística, sin embargo, destacan en estas comunidades la presencia de *Xylosma intermedia* y *Cordia umbellifera*.

Altiplanicie de Llanos Centrales (Altos y Bajos)

La vegetación boscosa de este sector está compuesta por bosques decíduos a brevidecíduos, a lo largo de cursos de agua (bosques de galería) o sobre áreas no inundables situados en la planicie colovio-aluvial, ubicada al sur de la Serranía del Interior. La vegetación de esta región ha sido ampliamente estudiada a través de los diferentes estudios realizados desde 1960 en la “Estación Biológica de Los Llanos”, al sur de Calabozo, Estado Guárico (Aristeguieta, 1966, 1968a, Monasterio & Sarmiento, 1976). Ambos autores describen dos tipos de comunidades boscosas: “las matas llaneras”, compuestas por una mezcla de especies siempreverdes y deciduas de *Copaifera officinalis* (“Aceite”), *Jacaranda obtusifolia* (“Abey”) y *Connarus venezuelensis* var. *orinocensis* (“Aceitillo”), y los bosques de mediana altura con dominancia de *Cassia moschata*, *Senegalnia polyphylla* y *Luehea candida*. Por otra parte, estudios de vegetación, suelos y topografía utilizando el método de gradientes toposecuenciales entre los ríos Guárico y Orituco (Montes & San José, 1995), describen dos tipos de vegetación boscosa: una comunidad sobre aluviones antiguos del río Guárico dominada por “Moriche” (*Mauritia flexuosa*), y una segunda comunidad de bosques de galería de 30 m de altura, sobre aluviones recientes del río Orituco con presencia de *Cassia moschata*, *Copaifera pubiflora*, *Jaracanda obtusifolia* y *Licania pyrifolia*. Estudios en el mismo sector utilizando 0.10 Ha muestran resultados entre 59 y 69 especies; 40% de estas pertenecen a las familias Leguminosae (*sensu lato*), Rubiaceae, Capparaceae, Bignoniaceae y Flacourtiaceae (Gentry, 1995).

Ortíz *et al.* (2005) señalan que los bosques de las cuencas media y baja del río Guárico se encuentran muy intervenidos, sin embargo, todavía se encuentran Morichales, bosques inundables, y bosques secos sobre colinas con especies de las familias Leguminosae (*sensu lato*), Boraginaceae, Bignoniaceae. Al sur del “El Sombrero”, Berroterán (1998) registró sobre suelos con horizontes superficiales de alto contenidos de Ca y Mg bosques densos dominados por *Bourreria exsucca* y *Caesalpinia mollis*. Otros bosques presentes en esta región, son los situados sobre terrazas aluviales del río Pao al norte del El Baúl, los cuales tienen alturas entre 10-20 m, con la presencia de especies brevidecíduas de: *Sterculia apetala*, *Cassia grandis*, *Piptadenia robusta* y *Enterolobium cyclocarpum* (Ortíz, 1990). Al sureste del río Guárico, en las cercanías de San Antonio de Tamanaco, J. P. Veillon instaló en 1960 una parcela de 10.5 Ha, empleando un DAP \geq 20 cm, medió 1.433 individuos e identificó 46 especies (Veillon, 1995). De acuerdo a este levantamiento los bosques de este sector lo dominaban: *Hura crepitans* (“Habillo”), *Bourreria exsucca* (“Guatacaro”), *Spondias mombin* (“Jobo”), *Machaerium robiniiifolium* (“Tasajó”), *Pterocarpus acapulcensis* (“Drago”) y *Handroanthus serratifolius* (“Curarire”).

Otro tipo de vegetación leñosa presente en los Llanos altos centrales es el “Morichal” (Tamayo, 1956, Blydenstein, 1962, 1963; Delascio, 1990); los cuales están conformados por extensas comunidades de *Mauritia flexuosa* en los alrededores de Calabozo (en la vía a Cazorla); es la región de los Llanos altos centrales (norte de El Baúl) el límite más septentrional de los Morichales venezolanos (Delascio & López, 1995).

Llanos Centrales Bajos

El sector de los Llanos Centrales bajos está ubicado al sur de Calabozo hasta las planicies de inundación del río Orinoco, al sur del estado Guárico. Esta área presenta condiciones físicas naturales muy diferentes, en virtud que la región posee suelos de texturas gruesa, bien drenados y suelos orgánicos en los Morichales (Mogollón y Comerma, 1994). La vegetación boscosa de los Llanos centrales bajos está dominada por extensos Morichales (Aristeguieta, 1968b; González, 1987; Montes *et al.*, 1987), bosques de galería situados en valles y vegas de los principales ríos (Guariquito, Mocapra, Manapire, Espino) que drenan al Orinoco (Berroterán, 1988; Ponce *et al.*, 1994) y por una amplia variedad de bosques inundables situados en la margen izquierda del río Orinoco (Colonnello, 1990), los cuales se extienden desde la boca del río Arauca hasta el este de la desembocadura del río Caris. Estas asociaciones vegetales están condicionadas por sedimentación diferencial y una dinámica hidroclimatológica recurrente, que a diferentes escalas de tiempo implican inundaciones anuales y/o una mesa de agua

alta y suelos húmedos (Rosales, 1988, 2010). Los bosques ribereños forman un mosaico de vegetación con una composición florística y estructura diferente, están situados en las planicies aluvionales de los llanos centrales y orientales y en la margen derecha del río Orinoco (Díaz & Rosales, 2005, 2006; Díaz, 2009). Entre los bosque de rebalse sobre aguas blancas (Várzea) más característicos de esta región se encuentran "Los Caramacatales", los cuales forman comunidades dominadas por el "Caramate negro" (*Piranhea trifoliata*), el "Caramacate blanco" (*Homalium racemosum*) y el "Chaparro de Agua" (*Sympetrum paniculatum*).

Ponce *et al.* (1994) señalan dos tipos de bosques "siempreverdes" sobre valles, de 16-18 m de altura, con dos a tres estratos, situados en la napa de desborde de las vegas y en las depresiones de la cuenca del río Chivata, estado Guárico. Montes *et al.* (1987) describieron bosques de galería en la planicie de desorde y deltaica del río Guariquito, con presencia de *Spondias mombin*, *Pterocarpus acapulcensis*, *Lecythis ollaria*, y dos comunidades estacionalmente inundables sobre las planicies de explotamiento llamadas localmente "Congriales" (dominados por *Acosmium nitens*) y "Saladillales" (dominados por *Caraipa savanarum* y *C. llanorum*); estas asociaciones también son muy comunes en las planicies eólicas limosas del Apure meriodional (Schargel y Aymard, 1993).

Al sur de la población de Requena, estado Guárico, González *et al.* (2008), señalan asociaciones de bosques y marrorales en vallecitos con dominancia de *Calliandra glomerulata*, *Caesalpinia coriaria*, acompañadas por individuos de mayor porte de *Handroanthus bilbergii*, *Caesalpinia punctata*, *Spondias mombin*, *Ceiba pentandra*. Bosques bajos dominados por *Handroanthus bilbergii*, *Vitex cymosa*, con la presencia de individuos de *Chloroleucon mangense var. vincentis*, *Guapira cuspidata*, *Cynophalla flexuosa*, *Erythroxylum cumanense*, y un bosque alto, denso, periódicamente inundable asociado a bancos de albardón de orilla de ejes de drenaje que atraviesan casi perpendicularmente la planicie de inundación del Orinoco. Aparentemente, la mejor condición física de los suelos y un menor tiempo de inundación, condiciona la presencia de este tipo de bosque alto, siempreverde, nunca antes registrado para la planicie de inundación del Orinoco. En esta comunidad, se reconocieron individuos de hasta 25 m. de *Terminalia amazonia*, *Toulisia guianensis*, *Sloanea guianensis*, *Cynometra bauhiniaeifolia* y *Mouriri guianensis*. Esta interesante comunidad forestal, difiere de todas las estudiadas por primer autor en el mismo tipo de ambiente en los estados Monagas y Anzoátegui.

Llanos Orientales en altiplanicies disectadas (Llanos altos y de planicie de sedimentación fluvial).

Los Llanos orientales están separados de los Llanos centrales por las cuencas de los ríos Manapire al sur y Unare al norte. Este sector está constituido por la depresión de Unare, los sistemas de planicies y altiplanicies del centro-norte del estado Anzoátegui, oeste y centro de Monagas, por la planicie cenagosa noreste del estado Monagas y las llanuras coluvio-aluviales del sureste de Anzoátegui y suroeste de Monagas, hasta el gran valle aluvial de desborde de la margen izquierda del río Orinoco al sur de Anzoátegui y Monagas en los límites con el Delta del río Orinoco. El paisaje dominante es el de altiplanicie, las cuales se conocen en la región con el nombre de mesas. Las mesas, se encuentran separadas entre sí por sistemas de valles internos (vegas y terrazas) formando farallones o una serie de glacis coluviales (Schargel, 2007). Los suelos por lo general son arenosos, profundos, con baja retención de humedad y de muy pobre fertilidad natural, condiciones que determinan que las mesas se encuentran cubiertas por grandes extensiones de sabanas dominadas por *Tracytopogon* (Montes y San José, 1995), elementos arbóreos dispersos y Morichales (Pittier, 1942; González, 1987).

La vegetación boscosa en los Llanos orientales está constituida por diferentes transiciones de bosques húmedos, secos a muy secos y Morichales situados en las terrazas y vegas de los valles, por donde corren los principales ríos de la región (ríos Zuata, Pao, Chivata, Caris, Amana, Tigre, Morichal largo, Uracoá) y por los extensos bosques de rebalse a lo largo del río Orinoco.

En el sector de la cuenca baja del río Unare, en los predios de la extinta Misión Franciscana de Piritú, se realizaron las primeras colecciones botánicas del país por Pehr Löefling y Benito Paltor en 1755 (Lucena-Giraldo, 1990; Lucena-Giraldo y de Pedro, 1992). En este sector la vegetación se encuentra sobre colinas y altiplanicies de denudación en rocas del Terciario, observándose una mezcla de bosques bajos y matorrales xerófilos con presencia de *Boneillia loeflingii* ("Trompillo"), especie endémica de Venezuela. Información previa hace referencia que no se conocen aspectos en detalle acerca de la estructura y composición florística en los sectores medios y bajos de esta interesante cuenca (Huber & Alarcón; Aymard, 2005; Aymard y González, 2007), lo cual no es cierto. En 1960, J. P. Veillon, estableció tres parcelas al oeste de Clarines, una de 10 Ha (Cerro Macuare), otra de 4 Ha (Sabana Redonda) y una de 6.25 Ha situada en el Cerro El Coco (Veillon, 1995). Utilizando un DAP ≥ 10 cm, se identificaron 62 especies, se midieron 6.227 árboles con una área basal de 234,75 m². Estos bosques estaban dominados por numerosos individuos de *Handroanthus serratifolius* ("Puy o Curarire") *Bourreria esculenta* ("Guatacaro"), *Gyrocarpus americanus* ("Mara" o "Volador"), *Pereskia guamacho* ("Guamacho"), *Simira klugei* ("Paraguatán"), *Machaerium*

robiniiifolium ("Vaiunespá"), *Bulnesia arborea* ("Verá"), *Quadrella odoratissima* ("Olivo"), *Lonchocarpus fendleri* ("Mahomo") y *Pachira quinata* ("Saquisaqi").

Durante su primer viaje a Venezuela (1943-45) J. A. Steyermark, exploró las selvas del río Amana en las cercanías de Santa Bárbara de Maturín (Steyermark, 1945), resaltando la abundancia de individuos de la palma Chaguaramo (*Roystonea oleracea*). Al suroeste de esta misma población, Aymard (2008) estudió fragmentos de bosques muy intervenidos situados en las depresiones de los bancos, dominados por *Tapirira guianensis*, *Schefflera morototoni*, *Zanthoxylum fagara*, *Z. syncarpum*, *Erythroxylum impressum*, *E. steyermarkii*, y *Casearia guianensis*.

Al norte de la ciudad de Maturín, se distinguen varias comunidades boscosas, destacan bosques con presencia de *Duguetia lucida*, *Casearia zizyphoides* y *Albizia niopoides* var. *niopoides*. Al norte de Ju-Sepín, se reconocen bosques dominados por *Calliandra cruegeri*, *C. laxa* var. *laxa* ("Clavellinos"), mezclados con *Lonchocarpus hedyosmus* ("Mahomo negro"), *Strychnos fenderi* ("Cruceto real"), *Pradosia caracasana* ("Trompillo"), *Ximeria americana* ("Limónccilo") y *Zanthoxylum syncarpum* ("Panque blanco"). En 1952, V. Vareschi estudió cerca de la población de Quiriquire, bosques de baja altura dominados por *Luehea candida* ("Guacimó ci-marrón"), *Spondias mombin* ("Jobo"), *Astronium graveolens*, *Chloroleucon mangense* var. *vincentis* (Vareschi, 1992).

En el sector noroccidental del Estado Monagas, en paisajes de colinas altas de la formación Las Piedras, los bosques presentan tres estratos arbóreos, las especies de mayor abundancia son *Bursera simaruba*, *Lonchocarpus fendleri*, *Bulnesia arborea* y *Handroanthus chrysanthus*. Al norte de Caicara de Maturín, en colinas sobre suelos calcáreos se estudiaron dos comunidades compuestas por una mezcla de árboles no mayores de 15 m de altura (Aymard y Farreras, 2009a). La primera está constituida por bosques dominados por *Bourreria exsucca* ("Guatacare"), *Croton niveus* ("Carcanapire"), *Erythroxylum gracilipes*, *Anadenanthera peregrina* y colonias de los cactus *Subpilocereus repandus* y *Opuntia caracasana*. La otra comunidad estuvo representada por bosques bajos muy intervenidos de galería, dominados por *Pisonia macranthocarpa*, *Abutilon giganteum* ("Escoba"), *Senna atomaria*, *Maclura tinctoria* ("Mora"), *Lonchocarpus pictus* y *L. fenderi*. Al oeste de Maturín, en la cuenca del río Aragua, Calzadilla y Lárez (2008) han registrado bosques situados en llanuras y colinas, uno de galería, cuyas especies dominantes son *Brownea coccinea* subsp. *capitella*, *Siphoneugena dussii*, *Mouriri rhizophoraeifolia* y *Lonchocarpus hedyosmus*. La otra comunidad esta compuesta por bosques decíduos situados en colinas y zonas planas donde predominan *Bourreria exsucca*, *Vachellia*

macracantha, *Senegalia polyphylla*, *Prosopis juliflora*, *Godmania aesculifolia*, *Hantroanthus ochraceus*, *Quadrella indica*, *Q. odoratissima* y *Erythroxylum impresum*. En las vertientes de este sector son frecuentes *Bulnesia arborea*, *Bursera simaruba*, *Sapindus saponaria* y *Cusparia trifoliata*.

Al sur-sureste de Maturín, en el antiguo lecho del río Guanipa, se encuentran bosques dominados por *Mimosa schomburgkii* ("Mulato") y algunas especies siembreverdes (ej. *Guarea guidonia* y *Rollinia exsucca*). En el sector Las Cuibas, González (1988a), estudió bosques bajos en colinas sobre sedimentos del Terciario dominados por *Bourreria exsucca* ("Guatacare"), *Senegalia polyphylla* ("Tiamo"), *Quadrella odoratissima* ("Olivo"), *Cynophalla flexuosa*, *Platymiscium pinnatum* (Roble), *Lonchocarpus punctatus* y *Handroanthus chrysanthus* ("Araguaney").

Al Sureste del estado Anzoátegui, en el sector del "Cogollal" se encuentran bosques sobre altiplanicie con dominancia de *Hymenaea courbaril*, *Eugenia cibata*, *Strychnos fenderi*, *Cupania latifolia* y *Lonchocarpus pictus*. En el sector "El Aceital del Yabo" se observaron bosques sobre suelos ultisoles dominados por *Copaifera officinalis* ("Aceite"), *Tapirira guianensis* y *Simarouba amara* y bosques de galería con presencia elementos florísticos propios de los Morichales mezclados con taxa comunes de la región Guayana; destacan *Ormosia aff. O. coccinea*, *Protium paniculatum*, *Virola elongata* ("Cuajo"), *Tabebuia insignis* subsp. *monophylla* ("Apamate rebalsero"), *Duroia eriophila*, *Ilex guianensis*, *Pera glabrata*, *Vismia cayennensis* y *Eschweilera subglandulosa* (Aymard y Rivas, 2002).

Otras comunidades brevidecídias a siembreverdes situadas al sur de los estados Anzoategui y Monagas la representan los asociaciones de bosques de galería-Morichal en depresiones, sobre suelos histosoles. González (1987) diferencia dos tipos de comunidades boscosas para esta región; los bosques sobre terrazas en suelos bien drenados, dominados por "Curucay" (*Protium heptaphyllum*) y el "Patiño" (*Tapirira guianensis*) y los Morichales, presentes en las vegas inundables, acompañados por otras especies arbóreas (*Virola surinamensis*, *V. elongata*, *Sympodia globulifera*, *Calophyllum brasiliense*) que constituyen un doble relativamente continuo entre 15-25 m de altura, en ocasiones muy denso e irregular (Bevilacqua y González, 1994). En este mismo sector, pero en planos aluviales periódicamente inundables del bajo río Chivata, se encuentran bosques de mediana altura cuyo estrato arbóreo superior está dominado por la especie endémica *Duguetia riberensis*, *Toulacia guianensis*, *Vochysia venezuelana*, *Vitex compressa* y *Spondias mombin* (González et al., 2008).

Al este del estado Monagas, en la gran planicie cenagosa deltaica los bosques llegan a alcanzar alturas entre 25-35 m. Lárez et al. (2007) han reali-

zado colecciones botánicas en esta región, llegando a identificar 110 especies. Otras comunidades boscosas importantes fueron las situadas en la Reserva Forestal “Guarapiche”, las cuales estuvieron dominadas por extensos bosques de *Tabebuia rosea* (“Apamate”) y *Hura crepitans* (“Jabillo”). También se reconocen para este sector los bosques medios, densos de pantano, dominado por *Sapium glandulosum*, *Tabebuia rosea* y *Erythrina fusca* (González *et al.*, 2008). Al sureste de este sector, se encuentran comunidades brevidecíduas con presencia de especies arbóreas pertenecientes a la provincia florística Imataca, se distinguen *Caraipa richardiana*, *Tovomita umbellata*, *Crudia glaberrima*, *Manilkara bidentata* subsp. *bidentata*, *Anaxagorea acuminata*, *Rudgea hostmanniana*, *Stryphnodendron guianense* y *Chaetocarpus schomburgkianus*.

Hacia el valle aluvial del río Orinoco se encuentra un mosaico de bosques de 2-3 estratos, del tipo Várzea (Colonnello *et al.*, 1986; Colonnello, 1990; Dezzeo *et al.*, 2008), situados en la llanura de anegamiento, con árboles de 16-18 m de altura con dominancia de *Macrolobium acaciaefolium* y *Couepia paraensis* subsp. *glaucescens*. Estos bosques, también se encuentran en el contacto de la formación Mesa con el complejo orillar del río Orinoco, y han sido descritos en este capítulo para el sector de los Llanos Centrales, como comunidades que poseen una gran variedad de asociaciones boscosas con especies propias de ambientes inundados (ej. *Alchornea castaneifolia*, *Coccoloba ovata*, *Dalbergia hygrophila*, *Etabalia dubia*), mezclados con elementos de la flora ribereñas de la Guayana y Amazonía (ej. *Amanoa guianensis*, *Xylopia benthamii*, *Diospyros lissocarpoides*). Colonnello *et al.* (1986) y Aymary & Rivas (2000), señalan para este sector una asociación de origen antrópogenico compuesta por arbustales con bosque bajos dominados por *Pityrocarpa moniliformis* (“Yopo”) conocidas localmente con el nombre de “Yopales”.

Región noroccidental (estados Falcón, Lara, Trujillo y Zulia), región Central y estado Nueva Esparta y Sucre.

En las tierras bajas de la región noroccidental del país, la cual comprende los estados Falcón, Lara, Trujillo y Zulia, la región Central (estados Aragua, Miranda y Yaracuy), sectores de los estados Sucre y Nueva Esparta, también se encuentran asociaciones de bosques secos. Estas comunidades no son tan extensas como en la bioregión de los Llanos, y por lo general se encuentran mezcladas por bosques muy secos (xerofíticos), matorrales espinosos, cardinales y vegetación secundaria.

El estado Zulia, tuvo una extensión considerable de bosques secos ubicados en ambos lados del Lago de Maracaibo, asociados a las cuencas medias y bajas de los principales ríos de esta región (Palmar, Socuy, Pueblo Viejo, Machango, Motatán), los cua-

les fueron transformados en áreas para uso agrícola y pecuario a principios del XX. Actualmente, sectores con vegetación boscosa original en la región son muy escasos, González (1988b) estudió comunidades boscosas a través de un gradiente norte-sur, desde la altiplanicie de Maracaibo hasta la población de Casigua, encontrando en el sector “Campo Boscán” bosques bajos con presencia de *Handroanthus billbergii* (“Curarire”), *Bourreria exsucca* (“Azaharito”), *Astronium graveolens* (“Gateado”), *Quadrella odoratissima* (“Olivo”), acompañados por numerosos individuos de cactus columnares de las especies *Cereus hexagonus*, *Stenocereus griseus* y *Pilosocereus* spp. Al oeste de esta última localidad, en el área de “Campo García”, los bosques poseían dos estratos bien definidos y una altura de hasta 20 m. Esta comunidad estaba caracterizada por *Senegalia polyphylla* (“Iguanero”), *Trichilia hirta* (“Canaleta”), *Simira klugei* (“Cucharo”), *Quadrella odoratissima* (“Olivo”) y *Baccaparis pacifica* (“Boquita de perro”).

Para la región del río El Palmar, Fernández *et al.* (2007) señalan dos tipos de comunidades, una sobre la planicie aluvial de desborde con individuos entre 16 a 20 m de altura, con presencia de *Astronium graveolens*, *Gyrocarpus americanus*, *Bursera simaruba*, *Handroanthus billbergii* y *Morisonia americana*. La otra compuesta por bosques de galería sobre el lecho mayor de inundación, con individuos entre 8 a 35 m de altura, dominada por *Hura crepitans*, *Sterculia apetala*, *Senegalia polyphylla*, *Coccoloba caracasana*, *Brosimum alicastrum* subsp. *boliviense*, *Laetia procera* y *Pithecellobium hymenaeifolium*.

Guerra y Pietrangeli (2007) describieron dos tipos de bosques en la cuenca del río Socuy (aprox. 100 km al noroeste de Maracaibo). Una comunidad situada en la planicie de desborde (inundaciones estacionales) con individuos entre los 18 y 25 m de altura, dominadas por *Triplaris weigettiana*, *Bravaisia integerrima*, *Sterculia apetala*, *Terminalia oblonga*, *Samanea saman*, *Cordia collococca*, *Cupania americana* y *Lecythis corrugata* subsp. *rosea*, esta última especie, es un elemento de la flora amazónica-guayanesa presente en la región. La otra comunidad está situada en la base de las colinas, sobre los sectores menos influenciados por las inundaciones estacionales, con la presencia de *Astronium graveolens*, *Aspidosperma cuspa*, *Machaerium arboreum*, *Albizia niopiooides*, *Melicoccus oliviformis* y *Guapira ferruginea*. Al suroeste de este sector, en la Hacienda “Veracruz”, municipio Perijá, se realizó unos de los estudios más importantes para la región de los bosques secos noroccidentales venezolanos. En 1969, Veillon estableció una parcela de 1.6 Ha, utilizando un DAP ≥ 10 cm se midieron 683 individuos y se identificaron 71 especies (Veillon, 1997). De acuerdo con esta información, estos bosques eran de mediana altura y estaban dominados por

Schefflera morototoni ("Mano de león" o "Queso blanco"), *Astronium graveolens* ("Gateado"), *Calycophyllum candidissimum* ("Araguato" o "Betún"), *Helicostylis tomentosa* ("Guáimaro") y *Sagotia racemosa* ("Vara blanca" o "Huesito").

En la Costa Oriental del Lago todavía posee una extensión considerable de bosques secos, los cuales son tratados en un capítulo aparte (Figueroa, en este libro), sin embargo es importante reseñar que al sur de Mene Grande, en bosques del sector La Barúa, se recolectó uno de los tres individuos conocidos (los otros dos en Falcón) de *Pseudomalmea wingfieldii* (Annonaceae), una especie muy rara, en peligro de desaparecer por la pérdida de su hábitat original (Chatrou & Pirie, 2005).

Al sur de este sector, en el valle del río Motatán, al noroeste de Monay, estado Trujillo, la vegetación boscosa está compuesta por pequeños fragmentos de bosques muy intervenidos los cuales se encuentran situados en las planicies, presentan algunos árboles emergentes con diámetros mayores de 80 cm, su densidad va de media a densa y están conformados por tres clases de grupos arbóreos según su altura. De acuerdo con los datos de un levantamiento del 0.10 Ha, esta comunidad estuvo representada por 56 especies en 225 individuos, la especie dominante fue *Protium heptaphyllum* ("Tacamajaca"), acompañada por *Parinari pachyphylla* ("Battillo"), *Anacardium excelsum* ("Mijao"), *Ceiba pentandra* ("Ceiba"), *Platypodium elegans*, *Pterocarpus rohrii*, *Roseodendron chryseum* ("Araguaney"), *Talisia macrophylla*, *Agonandra brasiliensis* y *Pouteria stipitata* (Aymard & Farreras, 2009a). A lo largo de la carretera Valera-Motatán, estado Trujillo, se encuentran transiciones de bosques bajos-matorrales, destaca la presencia de *Colicodendron valerabellum*, una especie endémica de este sector (Cornejo & Iltis, 2008), actualmente en peligro de desaparecer por la destrucción de esta interesante y única comunidad vegetal.

Al este, sur-este de la Costa Oriental del Lago de Maracaibo se encuentra la región Falcón-Lara, esta área está compuesta por sierras y colinas con elevaciones entre 500 y 1.900 m, separadas por áreas bajas de planicies, lomeríos y valles (Schargel, en este volumen). La vegetación de los sectores bajos ha sido intervenida fuertemente por deforestaciones para uso agropecuario y por el pastoreo extensivo de ganado caprino en los últimos cinco siglos, en esta región se encuentran varias especies endémicas (ej. *Croton deserticola*, *Lonchocarpus larensis*, *Rondeletia larensis*) y de acuerdo con Smith (1972; 1991) y Smith y Salazar de R. (1991) predominan los matorrales espinosos, cardinales xerofíticos, los bosques secos, muy secos de baja altura y algunos remanentes de bosques húmedos.

En la margen derecha del río Araurima, en la base del Cerro de la Mina, cerca del caserío de Rieci, Estado Falcón, J. P. Veillon, estableció una parcela

de 10 Ha en 1961, utilizando un DAP ≥ 10 cm, se medieron 663 árboles e identificaron 50 especies (Veillon, 1997). Estos bosques se encontraban en suelos arcillosos y estaba dominado por *Gustavia hexapetala* ("Cucumariche"), especie que poseía el 22% de los individuos (148), otras especies con valores importantes de dominancia fueron: *Guazuma ulmifolia* ("Guácimo blanco"), *Annona purpurea* ("Durango"), *Melicoccus bijuga* ("Mamón"), *Indio desnudo* ("Bursera simaruba"), *Pouteria caimito* ("Cajure"), destaca la presencia de *Simira aristiguitae* ("Paraguatán), una especie endémica de las tierras bajas calientes del norte de Venezuela.

Al sur de Chichiriviche, se encuentran bosques bajos muy secos sobre afloramientos calcáreos, los cuales poseen una composición florística de mayor afinidad con la región Caribe, muy diferente al resto de las comunidades descritas. Se conocen colecciones botánicas en esta región de *Chionanthus compactus*, *Bourreria baccata*, *Apoplanesia paniculata*, *Erihalis fruticosa*, *Krugiodendron ferreum*, *Ziziphus cinnamomum* y *Helietta plaeana* ("Caribital").

Al norte de la fila La Enjalma, sur de Chivacoa, estado Yaracuy, existían bosques de mediana altura sobre suelos arcillosos, datos de una parcela de 3.5 Ha, muestran 937 individuos con un DAP ≥ 10 cm en 108 especies (Veillon, 1997). Esta comunidad estaba dominada por *Psidium sartorianum* ("Guayabito"), *Hura crepitans* (Jabillo"), *Brownea grandiceps* ("Rosa de montaña"), *Coursetia ferruginea* ("Lubira") y *Coccoloba* sp. ("Quisanda").

La región central poseía una cantidad considerable de bosques secos, destacan las comunidades situadas en el eje San Carlos-Tinaquillo-Valencia, los bosques de los valles del Tuy en el estado Miranda y los localizados al norte de la Cordillera del Interior en el estado Aragua. Al noreste del estado Miranda, cerca de la población del Guapo, Gonzalez (2003a) localizó dos tipos de comunidades boscosas, una dominada por *Trichilia pallida*, *Bathysa pittieri*, *Melicoccus oliviformis*, *Bursera simarouba* y *Lonchocarpus dipteroneurus*, la otra estaba constituida por *Pseudopiptadenia pittieri*, *Senegalia polyphylla* y la endémica *Machaerium grandifolium*.

En la región Oriental los bosques secos de tierras bajas se encuentran mezclados con bosques muy bajos, matorrales espinosos y cardinales. Destacan las comunidades localizadas en la región litoral, al norte de los estados Anzoátegui, Monagas y sureste de Sucre; aparte del sector de la cuenca del río Unare (el cual fue tratado en la sección de los Llanos), no se conocen estudios detallados acerca de la estructura y composición florística de estas regiones. El estado Nueva Esparta posee una apreciable extensión de bosques secos, González (2007) describe un bosque bajo con matorral armado y cardinales situados en el sector noreste de la península de Macanao, la cual se encuentra consti-

tuida por *Ritterocereus griseus*, *Bourreria exsucca*, *Guaiaicum officinale*, *Prosopis juliflora*, *Cercidium proecox* y *Quadrella odoratissima*.

SECTOR SUR

Los bosques secos de la Guayana venezolana están compuestos por un mosaico de vegetación situada en lomeríos, valles y en las planicies aluviales de los principales ríos que desembocan en la margen derecha del río Orinoco (Díaz & Rosales, 2005, 2006; Díaz, 2009), los cuales han sido objeto de numerosos estudios por encontrarse en este sector el proyecto hidroeléctrico del bajo río Caroní, el cual provee la mayor fuente de energía eléctrica del país. Los estudios en detalle de los bosques secos guayanenses comenzaron a través de las numerosas colecciones botánicas realizadas por L. Williams (Imataca, bajo y medio río Caura) de 1939-1944, J. J. Wurdack (medio río Orinoco, Hato "La Vergareña", Imataca y "Cerro Bolívar") de 1955-1956, L. Aristeguieta (sector Ciudad Bolívar-Puerto Ordaz) en 1961, L. Marcano-Berti (Imataca) de 1964-1965, los proyectos "Reconocimiento Agropecuario-Forestal del Oriente de la Guayana Venezolana" (Santaromita, 1961), el inventario forestal e investigación dendrológica realizado en 25.000 km² de la Reserva Forestal Imataca durante los años 1964-67 (FAO, 1970), y la instalación de una parcela de 10 Ha en el mismo sector en 1976 (Veillon *et al.*, 1976). Los resultados de estas colecciones y proyectos permitieron conocer que esta región poseía numerosos tipos de bosques con abundantes maderas valiosas, una flora con numerosos endemismos (ej. *Calycorectes enormis*, *Paullinia nuriensis*, *Picramnia nuriensis*, *Piptadenia imatacae*, *Lonchocarpus imatacensis*, *Pavonia imatacensis*, *Guapira marcano-berti*), y a la vez sirvieron de base para los múltiples estudios que se realizaron posteriormente en este importante sector del país.

Al noroeste de la Reserva Forestal Imataca, en el sector del río San José, estado Bolívar, Díaz *et al.* (2010) estudiaron bosques altos sobre vegas periódicamente inundables con abundancia de *Croton megalodendron* ("Canelo"), *Carapa guianensis* ("Carapa"), *Pentaclethra macroloba* ("Clavellino"), *Eschweilera decolorans* ("Cacao"), *Licania densiflora* ("Hierrito") y *Neea bernardii*, esta última especie es endémica de Venezuela (Aymard, 2003).

En el sector comprendido de Puerto Ordaz hasta el norte de El Dorado, se encuentran grandes porciones de bosques secos mezclados con bosques húmedos. Al noroeste de Upata, sobre suelos lateríticos, J. P. Veillon instaló tres parcelas de 2 Ha cada una en 1959; utilizando un DAP ≥ 20 cm midió 1133 individuos e identificó 86 especies (Veillon, 1997). Estos bosques no presentaban individuos mayores de los 30 m de altura, y estaban dominados por siete especies: *Macrolobium bifolium* ("Zap-

patero"), *Manilkara bidentata* ("Purguo"), *Piranhea longepedunculata* ("Caramacate"), *Micropholis venulosa* ("Felipepeña"), *Hirtella triandra* ("Merecurillo"), *Pityrocarpa leucoxylon* ("Palo blanco") y *Bourreria boliviensis* ("Guarataro negro"), esta última especie es endémica del noreste del estado Bolívar, quizás en peligro de desaparecer por la eliminación de su hábitat (Gottschling & Miller, 2007).

Numerosos son los estudios y las colecciones botánicas realizados en los bosques situados en la región de Guri, en la cuenca baja del río Caroní (Rosales *et al.*, 1993, Veillon, 1997; Aymard *et al.*, 1997). En esta área se encuentran varios tipos de comunidades boscosas, entre las más comunes se encuentran los bosques ribereños en ambos lados del embalse. Destacan las comunidades con presencia de *Epuria falcata* y *Pentaclethra macroloba*, los bosques en vegas aluviales y colovio-aluviales amplias con dominancia de la especie de palma *Roystonea oleracea* ("Chaguaramo") y los bosques con numerosos individuos de *Protium heptaphyllum* ("Tacamajaca"). Aymard *et al.* (1997a) midieron 11.000 individuos en los sectores "Las Carolinas" y "Danto Manchado", clasificando dos tipos de bosques, uno sobre afloramientos de cuarcitas ferruginosas dominados por *Pityrocarpa leucoxylon*, *Licania discolor*, *Chrysophyllum lucentifolium* subsp. *pachycarpum*, *Trichilia lepidota* subsp. *leucastera*, *Maytenus fisciformis*, *M. pruinosa* y la endémica *Neocalyptrocalyx muco*. La otra comunidad se encuentra en depresiones sobre suelos ultisoles, con presencia de la palma *Sabal mauritiiformis*, *Lecointea amazonica*, *Lepidocordia punctata*, *Ocotea schomburgkiana*, *Licania kunthiana*, *Bunchosia mollis*, *Clavija imatacae* y *Lonchocarpus dipteroneurus*.

Al norte de la Paragua, se encontraban grandes extensiones de transiciones de bosques secos a húmedos, los cuales fueron explotados por la gran riqueza de sus maderas valiosas (Veillon, 1997), en los que destacan *Pachira quinata* ("Murea"), *Tabebuia stenocalyx* ("Cacho de venado"), *Cedrela odorata* ("Cedro amargo"), *Cordia alliodora* ("Pardillo"), *Centrolobium paraense* ("Cartán") y *Erisma uncinatum* ("Mureillo"). Utilizando DAP ≥ 20 cm Veillon estableció en 1959 una parcela de 7 Ha en el sector "San Mateo de la Paragua", midiendo 937 individuos e identificando 77 especies. De acuerdo a este levantamiento, este bosque estaba intervenido por explotaciones selectivas y lo dominaban *Pseudopiptadenia suaveolens* ("Yiguire"), *Guazuma ulmifolia* ("Guácimo"), *Spondias mombin* ("Jobo"), *Protium aracouchini* ("Anime blanco") y *Alseis labatioides* ("Carutillo"). El mismo autor, estableció en 1977 una parcela de 2 Ha en el sector "San Francisco", utilizando un DAP ≥ 10 cm midió 705 árboles en 109 especies. Estos bosques estaban situados sobre lomeríos, eran muy densos y lo dominaban *Licania densiflora* ("Hierrito"), *Eschweilera subglandulosa*

("Majaguillo"), *Cordia exaltata* ("Alatrique blanco"), *Tetragastris panamensis* ("Aracho"), *Clathrotropis glaucocephala* ("Caicareño amarillo") y la palma *Oenocarpus bataua* ("Seje").

Al noroeste del estado Bolívar, a lo largo de la margen derecha del río Orinoco los bosques secos se encuentran mezclados con sabanas arboladas, bosques ribereños y densas comunidades de especies arbóreas de los géneros *Caripa*, *Vochysia*, *Swartzia*, *Albizia*, *Anadenanthera* y *Chaunochiton*. En la cuenca del río Caura, las comunidades boscosas fueron objeto de minuciosos estudios florísticos (ver Aymard *et al.*, en este libro), sobresale la presencia de *Uladendron codesuri* (Malvaceae), género endémico de la Guayana venezolana (Marcano Berti, 1991), del cual se conoce muy poco individuos.

Boom (1990), estableció una parcela de 1 Ha en el sector "Maniapure", midiendo 324 individuos, identificando 72 especies, este bosque estaba dominado por *Parinari excelsa*, *Vochysia glaberrima*, *Pouteria* aff. *P. engleri*, *Licania canescens* y *Elaeolum glabrescens*. 9 km al sur de Puerto Ayacucho, sobre lajas, Gröger (1994) registró dos comunidades, una caracterizada por bosques bajos con *Tabebuia pilosa*, *Commiphora leptophloes*, *Simira rubescens*, la palma *Syagrus orinocensis*, la otra comunidad estuvo representada por bosques con dosel de 25 m de altura, cuyas especies características son: *Ecclinusa parviflora*, *Eschweilera coriacea*, *Protium sagotianum* y la palma *Attalea maripa*.

En el raudal "Arata" (aprox. 03° - 03'17" N; 64° - 25'29" O), en el medio río Ocamo, en alto Orinoco, se encuentran las únicas comunidades de bosques secos rodeadas por una región con altas precipitaciones en el Amazonas venezolano. Entre 1990 y 1991 personal del proyecto Inventario de R.N. R. de la CVG-TECMIN estudiaron estas comunidades encontrando numerosos elementos comunes en bosques secos, en los que destacan: *Adelia ricinella*, *Coursetia ferruginea*, *Capparidastrum frondosum*, *Handroanthus capitatus*, *Angostura trifoliata*, *Enterolobium barinense*, *Bursera simaruba*, *Melicoccus oliviformis* subsp. *oliviformis* y la liana *Xylophragma seemannianum*.

Diversidad, fitogeografía y riqueza de los Bosques Secos venezolanos.

Un análisis general de la composición florística de los bosques secos venezolanos, evidencia el dominio de los elementos de amplia distribución neotropical pertenecientes a la flora caribeña-llanera, mezclados con pocos taxa autóctonos ("endémicos"), amazónicos, andinos, de las regiones secas del Sureste de Brasil, sur de Bolivia, sur del Paraguay, y de los sectores macrotérmicos de la Guayana, principalmente de la provincia Imataca (Steyermark, 1982; Prance, 1982; Mori, 1991; Huber, 1994).

El elemento llanero-caribeño está bien representado en todos los sectores que componen el bosque seco venezolano; innumerables son las especies que pertenecen a esta provincia fitogeográfica (Takhtajan, 1986), algunos ejemplos importantes son: *Cordia alliodora*, *Pithecellobium lanceolatum*, *Prionostemma aspera*, *Roupala montana*, *Calliandra laxa* var. *laxa*, *Samanea saman*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Beurrieria exsucca*, *Byrsinima crassifolia*, *Gouania polygama*, *Ormosia macrocalyx*, *Arrabidaea mollissima*, *Pachira quinata*, *Melicoccus bijugus*, *Adelia ricinella*, *Senegalia hayesii*, *Machaerium biovolatum*, *Myrospermum frutescens*, *Pterocarpus acapulcensis*, *Guettarda divaricata*, *Hirtella americana*, *Licania apetala* var. *aperta*, *Apeiba tiborbou*, *Genipa americana* var. *caruto*, *Platymiscium pinnatum*, *Zanthoxylum caribaeum* y *Crateva tapia*.

Los bosques secos decíduos de los Llanos Orientales, tienen como característica florística la presencia de varias especies del género *Lonchocarpus* (*L. fendleri*, *L. hedyosmus*, *L. pictus* y *L. punctatus*), también son comunes *Piscidia carthaginensis* ("Barbasco"), *Bourreria exssuca* ("Guatacare"), *Bulnesia arborea* ("Vera"), *Quadrella odoratissima* ("Olivo"), *Gyrocarpus americanus* ("Mara" o "Volador"), *Simira klugei* ("Paraguatán") y *Molinocarpa tenuis*.

Los bosques de los Llanos Centrales tienen como elementos florísticos típicos a *Copernicia tectorum* ("Palma llanera"), *Caesalpinia mollis*, *Copaifera pubiflora* ("Aceite"), *Senegalia polyphylla* ("Tiamo") y *Handroanthus serratifolius* ("Curarire"). En los bosques de los Llanos Occidentales son comunes *Anacardium excelsum* ("Mijao"), *Samanea saman* ("Samán"), *Ormosia macrocalyx* ("Peonió"), *Astronium graveolens* ("Gateado"), *Pradosia caracasana* ("Chupón"), *Piptadenia robusta*, *Cupania americana*, *Platymicium pinnatum*, *Lonchocarpus hedyosmus*, *Cordia coloococa* y las palmas *Acrocomia aculeata*, *Syagrus sancona* y *Attalea butyracea*.

Los elementos macrotérmicos de las tierras bajas de la Guayana (específicamente de la provincia florística Imataca), están presentes en el sector de las planicies aluviales al este de los Llanos Orientales. La presencia de las especies: *Caripa richardiana*, *Manilkara bidentata*, *Doliocarpus brevipedicellatus* subsp. *brevipedicellatus*, *Chaetocarpus schomburgkianus*, *Crudia glaberrima*, *Qualea dinizii*, *Trichilia schomburgkii* y *Diospyros ierensis* permiten afirmar esta observación.

Por otra parte, el elemento amazónico está también representado en la región de los bosques secos, la presencia de especies de la cuencas de los ríos Negro y Amazonas es más evidente en los bosques de galería del caño "La Pica" y los ríos Juriépe y Cinaruco en el estado Apure, región en la cual se han recolectado especímenes botánicos de *Macro-*

samanea discolor var. *discolor*, *M. pubiramea* var. *lindsaeifolia*, *Eschweilera tenuifolia*, *Laetia suaveolens*, *Licania intrapetiolaris*, *L. wurdackii*, *Mabea schomburgkii*, *Ixora acuminatissima*, *Pouteria elegans* y *Panopsis rubescens*. La región del apure meridional, hasta el presente, define el límite más septentrional de *Licania wurdackii*, *Leopoldinia pulchra*, *Mauritiella aculeata* y *Lepydocarrium tenue*, esta última especie solo se conocía de la Amazonía y Guyana (Henderson *et al.*, 1995, Henderson, 1997).

La presencia en los bosques secos venezolanos de numerosas especies propias de bosques húmedos, quizás es debido a que en los bosques de galería de esta región fueron lugares de "refugio" de numerosas especies perennifolias durante los períodos de extrema sequía del Pleistoceno-Holoceno (Meave *et al.*, 1991; Meave & Kellman, 1996; Behling & Hooghiemstra, 1998; Pennington *et al.*, 2000; 2004). Otro interesante patrón de distribución fitogeográfico observado en la región, fue la presencia de especies con discontinuos ámbitos de distribución geográfica entre el sueste de Brasil y el Gran Chaco, con los Llanos y el Caribe (Colombia, Venezuela). Observaciones sobre este patrón de distribución se encuentran en Sarmiento (1975), Gentry (1982a,b), Prado & Gibbs (1993), y Prado (2000) autores que afirman que una posible explicación de esta disyunción se deba a que en la última glaciaciόn (18.000-12.000 años) Sudamérica experimentó un clima muy seco y frío al centro-este (A'b Sáber 1982), y al norte (Salgado-Labourau 1980; Schubert & Fritz, 1994). Esta situación generó una "contracción" de los bosques húmedos del centro del continente, permitiendo la expansión de los bosques semideciduos y deciduos hacia noroeste. Por lo tanto, este patrón de discontinuidad que presentan actualmente muchas especies entre estas dos regiones, quizás sea el producto del remanente de los "bosques deciduos del Pleistoceno" (Prado & Gibbs, 1993; Prado, 2000; Linares-Palomino *et al.*, 2003), los cuales perdieron contacto entre el norte y sur del continente cuando las condiciones climáticas fueron más favorables (8.000 años hasta el presente). Algunos ejemplos de esta flora Pleistocénica remanente en la región de bosques secos venezolanos disyuntas con regiones secas del sur son el género *Myrcarpus* (*M. venezuelensis*), las especies *Aspidosperma cuspa*, *A. ulei*, *A. vargasii*, *Lepidocordia punctata*, *Tournefortia candidula*, *Platypodium elegans*, *Geoffroea spinosa*, *Dasiphylum vepriculatum* y *Fissicalyx fendleri*.

Otro interesante ejemplo, lo representa la presencia de bosques secos en el raudal Arata en el alto río Orinoco, Amazonas venezolano, representando la posibilidad de un "refugio" de flora de los bosques secos dentro de una región con altas precipitaciones. En este sector, varios géneros y especies tienen su límite meridional de su distribución geográfica hacia la

Amazonía, ejemplos de lo expuesto son *Bursera simaruba*, *Coursetia ferruginea*, *Angostura trifoliata*, *Enterolobium barinense* y *Melicoccus oliviformis* subsp. *oliviformis*, destaca la presencia en este sector de *Adelia ricinella*, un género dominante en la región Caribe (De Nova *et al.*, 2007)

Los niveles de endemismos en la región de los bosques secos son bajos, probablemente esto es debido al bajo nivel de aislamiento y el limitado arribo de taxa por dispersión, que posee los sectores de los bosques secos venezolanos, muchos de los cuales se encuentran situados entre el Escudo Guayanés y las Cordilleras de la Costa, de los Andes Venezolanos y Oriental de Colombia, sector que quedó expuesto a la colonización vegetal a finales del Plioceno, por lo que la aparición y establecimiento de comunidades vegetales es un proceso muy reciente que no ha permitido que elementos autóctonos se consoliden a gran escala en la región. Destacan en este grupo de especies endémicas la orquídea terrestre *Habenaria unellezii*, *Melicoccus aymardii*, (del cual solo se conoce un individuo), *Cordia williamsii*, *Tanaecium apiculatum*, *Ruprechtia apurensis*, *Trigonia bracteata* y *Bonellia loeflingii*. Por otra parte, *Mouriri barinensis* ("Perhuetano") es un endemismo venezolano en peligro de extinción, debido a la sobre exploración a la que ha estado sometida esta especie en las últimas cinco décadas.

Con relación a la riqueza y diversidad de especies, actualmente se conoce que los bosques secos poseen una menor diversidad alpha que los bosques húmedos tropicales (Pennington *et al.*, 2000, 2004, 2006, 2009; Linares-Palomino *et al.*, 2011). Los datos de Veillon presentados en el presente capítulo utilizando un DAP \geq 10 evidencian valores bajos de especies (46-108) en grandes áreas de muestreo (1.6-10.5 hectáreas). Los resultados de estudios en bosques secos neotropicales (utilizando 0.10 Ha y DAP \geq 2.5 cm), muestran que la diversidad alpha varía entre 50 a 110 especies (Gentry, 1995; Phillips & Miller, 2002). De acuerdo a esta información, los bosques secos más diversos del mundo se encuentran ubicados en Chamela, México (103 ssp.), Coloso, Colombia (113 ssp.) y Los Colorados, Colombia (121 ssp.). Estos mismos autores registran para Venezuela 68 especies, en bosques cercanos al Rancho Blohm, Guárico. Fajardo *et al.* (2005), reconocen valores entre 110-170 especies, para un bosque seco típico en Venezuela. Sin embargo, estos datos no se pueden utilizar como una comparación directa sobre la diversidad alpha, debido a la influencia que ejercen sobre los valores de diversidad local en los diferentes tamaños, formas y diámetros utilizados en los muestreos. Recientemente, Rojas y Aymard (2010) utilizando transectos de 0.10 Ha y un DAP \geq 2.5 cm, registraron 140 especies en bosques al norte de la ciudad Barinas, cifra que al presente representa el

valor muy alto bosques secos utilizando la metodología de 0.10 Ha.

Estado Actual de conservación

Actualmente son muy escasas las extensiones de bosques secos no intervenidos en Venezuela. A principios de 1950, solamente la región de los Llanos Occidentales poseían cerca de 900.000 Ha de bosques relativamente bien conservados (Figura 4).

Estimaciones recientes, consideran que la región de los Llanos posee cerca de 11.000 km² de bosques en diferentes estados de intervención (Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa, 2010; Madi *et al.*, en este libro) (Figura 5).

Los bosques secos situados al norte del Orinoco, principalmente en los estados Barinas, Portuguesa y Cojedes, fueron de gran importancia para el país por su gran extensión, diversidad de comunidades vegetales, adaptabilidad de sus suelos para la agricultura y producción pecuaria, y por sus grandes cantidades de maderas finas (González-Vale, 1945; MARNR, 1985; Steyermark, 1966; Veillon, 1962, 1971, 1976, 1986, 1889). Sin embargo, estos bosques han venido desapareciendo rápidamente. El mejor ejemplo de esta drástica reducción de la masa boscosa es la reserva forestal de Turén (116.400 Ha), la cual fue desmantelada en tres décadas (en-

tre 1940 y 1970) para dar paso a la implementación de los grandes planes agrícolas.

Las reservas forestales de Caparo, San Camilo y Ticoporo, todavía poseen las áreas de transiciones de bosques secos y húmedos más importantes al norte país (aprox. 20.000 Ha), sin embargo, los bosques secos allí presentes, constituyen el ecosistema venezolano en mayor peligro debido al uso irracional de sus bosques, al margen del ordenamiento legal; a los escasos mecanismos de control y seguimiento; a la politización rural y a la falta de voluntad de implementación de modelos de uso sustentable.

En la actualidad, la pregunta fundamental que emerge es ¿cómo responde la estructura y composición florística de los bosques y otras comunidades vegetales a los cambios antropogénicos? (McKinney & Lockwood, 1999; Lockwood & McKinney, 2001). Numerosos investigadores han anticipado graves consecuencias en el mantenimiento de la diversidad de las especies debido a la homogenización biótica, lo cual será más demarcada en los trópicos (Bradshaw *et al.*, 2009). Se reconoce que estos cambios en comunidades primarias son irreversibles a corto plazo (Abelleira-Martínez *et al.*, 2009).

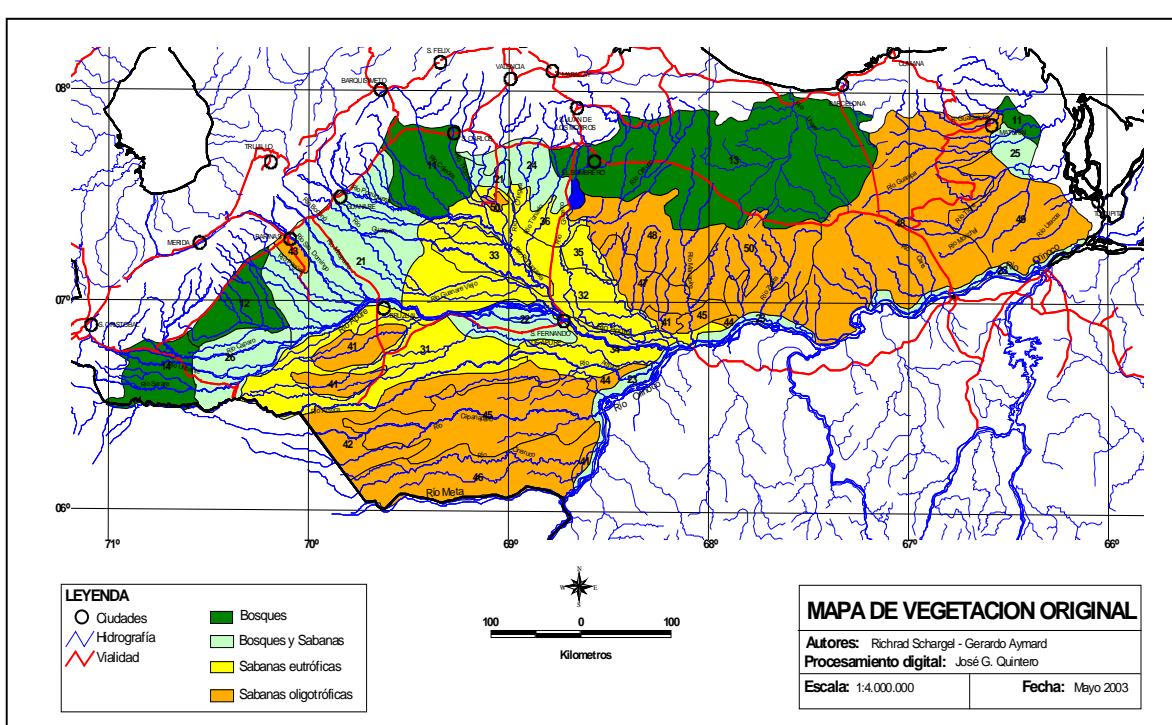
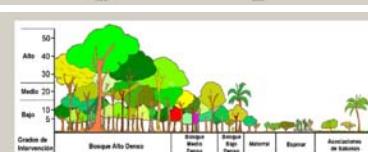
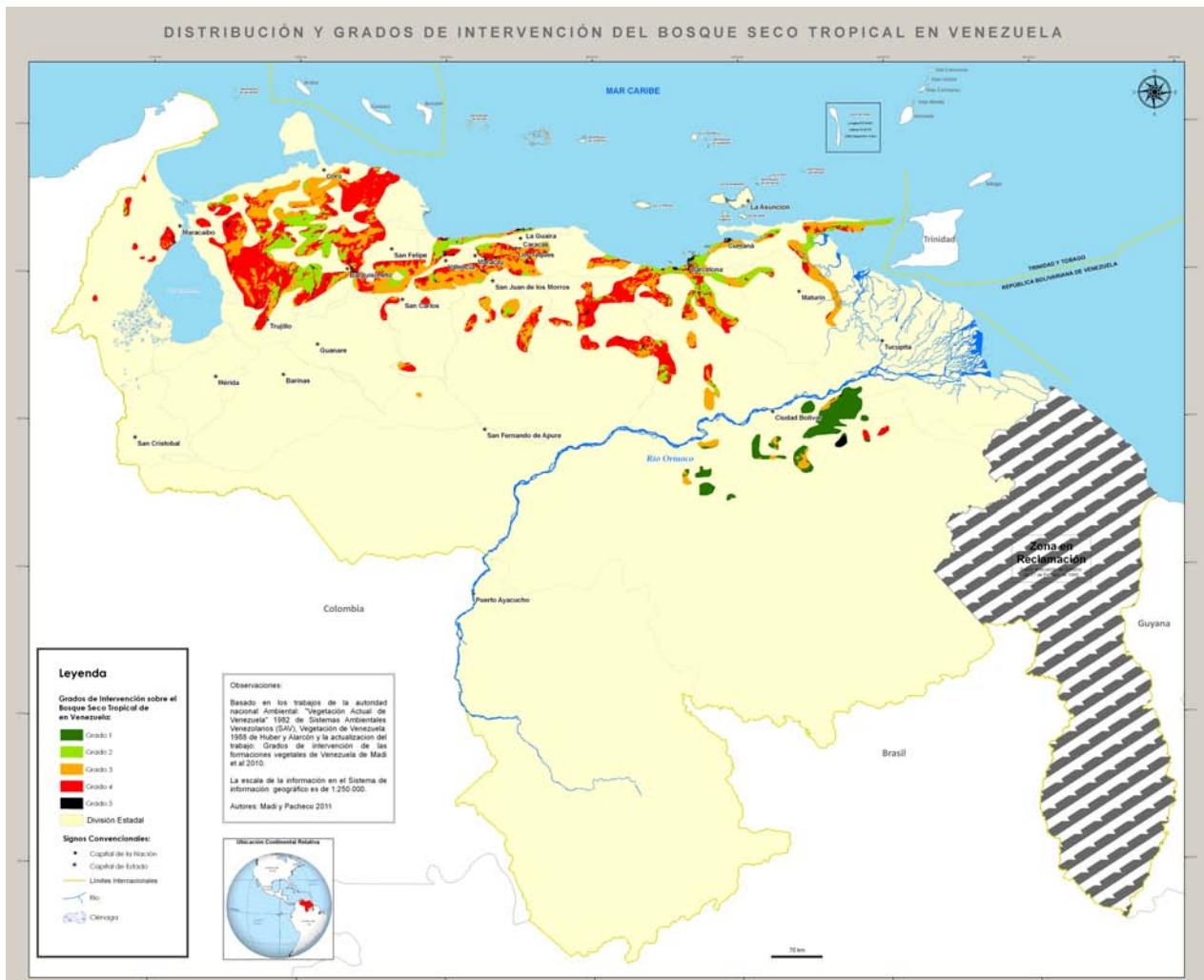
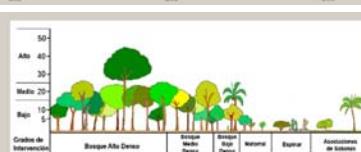


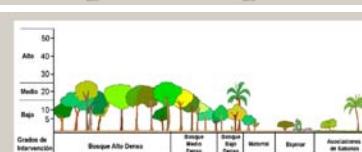
Figura 4. Estimación de la distribución de los tres grandes sectores de bosques de los Llanos Venezolanos a principios de 1950 (Schargel, 2007).



Grado 1: Zonas donde predominan la formación vegetal original, las formaciones modificadas no superan el 5% del área total, y no se tiene registro de cambios contemporáneos en la composición y/o proporción de especies. La mejor y única expresión de estas zonas en el país las encontramos en grandes áreas al sur del Orinoco en los estados Amazonas, Bolívar y Delta Amacuro.



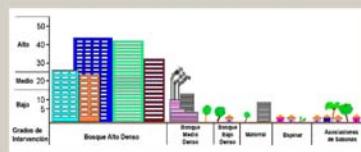
Grado 2: Zonas donde aún predominan la formación vegetal original pero se aprecian áreas modificadas hasta en un 25% del área total, o se tiene registro de cambios históricos en la composición, abundancia y/o proporción de especies. Expresión de éstas zonas las encontramos en muchos Parques Nacionales como Waraira Repano, Henri Pittier, Sierra de Perijá, o zonas muy inhóspitas para las actividades humanas como las áreas áridas de Paraguaná y Paria.



Grado 3: Zonas donde perdura la formación vegetal original pero se aprecian áreas muy modificadas desde un 26% hasta un 75% del área total o con evidentes cambios en composición y/o proporción de especies. Expresión de estas zonas las encontramos en: los Llanos de Apure, los remanentes de las formaciones de Bosques Secos que aún perduran, Arbustales Espinosos y Xerófilos de Falcón y las Sabanas y Herbazales de la Serranía del Interior.



Grado 4: Zonas donde no se reconoce la formación vegetal original en entre el 76 % y el 99 % del área, quedando apenas relictos o especies testigo dentro de ella. Asociadas generalmente con agricultura intensiva. Expresión de estas zonas las encontramos en: las plantaciones de pinos de Uverito, las plantaciones de arroz en el Sistema de Riego del Río Guriárico y las plantaciones de palma aceitera y áreas de pastoreo de ganado bovino en el sur del Zulia y del Piedemonte Andino.



Grado 5: Zonas, donde se estima que la formación vegetal original se ha reducido, alterado y fragmentado en toda el área hasta quedar solo en forma de relictos o especies testigo. Expresión de éstas son las poligonales de ciudades como Caracas, Maracaibo o Barquisimeto; grandes instalaciones industriales como el complejo Industrial de Jose, o las minas de carbón de Guasare y los embalses como el Embalse el Guri.

Figura 5. Mapa de vegetación de Venezuela, resaltado las regiones de bosques secos y los diferentes grados de intervención (GDI). (Elaborado por Yamil Madi, Julio-2011)

Otros autores, sugieren que la biota responderá a estas alteraciones creando nuevas formaciones vegetales, cuyas características serán el ensamblaje de comunidades compuestas por especies de los bosques originales con las especies pioneras o secundarias (Hobbs *et al.*, 2006; Williams & Jackson, 2007; Lugo, 2009). Esta vegetación ayudará en la sobrevivencia de muchos taxa del bosque original y en el ensamblaje de nuevas comunidades boscosas o “bosques noveles”. Los bosques noveles, representan el resultado de los cambios ecológicos y evolutivos inducidos por la trasformaciones de la vegetación original (Lugo & Helmer, 2004; Lugo, 2009), las cuales mantienen gran parte de su biomasa, como una respuesta a las modificaciones del ecosistema.

La ocurrencia de los bosques noveles es considerada una respuesta natural a los efectos de la deforestación, modificación y degradación del bosque y su posterior abandono. Sin embargo, el desafío de la conservación del bosque seco que enfrentamos es más serio de lo que era hace sólo unas décadas. Sin embargo, a través de los estudios iniciales de los bosques noveles, se observa una nueva visión de la complejidad e interrelación de la vegetación intervenida, que requiere un nuevo enfoque para la investigación y gestión. La conservación de la biodiversidad de este ecosistema será efectiva con fundamentos científicos sólidos, los cuales deben incorporar incentivos y oportunidades a las poblaciones rurales a través de un marco interdisciplinario (Chazdon *et al.*, 2009), en los cuales participen investigadores de las ciencias biológicas y sociales, para así ofrecer respuestas de manejo que permitan sostener los servicios de los ecosistemas y su biodiversidad en un mundo que cambia muy rápidamente.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Carlos Pacheco (ULA), Yamil Madi (MINANB) por la elaboración de los mapas de vegetación, a R. Linares-Palomino y T. Pennington por suministrar información no publicada, y a Nidia Cuello (UNELLEZ-Guanare) por la revisión del manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- Abelleira-Martínez, O., M. Rodríguez., I. Rosario., N. Soto, N. López, & A. E. Lugo. 2009. Structure and species composition of novel forests dominated by an introduced species in northcentral Puerto Rico. *New Forests* 1: 1-18.
- Alvarado L. 1911. Las Caldas de “Los Baños” (Estado Portuguesa). *Revista Técnica del M.O.P.* 1(12): 595-596.
- Arends, E., J. R. Guevara & O. Carrero. 1993. Características de la vegetación de la unidad experimental de la Reserva Forestal de Caparo. *Cuadernos Comodato ULA-MARNR* 21: 43-58.
- Aristeguieta, L. 1968a. El Bosque caducifolio seco de los llanos altos centrales. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 27(113-114): 395-438.
- _____. 1968b. Consideraciones sobre la Flora de los Morichales Llaneros al Norte del Orinoco. *Acta Bot. Venez.* : 3-22.
- _____. 1966. Flórrula de la Estación Biológica de los Llanos. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 20: 337-347.
- Aymard, G. 2009. Estudio de la vegetación (estructura, composición florística) de un sector de los altos Llanos Occidentales, situado al Sureste de Ospino. Estado Portuguesa, Venezuela. Informe Técnico Biocentro, UNELLEZ-Guanare, Portuguesa.
- _____. y J. Farreras. 2009a. Estudio de la vegetación (estructura, composición florística) de las áreas de influencia de los complejos Agroindustriales de los estado Barinas, Cojedes, Portuguesa y Trujillo, Venezuela. Informe FundaUNELLEZ, UNELLEZ-Guanare, Portuguesa.
- _____. 2009b. Estudio de la vegetación de un sector de los Llanos Orientales situado al norte de Caicara de Maturín, estado Monagas, Venezuela. Informe FundaUNELLEZ, UNELLEZ-Guanare, Portuguesa Venezuela.
- _____. 2008. Estudio de los bosques tropófilos situados al Sureste del estado Barinas, Venezuela. Informe FundaUNELLEZ, UNELLEZ-Guanare, Portuguesa Venezuela.
- _____. 2008. Estudio de la vegetación de un sector de los Llanos Orientales situado al sur-oeste de Santa Bárbara de Maturín, estado Monagas, Venezuela. Informe FundaUNELLEZ, UNELLEZ-Guanare, Portuguesa Venezuela
- _____. & V. González. 2007. Consideraciones generales sobre la composición florística y diversidad de los bosques de los Llanos de Venezuela. Pp. 59-72. En: *Catálogo Anotado e ilustrado de la Flora Vascular de los Llanos de Venezuela*, R. Duno de Stefano, G. Aymard & O. Huber (Eds.). FUDENA-Fundación Polar-FIBV, Caracas, Venezuela.
- _____. 2005. Bosques de los Llanos de Venezuela: consideraciones generales sobre su estructura y composición florística. Pp. 19-48. En: *Tierras Llaneras de Venezuela*, J. M. Hétier y R. López F. (Eds.), SC-77: IRD-CIDAT. Mérida, Venezuela.
- _____. 2003. Nyctaginaceae. *Flora of Venezuelan Guayana* 7: 101-117.
- _____. y N. Rivas. 2002. Estudio de la vegetación de bosques de galería-Morichales, río Yabo, Llanos Orientales, sureste del estado Anzoátegui, Venezuela. (Aprox. utm: 0955213 N / 0483146 E; 0964163 N / 0495766 E). Informe Técnico, Nuevos Horizontes. Guanare, Portuguesa.
- _____. M. Norconk y W. Kinzey. 1997a. Composición florística de comunidades vegetales en islas en el embalse de Guri. Río Caroní. Estado. Bolívar. Venezuela. *Biollania* 6 (Ed. Esp.): 195-233.
- _____. S. Elcoro, E. Marín y A. Chavel. 1997b. Caracterización estructural y florística en bosques de tierra firme de un sector del bajo Río Caura, estado Bolívar. Venezuela. *Scientia Guaianae* 7:143-169.
- _____. y N. Cuello. 1989. Composición Florística presente en el área del futuro Parque Metropolitano “Los Cospes”. Dtto. Guanare. Ed. Portuguesa. Venezuela. Boletín Técnico del Programa R. N. R. (UNELLEZ-Venezuela) N° 15: 220-279.
- Beard, J. S. 1955. The classification of tropical American vegetation types. *Ecology* 36:89-100.
- _____. 1946. Los clímax de vegetación en la América tropical. *Rev. Fac. Nac. de Agronomía (Medellín)* 6(23): 225-293.
- Bebber, D. P., M. A. Carine, John R. I. Wood, A. H. Wortley, D. J. Harris, G. T. Prance, G. Davidse, J. Paige, T. D. Pennington, N. K. B. Robson & R. W. Scotland. 2010. Herbaria are a major frontier for species discovery. *PNAS* 107: 22169-22171.
- Behling, H. & H. Hooghiemstra. 1998. Late Quaternary palaeoecology and palaeoecology from pollen records of the savannas of Llanos Orientales in Colombia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology & Palaeoecology* 139: 251-267.
- Berroterán, J. L. 1998. Relationships between floristic composition physiognomy, biodiversity, and soils of the ecological systems of the Central high Llanos of Venezuela. Pp. 481-

494. In: Forest Biodiversity in North, Central and South America, and The Caribbean (Research and Monitoring). F. Dallmeier & J. A. Comiskey (Eds.). Man and the Biosphere Series, UNESCO, Paris, France
- _____. 1988. Paisajes ecológicos de sabanas en Llanos Altos Centrales de Venezuela. *Ecotropicos* 1: 92-108.
- _____. 1985. Geomorfología de un área de Llanos bajos centrales Venezolanos. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 40(143): 31-77.
- Betancourt, M. C. 2009. Restauración del bosque natural del Fundo "La Productora" como estrategia de gestión ambiental, Municipio Guanare, estado Portuguesa. Venezuela. Postgrado en Planificación de R.N.R. UNELLEZ-Guanare, Portuguesa. Tesis MSc, (inédito).
- Bevilacqua, M. & V. González. 1994. Consecuencias de derrames de petróleo y acción del fuego sobre la fisionomía y composición florística de una comunidad de Morichal. *Ecotropicos* 7: 23-34.
- Blydenstein, J. 1963. La sabana de Trachypogon del alto Llano. Estudio ecológico de la región de Calabozo, Estado Guárico. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 23(102): 139-206.
- _____. 1962. La vegetación de la Estación Biológica de los Llanos. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 22(100): 208-214.
- Boom, B. M. 1990. Flora and vegetation of the Guayana-Llanos ecotone in Estado Bolívar, Venezuela. *Mem. New York Bot. Garden* 64: 254-278.
- Bradshaw, C. J. A., N. S. Sudhi & B. W. Brook. 2009. Tropical turmoil; a biodiversity tragedy in progress. *Ecol. Environ.* 7: 79-87.
- Bullock, S. H., H. A. Mooney & E. Medina (Eds.). 1995. Seasonally Dry Tropical Forests, Cambridge University Press, New York.
- Calzadilla, J. J. y A. Lárez. 2008. Flora y vegetación de la cuenca alta del río Aragua, Municipio Piar, estado Monagas, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 31: 251-272.
- Carrero-Araque, O. 1995. Área de tipificación de la Estación Experimental Caparo. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Comodato ULA-MARN. Mérida. Venezuela.
- Castillo, A. 1977. Estudio de una sección de bosque de galería del Río Orinoco al sur de los Llanos de Calabozo. Escuela de Biología, Universidad Central de Venezuela Caracas, Venezuela, Tesis de Lic. 116 p. (inédito).
- Castillo-Campos, G., G. Halffer & C. E. Moreno. 2008. Primary and secondary vegetation patches as contributors to floristic diversity in a tropical deciduous forest landscape. *Biodiversity and Conservation* 17: 1701-1714.
- Castroviejo, S. & G. López. 1985. Estudio y descripción de las comunidades vegetales del "Hato El Frio" los Llanos de Venezuela. *Memoria Soc. Cien. Nat. La Salle* 45(124): 79-151.
- Chatrou, L. W. & M. D. Pirie. 2005. Three new rarely collected or endangered species of Annonaceae from Venezuela. *Blumea* 50: 33-40.
- Chazdon, R. L., C. A. Harvey, O. Komar, D. M. Griffith, B. G. Ferguson, M. Martínez-Ramos, H. Morales, R. Nigh, L. Soto-Pinto, M. van Breugel & S. M. Philpott. 2009. Beyond Reserves: A Research Agenda for Conserving Biodiversity in Human-modified Tropical Landscapes. *Biotropica* 41: 142-153.
- Codazzi, A. 1841a. Resumen de la Geografía de Venezuela. H. Fournier & Cía. París. Francia.
- _____. 1840b. Atlas Físico y Político de la República de Venezuela. Thierry & Frères, París, Francia, 19 cartas.
- Colonnello, G. 1990. Elementos fisiográficos y ecológicos de la cuenca del Río Orinoco y sus rebalses. *Interciencia* 15(6): 476-485.
- _____. S. Castroviejo & G. López. 1986. Comunidades vegetales asociadas al Río Orinoco en el sur de Monagas y Anzoátegui (Venezuela). *Memoria Soc. Cien. Nat. La Salle* 46(125-126): 127-165.
- Cornejo, X. & H. H. Iltis. 2008. A revisión de Colicodendron (Caprifoliaceae). *J. Bot. Res. Inst. Texas* 2: 75-93.
- Cuello, N., G. Aymard y B. Stergios. 1989. Observaciones sobre la vegetación de un sector de la cuenca media del Río Portuguesa. Edo. Portuguesa. Venezuela. *Biollania* 6: 163-193.
- Delascio, F., & R. López. 1995. Las palmas del Estado Cojedes, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 18(1-2):104-135.
- _____. 1990. Contribución al conocimiento florístico de los Morichales del Estado Guárico, Venezuela: Morichal Redondo, Hato Becerra. *Acta Bot. Venez.* 16(1): 27-34.
- De-Nova, J. A., V. Sosa & V. W. Steinmann. 2007. A Synopsis of *Adelia* (Euphorbiaceae s.s.). *Systematic Botany* 32: 583-595
- Dezezo, N. S. Flores, S. Zambrano-Martínez, L. Rodgers y E. Ochoa. 2008. Estructura y composición florística de bosques secos y sabanas en los Llanos Orientales del Orinoco, Venezuela. *Interciencia* 33: 733-740.
- Díaz, W., J. Rueda, O. Acosta, O. Martínez y H. Castellanos. 2010. Composición florística del bosque ribereño del río San José, Reserva Forestal de Imataca, estado Bolívar, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 33: 1-21.
- _____. 2009. Composición florística de las comunidades aledañas al tercer puente sobre el río Orinoco, Venezuela. *Bol. Centro Invest. Biol.* 43: 337-354.
- _____. y J. Rosales. 2006. Análisis fitosociológico y descripción de la vegetación de várzeas orinoquenses en el bajo río Orinoco, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 29: 39-68.
- _____. y _____. 2005. Análisis fitosociológico y estructural del bosque inundable de las riberas del bajo río Orinoco, Venezuela. *Kuaway* 1: 13-39.
- Dos Santos, K., L. S. Kinoshita & F. A. M. dos Santos. 2007. Tree species composition and similarity in semideciduous forest fragments of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 135: 268-277.
- Duno de Stefano, R., G. Aymard & O. Huber. 2007a. Catálogo Anotado e ilustrado de la Flora Vascular de los Llanos de Venezuela. FUDENA-Fundación Polar-FIBV, Caracas. Venezuela.
- _____. _____. y _____. 2007b. Exploraciones botánicas en los Llanos de Venezuela. Pp. 47-57. En: Catálogo Anotado e ilustrado de la Flora Vascular de los Llanos de Venezuela , R. Duno de Stefano, G. Aymard & O. Huber (Eds.). FUDENA-Fundación Polar-FIBV, Caracas. Venezuela.
- Ewel, J. J., A. Madriz y J.A. Tosi, Jr. 1976. Zonas de vida de Venezuela. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico. 2^a edición. MAC-FONAIAP, Caracas. Venezuela, 265 p. 1 mapa 1:2.000.000
- _____. _____. 1968. Zonas de vida de Venezuela. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico. 1^a edición. MAC, Dirección de Investigación, Caracas. Venezuela, 265 p. 1 mapa 1:2.000.000
- Fajardo, L., V. González, J. M. Nassar, P. Lacabana, C. A. Portillo & F. Carrasquel. Tropical dry forests: Characterization and current conservation status. *Biotropica* 37: 531-546.
- Falcón, V. R. 2010. Estrategias para la conservación de la vegetación boscosa de la Finca "San Miguel", sector Pocoró, Municipio Guanare. Estado Portuguesa. Postgrado en Planificación de R.N.R. UNELLEZ-Guanare, Portuguesa, Trabajo especial de grado. (inédito).
- FAO/SF. 82/ VEN. 5. FAO. 1970. Estudio de preinversión para el desarrollo forestal de la Guayana Venezolana, Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO) Roma.
- Feeley, K. J. & M. R. Silman. 2011. The data void in modeling current and future distributions of tropical species. *Global Change Biology* 17: 626-630.
- Fernández, A., R. Gonto, J. Nassar y J. P. Rodríguez. 2010. Estructura, composición y dominancia ecológica en cuatro estados sucesionales de un bosque seco de los Llanos de Venezuela. Memorias LXI Congreso Brasileño de Botánica. Manaus. Brasil.
- _____. _____. _____. y G. A. Sánchez-Azofeifa. 2007a. Tropi-dry: un método para el estudio de los bosques secos tropicales.

- El caso venezolano en el Hato Piñero, estado Cojedes. Memorias del XVII Congreso Venezolano de Botánica. Maracaybo. Venezuela.
- _____, G. Colomello y E. Guzmán. 2007. Inventario de la diversidad florística de un sector del curso medio del río Palmar, estado Zulia. Rev. Fav. Agron. (LUZ), 24 (Supl. 1): 415-421.
- _____. 2007. Los Morichales de los Llanos de Venezuela. Pp. 91-98. En: Catálogo Anotado e ilustrado de la Flora Vascular de los Llanos de Venezuela, R. Duno de Stefano, G. Aymard & O. Huber (Eds.). FUDENA-Fundación Polar-FIBV, Caracas. Venezuela.
- Finol. H. 1980. Estructura y composición de los principales tipos de selvas venezolanas. Facultad de Ciencias Forestales, Instituto de Silvicultura, Universidad de los Andes, Mérida. Venezuela.
- _____. 1976. Estudio fitosociológico de las unidades 2 y 3 de la Reserva Forestal de Caparo, Estado Barinas. Acta Bot. Venez. 11 (1/4): 17-103.
- _____. 1971. Nuevos parámetros a considerarse en el análisis estructural de las selvas vírgenes tropicales. Rev. Forest. Venez. 21: 29-42.
- _____. 1969. Posibilidades de manejo silvicultural para las Reservas Forestales de la región Occidental. Rev. Forest. Venez. 12(17): 81-107
- _____. 1964. Estudio silvicultural de algunas especies comerciales en el bosque Universitario "El Caimital", Estado Barinas. Rev. Forest. Venez. 7(10-11): 17-63.
- Galán de Mera, A., A. González, R. Morales, B. Oltra & J. A. Vicente Orellana. 2006. Datos sobre la vegetación de los Llanos Occidentales del Orinoco (Venezuela). Acta Botánica Malacitana 31: 97-129.
- Gardner, T. A., J. Barlow, R. Chazdon, R. M. Ewers, C. A. Harvey, C. A. Peres & N. S. Sodhi. 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. Ecology Letters 12: 1-21.
- Gentry, A. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. Pp. 146-194. In: Seasonally Dry Tropical Forests, S. H. Bullock, H. A. Mooney & E. Medina (Eds.), Cambridge University Press, New York. USA.
- _____. 1982a. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? Ann. Missouri Bot. Gard. 69: 557-593.
- _____. 1982b. Phytogeographic patterns in northwest South America and southern Central America as evidence for a Chocó refugium. pp. 112-136. In: Biological Diversification in the Tropics , G. T. Prance (Ed.). Columbia University Press. New York. USA
- Gillespie, T. W., J. Brock & C. W. Wright. 2004. Prospects for quantifying structure, floristic composition and species richness of tropical. Int. J. Remote Sensing 25: 707-715.
- _____. A. Grijalva & C. N. Farris. 2000. Diversity, composition and structure of tropical dry forest in Central America. Plant Ecology 147: 37-47.
- González-Vale, M. A. 1945. Estudio forestal sobre los Llanos Occidentales de Venezuela. Tercera Conferencia Interamericana de Agricultura. Edit. Crisol. Caracas. Venezuela.
- González-B., V., M. Pietrangeli, M. Gutierrez, S. Rodriguez, G. De Martino, M. Rengifo y R. Durán. 2008. Vegetación y uso actual. Pp. 1-264. En: Evaluación de los sistemas ecológicos de la faja petrolífera del Orinoco con base para la ordenación territorial, J. L. Berroterán, M. Gutierrez y M. Herrera (Eds.). Ministerio del Poder Popular para la Energía y Petróleo, Caracas.
- _____. 2007. La vegetación de la Isla de Margarita y sus interacciones con el ambiente físico. Memoria Soc. Cien. Nat. La Salle 167: 131-161.
- _____. 2003a. Bosques Secos. Pp. 735-744. En: Biodiversidad en Venezuela, M. Aguilera, A. Azocar & J. González-Jiménez & (Eds.). Fundación Polar-FONACIT. Caracas.
- _____. 2003b. La vegetación y su dinámica en el tiempo del Parque Nacional "Laguna de Tacarigua" y áreas adyacentes. 1º informe de avance Convenio CONICIT-UCV, Caracas.
- _____. 1988a. Los bosques de los Llanos Orientales. 2º informe de avance, CONICIT, Caracas.
- _____. 1988b. Vegetación, estudio de evaluación de impacto ambiental del proyecto desarrollo del Zulia Occidental "DZO". Informe final. Consultores Técnicos Integrales, CTL, srl. Caracas.
- _____. 1987. Los Morichales de los Llanos Orientales (Un enfoque ecológico). Edic. Corpoven. Caracas. Venezuela.
- _____. 1985. Los Bosques y matorrales de la región de Mantecal (Estado Apure). Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- Gottschling, M. & J. S. Miller, 2007. A revision of Bourreria (Boraginaceae, Ehretiaceae) in South America. Ann. Missouri Bot. Gard.94: 734-744.
- Graham, A. & D. Dilcher. 1995. The Cenozoic record of tropical dry forest in northern Latin America and the southern United States. Pp. 124-145. In: Seasonally Dry Tropical Forests ,S. H. Bullock, H. A. Mooney & E. Medina (Eds.), Cambridge University Press, New York. USA.
- Gröger, A. 1994. Análisis preliminar de la florula y vegetación del monumento natural "Piedra La Tortuga", estado Amazonas, Venezuela. Acta Bot. Venez. 17: 128-153.
- Guerra, M. y M. Pietrangeli. 2007. Caracterización florística de las comunidades forestales ribereñas presentes en un sector de la cuenca media del Río Socuy, estado Zulia, Venezuela. Rev. Fav. Agron. (LUZ) 24 (Supl. 1): 427-434.
- Hase, H. & H. Föster, 1982. Bioelement inventory of a tropical (semi-) evergreen forest on eutrophic alluvial soils, Western Llanos, Venezuela, Acta Oecologica 3: 331-346.
- Henderson, A. 1997. Arecaceae. Flora of Venezuelan Guayana 3: 32-121.
- _____. R. Bernal y G. Galeano 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Hernández, C. & J. R. Guevara, 1994. Especies vegetales de la Unidad I de la Reserva Forestal de Caparo. Cuaderno Comodato ULA-MARNR 23: 1-69.
- Hobbs, R. J., S. Arico & J. Aronson. 2006. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. Glob. Ecol. Biogeogr. 15:1-7.
- Huber, O., R. Duno de Stefano, G. Aymard & R. Riina. 2006. Flora and vegetation of the Venezuelan Llanos: A review. Pp. 95-120. In: Neotropical savannas and dry forests: plant diversity, biogeography and conservation, R. T. Pennington, G. P. Lewis & J. A. Ratter (eds.). Taylor & Francis Group, LLC de Boca Ratón, Florida. USA.
- _____. 1994. Recent advances in the phytogeography of the Guayana region, South America. Mém. Soc. Biogéogr. 4: 53-63.
- Hueck, K. 1978. Los bosques de Sudamérica: Ecología, composición e importancia económica. GTZ, Eschborn, Alemania Federal.
- _____. 1960. Mapa de vegetación de la República de Venezuela. Bol. IFLAIC 7: 1-16. Mapa 1:2.000.000.
- _____. 1959. Bosques secos de la zona tropical y subtropical de la América del Sur. Bol. IFLAIC 4: 1-49.
- Jahn, A. 1921. Esbozo de las formaciones geológicas de Venezuela. Litografía del Comercio. Caracas. Venezuela.
- Janzen, D. H. 1988a. Tropical dry forests: The most endangered major Tropical Ecosystem. Pp. 130-138. In: Biodiversity , E. O. Wilson & F. M. Peter (Eds.). National Acad. Press. Washington, D.C. USA.
- _____. 1988b. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: Growth. Ann. Missouri Bot. Gard. 75: 105-116.
- Lampricht, H. 1964. Ensayo sobre la estructura florística de la parte sur-oriental del bosque universitario "El Caimital", Estado Barinas. Rev. Forest. Venez. 7: 77-120.
- _____. 1992. Ensayo sobre unos métodos para el análisis estructural de los bosques tropicales. Acta Cient. Venez. 2: 57-65.

- _____. 1957. Sobre unos resultados de estudios estructurales en varios tipos de bosques venezolanos. *Universitas Emeritensis* 4: 23-34.
- Lárez, A., E. Prada y C. Lárez. 2007. Contribución a la flora de las planicies deltaicas del estado Monagas, Venezuela. *Rev. Fav. Agron. (LUZ)* 24 (Supl. 1): 366-373.
- Leyden, B. W. 1985. Late Quaternary aridity and Holocene moisture fluctuations in the lake Valencia basin, Venezuela. *Ecology* 66: 1279-1295.
- Linares-Palomino, R., A. T. Oliveira-Filho & R. T. Pennington. 2011. Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism and biogeography of woody plants. Pp. 3-21. In: *Seasonally Dry Tropical Forests: Biology and conservation*, R. Dirzo, H. Mooney, G. Ceballos & H. Young (Eds.). Island Press, Washington.
- _____, R. T. Pennington & S. Bridgewater. 2003. The phytogeography of the seasonally dry tropical forests in Equatorial Pacific South America. *Candollea* 58: 473-490.
- Lockwood, J. L & M. L. McKinney. 2001. Biotic homogenization. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
- Loiselle, B. A., P. M. Jorgensen, T. Consiglio, I. Jiménez, J. G. Blake, L. G. Lohmann & O. M. Montiel. 2008. Predicting species distributions from herbarium collections: does climate bias in collection sampling influence model outcomes? *J. of Biogeography*, 35: 105-116.
- Lucena Giraldo, M. y A. E de Pedro. 1992. La frontera caribeña: Expedición de límites al Orinoco (1754-1761). Cuadernos Lagoven, Edit. Arte S. A. Caracas, Venezuela.
- _____. 1990. La expedición de límites al Orinoco (1754-1761). Pp. 141-146. En: F. Pelayo López (Ed.) *Pehr Löeffling y la Expedición al Orinoco*, Sociedad Estatal Quinto Centenario, Madrid. España.
- Lugo, A. E. 2009. Novel tropical forests: The natural outcome of climate and land cover changes. International Institute of Tropical Forestry, Río Piedras. San Juan, Puerto Rico, (inédito).
- Lugo, A. E & E. Helmer. 2004. Emerging forests on abandoned land: Puerto Rico's new forests. *For. Ecol. Manag.* 190: 145-161.
- MARNR. 1985. Atlas de la vegetación de Venezuela. MARNR. Dirección de Vegetación, Caracas. Venezuela.
- McKinney, M. L. & J. L. Lockwood. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol. Evol.* 14: 450-452.
- Marcano, B. L. 1991. *Uladendron*, un nuevo género de Malvaceae. *Pittieria* 3: 9-12.
- Mayle, F. E. 2006. The late Quaternary Biogeographical history of South American Seasonally Dry tropical forest: Insights from Paleo-Ecological data. Pp. 395-416. In: *Neotropical savannas and dry forests: plant diversity, biogeography and conservation*. R. T.
- Pennington, R. T., G. P. Lewis & J. A. Ratter (Eds.). Taylor & Francis Group, LLC de Boca Ratón, Florida. USA.
- Meave, J. & M. Kellman. 1996. Maintenance of rain forest diversity in riparian forests of tropical savannas: implications for species conservation during Pleistocene drought. *J. of Biogeography* 21: 121-135.
- _____, M. Kellman, A. McDougall & J. Rosales. 1991. Riparian habitats as tropical forest refugia. *Global Ecol. Biogeogr.* 1:69-76.
- Medina, E. 1995. Diversity of life forms of higher plants in neotropical dry Forests. Pp. 221-238. In: *Seasonally Dry Tropical Forests*, S. H. Bullock, H. A. Mooney & E. Medina (Eds.), Cambridge University Press, New York.
- Miles, L., A. C. Newton, R. S. Defries, C. Ravilious, L. May, S. Mlyth, V. Kapos & J. M. Gordon. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *J. of Biogeography* 33: 491-505.
- Mogollón, L. F. y J. Comerma. 1994. Suelos de Venezuela. Palma ven. Edit. Ex Libris. Caracas. Venezuela.
- Monasterio, M. & G. Sarmiento. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *J. of Biogeography* 3: 325-356.
- Montes, R. & J. San José. 1995. Vegetation and soil analysis of topo-sequences in the Orinoco Llanos. *Flora* 190: 1-33.
- _____, M. Sebastiani, F. Delascio, J. Arismendi & I. Mesa. 1987. *Paisajes-Vegetación e Hidrografía del Parque Nacional "Aguaro-Guariquito"* Estado Apure. Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 61(144): 73-112.
- Morales, F. 1978. El Alto Llano, estudio de su geografía física. Facultad de Humanidades y Educación, Instituto de Geografía Regional. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- Mori, S. A. 1991. The Guayana lowland floristic province. *C.R. Soc. Biogéogr.* 67(2): 67-75.
- Murphy, P. G. & A. E. Lugo. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. Pp. 9-29. In: *Seasonally Dry Tropical Forests*, S. H. Bullock, H. A. Mooney & E. Medina (Eds.). Cambridge University Press, New York. USA.
- _____, & _____. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17: 67-88.
- Ortíz, R., H. Quecan, R. Madriz y E. Peña. 2005. Aspectos florísticos y fisionómicos en los tipos de vegetación relictuales de la cuenca del río Guárico. Propuestas para su conservación. *Saber (Supl.)* 17: 87-89.
- _____. 1990. Fenología de árboles en un bosque semideciduo tropical del estado Cojedes. *Acta Bot. Venez.* 16: 93-116.
- Padilla-Gil, D. N. & G. Haiffter. 2007. Biogeography of the areas and Canthonini (Coleoptera: Scarabaeidae) of dry tropical forests in Mesoamerica and Colombia. *Acta Zoológica Mexicana* 23: 73-108.
- Pennington, R. T., M. Lavin & A. Oliveira-Filho. 2009. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from dry tropical forests. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40: 437-457.
- _____, G. Lewis & J. A. Ratter. 2006. An overview of the plant diversity, biogeography and conservation on Neotropical savannas and seasonally dry forests. Pp. 1-27. In: *Neotropical savannas and dry forests: plant diversity, biogeography and conservation*, R. T. Pennington, G. P. Lewis & J. A. Ratter (Eds.). Taylor & Francis Group, LLC de Boca Ratón, Florida.
- _____, M. Lavin, D. E. Prado, C. A. Pendry, S. K. Pell & C. A. Butterworth. 2004. Historical climatic change and speciation: Neotropical seasonally dry forest plants shows pattern of both Tertiary and Quaternary diversification. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 359: 515-538.
- _____, D. E. Prado & C. Pendry. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *J. of Biogeography* 27: 261-273.
- Petit, P. M. 1969. Resultados preliminares de unos estudios sobre regeneración natural espontánea en el Bosque "El Caimital". *Rev. Forest. Venez.* 18: 9-21.
- Phillips, O. & J. S. Miller. 2002. Global patterns of plant diversity: the A. H. Gentry's forest transect data set. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 89: 2-319.
- Pittier, H. 1948. Trabajos Escogidos. MAC-Caracas. Imp. López, Buenos Aires, Argentina,
- _____. 1942. La Mesa de Guanipa, ensayo de fitogeografía. Tip. Garrido, Caracas. Venezuela.
- _____. 1937. Clasificación de los Bosques. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 4(30): 93-110.
- _____. & L. Williams. 1945. A review of the Flora of Venezuela. Pp. 102-105. In: *Plants and Plant Science in Latin America*, F. Verdoon (Ed.), Chronica Botanica Co. Waltham. Mass. USA.
- Ponce, M. E., V. González, J. Brandín & M. Ponce. 1994. Análisis de la vegetación asociada a una toposecuencia en los Llanos Centro-Orientales de Venezuela. *Ecotropicos* 7(2): 11-22.

- Portillo-Quintero, C. A. & G. A. Sánchez-Azofeifa. 2010. Extent and Conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation* 143: 144-155.
- Prado, D. E. 2000. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinb. J. Bot.* 57: 437-461.
- ____ & P. E. Gibbs. 1993. Patterns of species distribution in the dry seasonal forests of South America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 902-927.
- Prance, G. T. 2006. Tropical savannas and seasonally dry forests: an introduction. *J. of Biogeography* 33: 385-386.
- _____. 1982. Forest refuges: Evidence from Woody Angiosperms. Pp. 137-158. In: *Biological diversification in the Tropics*. G. T. Prance (Ed.), Columbia University Press, New York. USA.
- Ramírez, H., A. Torres-Lezama y M. Acevedo. 1997. Simulación de la dinámica de grupos de especies vegetales en un bosque de los Llanos Occidentales venezolanos. *Ecotropicos* 10: 9-20.
- Rengel, L., Ortega, F. y G. Aymard. 1983. Dinámica de las variaciones de la cobertura vegetal y la erosión en el piedemonte de Guanare. *Boletín Técnico Programa R.N.R. (UNELLEZ-Guanare)* 8: 1-94.
- Rojas, N. y G. Aymard. 2010. Alta diversidad Alpha en bosques dominados por *Guadua angustifolia* Kunth (Poaceae) situados en el piedemonte andino, altos llanos Occidentales, estado Barinas, Venezuela. *Mem. I Congreso Venezolano de Diversidad Biológica*, Minamb, Maracay, estado Aragua, Venezuela.
- Rosales, J. 2010. Vegetación ribereña y fitoambientes asociados en los corredores ribereños de la Orinoquia Guayaná., UNEG, Puerto Ordaz, Venezuela. Trabajo de Ascenso
- _____. 1988. Análisis florístico estructural y algunas relaciones ecológicas en un bosque inundado en la boca del río Mapire, Estado Anzoátegui. IVIC, Caracas, Venezuela, Tesis MSc.
- _____, E. Briceño, B. Ramos y G. Picón. 1993. Los bosques ribereños en el área de influencia del embalse Guri. *Pantepui* 5: 3-23.
- Salgado-Labouriau, M. L. 1980. A pollen diagram of the Pleistocene-Holocene of Lake Valencia, Venezuela. *Review of Palaeobotany and Palynology* 30: 297-312.
- Sánchez, J. M. 1960. Aspectos Meteorológicos del Llano. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 21(97): 323-350.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., M. Quesada, J. P. Rodriguez, J. M. Nasar, K. E. Stoner, A. Castillo, T. Garvin, E. L. Zent, J. C. Calvo-Alvarado, M. E. R. Kalacska, L. Fajardo, J. A. Gamon & P. Cuevas-Reyes. 2005. Research priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica* 37: 477-485.
- Sánchez-Carrillo, J. M. 1960. Aspectos meteorológicos del Llano. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 21(97): 323-350.
- Santaromita, E. 1961. Bosques, Mapa forestal 1: 250.000. En: *Reconocimiento Agropecuario-Forestal del Oriente de la Guayana Venezolana*. Corporación Venezolana de Guayana (CVG), Consejo de Bienestar Rural (CBR), Ministerio de Agricultura y Cría (MAC), Caracas.
- San José, J. R. Montes, J. García-Miragaya & B. Orihuela. 1985. Bio-production of Trachypogon savannas in a latitudinal cross-section of the Orinoco Llanos, Venezuela. *Acta Oecologica* 6:25-43.
- ____ & M. Fariñas. 1983. Changes in tree density and species composition in a protected Trachypogon savanna, Venezuela. *Ecology* 64: 447-453.
- Sarmiento, G. 1975. The dry plant formations of South America and their floristic connections. *J. Biogeography*. 2: 233-251.
- Schargel, R. 2007. Geomorfología y suelos. Pp. 15-31. En: *Catálogo Anotado e ilustrado de la Flora Vascular de los Llanos de Venezuela*. R. Duno de Stefano, G. Aymard & O. Huber (Eds.), FUDENA-Fundación Polar-FIBV, Caracas. Venezuela.
- ____ & G. Aymard. 1993. Observaciones sobre suelos y vegetación en la llanura Eólica Limosa entre los ríos Capanaparo y Rieci, Estado Apure, Venezuela. *Biollania* 9: 119-147.
- Schubert, C. & P. Fritz. 1994. Late Quaternary paleoenvironmental studies in the Gran Sabana (Venezuelan Guayana Shield). *Quaternary International* 21: 81-90.
- Smith, R. F. 1991. *Ecología del estado Lara*. Biollania (Ed. Esp.) 1: 2-5.
- ____ y M. Salazar de R. 1991. Vegetación del estado Lara. *Biollania* (Ed. Esp.) 1: 6-12.
- _____. 1972. La vegetación actual de la región centro Occidental: Falcón, Lara, Portuguesa y Yaracuy de Venezuela, un resumen ecológico de acuerdo a la fotointerpretación, Mapa de vegetación 1:400.000. *Bol. IFLA* 39-40: 3-44.
- Sobrevilla, P. 1982. Consideración del sotobosque en la metodología de tipificación del bosque en la Reserva Forestal de Caparo, Edo. Barinas. Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela. Tesis Lic. Biología. 201 p. (inédito).
- Stergios, B., J. Comiskey, F. Dallmeier, A. Licata & M. Niño. 1998. Species diversity, spatial distribution and structural aspects of semi-deciduous lowland gallery forests in the Western Llanos of Venezuela. Pp. 449-479. In: *Forest Biodiversity in North, Central and South America, and the Caribbean (Research and Monitoring)*, F. Dallmeier & J. A. Comiskey (Eds.). *Man and the Biosphere Series*, UNESCO, Paris ,France
- _____. 1996. Contributions to South American Casalpiniaceae. II. A taxonomic update of *Campsipandra* (Caesalpiniaceae). *Nova* 6: 434-459.
- _____. 1993. La etnobotánica del árbol "chiga" (*Campsipandra*, Caesalpiniaceae) en la región llanera de la cuenca del medio Río Orinoco en el suroeste de Venezuela. *Biollania* 9: 71-90.
- _____. 1984. Flora de la Mesa de Cavacas. I Introducción. *Biollania* 1: 1-24.
- Steyermark, J. A. 1982. Relationships of some Venezuelan forest refuges with lowland tropical floras. Pp. 182-220. In: *Biological diversification in the Tropics*. G. T. Prance (Ed.). Columbia University Press, New York. USA.
- _____. 1966. Nuestra Vegetación. *Revista El Farol* 216: 6-15.
- _____. 1945. Exploración botánica a las regiones Orientales de Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 10(67): 259-276.
- Tamayo, F. 1958. Notas explicativas del ensayo del mapa fitogeográfico de Venezuela (1955). *Rev. For. Venez.* 1(1): 7-31.
- _____. 1956. Contribución al estudio de la Flora Llanera, Estado Guárico. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 17(85): 105-134.
- Takhtajan, A. 1986. Floristic regions of the world. Univ. California Press. Berkeley, USA.
- Trejo, I. & R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94: 133-142.
- Vareschi, V. 1992. Ecología de la vegetación Tropical (con especial atención a investigaciones en Venezuela). Soc. Venezolana de Ciencias Naturales, Caracas.
- Veillon, J. P. 1997. Los bosques naturales de Venezuela. Parte III. Los bosques tropófitos o veraneros de la zona de vida de Bosque Seco Tropical. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de los Andes, IFLA, Mérida. Venezuela.
- _____. 1995. Los bosques naturales de Venezuela. Parte II. Los bosques xerófilos de las zonas de vida: Bosque Espinoso Tropical y Bosque Muy Seco. Universidad de Los Andes-MARNR-SEFORVEN.
- _____. 1989. Los bosques naturales de Venezuela. Parte I. El medio ambiente. Instituto de Silvicultura, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- _____. 1986. Especies forestales autóctonas de los bosques de Venezuela. Publicación especial del IFLA. Mérida. Venezuela.
- _____. 1985. El crecimiento de algunos bosques naturales de Venezuela en relación con los parámetros del medio ambiente. *Rev. Forest. Venez.* 29: 5-122.
- _____. 1976. Las deforestaciones en los Llanos Occidentales de Venezuela desde 1959 hasta 1975. Pp. 97-112. En: *Conservación de los bosques húmedos de Venezuela*. L. Hamilton,

-
- (Ed.), 1º Edic. Sierra Club. Bienestar Rural Caracas. Venezuela.
- _____, V.W. Konrad & N. García. 1976. Estudio de la masa forestal y su dinamismo en parcelas de diferentes tipos ecológicos de bosques naturales de las tierras bajas Venezolanas. A. El Bosque húmedo tropical, Reserva Forestal de Imataca, estado Bolívar. Rev. Forest. Venez. 26: 73-105.
- _____. 1971. Importancia económico-social de los bosques del Estado Portuguesa, Venezuela. Instituto de Silvicultura, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de los Andes, Mérida. Venezuela.
- _____. 1962. Relación de ciertas características de la masa forestal de los bosques de unas zonas bajas de Venezuela con el factor climático: humedad pluvial. Rev. Forest. Venez. 6-7: 35-95.

LAS SELVAS ALISIAS: HIPÓTESIS FITOGEOGRÁFICA PARA EL ÁREA TRANSICIONAL DEL PIEDEMONTE ANDINO Y LOS ALTOS LLANOS OCCIDENTALES DE VENEZUELA

José R. Guevara G.¹ Omar E. Carrero A. ¹, Manuel Costa T. ² y Aurimar Magallanes³

INTRODUCCIÓN

Las plantas, por su papel fundamental en los ecosistemas, representan uno de los elementos más importantes para caracterizar las unidades de distribución geográfica. Humboldt en 1805, propuso un sistema de distribución de las especies, al cual llamó “Geografía Botánica”, donde estableció las distribuciones altitudinales de las formaciones vegetales con ciertos taxa dominantes. Desde 1823, cuando J. F. Schouw propuso su modelo inicial de ordenación de las especies en la biota, se han formulado diferentes modelos encaminados a explicar la distribución de las plantas en la tierra.

Algunos de estos modelos han tomado como elementos discriminantes, diferentes unidades taxonómicas (especies, géneros, familias), los cuales se denominan sistemas corológicos (Good, 1964; Emberger, 1942; Meusel, 1965; Takhtajan, 1986). Otros autores han asignado una mayor importancia a los datos de la vegetación (comunidades vegetales) y al clima, información utilizada para el establecimiento de unidades tipológicas de distribución, llamados sistemas vegetacionales o geobotánicos (Engler, 1896; Schimper, 1898; Braun-Blanquet, 1964; Gausen, 1955; Schmithüsen, 1959; Rivas-Martínez, 2005a,b). La importancia y solidez de los sistemas biogeográficos a través del estudio de la distribución de los seres vivos y sus cambios en el tiempo a distintas escalas, es lo que se conoce como *Biogeografía*, la cual se apoya, no solo en la flora y fauna, sino en otros campos científicos como la geografía, edafología, bioclimatología, fitosociología, ecología y la paleontología. No obstante, las unidades que establecen ambos sistemas, son coincidentes en las de rango superior (reino, región, provincia, sector, distrito), lo que hace que los sistemas corológicos y geobotánicos, en algunos aspectos sean superponibles.

De acuerdo a Schmithüsen (1959), Bolòs (1963) y Rivas-Martínez (2005a,b), las unidades de la biogeografía en orden jerárquico decreciente son: 1. Reino biogeográfico, 2. Región biogeográfica, 3. Provincia Biogeográfica, 4. Sector biogeográfico, 5. Distrito biogeográfico, 6. Comarca biogeográfica, 7. Elemento de paisaje y 8. Tesela. Entre estas, la fundamental es la Tesela, definida como un espacio geográfico de extensión variable, homogénea

ecológicamente; es decir, que solo puede poseer un tipo de vegetación potencial y como consecuencia una sola secuencia de comunidades de sustitución. La presente contribución se fundamenta en las propuestas biogeográficas de Rivas-Martínez, Sánchez-Matas y Costa (1999) y Rivas-Martínez *et al.*, (2010), trabajos que reconocen entre otras unidades la provincia biogeográfica Llanera, región objetivo de estudio por uno de los coautores, a través de su Tesis Doctoral (Guevara, 2006; 2007). En esta gran provincia Llanera, destaca la vegetación boscosa influenciada por los vientos alisios del noroeste, la cual ocupaba la zona cercana al piedemonte andino, comenzando en la base oriental de la Cordillera Andina en los estados Apure, Táchira, Barinas, y continuando en dirección oeste-este hasta la región de contacto con el piedemonte de la cordillera de la Costa, cerca de San Carlos, estado Cojedes. (Llanos Occidentales meridionales o bajos, *sensu* Schargel, 2007). Esta vegetación sobre planicies aluviales formaba una gran mancha selvática de unos 500 km de largo por 60 km de ancho. Esta gran selva continuaba al suroeste, entrando en Colombia a través del contacto entre las selvas de San Camilo, con las del Arauca (formaciones boscosas que bordeaban las extensas sabanas del Casanare y el Meta) hasta las cercanías de San José de Guaviare, donde desaparece la biorregión llanera para dar comienzo a los sistemas Orinoco-Amazónicos.

Entre los bosques más importantes de este gran sector, destacan las selvas de San Camilo, Caparo, Ticoporo y Turén, y algunas “Montañas” (nombre utilizado por los llaneros para la vegetación boscosa, que ocupaban superficies considerables, en contraposición a la *Mata*: terminó utilizado para definir a las islas de bosque o bosquete en medio de la sabana, que se incluían o colindaban con las anteriores). Ejemplos de estas unidades de “Montañas” son los sectores “La Luz”, “El Real”, “La Tigra”, “Obispós”, “Caimital”, “Masparro” y la gran selva del Tucupido (Veillon, 1997). Estas grandes porciones de vegetación boscosa, fueron hasta mediados del siglo pasado una realidad física patente y un centro de recursos madereros, biodiversidad, reserva de fauna y representaban un corredor biológico y biogeográfico entre los elementos

¹ Grupo GIMEFOR, y Herbario MER Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, email: cocoguevaragonzalez@yahoo.com, remigio@ula.ve. ²Jardín Botánico, Universidad de Valencia, Valencia España. ³ Centro de Conservación de Recursos Fitogenéticos, Ministerio del Poder Popular para el Ambiente, Maracay, estado Aragua. Venezuela

del Caribe, y Andinos con los Amazónicos/Guayanenses.

Sin embargo, actualmente más del 80% de la vegetación boscosa en ambos países ha desaparecido, debido a malas estrategias y a políticas de “*desarrollo agropecuario y forestal*” equivocadas, que condujeron a la situación actual, en la cual solo persisten relictos y fragmentos, aún amenazados con la total desaparición. Los autores han trabajado en el área durante las últimas cuatro décadas, y han sido testigos de este lamentable proceso, con datos y elementos propios recabados durante este tiempo, y la revisión y análisis de trabajos previos sobre el área, se presenta un enfoque que pretende explicar un poco esta realidad natural, vulnerada y amenazada, que forma aún en elementos relictuales aislados o continuos, un mosaico de unidades de vegetación boscosa original, que pudiera reparar en parte el daño hecho a esta riqueza biológica, si es protegida adecuadamente.

Por su composición florística, aspectos bioclimáticos, geomorfológicos, geológicos y edafológicos, se considera que el territorio descrito representa una unidad biogeográfica natural al nivel de Comarca, también denominada “Mosaico Local” (Bolós, 1963) o “Wuchsdistrict” por Smithüsén (1959). La Comarca se define como un territorio amplio, bien delimitado geográficamente, con “geosigmetum cliseriales” y topográficos propios, la cual posee un conjunto de asociaciones vegetales únicas y especies representativas del sector propuesto.

ANTECEDENTES

A la llegada de los españoles, los bosques que ocupaban el territorio de la actual Venezuela, supuestamente estaban ligeramente impactados por las actividades de los aborígenes, quienes utilizaban sus recursos con un cierto sentido sustentable de manejo, lo que permitía la recuperación de éstos en poco tiempo. El nuevo modelo de explotación aplicado por los europeos, inicia daños considerables a los bosques, en virtud que las nuevas especies introducidas necesitaban grandes áreas despejadas para su cultivo, parte de las cuales se lograban a expensas de los bosques naturales. Para Veillon (1976), el área de los bosques situados al norte del río Orinoco había sido reducida a su mínimo (por lo menos en el Llano venezolano) a principios del siglo XIX. El mismo autor considera que hubo una recuperación de la superficie ocupada por el bosque, entre 1920-1950, lapso coincidente con el abandono de los campos ocasionado por el éxodo de la población rural hacia los centros de actividad petrolera y por la pérdida del valor de los productos agrícolas de exportación. Esta visión deja en claro, que el avance o retroceso de las áreas boscosas está relacionada al dinamismo de la actividad humana. Rojas-López (1993) indica que la población de los llanos occidentales pasó de 214.000

habitantes en 1950 a 788.000 habitantes en 1981. Veillon (1976), en una visión retrospectiva muestra como estaba el área boscosa en los llanos occidentales en 1825, calculando que superficie fue necesaria deforestar para producir las cantidades de ganado, tabaco, añaíl y cacao registrada en los libros oficiales llevados para Portuguesa, Barinas y Cojedes. Calculó también como sería el proceso de deforestación entre 1975 y 2000 basado en la presión social sobre la tierra y en demanda de suelos para la producción de alimentos. La predicción de J. P. Veillon fue superada, antes del año 2000, la superficie boscosa había mermado tanto en los llanos occidentales, que ni siquiera las áreas legalmente protegidas (1.000.000 Ha) escaparon de la destrucción irracional. Centeno (2000), afirma que durante el lapso 1990-1995, los bosques venezolanos se destruyeron a un ritmo de medio millón de ha/año, siendo la conversión de bosques a tierras de cultivo y potreros la causa mayor de tal destrucción. Como resultado de estos procesos, se tiene que de los tres millones de hectáreas de bosques que existieron en el primer tercio del siglo XX, en la actualidad en esta región actualmente solo se encuentran numerosos remanentes de vegetación original, mezclados por vegetación secundaria, tierras agrícolas, pastizales, matorrales y sabanas.

Vegetación del área de estudio

En el mapa de Pittier (1920), aparecen las selvas de los llanos occidentales clasificadas como Selvas Veraneras; posteriormente, Tamayo (1955) las ubica dentro de las Selvas Tropófilas. En 1960, Kurt Hueck publicó el mapa de la vegetación de Venezuela, en el cual establece un límite bastante real de las distintas unidades definidas por él, en este trabajo el área boscosa en estudio, se encuentra ubicada dentro de la formación denominada Bosques deciduos mesófilos, periódicamente húmedos, de las regiones bajas (Figura 1). Esta gran área de vegetación boscosa, también estaba conformada por secciones de otras formaciones vegetales, las cuales fueron llamadas: Estepas de gramíneas de los llanos del Orinoco superior y de la región Caribe, Estepas de gramíneas de los llanos, con otros elementos leñosos aislados y áreas intervenidas y evolucionando en Chaparrales. En 1978, el mismo autor propone para el área el nombre de bosques alisios colombiano-venezolanos, consecutivamente, Hueck y Seibert (1981, 1988) los denominan Bosque tropical y subtropical deciduo y mesofítico de Colombia y Venezuela (bosque alisio), en parte con una alta proporción de especies siempreverdes, lo describen como una unidad de vegetación que incluye el Bosque frondoso, Bosque de pantano y Chaparrales (Sabanas arboladas), estas unidades poseen como árboles característicos a *Cedrela odorata* (“Cedro”), *Swietenia macrophylla* (“Caoba”), *Anacardium excelsum* (“Mijao”), *Spondias mombin* (“Jobo”), *Pachira quinata* (“Saqui-Saqui”), *Ceiba*

pentandra ("Ceiba"), *Tabebuia rosea* ("Apamate") y *Handroanthus chrysanthus* ("Araguaney"). Sin embargo, se nota diferencias entre el bosque tropical y subtropical, y los bosques decíduos y mesófilos, estos últimos son exclusivos de las regiones bajas; en las propuestas de Hueck y Seibert de 1981 y 1988 se utilizaron límites altitudinales entre 0 y 2.400 m, lo que incluyó las laderas orientales y las

selvas nubladas de los Andes. En los mapas de Hueck (1960), Ewel y Madrid (1968), Ewel *et al.* (1976), Veillon (1985) y Huber y Alarcón (1988), la vegetación del área de estudio se incluye dentro de distintas formaciones vegetales, un resumen y equivalencia de las mismas, se presenta en la Tabla No. 1.

Tabla N°. 1. Tipos de Vegetación descritos por diferentes autores para el área de estudio.

Holdridge Fide; Ewel y Madriz (1968), Ewel <i>et al.</i> (1976), Veillon, (1985)	Hueck (1960)	Huber & Alarcón (1988)
Bosque Seco Tropical/Bosque Húmedo Tropical	3. Bosques decíduos mesófilos periódicamente húmedos de las regiones bajas 12. Chaparrales	14. Bosques tropófilos piemontanos semidecíduos 15. Bosques ribereños semidecíduos periódicamente inundables 16. Bosques tropófilos bajos decíduos 18. Sabanas piemontanas arbustivas 17. Matorrales tropófilos decíduos y semidecíduos 20. Tierras Agropecuarias
	13. Estepas de gramíneas de los Llanos, del Orinoco superior y de la región Caribe	
	17. Estepas de gramíneas de los llanos con otros elementos leñosos aislados	

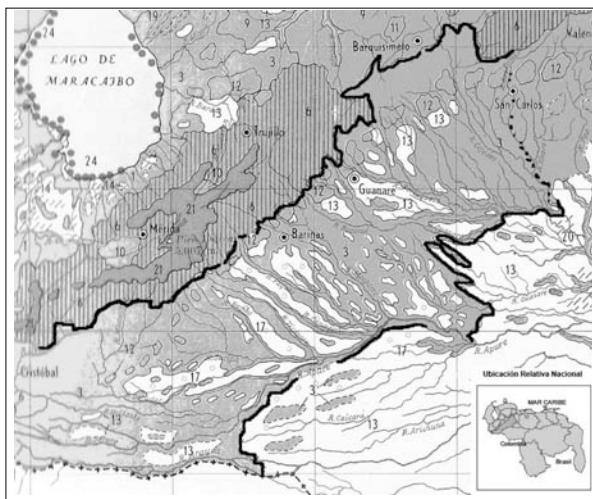


Figura 1. Mapa de la Vegetación de la República de Venezuela (Hueck, 1960) con el área de las Selvas Alisias delimitada con línea negra.

ASPECTOS GENERALES DEL AREA DE ESTUDIO

Geología

El material parental que forma los suelos del área del piedemonte andino /llanero, proviene de las formaciones andinas del paleozoico, entre las más importantes se encuentran las del complejo Iglesias, las formaciones Mucuchachí, Caparo, y Sierra Nevada, y las asociaciones Bella vista y Cerro Azul. En el Cretáceo destacan las formaciones Bellaca,

Escandalosa, La Quinta, Navay y Tres Esquinas, mientras que del terciario las formaciones Carboneira, Gobernador, La Cope, Río Yuca, Parángula y Masparrito (Miembro). Todo este material, diversamente superpuesto en áreas de todo el piedemonte, mezclado en aluviones, conforma los conos de deyección, abanicos y terrazas del glacis andino/llanero alrededor de los 250m -300 m, por debajo de esta cota, los abanicos distales y las llanuras aluviales están dominados por material del Cuaternario, pero se presentan grandes áreas donde las formaciones Gobernador, Pagüey y Guafita del Terciario junto con Río Yuca, Parángula y León, aportan la mayor parte del material, situación que indica el gran aporte de lutitas micáceas y carbonáceas, en menor proporción se encuentran conglomerados arenosos y arcillosos, así como areniscas. La proporción de elementos calcáreos también se presenta en las formaciones Palmarito y El Águila, en focos locales, originando suelos de distinta naturaleza, pero de fertilidad de media a alta. (ver <http://www.pdvsa.com/lexico/lexicoh.htm>).

A partir de la cuenca media de La Portuguesa, después del abra de Acarigua-La Miel, en la subcuenca del complejo Turbio-Cojedes se presenta material parental proveniente de la depresión Lara-Yaracuy y del ramal del interior de la Cordillera de la Costa, sector el cual dominan formaciones del Terciario y Cretáceo como Agua Blanca, Araure, Aroa, Cojedes, El Pegón, Orupe y Mapuey. Estas formaciones aumentan notablemente el aporte de material calcáreo en los conos y abanicos del piedemonte y la

serranía del Interior-Llanero y las llanuras aluviales de los ríos Cojedes y San Carlos. Algunas de estas formaciones (ej. Orupe y Mapuey) junto con la presencia del macizo de El Baúl, conforman un área geológica límitrofe entre la cuenca de los Llanos y la zona central (Hackley *et al.*, 2006).

Geomorfología

Desde el punto de vista geomorfológico se puede caracterizar el área como un paisaje uniforme, formado por una serie de terrazas piemontanas, coalescencia de abanicos aluviales, llanuras y planicies del pleistoceno y actuales de desborde, por encima de la cota 100 m. De acuerdo con Schargel (2005, 2007) los paisajes geomorfológicos de la planicie aluvial de los Llanos occidentales son los siguientes:

- A1: Planicie actual con desborde parcial de la región de San Camilo.
- A4: Planicie actual con desborde parcial, ríos Acarigua-San Carlos.
- RA1: Planicie reciente y actual entre ríos Suripá y Arauca (Caparo).
- RA2: Planicie reciente y actual entre ríos Uribante y Acequia.
- RA3: Planicie reciente y actual entre ríos Acequia y Acarigua.
- RA5: Planicie reciente y actual entre ríos Acarigua y San Carlos.
- P1: Planicie del Pleistoceno del Río Santo Domingo.
- P2: Planicie del Pleistoceno de Ticoporo.

Suelos

Los suelos que se originan a partir del material parental, proveniente de las formaciones geológicas previamente nombradas y de la actividad geomorfológica, que modela el paisaje del área, varían desde Ultisoles y Alfisoles en las terrazas y conos del piedemonte andino-llanero, y serrano-llanero hasta Inceptisoles en las planicies de desborde de la región de San Camilo-Caparo y Acarigua-San Carlos. La matriz mayor en el área, es dominada por Entisoles en las planicies recientes y actuales de los ríos Suripá, Caparo, Arauca, Acequia, Santo Domingo, Pagüey, Sarare y Uribante. Parches de Vertisoles, se insertan en las partes más bajas de estas mismas planicies, originando áreas inundables durante los meses de lluvia, y suelos agrietados en la época seca.

Este mosaico de suelos regionales continúa a partir de la cota 150 m, el típico patrón geomorfológico Banco/Bajío/ Estero, originando regímenes de humedad diferentes para cada uno de los suelos en estas posiciones fisiográficas, que van desde suelos sin exceso de agua, en ningún momento del año, los cuales presentan déficit de agua en el suelo y stress hídrico en las plantas (debido a una sequía real), hasta los suelos sobre saturados con exceso

de agua y ambiente reducido. Presentándose a su vez, a partir de este régimen edáfico hídrico, áreas inundadas por 3 a 5 meses al año, otras de inundaciones localizadas y breves y zonas no inundables (Figura 2).

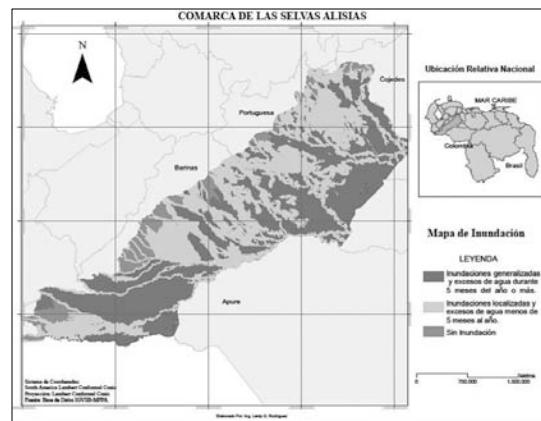


Figura 2. Mapa de niveles de inundación en la región del estudio.

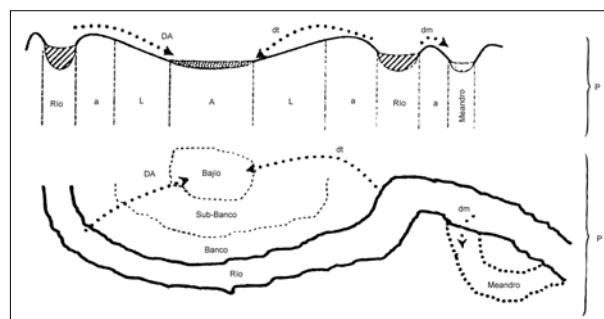


Figura 3. Patrón idealizado que muestra en los planos vertical y horizontal como ocurre la sedimentación diferenciada del material transportado por los ríos (Fuente: Lozada *et al.* 2006).

Este régimen edáfico hídrico muy dinámico, es uno de los factores de mayor peso en la distribución de las especies vegetales de la región y en el origen de los distintos tipos de vegetación, resultantes de estas composiciones florísticas, lo que ha sido demostrado por diversos estudios realizados en los Llanos Occidentales (Comerma y Luque, 1971; Franco, 1982; Fernández, 1993).

La Figura 3 refleja los procesos de sedimentación del material transportado por los ríos cuando corren por la llanura aluvial. A este nivel, el material más pesado (piedras y gravas) se ha quedado en el piedemonte, los ríos sólo transportan material por arrastre como las arenas (a) y en suspensión como los limos (L) y las arcillas (A). Los lechos se van colmatando con las arenas obligando al desbordamiento de las aguas en la época de crecidas. Es entonces cuando comienza el proceso de sedimentación lateral, el cual se realiza en función del peso del material y la capacidad de transporte de las aguas. Las arenas se depositan en el mismo lecho

del río y en el dique o albardón; un poco más alejado se depositan los limos y, al final, cuando las aguas se estancan, se depositan las arcillas. Estos depósitos conforman un microrelieve particular en los Llanos occidentales, que los llaneros identifican con nombres locales de banco, bajío y estero, los cuales concuerdan con los términos geomorfológicos de dique, napas de explayamiento y cubetas de Decantación. Estas unidades representan posiciones geomorfológicas con características particulares que las diferencian claramente.

Clima

La región presenta un clima que va de subhúmedo a húmedo, las isotermas que contienen el área son las de 24° C y 27° C de temperatura promedio anual, mientras que las precipitaciones oscilan entre 1.300 y 2.400 mm, con 4 ó 5 meses secos al año. Utilizando la clasificación de Rivas-Martínez (2008), se pueden ubicar estas áreas en los bioclimas Pluviestacional Infratropical Subhúmedo-Pluviestacional Infratropical Húmedo (Lew, 2001).

Es evidente una diferencia en los datos de precipitación presentados en las últimas décadas, por diversos estudios y mapas, en el caso de los Llanos del Orinoco. Para el caso del área que nos ocupa, al analizar el mapa de isoyetas que aparece en el Atlas de Vegetación del MARNR (1985), se observa que la curva de precipitación 1.500 mm corre paralela y ligeramente inclinada entre los 7 y 8 grados de latitud norte, desde el este de Apure hasta doblar ca. 50 km de la cordillera en dirección noreste, en los estados Barinas y Portuguesa (corriendo paralela a los Andes). Mientras que las curvas de 2.000 y 2.500 mm, forman una faja muy estrecha en el piedemonte andino y en el suroeste llanero entre los 6 y 7 grados, al oeste de Apure, este de Táchira y suroeste de Barinas. Según este mapa la curva de los 2.000 mm (que viene a través del estado Bolívar, al norte del paralelo 5) no alcanza el sur del estado Apure, a pesar de que se incrementa en este estado, como en toda el área, de sur a norte a partir de los 1.500 mm.

Un aspecto muy diferente presenta el mapa más reciente presentado por Duno *et al.*, (2007) en el Catálogo de la Flora de los Llanos, basado en registros de Hidrología del MARNR (2004), en el cual se observan una curva de 1.400 mm que desde los estados Cojedes y Portuguesa ondula por Guárico hacia el este, y una curva cerrada de 1.600 mm que ondula a través de Barinas, sur de Portuguesa y Cojedes, hasta tocar el SO de Guárico y ligeramente la costa del Apure. Hacia el centro de Cojedes, una pequeña curva de 1.600 mm circunscribe la parte media de la cuenca del río homónimo.

La curva de los 1.800 mm va paralela a los Andes, desde Portuguesa, a lo largo de Barinas, y oeste de Apure, finalmente toma rumbo este, por la mitad del estado Apure. Muy unidas al piedemonte se des-

arrollan curvas de 2.000, 2.200 y 2.400 mm en Barinas y Portuguesa, extrañamente este mapa no presenta el este de Táchira y el oeste de Apure con precipitaciones mayores a los 2.000 mm, a pesar de que el autor citando a Bono (1996), señala en el texto la existencia de este núcleo de precipitaciones por encima de los 2.500 mm (con un máximo de 3.363 mm).

En cualquiera de los casos, se hace evidente que la región que nos ocupa presenta sectores climáticos bien definidos uno hacia el noreste, que va de seco a subhúmedo, incrementándose la precipitación y disminuyendo los meses secos hacia el sur y el oeste, las curvas de precipitación 1.500 en uno de los mapas y 1.600 en el otro dividirían estos dos sectores.

De acuerdo al mapa bioclimático presentado por Rivas-Martínez *et al.* (2008), el noreste de la zona de estudio corresponde a un bioclima Pluviestacional Infratropical Subhúmedo, mientras que el centro y suroeste a uno Pluviestacional Infratropical Húmedo.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el mapa de Hueck (1960) (Figura 1), se resalta en una línea negra los límites del bloque selvático en su contacto con otras formaciones boscosas de los Andes, la Cordillera de la Costa y otros sectores del propio Llano. Hacia el este se marca en líneas punteadas, la posible frontera entre el bloque de selvas del distrito con los bosques secos del norte de Cojedes, Guárico y Anzoátegui; los mismos fueron ubicados por Hueck en la misma formación (3). Dentro del área boscosa estudiada, coexistían otras formaciones de vegetación herbácea en "calcetas" dentro del bosque, clasificadas por Hueck como 13 y 17 (estepas de gramíneas). En los piedemontes, las quemas frecuentes contribuyeron al incremento de los chaparrales, los cuales formaron extensas manchas de vegetación (12).

Las selvas de San Camilo, Caparo, Ticoporo, y Turén, formaban los núcleos mayores de esta gran área boscosa, la cual se completaba con los sectores de "montañas" nombradas en la introducción. Otras "selvas" que aparecen en levantamientos cartográficos, forman parte de otras mayores, como Cutufí, dentro de San Camilo, Canaguá en Ticoporo, o colindan con bosques del piedemonte como las de Tucupido y Masparro.

Estos límites coinciden con los propuestos por Schargel (2007), en su mapa de la vegetación original para los Llanos de Venezuela, región que va desde San Camilo en la frontera con Colombia, hasta los alrededores de San Carlos, sector que contiene las formaciones marcadas con los números 11, 12, 14, 21 y 26 en color verde oscuro (Bosques), y verde agua, respectivamente. El bloque marcado con el número 21 de color verde agua al

este de San Carlos, podría considerarse un área transicional hacia los bosques secos alisios de la subprovincia Guariqueña.

La involución de esta área boscosa fue descrita por Veillon (1976), en su artículo premonitorio sobre la destrucción de los bosques de los Llanos Occidentales. Este autor señaló que la deforestación media mensual de unas 50.000 ha, que ha venido ocurriendo desde 1950, continuaría a esa tasa en los años por venir, hasta acabar con la mayor parte de los bosques, si no se aplicaba una política eficiente para el aprovechamiento racional.

Casi tres décadas después del mapa de Hueck, Huber y Alarcón (1988), muestran la vegetación boscosa muy fragmentada, las Reservas Forestales de Turen, Ticoporo, Caparo, y San Camilo, las separan por áreas donde se cambió el uso de la tierra de Forestal al Agropecuario, o pequeñas islas de bosque dentro de hatos privados, una mancha grande de bosques de galería hacia el centro norte completan la imagen. La situación actual es de un avanzado deterioro ambiental, solo quedan áreas relictuales de todas las *selvas* descritas, destacando por su tamaño y/o estado de conservación, la de la Estación Experimental Caparo, el bosque Universitario El Caimital en Barinas, y la Estación El Manguito en Portuguesa, otras manchas de bosque se conservan dentro de fincas a lo largo de ríos como delgados bosques de galería.

Si se trabaja a escalas 1: 5.000, o 1: 2.500, se observa que estas formaciones que aparecen como una gran unidad en los mapas de Hueck y de Huber y Alarcón (Bosques deciduos mesófilos, Bosques tropófilos piemontanos semideciduos y Bosques ribereños semideciduos periódicamente inundables), a esta escala realmente contienen varias comunidades vegetales, con estructuras y composiciones florísticas diferentes.

Vincent (1970), utilizando una escala de 1:2.500 elaboró una clasificación de la vegetación de la Reserva Forestal Caparo. empleando cinco parámetros: altura de la comunidad, caducifolia de las especies de los estratos superiores y medio, la posición fisiográfica, las características climáticas y edafológicas de la zona, diferenció 6 comunidades, a las cuales nombró: Selva sub-siempreverde de banco (SsSV banco), Selva decidua de banco (SD banco), Selva sub-siempreverde de subbanco (SsSV sub-banco), Selva sub-siempreverde de bajío (SsSV bajío), Selva decidua de bajío (SD bajío) y El bosque ralo deciduo de bajío (BR bajío). Revisiones posteriores del método propuesto por Vincent, ampliaron las comunidades vegetales a 10 (Carrero-Araque, 1995), sumándose a las originalmente propuestas las siguientes: Selva sub-decidua de bajío (SsD bajío), Selva sub-decidua de banco (SsD banco), Bosque deciduo de bajío (BD bajío) y Bosque sub-deciduo de bajío (BsD bajío). Cada una de estas 10 comunidades vegetales presenta diferen-

cias en la estructura vertical y composición florística, sotobosque, presencia de algunas especies indicadoras, y diferencias en el suelo superficial, variables que permiten establecer el tipo de comunidad a la cual pertenecen. El método de tipificación de Vincent (1970) con las modificaciones de Carrero (1995), funciona para este sector de los Llanos occidentales y ha sido aplicado en otras áreas boscosas de la zona como Ticoporo y Caimital. Entre las especies de importancia ecológica notable en los distintos estadios vegetacionales del área de Caparo destacan: *Attalea butyracea*, *Astronium graveolens*, *Spondias mombim*, *Zanthoxylum caribaeum*, *Brosimum alicastrum* subsp. *boliviense*, *Clarisia biflora*, *Inga marginata*, *Swietenia macrophylla*, *Cedrela odorata*, *Nectandra hihua*, *Heliconia hirsuta*, *Vismia macrophylla*, *Hymenaea courbaril*, *Cassia grandis*, *Ceiba pentandra* y *Swietenia macrophylla*.

Flora

A través de la revisión de los herbarios MER, PORT, MY y VEN, y de varios trabajos florísticos se obtuvo información para elaborar de la reconstrucción de flora de los bosques de esta región de los Llanos Occidentales. Como aporte inicial para este estudio se revisaron los trabajos realizados por Lamprecht (1964), Finol (1972), Veillon (1997), Cuello *et al.* (1989), Guevara (2001), Aymard (2005) y Aymard y González (2007), lo que permitió iniciar una base de datos sobre la estructura y composición de estos bosques, así como la distribución de las especies.

Asimismo, se revisaron los listados para Caimital de Marcano Berti (1964), Caparo (Hernández y Guevara, 1994), Moromoy (Guillen, 2009) y se anexó un inventario realizado recientemente en el Río Orupe, en el estado Cojedes.

De la información analizada se obtuvo una base de datos que contiene 718 especies pertenecientes a 106 familias de Spermatophyta y Pteridophyta, para la elaboración de la misma se trabajó con el Catálogo de la flora de los Llanos (Duno *et al.*, 2007) y el Nuevo Catálogo de la Flora Vascular de Venezuela (Hokche *et al.*, 2008). La información sobre la distribución geográfica de las 626 taxa identificados a nivel específico, se recabó mediante la revisión bibliográfica mencionada y utilizando la información de la base de datos W3 Trópicos del Missouri Botanical Garden (<http://mobot.mobot.org/W3T/Search/vast.html>).

Estructura

Al comparar la estructura de las Selvas Alisias con otras selvas estacionales estudiadas en el país, vemos que por su heterogeneidad estructural estas comunidades boscosas pudieran considerarse unas de las más desarrolladas y complejas. En la Figura 4, se presenta un perfil idealizado de la pica 8 en la Estación Experimental Caparo, observándose en

apenas 3,8 Km toda una serie de vegetación con distintas estructuras y composiciones florísticas. Guevara (2001), señala para la misma, comunidades de 4 estratos, y un dosel de más de 30 m con emergentes de hasta 40 m de alto, hasta comunidades de 1 estrato (5-12 m), con emergentes de 15 o más metros, entre estos extremos se identifican estructuras intermedias. Perfiles de este tipo, se

pueden presentar para distintas series de vegetación del área estudiada desde el piedemonte hasta las cercanías de la cota 100 m., donde comienzan las sabanas eutróficas y se inicia otro sector geográfico llanero, denominado planicies eólicas limosas y la altiplanicie del apure meridional (Schargel, 2007).

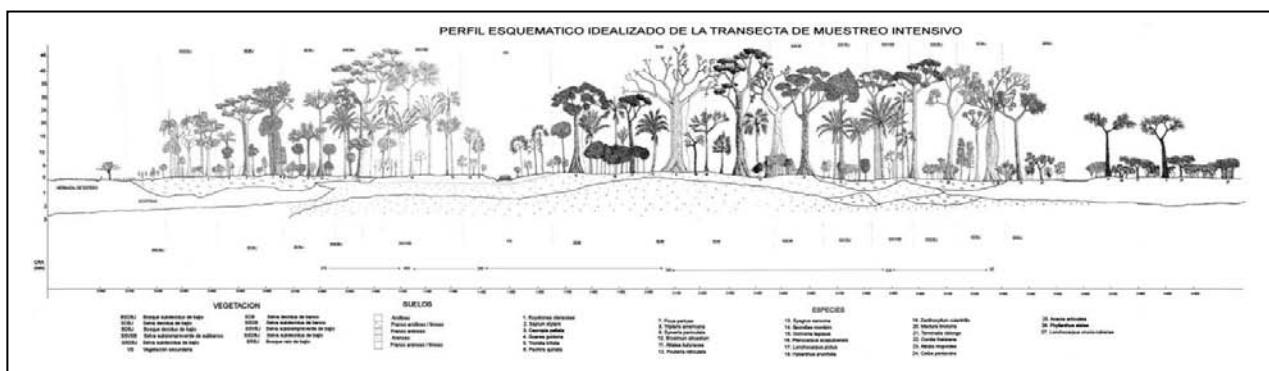


Figura 4. Perfil esquemático de una serie de vegetación del área de estudio (pica 8 en la Estación Experimental Caparo, estado Barinas, Venezuela).

CONCLUSIONES

Es evidente que un área como la estudiada posee una cantidad importante de especies en su composición florística original, por lo que se considera que todo este territorio ocupado por las Selvas Alisias, por su composición florística, vegetacional, bioclimática, geomorfológica, geológica y edáfica, representa una unidad biogeográfica, al menos a nivel de Comarca, también denominada "mosaico local" (Bolòs, 1963) y "Wuchsdistrict" por Schmithüsen (1959) (Figura 5).

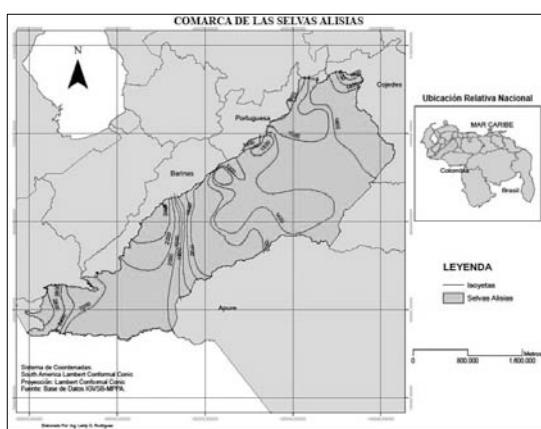


Figura 5. Comarca de las Selvas Alisias

La gran mayoría de las especies resultaron ser de amplia distribución, cerca de un 53 % de las mismas, presentan patrones Neotropicales muy amplios o subneotropicales; desde México hasta Argentina o Paraguay, Caribe, Andes, Macizo Gu-

yanés, y cuencas del Orinoco y Amazonas (Figura 6).

Otras presentaron variantes con distribuciones más regionales y locales, algunos ejemplos de este grupo de especies son: *Aiphanes horrida*, *Himatanthus articulatus*, *Croton fragrans*, *Hybanthus prunifolius*, *Fissicalyx fendleri*, *Phoradendron quadrangulare* y *Peperomia angustata*, taxa que se distribuyen irregularmente desde el Istmo Panameño hasta la cuenca amazónica. *Licania leucosepala*, *Clitoria dendrina*, *Miconia metallica*, *Ziziphus saeri*, están dentro del grupo de especies propias de Colombia y Venezuela, el cual representa el 1,31 % de las especies estudiadas.

Las especies endémicas del área, representan el 3 % de la flora analizada, algunas solo han sido registradas para el área estudiada, mientras que otras se comparten con otras regiones de los Llanos, el Caribe, con las Cordillera de la Costa, Andes, Amazonía y Guayana. Los taxa exclusivos de los Llanos del Orinoco (Venezuela y Colombia) lo representa el 1,14 %, destacan *Inga interrupta*, *Annona jahni*, *Henriettea rimososa* y *Cordia thaisiana*.

Al revisar los patrones de distribución se observan dos núcleos que pudieran generar una subdivisión dentro de la subunidad provincial, y que parece estar correlacionado con la precipitación (Por *encima*, o por *debajo* de las curvas 1.500-1.600 mm), y la geología, (material parental de formaciones de los Andes vs. Cordillera de la Costa).

De esta manera el núcleo "seco" situado hacia el extremo noreste del área, influido geológicamente por la Serranía del Interior de la Costa (a veces

mezclado con los Andes), y en contacto con los bosques secos del norte de Guárico, posee las especies las siguientes endémicas: *Pitcairnia venezuelana*, *Habenaria unellezii*, *Simira lezamae*, y *Melicoccus aymardii*. Otras especies como *Anemopaegma villosum* y *Rudgea trujilloi*, son especies endémicas de todo el Llano en áreas de flora netamente Caribe.

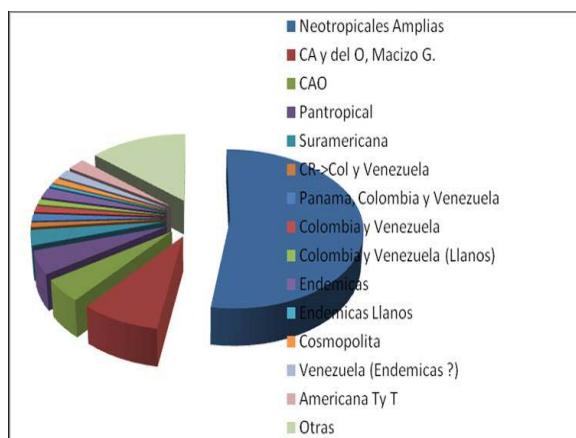


Figura 6. Patrones de distribución fitogeográfico de las especies en el área de estudio.



Figura 7; Selva subsiempreverde dominada por *Attalea butyracea*, *Carludovica palmata* y *Heliconia bihai* en el sotobosque (Estación Experimental Caparo, estado Barinas, Venezuela).



Figura 8. Estación Experimental Caparo (ULA-MINAMB), Estado Barinas, Venezuela (Imagen Google Earth, 2005).

Como especies características del área, (aunque no endémicas) destacan la palma redonda *Sabal mau-*

ritiformis, *Calycophyllum candidissimum*, *Lecythis ollaria*, *Pseudobombax septenatum*, *Pradosia caracasana*, y *Centrolobium paraense*. Asimismo, aparecen o se incrementa la abundancia de *Senegalia polyphylla*, *Bursera simaruba* y *Astronium graveolens*, ausentes o escasas en la zona del suroeste.

Es notorio el aumento de especies muy escasas en la zona más húmeda de la región, como *Pterocarpus acapulcensis*, *Platymiscium pinnatum* y *Guadua angustifolia*. *Pterocarpus* es emblemático, ya que en algunas cabezas de serie de Caparo, pasa a ser dominante, formando "Dragales", formación que se encuentra a lo largo de los Llanos Occidentales intermedios de Barinas, Portuguesa y Cojedes. Algunas especies caribeñas tendrían esta zona como el extremo sureste de su distribución continental, como es el caso de *Aralia excelsa* (sin. *Sciadodendron excelsum*).

El área selvática nuclear original de esta subunidad habría sido la llamada selva de Turen, existiendo como relictó importante la Estación El Manguito y áreas todavía conservadas del piedemonte de la cordillera de los Andes y de la Costa en Portuguesa y Cojedes, respectivamente.

Mas hacia el suroeste, en el piedemonte andino /llanero, existe un aumento de la precipitación con cifras que pueden oscilar entre 1.500 mm y 3.000 mm, lo que permite distinguir una subunidad sobre el material parental de esta zona. Esta unidad se inicia al sur-suroeste desde las cercanías de Barinas hasta la frontera con Colombia. Las selvas de Ticoporo, Caparo y San Camilo formaban las áreas selváticas originales más importantes de esta región del país. Este sector "húmedo" lo definen las siguientes especies endémicas: *Forsteronia apurensis*, *Lorostelma venezolanum*, *Caladium steyermarkii*, *Philodendron buntingianum*, *Ouratea pseudomarahuacensis*, *Critoniopsis aristeguietae* (sin. *Vernonia aristeguietae*), *Dicranopygium aristeguietae*, y *Mouriri barinensis*. Especies características de esta zona son la palma *Aiphanes horrida*, y los árboles, *Himatanthus articulatus*, *Pseudonamomis umbelliferae*, *Porcelia venezuelensis* y *Guatteria pilosula*, hacia el piedemonte (300 y 150 m), *Pouteria reticulata* y *Pachira quinata* por debajo de los 150 m de altura. Las palmas *Attalea butyracea* y *Syagrus sancona*, se distribuyen en toda el área de precipitaciones mayores a los 1.500 mm.

Igualmente, hay especies cuya presencia se incrementa de norte a sur, son dominantes fitosociológicamente *Cordia thaisiana* y *Coccoloba padiformis*. Por el contrario, algunos taxa de distribución amazónica occidental (Bolivia, Perú, Ecuador y Colombia) tienen en esta zona su distribución más septentrional, como es el caso de *Trichilia surinamensis* (sin. *Trichilia maynasiana*), *Strychnos schultesiana*, *S. tarapotensis*, *Dalechampia juruana* y *Couepia ulei*.

En la subunidad estudiada se encuentran algunas especies raras en la biorregión llanera, ejemplos de este patrón lo representan: *Porcelia venezuelensis* (presente en Ecuador) y *Dracontium dubium* (sin. *D. changuango*), presentes en bosques húmedos de tierras bajas del escudo Guayanés. *Lonchocarpus crucisrubrierae*, es un interesante caso, es una especie propia del área inundable del río Orinoco, en altitudes > 60 m, en los estados Bolívar, Guárico y Cojedes (*Costo Orinoco*, según Tamayo, 1972), y llega por los cursos de agua hasta las Selvas Alisias (Caparo) a 100-140 m, en áreas inundables de bosque ralo de bajío (Vincent, 1970), lo que coincide con su distribución en bosques de pantano.

Rhynchanthera apurensis, (también en la región de Vichada, Colombia), *Ouratea apurensis*, *Citharexylum venezuelense*, *Maytenus karstenii* y *Rollinia fendleri* son especies endémicas de Venezuela, también presentes en otras regiones florísticas como las Guayanas y las Cordilleras de los Andes y de la Costa.

Por otra parte, se observa en una distribución poblacional en dos especies de palmas comunes en la región y mutuamente excluyentes, situación que hace posible la separación en dos subunidades. Una "subhúmeda" con precipitaciones mayores a 1.500 mm, sector donde la palma dominante es *Attalea butyracea* y la otra "seca" por debajo de los 1.500 mm de precipitación, en la cual *Copernicia tectorum* (elemento típico de la subprovincia Guariqueñense) se hace presente. La Figura 7, muestra la imagen de una de las posibles cabezas de series de la comarca dominada por *Attalea butyracea* (*Attalea etum*) y en la Figura 8, se observa la imagen de la isla de bosque de la Estación Experimental Caparo, rodeada por áreas perturbadas debido a las intervenciones agropecuarias.

Finalmente, la hipótesis presentada se basa solo en la revisión de un porcentaje de la flora del área, y en la experiencia de los autores tras largos años de trabajo en la zona, es evidente que un trabajo de herbario exhaustivo, podrían mejorar esta aproximación. Sin embargo y de manera lamentable las áreas naturales de la región, son cada vez menores y una rectificación en las políticas actuales, no parece vislumbrarse, por lo que nuestra visión sobre la conservación y recuperación de la biodiversidad de la zona es desalentadora. De no lograrse un consenso regional y nacional, este importante sector del país, desafortunadamente perderá su potencial boscoso, el cual poseía hace menos de tres décadas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Gerardo A. Aymard C. (UNELLEZ-Guanare) y Nidia Cuello A. (UNELLEZ-Guanare) por la revisión del manuscrito, a Leidy Rodríguez por la elaboración de los mapas, a Luis Rondón la elaboración del perfil y al personal técni-

co y obrero de las estaciones experimentales de Caparo y Caimital por la ayuda en los trabajos de campo.

BIBLIOGRAFÍA

- Aymard, G. & V. González 2007. Consideraciones generales sobre la composición florística y diversidad de los bosques de los Llanos de Venezuela. Pp. 59-72. En: Catálogo ilustrado y anotado de las plantas vasculares de los Llanos de Venezuela. R. Duno de Stefano, G. Aymard & O. Huber (Eds.). FUDENA, FUNDACIÓN POLAR, FIBV
- _____. 2005. Bosques de los Llanos de Venezuela; consideraciones generales sobre estructura y composición florística. Pp. 13-25. En: Tierras Llaneras de Venezuela. J. Hétier y R. López . Editores. IRD-CIDAT-UNELLEZ. Editorial Venezolana, Mérida.
- Bolòs, O. 1963. Botánica y Geografía. Mem. Real. Acad. Ci. De Barcelona 34:443-480.
- Braun-Blanquet, J. 1964. Pflanzensociologie-Grundzüge der Vegetationskunde. Ed. 3 Springer Verlag, Wien
- Carrero-Araque, O. 1995. Área de tipificación de la Estación Experimental Caparo. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Comodato ULA-MARN. Mérida. Venezuela.
- Comerma, J. A. y O. Luque M. 1971. Los principales suelos y paisajes del estado Apure. Agronomía Tropical 21: 379-396.
- Cuello, N. G. Aymard, & B. Stergios. 1989. Observaciones sobre la vegetación de un sector de la cuenca media del río Portuguesa, Estado Portuguesa, Venezuela. Biollania 6: 163-192.
- Duno, R., G. Aymard y O. Huber. 2007. Flora Vascular de Los Llanos de Venezuela FUDENA-Fundación Polar-FIBV, Caracas, Venezuela.
- _____. & Huber. O. 2007. Clima. Pp. 43-46. En: Catalogo de la Flora Vascular de los Llanos de Venezuela. R. Duno, G. Aymard y O. Huber (Eds.), FUDENA-Fundación Polar-FIBV, Caracas, Venezuela
- Emberger, L. 1942. Un projet d'une classification des climats du point de vue phytogéographique. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 77: 97-124.
- Engler, A. 1896. Die Vegetation der Erde (15 vols.). Berlín
- Ewel, J. J., A. Madriz y J.A. Tosi, Jr. 1976. Zonas de vida de Venezuela. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico. 2^a edición. MAC-FONAIAP, Caracas. Venezuela, 265 p. 1 mapa 1:2.000.000
- _____. y _____. 1968. Zonas de vida de Venezuela. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico. 1^a edición. MAC, Dirección de Investigación, Caracas. Venezuela, 265 p. 1 mapa 1:2.000.000
- Fernández, E. 1989. Características de Sitios de un sector de la Reserva Biológica "Juan Bolaños" Comodato ULA-MARN. Reserva Forestal, Caparo, Estado Barinas. Trabajo de Grado. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales.
- Finol, H. 1972. Estudio fitosociológico de las unidades II y III de la Reserva forestal Caparo, Estado Barinas. Universidad de los Andes, Facultad de Ciencias Forestales y ambientales, Instituto de Silvicultura, Mérida, Venezuela.
- Franco, W. 1982. Estudio y levantamiento de sitios con fines de manejo forestal en la Unidad I de la Reserva Forestal de Caparo. Estado Barinas. Trabajo de Ascenso, Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Mérida. Venezuela. Mimeografiado.
- Gaussien, H. 1955. Détermination des climats par le method des courbes ombrothermiques. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 240: 642-644.

- Good, A. D. -1964. The geography of flowering plants. Longman, Harlow. Essex
- Guevara, G. J., O. Carrero-A, C. Hernández y M. Costa. 2007. Relaciones florísticas, Entre la florula arbórea de 7 regiones de tierras bajas en Venezuela. Libro de Resúmenes XVII Congreso Venezolano de Botánica. Sociedad Botánica de Venezuela-Universidad del Zulia. Maracaibo, Venezuela.
- _____. 2006. Los Arboles como elemento de diagnostico biogeográfico, Propuesta de subdivisión biogeográfica de la Provincia de los Llanos (Venezuela). Universidad de Valencia, Jardín Botánico, Trabajo de investigación, Valencia, España.
- _____. 2001. Recursos fitogenéticos y relaciones florísticas de la Flórula arbórea en las comunidades forestales de la Estación Experimental Caparo. Estado Barinas. Universidad Central de Venezuela, Postgrado en Botánica Agrícola. Maracay, Venezuela. <http://dspace.universia.net/bitstream/2024/723/1/Tesis+Maestria.pdf>
- Guillen, L. 2009. Proyecto de creación de Parque de Recreación a Campo Abierto, o de uso intensivo Moromoy , Barinitas, Municipio Bolívar, Estado Barinas. Pasantía para optar al título de Ingeniero forestal. Universidad de los Andes, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Escuela de Ingeniería Forestal, Mérida, Venezuela.
- Hackley P., F. Urbani, A. Karlsen, & C. Garrity. 2006. Mapa Geológico de Venezuela. US Geological Survey, Reston , Virginia, USA. Universidad Central de Venezuela.-Escuela de Geología y Minas.- FUNVISIS, Caracas, Venezuela.
- Hernández C. & Guevara, J. R. 1994. Especies Vegetales de la Unidad I de la Reserva forestal Caparó. Cuaderno Comodato ULA-MARNR. N° 23, ULA-FCF, Mérida Venezuela.
- Hokche, O., P. Berry y O. Huber (Eds). 2008. Nuevo Catalogo de la Flora Vascular de Venezuela. Fundación Instituto Botánico de Venezuela. Dr. Tobías Lasser. Caracas, Venezuela.
- Huber, O. y C. Alarcón. 1988. Mapa de Vegetación de Venezuela. Escala 1:2.000.000. MARNR-Dirección de Vegetación-The Nature Conservancy, Caracas, Venezuela.
- Hueck , K. & L. Seibert. 1988. Mapa de la Vegetación de la América del Sur. Deutsche Gesellschaft fur Tecnische Zusammenarbeit (GTZ). GmbH, Eschborn. 1 mapa, 1:8.000.000
- _____. & _____. 1981. Vegetationskarte von Sudamerika. Mit Erlauterungen . Mapa de la vegetación de america del sur con explicaciones (2. Edición). En Vegetationsmonographien der einzelnen Grossraume (H.Walter, ed) 2ª: 1 mapa 1:8.000.000. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- _____. 1978. Mapa de Vegetación de la América del Sur. Stuttgart. Deustchland.
- _____. 1960 Mapa. de la Vegetación de la República de Venezuela. 1:2.000.000. Instituto Forestal Latinoamericano (IFLA), Mérida, Venezuela.
- Humboldt, A. von. 1805. Essai sur la géographie des plantes: accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales. París.
- Lamprecht, H. 1964. Ensayo sobre la estructura florística de la parte suroriental del bosque universitario: El Caimital, Estado Barinas. Revista Forestal Venezolana, números 10-11
- Lew, D. 2001. La Nueva clasificación bioclimática de La Tierra; su correspondencia con los tipos de Vegetación o Fitocenosis de Venezuela. Universidade de Santiago de Compostela, Facultade de Biología, Curso de Biodiversidade e conservación de Flora e Vexetación. Santiago de Compostela, España
- Lozada, J., J. R. Guevara, P. Soriano, y M. Costa 2006. Estructura y composición florística de comunidades secundarias en patios de roles abandonados, Estación Experimental Caparo, Barinas, Venezuela. Interciencia 31: 828-835.
- Marcano, B. L. 1964. Estudio Dendrológico del Bosque Universitario El Caimital, Estado Barinas. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales, Tesis de grado. Mérida, Venezuela.
- MARNR. 1985. Mapa Pluviométrico (Pluviosidad media anual), En: Atlas de Vegetación de Venezuela. M.A.R.N, DGSIIV. Caracas. Venezuela.
- _____. 1985. Mapa de Isotermas, En: Atlas de Vegetación de Venezuela. M.A.R.N, DGSIIV. Caracas. Venezuela
- _____. 1985. Mapa de Suelos. En: Atlas de Vegetación de Venezuela. M.A.R.N, DGSIIV. Caracas. Venezuela
- Meusel, H., E. Jäger & E. Weinert. 1965. Vergleichende chorologie der zentraleuropäische Flora. Fischer. Jena
- Pittier, H. 1920. Mapa Ecológico de Venezuela. En: Atlas de Vegetación de Venezuela. M.A.R.N, 1985. DGSIIV. Caracas. Venezuela.
- Prance G. 1982. A Review of the Phytogeographic Evidences for Pleistocene Climate Changes in the Neotropics. Ann. Missouri Bot. Gard. 69: 594-624.
- Rivas-Martínez, S., G. Navarro, S. del Río, A. Penas & M. Costa. 2010. Biographic maps of the World: South America. Colloque International Centenaire de la Phytosociologie. Libro de Resúmenes. Brest. Francia.
- _____. S. Rivas Sáenz, G. Navarro & M. Costa. 2008. III. Computerized Bioclimatic Maps. Bioclimate of Venezuela. Global Bioclimatics Institute, Madrid, Spain.
- _____. 2005a. Notions on dynamic-catena phytosociology as a basis of landscape science. Plant Byosystems, 139: 135-144.
- _____. 2005b. Avances en Geobotánica. Discurso de Apertura del Curso Académico en la Real Academia de Farmacia. Real Academia de Farmacia. Madrid.
- _____. D. Sánchez-Matas & M. Costa. 1999. North American Boreal and Western Temperate Forest Vegetation. Itineraria Geobotanica, 12, León. España.
- Rojas-López. J. 1993. La Colonización Agraria de las Reservas forestales. Un Proceso sin Solución ¿?. Revista Geográfica Venezolana 35: 157-158
- Schargel, R. 2007. Geomorfología y Suelos, Pp. 21-42. En: Aspectos Físico-Naturales. Catálogo de la Flora Vascular de los Llanos de Venezuela. R. Duno, G. Aymard y O. Huber (Eds) .FUDENA-Fundación Polar-FIBV, Caracas, Venezuela
- _____. 2005. Geomorfología y Suelos de Los Llanos de Venezuela. Pp. 57-110. Rivas-Martínez Rivas-Martínez En: Tierras Llaneras de Venezuela. J. Hétier y R. López (Eds). IRD-CIDIAT-UNELLEZ. Editorial Venezolana, Mérida. Venezuela.
- Schimper, A. F. W. 1898. Pflanzen-Geographie auf Physiologisch-er Grunlage. Jena
- Schouw, J. F. 1823. Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie. Berlin.
- Schmithüsen, J. 1959. Allgemeine Vegetationsgeographie. Berlín
- Takhtajan, A. 1986. Floristic Regions of the World. Transl. by T. J. Crovello and ed. by A. Cronquist. University of California Press. Berkeley.
- Tamayo, F. 1972. Los Llanos de Venezuela. Vol. I y II, Colección Científica. Monte Ávila Editores, Caracas, Venezuela.
- _____. 1958. Notas explicativas del ensayo del mapa fitogeográfico de Venezuela (1955). Rev. For. Venez. 1(1): 7-31.
- Veillon, J. P. 1997. Los Bosques Tropófilos y Veranero de la zona de vida Bosque Seco Tropical. Bosques Naturales de Venezuela Parte III. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales-Instituto Forestal Latinoamericano, Mérida, Venezuela.

-
- _____. 1989. Los bosques naturales de Venezuela. Parte I. El Medio Ambiente. Instituto de Silvicultura de la Universidad de Los andes, Mérida, Venezuela. Editorial Oscar Todtmann. Caracas, Venezuela.
- _____. 1985. Mapa Ecológico de Venezuela. En Atlas de Vegetación de Venezuela. M.A.R.N, DGSIV. Caracas. Venezuela
- _____. 1976. Las deforestaciones en los Llanos Occidentales de Venezuela desde 1959 hasta 1975. Pp. 97-112. En: Conservación de los bosques húmedos de Venezuela. L. Hamilton, (Ed.), 1° Edic. Sierra Club. Bienestar Rural Caracas.
- Vincent, L. 1970 Estudio sobre la tipificación del bosque con fines de manejo, en la Unidad I de la Reserva Forestal de Caparo.

Trabajo de Grado MSc. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Centro de Estudios Forestales y Ambientales de Postgrado. Mérida. Venezuela.

Consultas online:

- Centeno, J.: 2000. Caen los Bosques de Venezuela.
<http://www.ciens.ula.ve/~jcenteno/>
- Google Earth; <http://www.google.es/intl/es/earth/>
- PDVSA. 1997. Léxico Estratigráfico de Venezuela.
<http://www.pdvsa.com/lexico/lexicoh.htm>
- W3 Trópicos; <http://www.tropicos.org/>

LOS BOSQUES SECOS DE LA COSTA ORIENTAL DEL LAGO DE MARACAIBO, ESTADO ZULIA. VENEZUELA

Víctor M. Figueroa¹

INTRODUCCIÓN

En un país como Venezuela, cuya diversidad fisiográfica y biológica es tan heterogénea, es prácticamente imposible realizar un inventario detallado de todos los ecosistemas presentes. Sin embargo, a través del estudio por bioregiones es posible generar información original acerca de la biodiversidad y los niveles de conservación de estas (Dinerstein *et al.*, 1995; Aymard *et al.*, 2009). Una de las características más interesantes que posee el país, es la marcada estacionalidad de las precipitaciones, patrón que determina un prolongado período de sequía el cual afecta notoriamente la estructura, composición florística y funcionamiento de numerosas comunidades vegetales situadas al norte del río Orinoco (Veillon, 1989; González, 2003). Entre estas se ubican los bosques deciduos o caducifolios, o con cierto grado de deciduidalidad, comunidades ampliamente conocidas como bosques tropicales estacionalmente secos o los bosques secos tropicales (Murphy & Lugo, 1986; 1995; Pennington *et al.*, 2000; 2006). El bosque seco tropical también se define como una comunidad con una pronunciada estacionalidad de las lluvias (Mooney *et al.*, 1980; 1995), con una vegetación donde más del 50% de las especies son decíduas (Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005). En general, los bosques secos, son la expresión de un conjunto de estrategias ecofisiológicas de sus componentes que les permiten evadir el estrés hídrico que se presenta en la época de sequía, lo cual determina en buena parte su fisionomía, estructura y fenofases. La caída de las hojas si bien es un fenómeno estacional, dista de ser simultaneo para las especies que lo componen, dependiendo del comportamiento de éstas y de las condiciones hídricas del sitio en el cual se encuentran (posición fisiográfica y topográfica, características de los suelos, exposición, vientos y otros) y del grado particular de resistencia a la sequía que desarrollen las comunidades vegetales (Beard, 1946; Vareschi, 1982; Veillon, 1995; 1997). En relación a los bosques secos en Venezuela, Ewel y Madriz (1968) señalan que esta unidad vegetal cubre más área que cualquier otra zona de vida en el país. En su mayor parte está ocupado por los llanos, pero también incluye otras áreas al sur del Orinoco, Cordillera de la Costa, Andes y el Lago de Maracaino. El límite altitudinal inferior es el nivel del mar y el límite

superior se encuentra entre 400 y 1000 msnm, dependiendo de las condiciones de humedad, su promedio anual de temperatura varía entre 22 y 29°C y la precipitación entre 800 a 1800 mm/año.

Actualmente los bosques secos tropicales están sometidos a fuertes impactos como los cambios climáticos, la fragmentación de los hábitats por el fuego y la expansión de las áreas para los cultivos y la ganadería, por lo que se recomienda determinar estas áreas de alta prioridad para su conservación (Miles *et al.*, 2006). Estos autores estimaron que quedan cerca de 1.048.700 km² de bosques secos tropicales, de los cuales el 54,2% están ubicados en Suramérica, el resto está equitativamente dividido entre norte y centro América, África y Eurasia, con una relativa pequeña proporción (3,8%) presente en Australia y el sureste asiático.

El presente estudio aporta información original acerca de los bosque secos ubicados en la Costa Oriental del Lago de Maracaibo, estado Zulia, el mismo representa la primera contribución en detalle al conocimiento de la estructura y composición florística de los bosques de esta región del país, información que servirá para ayudar a los planes de conservación de la flora, fauna y el medio ambiente en general de esta importante región venezolana.

Área de estudio

El estudio se realizó en el sector Torre Toma, ubicado en el parque de recreación de la represa de Pueblo Viejo, municipio Lagunillas del estado Zulia, comúnmente represa de "Burro Negro" (Higgins *et al.*, 1986), localidad que se encuentra bordeando el extremo sur del embalse, con una superficie aproximada de 14 km², formando parte de la Reserva Hidráulica de Pueblo Viejo, ubicada aprox. 10° 11' N; 71° 02" O, entre 60-330 msnm (Figuras 1 y 2).

El Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales Renovables (1982), describe la vegetación en esta localidad como un Bosque semideciduo Tropical con cobertura rala y baja altura del dosel. El uso que se le da a sus tierras es pecuario, especialmente en las llanuras o planicies aluviales de los ríos más importantes de la región: río Grande y río Chiquito.

¹Universidad del Zulia. Facultad de Agronomía. Escuela de Ingeniería Agronómica. Departamento de Botánica. Maracaibo. Venezuela. vfigueroa@fa.luz.edu.ve

Higgins *et al.* (1986) señalan, que las características geográficas de la zona favorecen la existencia del parque y su zona de reserva, en cuya extensión se presentan tres diferentes tipos de paisajes: montaña, pie de monte y valle fluvial. Las elevaciones van desde los 60 hasta los 1.450 msnm en el cerro Socopo, lugar del nacimiento de los ríos Grande y Chiquito. Esta variación altitudinal hace que se presenten una gran variedad de tipos de vegetación, que van desde bosques primarios, ribereños y secundarios, los últimos son el resultado la tala indiscriminada y los incendios forestales.

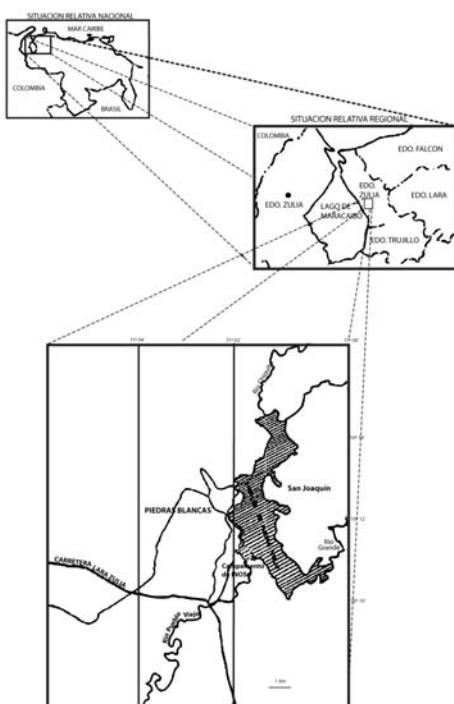


Figura 1.Ubicación relativa del área de estudio en la Costa Oriental del Lago de Maracaibo, estado Zulia.



Figura 2. Panorámica del sector "Torre Toma"

Los datos climatológicos del área de estudio se tomaron de las estaciones Plan Bonito y La Bandera (Figura 3 a y b). La primera con una temperatura media anual de 27,9°C, la pluviosidad de 1226,1 mm y una evaporación de 1790,8 mm anual, mientras que en la segunda se tienen 27,7°C de temperatura media, 1560,6 mm de pluviosidad y una evaporación de 1826,2 mm totales al año.

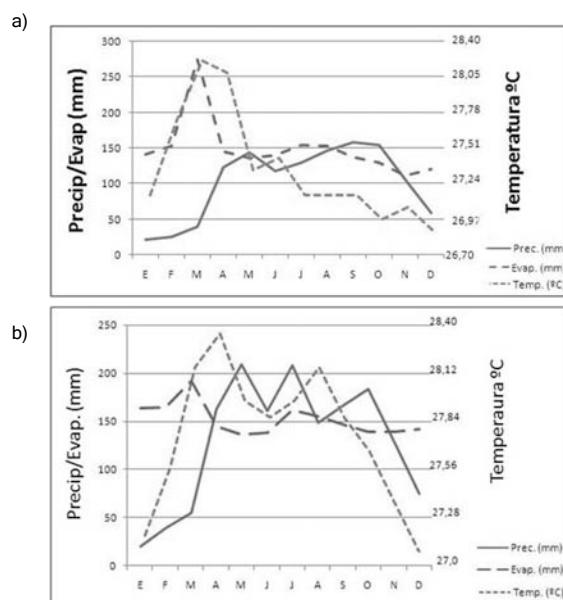


Figura 3.- Precipitación, temperatura y evaporación. (a) Estación Plan Bonito, (b) estación La Bandera.

La precipitación supera la evaporación durante 4 meses al año (Agosto-Noviembre), en la estación Plan Bonito (Figura 3a); mientras que en la estación La Bandera aumenta a 8 meses (Abril - Noviembre), lo que permite mantener la humedad en el suelo por mayor tiempo para beneficio de la flora existente en sus alrededores (Figura 3b).

Las formaciones geológicas de la zona pertenecen al cuaternario-cenozoico, también existen pequeñas áreas que datan del Pleistoceno, al este y norte entre los dos ríos y una pequeña parte al oeste y sur del área de estudio que pertenece al Mioceno (Bellizzi *et al.*, 1976).

El área de estudio posee una extensión de 88.000 hectáreas, y está constituida por los sistemas de los ríos San Pedro, Misoa y Pueblo Viejo, sector limitado al norte por las explanadas de fines del terciario que recubren la formación El Milagro; al sur el sistema del río Motatán; al este, por la serranía Misoa-Trujillo y al oeste por el Lago de Maracaibo. En esta área se encuentran las planicies de los ríos Misoa, Machango y Pueblo Viejo, siendo en este último donde está ubicada la zona de estudio y los márgenes cenagosos del Lago de Maracaibo. En este sector, se acumularon cono-terrazas del Cuaternario medio, por efecto de represamiento natural si-

tuado aguas abajo del actual embalse (COPLA-NARH, 1975).

Métodos de muestreo

Se establecieron diez parcelas de 50 x 20 m (0.1 ha), en la zona de reserva y seguridad del Parque Recreacional Pueblo Viejo (Figura 4); cada una de estas se dividió en 10 subparcelas de 10 x 10 m (Figura 5) de acuerdo a la metodología propuesta por Aymard y Cuello (1995). Se midieron e identificaron en el campo todos los individuos leñosos (árboles, arbustos y lianas), con DAP \geq 2,5 cm, la inclusión de un individuo en la parcela o subparcela, fue determinada por la posición del tallo a nivel del suelo, el cual debía estar dentro de los límites del rodal, y no por la posición del fuste a la altura del pecho (DAP). Se recolectaron muestras botánicas de las especies, en caso de no poder reconocerse el individuo censado en campo, estos se marcaron para retornar al sitio periódicamente y observar el período de floración y/o fructificación.



Figura 4. Distribución general de parcelas



Figura 5. Dimensiones de la parcela de 0.10 ha (Aymard & Cuello, 1995)

La identificación de las especies se basó en la revisión y comparación de las muestras recolectadas con los exsiccata depositadas en los herbarios de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela (MY), Herbario Nacional de Venezuela (VEN), Herbario de la Facultad de Agronomía de la Universidad del Zulia (HERZU), Herbario de la Universidad Nacional Experimental de los Llanos

Ezequiel Zamora (PORT), Herbario de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de los Andes (MER), Herbario del Museo de Biología de la Universidad del Zulia (HMBLUZ), Herbario de la Universidad Francisco de Miranda, Coro y Herbario del Instituto Universitario de Tecnología Alonso Gamero (CORO). También se utilizó literatura taxonómica especializada (Ayala y Zambrano, 1987; Gentry, 1993; Smith *et al.*, 2004; Hoecke *et al.*, 2008) y la consulta de especialistas en diferentes familias tropicales.

Se elaboraron curvas de acumulación de especies de acuerdo a los criterios establecidos por Condit *et al.* (1996, 1998). Las curvas de acumulación muestran los cambios en la diversidad local (número de especies) con el aumento en el número de individuos medidos, y a la vez ayudan a determinar si la diversidad local ha sido adecuadamente estimada con el tipo de muestreo utilizado (tamaño de la muestra), así como también para calcular el número de especies que se esperaría encontrar en cada muestra si todas las parcelas tuvieran el mismo número de individuos.

Composición Florística

Los resultados del inventario indican que la flora de la reserva hidráulica de Pueblo Viejo está integrada por 105 especies, 84 géneros y 35 familias de plantas vasculares. Estos hallazgos sugieren que la zona estudiada tiene un número de especies muy cercano a la cota inferior reportada para un bosque seco tropical en Venezuela, la cual se ubica entre 110 y 170 especies y de 40 a 50 familias (González, 2003; Fajardo *et al.*, 2005).

La familia Leguminosae (*sensu lato*), fue el grupo dominante en el área estudiada al acumular 22 (20,95%) de las 105 especies, seguida por Capparaceae (*Sensu lato*) con 8 (7,62%), Euphorbiaceae con 7 (6,67%); Malpighiaceae con 6, Bignoniaceae y Flacourtiaceae (*sensu lato*) con 5 especies, respectivamente. La distribución de especies por familias, revela que aproximadamente el 70% de las especies se agrupan en solo 12 familias (73 taxa) del total registrado, cada una de estas, compuesta por tres o más especies, nueve (17,14%) de las familias censadas agrupan 2 especies cada una y 14 (13,33%), representada por una especie.

Los géneros que agruparon el mayor número de especies fueron *Capparis* (*sensu lato*), *Casearia* con 5 especies respectivamente, y *Acacia* (*sensu lato*) con 3. Once géneros estuvieron representados por 2 especies y el resto (70) solo por una especie.

Las siguientes especies no se encuentran registradas en el Catálogo de la Flora Vascular de Venezuela (Hoecke *et al.*, 2008), *Pereskia bleo*, *Capparis pittieri*, *Erythroxylum caribaeum*, *Platymiscium stipulare*, *Hiraea sanctae-marthae*, *Zanthoxylum oxypodium*, *Serjania curassavica* y *Adelia ricinella*.

Igualmente se registran 10 especies no reconocidas en dicho catálogo para el estado Zulia (*Dasyphyllum vepreculatum*, *Clavija imatacae*, *Apeiba tibourbou*, *Vitex orinocensis*, *Machaerium robiniiifolium*, *Calliandra surinamensis*, *Maytenus guyanensis*, *Cordia alliodora*, *Guatteria foliosa* y *Spondias mombin*).

Características estructurales

La estructura general del bosque reveló que las comunidades vegetales evaluadas presentaron 2 estratos arbóreos. El estrato superior es más o menos continuo, con alturas entre los 8 y 15 m, representado por la presencia de numerosas lianas leñosas y muy pocos árboles emergentes, los cuales pueden alcanzar de 18 a 20 m. El segundo estrato se ubicó entre los 3 y los 6 m, presentó una mayor densidad de árboles en comparación al estrato superior, con diámetros menores. Se destaca que el estrato herbáceo (sotobosque) fue muy discontinuo, conformando por manchones aislados, e integrado casi exclusivamente por poblaciones de especies de las familias Poaceae y Bromeliaceae. El número de estratos de los bosques deciduos descritos en el sector "Torre Toma" difieren de los llanos orientales, quienes presentan un estrato arbóreo relativamente continuo de 12 m promedio en altura, dominados por *Bourreria exsucca* y *Quandrella odoratissima* (González, 2003). Sin embargo, las comunidades estudiadas coinciden con los bosques descritos para el noroeste de Venezuela, en los cuales su estructura está compuesta por dos estratos arbóreos, el superior midiendo entre 15 y 18 m de altura, incluyendo especies como: *Bursera simaruba*, *Vitex orinocensis*, *Senegalia polyphylla*, *Amyris ignea*, *Cynophalla verrucosa* y *Morisonia americana*. Fajardo *et al.* (2005), citan que en los bosques secos con pluviosidad alrededor de los 1200 mm/año o más, se pueden presentar dos o más estratos arbóreos claramente definidos; caso opuesto ocurre cuando la pluviosidad disminuye y el número de meses secos aumenta.

Se midieron 2.036 individuos, con una densidad promedio de 203,6 individuos/parcela (0,1 ha). Las densidades máximas obtenidas fueron en las parcelas P9 y P8 con 253 y 240 individuos respectivamente, y las mínimas se registraron en las parcelas P1 y P2 con 85 y 105 (Figura 6). Las mayores densidades pueden asociarse a un grado de menor intervención, en virtud que estas parcelas se localizan en las zonas de mayor estabilidad ecológica (P9, P4 y P5), o donde las especies se encuentran más integradas su ambiente. Las menores densidades es debido a la intervención antrópica, en este sector las parcelas se encuentran muy cerca del Parque Recreacional (P1 y P2). La disminución en la densidad de la P7 con respecto a las parcelas vecinas se debe a la presencia de mayor cantidad

de lianas leñosas, quizás promueven la muerte y caída de árboles, lo que produce grandes claros en el bosque.

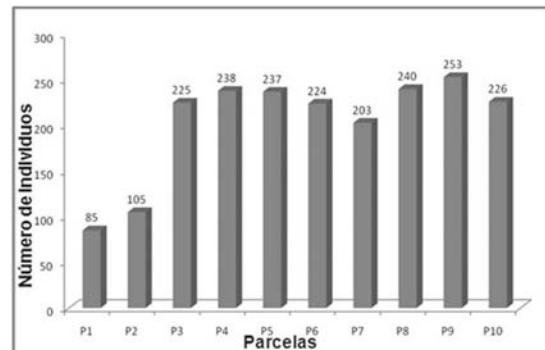


Figura 6. Número de individuos por parcela

Las especies con menor DAP (promedio de 2,55 cm) fueron *Bredemeyera floribunda*, *Aspidosperma cuspa*, *Bauhinia guianensis*, *Phyllanthus elsiae* y *Coutarea hexandra*, y los taxa con más de 60 cm de DAP fueron: *Platymiscium stipulare*, *Machaerium arboreum*, *Senegalia polyphylla* y *Ampelocera macphersonii*.

Los valores promedios de diámetro de la mayor parte de los individuos medidos fue menor a los 20 cm, lo que indica que los bosques son relativamente jóvenes, fueron intervenidos y que actualmente se encuentran en recuperación, o que las condiciones edáficas (probablemente suelos poco profundos y pedregosos) impiden que los árboles adquieran un mayor engrosamiento en diámetro.

La complejidad estructural y la riqueza de especies conseguida en los bosques del estudio, se puede asociar con los bosques deciduos del estado Barinas, en suelos肥íles y precipitaciones superiores a los 1200 mm/año (Lamprecht, 1990).

En la Tabla 1, se presentan las cinco especies con mayor IVI de las 10 parcelas estudiadas. Se aprecia que *Senegalia polyphylla* es la especie que presenta mayores valores de IVI en 6 de las 10 parcelas (96,98 unidades en P1: 96,98 en P4: 51,34; 62,39 en P5: 32,69 en P6: 57,95 en P7 y en P10 con 36,62). También se presentan otras especies co-dominantes, como *Machaerium arboreum*, presente en 4 de las 10 parcelas y dominante en P2 (IVI: 25,37) y P3 (60,03); *Enterolobium cyclocarpum*, especie con el mayor IVI en P8 (31,21) y *Casearia sylvestris* var. *sylvestris* que domina en P9 con un IVI: 26,14 y ocupa el segundo lugar en dominancia en P6 con 27,70 unidades de IVI.

Se observó que existe cierta homogeneidad en los valores del IVI en todas las especies que ocupan los cinco primeros lugares, a excepción de *Senegalia polyphylla* que posee valores de 96,98 en P1. Las cinco especies con mayor valor de IVI en cada parcela suman 26 de 105 del total de taxa en el

área de estudio, lo que corresponde al 25% del censo realizado. Este resultado indica, que existe

un alto nivel de heterogeneidad especies en pequeñas superficies de terreno.

Tabla 1.- Cinco especies con el mayor índice de valor de importancia (IVI) por parcela

	ESPECIE	NI	IVI		ESPECIE	NI	IVI
P1	<i>Senegalia polyphylla</i>	30	96,98	P6	<i>Senegalia polyphylla</i>	11	32,69
	<i>Croton argyrophyllus</i>	8	27,29		<i>Casearia sylvestris</i>	34	27,70
	<i>Centrolobium paraense</i>	7	24,15		<i>Belencita nemorosa</i>	31	26,54
	<i>Astronium graveolens</i>	6	23,26		<i>Caesalpinia punctata</i>	17	21,89
	<i>Calliandra surinamensis</i>	4	19,72		<i>Guatteria foliosa</i>	40	19,34
P2	<i>Machaerium arboreum</i>	5	25,37	P7	<i>Senegalia polyphylla</i>	42	57,95
	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	6	25,23		<i>Alseis labatioides</i>	26	24,56
	<i>Coccoloba striata</i>	1	23,00		<i>Guateria foliosa</i>	18	20,52
	<i>Bursera simaruba</i>	2	17,61		<i>Machaerium arboreum</i>	7	16,77
	<i>Caesalpinia punctata</i>	5	14,42		<i>Pterocarpus acapulcensis</i>	6	15,52
P3	<i>Machaerium arboreum</i>	23	60,03	P8	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	14	31,21
	<i>Belencita nemorosa</i>	8	21,90		<i>Senegalia polyphylla</i>	8	26,36
	<i>Cereus hexagonus</i>	6	16,74		<i>Brownea coccinea</i>	21	18,08
	<i>Platymiscium pinnatum</i>	8	14,45		<i>Alseis labatioides</i>	16	16,26
	<i>Senegalia polyphylla</i>	5	13,88		<i>Casearia praecox</i>	15	16,15
P4	<i>Senegalia polyphylla</i>	43	51,34	P9	<i>Casearia sylvestris</i>	29	26,14
	<i>Machaerium arboreum</i>	13	22,92		<i>Marsdenia macrophylla</i>	29	22,47
	<i>Alseis labatioides</i>	26	21,70		<i>Leucaena leuccephala</i>	15	21,92
	<i>Vitex compresa</i>	22	20,00		<i>Senegalia polyphylla</i>	8	19,67
	<i>Hippocratea volubilis</i>	18	16,85		<i>Hippocratea volubilis</i>	26	19,20
P5	<i>Senegalia polyphylla</i>	56	62,39	P10	<i>Senegalia polyphylla</i>	25	36,62
	<i>Alseis labatioides</i>	42	38,67		<i>Belencita nemorosa</i>	20	20,52
	<i>Machaerium robiniiifolium</i>	11	27,01		<i>Machaerium robiniiifolium</i>	11	19,32
	<i>Serjania curassavica</i>	24	21,93		<i>Casearia sylvestris</i>	12	14,51
	<i>Erytroxylum caribaeum</i>	26	10,61		<i>Alseis labatioides</i>	12	11,90

Al considerarse los datos de IVI para cada parcela, se observa la tendencia de agrupamiento, con los cuales se crearon rangos que se clasifican de la siguiente manera: las especies con IVI entre 0 - 3 (especies raras), 3 - 7 (especies de baja importancia), 7 - 10 (especies de moderada importancia), 10 - 30 (especies codominantes), 30 - 60 (especies dominantes) e IVI mayor a 60 las especies muy dominantes (Figura 7). Bajo esta clasificación solo *Senegalia polyphylla* supera la barrera de las 60 unidades porcentuales de IVI, para ubicarse como la especie más dominante en el bosque decíduo del sector "Torre Toma". Las especies en el rango de

dominantes (presentes en el 60% de las parcelas) fueron *Machaerium arboreum* en P3, *Senegalia polyphylla* en P7 (57,95); P4 (51,34); P10 (36,62); P6 (32,69) y *Enterolobium cyclocarpum* en P8 con 31,21. El rango de IVI entre 10-30 (codominantes), se presentan en todas las parcelas, agrupando el mayor número de especies, superando en cantidad a las de moderada importancia, estableciendo una variación desde el punto de vista florístico a través de la combinación de sus valores de densidad, frecuencia y dominancia relativa de las especies. La mayor cantidad de especies se ubico en el rango de consideradas raras (muy bajos valores de IVI),

están son las que permiten establecer la diversidad florística en la zona de estudio.

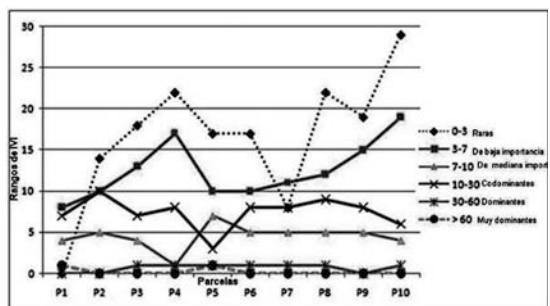


Figura 7.- Clasificación de especies por rangos de IVI.

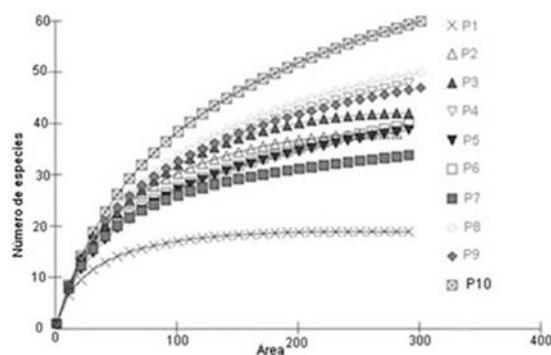


Figura 8. Curvas de acumulación de especies por parcela

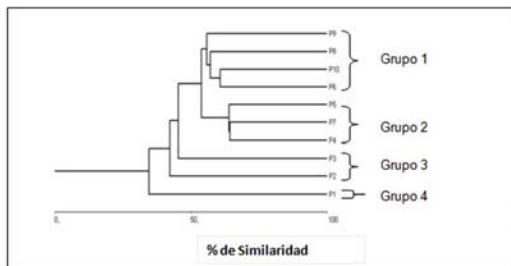


Figura 9. Dendrograma de las 10 parcelas

La densidad presenta valores bajos entre 85 y 105 individuos (P1 y P2) y mayores entre 240 y 253 (P8 y P9). La baja densidad de individuos en los sectores P1 y P2, es probablemente a la remoción de individuos y a las extensas talas selectivas, por estar éstas parcelas muy cerca de la zona de influencia del parque recreacional. La densidad en las restantes 6 parcelas, es muy parecida a la de las localidades P9 y P8, lo que indica que en las comunidades menos intervenidas, la densidad promedio de árboles puede estar cercana a los 225 individuos

(2.250 ind/ha), valor superior al número total de individuos de las 10 subparcelas evaluadas (2.036).

En cuanto al área basal destaca la parcela P6, con 3,37 m², valor bajo en comparación con otros bosques tropicales húmedos. Las áreas basales más bajas fueron 1,7 m²/ha (P1) y 9,7 m²/ha (P2), estas se reportan para el sector de la colina (parcelas 1 y 2), sector que también presentaron menor densidad, riqueza en familias y especies. El alto valor de la parcela 6 es debido a la presencia de individuos de gran porte de *Senegalia polyphilla* ("Tiamo"), la especie dominante en estos bosques. El área basal acumulada produjo un valor de 20,58 m²/ha.

Las curvas de acumulación de especies muestran la forma en que se van agregando especies a medida que va adicionando el número de individuos

De acuerdo a este gráfico (Figura 8), la parcela P10 es la que muestra la pendiente más pronunciada, lo que equivale a una mayor diversidad, asociada a una distribución equitativa entre las especies de la zona de estudio, es decir que existe proporcionalidad entre el número de especies y el área. El comportamiento que presenta la acumulación de las especies entre P2 y P9, no pareciera tener diferencias significativas en cuanto a este análisis; aspecto que difiere cuando se observa el comportamiento de P1, en la cual se acumulan especies en poca superficie y se mantienen a medida que esta se va incrementando.

Los resultados obtenidos muestran la existencia de una gran similaridad florística entre las parcelas, entre P9 y P10 (71,7%), disminuyendo secuencialmente al compararse P10 con las parcelas P8, P7, P6, P5, P4 y P3, todas con una similaridad superior al 50%, es decir una composición florística más o menos similar (Tabla 2).

En cuanto al análisis de agrupamiento (Figura 9), se muestra con claridad la conformación de grupos con composiciones florísticas y dominancias parecidas, en este sentido, el grupo más homogéneo, fue el grupo 1, que reúne a las parcelas P10 y en un pequeño subgrupo a las P8 y P9. Este grupo 1, a su vez tiene cierta similaridad con el grupo 2, conformado por P5, P7 y P4, quedando alejados de estos dos, los grupos 3 y 4, que conforman P3, P2 y P1. Este resultado confirma que las parcelas más alejadas de la influencia del parque recreacional, son las que presentaron mayor integridad estructural y florística, variando en composición de especies de acuerdo a la distribución local, con más de un estrato arbóreo, y con los mayores valores de diversidad a nivel de familias y especies.

CONCLUSIONES

En Venezuela, es posible reconocer un incremento marcado en la complejidad estructural del bosque y su riqueza florística, cuando las precipitaciones sobrepasan los 1000 mm/año. Es importante desta-

car, que los bosques tropicales caducifolios presentan variaciones estructurales y cambios en la composición florística, cuando la lluvia total anual se incrementa sobre los 1.200 mm y se reduce el

número de meses secos al año de 4 a 6 a un período más corto no mayor de tres meses, (González, 2003).

Tabla 2. Índice de similaridad de Sorenson

	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8	P9	P10
P1	27,12	22,22	26,09	27,12	29,51	22,22	37,68	32,84	32,91
P2		56,10	54,55	41,03	65,00	38,36	47,73	44,19	46,94
P3			65,22	39,02	42,86	54,55	41,30	44,44	50,98
P4				63,64	62,22	67,47	53,06	50,00	61,11
P5					65,00	65,75	47,73	46,51	57,14
P6						56,00	48,89	50,00	62,00
P7							45,78	46,91	51,61
P8								64,58	68,52
P9									71,70

De acuerdo a Fajardo *et al.* (2005) las 10 familias de mayor importancia en los bosques secos de Venezuela son: Bignoniaceae, Boraginaceae, Capparaceae (actualmente Brassicaceae), Euphorbiaceae, Fabaceae (*Sensu lato*), Flacourtiaceae (*Sensu lato*), Malpighiaceae, Rubiaceae, Rutaceae y Sapindaceae. El área del estudio comparte todas estas familias, en las cuales se agrupa el 70% de las especies estudiadas, aunque con un orden diferente de importancia, además el sector incluye especies propias de bosques muy secos, tales como: *Cereus hexagonus* y *Quadrella odoratissima*. El resultado del censo florístico en el sector “Torre Toma” presenta resultados en sus variables florísticas y estructurales muy similares a las de otros bosques deciduos de Venezuela. Dos de las especies más comunes de los bosques secos venezolanos (*Senegalia polyphylla* y *Handroanthus serratifolius*) están también presentes en el área del estudio. Las diferencia florísticas de estos bosques con otros de regiones secas es probablemente por al incremento en la precipitación (mayor a los 1200 mm) y la influencia de elementos florísticos de regiones cercanas, tal es el caso de *Ampelocera macphersonii*, especie muy común en la región del estudio, con anterioridad conocida de Costa Rica, Panamá, noroeste de Colombia, Ecuador y Perú.

El bajo número de especies (105) encontrado en las 10 parcelas de 0.10 ha (1 ha) confirma la tendencia que los bosques secos de Venezuela no son tan ricos en especies en comparación con otros bosques tropicales secos (Gentry, 1982; 1988; 1995). Por ejemplo, Lott *et al.* (1987) consiguieron 176 especies en 0.3 has en Jalisco, México, Gillespie *et al.* (2000), encontraron 204 taxa en fragmentos de bosques secos en Costa Rica y Nicaragua, mientras que Killen *et al.* (1998) presentaron registros de 281

especies para 1 ha (DAP>5 cm), promediando 70,8 especies en 0,1 ha, en la región de Chiquitanía en Bolivia.

La densidad de especies por parcela ratifica que no existen diferencias significativas que determinen la heterogeneidad del bosque donde se realizó el estudio. El área del estudio presenta una gran mayoría de los componentes arbóreos con bajo valor de DAP, lo que deduce que es un bosque joven o que atraviesa un proceso sucesional secundario.

La similaridad medida a través del índice Sørensen, indica que en general las parcelas presentan alta homogeneidad, a excepción de la parcela P1, que posee valores menores a 33%, este último determinado por la intervención antrópica.

Finalmente, el presente estudio representa el primer aporte en detalle al conocimiento de la estructura y composición florística de los bosque secos situados en la Costa Oriental del Lago de Maracaibo, comunidades poco conocidas y todavía bien conservadas, por lo que se sugiere continuar con estudios similares en las partes altas y medias de la cuencas de los principales ríos que alimentan los reservorios de agua de este importante sector del país.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a Gerardo Aymard por la revisión crítica del manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- Ayala J. y N. Zambrano. 1987. Inventario florístico y ecológico de los sectores Burro Negro y Aricuaizá del estado Zulia. Tomo I. Informe de pasantía realizada en Tablita, como requisito parcial para optar al título de Ingeniero Forestal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
 Aymard G., R. Schargel, P. Berry y B. Stergios. 2009. Estudio de los suelos y la vegetación (estructura, composición florística

- y diversidad) en bosques macrotérmicos no-inundables, estado Amazonas Venezuela (aprox. 01° 30' – 05° 55' N; 66° 00' – 67° 50' O). Biollania (Edic. Esp.) 9: 6-251.
- _____, y N. Cuello. 1995. A manual for using 0.1 hectare surveys, methods for rapid assessment of woody plant diversity. Bio-diversity measuring and monitoring international course, Smithsonian Institution / Man and Biosphere Biodiversity Program.
- Beard. 1946. Los clímax de la vegetación en América tropical. Revista Facultad Nacional de Agronomía. Medellín. Universidad de Antioquia. 6(23): 225-293.
- Bellizzi, A. N. Pimentel y R. Bajo. 1976. Mapa geológico estructural de Venezuela. NC-19-IV y NA-18-I.
- Condit, R., R. B. Foster, S. P. Hubbell, R. Sukumar, E. G. Leigh, N. Manokaran, S. Loo de Lao, J. V. LaFrankie & P. S. Ashton. 1998. Assessing forest diversity from small plots: Calibration using species-individual curves from 50-ha plots. Pp. 247-268. In: Measuring and Monitoring Forest Biological Diversity: The international network of Biodiversity Plots. F. Dallmeier & J. Comiskey (Eds.). Smithsonian Institution/Man and the Biosphere Biodiversity Program, Washington, DC.
- _____, S. Hubbell, J. LaFrankie, R. Sukumar, N. Manokaran, R. Foster, & P. Ashton. 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: A comparison of these 50-has plots. *J. of Ecology* 84: 549-562.
- Comisión del Plan Nacional de Aprovechamiento de los Recursos Hídricos (COPLANARH). 1975. Atlas del inventario nacional de tierras. Región Lago de Maracaibo. Caracas. Venezuela.
- Dinerstein, E.; D. Olson; D. Gram; A. Webster; S. Primm; M. Bookbinder y G. Ledec. 1995. Una del estado de conservación de las eco-regiones terrestres de América Latina y el Caribe. Fondo Mundial para la Naturaleza. Banco Mundial. Washington, D.C.
- Ewel, J. y A. Madriz. 1968. Zonas de Vida de Venezuela. Memoria Explicativa Sobre el Mapa Ecológico. MAC. Editorial Sucre. Caracas.
- Fajardo, L., V. González, J. M. Nassar, P. Lacabana, C. A. Portillo, F. Carrasquel, & J. P. Rodriguez. 2005. Tropical Dry Forests of Venezuela: Characterization and Current Conservation Status. *Biotropica* 37(4): 531-546.
- Gentry, A. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forest. Pp. 146-194. In: Seasonally dry tropical forest. S. Bullock, H. Mooney & E. Medina (Eds.), Cambridge University Press.
- _____. 1993. A field guide to the families and genera of woody plants of northwest South America (Colombia, Ecuador, Perú) with supplementary notes on herbaceous taxa. Conservation International. Washington, DC.
- _____. 1988. Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 85:156-159.
- _____. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.* 15: 1-84.
- Gillespie T., A. Grjialba & C. Farris. 2000. Diversity, composition, and structure of tropical dry forest in the Central America. *Plant Ecology* 147: 31-47.
- González, V. 2003. Bosques secos. Pp. 735-744, In: Biodiversidad en Venezuela. M. Aguilera, A. Azocar y Eduardo González-Jimenez (Eds.). Fundación Polar y Editorial ExLibris. Caracas, Venezuela.
- Higgins, C. E., J. Márquez y S. Strano. 1986. Reglamento para el parque natural Pueblo Viejo. Normas para el usuario. Colegio Ntra. Sra. de Chiquinquirá; Hermanos Maristas de Venezuela. Centro de Ciencias Marista. Maracaibo, estado Zulia.
- Hokche O., P. Berry y O. Huber. 2008. Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela. Fundación Instituto Botánico de Venezuela. Caracas. Venezuela.
- Killen T., A. Jardim, F. Mamani & N. Rojas. 1998. Diversity, composition and structure of a semideciduous forest in the Chiquitanía region of Santa Cruz, Bolivia. *J.Trop. Ecol.* 14: 803-827.
- Lamprecht, H. 1990. La silvicultura en los tropicos. Cooperación técnica República Federal de Alemania. Eschborn. Germany.
- Lott, L., S. Bullock & A. Solis. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest of coastal Jalisco. *Biotropica* 19:228-235.
- Miles, L., A. Newton, R. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos & E. Gordon. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *J. Biogeogr.* 33: 491-505.
- Mooney, H., S. Bullock & E. Medina. 1995. Introduction. Pp. 146-194. In: Seasonally Dry Tropical Forest, S. H. Bullock, H. A. Mooney & E. Medina (Eds.). Cambridge University Press. New York. USA.
- _____, A. Bjorkman, A. May, E. Medina y B. Tolimpson. 1980. The study phisiological ecology of tropical plants. Current status and needs. *Bio-Science*. 30:22-26.
- Murphy, P. & A. Lugo. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. Pp. 9–29. In: Seasonally Dry Tropical Forests, S. H. Bullock, H. A. Mooney & E. Medina (Eds.). Cambridge University Press, New York. USA.
- _____. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17:67-88.
- Pennington, T., G. Lewis & J. A. Ratter. 2006. An overview of the plant diversity, biogeography and conservation on Neotropical cal savannas and seasonally dry forests. pp. 1-27. In: R. T. Pennington, G. P. Lewis & J. A. Ratter (eds.) Neotropical savannas and dry forests: plant diversity, biogeography and conservation. Taylor & Francis Group, LLC de Boca Ratón, Florida. USA.
- _____, D. E. Prado & C. Pendry. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *J. of Biogeography* 27: 261-273.
- Sánchez-Azofeifa, A., G. M. Quesada, J. Calvo, J. Rodríguez, J. Nassar, T. Garvin, R. Herrera, S. Schnitzer, K. Stoner, D. Lawrence, J. Gamon, S. Bohlman, P. Van Laake & M. Kalascka. 2005. Research priorities for tropical secondary dry forest. *Biotropica*. 37:477-485.
- Smith, N., S. Mori, A. Henderson D. Stevenson & S. Heald (Eds.). 2004. Floreering plants of the neotropics. Princeton University Press in Association with The New York Botanical Garden. Princeton, New Jersey.
- Vareschi, V. 1992. Ecología de la vegetación Tropical (con especial atención a investigaciones en Venezuela). Soc. Venezolana de Ciencias Naturales. Caracas.
- Veillon, J. P. 1997. Los bosques naturales de Venezuela. Parte III. Los bosques tropófitos o veraneros de la zona de vida de Bosque Seco Tropical. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de los Andes, IFLA, Mérida. Venezuela.
- _____. 1995. Los bosques naturales de Venezuela. Parte II. Los bosques xerófilos de las zonas de vida: Bosque Espinoso Tropical y Bosque Muy Seco. Universidad de Los Andes-MARNR-SEFORVEN.
- _____. 1989. Los bosques naturales de Venezuela. Parte I. El medio ambiente. Instituto de Silvicultura, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.

LOS BOSQUES DEL DELTA DEL ORINOCO

Valois González B.¹

INTRODUCCIÓN

En la confluencia de los ríos con los océanos se depositan amplios conos de sedimentos conocidos como deltas. Moore & Asquit (1971) definen a este tipo de relieve como la masa contigua de sedimentos subaéreos, sumergidos y depositados en un cuerpo de agua (océano o lago) primariamente por la acción de un río. Los deltas actuales son relativamente jóvenes en cuanto a la edad de la deposición de sus sedimentos, la cual ocurrió entre 12.000 a 9000 años antes del presente, al finalizar el último período glacial, evento que originó un incremento en el nivel del mar de cerca de 120 m.

La configuración de un delta está regulada por seis factores (Galloway, 1975; Postma, 1995; Reading & Collison, 1996; Aslan, *et al.*, 2003; Giosan & Bhattacharya, 2005) a considerar: 1) La morfología costera, la cual se relaciona a su vez con la configuración de la línea de la costa y el ángulo de la pendiente de la plataforma continental; 2) la dirección e intensidad de las olas provenientes del mar abierto; 3) la relación entre el transporte costero de los sedimentos por la acción de corrientes litorales, con los aportados por los distributarios del delta en consideración; 4) el rango de las mareas (micro, meso o macro mareal); 5) la dirección y velocidad de las corrientes litorales y 6) estar o no protegido por algún accidente costero antes de su desembocadura al Océano Atlántico.

El Delta del Orinoco se conformó durante el Holoceno y está constituido por una planicie costera de cerca de 42.000 Km². Se considera como una provincia geomorfológica aparte y está ubicado entre el borde noreste del Escudo de Guayana, los depósitos Pleistocénicos de la formación Mesa al oeste, el sistema montañoso Nororiental de la Cordillera de la Costa y el Golfo de Paria, que lo limitan por el noroeste. Al este, bordea con el Océano Atlántico mientras que por el norte, lo hace con las estribaciones meridionales de la Península de Paria. Su límite sur, está representado por la Serranía de Imataca, región que define el límite político norte de los estados Bolívar y Delta Amacuro.

El Delta del Orinoco, representa una extensa superficie de acumulación de sedimentos transportados por el río del mismo nombre, el cual tiene una cuenca de 1.100.000 Km² y una longitud de 2.060 Km. La descarga anual promedio es del orden de 37.000 m³/seg., y el monto anual de sedimentos suspendidos (predominantemente finos) del tamaño de los limos y arcillas, es de 200 millones de toneladas, de

los cuales cerca de la mitad se queda en el delta propiamente dicho y un estimado de 75 millones de Tn/año salen a la costa Atlántica a través del estuario del río Grande (Warne *et al.*, 2002; Córdoba y González-Sanabria, 1999; Pérez Hernández y López, 1998; Meade *et al.*, 1990). A éstos, hay que agregarle las 200 x 10⁶ toneladas anuales de materiales similares que se le añaden a los aportados por el río Orinoco. Estos provienen de la desembocadura del Amazonas en el océano Atlántico ubicada a 1600 km aproximadamente de la boca del río Grande y son transportados por la acción de la corriente de Guayana. (Van Andel, 1967, Eisma *et al.*, 1991; Allison *et al.*, 2000; Warne *et al.*, 2002b).

El punto más alto del Delta solo está a 7 msnm, mientras que la pendiente general, es prácticamente nula de 0.1 por 100 m (Danielo, 1976). Las crecidas anuales del Orinoco se combinan con las oscilaciones diarias de las mareas, para producir un mal drenaje generalizado en casi toda la región deltaica.

El Delta del Orinoco, se ha dividido en cuatro grandes regiones naturales (MARNR, 1979) y cada una de estas, poseen características propias con relación a la mayor o menor influencia fluvial o marina y en cuanto al origen y forma de deposición de los sedimentos (Figura 1). Estas cuatro regiones son: la Planicie Cenagosa Nororiental, la Planicie Deltaica de los ríos Morichal Largo y Tigre, el Delta del Orinoco y las denominadas Planicies Deltáica al sur del río Grande. El abanico deltaico o el Delta del Orinoco propiamente dicho, está constituido por el área ubicada entre el caño Manamo y el denominado Río Grande del Orinoco. Esta región ocupa un área de 20.642 Km², es drenada por más de 22 distributarios del río Orinoco, de los cuales los principales son: el Manamo, Pedernales, Macareo, Maruisa, Cocuina, Araguao y el río Grande.

Sobre la base de la mayor o menor influencia de los depósitos fluviales y/o marinos y a la mayor o menor acción de las mareas, el Delta del Orinoco también se ha dividido en tres subregiones naturales denominadas: Delta Superior, Medio e Inferior (MARNR, 1984; Danielo, 1976; Bureau of Economic Geology, 1999; White *et al.*, 2000). En la subregión Delta Superior, el río Orinoco ha aportado la mayor parte de sus sedimentos, mientras que en el Medio e Inferior la acción sedimentaria de origen marino ha tenido un mayor peso en su conformación. Tanto en el Delta Medio como en el Inferior, se reconocen dos tipos de aguas superficiales, las transportadas por los principales distributarios de un color marrón claro, debido a la alta carga de sedimentos, los

¹Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas 1041-A, Venezuela

cuales fluyen sobre un basamento de fondo arenoso con ambas márgenes bordeadas por albardones, tanto en el Delta Superior como en parte del Medio, y las denominadas “negras”. Estas últimas, discurren en los caños laterales a los principales, predominantemente en el Delta Medio e Inferior, no poseen sedimentos minerales en suspensión, no exis-

te la presencia de albardones en las orillas de los caños y drenan áreas constituidas por suelos en su mayoría de naturaleza orgánica (Histosoles). El color de las aguas se origina, por la presencia de ácidos humínicos en solución (Van Andel, 1967; Furch & Klinge, 1989).

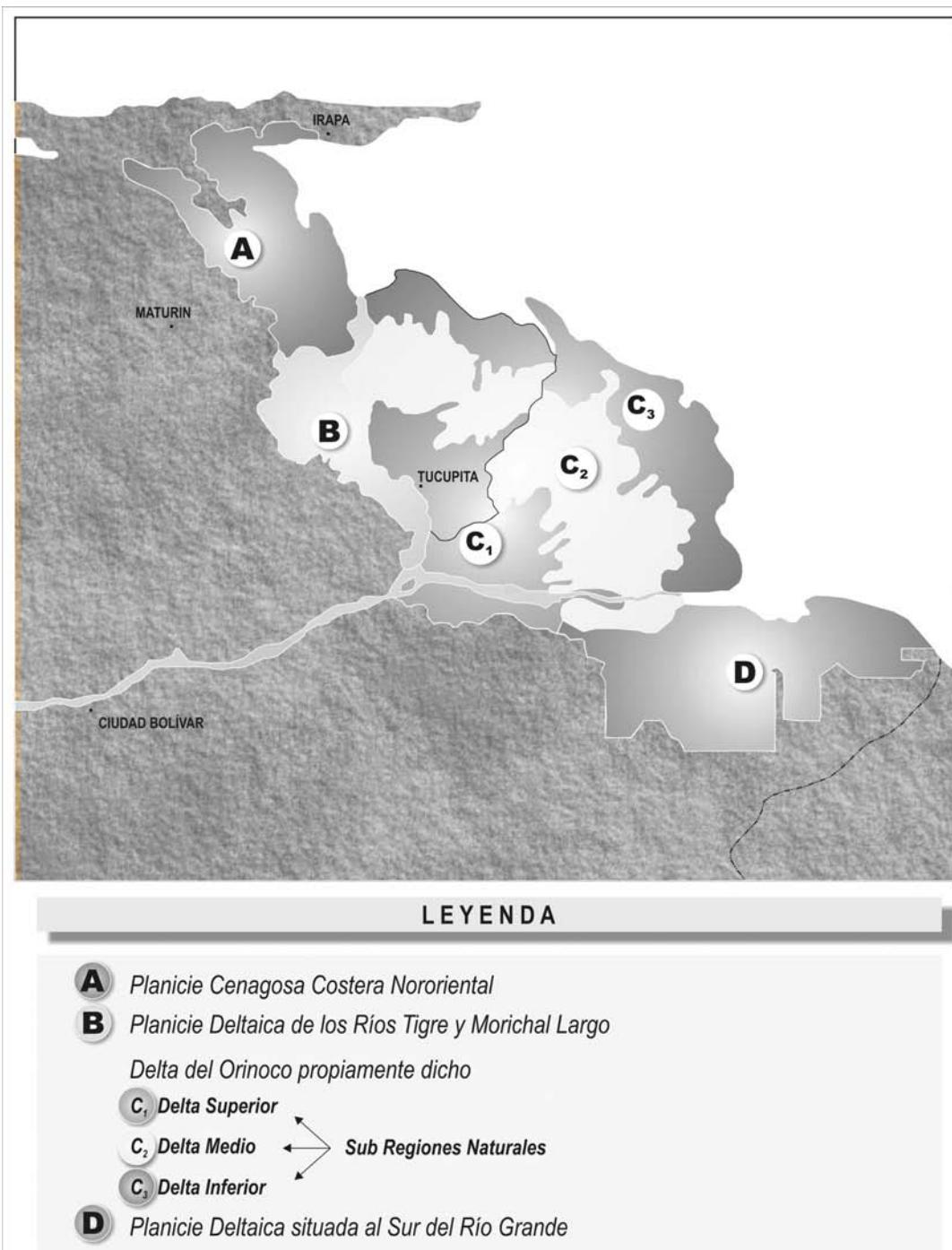


Figura 1. Se indican las distintas regiones naturales en las que se ha dividido la planicie costera del Delta del Orinoco (MARNR, 1979)

El clima predominante de la región Deltaica, es húmedo tropical, con temperaturas medias anuales cercanas a los 26°C. En relación con las lluvias, existe un gradiente en el sentido oeste - este de incremento de esta variable con valores que superan los 2.500 mm para las regiones de San José de Amacuro y Curiapo. Solo el sector donde se ubica el Delta Superior, se presenta un clima con un período de sequía definido durante el invierno climático (Enero a Abril) con un total de lluvia cercana a los 1.600 mm (Córdoba y González-Sanabria, 1999).

En el presente trabajo se discuten diferentes aspectos de la ecología, estructura y composición florística de los bosques y matorrales presentes en la provincia fisiográfica Delta del Orinoco y en las regiones naturales denominadas, Planicie Cenagosa Nororiental y la del Delta del Orinoco propiamente dicha. No se discutirán los bosques y matorrales asociados a la región natural conocida como Planicie Deltaica al Sur del río Grande, aunque esta última comparte comunidades tanto de bosques como de matorrales, con una estructura fisonómica y florística relativamente similar a las que se tratan a continuación.

BOSQUES Y MATORRALES DEL DELTA SUPERIOR

Bosques medios densos siempreverdes no inundables de *Inga edulis* y *Ficus maxima* asociados a bancos de albardón de orilla.

A lo largo del sector superior o más cercano al ápice del Delta de los caños Manamo y Macareo, la acción de desborde fluvial de ambos distributarios ha conformado planos aluviales, donde se distinguen formas axiales alargadas y convexas seguidas por otras más anchas, asociadas a los sedimentos de origen aluvial que pueden tener una extensión de hasta 40 m. Estos planos están asociados a un banco convexo de albardón de orilla seguido por un banco baja de napa de desborde.

En estas formas de terreno las texturas varían entre arenosas a franco arenosas, al menos en los primeros 100 cm de profundidad del perfil. En muchos casos, dichas formas convexas, no se inundan o en caso de hacerlo, tanto el período de tiempo como la profundidad de la lámina de agua, son de muy poca magnitud. Esta condición permite que a todo lo largo del banco alto de albardón de orilla, se presenta una comunidad forestal dominada por especies que no toleran inundaciones prolongadas en el tiempo, y que por su alta frecuencia de aparición, algunas pueden ser denominadas como indicadoras de dichas formas de terreno y por ende del Delta Superior, tal es el caso de *Inga edulis*.

Esta comunidad forestal se estudió en distintas localidades del caño Macareo y Manamo. En el bosque del caño Macareo ("Higuerón de Palo de

María"), las copas de los individuos se entrecruzan y constituyen un dosel relativamente continuo de unos 20 a 23 m de alto, en el cual el 70% de los individuos pertenecen a la especie *Ficus maxima*. Una característica resaltante de esta comunidad es la alta frecuencia de *Inga edulis*, cuyos individuos presentan sus troncos inclinados hacia el borde del caño, debido a su marcado carácter heliófilo. En este estrato, también están presentes *Ceiba pentandra*, *Spondias mombin* y *Triplaris weigeltiana*. El segundo estrato arbóreo, con una altura entre 5 a 8 m, está constituido por *Luehea seemanii*, *Casearia decandra* y *C. mariquitensis*. El estrato inferior presenta muy baja cobertura debido a su uso por el ganado vacuno, como corredor para pasar de un potrero a otro y, por consiguiente, solo está presente *Piper demeraranum*.

En otras localidades estudiadas a lo largo del caño Macareo, las comunidades boscosas presentan variantes en su estructura florística en el estrato arbóreo superior. Uno de los atributos más característico de este tipo de bosque, es la presencia de individuos de especies del género *Ficus*, conocidos comúnmente como matapalos, los cuales pueden alcanzar alturas de hasta 35 m, entre las más frecuentes destacan: *F. nymphaeifolia*, *F. maxima*, *F. dendrocidia* y *F. schumacheri* (Figura 2). También se encuentran en el estrato arbóreo superior *Spondias mombin*, *Albizia pistaciifolia*, *Ascomium nitens* y *Toulicia guianensis*, mientras que en el estrato arbóreo inferior, están presentes *Mouriri guianensis* y *Guarea guidonia*.



Figura 2. Vista de un bosque medio denso siempreverde dominado por *Spondias mombin* e *Inga edulis*, asociado al albardón de orilla y parte alta de la napa de desborde de la planicie aluvial asociada al caño Macareo. Delta Superior.

El dragado del canal principal por parte de la Orinoco Mining y la disposición de los sedimentos arenosos en distintas localidades de los bancos convexos de albardón de orilla del caño Macareo, ha traído como consecuencia alteraciones en la estructura vertical de este tipo de bosque, al originar la muerte localizada de los individuos arbóreos originalmente presentes y su reemplazo por otros de especies altamente heliófilas e intolerantes a condiciones de nivel freático alto, como es el caso de *Cochlosper-*

mum orinocense. Los individuos de esta última especie, conforman cohortes de la misma edad con una altura de 12 m sobre el tope de dicho sedimentos. Lo más interesante de esta comunidad sucesional, es que forma parches relativamente grandes dentro de la estructura de estos bosques, asociados a los bancos de albardón de orilla del caño Macareo. Asimismo, se destaca el hecho que el estrato arbóreo inferior, está constituido únicamente por individuos de 4 a 6 m de altura de la guayaba caseira *Psidium guajava*. Posiblemente esta especie ha sido dispersada por la acción de las aves. Aunque la mayor parte de las riberas del caño Macareo asociadas al Delta Superior están cubiertas por el bosque previamente descrito, en algunos sectores de esta subregión natural, dicho bosque ha sido transformado en pastizales constituidos por la gramínea *Paspalum fasciculatum* ("Paja chiguirera"), la cual conforma comunidades monoespecíficas en las cubetas de desbordes, así como también en las napas y los bancos de albardón de orilla.

Otra actividad antrópica que ha afectado la estructura de estos bosques, es la agricultura migratoria. En los ambientes deltáicos, la mayor parte de las planicies aluviales y las cenagosas vecinas están cubiertas, en forma permanente o estacional, por una lámina de agua, por lo que la disponibilidad de áreas que puedan ser utilizadas para actividades agrícolas es muy limitada. De acuerdo a estas consideraciones, las formas de terrenos axiales de bancos altos de albardón de orilla, sobre suelos franco arenosos o arenosos en terrenos convexos no inundables (donde están presentes los bosques medios densos siempreverdes no inundables de *Inga edulis* y *Ficus máxima*), representan los sectores con la mayor potencial para su aprovechamiento agrícola. Por tanto, a lo largo del sector del Delta Superior drenado por el caño Macareo, este tipo de comunidad, ha sido parcialmente alterada por la siembra de cultivos de ciclos cortos, principalmente maíz. El posterior abandono de esta actividad, condiciona la aparición de especies de rápido crecimiento tales como, *Cecropia peltata* y la gramínea bambusoide *Guadua latifolia*.

La subregión natural conocida como Delta Medio estaba conformada originalmente por planicies cenagosas de origen fluviomarino, sin embargo, los fenómenos de subsidencia que aumentan la lámina de agua y la concavidad de este tipo de paisaje, aunado a la acumulación progresiva de materia orgánica sobre los sedimentos originalmente constituidos por arcillas marinas, ha originado la conformación de extensas planicies de turbas. En estas planicies se encuentra una franja relativamente estrecha de la planicie cenagosa original que aún mantienen suelos minerales del tipo de los Hydruquents y en menor proporción suelos Fluvaquents, que en el Delta Medio están generalmente ocupadas por bosques de pantano de *Erythrina fusca*, los

cuales siempre están asociados a suelos minerales. La intervención o cierre del caño Manamo, ha causado que la presencia de este tipo de bosque se extienda varios kilómetros adicionales en la subregión del Delta Medio, aguas abajo del caño Macareo. Esta condición producida a partir del año de 1968, ha originado que los desbordes anuales del caño Macareo durante el periodo de lluvia sean más potentes y configuren un plano aluvial más ancho. Asimismo, la expresión de las formas de terreno de origen aluvial se ha extendido aguas abajo hacia la subregión natural del Delta Medio. Sin embargo, es importante aclarar que los sedimentos fluviales y las formas de terreno asociadas, como los bancos de albardón de orilla y las estrechas napas de desborde que limitan ya con la subregión natural del Delta Medio, deben considerarse como prolongaciones de la subregión del Delta Superior. Por lo tanto los bosques o cualquier tipo de comunidad de plantas presentes en dichos sedimentos de origen fluvial, deben reconocerse como parte de la vegetación del Delta Superior aunque las áreas adyacentes cartográficamente pertenezcan al Delta Medio. En el caño Macareo, los indígenas de la etnia Warao utilizan intensamente estas formas de terreno de origen aluvial para cultivar sus conucos, lo que ha traído como consecuencia, la alta frecuencia de aparición, de comunidades secundarias conformadas por bosques bajos o matorrales altos monoespecíficos de *Cecropia peltata*.

Bosque medio denso siempreverde periódicamente inundable de *Ascomium nitens* y *Zanthoxylum compactum* asociado a los bajos de napas de desbordes del caño Macareo.

El estrato arbóreo superior de estas comunidades presentan una altura entre 20 a 22 m y en él están presentes numerosos individuos de *Zanthoxylum compactum* (especie poco colectada en Venezuela), *Ascomium nitens*, *Phyllanthus eliae*, *Inga splendens*, *Triplaris weigeltiana*, *Nectandra pichurim*, *Spondias mombin* y *Luehea seemanii*. El estrato arbóreo inferior, presenta una altura entre 5 a 8 m y está conformado por individuos subadultos de *Inga splendens*, *Zanthoxylum compactum* y *Crescentia amazonica*. El sotobosque es bastante denso y estaba dominado por *Palicourea triphylla*.

Bosque medio denso siempreverde periódicamente inundables de *Nectandra pichurim* y *Spondias mombin* asociado a la cubeta de desborde del caño Macareo.

En la misma localidad anterior, si se continúa hacia la parte más baja representada por una cubeta de desborde, el suelo tiende a hacerse más arcilloso y a permanecer mayor tiempo bajo inundación. Este hecho se manifiesta en cambios florísticos en la estructura de los bosques, como es el caso de la dominancia en el estrato arbóreo superior de *Nec-*

tandra pichurim ("Laurel"). Este bosque, presenta una altura media no mayor de 18 m en el estrato arbóreo superior, posiblemente a consecuencia de la inundación más prolongada en el tiempo. Otra característica importante, es el patrón de disposición espacial agregado de las dos especies dominantes (*Nectandra pichurim* y *Spondias mombin*). En el estrato arbóreo superior, también están presentes individuos de *Luehea seemanii*, *Zanthoxylum compactum*, *Ascomium nitens*, *Cecropia peltata* y *Triplaris weigeltiana*. El estrato arbóreo inferior, está constituido principalmente por individuos subadultos de *Z. compactum* y *Nectandra pichurim*; mientras que en el sotobosque estaba dominado por *Palicourea triphylla*.

En la localidad "Boca de Coirajana", en el albardón de orilla o banco convexo relativamente estrecho del caño Macareo, está presente un bosque alto medio siempreverde con la estructura típica ya descrita para este tipo de bosque ribereño dominado por distintas especies del género *Ficus*, *Spondias mombin*, *Inga edulis* y *Cordia collococa*. Los individuos arbóreos de estas especies alcanzan una altura entre 25 a 35 m. En el estrato arbóreo inferior entre 8 a 15 m, está constituido por individuos de *Mouriri guianensis*, *Inga edulis*, *Ardisia guianensis* y *Cecropia peltata*. También se reconoce un estrato leñoso de 3 a 4 m compuesto por el arbusto *Bonafousia siphilitica*. En el sotobosque, están presentes juveniles del arbusto reseñado y plántulas de *Mouriri guianensis* y *Nectandra pichurim*. El tipo de bosque anteriormente descrito se encuentra ubicado en los últimos depósitos aluviales relativamente estrechos que conforman el banco de albardón de orilla y napa de desborde estrecha de la subregión del Delta Superior región, limitada a ambos lados por el Delta Medio.

En la medida que se pasa del Delta Superior al Medio, los depósitos aluviales reducen su expresión espacial hasta quedar relegados en el Delta Medio a una simple franja de sedimentos, los cuales conforman un banco de albardón de orilla relativamente estrecho que puede o no presentar una estrecha napa de desborde. Más adelante, prácticamente desaparece la napa de desborde y la última manifestación aluvial está asociada a las denominadas áreas de decantación, constituidas por sedimentos arcillosos de origen fluvial, que gradual o abruptamente, pasan a otro tipo de paisaje denominado planicies cenagosas. En estas áreas de decantación con una lámina de agua presente prácticamente durante todo el año, se caracterizó un bosque bajo denso siempreverde. Este bosque entre 8 a 10 m de altura, inundable por largos períodos de tiempo, está constituido por *Symmeria paniculata*, *Phyllanthus elisae*, *Ficus maxima*, *F. dendroidea* y *Alchornea discolor*. Los parches de estos bosques están interrumpidos por pastizales medios densos de *Hymenachne amplexicaulis* y *Leersia hexandra*,

este patrón mixto de vegetación hace contacto lateral con un tipo de paisaje denominado planicie cenagosa con suelos permanentemente mal drenados e inmaduros del tipo de los Hydraquents.

torral nunca antes se había caracterizado en el Delta del Orinoco.

En el mapa de vegetación del Delta del Orinoco a escala 1:250.000 elaborado por Canales (1985) estas comunidades aparecen con la denominación de "bosquete de pantano", aunque en el texto acompañante al mapa no se hace una descripción de este tipo de comunidad. Esta comunidad donde predomina el tipo de matorral medio medio siempreverde de pantano, ocupa grandes extensiones en el Delta Superior entre el caserío denominado Paloma y la poblacional del Tirital. La parte central de esta unidad es drenada por el caño Macareito. Este tipo de vegetación, presenta distintas facies entre las cuales se reconoce una, que es la de mayor representatividad en área. Esta, presenta un estrato leñoso inferior, donde los individuos de *Symmeria paniculata* constituyen la especie de mayor abundancia relativa. Este estrato, se puede presentar con un dosel más bien abierto y además de la especie indicada, en éste, aparecen también individuos de *Machaerium lunatum*, *Mimosa pigra*, *Alchornea discolor*, *Pterocarpus officinalis*, *Cecropia peltata*, *Nectandra pichurim* y *Erythrina fusca*.

En sectores con menor cobertura leñosa, se presentan individuos de 3 a 4 m de *Montrichardia arborescens* y sobre estas la liana herbácea *Mikania micrantha*. Sobre el estrato leñoso del matorral, existe otro arbóreo, emergente y discontinuo conformado únicamente por *Macrolobium acaciifolium* con una altura entre 8 a 10 m.

Bosque de bajo a medio siempreverde de *Macrolobium acaciifolium* y *Symmeria paniculata* presente en las planicies cenagosas.

Aguas arriba de la desembocadura del caño Macareito en el caño Macareo, se caracterizó un bosque asociado a la napa de desborde donde el estrato arbóreo superior está dominado por individuos de *Macrolobium acaciifolium* y *Mouriri guianensis*, ambos de hasta 15 m, también están en muy baja densidad *Sapium glandulosum* y *Nectandra pichurim*. El estrato arbóreo inferior (5 a 8 m) está conformado por individuos de *Mouriri guianensis* y de *Symmeria paniculata*. En el sotobosque hacia las zonas más iluminadas, está presente *Bonafousia siphilitica*. En este tipo de bosque la inundación estacional es por 5 meses y la lámina de agua alcanza una altura de hasta 2,5 m, esta condición lo diferencia de los matorrales de pantano previamente mencionados donde la lámina de agua es de carácter permanente. En otras localidades se pueden presentar parches de este tipo de matorral donde no este presente el estrato emergente de *Macrolobium acaciifolium*

y el estrato leñoso está dominado por árboles pequeños de 6 m de altura de *Ficus maxima*.

Matorral medio denso de pantano de *Erythrina fusca* asociado a áreas de decantación y planicies cenagosas.

Hacia el muro que limita Tucupita, cerca del caserío de Palo Blanco y el sector Sagarey se produce un cambio florístico en la fisionomía y pasan a ser dominantes los individuos de *Erythrina fusca* que se ramifican cercanos a la base. Sin embargo, la fisonomía de la comunidad es de tipo de matorral medio denso de pantano, ya que los individuos presentan una altura no mayor de 6 m. En este tipo de matorral denso, la otra especie acompañante, está constituida por individuos de 3 a 4 m de altura de *Montrichardia arborescens*, que interrumpen la continuidad de la matriz casi monoespecífica de *Erythrina fusca*.

La planicie cenagosa antigua donde está presente las grandes extensiones del matorral de pantano de *Macrolobium acaciifolium* y *Symmeria paniculata*, esta ubicada en el área que limita hacia el este con las napas y cubetas de desbordes del caño Macareo y al oeste con el muro de contención que bordea la Ciudad de Tucupita. Este muro, se construyó como una obra complementaria al cierre del caño Manamo y su principal función, es la de evitar que las crecidas estacionales del caño Macareo inunden la ciudad de Tucupita y todos los caseríos a lo largo de la carretera Tucupita -Los Guires. Sin embargo, su construcción ha traído como consecuencia que se intensifique el mal drenaje en la planicie cenagosa donde se encuentra el matorral indicado.

Bosque alto medio siempre verde poco inundable de *Spondias mombin* y *Gustavia augusta* presentes en bancos bajos de ejes de explayamientos.

Este bosque está presente cerca de la ciudad de Tucupita, y se caracteriza por presentar un desarrollo vertical considerable, debido a las formas de terreno relativamente mejor drenadas que ocupan dentro del paisaje de planicie aluvial, a todo lo largo de la margen izquierda del muro de contención que bordea la ciudad y se prolonga hasta el caserío de los Güires. Dicha comunidad, ha sido en algunos casos, fuertemente intervenida por la acción del fuego, la agricultura migratoria y las deforestaciones parciales para aumentar la actividad ganadera. Sin embargo, aun es posible conseguir localidades donde se encuentra en un estado de conservación relativamente bueno.

En este tipo de bosque se reconocen tres estratos arbóreos; en el superior con una altura de 25 a 30 m, están presente numerosos individuos de *Spondias mombin*, acompañados por *Couroupita guianensis*, *Genipa americana*, *Ficus maxima*, *Luehea seemanii*, *Inga edulis*, *Zanthoxylum compactum* y

en algunos casos emergiendo sobre el estrato arbóreo superior, individuos de 35 m de *Ceiba pentandra*. El segundo estrato de 5 a 12 m es discontinuo y está conformado por *Gustavia augusta*, *Zanthoxylum compactum*, *Casearia mariquitensis*, *Bixa urucurana*, *Cecropia peltata*, *Licania apetala* y *Cupania americana*. Se distingue un tercer estrato de 2 a 5 m, conformado por *Bixa urucurana*, *Casearia mariquitensis*, *Bonafousia siphilitica*, *Palicourea triphylla*, *Posoqueria longiflora* y *Psychotria capitata* subsp. *inundata*. Este estrato está dominado por la alta densidad de individuos (1,50 a 3 m) de *B. siphilitica* y *Gustavia augusta*, lo que le imprimen un particular carácter fisionómico a este tipo de bosque.

Bosques medios densos siempreverdes no inundables de *Spondias mombin* y *Sapium glandulosum* presentes en bancos altos de ejes de explayamientos parcialmente alterados con la siembra de cultivos de café y cacao en el sotobosque.

En el Delta Superior (entre el caño Manamo y Tucupita) a lo largo de los dos principales ejes carreteros que unen Tucupita con los caseríos La Horqueta y Los Guires, está presente un tipo de paisaje geomorfológico que se puede denominar como planicie de explayamiento, en los cuales antiguas roturas del cauce del caño Manamo y posiblemente del Cocuina, han transferido materiales arenosos al área, a través de ejes de explayamiento que se originan cerca del punto de ruptura de los albardones de ambos cursos de agua. De esta manera, el proceso progresivo de colmatamacion posterior con sedimentos gruesos de origen fluvial, originó bancos altos convexos con sus respectivas napas de desbordes, en donde la textura varía de franco arenoso a arenoso en el primer metro de espesor del suelo. Entre los bancos de ejes de explayamientos, existen cubetas de desbordes y decantación con formas de terreno cóncavas, las cuales poseen un sustrato arcilloso y la presencia de una lámina de agua de carácter permanente, hacia las áreas más bajas.

Los bosques asociados a los bancos altos de ejes de explayamientos, han sido parcialmente intervenidos para utilizar su sombra para la siembra de cultivos permanentes como café y cacao. A pesar de esta alteración, se ha modificado muy poco la composición florística original del estrato arbóreo superior y en algunas localidades se han sembrado *Erythrina poeppigiana* y *Cedrela odorata*. En este bosque el estrato superior puede alcanzar una altura entre 20 a 25 m, está conformado por numerosos individuos de *Spondias mombin* y *Sapium glandulosum*, y con menor presencia *Luehea seemanii*, *Cupania americana*, *Ascomium nitens* y *Albizia pistaciifolia*. Se distingue un segundo estrato entre 5 a 10 m, donde los individuos están bastante separados entre sí. En este se reconoce la presencia de *Gustavia augusta*, *Casearia mariquitensis* y *Albizia*

pistaciifolia, esta última especie representa el primer registro para el Delta. Lo típico de estos bosques, es la presencia de un sotobosque relativamente denso, constituido por individuos de café y cacao, con una altura que varían entre 1,70 a 5 m. La falta de recolección de los frutos del café por motivos económicos, ha traído como consecuencia que la gran mayoría de los frutos maduros que caen al suelo, germinen y coexistan altas densidades de plántulas y juveniles. También están presentes en el sotobosque *Heliconia marginata*, *Bonafousia siphilitica* y juveniles de *Gustavia augusta* y *Sapium glandulosum*.

Otra forma de aprovechamiento de estos bosques, ha sido su deforestación total para siembra de pastos introducidos de *Urochloa arrecta*.

En el mismo sector de la calceta de Palo Blanco, en la localidad denominada la Chucha, se ubicó un relict de este tipo de bosque que aunque parcialmente intervenido, aun mantiene en parte, la estructura y composición florística original. Se observó en este sector individuos de las especies relictuales del bosque original que por alguna razón no fueron totalmente eliminadas; tales como *Guarea guidonia*, *Luehea seemanii*, *Manilkara bidentata*, *Coccoloba latifolia* y *Inga laurina*, taxa que conformaban parte del bosque medio denso siempreverde asociado a los ejes de explayamientos.

Finalmente, el patrón repetitivo donde alternan formas de terreno convexas de bancos de ejes de explayamientos, con sus respectivas napas separadas unos de otras por depresiones cóncavas constituidas por cubetas de decantación (ocupadas por bosques bajos medios de *Erythrina fusca*) recibe el nombre de "Calcetas" por los lugareños del Delta Superior.

Bosque alto medio siempreverde muy poco inundable asociado a bancos bajos de napas de explayamientos, dominados por *Spondias mombin*, *Gustavia augusta* y *Manilkara bidentata*.

Este bosque presenta un estrato superior con una altura de 30 a 35 m, con las copas de los arboles tocándose entre sí. Las especies presentes son: *Ceiba pentandra*, *Spondias mombin*, *Gustavia augusta*, *Couroupita guianensis*, *Manilkara bidentata* y *Toulicia guianensis*. Este primer estrato está dominado por *Spondias mombin* y *Gustavia augusta*. En el segundo estrato con una altura entre 5 a 12 m, están presentes subadultos de *Gustavia augusta*, *Toulicia guianensis*, *Coccoloba latifolia* y *Psychotria capitata* subsp. *inundata*. Se reconoce un tercer estrato leñoso entre 1 a 3 m constituido por juveniles de *Gustavia augusta* y colonias densas de la palma *Bactris pilosa*, que en algunos sitios del bosque pueden conformar parches densos y continuos con alturas de 4 a 5 m.

Bosque bajo medio de pantano de *Erythrina fusca* presentes en las planicies cenagosas del Delta Superior.

Las áreas alargadas, deprimidas y mal drenadas que alternan con los bancos y napas de los ejes de explayamientos, se encuentran ocupadas por un bosque de pantano monoespecífico de *Erythrina fusca*. Esta especie arbórea, alcanza su mayor expresividad a través de las comunidades que la conforman en el Delta Medio. Los individuos de esta especie presentan un sistema radicular muy poco profundo a consecuencia de la poca disponibilidad de oxígeno en dicho sustrato edáfico, el cual es generalmente de carácter arcilloso y de color grisáceo a causa de la presencia de una permanente lámina de agua sobre el suelo. Adicionalmente, la fisionomía de esta comunidad se ha modificado debido a la acción de vientos fuertes y las quemas periódicas en años excepcionalmente secos, que produjo una elevada mortalidad de los individuos adultos. Sin embargo, en la mayoría de los casos, los individuos caídos retoñan a partir de yemas adventicias presentes a lo largo de los troncos, originando múltiples ejes leñosos que con el tiempo pueden llevar una vida independiente. Este tipo de propagación vegetativa, condiciona una alta resiliencia de comunidad de *E. fusca* a perturbaciones antrópogenicas o naturales. La acción periódica del fuego también condiciona (dependiendo del tiempo transcurrido después de la última perturbación) la fisionomía de esta comunidad, la cual puede variar desde un matorral, un bosque ralo bajo hasta un bosque de pantano de mediana altura con alturas de hasta 20 m, de medio a denso en cobertura, tal como se describe en la siguiente sección correspondiente al Delta Medio. Este tipo de comunidad también está presente en el Delta Superior, sin embargo, su extensión está limitada a bosques bajos y matorrales de medio a altos conformados por la misma especie.

La mayor incidencia de fuegos en la sección del Delta Superior cercana a los dos ejes carreteros ya citados, ha condicionado que la mayoría de las comunidades dominadas por *E. fusca*, presenten una estructura de matorral alto a bosque bajo de medio a ralo, que en muchos casos han quedado reducidos solo a "islas" que interrumpen la continuidad del herbazal alto denso de pantano dominado por *Cyperus giganteus*. En el área conocida como la Calceta de Palo Blanco se caracterizó este tipo de bosque, se encontró una lámina de agua que variaba de 70 a 100 cm (a finales de Marzo) y que puede llegar alcanzar hasta 1,50 m de altura en el período de lluvia. El estrato arbóreo superior está constituido por individuos cuya altura varía entre 10 a 12 m. Estos, se encuentran separados unos de otros y la distancia entre ellos puede variar entre 5 a 10 m con un promedio de 6 m y con una densidad de tres individuos adultos por 100 m². Otra característica de

los individuos de esta especie, es que las ramificaciones a partir del tallo principal se producen por encima de los 3 o 4 primeros metros y en general la densidad foliar no es muy elevada. Si esto se combina con la separación que existe entre los individuos, condiciona elevados valores de irradiancia sobre la superficie de la lámina de agua, lo que determina la presencia de un herbazal semileñoso de *Montrichardia arborescens*, el cual forma una matriz relativamente continua con alturas de 3 a 4 m. Además de los individuos de *Erythrina fusca* que conforman el estrato arbóreo superior, también se observaron (aunque en muy baja densidad) individuos de *Ficus maxima* y *Cecropia peltata*. Los atributos fisicoquímicos de la columna de agua indican un pH de 5.8, una conductividad de 0.1 mS/cm, un valor de 19 unidades de turbidez nefelométricas, niveles de oxígeno disuelto del orden de 3.0 mg/l, temperatura de 25 °C y ausencia total de salinidad.

Sobre la matriz relativamente continua de *Montrichardia arborescens*, están presentes individuos de la liana semileñosa *Byttneria divaricata* var. *divaricata*. La estructura vertical de esta comunidad, es relativamente simple y como única especie semi-epifítica está presente sobre los troncos de *Erythrina fusca*, algunos pocos individuos de *Monstera adansonii*. En el Delta Superior también existen bosques de *Erythrina fusca* con un mayor desarrollo estructural a consecuencia de la menor afectación de estas comunidades por la acción del fuego y el hombre. En estos casos, los individuos pueden alcanzar una mayor edad y un mejor desarrollo en altura. Este tipo de comunidad, también se encuentra en el Delta Medio asociada a las planicies cenagosas que hacen contacto con los estrechos depósitos fluviales (bancos de albardón y napas de desborde que posteriormente desaparecen aguas abajo) presentes como una franja relativamente angosta, a ambos lados de los caños de marea en sus sectores asociados al Delta Medio, por lo que se pospondrá su descripción de sus facies de mayor altura y complejidad florística para incluir su caracterización dentro las distintas unidades de vegetación boscosa presentes en el Delta Medio. Se quiere destacar, que en otros sectores de Venezuela este tipo particular de bosque de pantano, pierde totalmente las hojas durante el período de sequía atmosférica (ausencia de lluvias), aunque el sustrato edáfico está saturado de humedad o cubierto por una lámina de agua como es el caso en algunas localidades del Estado Barinas (González, 2010).

Bosque medio denso siempreverde de *Spondias mombin*, *Virola surinamensis* y *Sapium glandulosum* asociado a bancos bajos de albardón de orilla de los caños Pedernales y Cocuina en la transición del Delta Superior al Medio.

La mayor parte de estos bosques se extienden desde el caserío de la Horqueta hasta más allá de

Buenaventura. En este tipo de comunidad se reconoce un estrato arbóreo superior con una altura de 25 a 30 m, el cual está constituido por *Spondias mombin*, *Virola surinamensis*, *Genipa americana*, *Ceiba pentandra*, *Couroupita guianensis* y *Sapium glandulosum*. En algunos sectores también se determinó la presencia de *Tabebuia rosea*, *Ficus dendroidea*, *Mauritia flexuosa* y *Euterpe precatoria*. Se reconoce también un segundo estrato inferior, que varía entre 5 a 10 m, el cual está conformado por *Casearia decandra*, *Cecropia peltata*, *Casearia mariquitensis* y *Guarea guidonia*. A lo largo de los bancos de albardón de orilla del caño Pedernales, el estrato arbóreo inferior de esta comunidad ha sido eliminado para sembrar cacao. Lo mismo sucede con el caño Cocuina, en el tramo que va desde la Horqueta hasta el sector de Calentura. En este último, el conjunto albardón-napa es más estrecho que en el de Pedernales y la mayor parte de estas formas de terreno han sido plantadas con *Cocos nucifera*.

Matorral medio denso de pantano de *Machaerium lunatum* presentes a lo largo de los caños de marea del Delta Medio e Inferior.

La especie leñosa *Machaerium lunatum*, forma parte importante de los matorrales de pantano ya descritos, situadas en las planicies cenagosas antiguas de los tramos superiores de los caños Manamo y Macareo. Esta especie puede conformar comunidades en forma de franjas estrechas que bordean los manglares en los tramos inferiores de los caños de marea. Sin embargo, es en el Delta Medio, a todo lo largo de las orillas de los caños Cocuina, Macareo y Guacajara, donde este tipo de comunidad alcanza su mayor expresividad. Generalmente, su presencia está asociada a fenómenos de deposición de sedimentos en unas de las orillas del caño de marea, donde se conforma un gradiente de profundidad, entre la orilla y el centro de este. En la zona de mayor profundidad, se encuentra una primera franja de un herbazal flotante de *Eichhornia crassipes*, seguida por otra de cerca de 2 m de ancho de *Montrichardia arborescens*, y en la zona menos profunda se encuentra establecido el matorral de *Machaerium lunatum* con una altura de 4 a 5 m. La parte inferior de sus tallos, está cubierto por una lámina de agua que varía de 100 a 50 cm de profundidad, mientras que el ancho de la franja que ocupa es variable, pero puede alcanzar hasta 5 m. En su borde interno, esta comunidad limita con la orilla del caño, donde puede estar acompañada por una comunidad sucesional con alturas de 5 a 8 m conformada por *Pterocarpus officinalis*, para luego, ya en el albardón del caño, continuar con el típico bosque de este tipo de forma de terreno, el dominado por *Spondias mombin* y *Virola surinamensis*. En los primeros kilómetros adyacentes a los principales distributarios en la sección inferior del Delta Medio,

lo típico es la presencia de grandes extensiones de bosques de altura media prácticamente monoespecíficos de *Erythrina fusca*.

LOS BOSQUES Y MATORRALES DEL DELTA MEDIO E INFERIOR

El Delta Medio representa una subregión natural del Delta del Orinoco propiamente dicho, donde el tipo de paisaje predominante está constituido por extensas planicies cenagosas, en cuya conformación, el aporte de los sedimentos fluviales ha sido de muy poca importancia, por lo que el basamento o sustrato de este tipo de planicie está constituido principalmente por arcillas marinas depositadas durante la transgresión Flandiereña. Hacia las áreas centrales de las planicies cenagosas sobre el sustrato arcilloso, se ha depositado posteriormente por actividad biológica, extensas planicies de turba (MARNR, 1979; 1984, Danielo, 1976). Otra diferencia con el Delta Inferior es la importancia mayor de la marea en el represamiento de las aguas de drenaje, así como en la movilización y sedimentación de la poca carga de partículas minerales transportadas por dicha acción. Esto condiciona una franja relativamente estrecha de suelos minerales que bordea los principales caños, cuya presencia está regulada, en parte por el aporte de las mareas del régimen semidiurno, que inunda dos veces durante un período de 24 horas las adyacencias de las planicies cenagosas y depositan material mineral asociado con el frenaje biótico de la densa trama de raíces tipos zancos y neumatoforos de las distintas especies de mangle.

Bosque medio en altura y medio en cobertura de pantano de *Erythrina fusca* presente en planicies cenagosas de Delta Medio.

Este tipo de comunidad ocupa las zonas de contacto entre un extremo de la planicie cenagosa y el límite inferior de la franja estrecha de sedimentos fluviales, a lo largo de las secciones medias de los caños Pedernales, Capure y Cocuina. Cerca de la localidad denominada Calentura, se describió una comunidad boscosa con un estrato arbóreo superior entre 15 a 20 m de altura, conformado en más de un 80 % por individuos de *Erythrina fusca*. Las copas de los árboles de este estrato, solo se tocan en ciertos puntos del dosel, aunque la mayoría, están parcialmente separadas entre sí. También están presentes (aunque en muy baja densidad) en el mismo estrato *Guarea guidonia*, *Sapium glandulosum*, *Cecropia peltata* y de la palma *Mauritia flexuosa*. Se reconoce un segundo estrato arbóreo de 5 a 8 m constituido en su mayor parte por individuos subadultos de *Erythrina fusca*. En el sotobosque, la vegetación está estructurada por una matriz discontinua de hierbas gigantes con una altura media cercana a los 2 m, en la que dominan individuos de *Montrichardia arborescens*, *Heliconia marginata*

y *Calathea lutea*. El suelo de origen mineral arcilloso e inmaduro y con un mal drenaje permanente, pertenece al gran grupo de los Hydraquents, presenta una lámina de agua a finales del mes de Marzo que varía entre 30 y 40 cm.

Este tipo de bosque, limita con los parcialmente intervenidos dominados por *Spondias mombin*, *Sapium glandulosum* y *Virola surinamensis* presentes en el albardón y las napas de desborde. Los bosques de *E. fusca*, cambian gradualmente, hacia las zonas periféricas y centrales donde las planicies de turba remplazan a las cenagosas con suelos minerales, para formar comunidades de palmar medio denso de pantano de *Mauritia flexuosa*.

En otras localidades del Delta Medio, los bosques de *E. fusca* pueden pasar transicionalmente a los denominados bosques medios densos de pantano, dominados por *Symporia globulifera* y *Pterocarpus officinalis*. En ambos casos (posiblemente por alteraciones antrópicas asociadas a quemas), el gradiente puede estar interrumpido por herbazales de pantano (donde todavía se nota cierta presencia de sedimentos fluviales), dominados por densas comunidades de *Oryza rufipogon* y *Panicum grande*, que alternan con parches de *Ludwigia leptocarpa*, *Rhynchospora holoschoenoides* y la liana *Bytneria scabra*. Dicho estrato está interrumpido por individuos arbóreos o en pequeños grupos de *Erythrina fusca* y *Mauritia flexuosa*, con una altura que varía entre 10 a 12 m.

Bosque medio denso siempreverde de pantano de *Macrolobium acaciifolium* interrumpido por un estrato emergente y discontinuo de la palma *Mauritia flexuosa* asociados a planos de turba en la planicie cenagosa (Delta Medio)

Este tipo de bosque, el cual se describe por primera vez para el Delta del Orinoco, constituye una comunidad de transición que aparentemente marca el fin de la influencia fluvial de los desbordes del caño Macareo y la gradual acumulación de materiales orgánicos a medida que aumenta la distancia a partir de los ejes de desbordes. Estos bosques pertenecen ya al Delta Medio, aunque muy cerca de la transición con el Delta Superior. En la planicie cenagosa en contacto con el plano anterior comienza a aparecer este tipo de comunidad conformada por individuos arbóreos de *Macrolobium acaciifolium*, que alcanzan una altura de 12 a 14 m, y por encima de estos, se destacan las copas de la palma *Mauritia flexuosa* con una altura promedio de 15 m.

Bosque medio denso semisiempreverde de pantano de *Macrolobium acaciifolium* y *Erythrina fusca* con un estrato emergente y discontinuo de *Mauritia flexuosa* presente en la planicie cenagosa (Delta Medio)

Esta comunidad, se presenta como una variante o facie de la anterior y se diferencia de aquella por la

presencia en el estrato arbóreo superior de individuos aislados o en grupos de la especie *Erythrina fusca*. Sin embargo, *Macrolobium acaciifolium* es la especie la de mayor abundancia relativa. Al igual que en otras comunidades forestales, la presencia *Erythrina fusca* indica la existencia de sustratos de origen mineral del tipo de los Hydraqents o Fluvaquents.

Hacia las áreas periféricas comienza la acumulación gradual de materia orgánica, la presencia en el estrato emergente de los individuos adultos de *Mauritia flexuosa* es mayor principalmente en sectores donde la lámina de agua o los sustratos permanentemente saturados determinan que los sedimentos arcillosos de origen marino queden debajo de suelos orgánicos, lo que gradualmente condicionan la presencia de planicies de turba. En este tipo de paisaje, tanto en el Delta Medio como Inferior es donde las comunidades de palmar de pantano de *Mauritia flexuosa* alcanzan su mayor extensión en área.

Palmar medio denso de pantano de *Mauritia flexuosa* asociado a las planicies de turba del Delta Medio e Inferior

Este tipo de comunidad está constituida por una matriz continua de individuos adultos de *M. flexuosa* con una altura promedio de 15 m (aunque en algunas localidades pueden alcanzar alturas medias de 22 m), alcanza su máximo desarrollo en el Delta Medio entre los caños Manamo y Macareo. Las extensiones más grandes (más de 500 has) se ubican al norte de la confluencia del caño Guacajara con el Pedernales y al Noroeste del tramo superior del caño Capure. También es común en las planicies de turba del Delta Inferior (Figura 3). Todas estas grandes extensiones de morichales, están presentes sobre sustratos orgánicos correspondientes al orden de los Histosoles. Hay que destacar, que éstas representan comunidades sucesionales al bosque de pantano. Las alteraciones antrópicas causadas por la agricultura de conucos y la acción del fuego, pueden abrir localmente el dosel y permitir el establecimiento de una cubierta de tipo herbazal de pantano, dominados por *Lagenocarpus guianensis* y *Blechnum serrulatum*. También, es posible reconocer distintas facies o estadios sucesionales en los cuales, la cubierta densa y continua del dosel de estos palmares comienza a ser penetrada por individuos adultos de *Sympomia globulifera*, *Pterocarpus officinalis*, *Tabebuia insignis* var. *monophylla*, *Virola surinamensis*, *Calophyllum brasiliense* y otras especies arbóreas típicas de los bosques de pantano (ej. *Chrysobalanus icaco*, *Euterpe oleracea*).

Los morichales propiamente dichos como se describen aquí, corresponden a aquellas comunidades donde las copas de los individuos adultos de la palma *M. flexuosa* se tocan entre sí y conforman

más de un 80% del dosel. Este tipo de vegetación en la literatura internacional recibe el nombre de palmar medio denso de pantano de *M. flexuosa* (Beard, 1944; 1955). Esta especie de palma puede estar presente en otras comunidades del Delta del Orinoco, como es el caso de los herbazales, arbustales, matorrales y bosques de pantano, aunque en ninguna de estas comunidades llega a conformar un estrato continuo. La comunidad de palmar medio denso de pantano de *Mauritia flexuosa* es el tipo fisionómico y florístico de mayor representatividad en el área de estudio asociada tanto al Delta Medio como el Inferior. Sin embargo, esta comunidad se puede encontrar en posiciones periféricas en su rango de distribución, haciendo contacto lateral con los herbazales de pantano, o fragmentada formando "islas", generalmente rodeadas o limitadas en su periferia por comunidades de *Lagenocarpus guianensis*.



Figura 3. Palmar medio denso de pantano de *Mauritia flexuosa*. Advierta lo extenso de esta comunidad presente en las planicies de turba del Delta Medio e Inferior de la planicie costera del Delta del Orinoco

En la Figura 4, se representa la secuencia de comunidades de plantas presentes en el Delta Inferior del Orinoco a lo largo de los planos de marea y turba separados el uno del otro por una cubeta de marea. En este sector, se destacan las siguientes consideraciones en relación a las comunidades de palmar de pantano de *Mauritia flexuosa*:

1-. Los palmares de pantano de *M. flexuosa* están asociados a planicies de turba. Se encuentran precedidos por bosques de pantano en la sección topográficamente más alta y relativamente mejor drenada de dicha planicie, la cual se inclina a lo largo de una pendiente poco expresiva, en dirección del herbazal de pantano. Las comunidades asociadas a la planicie de turba solo reciben aportes hídricos por lluvia, que en combinación con la configuración semiconcava de este tipo de paisaje, condiciona que la tasa de descomposición de la materia orgánica sea menor de la que se acumula sobre el sustrato, como consecuencia de una condición de mal drenaje generalizado.

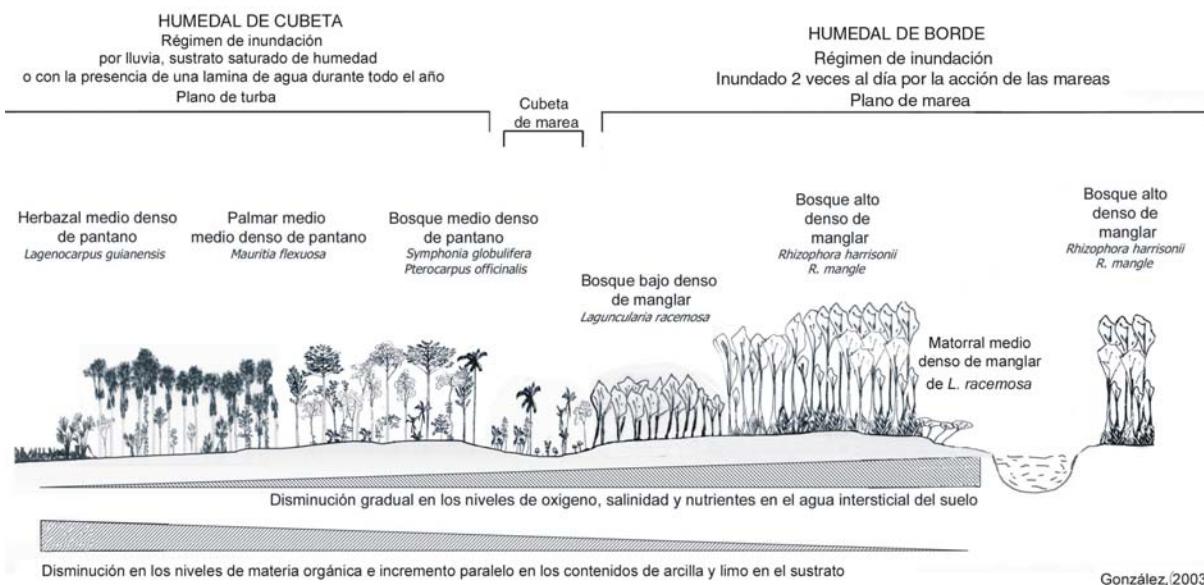


Figura 4. Sección transversal a través de los planos de marea y turba adyacentes a un caño de marea del Delta Inferior del Orinoco donde se muestra la secuencia de las comunidades de plantas asociadas a ambos tipos de paisajes.

2-. El paisaje de planicie de turba presenta una configuración de cubeta donde las áreas centrales son más bajas; la lámina de agua prácticamente permanente y están ocupadas por un tipo de vegetación de herbazal alto de pantano de *Lagenocarpus guianensis*, el cual es soportado por una turba inmadura, con menor capacidad de sustentación y un mayor contenido de agua por unidad de peso seco.

3-. Los bosques medios densos de pantano se van enriqueciendo con individuos emergentes de *Mauritia flexuosa* en la medida que la pendiente del plano de turba desciende. La acción de retención y protección contra la erosión de sustrato orgánico retenido por las raíces adventicias de los individuos adultos de *M. flexuosa* determina la conformación de un microrelieve de montículos, originados por la acción por la erosión reticular del sustrato orgánico y por la movimientodel agua de escorrentía.

4-. La frecuencia de árboles disminuye y la densidad de *M. flexuosa* aumenta en forma progresiva, por lo que la comunidad adquiere la fisonomía de un palmar medio denso de pantano. En el palmar de pantano de *M. flexuosa* los individuos adultos solo están presentes en los topes de los montículos orgánicos. Este tipo de comunidad en forma gradual o abrupta, hace contacto lateral hacia la sección central de la cubeta con el herbazal alto denso de pantano de *Lagenocarpus guianensis*.

5-. El ecotono entre ambas comunidades es dinámico, permitiendo el avance del palmar del pantano sobre el herbazal, si la acción del fuego se detiene

por varios años consecutivos. La colonización y establecimiento de los propágulos de la palma se realiza mediante la acción de distintos tipos de vertebrados de la fauna local. Si la acción del fuego en el ecotono de ambas comunidades ocurre con una alta frecuencia, se produce un avance del herbazal de *Lagenocarpus guianensis* a costa del retroceso de las comunidades de palmar de pantano de *M. flexuosa*.

La acción e intensidad del fuego dependen de la biomasa acumulada de *L. guianensis* así como de su contenido de humedad. Dicha variable, obedece a su vez al número de meses acumulados de sequía. En el Delta Medio e Inferior la época seca es relativamente corta y se extiende de Enero a Abril. Cuando ocurren incendios en los herbazales de pantano en el corto período de sequía citado, el fuego es de tipo superficial y la onda térmica no penetra en los suelos orgánicos saturados de humedad o con la presencia de una pequeña lámina de agua. Sin embargo, con una frecuencia de cada 6 años, el período de sequía se extiende de 6 a 7 meses y ocasiona que la turba superficial saturada de humedad o con la presencia de una lámina de agua se deseque en los primeros 50 cm. (Cordoba, 1997; Cordoba y González-Sanabria, 1999). Este hecho, condiciona y facilita los denominados fuegos subterráneos a través del sustrato orgánico, el cual se transmite a muy baja velocidad y las temperaturas de la combustión parcial de la turba son mucho más elevadas que las registradas en los fuegos superficiales. De acuerdo a estas consideraciones, los fenómenos de mortalidad de las espe-

cies arbóreas de los bosques y palmares de pantano se intensifican cuando ocurre este tipo de fuego subterráneo (Lugo, 1995; González, 1997; 1996).

Otro tipo de perturbación que afecta a los palmares de pantano de *M. flexuosa* está representada por la tala de los individuos adultos para extraer el almidón hecho por los indígenas de la etnia Warao. Dicha práctica, además de eliminar una fracción de los individuos adultos, origina la conformación de claros de más de 100 m² lo que facilita la colonización y establecimiento de *Lagenocarpus guianensis* por semillas dispersadas por el viento. La apertura de claros dentro de los palmares y su posterior colonización por especies altamente heliófilas de arquitectura gramoide, aumenta la probabilidad de ocurrencia de la acción del fuego y que se produzca el fenómeno denominado "bola de nieve". Las consideraciones citadas, aceleran la fragmentación y retroceso de los palmares de *M. flexuosa* y el avance espacial de los herbazales de *L. guianensis*. A diferencia de los palmares de pantano de *M. flexuosa* de los Llanos Orientales de Venezuela y Colombia, que están restringidos a los planos aluviales mal drenados adyacentes a los cursos de agua del paisaje de valle. En las subregiones y regiones naturales del Delta del Orinoco, estas comunidades ocupan extensos sectores continuos de más de 500 ha, asociados a los paisajes de las planicies de turba. Las comunidades de palmar de pantano de *M. flexuosa* limitan hacia las áreas centrales más inundables de los planos de turba con los herbazales de pantano de *Lagenocarpus guianensis*. En estos, al final del corto período de sequía, la lámina de agua se retira por fenómenos relacionados con la evapotranspiración del sistema sustrato-herbazal de pantano. Los indígenas de la etnia Warao emplean el fuego para facilitar sus movimientos a través de los herbazales de *L. guianensis*, en virtud que estos pueden alcanzar una altura de cercana a los 2 m. Las hojas erectófilas, con bordes aserrados que cortan la piel de las personas sino están protegidos adecuadamente. La quema de los herbazales se relaciona con las actividades de cacería o extracción de distintas especies de psitácidos de los troncos de los individuos muertos de la palma moriche, actividad ancestral que practican los Warao durante el corto período seco del año.

Tanto los fuegos superficiales, como los subterráneos de turba, ya discutidos afectan y causan el retroceso de las comunidades de palmar de pantano y el avance sobre las áreas originalmente ocupadas por estos, de los herbazales de *L. guianensis*.

El corto período de sequía, es suficiente para producir fuegos superficiales. Estos, coinciden con la temporada de mayor velocidad de los vientos Alios del Noreste, una vez que se inicia el fuego por los indígenas, dicha variable, actúa como un agente que facilita su propagación en dirección suroeste.

En los ambientes asociados a los planos de turba, los fuegos son de origen antrópico y se ha descartado que estos puedan ocurrir por combustión espontánea o la acción de los rayos. Estos últimos, se observan con mayor frecuencia en las costas del Delta del Orinoco cubiertas por comunidades de manglares altos como los de *Avicennia germinans*. (González, 1998; 1999a; 2003a).

Si en el ecotono herbazal - palmar de pantano se detuviese la acción del fuego por más de 10 o más años, se puede producir un avance del palmar de pantano hacia el herbazal de pantano mediante la actividad dispersora de los mamíferos y aves de la fauna silvestre. Si por el contrario, la tala y/o quema continúan, la degradación de las comunidades de palmar puede llegar al extremo de su desaparición y ser remplazadas por extensos herbazales con pocos individuos aislados de la palma, separados hasta por kilómetros de distancia.

El modelo arquitectónico de la palma *M. flexuosa* corresponde al denominado de Corner (Halle *et al.*, 1978). En los atributos asociados a dicho modelo destacan un tronco grande de 15 a 25 m de altura, sin ramificaciones, con diámetros de 30 a 35 cm, coronado por un conjunto de 15 a 16 hojas megáfilas. En este tipo de arquitectura, donde existe un tronco heterotrófico totalmente dependiente de la fotosíntesis de unas pocas hojas megáfilas, exige un ambiente de alta irradiancia para alcanzar su edad reproductiva. Esto indica que *M. flexuosa*, aunque puede germinar bajo sombra, sus estadios posteriores exigen alto niveles de luz para alcanzar su estadio adulto reproductivo.

Un palmar medio denso de pantano de *Mauritia flexuosa* presenta un estrato superior con un dosel relativamente continuo, el cual oscila entre 15 a 20 m constituido por los individuos adultos de la palma *Mauritia flexuosa*. Por debajo de éste se encuentran *Symphonia globulifera*, *Euterpe precatoria*, *Virola surinamensis*, *Tabebuia insignis var. monophylla* y *Pterocarpus officinalis*, cuyas alturas no sobrepasan los 12 m. Se reconoce un tercer estrato leñoso conformado por juveniles de las especies arbóreas ya referidas y una palma multicaule típica de sotobosque; *Bactris campestris*, especie en peligro (Galeano & Bernal, 2005), además de *Montrichardia arborescens*.

El microrelieve de montículos, en esta comunidad, es más contrastado y el suelo orgánico clasificó como Tropohemists con buena capacidad portante. El nivel freático puede aparecer a partir de los 20 cm al final del período de sequía, en ausencia de perturbaciones fuertes como las causadas por la acción de fuegos superficiales y subterráneos (González, 1997; 1999b, Lugo, 1995, Teunissen, 1993). Las comunidades de Morichal en ausencia de perturbaciones naturales o antropogénicas pueden experimentar cambios en el tiempo mediante un proceso sucesional, resultando un bosque de

pantano dominado por *Sympodia globulifera* y *Virola surinamensis* (González, 1987).

Los Morichales tipo "islas" rodeados por una matriz de pantanos herbáceos de *Lagenocarpus guianensis* han quedado fragmentados y aislados de la comunidad original por la acción del fuego. Estos se presentan con mayor frecuencia en el Delta inferior como parches alargados orientados en la misma dirección de los vientos Alisios (sureste - noroeste) que con alta probabilidad regulen la dirección preferencial del movimiento del fuego durante el período de sequía. Dichas "islas" de palmar de pantano de *Mauritia flexuosa*, presentan una estructura más simple, siendo mas bajos y menos diversos en especies que los extensos palmares de pantano de *M. flexuosa* típicos del Delta Medio e Inferior. Su extensión generalmente no supera a 300 x 100 m. El estrato arbóreo superior es discontinuo y solo hay pequeños parches donde *M. flexuosa*, *Euterpe precatoria* y *Tabebuia insignis* var. *monophylla* se tocan y forman un dosel de unos 6 m de altura con individuos subadultos de *S. globulifera*, *T. insignis*, *Tapirira guianensis*, *Chrysobalanus icaco* y *Bactris campestris*. Las tres últimas especies, son demandantes de luz y por lo tanto presentan una alta abundancia relativa, *T. insignis* tiende a dominar hacia la periferia de estos morichales tipo islas. Además de las especies ya indicadas, pueden aparecer otras comunes de los bosques de pantano (con una frecuencia y densidad muy baja), tales como: *Garcinia macrophylla*, *Ilex guianensis* y *Calophyllum brasiliense*, estos taxa por lo general se encuentran asociados a fenómenos aleatorios de colonización que están relacionados con el tamaño u área de la "isla", lo que indica que este tipo de morichal se comporta como una comunidad de no-equilibrio (Huston, 1979; Chesson & Case, 1986). En todos los palmares de pantano de *M. flexuosa* estudiados en el Delta medio e inferior, se encontraron dos especies prácticamente restringidas a este tipo de comunidad, la hierba *Rapatea paludosa* y la palma multicaule *Bactris campestris* (típica del estrato arbóreo Inferior), ambas ausentes en los Morichales de los Llanos Orientales. (González, 1987; 1997).

Bosques medios densos de pantano presentes tanto en suelos tanto minerales como orgánicos dominados por *Pterocarpus officinalis* y *Sympodia globulifera* en el Delta Medio e Inferior.

Bajo esta denominación se engloban comunidades boscosas que se caracterizan por presentar suelos permanentemente saturados de agua, o al menos con un nivel freático alto, durante el final de la época de sequía, y por la presencia en su estructura de especies arbóreas características de estas comunidades como lo son: *Sympodia globulifera* y *Pterocarpus officinalis*, así como un alto componente de individuos de distintas especies de palmas (Linde-

man, 1953; Lindeman & Moolenaar, 1959; Bacon, 1990; Beard, 1944, 1955, González, 1999a).

Bosque alto medio de pantano de *Sympodia globulifera* y *Pterocarpus officinalis* asociados a suelos minerales con una pequeña capa de turba en superficie (Delta Medio).

En las planicies cenagosas del Delta Medio drenados por caños como Capure, Cocuina y Guacajara, en la medida que aumenta la distancia a partir del borde de los caños de marea, la capa de turba o materia orgánica, va aumentando gradualmente de espesor. El bosque situado en el caño Navacuanoco (afluente del caño Capure), está parcialmente intervenido por la explotación diferencial de la palma *Euterpe oleracea* ("Palmito"). Esta comunidad es de naturaleza siempreverde, se reconocen tres estratos arbóreos: el superior, entre 25 a 30 m, con individuos *Sympodia globulifera*, *Pterocarpus officinalis*, *Virola surinamensis*, *Calophyllum brasiliense*, *Carapa guianensis* y *Crudia glaberrima*. También pueden estar presentes (aunque en baja densidad) *Tabebuia insignis* var. *monophylla*, *Ficus dendroidea* y *F. schumacheri*. El dosel no es continuo por lo que la abundante penetración directa de la luz y una suplencia continua del recurso hídrico, permite que dicho estrato sea compartido por los individuos de las especies de palmas *Euterpe oleracea*, *Mauritia flexuosa* y *Manicaria saccifera*. El segundo estrato es bastante discontinuo, varía en altura entre 6 a 10 m y está constituido por individuos subadultos de las especies nombradas, asociadas con *Zygia inaequalis*, *Euterpe oleracea* y *Manicaria saccifera*. Son comunes (pero no dominantes) en este bosque individuos de *Carapa guianensis*, *Pentaclethra macroloba* y *Crudia glaberrima*. Estas especies pueden ser indicadoras de suelos minerales a poca profundidad por debajo de una capa delgada de turba, y también son comunes en ambientes de alta irradianza asociados a claros grandes y en los bordes de los caños. Se reconoce un tercer estrato de 4 a 5 m, en el cual están presentes agrupaciones de juveniles de la palma *Manicaria saccifera*. En los claros grandes de esta comunidad existe una abundante regeneración de *E. oleracea*, *M. saccifera*, *P. macroloba*, *V. surinamensis* y *S. globulifera*.

En este bosque, se presenta un microrelieve conformado por sectores con sustrato orgánico en superficie de formas convexas alargadas que alternan con áreas circulares más deprimidas. Para el momento del estudio (comienzo de la época de lluvia) el sustrato edáfico mostraba una condición de sobre-saturación hídrica pero sin lámina de agua. En el sector estudiado se observó que la capa de turba alcanza menos de 50 cm de profundidad hacia las áreas más periféricas de dichas planicies. Más cerca de los caños de marea los suelos corresponden al tipo de los Hydraquents, en los cuales aumenta

considerablemente la abundancia relativa *Carapa guianensis*. Más hacia el interior de dichas planicies, la capa de turba aumenta en forma gradual superando el primer metro, para considerarse como orgánicos, como consecuencia pasan al orden de los Histosoles.

BOSQUES DE PANTANO PRESENTES EN PLANICIES DE TURBA (DELTA MEDIO E INFERIOR)

Bajo esta denominación se incluyen comunidades boscosas que están asociadas a los paisajes denominados planicies de turba ("Peat flat"), los cuales dependiendo del grado de evolución pedogenética, presencia o ausencia de una lámina de agua y el tipo de vegetación que soporten, tienden a ser la comunidad predominante en las áreas centrales de las planicies del Delta Medio e Inferior, con excepción de los suelos minerales asociados a los planos de marea actuales de posición litoral.

Bosque alto medio de pantano de *Sympmania globulifera*, *Pterocarpus officinalis*, *Tabebuia insignis* var. *monophylla* presentes en planicies de turba.

La estructura vertical de este bosque siempreverde se caracteriza por la presencia de dos estratos arbóreos. El superior, presenta una altura de 25 m y está constituido por un dosel relativamente abierto. Entre las especies arbóreas presentes están *Sympmania globulifera*, *Pterocarpus officinalis*, *Tabebuia insignis* var. *monophylla* y las palmas *Euterpe precatoria* y *Mauritia flexuosa*. En condiciones de mejor drenaje, aparecen individuos de *Virola surinamensis*. El diámetro promedio de los elementos arbóreos de este estrato, no supera los 40 cm y el área basimétrica varía entre 12 a 18 m² por hectárea (Fanshawe, 1952; Teunissen, 1993; Van Andel, 2003). Las palmas *Mauritia flexuosa* y *Euterpe precatoria* están presentes en densidades variables, aunque los individuos de *Sympmania globulifera* constituyen más del 40% de la biomasa, en ocasiones, pueden estar presentes en dicho estrato otras especies arbóreas como *Ficus maxima* y *Andira inermis*. En el segundo estrato, con altura entre 15 y 20 m las especies presentes están constituidas por subadultos de las ya señaladas para el estrato arbóreo superior, siendo *S. globulifera* la de mayor abundancia relativa. Localmente, puede haber algunos sectores más deprimidos donde existe una lámina de agua delgada en forma permanente. En estas áreas se pueden formar "islas" caracterizadas por la abundancia relativa de *Pterocarpus officinalis*, y *Sympmania globulifera*. Es posible reconocer un componente leñoso, que varía entre 2 a 5 m de altura muy ralo de juveniles de *Sympmania globulifera* y *Euterpe precatoria* que alternan con individuos de hasta 4 m de *Montrichardia arborescens*, *Costus arabicus* e *Ischnosiphon aromatica*. El sotobosque es bastante ralo, y se caracteriza por la presencia de

un microrelieve de montículos y depresiones originadas por la acción combinada de las raíces adventicias de las palmas, que retienen parte del sustrato orgánico y el rol erosivo del agua de escorrentía. Los montículos pueden tener una altura de hasta un metro, con respecto al nivel de base del suelo. Entre dichas elevaciones, se localizan pequeñas depresiones cubiertas por una lámina de agua, donde se limita la colonización y establecimiento de las plántulas. Lo citado, contrasta con lo observado en los topes de dichos montículos, donde el mejoramiento de las condiciones de drenaje, promueve un efectivo reclutamiento de las plántulas de las especies arbóreas.

Un hecho que permite rápidamente identificar bosques sobre suelos orgánicos, es la presencia de numerosos individuos de *Tabebuia insignis* var. *monophylla* y *Euterpe precatoria*, las cuales representan especies indicadoras de esta condición edáfica. Asimismo, *Bactris campestris* es exclusiva de este tipo de bosque, esta palma multicaule que alcanza una altura de 6 m, fue registrada por primera vez para este sector de Venezuela por González (1997), en bosques similares a los descritos ubicados en la región del Delta, conocida como la planicie cenagosa costera nororiental.

De este tipo de comunidad, se reconocieron distintas variantes de la descrita, la misma representa el tipo de bosque de pantano sobre suelos orgánicos de mayor extensión en cuanto a área ocupada. Sin embargo, en el Delta Medio, se reconocieron cinco subtipos de bosque de pantano:

Bosques medios densos de pantano de *Sympmania globulifera*, *Pterocarpus officinalis* y *Mauritia flexuosa*.

Esta variante del bosque de pantano anterior, se diferencia por la alta abundancia relativa de individuos adultos de *Mauritia flexuosa*, que comparten el dosel del bosque con las dos especies mencionadas. Este tipo de comunidad es bastante común entre caño Angosto y caño Caijarina.

Bosque medio denso de pantano de *Sympmania globulifera* y *Pterocarpus officinalis* con un estrato emergente de *Euterpe precatoria*.

Este tipo de bosque ocupa extensos sectores en el Delta Medio del Orinoco. Al igual que en el caso anterior su estructura y composición florística es muy similar al bosque de pantano ya descrito. Como una facie de la comunidad forestal anterior, se presenta también un bosque bajo medio de *Sympmania globulifera* y *Pterocarpus officinalis* con un estrato emergente de la palma *Euterpe precatoria*, donde ambas especies dominantes presentan un porte más bajo y menor densidad de individuos por área. Esta comunidad, se encuentra en ciertos sectores del Delta Medio, asociado a antiguas activida-

des antrópicas asociadas a la agricultura migratoria, sin embargo, en el futuro habrá que definir cuáles son las variables ambientales que determinan la presencia del estrato emergente de la palma mencionada (Figura 5).



Figura 5. En ciertos sectores del Delta Medio, existe un tipo de bosque de pantano asociado a planicies de turba que se caracteriza por la presencia de un estrato emergente de la palma *Euterpe precatoria*.

Bosque medio denso de pantano de *Virola surinamensis*, *Symponia globulifera*, *Pterocarpus officinalis*

Este tipo de bosque de pantano se caracteriza por la presencia de numerosos árboles de *Virola surinamensis* ("Cuajo") que alcanzan una altura de hasta 30 m, en muchos casos sobresalen del dosel del estrato arbóreo superior (que alcanza unos 25 m), acompañados por *Symponia globulifera* y *Pterocarpus officinalis*. En general, *V. surinamensis* está asociada al típico microrelieve de los bosques de pantano, donde alternan áreas convexas de naturaleza orgánica con depresiones mal drenadas. En el tope de los montículos mejor drenados y más oxigenados se establece un reclutamiento diferencial de las plántulas de esta especie. Los individuos de *V. surinamensis* se destacan por sus raíces tabulares en formas de zancos y diámetro del tronco a la altura del pecho de más de 50 cm.

Bosque medio denso de pantano de *Tabebuia insignis* var. *monophylla*, *Pterocarpus officinalis* y *Symponia globulifera* (Delta Inferior)

Los bosques de pantano en los suelos orgánicos del Delta Inferior presentan ciertas diferencias con los del Delta Medio, particularmente, en la mayor abundancia relativa de *Pterocarpus officinalis* y la presencia en los estratos superior y medio de *Diospyros lissocarpoides* ("Carbón de rebalse"), una especie ausente en el Delta Medio. Este bosque de pantano está situado ca. 1.5 km al este de la sección terminal de caño Capure (antes de su unión con el caño Cocuina) frente a la isla del mismo nombre. El estrato arbóreo superior presenta una altura media de 20 m, las tres especies de mayor abundancia relativa son *Pterocarpus officinalis*,

Tabebuia insignis var. *monophylla* y *Symponia globulifera*. También están presentes individuos de *Virola surinamensis*, *Sterculia priurens*, *Tapirira guianensis*, *Diospyros lissocarpoides* y *Euterpe precatoria*. El segundo estrato arbóreo entre 8 a 12 m está dominado por *Diospyros lissocarpoides*, *Pterocarpus officinalis*, *Symponia globulifera* y *Euterpe precatoria*. Se reconoce un tercer estrato arbóreo inferior, entre 3 a 6 m, donde la mayor abundancia relativa es de juveniles de *Pterocarpus officinalis*, *Cassipourea guianensis* y *Bactris campestris*. El sotobosque, está conformado por un estrato discontinuo, muy ralo de *Ischnosiphon arouma* y *Montrichardia arborescens* con una densidad de 8 a 10 individuos por 100 m². En relación con las epifitas solo están presentes como semiepipitas *Philodendrum acutatum* y *Monstera adansonii*.

En esta comunidad boscosa es notable la abundancia de *Tabebuia insignis* var. *monophylla*, especie de rápido crecimiento y altamente demandante de luz. La alta abundancia relativa de esta especie en este tipo de bosque de pantano, sugiere su asociación con eventos periódicos de perturbación, posiblemente asociados al fuego o alteraciones antrópicas relacionadas con la apertura del dosel e incrementos marcados en los niveles de irradiancia en los claros grandes y medianos, estos últimos, producto de la agricultura migratoria. La presencia de un estrato emergente de individuos de la palma *Mauritia flexuosa*, revela que originalmente el hábitat correspondía a un herbazal de pantano, que por la ausencia prolongada de la acción del fuego, ha permitido a través de un proceso sucesional, el establecimiento de esta comunidad forestal. Los individuos de esta especie están frecuentemente asociados con *Pterocarpus officinalis* y *Symponia globulifera*.

En las zonas deprimidas y más bajas (micro cubetas), la presencia de una lámina de agua durante todo el año actúa como un filtro selectivo para el establecimiento de la mayoría de las especies arbóreas, solo *Pterocarpus officinalis* y *Montrichardia arborescens* toleran los sectores muy mal drenados.

Las condiciones edáficas asociadas a estas comunidades presentan un sustrato de origen orgánico bien pedogenizado en los primeros 30 cm, así como un nivel freático, entre 30 a 40 cm de la superficie del suelo a finales del período de sequía. El espesor de la capa de turba en esta localidad alcanza hasta 1 m. Los suelos asociados a estos tipos de bosques, se clasificaron como Histosoles dentro del gran grupo de los Tropohemists.

La mayor parte de estos bosques de pantano, presentan cierta importancia económica por la altura que desarrollan los individuos y la alta abundancia relativa de *Symponia globulifera* y *Virola surinamensis*, especies que tienen una buena aceptabilidad por la calidad de sus maderas en los mercados nacionales e internacionales. En estos bosques, su

mayor desarrollo estructural, esta relacionado con una eficiente y densa red de caños de mareas, que producen un rápido recambio del agua intersticial así como las provenientes de las lluvias represadas por la acción de la marea alta, en los dos períodos diarios en que esta última desciende. Se ha postulado que dicha red es una consecuencia de la presencia de una antigua comunidad de manglar que fue sustituida gradualmente por los bosques de pantano, a medida que avanzaba el proceso de progradación deltaica hacia el norte y disminuía la influencia de la salinidad. Esto se puede observar en un sector de la sección central de la isla de Pernerales.

En la actualidad, el bosque original ha sido fuertemente alterado por las actividades relacionadas con la agricultura migratoria realizada por los indígenas Warao. Los extensos claros que se originan al abandonar dichas prácticas, se refleja en la estructura irregular del dosel del bosque, y la alta presencia de la palma trepadora *Desmoncus orthacanthos* y extensos parches de *Euterpe oleracea* y *Manicaria saccifera*. Esta últimas especies, tiende a formar poblaciones de la misma edad, cuya germinación y establecimiento se produce mediante un pulsos asociados a los eventos de perturbación que traen como consecuencia la conformación de grandes claros, que se traducen en un incremento de los niveles de luz que alcanzan el sotobosque.

Finalmente, destaca en esta comunidad la presencia diferencial de *Diospyros lissocarpoides*, la cual hasta el presente no ha sido reportada para otros sectores del área comprendida entre los caños Manamo y Macareo. Esta especie conocida como "Carbón rebalsero", produce numerosos frutos carnosos que son muy buscados por *Tapirus terrestris* (Danta).

Comunidades de matorrales de pantano de bajo a medio denso de *Chrysobalanus icaco* (Delta medio e Inferior)

Este tipo de comunidad, está presente en distintos sectores del Delta Medio e Inferior y se reportó por primera vez para el Delta del Orinoco en el año de 1996 (González, 1996; 1997). El suelo es de naturaleza orgánica hasta 1.20 m de profundidad. La presencia de un fuerte olor a azufre a los 60 cm indica la presencia de un Histosol del gran grupo de los Sulfihemists.

La estructura vertical más frecuente de esta comunidad es la presencia un dosel denso con una altura no mayor de 5 m, donde se entrecruzan las ramas laterales que se originan cerca de la base de tronco principal de los individuos de *Chrysobalanus icaco*. Esta comunidad puede alcanzar extensiones de más de 500 m de ancho y los individuos de *C. icaco* se presentan como árboles rectos de hasta 12 m de altura o como arbustos leñosos donde su tronco

principal se ramifica muy cerca del nivel del sustrato orgánico. Las ramas de estos árboles se alejan del tronco principal y se entrecruzan con los de los individuos vecinos de la misma especie conformando un dosel relativamente cerrado. El sustrato orgánico presenta un micro relieve ondulado donde alternan depresiones de dos a cuatro metros cuadrados, con montículos generalmente dominados por *Acrostichium aureum*.

C. icaco también está presente dentro de la matriz arbórea y arbustiva de las comunidades tipo isla de palmar bajo denso, que interrumpen la continuidad de los herbazales de pantano de *Lagenocarpus guianensis* y constituyen matorrales que pueden estar interrumpidos o no, por un estrato emergente de individuos aislados de *M. flexuosa* y/o *Tabebuia insignis*. En algunos casos, este tipo de matorral, puede seguir en secuencia a los de *Laguncularia racemosa* situados en las cubetas de marea, donde ambas comunidades pueden constituir una franja ecotonal que separa las comunidades de manglar de *Rhizophora harrisonii* y *R. mangle* de los bosques de pantano. Esta secuencia de comunidades, está controlada por una disminución gradual en los niveles de salinidad del agua intersticial y un aumento en paralelo de la capa de turba superficial. En este sector del Delta Inferior, se caracterizó por primera vez para la región un bosque bajo denso, donde la matriz arbórea está constituida en un 70 % por individuos de *C. icaco* (González, 1998). Aparentemente la disminución del estrés de salinidad de 5 partes por mil a 2, determina un cambio en la arquitectura de los individuos de *C. icaco*, los cuales pasan de arbustos leñosos no mayores de 5 m, a árboles de 10 a 12 m. Esta comunidad boscosa se caracteriza por presentar un estrato arbóreo superior de 10 m de altura, otras especies encontradas en este estrato fueron *Pterocarpus officinalis*, *Manilkara bidentata*, *Ilex martiniana* y *Tabebuia insignis* var. *monophylla*. Se reconoció un segundo estrato leñoso con una altura de 3 a 6 m, el cual está constituido por subadultos de *C. icaco*, *Manilkara bidentata*, *Ilex guianensis* y *I. martiniana*. En el sotobosque están presentes numerosos individuos de *Montrichardia arborescens*, indicadora de un mal drenaje y capaz de tolerar bajos niveles de luz en condiciones de sotobosque. El microclima que se genera en esta comunidad, ha facilitado la colonización en las ramas de los individuos de *C. icaco* por un conjunto de epiftas, entre las que destacan *Aechmea aequilega*, *Guzmania monostachya*, *Peperomia magnoliaefolia*, *P. glabella*, *Encyclia leucantha*, *Philodendrum acutatum*, *Monstera adansonii*, y helechos *Microgramma reptans* y *Campylocentrum micranthum* (González, 1998). Una característica importante de destacar es la alta abundancia de *Aechmea aequilega*, la cual además de epifta, también estaba presente directamente sobre el sustrato orgánico (turba).

Bosque medio denso siempreverde de *Crateva tapia* y *Quadrella odoratissima* asociado al diapiro de barro de la localidad la Mina, ca. 2 km al Este de Capure, Delta Inferior.

La presencia de un sistema de fallas activas a lo largo del eje de un anticlinal de la Cuenca Oriental de Venezuela, que se extiende desde Pedernales hasta el Norte del Estado Monagas, favorece la presencia de unas estructuras cónicas denominadas "Diapiros" o "Volcanes de barro". Estas pueden variar en altura de pocos centímetros hasta 11 m y presentan en sus topes una apertura circular de diámetro variable, cubiertas por agua y fracciones de distintos tamaños de hidrocarburos. Los volcanes o diapiros de lodo producen erupciones de sedimentos fluidizados que se denominan flujos de barro y se ubican espacialmente a lo largo de la margen noroeste del Delta del Orinoco. Estos volcanes, forman parte de un cinturón regional de deformación tectónica desedimentos que se acumularon en la Cuenca Oriental de Venezuela después del levantamiento del sistema montañoso Caribe. Algunas de estas estructuras cónicas se encuentran estabilizadas, lo que significa que ya no están activos en cuanto a la emisión periódica de los denominados flujos de barro. Las laderas y los topes de los diapiros de barro inactivos actualmente modelados en formas de colina bajas y medias presentes en la región de Pedernales, poseen alturas de hasta 10 m sobre el nivel del mar, y podrían considerarse como un "refugio" para un conjunto de especies que no toleran las condiciones de sustratos mal drenados, no salinos, o sustratos limo-arcillosos, salobres con la misma condición de mal drenaje. Debido a la pequeña área que ocupan estas estructuras, las comunidades de plantas que los colonizan, no tiene expresividad cartográfica, aunque sí un interés científico, en virtud que hasta el presente la vegetación de estas estructuras de barro no ha sido descritas.

El bosque medio denso, siempreverde bien drenado, asociado a las laderas del diapiro de barro, (ubicado ca. 2 km al este de Capure) está constituido por un estrato arbóreo superior entre 11,5 a 18 m de altura con individuos de *Cordia collucca*, *Crateva tapia*, *Ficus maxima* y *Ceiba pentandra*.

El estrato arbóreo inferior con una altura de 8 m, está constituido casi exclusivamente por *Quadrella odoratissima*. Llama la atención la presencia de esta especie en este hábitat, ya que es un árbol típico de los bosques secos presentes en las zonas semiáridas al norte del país.

Hacia las partes bajas de las laderas del diapiro, están presentes colonias de la palma *Bactris pilosa*, asociada con individuos de 12 a 15 m de *Clusia grandiflora*, *Brosimum alicastrum* subsp. *boliviense* y *Ficus maxima* (González, 1999c).

Bosque medio denso siempreverde de *Sapium glandulosum* y *Spondias mombin* asociado al diapiro de barro de Pedernales modelado en los sedimentos de la Formación La Pica

El volcán de barro de Pedernales (actualmente inactivo) está compuesto por una secuencia de lutitas y areniscas que constituyen el tope del anticlinal que divide este sector del Delta del Orinoco en dos subcuencas; la de Paria y del Orinoco. En la actualidad, este volcán ha sido modelado en un tipo de relieve de colinas bajas y medias y alcanza un diámetro cercano a los 400 m y una altura sobre el nivel del mar de 15 m.

La condición de buen drenaje tanto externo como interno, determina un tipo de hábitat totalmente distinto al típico mal drenado de los ambientes deltaicos.

La condición de hipoxia en el suelo a consecuencia de una saturación permanente del sustrato edáfico, condiciona que las comunidades de pantano (incluyendo los manglares) presenten una diversidad de especies relativamente baja. La presencia de formas de terrenos bien drenadas y con varios metros por encima del nivel de base de los sedimentos deltaicos, condiciona un hábitat distinto al ya discutido, el cual está libre del estrés de salinidad, asociado a las comunidades de manglar que limitan los bordes de los caños y estuarios del sector de Pedernales.

Los sedimentos que afloraron a través de los diapiros de barro de la Mina y el de Pedernales se depositaron en la Cuenca Oriental de Venezuela entre el Plioceno y Mioceno en un ambiente marino somero y están constituidos por lutitas, limolita y areniscas de grado fino de la Formación La Pica. Estos han estado expuestos a la meteorización y conformación de un suelo después de la inactividad del diapiro de barro de Pedernales.

Las laderas y el tope de las colinas han sido colonizadas por un conjunto de especies arbóreas no relacionadas con los planos de marea y turba del Delta Inferior del Orinoco y conforman un bosque medio denso siempreverde, en el cual se reconoce un estrato arbóreo superior de 15 m, constituido por *Sapium glandulosum*, *Spondias mombin*, *Cordia collucca*, *Albizia pistaciifolia* y la especie introducida *Terminalia catappa*. El segundo estrato arbóreo está constituido por árboles de 4 a 8 m, el cual está dominado por *Casearia guianensis*, *Rosenbergiodendron formosum* var. *nitidum*, subadultos de *Cordia collucca* y *Duranta repens*. Hacia los bordes más iluminados del bosque, están presentes con alta frecuencia individuos arbóreos de *Lonchocarpus heptaphyllus*. El interior del bosque es bastante común *Abrus precatorius*, mientras que en el sotobosque están presentes *Lasiacis sorghoidea* y la orquídea terrestre *Oeceoclades maculata*. Dentro del bosque descrito, también se observaron *Roys-*

tonea oleracea, e individuos aislados (introducidos) de *Cocos nucifera* (González, 1999a).

LOS BOSQUES Y MATORRALES DE MANGLAR DEL DELTA MEDIO E INFERIOR Y OTRAS COMUNIDADES COSTERAS.

Los ambientes deposicionales marinos de baja energía cinética, son colonizados por distintas especies arbóreas tolerantes a la salinidad, las cuales pueden constituir comunidades monoespecíficas, o mixtas de una combinación de dos a tres especies. Estas comunidades son conocidas como Manglares y son el equivalente tropical de los denominados "Herbazales Salinos" de la zona templada (Chapman, 1976; Cintron & Schaeffer, 1992; Blasco, 1984).

En el Delta del Orinoco, se reconocen tres tipos de comunidades de Manglar con tendencia hacia la monoespecificidad, las cuales están constituidas predominantemente por individuos de *Laguncularia racemosa* y *Avicennia germinans*. Sin embargo, es muy común en esta región la presencia de tres especies del género *Rhizophora* (*R. mangle*, *R. harrisonii* y *R. racemosa*), cuya abundancia está condicionada a los niveles de salinidad del agua intersticial. Sobre este habitat pueden coexistir dos o las tres especies *Rhizophora*, aunque generalmente *R. racemosa* tiende a dominar en los bosques de manglar donde los niveles de salinidad son mas bajos, *R. harrisonii* ocupa similar posición en salinidades intermedias, mientras que *R. mangle* es la más tolerante a niveles de salinidad superiores a los 20 partes por mil. Sin embargo, en distintas localidades del Delta Inferior las tres especies pueden coexistir y generalmente *R. harrisonii* es la especie que presenta un mayor abundancia relative. El autor ha observado que *R. harrisonii* tiende a predominar hacia los bordes de los caños de marea, posiblemente asociado a una mayor respuesta de los individuos de esta especie a la luminosidad.

En el área ocupada por el Delta del Orinoco se reconocen dos tipos de comunidades monoespecíficas, la de *Laguncularia racemosa* y la de *Avicennia germinans*, y tres mixtas, constituidas por la combinación de las tres especies del género *Rhizophora*: la de *Rhizophora harrisonii-Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa-Conocarpus erectus* y la de *Laguncularia racemosa-Avicennia germinans*. Estas comunidades de manglar, están presentes en los bordes de los caños de marea, en los estuarios de los grandes distributarios del río Orinoco y a todo lo largo de las costas del Golfo de Paria y la Atlántica del Delta del Orinoco.

Comunidades de manglar de *Avicennia germinans*.

Las comunidades de manglar dominadas por *Avicennia germinans* presentan un estrato arbóreo superior con individuos entre 30 a 45 m de altura y

de hasta 90 cm de diámetro a la altura de pecho (DAP) constituido únicamente por esta especie. Una característica observada en la mayoría de los casos estudiados, es que gran parte de los individuos del estrato arbóreo superior, muestran síntomas de senescencia avanzada y por la acción de vientos fuertes, el último tercio de sus copas han sido destruidas.

En algunos casos, los individuos mueren en pie por la acción de relámpagos, que impactan los árboles más grandes originando círculos de árboles muertos en pie que pueden alcanzar un diámetro de hasta 30 m. La caída posterior de los troncos muertos, producen claros grandes, que permiten el establecimiento de nuevas cohortes de plántulas de *A. germinans* y en menor grado de *L. racemosa* en la zona central del mismo. Los mayores aportes de luz a los estratos arbóreos inferiores, son aprovechados por individuos subadultos de especies del género *Rhizophora* para acelerar su crecimiento y alcanzar con el tiempo el dosel del bosque.

En el sector costero cercano a Punta Pescador y Pedernales, el manglar de *A. germinans* (tanto mixto como monoespecífico) puede presentar distintos tipos fisionómicos basados en mayor altura y área basal, siendo el más común, el de comunidades de manglar "Alto Medio". El sustrato edáfico presenta buena capacidad de soporte a consecuencia de la densa trama de neumatoforos. La abundante presencia de individuos de las distintas especies de *Rhizophora* en los estratos arbóreos inferiores de estas comunidades de manglar, así como la activa regeneración de las especies del género mencionado, pronostica un gradual reemplazo de dicha comunidad por las distintas especies de *Rhizophora*, las cuales son más tolerantes a la sombra.

Comunidades de manglar de *Rhizophora harrisonii*, *R. mangle* y *R. racemosa*

Los manglares constituidos por una o la combinación de las tres especies de *Rhizophora* ocupan grandes extensiones en la región del Delta del Orinoco. Estas comunidades pueden variar en altura desde 7 a 35 m, predominando las de tipo "alto denso" conformada por dos estratos arbóreos. El superior, de 25 a 30 m, constituido por las tres especies del género *Rhizophora*, y el segundo estrato arbóreo entre 8 a 15 m con similar estructura florística, pero además con individuos aislados de *Pterocarpus officinalis*.

Estos bosques ribereños de manglar se presentan como franjas de ancho variable, con extensiones de hasta 800 m, a lo largo de los principales distributarios en las regiones del Delta Medio, Inferior y en los estuarios que se originan cerca de la desembocadura de los grandes distributarios en el Atlántico o en el Golfo de Paria. Aguas arriba de éstos disminuyen gradualmente su ancho, en la medida que va reduciendo la amplitud de la marea y la salinidad de

las aguas. Las especies, *R. harrisonii* y *R. racemosa* tienden a ocupar los ambientes menos fluctuantes con relación a la salinidad del agua intersticial, asociados a la orilla del caño y los primeros 50 m hacia el interior de la isla o continente. *R. mangle* predomina en los últimos 100 m, lo cual posiblemente se relaciona con su mayor tolerancia a la salinidad. (Lindeman, 1953; Jiménez y Soto, 1985; Smith, 1992; Lugo & Snedaker, 1978). En el sotobosque, existe un reclutamiento activo de los propágulos de estas especies y presentan juveniles que alcanzan una altura de 1 a 4 m. Además, se destaca la presencia de *Montrichardia arborescens* con una altura variable de 1 a 3 m. Esta comunidad de manglar está asociado a un sustrato limoarcilloso con suelos clasificados como Hydraqents.

En los bosques altos de medios a densos de *R. harrisonii*, *R. mangle* y *R. racemosa* se ha registrado un claro gradiente edáfico desde la costa hacia las zonas centrales del continente o isla, en el cual los suelos son típicamente minerales a lo largo de la costa, muy inmaduros y con muy baja capacidad de soporte, que se expresa por la alta proporción de agua en los primeros 50 cm. A partir de esta profundidad el sustrato mineral se hace más consolidado y con un menor contenido de agua.

A medida que se avanza hacia el interior del continente y aumenta progresivamente la capa de turba y después de un kilómetro de la línea costera, las comunidades de manglar se encuentran sobre suelos orgánicos, donde el espesor de la turba puede alcanzar hasta 0.70 m, seguido de un sustrato arcillo limoso de color gris que indica condiciones de anaerobiosis (González, 2003b, Elizalde, 2003).

Hacia las zonas centrales de Punta Pescador y áreas costeras vecinas, se ubica una comunidad de manglar que difiere de la típica y predominante desde el punto de vista fisionómico. En este caso, los individuos de *R. mangle*, se ramifican desde la base, y presentan una altura máxima de 12 m y abundantes raíces aéreas cubiertas a su vez por un liquen amarillo. Estas raíces nacen de las ramas superiores del tronco, las cuales se bifurcan en dos al contacto con el suelo. Otra característica resaltante de esta comunidad de manglar, es que los individuos de *R. mangle* se agrupan formando parches discontinuos o "islas" en áreas con suelos ligeramente más convexos, interrumpido por depresiones lagunares con láminas de agua de poca profundidad. En el borde de las Lagunas de Capure se pudo reconocer una comunidad de bosque bajo denso de manglar conformado por individuos dominados por las especies *R. mangle* y *R. harrisonii* con una franja no mayor de 7 m. Estas lagunas, interconectadas entre sí y con el caño Angostura, funcionan como cubetas de marea. Allí, y el bajo porte de la comunidad de manglar indica la influencia de un tensor ambiental que limita el crecimiento de dicha comunidad, lo cual puede estar relaciona-

do con el incremento de la salinidad intersticial (Mckee, 1996) durante el período de sequía del año.,.

Bosque bajo denso de manglar de *Laguncularia racemosa* asociado a las cubetas de mareas del Delta Inferior.

En muchas localidades de manglar la extensión y ancho de estas va a depender de hasta donde lleve el efecto de las mareas denominadas vivas y de la concentración de solutos disueltos o salinidad de las aguas. En muchas ocasiones, los manglares dominados por las diferentes especies de *Rhizophora* finalizan abruptamente y son sustituidos en su extremos internos hacia el continente, por una comunidad de tipo bosque bajo denso conformada por *L. racemosa*. Este tipo de comunidad, generalmente ocupa la sección superior de la forma de terreno, conocida como cubeta de marea. Los individuos de *L. racemosa*, alcanzan una altura media de 9 m de altura y un diámetro medio a la altura del pecho de 11,5 cm. Asimismo, la densidad de estos es de 48 indiv. /100 m². Los individuos de *L. racemosa*, presentan todos sus troncos ligeramente inclinados y con una densidad de follaje relativamente baja, lo que permite la penetración de cierta cantidad de luz al soto de esta comunidad. Esta comunidad, presenta una diversidad de especies muy baja debido a la lámina de agua alcanza una profundidad media de 50 cm. y sólo en pequeños montículos ligeramente más elevados, están presentes individuos aislados de dos trepadoras semileñosas *Stigmaphyllon bannisterioides* y *Paullinia pinnata*. También aparece en la estructura de esta comunidad, pequeñas islas del helecho *Acrostichum aureum*. El agua superficial, presenta un color oscuro y el suelo se clasifica como un Typic Sulfaquents, el cual corresponde a un suelo mineral e inmaduro con la presencia de la arcilla marina a 1.76 m de profundidad.

Matorral medio denso de manglar de *Laguncularia racemosa* asociados a estrechos planos de sedimentos limo-arcillosos que bordean algunos sectores de los caños de marea del Delta Inferior.

A lo largo de los caños de marea del Delta Inferior están presente en ambas márgenes, una franja de ancho variable de un bosque alto medio de manglar dominado por *R. harrisonii*. En estos, de acuerdo a la configuración geométrica del caño, ocurren fenómenos similares a los que se presentan en los ejes fluviales, donde la erosión producida por la mayor velocidad de las corrientes de marea en los bordes cóncavos del caño, origina la posterior acumulación de los sedimentos desprendidos en el borde opuesto del caño. El pequeño plano sedimentario de marea que se origina adyacente a los bosques altos medios de de manglar citado, es colonizado por los propágulos de *L. racemosa*. Esta es la

especie de mangle más temprana desde el punto de vista sucesional en el Delta del Orinoco y sus individuos se caracterizan por un rápido crecimiento e intolerancia a la sombra (McKee, 1995a,b).

La sombra parcial que genera el bosque alto de manglar vecino determina que la estrecha franja de la comunidad de manglar de ma torral medio denso de *L. racemosa* que lo bordea, presenten los troncos de los individuos con una clara inclinación en dirección a la sección más iluminada del centro del caño de marea. Este patrón de disposición espacial repetitivo que presenta *L. racemosa* a lo largo de los denominados manglares ribereños en la sección más externa o interna de los bosques altos de medios a densos de *R. harrisonii* presentes en los caños de marea, denota que el patrón de disposición espacial de dicha especie de mangle es controlado por las interacciones competitivas por el recurso luz entre la especie *R. harrisonii* y *L. racemosa* (Figura 4).

Matorral medio ralo siempreverde de pantano de *Annona glabra*, *Pterocarpus officinalis* y *Laguncularia racemosa* presentes en cubetas de mareas.

En la parte más bajas de las cubetas de marea se encuentra un tipo de matorral medio muy ralo, el cual está constituido por individuos de 5 a 6 m de altura de *Annona glabra*, *Pterocarpus officinalis* y *L. racemosa*. La distancia de separación entre estos, varía entre 5 a 8 m, y la lámina de agua alcanza una profundidad de 1 a 1.20 m, existiendo sectores donde se forman "espejos de agua", con la presencia únicamente de plantas acuáticas flotantes, sumergidas y algunas emergentes. La superficie del agua parcialmente está cubierta por *Lemna aequinoctialis* y dentro de la columna están presentes *Cabomba acuática*, *Nymphaea caerulea*, *Cyperus odoratus* y *Eleocharis mutata*. Esta comunidad está interrumpida por islas arbóreas de *R. harrisonii*, donde los individuos presentes tienen diámetro de 10 cm y una altura de 15 m y pequeñas islas de *Acrostichum aureum* con un diámetro de 5 m y una altura de 3 m. Estas alternan con agrupamientos de poca extensión de *L. racemosa* y individuos de *Coccocoba latifolia* y *Desmoncus orthacanthos*.

Matorral medio denso de manglar de *Conocarpus erectus* y *Laguncularia racemosa* asociado a cordones litorales arenosos.

El aporte de sedimentos arenosos transportados por los grandes distributarios del Orinoco, las corrientes litorales y la energía cinética del oleaje, forman cordones litorales o "playas arenosas" en ciertas localidades del Delta Inferior. Estas playas se presentan localmente en distintos sitios de lo que se conoce como la "Fachada Atlántica" del Delta, desde Pedernales hasta la boca del río Grande del Orinoco y se reconocen varias generaciones, desde los más recientes, hasta los más antiguos. Estos

últimos, se ubican en la actualidad más hacia el interior del Delta, en la medida que ha avanzado el proceso de progradación del Delta del Orinoco. Está condicionado, interrumpe la continuidad del ambiente típicamente cenagoso, y condiciona otro, relativamente bien drenado y asociado con formas de terreno convexas y arenosas, que en el caso de los cordones litorales, están separados entre sí por extensos planos más deprimidos y con otro tipo de sustrato permanentemente, mal drenado, bien sea de naturaleza mineral u orgánica (González, 2006).

En la costa nororiental de la isla denominada Barlovento, se caracterizó la vegetación costera ubicada en la región del Delta Inferior, cerca de la población de Pedernales, la cual está constituida por un matorrillo de manglar medio denso de *L. racemosa* y *C. erectus* con la presencia *Avicennia germinans*. Esta comunidad está presente en el tope de un sistema de pequeños cordones litorales. Este tipo de manglar, está precedido en la sección más baja de playa arenosa por un herbazal postrado (típico de estos ambientes) constituido por especies perennes tolerantes al spray salino donde están presentes, *Ipomoea pes-caprae*, *Canavalia rosea* e *Ipomoea stolonifera*, interrumpido por juveniles de *Avicennia germinans* y *L. racemosa*. Se quiere destacar, que esta localidad constituye una de las dos donde el autor ha reportado la presencia de *Conocarpus erectus* en las costas del Delta Inferior del Orinoco, considerada como una especie asociada a las comunidades de manglar, aunque no reconocida como una verdadera especie de mangle.

Matorrales y bosques presentes en los cordones litorales recientes y subrecientes presentes en la Isla Tobejuba, Delta Inferior.

El sector costero de la isla Tobejuba, a diferencia de otros ambientes litorales del Delta inferior, no está constituido por un plano arcillo limoso de marea, sino que en su mayor parte, está conformado por una secuencia de cordones litorales sucesivos, que se extienden en su parte más ancha por cerca de 500 m. Este plano costero de naturaleza arenosa, con una altura suficiente por encima del nivel del mar (no es afectado por la acción de la marea semidiurna), condiciona un tipo de hábitat muy poco común en el Delta del Orinoco.

El origen de los cordones litorales, está asociado a variaciones climáticas que han ocurrido en los últimos 9000 años; cuando el Orinoco deja de aportar al Océano Atlántico materiales limo arcillosos, se produce un aumento en la energía cinética del oleaje, al disminuir el roce entre el agua del mar y el prodelta que se forma a lo largo del abanico deltaico. Asimismo, el mayor aporte de arena lo hace el Orinoco a través del Río Grande y otros distributarios como el Araguao, por donde provienen más de 80% del volumen de agua y sedimentos aportados por la cuenca de dicho río.

La combinación de la acción de los vientos Alisios del Noreste, las arenas transportadas por saltación por el Orinoco y sus distributarios y la acción de la corriente de Guayana, origina la conformación de una secuencia de cordones litorales conformados por la acción sedimentológica del mar. La acción del oleaje determina que a lo largo de la costa se deposite el material más grueso y se lleva en suspensión los más finos.

Cuando se produce de nuevo un cambio climático asociado con niveles mayores de lluvia, el Orinoco y sus distributarios comienzan a aportar cerca de 200 millones de toneladas anuales de sedimentos finos, lo que junto con los provenientes del delta del Amazonas y la acción de la corriente de Guayana condicionan la conformación de un nuevo y extenso plano de marea.

Los sucesivos cambios climáticos han producido distintas generaciones de cordones litorales arenosos separados entre sí, por extensos planos de marea limos arcillosos, los cuales dependiendo de la edad de su deposición, han sido posteriormente cubiertos por turba. La secuencia de cordones litorales separados por planos limo-arcillosos construidos por acción mareal y litoral, condicionan un tipo de paisaje que recibe el nombre de planicies Chener, por lo que algunos autores consideran a la isla Tobejuba como un representante típico de este tipo de paisaje. (Van Andel, 1967).

Cordones litorales arenosos recientes.

En el sector costero de la isla de Tobejuba, el plano arenoso presenta un ancho variable desde pocos metros, en las zonas donde ocurre actualmente un proceso de erosión costera, hasta cerca de 500 m en sus secciones más anchas al centro de la isla, área que no está asociada a ningún tipo particular de vegetación.

Este sector de contacto con el mar, es afectado por la acción de las mareas y el batido de las olas al romper a pocos metros antes de llegar a la playa dos veces en un período de 24 horas. Después de un plano arenoso, ocupado parcialmente por distintas comunidades de herbazales postrados de playa, se continúa al sur con un conjunto de 5 a 6 cordones litorales arenosos en forma de bancos convexos de 2 a 3 m de altura, separados por antiguas cubetas de marea de 3 a 7 m de ancho, las cuales se inundan con una pequeña lámina de agua durante el período de lluvia.

En el tope de los primeros bancos de cordón litoral, se establece un pastizal muy alto denso de *Gynacanthum sagittatum*, interrumpido por individuos aislados del *Varronia curassavica*, mientras que la vegetación asociada a las cubetas mal drenadas, está constituida por pastizales o herbazales de *Urochloa mutica* y *Heliconia psittacorum*.

Lo más importante de destacar en esta secuencia de cordones litorales arenosos, es la presencia de dos comunidades leñosas, la primera asociada a una cubeta de 7 m de ancho, ocupada por un Matorral bajo medio, estructurado por juveniles de *Pterocarpus officinalis*, *Annona glabra* y *Phyllanthus elsiae*. Mientras que la segunda comunidad está representada por un bosque medio denso siempre verde de *Andira inermis* y *Terminalia dichotoma*, establecida sobre el tope de un banco convexo arenoso cuyo sustrato es excesivamente drenado a partir del agua permanente de la cubeta de marea contigua, la cual mantiene una lámina de agua de 25 cm de profundidad, aún a finales del período de sequía.

Bosque medio denso siempreverde de *Andira inermis* y *Terminalia dichotoma* sobre el tope de un cordón litoral arenoso reciente en el plano costero de la isla Tobejuba.

La estructura florística de este bosque presenta un estrato superior que conforma un dosel relativamente continuo constituido por individuos de 12 a 13 m de altura. Se distinguen *Andira inermis*, *Terminalia dichotoma* y *Ficus maxima* con una abundancia relativa alta (Figura 6).

El estrato medio es discontinuo con alturas de 5 a 8 m, el cual está constituido por *Coccoloba latifolia*, e individuos subadultos de *Terminalia dichotoma* y *Ficus maxima*. Se reconoce un estrato inferior ralo de 1 a 2 m de altura donde están presentes juveniles y adultos de *Annona glabra*, *Phyllanthus elsiae*, así como plántulas y juveniles de *T. dichotoma* y *C. latifolia*.

Bosque alto medio de *Sympodia globulifera* y *Virola surinamensis* presente en cordones litorales subrecientes desmantelados y cubiertos por un capa poco profunda de materia orgánica.

En la isla Tobejuba se reconocen una serie de cordones litorales separados por planos limo arcillosos mal drenados, que constituyen el producto de una sucesión de cambios climáticos en el pasado, con períodos más secos que al actual, seguidos por otros más lluviosos. El avance ritmico en este sector Oriental del Delta del Orinoco hacia el Atlántico de cordones litorales arenosos, seguidos por planos limo arcillosos mal drenados, determinan que los cordones litorales que conformaban la costa de la isla hace 500 a 800 años, hoy en día se encuentran ubicados a 8.5 km de los cordones litorales actuales. Durante este período de tiempo, los bancos arenosos subrecientes de cordón litoral han sido desmantelados por erosión hidráulica, y en la actualidad el sustrato arenoso original ha perdido la forma convexa original.

Isla Tobejuba. Delta Inferior del Orinoco.

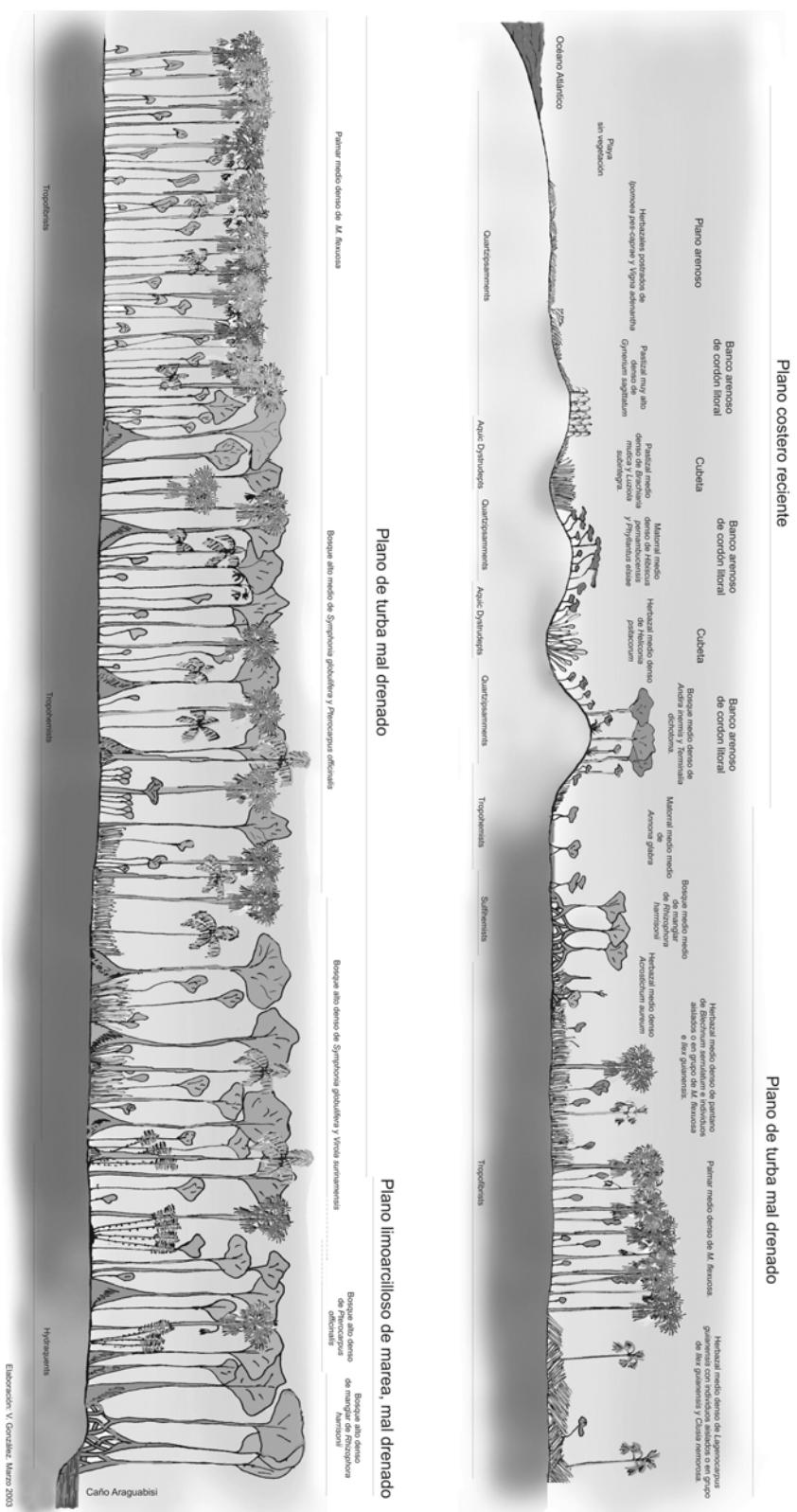


Figura 6. Secuencia de comunidades de plantas presentes a partir del plano costero arenoso reciente (cordones litorales) de la isla Tobejuba hasta el borde del caño Araguabisi. (14,5 Km).

La vegetación está representada por un bosque alto medio siempreverde, el cual presenta un estrato emergente de 21 a 24 m de altura con *S. globulifera*, *V. surinamensis* y *Calophyllum brasiliense*. En esta comunidad, se reconoce un estrato superior con un dosel relativamente continuo de 12 a 14 m de altura, donde los individuos de *Inga edulis* y *Tapirira guianensis* presentan la mayor abundancia relativa. Adicionalmente, se reconocen en el mismo estrato: *S. globulifera*, *V. surinamensis*, *Euterpe oleracea*, *Cyrtocarpa velutinifolia*, *Protium heptaphyllum* y *Attalea butyracea*. También se observó un tercer estrato de 4 a 7 m, compuesto por *C. velutinifolia*, *V. surinamensis*, *T. guianensis*, *Cassipourea guianensis* y *I. edulis*. En el sotobosque hay plántulas y juveniles de *Vismia macrophylla*, *A. butyracea*, *E. oleracea*, *Ischnosiphon aromatica* y macollas aisladas de *Bromelia plumieri*. Esta última, presenta parches relativamente extensos, en algunos sectores de los topes de los cordones litorales recientes asociados al plano costero de la isla Tobejuba.

La localidad asociada a esta comunidad boscosa, originalmente representaba el tope de un banco convexo arenoso, que fue erosionado, aplanado y cubierto por una a capa de pocos centímetros de materia orgánica en distintos grados de descomposición, seguido por un sustrato arenoso de más de 2 m de profundidad. Se destaca de esta comunidad el posible efecto del cambio de un sustrato orgánico mal drenado, a otro arenoso y excesivamente drenado, aunque cubierto por una capa de 10 a 15 cm de materia orgánica parcialmente descompuesta y de baja fertilidad natural, sobre la estructura florística de las comunidades boscosas. A diferencia de la condición inicial, en la actualidad, el sustrato arenoso que soporta al bosque descrito se encuentra en una condición hídrica más favorable, la cual está asociada a la transferencia lateral y subsuperficial del recurso hidráulico proveniente de los suelos orgánicos vecinos que en gran parte están cubiertos por bosques.

Los puntos más resaltantes en relación a esta comunidad y a la presencia de un banco arenoso antiguo se destacan a continuación:

1. Se encontró que a pesar del cambio de sustrato las especies dominantes del estrato arbóreo superior son las mismas que las del bosque que precede a dicha forma de terreno.
2. Sin embargo, la condición edáfica ya comentada, condiciona a su vez la presencia particular de especies no comunes en el Delta inferior, y asociadas a suelos minerales con una proporción de arena relativamente alta, presentes en otros sectores del país, como los altos Llanos Occidentales, valles y altiplanicie de Mesa de los Llanos Orientales y en las planicies aluviales antiguas al este de Maturín. Ejemplos de estas especies arbóreas son *Tapirira guianensis*, *Cyrtocarpa*

velutinifolia, *Protium heptaphyllum* y *Attalea butyracea* presentes tanto en el estrato superior como en el medio de esta comunidad.

3. Estas especies, con excepción de *Tapirira guianensis*, no han sido observadas por el autor en ninguna de las tres subregiones en que se divide el Delta del Orinoco. Esto último, refleja un control selectivo de la presencia de este sustrato mineral con respecto a la estructura florística de esta comunidad. Otro hecho destacado, es la aparición en el sotobosque de comunidades de *Bromelia plumieri*, una especie de hábitat terrestre con metabolismo CAM. Esta especie, solo se le ha encontrado en los topes de los cordones litorales recientes, del plano costero de la isla Tobejuba. En dicha localidad aparentemente, existe una asociación positiva entre el sustrato arenoso excesivamente drenado y la presencia de esta, típica de ambientes semiáridos en otros sectores del país.

Matorral medio siempreverde de *Phyllanthus elsiae* y *Chrysobalanus icaco*, presente en el complejo de dunas costeras de la costa Noroeste de la isla Idubujoro.

En la playa de la isla Idubujoro se reconoce un herbazal postrado de *Ipomoea pes-caprae*, seguido de un matorral medio medio siempreverde en la ladera del complejo de dunas, donde están presentes *Phyllanthus elsiae*, *Dalbergia amazonica*, *Chrysobalanus icaco*, *Andira inermis*, *Pentaclethra macroloba*, *Varronia curassavica* y la liana leñosa *Entada polystachya* (Figura 7). Los individuos de *P. elsiae* y *C. icaco* presentan sus copas deformadas por la acción de los vientos Alisios. La pendiente a barlovento de la duna, es menos pronunciada en comparación con la de sotavento, la cual es abrupta, cercana a 40° y no presenta ningún tipo de vegetación asociada. La base de esta última, hace contacto con un banco de cordón litoral, que está cubierto por pastizal postrado y denso de *Paspalum notatum* (gramínea posiblemente introducida por el ganado vacuno presente en dicha isla). A éste le sigue una cubeta alargada donde se encuentra un herbazal medio denso de *Heliconia psitacorum*, el cual está interrumpido por individuos de *P. macroloba*, *P. elsiae* y *A. inermis*. A ésta comunidad le continúa un banco bajo de cordón litoral, el cual está dominado por un herbazal bajo denso de *Eleocharis minima*.

La secuencia de formas de terreno alargadas, donde alternan cubetas con bancos convexos arenosos, le sigue otra forma deprimida y ancha de aproximadamente 10 m, el cual está constituido por un matorral alto denso de *C. icaco*. Dicha especie, constituye la dominante, aunque están presentes algunos individuos de *Ficus insipida* y *Manicaria saccifera*. En esta misma forma de terreno están presentes parches de *Rhynchospora gigantea* y *Eleocharis mutata*; la superficie del sustrato está

cubierta por la hierba prostrada *Desmodium orinocensis* y *Nymphoides indica*.



Figura 7. Sistema de dunas costeras que preceden un conjunto de cordones litorales presentes en la isla Idubujoro. Dichas dunas y su vegetación se reportan por primera vez para el Delta del Orinoco. En primer plano, se observa un herbazal postrado ralo de *Ipomoea pes-caprae*. En las laderas de de barlovento de las dunas, está presente un matorral medio medio siempreverde de *Phyllanthus elsiae* y *Chrysobalanus icaco*.

Dinámica de las comunidades de manglar en el sector costero comprendido entre el estuario de Pedernales y la desembocadura del caño Araguao al Océano Atlántico.

Sector Estuario de Pedernales, Delta Inferior

En el Delta del Orinoco, la conformación de nuevos planos de marea por los aportes de sedimentos de sus distintos distributarios y por los transportados por la corriente de Guayana provenientes de la desembocadura del río Amazonas en el Océano Atlántico, origina que este avance al océano Atlántico ocurra a una tasa que varía entre 10 a 20 m/año que depende del sector del Delta Inferior en consideración.

En general el avance del Atlántico es más rápido en la sección oriental y más lento en todo el frente del Delta, comprendido en su sección noroccidental entre la boca del caño Araguao y el estuario de Pedernales, por la fuerte acción en el modelado costero que ejerce la corriente de Guayana (Van Andel, 1967).

En esta área del Delta Inferior, la combinación de los sedimentos transportados por la corriente de Guayana y su parcial intercambio por la acción de las mareas entrantes y salientes (pleamar y bajamar) entre las aguas del Atlántico y las del estuario de Pedernales, se unen a los aportados por los distributarios del Orinoco, particularmente los caños Guanipa, Macareo y Pedernales, que finalizan su recorrido aguaza abajo en el estuario nombrado.

El balance positivo en cuanto el presupuesto de salidas y entradas de sedimentos que se originó a partir del año de 1968 con el cierre del caño Manamo, ha traído como consecuencia un acelerado proceso por fenómeno de progradación de sedimentos de conformación de nuevas islas y bancos de estuarios de bancos en el sector en considera-

ción (González, 1999b). Ver Figura 8 y 9. Las figuras 10 y 11 ilustran la la dinámica sucesional de las comunidades de manglar asociadas la progradación de sedimentos recientes en forma de bancos e islas de estuario.



Figura 8. Área de bancos de estuario en proceso de activa progradación en el estuario de Pedernales colonizado por distintas cohortes de *Laguncularia racemosa*.



Figura 9. Frente de progradación de un banco de estuario el cual esta siendo colonizado por un proceso continuo de propágulos de *Laguncularia racemosa*. Note que en el matorral alto denso de manglar del fondo (3) ya la especie *A. germinans* alcanza una mayor abundancia relativa que *L. racemosa*, la cual domina en los dos primeros estadios del proceso sucesional.

El cierre parcial del caño Manamo mediante la construcción del dique o presa conocida como El Volcán, originó, la reducción drástica del gasto de este caño de cerca de 4000 m³/seg a menos de 300 m³/seg. Igualmente, redujo el efecto fluvial que sé producía anualmente durante el período de lluvia, donde los altos caudales producidos, eliminaba abruptamente las islas de sedimentos que se formaban en el estuario. La regulación del caudal del caño Manamo a un 10% de su descarga media anual, aceleró el proceso de progradación de sedimentos transportado a lo largo de la costa del Delta Inferior del Orinoco por la Corriente de Guayana y por la marea entrante hacia el estuario de Pedernales, debido a la mayor influencia de la acción de esta última en la incorporación neta dentro del estuario de una fracción de los sedimentos intercambiado con el Atlántico.

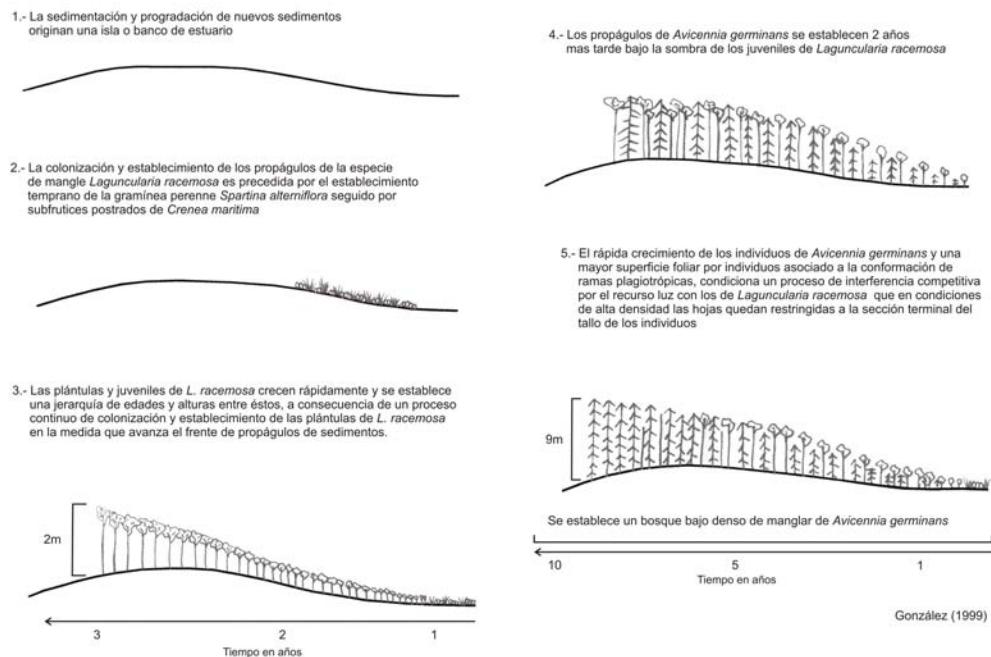


Figura 10. Dinámica sucesional de las comunidades de manglar asociadas la progradación de sedimentos recientes en forma de bancos e islas de estuario en el estuario de Pedernales. Delta Inferior del Orinoco. Estadios tempranos.

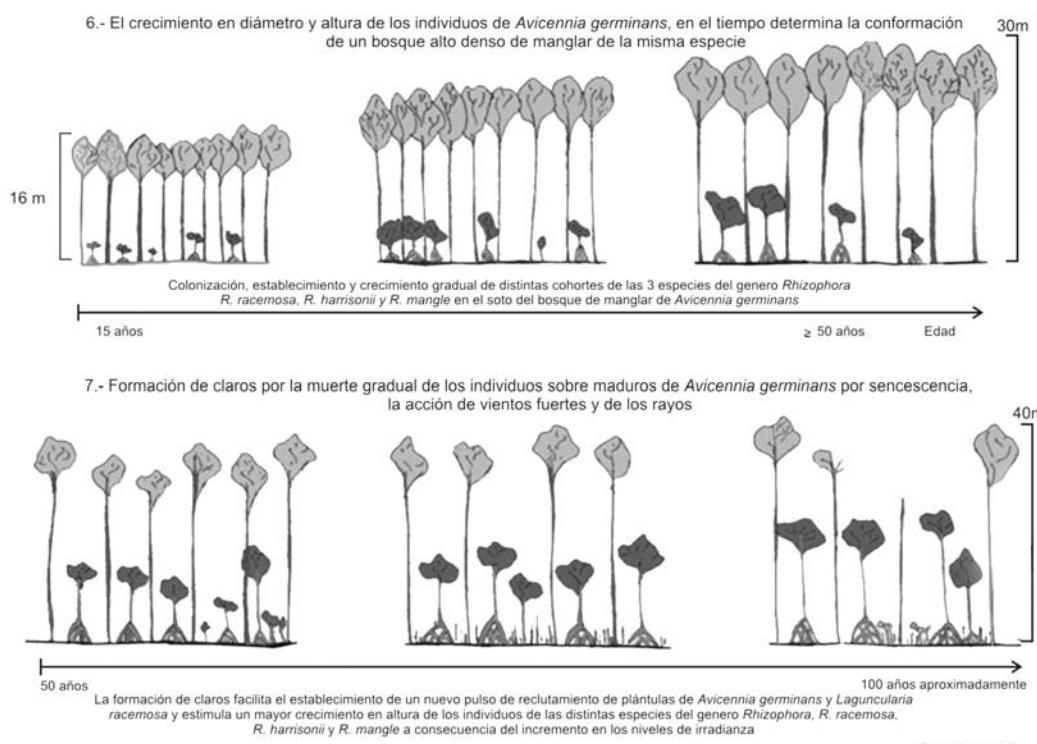


Figura 11. Dinámica sucesional de las comunidades de manglar asociado a la progradación de sedimentos recientes en forma de bancos e islas de estuario en el Delta Inferior del Orinoco. Estadios tardíos.

Los planos de marea recientemente progradados, quedan expuestos durante la marea baja a un proceso de colonización y establecimiento de estos nuevos sustratos, donde intervienen dos especies pioneras tempranas: *Crēnea maritima* y *Spartina alterniflora*. Posterior al establecimiento de las dos especies citadas, continua un proceso de recambio de especies a lo largo del tiempo, que se pudiera denominar como de sucesión primaria, por la previa ausencia de propágulos en los sedimentos de reciente progradación.

Después del establecimiento de las dos especies indicadas, comienzan a colonizar los propágulos de *Laguncularia racemosa* las cuales constituyen una comunidad incipiente, cuya altura de sus individuos no sobrepasa de los 20 cm, en el área de progradación de menor edad de deposición y hasta 5 m en los 20 m posteriores de la interfase del frente de progradación con las aguas del estuario.

Los individuos y las comunidades que conforman las distintas especies de manglares en el Delta del Orinoco, se distinguen por poseer un conjunto de atributos que las ubica más bien como especies de rápido crecimientos e intolerantes a la sombra como es el caso de *Laguncularia racemosa*, seguido por *Avicennia germinans* y finaliza con *Rhizophora harrisonii*, *R. racemosa* y *R. mangle*, estas tres últimas ordenadas de acuerdo a su mayor a menor intolerancia a la sombra.

Laguncularia racemosa presenta un conjunto de atributos relacionados con una alta tasa de crecimiento, precocidad sexual -asociada a la producción de flores y frutos a partir de los 2 años de edad, floración y fructificación ocurre prácticamente durante todo el año y una marcada intolerancia a la sombra (González, 2003a). Puede formar comunidades monoespecíficas en islas y bancos de estuarios que se originan en la confluencia de los caños Guanipa, Manamo, y Pedernales.

La colonización y establecimiento de los propágulos de *L. racemosa* son facilitados por las dos primeras especies que se establecen previamente, las cuales actúan fijando previamente el sustrato sedimentario y al mismo tiempo ejercen un mecanismo de frenaje biótico y detienen los pequeños propágulos de *L. racemosa*, cuando estos flotan en el agua por la acción de las mareas. *L. racemosa* no posee propágulos vivíparos ni criptovivíparos. Las cubiertas seminales y pericarpios de esta especie son relativamente gruesas y no se desprenden del propágulo, hasta que la plántula una vez germinada, se haya fijado al sustrato y adquirido una posición erecta (Rabinowitz, 1978a; Souza et al., 2007). En los sectores ya emergidos y de mayor edad del banco de estuario, a la última cohorte en establecerse, le siguen otras de mayor edad de establecimiento y altura, que a consecuencia de un proceso relativamente continuo de colonización y establecimiento de nuevas cohortes de plántulas, determinan

la conformación de una comunidad temprana de carácter sucesional, la cual presenta una fisonomía similar a un plano inclinado.

En la franja de mayor altura de los individuos de manglar (5 m) ubicada en la zona posterior del área de progradación de nuevos sedimentos, los juveniles de *L. racemosa* comparten el único estrato con individuos de *Avicennia germinans* de la misma o menor altura.

El proceso de colonización y establecimiento de las áreas de reciente progradación por parte de las distintas cohortes de *L. racemosa*, facilita el posterior establecimiento de *A. germinans*. Aun no se ha establecido cuál es el mecanismo por el cual los juveniles de *L. racemosa* promueven el establecimiento de las plántulas de *A. germinans*. Es posible que la cobertura del dosel denso de los matorrales bajos de *L. racemosa* evite la depredación de las plántulas de *A. germinans* por caracoles y cangrejos (Osborne & Smith, 1990). La otra posibilidad puede estar relacionada a la mejor condición físico-química del suelo, y al hecho que los colonizadores iniciales actúan como frenaje biótico para los propágulos de *A. germinans* que flotan en el agua salobre y son transportados las mareas, tal como ocurre en Punta Mariusa.

En todas las localidades estudiadas en el estuario de Pedernales, inicialmente colonizadas por los propágulos de *L. racemosa*, se observó que *A. germinans* desplaza competitivamente a *L. racemosa*. Las causas asociadas a los eventos de colonización de *L. racemosa* a los sitios de reciente progradación, tienen que ver con un menor tamaño de la unidad dispersante de dicha especie, la floración y producción frutos durante todo el año, y un comportamiento altamente heliófilo. Las áreas de reciente progradación, generalmente se adosan a islas ya conformadas o pueden aparecer en el centro de la sección terminal de los caños de marea que finalizan su trayecto en el estuario de Pedernales. El proceso continúa, con el establecimiento al cabo de 2 años, de individuos de *A. germinans*, cuyos propágulos por razones aun no establecidas, no se reclutan en los sedimentos recientes simultáneamente, con los de *L. racemosa*. La comunidad de *L. racemosa* pasa de un matorral bajo denso a otro medio denso y posteriormente en la medida que transcurre el tiempo a un bosque bajo denso de manglar. Sin embargo ya en la fase de matorral medio de manglar comienza un proceso de muerte acelerada de los individuos de esta especie de mangle al ser sombreados por los individuos de mayor altura de *A. germinans*, y ya en la etapa sucesional de bosque bajo denso de manglar, la dominancia se invierte y son los individuos de *A. germinans* lo que definen la comunidad como consecuencia de su mayor abundancia relativa.

En las observaciones de campo se apreció que el proceso de muerte de los individuos de *L. racemosa*

aparentemente está relacionado con mecanismos de asignación de carbono distintos de los de *A. germinans*. En los individuos de esta última especie, se combinan una tasa de crecimiento en altura relativa alta, con la asignación de parte del carbono fotosintético a la construcción y producción de ramas plagiotrópicas con hojas decusadas a lo largo de las ramas, que les permite maximizar la captura de la luz. Esta estrategia de crecimiento, contrasta con las que presentan los individuos de *L. racemosa*. Los cuales, cuando crecen en altas densidades y sometidos a competencia por luz, tal como se presenta en los matorrales y bosques bajos densos de manglar, en estadios sucesionales donde están presentes junto con los individuos de *A. germinans*, no producen ramas laterales, sólo crecen en altura por la actividad de la yema apical terminal y sus hojas se disponen solo en el extremo superior del tallo. A causa del rápido crecimiento de ambas especies de cerca de 1 m por año, ya en los primeros 10 años, se conforman comunidades de bosques bajos densos de manglar prácticamente monoespecíficas de *A. germinans* con muy pocos individuos aún en actividad biológica de *L. racemosa*. La gran mayoría de los presentes están muertos en pie. En el sector de Pedernales, en distintas comunidades seriales de ambas especies se encontró, que en una etapa sucesional de bosque bajo denso de manglar de *A. germinans* y *L. racemosa* con una altura media de 8 m estaban presentes 1200 individuos por hectárea de *L. racemosa* de los cuales 600 estaban muertos en pie, mientras que de los 700 individuos por hectárea de *A. germinans* presentes, ninguno se encontró en dicha categoría (González, 1999c).

El mantenimiento en el tiempo de los individuos de *L. racemosa* en un ambiente altamente competitivo con los individuos de similar altura de *A. germinans* sólo es posible, siempre y cuando el extremo terminal de los tallos de los individuos de *L. racemosa* con su pequeño grupo de hojas terminales, se mantenga por encima de la altura media de los individuos de *A. germinans*. En la mayoría de los casos, los individuos de esta última especie, por su mayor tasa de crecimiento, superan gradualmente en altura, a los de *L. racemosa*, por lo que estos desaparecen con el tiempo, de la estructura vertical de las comunidades tempranas de manglar dominadas por *A. germinans*. El subsiguiente crecimiento en altura y diámetro de los individuos de esta especie conduce en el tiempo, a la conformación de los denominados bosques altos medios de *A. germinans*. Ya en las etapas intermedias del proceso, comienzan a establecer bajo la sombra de los individuos de *A. germinans*, plántulas de las distintas especies del género *Rhizophora*, las cuales son más tolerantes a la sombra. Estas últimas, en las etapas más maduras de la comunidad de *A. germinans*, pueden formar parte de los estratos superior, medio e inferior (aunque sin llegar a ser dominantes) de los bosques

altos medios de *A. germinans*, que en muy raras ocasiones, presenta una dominancia total, por estar conformados por individuos de la misma especie en los estratos leñosos mencionados.

En general, las especies de rápido crecimiento, también tienen una vida media relativamente corta, por lo que es posible que antes de los 100 años de edad, los individuos sobremaduros de *A. germinans* presentes en el estrato arbóreo superior, comiencen a presentar síntomas de muerte por senescencia natural a causa de una alta incidencia de vientos de alta intensidad en distintas épocas del año. Estos últimos, producen la fragmentación parcial o total de las copas de los individuos de dicho estrato. Asimismo, el autor ha encontrado en los manglares costeros del Delta un conjunto de áreas circulares con un diámetro variable entre 20 a 35 m, con un área aproximada que varía entre 314 a 900 m². Estas se caracterizan, por la presencia de individuos del estrato arbóreo superior muertos en pie y con troncos caídos de estos, dentro de las áreas circulares. El origen de los claros con forma aproximadamente circular, en las comunidades maduras del manglar, está relacionado con la acción de rayos asociados a tormentas tropicales, cuyas manifestaciones eléctricas como la formación con una alta frecuencia de rayos, tiene una incidencia mayor en las zonas costeras del Delta de Orinoco (González, 1999b). El efecto de los rayos como mecanismos de perturbación y formación de claros en las comunidades de manglar ha sido reportado previamente por Duke *et al.* (1991) en Panamá, en Nueva Guinea por Pajjmans y Rollet (1977), en la Península de Florida por Smith *et al.* (1994) en República Dominicana por Sherman *et al.* (2000) y por primera vez para el Delta Inferior del Orinoco, por González (1999a).

Aunque dichas áreas circulares, tienden a tener mayor frecuencia de aparición en las comunidades de manglar dominadas por *A. germinans*, también están presentes en los manglares altos densos dominados por las distintas especies del género *Rhizophora*. Algunos autores afirman que los claros del dosel son importantes en el reclutamiento, establecimiento y crecimiento de las distintas especies de mangle (Watson, 1928; Macnae, 1968; Rabino-witz, 1978b,c; Ball, 1980; 1988; Putz & Chan, 1986; Smith, 1987; Jiménez, 1990; Smith, 1992; Smith *et al.*, 1994; González, 1999c).

Durante las salidas de campo efectuadas por el autor a las costas del Delta del Orinoco, se ha encontrado que la mayor incidencia de luz asociado a dichos claros, condiciona que se produzcan pulsos de reclutamiento de plántulas de *A. germinans* y *L. racemosa*. Así mismo, dependiendo del tamaño y la edad de los claros, es posible reconocer particularmente que en los claros grandes > 34 m de diámetro, individuos de 5 a 8 m de altura de *A. germinans* creciendo en densidades relativamente altas, con

algunos pocos individuos de menor altura de *L. racemosa* (González, 1999a).

Al mismo tiempo, la formación de los claros, forma parte de la dinámica interna de las comunidades de manglar, ya que en algunos casos la frecuencia de estos es relativamente alta tal como ocurre en las áreas costeras del Delta Inferior del Orinoco durante el período de lluvia (González, 1999b). Los mayores niveles de luz que se alcanzan en los estratos inferiores de la comunidad de manglar alto medio de *A. germinans*, si los claros son grandes, promueven el reclutamiento de nuevas cohortes de propágulos de la misma especie y la presencia dominante de los individuos de *A. germinans* en los estratos arbóreos inferiores. Sin embargo, los propágulos de *A. germinans*, no se regeneran bajo la sombra de sus adultos, a menos que se produzcan claros relativamente grandes, que permitan el reclutamiento de sus propágulos, este mecanismo tendería a perpetuar en el tiempo, la comunidad de *A. germinans*. Sin embargo, después de analizar la estructura de más de 15 comunidades maduras de *A. germinans* en el Delta Inferior, se encontró que sólo en un caso, los individuos de dicha especie se encontraban con una alta abundancia relativa, en los tres estratos arbóreos presentes en dicha comunidad. En este caso particular, los individuos del estrato arbóreo superior de *A. germinans*, estaban bastante separados entre si con una distancia promedio cercana a los 22 m. Es posible que bajo estas condiciones de alta irradiancia al nivel del sotobosque y de los estratos leñosos intermedios de dicha comunidad de manglar alto ralo, promueva y mantenga un reclutamiento continuo de distintas cohortes de individuos de *A. germinans*, lo que ha permitido su presencia dominante en los distintos estratos leñosos de esta comunidad. Sin embargo, este caso representa una excepción, ya que en la mayoría de las comunidades de esta especie estudiada por el autor, los estratos arbóreos inferiores por debajo del dosel del superior constituido por individuos entre 35 y 40 m de *A. germinans*, siempre están dominados, por distintas especies de *Rhizophora*, en varias localidades, los individuos de estas, comparten el estrato arbóreo superior con los de *A. germinans*, aunque con una menor altura y abundancia relativa. La tendencia de esta secuencia sucesional, es al reemplazo gradual de la comunidad madura de *A. germinans*, por otra más estable en el tiempo de *Rhizophora*. Esta última comunidad de manglar se mantendrá en el tiempo, a causa de la capacidad de los propágulos de las tres especies de *Rhizophora*, de reclutarse bajo la sombra de los individuos paréntales.

Con la ayuda de las fotos aéreas del sector de Pedernales, correspondientes a las misiones del año 71 (040526, escala 1:50.00) y del año 81, (0402121, escala 1:35.000) así como una imagen Landsat a escala 1:50.000 y el uso de una metodología ade-

cuada (Howard, 1970; Campbell, 1996), se analizaron y se expresaron cartográficamente los cambios en la trayectoria sucesional asociados a la colonización y establecimiento temprano de un conjunto de especies pioneras, entre estas distintas especies de manglares, en las islas y bancos de estuario en proceso de formación por progradación de sedimentos y su progresiva unión con otros bancos e islas de mayor edad ya presentes en el estuario, como consecuencia del cierre parcial del caño Manamo en 1968.

Los bancos de estuarios de reciente progradación y por tanto biológicamente vacíos para el momentos que dejan de ser subacuáticos y pasan a ser subaéreos, constituyen nuevos sustratos terrestres disponibles para ser colonizados inicialmente por un conjunto de especies de plantas pioneras entre ellas *L. racemosa* y *A. germinans*. La fuente de sedimentos proviene en su mayor parte de los aportados por la marea entrante de una fracción de los sedimentos transportados paralelo a la costa de este sector noroccidental del Delta del Orinoco por la corriente de Guayana. La reducción del caudal de agua dulce aportado por el caño Manamo de 4000 m³/seg a 300 m³/seg a partir de 1968 ha favorecido la gradual colmatación del estuario de Pedernales.

Dinámica sucesional asociada las comunidades de manglar en el estuario de Punta Mariusa

El estuario de Mariusa, está limitado por el norte por una franja limo arcillosa en continua progradación, conocida como Punta Mariusa. Esta, presenta una forma de promontorio estrecha y alargada que varía entre 0.5 a 1.5 km de ancho, la cual separa las aguas del Atlántico, de las presentes en el estuario, que en forma de embudo, se forma en la desembocadura del caño Mariusa al Atlántico. Tanto en el estuario, como la punta del promontorio están sujetos a un activo proceso de progradación y acumulación de sedimentos. Este último, es más evidente en el promontorio o península de barro de Punta Mariusa. El estudio de las imágenes de satélite y fotos aéreas de los años 70 y 80, demuestran que ésta se ha extendido hacia el noroeste, por una longitud de más de 6 km, en un período de tiempo de 28 años, por lo que tasa de progradación durante el período analizado, está en el orden de 200 a 300 m por año. Sin embargo, estimaciones realizadas recientemente del avance de los sedimentos progradados, demuestra que los fenómenos de sedimentación que determinan el crecimiento hacia el noroeste de Punta Mariusa, han aumentado en los últimos años a una tasa de 1.7 Km /año (G. Montes, com pers. 2010). Es importante destacar que los promontorios progradantes limo-arcillosos, como en el caso de Punta Mariusa en la literatura anglosajona la denominan como "mud cap", que literalmente se traducen como promontorios de barro. El último término hace alusión a las partículas finas de

los sedimentos transportados por la corriente de Guayana de naturaleza limo-arcillosa. Su conformación y avance tanto en longitud como en su ancho, constituye a su vez, el principal mecanismo de progradación del Delta del Orinoco en dirección norte hacia el Atlántico, entre la boca del Caño Araguao y el estuario de Pedernales. La tasa mayor de progradación ocurre en el sector este del Delta, entre la desembocadura del caño Araguao y la boca del río Grande en el Atlántico. Este sector por su configuración espacial, está relativamente protegido de la acción de la fuerte corriente de Guyana, por lo que la tasa de avance hacia el Atlántico es del orden de 20 m por año. (Van Andel, 1967). Mientras que en el sector comprendido entre la boca del caño Araguao hasta el estuario de Pedernales, la fuerte dirección y velocidad de la corriente de Guayana que pasa muy cerca de la costa en dirección noroeste, reduciendo el avance de este sector de la costa del Delta Inferior a una tasa no mayor de 10 m por año (Warne, 2000a).

Gradualmente, los sedimentos depositados en el extremo noroccidental de la península progradante de Mariusa, son estabilizados por la colonización y establecimiento de un conjunto de especies de manglares, cuyo establecimiento es facilitado por la especie pionera *Spartina alterniflora*. El proceso sucesional comienza con la colonización y establecimiento temprano de *S. alterniflora* seguido en secuencia por los propágulos de *Avicennia germinans* y posteriormente por los de *Laguncularia racemosa* hasta culminar a lo largo del tiempo, en una comunidad de manglar más estable, si la frecuencia de las perturbaciones naturales y antrópicas lo permiten. En vista que en Venezuela, no se conocen los atributos ecológicos de esta interesante especie se considera conveniente destacar estos antes de caracterizar su participación como especie pionera un proceso de sucesión primaria.

La gramínea *Spartina alterniflora* presenta un rango de distribución centrado en las costa este tanto del Norte como de Suramérica. (Costa & Davy, 1992). En el sur de Florida y de Brasil comunidades de esta especie limitan con los manglares, cuando el dosel de estos es relativamente abierto puede establecerse en su interior. También ocupan las secciones más bajas de los planos intermareales donde coexiste frente a las comunidades de *Rhizophora mangle* en el sur de Florida en la sección más baja del plano de marea y periódicamente inundada por la acción de esta. En Venezuela solo se ha colectado dos veces, en caño Mariusa y en el plano de marea adyacente al puerto de Capure. Está la gramínea perenne remplaza a las comunidades de manglar cuando las temperaturas del aire alcanzan valores por debajo de 0 °C a lo largo de las costas de baja energía cinética del este de los Estados Unidos y del Golfo de México. La especie tolera y crece en un amplio rango de salinidad y se reproduc-

ce por semillas así como por mecanismos de propagación vegetativa mediante rizomas. Las semillas flotan en el agua salobre y son dispersadas por las corrientes litorales así como también, adheridas a las plumas y en las patas de las aves marinas costeras. (Broome *et al.*, 1974). Después que *S. alterniflora* se establece o coloniza un sitio por semillas, se propaga vegetativamente por la actividad de los rizomas, lo cuales aportan una biomasa considerable y mayor que las de las raíces al compartimiento subterráneo. La gramínea puede tolerar hasta 12 horas de sumergencia por las aguas marinas y en los pantanos salobres de la costa este de los Estados Unidos ocupa la sección más baja del plano de marea. La especie tiene dos formas de crecimiento, una alta de hasta 1.40 m y otra baja de 0.40 m cuya expresión no tiene base genética, quizás esto es controlado por variables ambientales, como el potencial de oxidoreducción, niveles de salinidad y de amonio, del sustrato del plano de marea (Mendelsohn & McKee, 2000; Daehler & Strong, 1994). El mayor aporte a la biomasa subterránea es dirigido a los rizomas, esta propiedad le permite estabilizar y consolidar los sedimentos marinos y elevar gradualmente su altura sobre el nivel medio del mar. La especie es una de la más importante en la conformación de los denominados pantanos salobres que sustituyen las comunidades de manglar cuando las temperaturas del aire en el invierno disminuyen por debajo de 0 ° C en los ambientes costeros de baja energía cinética en la costa Oriental de los Estados Unidos y el Golfo de México. Su productividad primaria es elevada y una fracción importante del componente del detritus orgánico producido, se incorpora por la actividad de las mareas a la cadena trófica marina.

El rol de *Spartina alterniflora* como especie pionera y facilitadora del establecimiento de los propágulos de *Avicennia germinans* y *Laguncularia racemosa*.

En el extremo noroccidental de Punta Mariusa se reconocieron un conjunto de círculos pequeños y aislados unos de otros con un diámetro que variaba entre 20 a 40 cm. Los más pequeños constituyen el primer frente de avance de un proceso sucesional y quedan cubiertos por agua salobre, durante los dos períodos de marea alta en 24 horas, que distinguen el régimen de mareas meso mariales y semidiurnas del Delta del Orinoco. Sin embargo, la gramínea *Spartina alterniflora* puede tolerar hasta 12 horas continuas de sumersión en aguas salobres. También se debe considerar, que previa a la colonización de los sedimentos por parte de las semillas estas deben ser depositadas por las corrientes litorales a lo largo de un eje preferencial, el cual tiende a conformar un banco convexo subacuático de varios metros de ancho que limita a su vez, con un área marina costera de mayor profundidad. Es solo en las áreas más convexas del banco subacuático

donde que por sucesivas acumulaciones sobre el tope del banco, se alcanza un umbral de poca profundidad de lámina de agua salobre que facilite la colonización y establecimiento de las semillas durante los dos períodos diarios de marea baja. Una vez establecida por semilla, la gramínea se propaga mediante la actividad vegetativa de los rizomas periféricamente y el diámetro del círculo se incrementa progresivamente. Unos de los atributos que distingue a esta especie es la capacidad de elevar progresivamente el sustrato que coloniza mediante dos mecanismos:

1-. La captura de los sedimentos y los propágluos de *A. germinans* suspendidos y transportados por la corriente litoral de Guayana y las mareas al hacer contacto con la superficie rugosa constituida por la densa trama de culmos asociados a la biomasa aérea de *S. alterniflora*.

2-. La asignación preferencial del carbono fotosintético a los órganos subterráneos (rizomas y raíces) de esta planta con metabolismo fotosintético de tipo C₄ y con una productividad primaria de 12.8 Tn/ha/año por lo que la relación o cociente de la dividir la biomasa subterránea anual producida entre la aérea es de 2.6/1 (Darby & Turner, 2007).

A continuación, se caracteriza la secuencia de cambios que se registran desde el actual extremo o punta noroccidental de Mariusa, la cual limita con el estuario, hasta 7 Km hacia el interior de éste, a lo largo y en dirección paralela a la costa de la península mencionada.

En el extremo de ésta, donde aun no se reconoce una superficie de sedimentos visibles durante los períodos de marea alta, lo primero que coloniza dicho sustrato cuando por efectos de la marea, se retira la pequeña lámina de agua que los cubre durante gran parte del día es la gramínea *S. alterniflora*. Dicha especie, conforma por mecanismo de propagación vegetativa, círculos de 0.2 a 0.5 m de diámetro, separados unos de otros por distancias que varían entre 1 a 4 m. Los círculos aumentan de tamaño progresivamente en la medida que se incrementa el tiempo posterior a su colonización inicial. En dirección hacia el interior del estuario de Mariusa el cual se ha ido colmatando progresivamente, se reconoce otra fase, en la cual están presentes individuos de *A. germinans*, con altura de 0.5 a 1 m, los cuales se disponen espacialmente separados entre sí y en las áreas que quedan disponibles entre los círculos ocupados por dicha gramínea. A esta fase, le sigue otra más hacia el este, en la cual los círculos aumentan de diámetro la distancia entre estos disminuye y ya las plántulas de *A. germinans* y *L. racemosa* comienzan a establecerse dentro de los círculos de *S. alterniflora* de mayor tamaño y de mayor numero de estos por área, se produce la coalescencia lateral de los círculos se constituye una franja de un herbazal gramoide de pantano salobre relativamente continua con salien-

tes semicirculares originadas por la unión lateral de las distintas colonias de la gramínea, sector limita con las aguas relativamente más profundas del estuario (Figura12).



Figura 12. En el fondo, en dirección norte, ya se ha conformado un herbazal bajo denso gramoide salobre de pantano de *S. alterniflora*. En este se reconocen individuos juveniles de *A. germinans* de 2 a 3 m de altura al cual se han incorporados otros de *L. racemosa*. Este herbazal hace contacto por el norte con el Océano Atlántico, mientras que en dirección sur, los círculos de *S. alterniflora* colonizan las aguas del estuario de Mariusa.

Atrás y paralelamente al herbazal, se reconoce una primera franja de un matorral bajo denso de *L. racemosa*, la cual es seguido por dos franjas de matorral medio y bosque bajo denso de manglar donde es dominante *A. germinans* de marea previamente colonizado por una generación anterior de un herbazal bajo denso gramoide salobre de pantano y conformado por un mecanismo similar en el borde sur de la península de barro.

En la medida que se avanza, hacia Mariusa, el proceso de colmatación del estuario se hace más evidente. Más hacia el este en la sección de mayor edad del promontorio de barro, están presentes matorrales altos densos de manglar de *A. germinans* que originan un conjunto de pequeños de canales de marea que comunican las aguas del Atlántico al norte con las del promontorio de barro y el plano parcialmente colmatado de estuario que limita con la margen sur o izquierda del promontorio de Mariusa. Los canales de marea presentan una dirección noreste suroeste y son claramente evidentes durante los períodos de mareas bajas. El proceso avanzado de colmatación de la sección central del estuario ha promovido un reclutamiento diferencial, de las dos especies más tempranas de manglar, donde las cohortes de *A. germinans* se establecen en los bancos bajos de marea que limitan cada uno de los canales de marea y las de *L. racemosa* lo hacen en las secciones bajas adyacentes a los canales de marea. El resultado final de estos procesos de colonización y establecimiento de sedimentos recientemente progradados a lo largo del tiempo, es la gradual eliminación de los individuos de *L. racemosa* por los de *A. germinans* a consecuencia de los mecanismos de interferencia compe-

tida que se generan entre los individuos de las dos especies por el recurso luz, siempre y cuando algún tipo de perturbación natural no afecte mayoritariamente a la especie de mayor altura y biomasa constituida por *A. germinans* (Figura 13).



Figura 13. En primer plano, se presenta un matorral bajo denso de manglar de *A. germinans* y *L. racemosa* el cual limita por el norte con la costa Atlántica

En la costa este de la laguna estuarina mencionada, se presenta una franja continua de unos 6 m de ancho de un matorral medio denso de *L. racemosa*, con una altura de 4.5 m el cual le siguen dos más en secuencia de *A. germinans*, con 6 y 10 m respectivamente, para luego finalizar con un manglar medio denso de la misma especie con una altura media de 15 m. Esta secuencia de comunidades se relaciona con la edad de la deposición de sedimentos y el avance hacia el noroeste del promontorio de barro de Mariusa (Figura 14).



Figura 14. Se presentan una etapa mas tardía en el tiempo de un bosque medio medio de *A. germinans* donde los individuos de *L. racemosa* si están presentes se encuentran restringidos en los claros y con muy baja densidad poblacional.

Finalmente tal como ya ha sido suficientemente discutido los propágulos producidos por los individuos adultos del bosque alto medio de *A. germinans* no se reclutan bajo su propia sombra a menos que se produzcan vientos huracanados que destruyan extensos sectores de este tipo de manglar, tal como ha ocurrido en el pasado en las secciones costeras del Delta Inferior. Si este tipo de perturbación masiva no ocurre, los bosques altos medios de *A. germinans* son progresivamente colonizado por

los propágulos de las distintas especies del género *Rhizophora*, los cuales son más tolerantes a la sombra y cuando se produce la muerte de los individuos adultos de *A. germinans* por la acción de rayos, senescencia avanzada y la acción de vientos fuertes los claros que se conforman dependiendo del tamaño, pueden facilitar nuevos reclutamientos de plántulas y juveniles de *A. germinans* y *L. racemosa*, así como estimular una mayor tasa de crecimiento de los individuos juveniles y subadultos de las distintas especies de *Rhizophora* ya presentes en la estructura vertical de esta comunidad (Figura 15).



Figura 15. Se presentan un bosque alto medio dominado por *Rhizophora harrisonii* el cual representan la etapa mas tardía del proceso sucesional planteado. En los claros grandes de este tipo de manglar, se han establecido parches de la palma *Roystonea oleracea* lo que indica niveles de salinidad relativamente bajos, típicos de este sector de Delta del Orinoco, presente al sur del estuario de Mariusa

Los Bosques y Matorrales del Sector Merejina entre la Boca del Araguao y el río Grande, Delta Inferior.

El sector del Delta del Orinoco discutido hasta ahora, está comprendido entre la sección de los caños Manamo y Mariusa. Este se caracteriza por una mayor distancia de separación de los distintos distributarios que lo drenan al aumentar la distancia de separación entre estos, en la medida que se alejan del ápice del Delta, así como el mucho menor aporte de sedimentos limo-arcillosos en suspensión transportados, que originalmente solo representaban el 15 % de los 200×10^6 Tn/año que provienen de la cuenca del río Orinoco, con un área de más de 1.1×10^6 km². El origen de este fenómeno posiblemente está relacionado con la inclinación experimentada por el Delta asociada con los movimientos tectónicos que se originaron mediante el contacto lateral de la placa del Caribe con la de Sur América, lo que dio origen al levantamiento de la Serranía Oriental en el Mioceno Superior y el paralelo gradual desplazamiento del río Orinoco hacia la sur, hasta su contacto con la rocas ígneas metamórficas de la sección basal del escudo de Guayana. A esto hay que añadirle en los tiempos recientes, el cierre del caño Manamo, lo que trajo como consecuencia el desplazamiento de las aguas y los sedimentos

del caño con un caudal que en el período de lluvia es de 4000 m³/seg., hacia el caño Macareo y al río Grande del Orinoco.

El sector conocido como Merejina, ocupa una extensa área con una forma de triángulo invertido, comprendida entre la bocas o desembocaduras del caño Araguao y la del río Grande al Atlántico, con un área aproximada de 2.519 Km². Este sector está constituido por un conjunto de islas de reciente formación, a través de un proceso de activa progradación de sedimentos, aportados por el río Grande y sus distributarios. Dichas islas, se ubican el sector más ancho del estuario en su contacto con la fachada Atlántica.

Este extenso sector del Delta presenta un mismo origen sedimentológico, el cual está controlado primordialmente por los aportes del río Grande y sus distributarios. A lo largo de este, se transportan cerca del 85 % de las aguas y de los sedimentos que exporta anualmente la cuenca del Orinoco al Océano Atlántico. De estos últimos, 50 % se depositan en este sector del Delta, lo que contribuye a la conformación de nuevas islas de estuarios en el extenso ambiente estuarino que se origina entre el caño Araguao y el río Grande (Van Andel, 1967; Danielo, 1976; Bureau of Economic Geology, 1999). El río Grande aporta en su desembocadura al Atlántico el 42 % o 84 x 10⁶ toneladas restantes de los sedimentos limo-arcillosos aportados por toda la cuenca del río Orinoco. Estos se unen con los 200 x 10⁶ Tn/año que la corriente de Guayana trae de los 600 x 10⁶ Tn/año que originalmente aporta el río Amazonas al mismo Océano Atlántico.

La extensa subregión natural del Delta, que en forma de un gran embudo constituido por el estuario que se abre al Atlántico y ubicado entre la desembocadura del caño Araguao y la del río Grande, representa un ambiente desposicional deltaico distinto al resto del Delta del Orinoco. Este sector se encuentra regulado por un significativo aporte aluvial de sedimentos del orden de o 84 x 10⁶ Tn/año proveniente de la cuenca del mismo río, que se combina con un fuerte régimen mesomareal asociado a una extensa red de caños difluentes. Estos, en la mayoría de los casos, limitan con islas que se han originado por la acción combinada de las mareas y los sedimentos provenientes del desborde lateral, tanto por la acción de las mareas, como los aportados por los numerosos caños que la drenan, durante el período de lluvia. Dicho proceso, ha condicionado que la gran mayoría presenten suelos minerales del tipo de los Hydraqents, Fluvaquents y Sulfaquents y sólo se presentan suelos orgánicos, en las partes centrales de islas de gran tamaño (MARNR, 1979).

El ambiente deltaico que se ubica a lo largo de la costa de la sección central del Delta que se extiende desde la Boca del caño Araguao hasta el estuario de Pedernales, es totalmente distinto al ya discur-

tido, y se denominará para el presente trabajo como la región de Merejina. En esta sección costera del Delta Inferior la génesis y la conformación de los depósitos deltaicos en forma de promontorios o penínsulas progradantes de barro (como es el caso de Punta Pescador y Punta Mariusa orientadas) en dirección noroeste, y el avance del frente de deposición de sedimentos en la misma dirección, está controlado por la acción combinada de los vientos Alisios y los aportes de sedimentos en suspensión transportados por la corriente de Guyana, la cual se mueve paralela a la costa en la misma trayectoria citada.

Consideraciones generales en relación al medio ambiente y su interacción con las comunidades de bosques y matorrales presentes en el sector Merejina.

La predominancia de suelos minerales y la diaria acción de las mareas en inundar con agua predominantemente dulce, extensas áreas de este sector, ha traído como consecuencia, que algunos autores, hayan propuesto denominar las comunidades boscosas no constituidas por manglares, como "bosques de marea" (Prance 1979; Prance & Lovejoy 1985). Sin embargo el autor prefiere denominar a estos bosques de pantano, como fue originalmente propuesto por Beard (1944), seguido por Fanshawe (1952), Bacon (1990) y González (1999a,b).

Los bosques de marea se caracterizan por presentar los siguientes atributos:

- Suelos predominantemente minerales limo-arcillosos, a consecuencia de los aportes periódicos de estos sedimentos a las islas de estuarios por la acción de la marea alta o por desborde de los caños durante el período de lluvia. La condición descrita determina que los suelos estén permanentemente saturados de agua o con una lámina de agua de poca profundidad sobre la superficie de estos.
- La saturación permanente de los suelos, inhibe la evolución pedogenética de éstos, los cuales se caracterizan por una baja capacidad de sustentación. Asimismo, el poco desarrollo pedogenético, condiciona la presencia de suelos del tipo de los Entisoles asociados a los grandes grupos de los Hydraqents, Fluvaquents y Sulfaquents.
- Los bosques de pantano asociados a los suelos minerales permanentemente saturados de agua, se diferencian florísticamente de los asociados a suelos orgánicos por la presencia de especies indicadoras como *Erythrina fusca*, *Pentaclethra macroloba* y *Carapa guianensis*. Mientras que las dominantes, constituidas por *Pterocarpus officinalis* y *Sympodia globulifera*, pueden crecer también en suelos orgánicos.
- Presencia de suelos orgánicos en caños secundarios y terciarios drenados por aguas negras.

- Los bosques de pantano en suelos orgánicos (Histosoles) presentan un alta abundancia de individuos adultos de *P. officinalis* y *S. globulifera*, aunque se diferencian de los bosques sobre suelos minerales por un conjunto de especies indicadoras como *Diospyros lissocarpoides*, *Cajophyllum brasiliense*, *Tabebuia insignis* var. *monophylla*, *Euterpe precatoria* y *Bactris campestris*. Esta última, indicadora de los bosques de pantano sobre las planicies de turba, en particular en la región natural del Delta conocida como la Planicie Cenagosa Nororiental.

Otra característica del Sector Merejina, es que la cantidad de sedimentos transportados y aportados lateralmente a las islas de estuarios por la densa red distributarios del Orinoco, influyen en la naturaleza principalmente mineral de los suelos. Estos a su vez, en combinación con el régimen hídrico, controlan la composición florística de los bosques adyacentes a ambas márgenes. Así, aún después de haber recorrido 43 Km, desde el puerto de Volcán cerca de Tucupita a la boca del caño Merejina, aun están presentes especies típicas de los planos aluviales del Delta Superior como es el caso de *Spondias mombin* (“Jobo”), *Triplaris weigeltiana* (“Palo de María”), *Inga edulis* (“Guamo bejuco”), así como *Erythrina fusca*, comunes de las estrechas planicies cenagosas que limitan con los planicies de turba que ocupan la mayor parte del Delta Medio, también presente en el Delta Superior. Estas especies forman parte de los bosques que ocupan las márgenes de los caños, independientemente estén o no impactados por actividades antrópicas.

Interacción entre los Bosques de Manglar y los de Pantano con la variable salinidad y otras que intervienen en la regulación de su disposición espacial.

Otro atributo de este sector del Delta es la continua progradación de sedimentos, tanto arcillo-limosos, como arenosos, en el extenso estuario que se forma en la desembocadura de los caños que drenan este sector, en el Océano Atlántico. En los últimos treinta años, se han conformado nuevas islas en dicho estuario. La relativa juventud de estas, se reconoce por la presencia de distintas franjas de una comunidad sucesional de manglar, con alturas que varían de unos pocos metros, hasta 30 m, la cual está constituida por *R. harrisonii* y *R. racemosa* (Figura 16). Entre las islas de reciente conformación más cercanas a la fachada Atlántica y las que se ubican hacia el oeste del estuario mencionado, se establece un gradiente de salinidad en la misma dirección, tanto lateral como horizontalmente, el cual condiciona cambios graduales en la estructura florística de la vegetación, predominantemente boscosa. Las de más reciente conformación, están totalmente cubiertas por distintas cohortes de dos especies de *Rhizophora* ya mencionadas, mientras que en las ubicadas más hacia el oeste, dichas comunidades de manglar son gradualmente sustituidas, primero por bosques altos densos de pantano de *P. officinalis* y en la medida en que disminuye aun más la salinidad, los bosques monoespecíficos de esta última especie, se enriquecen gradualmente con un conjunto de especies arbóreas intolerantes a la salinidad.



Figura 16. Vista aérea de una isla de estuario de reciente conformación cubierta por una comunidad sucesional de manglar conformada por 2 especies del género *Rhizophora*. *R. racemosa* y *R. harrisonii*. Note hacia el centro de la comunidad de manglar un bosque aun joven de *Pterocarpus officinalis* donde los altos valores de lluvia han lixiviado y diluido los niveles de salinidad

Así, en este sector donde en río Grande del Orinoco conforma un estuario en la desembocadura al Océano Atlántico, se producen cambios horizontales en la estructura de la vegetación, en la misma dirección de los caños de marea desde el noreste más cerca del Océano Atlántico con una salinidad relativa de las aguas mayor la cual experimenta una rápida dilución con agua dulce en dirección suroeste aguas arriba de los caños de marea. En dicha dirección, los bosques de franjas o ribereños de manglar predominantemente conformados por *R. harrisonii* y *R. racemosa*, experimentan una reducción lateral en el ancho que ocupa esta comunidad a ambas márgenes del los caños y en el plano de marea adyacente de la isla en consideración.

Las comunidades de manglar son sustituida gradualmente, tanto lateralmente, como aguas arribas de los caños, por un bosque alto denso de *P. officinalis*, el cual cerca de la fachada Atlántica presenta un estrato emergente constituido por individuos de 25 a 30 m de altura de *R. harrisonii* y *R. racemosa* y en algunos casos con la presencia de *A. germinans* de similar porte y altura (Figura 17). En ambas direcciones el agua disminuye la salinidad, aguas arriba de los caños de marea y la comunidad de bosque alto medio de manglar ya mencionada, se limita a una estrecha franja no mayor de 5 m mientras que el bosque alto medio de *P. officinalis* y *S. globulifera* que le continua en el plano de marea adyacente, se enriquece gradualmente en especies arbóreas que no toleran niveles de salinidad en el rango de 5 a 10 partes por mil, conformando un bosque de pantano con *Andira inermis*, *Terminalia dichotoma*, *Carapa guianensis* y la presencia de las palmas *Manicaria saccifera* y *Euterpe oleracea* (Figura 18).



Figura 17 Bosque alto denso de pantano de *Pterocarpus officinalis* asociado a islas de estuarios recientes del sector Merejina.

Se quiere destacar que entre el bosque prácticamente monoespecíficos de *P. officinalis* presente en las islas cercanas a la fachada Atlántica y el último descrito, existe un gradiente con relación al aumento en la riqueza de especies asociadas a este tipo de bosque. El enriquecimiento progresivo de especies distintas a las de mangles, está correlacionado positivamente con la dilución que experimenta la salinidad hacia al suroeste del sector. La

tendencia comentada, se manifiesta por la aparición dentro de la estructura florística de dicho bosque, de pocos individuos de *S. globulifera*, con un estrato arbóreo inferior, constituido por la palma *Manicaria saccifera*, cuando aun los niveles de salinidad varían entre 10 y 5 % (González, 2003b). ver Figura 16. En la medida que dicha variable disminuye y alcanza valores cercanos a cero, aumenta gradualmente la frecuencia de aparición de otras especies arbóreas como las ya mencionadas. Los niveles de salinidad que se han reportado para los bosques de *P. officinalis*, varían entre 2 a 10 % para el caso de la Isla de Guadalupe y Puerto Rico (Febvay & Ker-marrec, 1978; Álvarez López, 1990).



Figura 18. Se aprecia el sistema de raíces en forma de zancos *Symploca globulifera* dentro de un bosque de pantano de *Pterocarpus officinalis*. Se destaca la abundancia de la palma *Manicaria saccifera*. Estas especies colonizan y se establecen el bosque de pantano de *P. officinalis* aguas arriba de los caños de marea que distribuyen el caudal de agua dulce aportado por el río Grande.

Asimismo, lateralmente y a ambas márgenes de los caños muy cerca de la desembocadura de éstos al estuario que limita con el Océano Atlántico, se producen cambios marcados en la estructura florística de las comunidades boscosas, en espacios relativamente cortos. Así, se reconocen distintas franjas paralelas de comunidades vegetales. De éstas, la primera, adyacente a ambos bordes del caño de marea, está constituida por un bosque alto medio de manglar de *R. harrisonii* y *R. racemosa*, que dependiendo de los niveles de salinidad del agua intersticial, puede conformar una franja de ancho variable, aunque no mayor de 15 m. A este le sigue, un bosque alto denso donde el 90% del estrato arbóreo superior, está conformado por individuos de 20 a 25 m de *P. officinalis*, el cual puede estar acompañado por unos pocos individuos de similar altura de *S. globulifera* y con la presencia de un estrato arbóreo inferior conformado mayoritariamente, por individuos de 5 a 8 m de *M. saccifera*. Esta comunidad, muestra un estrato arbóreo emergente donde están presentes individuos de cerca de 30 m de altura de *R. harrisonii* (González, 2003b). A esta segunda franja de cerca de 50 m de ancho le sigue otra con la misma estructura vertical, aunque con la diferencia, que ya no existe el estrato emergente de la especie de mangle mencionada. Esta última, está constituida por un bosque alto denso de *P. officinalis*.

lis, el cual ocupa un ancho de cerca de 100 m. A esta secuencia de comunidades, le continua hacia el interior de la isla, un bosque en el cual disminuye abruptamente la densidad y frecuencia de aparición de *P. officinalis* y dicha comunidad mencionada, es remplazada por un bosque alto medio, el cual presenta un estrato arbóreo superior, dominado por *S. globulifera*, *Terminalia dichotoma*, *Virola surinamensis* y *Hernandia guianensis*. Lo más característico de esta comunidad boscosa, es la alta frecuencia de aparición de individuos de 12 a 15 m de la palma *Euterpe oleracea* y la presencia de un estrato arbóreo inferior de 8 a 10 m, constituido por *Manicaria saccifera*. La presencia de distintas franjas de comunidades boscosas dispuestas lateralmente a partir de a orilla del caño, está asociada a cambios a los niveles de salinidad del agua intersticial, la cual varía de 10 a 8 % a en la primera franja, constituida por un bosque alto medio de manglar y gradualmente disminuye a cero en el último tipo de bosque previamente descrito.

En general, una vez que los niveles de salinidad disminuyen a niveles imperceptibles, son los bosques de pantano relativamente ricos en especies, los que ocupan la mayor parte del área de Merejina. Estos, están constituidos básicamente por bosques de altos a medios, cuya dominancia florística está siempre asociada a la presencia de numerosos individuos de *P. officinalis* y *S. globulifera*, especies arbóreas que conforman la matriz fundamental de los bosques de este sector del Delta. Ambas especies, constituyen las dominantes del estrato arbóreo superior de esta comunidad, las cuales generalmente están acompañadas por *Carapa guianensis*, *Lonchocarpus sericeus*, *Terminalia dichotoma* y *Pentaclethra macroloba*. A su vez, *P. officinalis* y *S. globulifera*, también constituyen las dominantes de los bosques de pantano presentes en las planicies de turba de otros sectores del Delta del Orinoco.

Otra característica que distingue la estructura florística de los bosques de pantano de este sector del Delta, es la aparición con una alta frecuencia de extensos palmares de *Manicaria saccifera*, *Euterpe oleracea* y *Mauritia flexuosa*, y con menor frecuencia de *Euterpe precatoria*, *Socratea exorrhiza*, *Attalea maripa* y *Oenocarpus bacaba*. Hacia la costa, en las áreas más iluminadas de los bordes de los caños puede estar presente *Bactris major*, mientras que en los claros del bosque, es frecuente encontrar *Heliconia pendula*.

Particularidades de *Rhizophora racemosa* y *Rhizophora harrisonii* como especies colonizantes y la ubicación espacial de las especies de manglar en el sector Merejina.

Otro hecho distintivo de este sector, es la prácticamente ausencia de *L. racemosa* y *C. erectus*. La primera, es muy común particularmente en el estuario de Pedernales en el Delta Inferior, donde existen

procesos de activa progradación de sedimentos, asociados a la conformación de islas y bancos de estuarios, siempre y cuando estos estén protegidas de la acción directa de la energía cinética del oleaje, condición siempre presente en los estuarios. Asimismo, es necesario que se mantenga en el tiempo, la fuente de sedimentos y que la progradación activa de estos, permita que queden parcialmente expuestos durante las mareas bajas. *L. racemosa* tiende a ser la primera que coloniza los sedimentos recientemente depositados en la localidad asociada al estuario de Pedernales. Mientras que *C. erectus* puede formar parte de los matorrales mixtos de manglar dominados por *A. germinans* y *L. racemosa* en bancos arenosos en algunas de las islas del estuario mencionado. *A. germinans*, también actúa como colonizante junto con la gramínea *Spartina alterniflora* y *L. racemosa* en el sitio de activa progradación asociado a la barra de Mariusa. Sin embargo, un hecho resaltante en el sector del Delta conocido como Merejina, es que el rol de especies colonizantes lo cumplen únicamente, los propágulos de *R. harrisonii* y *R. racemosa*. Ambas, actúan como especies sucesionales tempranas en las áreas estuarinas que limitan con el Océano Atlántico, generalmente asociadas con sedimentos depositados en sectores muy poco profundos, en sitios protegidos del oleaje y con una fuerte tendencia a permanecer inundados aún durante marea baja.

En otros casos, la comunidad sucesional de manglar constituida por las dos especies de mangle mencionadas está limitada por un caño de marea, el cual divide e inunda dos veces en un período de 24 horas, el plano sedimentario recientemente progradado. En el sector Merejina, *L. racemosa*, solo se detectó en un sitio muy localizado a lo largo de un sector costero de la isla Iduburojo, mientras que *C. erectus* no fue reconocida en ninguno de las localidades costeras visitados. En la mayoría de los casos, las áreas de progradación colonizadas por las dos especies de *Rhizophora*, generalmente están precedidas por un herbazal permanentemente inundado monoespecífico de *Crinum erubescens* y en algunas ocasiones, dicha comunidad de manglar joven está rodeada por una franja de 2 a 3 m de ancho de *Cyperus giganteus* (Figura 14).

La presencia como especie colonizante de *R. racemosa*, es indicativa de los bajos niveles de salinidad, que se presentan en las islas que limitan con el frente Atlántico, ya que de las tres especies de *Rhizophora* presentes en Delta del Orinoco, *R. racemosa*, es la que alcanza su óptimo de crecimiento, en localidades asociadas con niveles relativamente bajos de salinidad. Con relación a *Avicennia germinans*, es importante destacar que dicha especie es predominante, en los bordes costeros que en forma continua, se extienden y limitan con la fachada Atlántica en los sectores norte y noroccidental del Delta, como es el caso de toda la costa de Punta

Pescador y el sector costero de la barra de Mariusa. Sin embargo, en el sector Merejina, donde no existen extensos planos costeros continuos por estar éste constituido, por un conjunto de islas de estuarios y de la acción del oleaje costero, dicha especie ocupa extensiones relativamente pequeñas y más bien alejadas de la costa, como es el caso de la isla Iduburojo, donde la comunidad de manglar de *A. germinans* se ubica detrás de conjunto de cordones litorales arenosos que limitan con la costa norte de dicha isla.

La interacción entre el Delta del Amazonas con el del Orinoco y su relación con la dinámica de las comunidades de manglar.

Las costas del Delta del Orinoco y las del Delta del Amazonas están interrelacionadas, en virtud que el último constituye la principal fuente de sedimentos que permite la progradación hacia el Atlántico del Delta del Orinoco y la conformación de los planos de marea que son colonizados por las distintas especies de manglares. El Delta del Amazonas aporta 600×10^6 Tn/año de sedimentos limo-arcillosos en suspensión provenientes de los Andes y que la corriente de Guyana transporta desde el Delta subacuático del Amazonas hacia el noroeste. A todo lo largo de la costa de la Guayana Francesa, Surinam y Guyana va aportando a lo largo de su recorrido de 1600 km hasta la boca del río Grande del Orinoco parte de los sedimentos finos transportados en suspensión en forma de promontorios y bancos de barros. Este hecho condiciona que entre las tres Guayanias se quedan o se comparten 400×10^6 Tn/año. Sobre la base de lo ya planteado cuando la corriente de Guyana alcanza la boca del río Grande del Orinoco aun transporta 200×10^6 Tn/año, a los cuales se le incorporan los 63×10^6 Tn/año que aporta el río Grande al Atlántico, después que cerca de 85×10^6 Tn/año se depositan en el Delta propiamente dicho. Los sedimentos limo-arcillosos en suspensión transportados por el Orinoco en su mayoría provienen principalmente de la Cuenca Andina del Delta del Orinoco.

Toda la costa este de Suramérica comprendida entre la desembocadura del Delta del Amazonas y la boca del río Grande, con una extensión de 1600 km de largo representa la costa con mayor contenido de sedimentos finos en suspensión por litro del mundo.

Esta importante carga anual de sedimentos de 263×10^6 Tn/año contribuyen a la progradación anual del Delta del Orinoco hacia el Atlántico mediante el incremento tanto en ancho como en longitud de las penínsulas o promontorios de barro en la medida que la acción de las mareas y el oleaje transportan hacia la costa del Delta Inferior al oeste de la boca del caño Araguao, parte de los sedimentos transportados en dirección noroeste por la corriente de Guyana. Paralelamente la fuerte corriente litoral de

Guyana orientan en la misma dirección los sedimentos que progradan en el extremo terminal de ambos promontorios de barros (Punta Mariusa y Punta Pescador)

Se estima que cerca de la mitad de los 263×10^6 Tn/año transportados en dirección noroeste se deposita entre la plataforma deltaica, el prodelta y la costa del delta entre la Boca del Caño Araguao hasta el estuario de Pedernales, mientras que la otra mitad se sedimenta en el Golfo de Paria. Solo una pequeña fracción de sedimentos en suspensión continúan a lo largo de la costa oriental de Trinidad para luego dirigirse a la costa del Mar Caribe (Van Andel, 1967; Bureau of Economic Geology, 1999).

Asimismo, en el estuario del río Grande y en menor proporción en de Pedernales las corrientes de marea incorporan parte del material en suspensión de la corriente de Guyana los cuales se incorporan a los aportados por el río Grande del Orinoco de 85×10^6 Tn/año que se quedan anualmente en la sección del Delta transportados por numerosos distributarios de segundo orden comprendida entre la boca del Caño Araguao y la del río Grande.

Esta elevada cantidad de sedimentos limo-arcillosos contribuyen a la conformación de un conjunto de islas de estuarios tanto subactuales como actuales, que han ido creciendo y avanzando hacia la sección más oriental del extenso estuario comprendido entre la boca del caño Araguao al oeste y el río Grande del Orinoco al este, a consecuencia de la protección brindada por un promontorio de barro estabilizado por una vegetación de manglar que se ubica al este de Punta Barima y al norte de caño del mismo nombre.

A lo largo de la costa del Delta entre Boca de Araguao y el estuario de Pedernales así como en la sección costera que limita con el Golfo de Paria conocida como la Planicie Cenagosa Nororiental, se detectan secciones que está en retroceso, mientras que en otras ya discutidas se encuentran en activa progradación. Destaca el sector del Delta Inferior ubicado a 8.8 km al sureste de Punta Tolete y la Barra de Cocuina, donde se encontró una sección de la costa adyacente al Atlántico conformado por un parche relativamente estrecho de bosque de manglar medio denso dominado por *R. harrisonii*, con una extensión de ca. 6.5 km. (Figura 19).

La acción de oleaje en este sector deja el material más pesado constituido por la arena mientras que la contra ola o también denominada resaca, se lleva los materiales más finos limo-arcillosos y lo arrastra al cuerpo de agua marino. Este proceso a lo largo del tiempo conforma una playa relativamente estrecha de arena que bordea el sector costero sometido a un proceso de retroceso de las comunidades de manglar por causa de la erosión costera. La comunidad de manglar en el sector en consideración, es

bastante estrecha con respecto a su ancho que varía entre 500 a 100 m y esta limitada por el sur por herbazales de pantano de *Lagenocarpus guianensis*. Este parche de bosque de manglar alterna con otro similar desde el punto vista fisionómico y florístico separado del anterior por una distancia de 3 km. La comunidad de plantas que lo separa esta constituido por un herbazal medio denso de pantano de *Lagenocarpus guianensis* y *Blechnum serrulatum*.



Figura 19. En primer plano un bosque alto denso de manglar de *Rhizophora harrisonii* y *Rhizophora mangle* sometido a un proceso de erosión costera en el sector del Delta Inferior ubicado a 8.8 km al sureste de Punta Tolete.

En este sector, existen 39 km de costa que se extiende hasta la barra de Cocuina donde las tres estrechas comunidades o parches de manglar de *R. harrisonii* que limitan con la costa de este sector del Delta Inferior están separadas por herbazales de medios a altos densos de *Blechnum serrulatum* o en combinación con *L. guianensis* que pueden estar interrumpidos por individuos de *Tabebuia insignis* var. *monophylla*.

Estos herbazales de pantano limitan directamente con el Atlántico donde están precedidos por una franja arenosa de no más de 1 m de ancho, mientras que en otros sectores costeros donde previamente fue erodida la estrecha franja de manglar citado, los herbazales que limitan con la estrecha franja arenosa que los separa de las aguas del Atlántico están constituidos por herbazales de pantano de *Blechnum serrulatum*. En algunos casos el sustrato de turba que originalmente soportaba el herbazal de pantano queda expuesto cuando baja la marea. Este fenómeno indica que la erosión se ha llevado parte de la comunidad del herbazal de pantano más cercano a la costa en retroceso.

Otra región del Delta donde alternan franjas de comunidades de manglar en retroceso por la erosión del oleaje con sectores relativamente estables, se ubican en la región conocida como la Planicie Cenagosa Nororiental. El sector analizado, corresponde a la sección costera (donde limita con las aguas del Golfo de Paria entre el norte de la isla

Venado y Punta Campana). En este sector, toda la sección costera está ocupada por un bosque de manglar de *Avicennia germinans* de alto a medio. En esta comunidad de manglar, a causa de la muerte diferencial de los individuos adultos por la acción de los rayos, vientos y ataque de insectos ha producido claros de 30 a 50 m de diámetro. Los claros que se originan, son colonizados por *L. racemosa*, la cual conforma un estrato arbóreo inferior con un dosel relativamente continuo, entre 8 a 10 m de altura. El estrato arbóreo superior está constituido por individuos de *Avicennia germinans* de 15 m de altura, aunque bastante distanciados entre sí.

La lámina de agua en esta área es de 70 cm, y la estructura que presenta actualmente esta comunidad es de un bosque medio de *A. germinans* y *L. racemosa*. La otra especie de mangle presente en el estrato arbóreo inferior, está representada por pocos individuos de *Rhizophora mangle*. También está presente un tercer estrato leñoso de 2 a 4 m, constituido por juveniles de *R. mangle* y *L. racemosa*. En el estrato inferior y sotobosque no se observaron plántulas de ningún tipo. Esto pudiera estar asociado con lo profundo de la lámina de agua. Esta sección interna alejada 80 m de la costa, presenta una forma de terreno cóncava, la cual se caracteriza por estar prácticamente permanentemente inundada y con un sustrato edáfico con poca capacidad de sustentación.

Sólo en aquellos sectores de dicha comunidad, donde están presentes individuos adultos aislados de *A. germinans*, la mayor densidad de neumatóforos por área a nivel del sustrato, condiciona una mayor capacidad de sustentación al caminar sobre éste.

La otra característica de este tipo de comunidad, es que se encontraron muchos árboles caídos de *L. racemosa*. Es posible que la combinación de suelos de baja capacidad de soporte, en combinación con vientos fuertes, condicione dicho fenómeno.

En este sector del Delta, la franja costera de los bosques alto y medios de *A. germinans* limitan con las aguas del Golfo de Paria, en este sector se presentan una combinación de variables donde se destaca la orientación Norte - Sur de la franja costera, la cual se combina con la dirección los vientos Alisios, que se mueven en una dirección constante Noreste - Suroeste cerca de la superficie del mar, los cuales alcanzan sus máximas velocidades durante el período de sequía. Los vientos Alisios del Noreste transmiten parte de su energía cinética a las olas, que incrementan considerablemente su altura en la medida que la velocidad del viento se hace mayor. Este energía se traduce en un aumento considerable de la altura de las olas que se correlaciona directamente con la energía que liberan estas cuando rompen en las costas de los manglares de *A. germinans*.

De acuerdo a estas consideraciones, la sección de la costa en consideración unos kilómetros antes de Punta Campana, se orienta gradualmente hacia el noroeste. El cambio de orientación determina que en algunos sectores de esta sección costera los vientos Alisios del Noreste pueden interceptar perpendicularmente, la costa de este sector del Golfo de Paria, donde está cubierta por bosques de altos a medios de manglar de *A. germinans*. La liberación abrupta de la energía del oleaje se traduce en la erosión de la costa. En este sector de la Planicie Cenagosa Nororiental del Delta, la acción del oleaje ha traído como consecuencia la caída al mar de numerosos árboles adultos de *A. germinans* que conforman una franja de aproximadamente de hasta 30 a 35 m de ancho. Al llegar a la costa, está presente una forma de terreno convexa conformando lo que se ha denominado como un banco de albardón de marea.

Se ha podido establecer que si el ángulo con que los vientos Alisios interceptan la costa es menor de 25° en las mismas costas de manglares del Golfo de Paria y si la sección costera en consideración es drenada por un caño de marea grande en cuanto el ancho del canal, o por dos más pequeños que desembocuen en las aguas del Golfo de Paria, el aporte de sedimentos puede ser suficientes para que se conforme un plano de progradación de sedimentos intermareales que son colonizados primero por un herbazal de pantano salobre de *Spartina alterniflora* y posteriormente por distintas cohortes de *A. germinans*. La orientación de la costa debe coincidir con una menor incidencia de los vientos Alisios durante el período seco del año (Figura 20).



Figura 20. Se destaca el frente de avance hacia la costa del Golfo de Paria de un manglar de *Avicennia germinans* en una etapa temprana de establecimiento, precedido por un herbazal bajo denso salobre de pantano de *Spartina alterniflora* presente en la sección mas baja del plano de marea. El herbazal es colonizado por distintas cohortes de *Avicennia germinans* que de menor a mayor edad, aumentan en altura en dirección hacia el continente, a lo largo de la costa de la región natural de la planicie costera del Delta del Orinoco, conocida como Planicie Cenagosa Nororiental entre la poblaciones de Yaguaraparo e Irara.

En la ultima década un grupo de investigadores franceses y norteamericanos han estudiado detalladamente las migraciones de los bancos de barros, el cual es uno de los dos mecanismos de secuestro y transporte de los sedimentos limo-arcillosos producidos por el río Amazonas en su desembocadura al Atlántico, mientras que el otro ya se ha discutido previamente y está constituido por

los denominados promontorios o penínsulas de barro.

Los bancos de barro en las costas de Surinam, Guyana y la Guayana Francesa, están espaciados a intervalos de 15 a 25 km, miden hasta 5 m de espesor, alcanzan de 10 a 60 km de largo por 20 a 30 km de ancho y migran a velocidades que van de 1 a más de 5 km/año, impulsado esencialmente por

las olas, con la ayuda de las mareas y las corrientes inducidas por el viento (Anthony *et al.*, 2008; Gratiot *et al.*, 2007). Este mecanismo de transporte de sedimentos limoarcillosos, representa $1.0\text{--}1.5 \cdot 10^8$ Tn/año que se mueven como bancos de barro, desde el Amazonas hasta muy cerca del Delta del Orinoco. Se tiene como hipótesis que los $37.000 \text{ m}^3/\text{seg.}$, que representa el caudal del Delta del Orinoco asociado al río Grande destruyen y evita el subsiguiente transporte de los bancos de barro al noroeste del Delta inferior (Warne *et al.*, 2002). Este fenómeno no ocurre a lo largo de las costas de las tres Guayanás ya que los ríos que desembocan en sus costas tienen un caudal relativamente bajo, en relación al río Orinoco y su principal distributario el río Grande.

En su movimiento a lo largo de las costas de las Guayanás, los bancos de barro están separados, por áreas extensas cóncavas limo-arcillosas denominadas zonas de interbancos. Se ha encontrado que con un ciclo que se repite cada 18.6 años, las mareas denominadas nodales lunares causan que se eleve el nivel medio más alto del mar o el del Atlántico por 6 cm al cual hay que añadirle los 2 cm originado por el calentamiento global y una pequeña contribución del fenómeno del Niño. (Gratiot *et al.*, 2008). La acción de estas mareas de baja frecuencia se va incrementando en su fase sinusoidal de ascenso en un 3 % anual, el nivel medio del mar que en combinación con la acción de los vientos Alisios durante un definido período del año generan olas de mayor altura, que por su mayor energía cinética condicionan la erosión masiva de los manglares presentes en planos costeros que no están protegidos por los bancos de barro denominados áreas de interbancos. Los sectores costeros adyacentes a los bancos de barro orientados en dirección oblicua a la costa, disipan la energía del oleaje y facilitan la deposición de sedimentos en esta por lo que se produce un rápido avance de las áreas recientemente progradadas por propágulos de *A. germinans*. Este proceso cíclico ocurre con una frecuencia aproximadamente bidecenal cada 18.6 años (Pugh, 1987; Maarchuk & Kagan, 1989). Se espera que en el período comprendido entre el 2010 y el 2015 la mayor altura de la marea con un incremento adicional de 8 cm en combinación con el oleaje asociado a la acción de los vientos Alisios las comunidades de manglar del Delta y las de las 3 Guayanás experimentaran un retroceso a consecuencia del incremento de la erosión costera (Gratiot *et al.*, 2008).

CONSIDERACIONES FINALES

En el presente trabajo, se reportan un conjunto de comunidades y especies de plantas que nunca antes habían sido registradas para el Delta del Orinoco.

En el Delta Superior, existen extensos sectores bastante alejados de la acción anual de desborde de los sedimentos fluviales aportados a la planicie aluvial adyacente, por los principales distributarios del Orinoco. Estas se han denominado como planicies cenagosas permanentemente mal drenadas (MARNR, 1979). El sustrato edáfico está conformado por arcillas subactuales depositadas en un ambiente originalmente salobre de origen marino, con la presencia potencial de pirita y su origen se asocia con la última transgresión marina conocida como Flandiense. Aunque posterior a su deposición, algunos caños menores actualmente colmatados han depositados en definidos sectores sedimentos aluviales (MARNR, 1984). Estas extensas planicies cenagosas están cubiertas por una comunidad de matorral a bosque bajo medio de pantano soportada por suelos minerales del tipo de los Hydraquents y Fluvaquents arcillosos, donde la presencia permanente de una lámina de agua sobre el suelo, condiciona una comunidad de baja riqueza de especies dominada por *Macrolobium acaciifolium* y *Symmeria paniculata*.

En el Delta Superior, la conformación de ejes y napas de explayamientos por rotura de los albardones de los principales distributarios, ha condicionado un patrón de formas de terreno de origen fluvial en la que alternan bancos altos de ejes de explayamientos bien drenados, con bajíos de napas de desborde, así como cubetas y áreas de decantación. La secuencia de formas de terreno asociadas a las planicies de explayamientos de origen fluvial, determinan que los bosques de mayor complejidad estructural y riqueza de especies se asocian con las formas de terreno mejor drenadas, constituidas por bancos de albardón de orilla o de ejes de explayamientos. En estos, están presentes bosques siempreverdes, donde las especies de mayor abundancia relativa están representadas por *Spondias mombin*, *Gustavia augusta*, *Sapium glandulosum* y *Manilkara bidentata*. Estas comunidades han sido parcialmente intervenidas por el hombre para la siembra en el sotobosque de cultivos perennes de café y cacao. Mientras que en otros casos, han sido totalmente deforestadas para expandir las actividades ganaderas sobre la base de pastos introducidos, como es el caso de la siembra de *Urochloa arrecta*.

En las cubetas y áreas de decantación que alternan con los bancos de ejes de explayamientos citados, así como en los sectores de la planicie cenagosa adyacentes a las aluviales de desborde del Delta Superior, están presentes dos comunidades que se reportan por primera vez para el Delta Superior, una compuesta por bosques y matorrales permanentemente inundados de *Erythrina fusca*, y la otra son áreas de gran extensión de herbazales de pantano monoespecíficos de *Cyperus giganteus*, los cuales alternan con los bosques/matorrales.

En el sector del Delta Medio la mayor extensión espacial la ocupan las comunidades de bosques y palmares de pantano asociados a las planicies de turba, con excepción de los bosques de pantano de *Erythrina fusca* (con la presencia o no de un estrato emergente de *Mauritia flexuosa*) presentes en la estrecha franja de la planicie cenagosa asociada a suelos minerales (Hydraquents). Con respecto a los primeros, se distinguieron por primera vez para el Delta del Orinoco, distintos tipos de comunidades sobre la base de la combinación de especies dominantes del estrato arbóreo superior y la presencia u ausencia de determinadas palmas emergentes. La mayor parte de estas comunidades, así como los matorrales y los pocos herbazales de pantano presentes en esta subregión natural, están asociados a extensas planicies de turba.

Con la excepción de algunas de las comunidades de manglar, como es el caso de los bosques costeros de *A. germinans*, se quiere destacar el hecho que la mayor parte de las comunidades presentes en el Delta Medio, también están representadas en el Delta Inferior. Las causas de este fenómeno se asocian a que ambas subregiones naturales comparten un mismo tipo de sustrato constituido por extensas planicies de turba, con excepción de franjas relativamente más estrechas de planos cenagosos de origen mineral. Se puede afirmar, que no se justifica desde el punto de vista de la vegetación la separación como región natural del denominado Delta Medio del Inferior. La literatura relacionada a los distintos deltas de relevancia internacional, solo distinguen desde el punto de vista geomorfológico y edáfico, los sectores Superior y el Inferior.

En el sector de Pedernales (Delta Inferior) se encontró una alta tasa de recambio de comunidades en espacios relativamente cortos, a consecuencia de la coexistencia en dicho sector, de distintas formas de terreno de diversos orígenes, asociadas con la presencia de cordones litorales y playas arenosas, menes de asfalto, planos limo-arcillosos de marea y de turba así como colinas asociadas con el afloramientos de materiales lutíticos y areniscas de grado fino de la Formación La Pica, originadas por la actividad de diapiros de barro actualmente inactivos. El rápido recambio de especies en esta sección del Delta Inferior indica una más mayor diversidad beta en relación a otros sectores de la sección noroccidental del delta Inferior del Orinoco.

El suelo bien drenado asociado a los diapiros de barro condicionan la conformación de un bosque medio siempre verde de *Sapium glandulosum* y *Spondias mombin*, y otro con igual fisionomía dominado en el estrato superior por *Cordia collocoloca* y *Crateva tapia* y el inferior por numerosos individuos de *Quadrella odoratissima*. Este tipo de formas de terreno constituidas por colinas de altas a medias bien drenadas en el Delta Inferior, actúan como refugios para un conjunto de especies que no tol-

ran las condiciones de mal drenaje permanente, suelos inmaduros, hipóxicos o anóxicos y con niveles de salinidad variables aunque relativamente bajos.

Se quiere destacar la presencia en las planicies de turba del Delta Medio y Inferior del matorral medio denso de pantano de *Chrysobalanus icaco*. Esta especie, tolera bajo niveles de salinidad y conforma franjas detrás de las comunidades de manglar relativamente estrechas de *Rhizophora harrisonii* asociados a los caños de marea secundarios y terciarios del Delta Inferior. En la medida que el estrés de salinidad disminuye hacia el interior de las planicies de turba la altura y la fisionomía de esta comunidad cambia gradualmente y puede constituir bosques bajos densos de *C. icaco* con la presencia (en menor abundancia relativa) de *P. officinalis*, *Manilkara bidentata*, *Ilex martiniana* y *Tabebuia insignis* var. *monophylla*.

Las comunidades de *C. icaco* separan y ocupan extensas áreas entre los bosques de pantano del Delta Medio e Inferior y puede presentar un estrato emergente discontinuo representado por *Mauritia flexuosa* o *Tabebuia insignis* var. *monophylla*, especie que indica comunidades de ambientes oligotróficos. También puede conformar matorrales medios densos de pantanos ribereños a lo largo de los caños de aguas negras como el Nabasanuca, afluente del caño Macareo en el Delta Medio asociado a Tropofibras profundos.

Con relación a las comunidades de manglar presentes en el delta del Orinoco, destacan los bosques compuestos por las tres especies del género *Rhizophora*, además de *A. germinans*, y *L. racemosa*. Adicionalmente *Conocarpus erectus* está presente como una especie asociada a las comunidades de manglar, sin embargo esta no se considera como un verdadero mangle (Tomlinson, 1986). En la única localidad donde se ha podido establecer su presencia es en la isla denominada Barlovento, que se ha conformando en los últimos 60 años al Noreste de la Isla Cotorra. En la sección norte de la isla, se reconoce una playa arenosa a la cual le sigue una anteplaya con herbazales postrados de *Ipomoea pes-caprae*; unos 50 m atrás, está presente un matorral medio denso de *C. erectus*, *Avicennia germinans* y *L. racemosa*.

Los aportes de nutrientes aloctonos provenientes del Macizo Oriental y los de la Cordillera Andina, así como los altos niveles de lluvia anual (>2000 mm), determinan una alta tasa de crecimiento y productividad primaria de las distintas comunidades de manglar. Además de las condiciones ambientales favorables ya citadas, hay que destacar los niveles bajos a muy bajos de salinidad del agua intersticial del sustrato que soporta las comunidades de manglar. Esta ultima condición se relaciona con los niveles de lluvia anual, y el aporte del caudal de

agua dulce (37×10^3 m³/seg.) que suministra el río Orinoco a sus principales distributarios y finalmente al Atlántico.

En relación a su contribución en cuanto a los sedimentos limo-arcillosos transportados en suspensión hacia el Atlántico, el Orinoco aporta un total de 63×10^6 de Tn/año mientras que 85×10^6 de Tn/año se queda en el propio abanico deltaico.

La comunidades de bosques de manglar, constituidas por las tres especies de *Rhizophora* generalmente se ubican en los bordes de los estuarios y a lo largo de los caños de marea, formando franjas (de hasta ca. 1 km ancho), las cuales se ensanchan a medida que se acercan a la desembocadura de los caños al Atlántico.

En las costas del Delta Inferior, incluyendo las de los promontorios de barros que limitan con el Atlántico, así como en el ambiente costero del Golfo de Paria, son las distintas comunidades de manglar de *A. germinans* (desde pioneras hasta maduras) las que predominan, mientras en los estuarios de menor tamaño como el de Pedernales y el de Mariusa, *L. racemosa* y *A. germinans* participan en las etapas tempranas de un proceso de sucesión primaria asociada a la conformación *in situ* de islas o bancos de estuarios por mecanismos de sedimentación y progradación de sedimentos, en la cual *L. racemosa* coloniza una etapa inicial, constituida por una asociación de *Crenea maritima* y *Spartina alterniflora*. A esta secuencia le sigue el establecimiento de los propágulos de *A. germinans* bajo la sombra de los individuos de *L. racemosa* y la posterior eliminación de sus individuos en la secuencia sucesional constituida por los matorrales y bosques bajos de manglar, a ser desplazados competitivamente por el recurso luz por los de *A. germinans*.

Los bosques de *A. germinans* conforman las comunidades más estables en el tiempo, aunque al alcanzar la edad madura son susceptibles a ser atacados por insectos como el lepidóptero nocturno *Hylesia metabus*, los vientos fuertes y la acción de los rayos asociados a tormentas eléctricas que producen la muerte de numerosos individuos en un radio de 25 a 30 m.

Los propágulos de las distintas especies de *Rhizophora* toleran condiciones de sombra, se establecen en los bosques de *A. germinans* y gradualmente crecen en altura. El crecimiento se acelera cuando los juveniles y los subadultos reciben mayores niveles de luz como consecuencia de la creación de un nuevo claro, si no se producen perturbaciones fuertes como el paso de un huracán que destruya toda la comunidad, el bosque de *A. germinans* es gradualmente sustituido por un manglar constituido por las distintas especies de *Rhizophora*.

Las actuales condiciones del Delta Inferior (precipitaciones > 2000 mm, fuente de sedimentos amazónica y orinoquense, nivel del tensor salinidad muy

diluido), condicionan que las distintas especies de mangle pueden actuar como las primeras especies colonizadoras, como en el caso de *L. racemosa* en el estuario de Pedernales, *A. germinans* en el de Mariusa y *R. racemosa* y *R. harrisonii* en el estuario del río Grande.

En vista que los sedimentos colonizados no han tenido una historia previa de actividad biológica, la dinámica de la vegetación se asemeja a un proceso de sucesión primaria por el remplazo a lo largo del tiempo de una determinada especie de mangle por otra. Este proceso sucesional pareciera estar regulado por las características ambientales específicas de cada sector, así como la disponibilidad temporal de los propágulos de las distintas especies de manglares, los atributos relacionados con su historia vida y las interacciones competitivas interespecíficas entre estas.

Finalmente, se reconoce a *Pterocarpus officinalis* como la especie con el mayor rango de amplitud ecológica en todo el Delta del Orinoco. Se encontró en los matorrales de *Macrolobium acaciifolium* y *Symmeria paniculata*, presentes en las planicies cenagosas del Delta Superior. También es dominante en los bosques de pantano, tanto en suelos orgánicos como minerales. Igualmente, está especie forma comunidades monoespecíficas tolerantes a bajos valores de salinidad, con alturas que varían desde los 4 hasta los 25 m.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a Gerardo A. Aymard C. (UNELLEZ-Guanare) y Nidia L. Cuello A. (UNELLEZ-Guanare) por la revisión del manuscrito original.

BIBLIOGRAFÍA

- Allison, M. A., M. T. Lee, S. A. Ogston & R. C. Aller. 2000. Origin of Amazon mudbanks along the northeastern coast of South America. *Marine Geology* 163: 241-256.
- Álvarez-López, M. 1990. Ecology of *Pterocarpus officinalis* forested wetlands in Puerto Rico. Pp. 251-265. In: *Ecosystems of the World, 15. Forested Wetlands*, A. E. Lugo, M. Brinson & S. Brown (Eds.), Elsevier. Amsterdam.
- Aslan, A., W. A. White, A. G. Warne & E. H. Guevara. 2003. Holocene evolution of the western Orinoco Delta, Venezuela. *Geol. Soc. Am. Bull.* 115: 479-498.
- _____, A. G. Warne, W. A. White, E. H. Guevara, R. C. Smyth, J. A. Raney & J. C. Gibeaut. 2001. Mud volcanoes of the Orinoco Delta, Eastern Venezuela. *Geomorphology*. 323-336.
- Bacon, P. R. 1990. Ecology and management of swamp forests in the Guianas and Caribbean region. Pp. 213-250. In: *Ecosystems of the World 15. Forested Wetlands*, A. E. Lugo, M. Brinson & S. Brown (Eds.), Elsevier. Amsterdam.
- Baltzer, F., M. Allison & F. Fromard. 2004. Material exchange between the continental shelf and mangrove-fringed coasts with special reference to the Amazon-Guianas coast. *Marine Geology* 208: 115-126.
- Ball, M. C. 1988. Ecophysiology of mangroves. *Trees* 2:129-142.

- _____. 1980. Patterns of secondary succession in a mangrove forests in southern Florida. *Oecologia* 44: 226-235.
- Beard, J. S. 1955. The description of Tropical American Vegetation Types. *Ecology* 36: 89-100.
- _____. 1944. Climax vegetación in Tropical América. *Ecology* 25: 127-158.
- Blasco, F. 1984. Climatic factors and the biology of mangroves plants. Pp. 18-35. In: The mangrove ecosystem: research methods, S. C. Snedaker & J. G. Snedaker (Eds.). UNESCO, París, France.
- Bureau of Economic Geology. 1999. Geo - Environmental Characterization of the Delta del Orinoco, Venezuela. 1988 Annual Report. Estudio realizado para PDVSA por The University of Texas at Austin.
- Broome, S. W., W. W. Woodhouse & E. D. Seneca. 1974. The Relationship of Mineral Nutrients to Growth of *Spartina alterniflora* in North Carolina: II. The Effects of N, P, and Fe Fertilizers. *SSSJ* 39: 301-307.
- Campbell, J. B. 1996. Introduction to Remote Sensing. Guilford Press.
- Canales, H. 1985. La cobertura vegetal y el potencial forestal del T.F.D.A (Sector Norte del río Orinoco) MARNR. Serie de informes técnicos, Maturín. Monagas, Venezuela.
- Chapman, V. J. 1976. Mangrove Vegetation. J. Cramer, Vaduz, Germany.
- Chesson, P. L. & T. J. Case. 1986. Overview: Non-equilibrium community theories, chance, variability history and coexistence. Pp. 229-239. In: Community Ecology. J. Diamond & T.J. Case (Eds.), Harper & Row, New York.
- Cintrón- Molero, G., & Y. Schaeffer-Novelli. 1992. Ecology and Management of New World Mangroves. Pp. 233-258. In: Coastal Plant Communities of Latin America, U. Seeliger (Ed.), Academic Press, New York.
- Córdoba, J. R. y M. González-Sanabria. 1999. Caracterización climática y del funcionamiento hidráulico Fluvial del Delta del Orinoco. PDVSA, Desarrollo Armónico de Oriente. Venezuela
- _____. 1997. Oleoducto Caripito-Güiria. Estudio de Impacto Ambiental. Estudio Hidrológico, Hidráulico. Ecology and Environment. Caracas.
- Costa, C. S. B. & A. J. Davy. 1992. Coastal saltmarsh communities of Latin America. Pp. 179-199. In: Coastal plant communities of Latin America. U. Seeliger (Ed.), Academic Press, New York.
- Daehler, C. C. & D. R. Strong. 1994. Variable reproductive output among clones of *Spartina alterniflora* (Poaceae) invading San Francisco Bay, California: The influence of herbivory, pollination, and establishment site. *American Journal of Botany* 81: 307-313.
- Davy, A. J. & C. S. B. Costa. 1992. Development and Organization of salt marsh communities. Pp. 157-178. In: Coastal plant communities of Latin America. U. Seeliger (Ed.), Academic Press, New York.
- Danielo, A. 1976. Vegetation et sols dans le Delta de l' Oreno- que. Ann. Geogr. 471: 555-578.
- Darby, F. A. & R. G. Turner. 2007. Below and Aboveground *Spartina alterniflora* Production in a Louisiana Salt Marsh. *Estuaries and Coast.* 31: 223-231.
- Davis, J. H. 1940. The ecology and geologic role of mangroves in Florida. Publications of the Carnegie Institute, Washington, D. C.
- Davy, A. J. & C. S. B. Costa. 1992. Development and Organization of Saltmarsh Communities. Pp. 233-258, In: Coastal Plant Communities of Latin America, U. Seeliger (Ed.), Academic Press, New York.
- Dost, H. 1971. Orinoco Delta cat-clay investigations, main results of 1970-1971. Corporación Venezolana de Guayana and IRI Research Institute Inc. USA
- Duke, N. C., S. Z. Pinzón & M. C. Prada. 1991. Recovery of tropical mangrove forests following a major oil spill: A study of recruitment and growth, and the benefits of plant- ing. Pp. 90-101. In: Mangrove Ecosystems in Tropical America: structure, A. Yáñez-Arancibia (Ed.) function and management. EPOMEX. Serie Científica.
- Echezuria, H., J. Córdoba, M. González, V. González, J. Méndez & C. Yanes. 2002. Assessment of Environmental Changes in the Orinoco River Delta. *Regional Environmental Change.* 3: 20-35.
- Eisma, D., P. G. E. F. Augustinus & C. Alexander. 1991. Recent and subrecent changes in the dispersal of Amazon mud. *Netherlands Journal of Sea Research.* 28: 181-192.
- Elizalde, G. 2003. Paisajes, sedimentos y suelos del Proyecto Corocoro. Delta Inferior del Orinoco. Ecology and Environment, Conoco. Caracas.
- Fanning, D. S. S. N. Burch. 2000. Coastal acid sulfate soils. Pp. 921-937. In: Reclamation of drastically disturbed lands. R. I. Barnhisel, W. L. Daniels & R. G. Darmody (Eds.). *Agronomy Monograph* 41, American Society of Agronomy, Madison, WI.
- Fanshawe, D. B. 1952. The vegetation of British Guyana (A preliminary review). Institute Paper 29, Imperial Forestry Institute. Oxford, England.
- Febvay, G. & A. Kermarrec. 1978. Quelques paramètres physicochimiques de la fo-ret littorale (mangrove et foret palustre) et leur evolution. *Bull. Liaison d u Groupe d e Travail Mangrove et Zone Cotiere.* 4:70-73.
- Furch, K. & H. Klinge 1989. Chemical relationship between vegetation, soil and water in contrasting inundation areas of Amazonia. Pp. 189-204, In: Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems. J. Proctor (Ed). Blackwell, Oxford.
- Galeano, G. & R. Bernal 2005. Palmas (Familia Arecaceae o Palmae). Libro Rojo de Palmas de Colombia 2: 59-223.
- Galloway, W. E. 1975. Process framework for describing the morphologic and stratigraphic evolution of deltaic depositional systems. Pp. 87-98, In: Deltas, Models of exploration. M. L. Broussard (Ed.), Houston Geological Society, Houston.
- Giosan, L. & J. P. Bhattacharya. (Eds.). 2005. River deltas: concepts, models, and examples, SEPM (Society for Sedimentary Geology). Special Publication.
- González, V. 2010. La vegetación del área de influencia de los campos petroleros de Barinas. Informe realizado para PDVSA - Barinas. FUNINDES- Universidad Simón Bolívar. Caracas. Mapa de vegetación 1: 50.000, anexos.
- _____. 2006. Conservación y Uso Sustentable de la Diversidad Biológica en la Reserva de Biosfera y los Humedales del delta del Orinoco Evaluación Ecológica Rápida Componente Vegetación". Proyecto Ven /99/g31, PNUD Ambioconsult. Caracas.
- _____. 2004. La vegetación costera del Delta del Orinoco entre Punta Pescador y la boca del caño Araguao. Su sensibilidad ambiental ante eventuales derrames de petróleo. *Ecology and Environment- State Oil.* Caracas.
- _____. 2003a. La Vegetación del Proyecto Corocoro. Delta Inferior del Orinoco. Ecology and Environment-Conoco. Caracas.
- _____. 2003b. La Vegetación actual del Delta de Madre Casaña (Laguna de Tacarigua, Estado Miranda) y sus interrelaciones con el ambiente geomorfológico y edáfico. MARN, Caracas.
- _____. 1999a. Estado actual del conocimiento de la vegetación del Delta del Orinoco y potenciales proyectos de investigación en dicha región. Informe realizado para la compañía Ecology and the Environment, Caracas.
- _____. 1999b. Los recursos de biodiversidad del Delta del Orinoco y la selección de cuatro áreas caracterizadas por su alta heterogeneidad espacial, en cuanto a diversidad de comunidades de plantas presentes. Informe realizado para la compañía Ecology and the Environment, Caracas.

- _____. 1999c. La vegetación del Delta del Orinoco. Entre los caños Manamo y Macareo. PDVDSA- DAO-UCV- CORPOMENE. 4 mapas, escala 1:100.000.
- _____, Urich, J., Vásquez, P., Rodríguez, A., Marcano, J., López. C. 1998. El uso de desechos de perforación petrolera para la recuperación de suelos sulfato ácidos del Delta del Orinoco. II. Cambios florísticos y sucesionales. Memorias del IV Congreso Interamericano del Medio Ambiente. USB. Caracas.
- _____. 1998. Un análisis preliminar de la vegetación del bloque petrolero Punta Pescador asignado a Conoco. Estado Delta Amacuro. Con un anexo explicativo con claves y figuras para facilitar la identificación de las tres especies del género *Rhizophora*. Informe Geohidra. Caracas.
- _____. 1997. Caracterización de las distintas comunidades de plantas a ser interceptadas por la ruta y corredor del oleoducto Caripito-Güiria. Informe Ecology and Environment. Caracas.
- _____. 1996. Análisis comparativo de alternativas de rutas del oleoducto Caripito-Güiria en relación a la fragilidad potencial de las distintas comunidades de plantas a ser interceptadas por el corredor de dicha obra. Informe Ecology and the Environment. Caracas.
- _____. 1987. Los Morichales de los Llanos Orientales. Un Enfoque Ecológico. Ediciones Corpoven. Caracas.
- Gratiot, N., A. Gardel, & E. J. Anthony. 2007. Trade-wind waves and mud dynamics on the French Guiana coast, South America: input from ERA-40 wave data and field investigations. *Marine Geology* 236 (1-2): 15-26.
- Hallé, F., R. A. A. Oldeman & P. B. Tomlinson. 1978. Tropical Trees and Forests: an architectural analysis. Springer Verlag, Berlin.
- Howard, J. A. 1970. Aerial Photo- Ecology. Faber and Faber. London.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113: 81-101.
- Jiménez, J. A. 1990. The structure and function of dry weather mangroves on the Pacific coast of Central America, with emphasis on *Avicennia bicolor* forests. *Estuaries* 13: 182-92.
- _____. y R. Soto. 1985. Patrones regionales en la estructura y composición florística de los Manglares de la costa Pacífica de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*: 33: 25-37.
- Lindeman, J. C. & S. P. Moolenaar. 1959. Preliminary survey of the vegetation types of Northern Suriname. The Vegetation of Suriname I (2). Van Eeden Foundation, Amsterdam
- _____. 1953. The vegetation of the coastal region of Suriname. The vegetation of Suriname. Van Eeden Foundation, Amsterdam.
- Lugo, A. E. 1995. Fire and Wetland Management. Pp 1-9. In: Fire in Wetland: a Management perspective. S. Y. Cerulean & R. Todd-Engstrom (Eds.). Proceedings of the Tall Timbers Fire Ecology Conference, No. 19. Tall Timbers Research Station.
- _____. & S. C. Snedaker. 1974. The ecology of mangrove. *Annual Review of Ecology and Systematic* 5: 39-64.
- Macnae, W. 1968. A general account of the fauna and flora of the mangrove swamps and forests in the Indo- Pacific Region. *Advances in Marine Biology*. 6: 73-270.
- MARNR. 1984. Avance de informe geomorfológico del Delta del río Orinoco y Golfo de Paria. Inventario Nacional de tierras. Región 8. Maracay, Aragua.
- _____. 1979. Inventario Nacional de Tierras. Delta del Orinoco y Golfo de Paria. Serie de informes Científicos Zona 2. Maracay, Aragua.
- McKee, K. L. 1996. Growth and physiological responses of mangrove seedlings to root zone anoxia. *Tree Physiology* 16: 883-889.
- _____. 1995a. Seedling recruitment patterns in a Belizean mangrove forest: effects of establishment ability and physico-chemical factors. *Oecologia* 101: 448-460.
- _____. 1995b. Interspecific variation in growth, biomass partitioning, and defensive characteristics of neotropical mangrove seedlings: response to light and nutrient availability. *American Journal of Botany* 82: 299-307.
- Meade, R., F. Weibezahn, W. M. Lewis D. Pérez-Hernández. 1990. Suspended sediment budget for the Orinoco River. Pp. 55-79. En: F. H. Weibezahn, H. Álvarez, H y W. M. Lewis (Eds.), El río Orinoco como Ecosistema. Memorias de las Primeras Jornadas Venezolanas de Investigación sobre el Río Orinoco. Caracas.
- _____, T. Dunne, J. E. Richey, U. M. Santos E. & Salati. 1985. Storage and remobilization of suspended sediment in the lower Amazon River of Brazil. *Science* 228: 488-490.
- Mendelssohn, I. A., & K. L. McKee. 2000. Saltmarshes and mangroves. Pp. 501-536. In: M. Barbour and W. D. Billings (Eds.), North American Terrestrial Vegetation, 2nd edition, Cambridge University Press, Cambridge.
- Moore, G. T. & D. O. Asquith, D. O. 1971. Delta: Term and Concept. *Geol. Soc. Am. Bull.* 82: 2563-2568.
- Osborne, K. & T. J. Smith. 1990. Differential predation on mangrove propagules in open and closed canopy forest habitats. *Vegetatio* 89:1-6.
- Paijmans, K. & B. Rollet. 1977. The mangroves of Galley Reach. Papua New Guinea. *Forest Ecology and Management* 1: 119-140.
- Pérez-Hernández, D. y J. L. López. 1998. Algunos aspectos relevantes de la hidrografía del río Orinoco. Pp. 88-98, En: J. L. López, I. I. Saavedra, I. I. y M. D. Martínez (Eds.) El Río Orinoco, Aprovechamiento Sustentable. Memorias de las Primeras Jornadas Venezolanas de Investigación sobre el Río Orinoco. Caracas.
- Postma, G. 1995. Causes of architectural variations in deltas. Pp. 3-16. In: M. M. Oti, & G. Postma (Eds.), *Geology of deltas*. Balkema, Rotterdam,
- Prance G. T. & T. E. Lovejoy. 1985. Key Environments: Amazonia. Oxford. Pergamon Press
- _____. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. *Brittonia* 3: 26-38.
- Putz, F. E., & H. T. Chan. 1986. Tree growth, dynamics and productivity in a mature mangrove forest in Malaysia. *Forest Ecology and Management* 17: 211-230.
- Rabinowitz, D. 1978a. Early growth of mangrove seedlings in Panama, and an hypothesis concerning the relationship of dispersal and zonation. *J. Biogeogr.* 5 (2): 113-133.
- _____. 1978b. Mortality and initial propagule size in mangrove seedlings in Panama. *Journal of Ecology*. 66: 45-51.
- _____. 1978c. Dispersal properties of mangrove propagules. *Biotropica* 10(1): 47-57.
- Reading H. G. & J. D. Collison. 1996. Clastic Coasts. Pp. 154-231, In: *Sedimentary Environments, Processes, Facies and Stratigraphy*. H. G. Reading, (Ed),. 3rd edition. Blackwell Science
- Sherman, E. S., J. T. Fahey & J. J. Battles. 2000. Small-scale disturbance and regeneration dynamics in a neotropical mangrove forest. *Journal of Ecology* 88: 165-178.
- Smith, T. J. III., M. B. Robblee, H. R. Wanless & T. W. Doyle. 1994. Mangroves, hurricanes, and lightning strikes. *BioScience*. 44: 256- 262.
- _____. 1992. Forest Structure. Pp. 101-136, In: A. I. Robertson & D. M. Alongi (Eds.). *Tropical Mangrove Ecosystems. Coastal and Estuarine Studies* 41. American Geophysical Union, Washington, DC.
- _____. 1987. Seed predation in relation to tree dominance and distribution in mangrove forests. *Ecology* 68:266-273.
- Sousa, W. P., P. G. Kennedy, B. J. Mitchell & B. M. Ordoñez. 2007. Supply-side ecology in mangroves: do prop-

- agule dispersal and seedling establishment explain forest structure? *Ecological Monographs*, 77(1): 53-76.
- Teunissen, P. A. 1993. Vegetation types and vegetation succession of the freshwater wetlands. Pp. 40-58. In: *The freshwater ecosystems of Suriname*. P. E. Ouboter (Ed.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Tomlinson, P. B. 1986. *The Botany of Mangroves*. New York: Cambridge University Press.
- Van Andel, T. R. 2003. Floristic Composition and diversity of three swamp forests in northwest Guyana. *Plant Ecology*. 167: 293-317.
- Van Andel, T. H. 1967. The Orinoco Delta. *Journal of Sedimentary Petrology* 37: 297-310.
- Vásquez, P., V. González., J. Urich., A. Rodríguez., J. Marcano y C. López. 1998. El uso de desechos de perforación petrolera para la recuperación de suelos sulfatoacidos del Delta del Orinoco: I. Cambios en las propiedades fisico-químicas de los suelos receptores, bioacumulacion y dinámica de metales pesados. *Memorias del IV Congreso Interamericano del Medio Ambiente*. USB. Caracas.
- Warne, A. G., E. H. Guevara, & A. Aslan. 2002a Late Quaternary evolution of the Orinoco Delta, Venezuela. *J. Coastal Res.* 18: 225-253.
- Warne, A. G., R. H. Meade, W. A. White, A. Aslan, A., E. H. Guevara, J. C. Gibeaut, R. C. Smyth & T. Tremblay. 2002b. Regional controls on geomorphology, hydrology, and ecosystem integrity of the Orinoco Delta, Venezuela: *Geomorphology* 44: 273-307.
- Watson, J. G. 1928. Mangrove forests of Malay Peninsula. *Malayan Forest Records* 6: 1-275.
- White, W. A., A. G. Warne, E. H. Guevara, A. Aslan, T. Tremblay, T. Raney & A. Jay. 2000. Geo-environments of the northwest Orinoco Delta, Venezuela. *Interciencia* 27: 521-528.

COMPLEJO CAATINGA AMAZÓNICA: BOSQUES PLUVIALES ESCLERÓFILOS SOBRE ARENAS BLANCAS

Ernesto Medina ¹ y Elvira Cuevas ²

INTRODUCCIÓN

Al sur de Venezuela, en la cuenca del Alto Río Negro, a lo largo de la frontera con Brasil y Colombia, se encuentra un bosque esclerófilo (20-30 m de altura) conocido localmente como *caatinga* (mejor denominado Caatinga Amazónica para diferenciarla de las caatingas del noreste brasileño) que se desarrolla sobre suelos de arenas blancas. Más al sur, la Caatinga deriva hacia un bosque denso de menor altura (15-17 m), también de carácter esclerófilo, denominado *campina* en Brasil. En algunas áreas las caatingas y campinas presentan un aspecto más depauperado, su altura disminuyendo hasta los 1,5 m. Estas comunidades achaparradas se denominan localmente *campina baja* en Brasil, y *bana* en Venezuela. La vegetación de Caatinga ha sido descrita por numerosos autores en Brasil (ver Klinge y Medina, 1979), mientras que en Venezuela la información publicada proviene esencialmente de los trabajos realizados en San Carlos de Río Negro (Klinge *et al.*, 1977; Klinge y Herrera, 1983; Bongers *et al.*, 1985; Medina y Cuevas, 1989; Dezzeo *et al.*, 2000), en el Alto Orinoco por Coomes y Grubb (1996) y recientemente para la región de Maroa-Yavita (Aymard *et al.*, 2009).

Mientras que la Caatinga Amazónica típica ocurre en la cuenca alta del Río Negro con precipitaciones mensuales superiores a los 100 mm (Walter y Medina, 1971; Heuveldop, 1976) los bosques localizados más al sur se caracterizan por un corto período de sequía (ter Steege *et al.*, 2003, 2006; Stropp *et al.*, 2009). La Caatinga Amazónica está, por lo tanto, restringida a la zona ecuatorial. A pesar de que en esas regiones ecuatoriales la precipitación media mensual es superior a los 100 mm, hay una estacionalidad bien definida en cuanto al número promedio de días secos por mes, aquellos en los que la precipitación es menor a la evaporación medida en una tina meteorológica (Tanque A) (Cuevas y Medina, 1983; Medina y Cuevas, 1989).

La Caatinga Amazónica constituye una unidad forestal bien definida por: a) sus condiciones edáficas, b) su régimen de anegamiento recurrente en días de precipitación elevada producto de la elevación del nivel freático, c) el carácter esclerófilo de la vegetación y d) una composición de especies asociadas a ambientes de muy baja disponibilidad de nutrientes, régimen de anoxia parcial frecuente, y fuertemente afectada por secuencias de días secos

debido a la baja capacidad de retención de agua del suelo. Su asociación con ríos de aguas negras en la cuenca Amazónica ha sido extensamente documentada (Rodrigues, 1961; Anderson, 1981) pero aún hay mucho que documentar sobre el proceso de podsolización bajo vegetación tropical (Klinge y Medina, 1979; Schargel *et al.*, 2000, 2001).

Las características definitorias de la Caatinga Amazónica son su carácter esclerófilo, presencia de *Micrandra sprucei* y su distribución está restringida a suelos de arenas blancas con tendencia a la inundación (Klinge y Medina, 1979) muy pobemente drenados, con valores altos de materia orgánica superficial (Scharge y Marvez, 2009). Variaciones topográficas y la intergradación con bosques de tierra firme localizados en áreas relativamente más elevadas, determina fuertes variaciones en la frecuencia de inundación y en el aporte potencial de nutrientes lixiviados de bosques circundantes. Por esta razón el desarrollo estructural de la Caatinga Amazónica varía considerablemente desde los extremos de Caatinga Alta, Caatinga Baja y las formas de Campina, Campinarana y Bana que han sido descritos por diferentes autores pero que en nuestra opinión constituyen un continuo florístico, funcional y ecológico. Aquí adoptamos una nomenclatura general de Caatinga, dejando de lado las denominaciones locales de Campina y Bana.

La Caatinga Amazónica en Venezuela

La Caatinga Amazónica se encuentra esencialmente al sur del paralelo 6° en el Estado Amazonas, en áreas con precipitación anual superior a los 2000 mm, sobre suelos arenosos muy lixiviados (arenas blancas). Hasta el momento no se conoce con precisión su extensión. Las estimaciones del mapa de Huber y Alarcón (1988) incluyen bosques similares en cuanto a la frecuencia de especies de *Eperua* (*E. leucantha* y *E. purpurea*), pero que pueden diferir marcadamente en sus características edáficas (Medina y Cuevas, 1989) y de composición florística.

En Venezuela se han descrito en detalle bosques de Caatinga Amazónica en tres áreas del Estado Amazonas, San Carlos de Río Negro en el Alto Río Negro (01° 56' N, 67° 03' W) (Klinge *et al.*, 1977; Klinge y Medina, 1979; Klinge y Herrera, 1983; Bongers *et al.*, 1985; Dezzeo *et al.*, 2000; Klinge y Cuevas, 2000; Aymard *et al.*, 2009), en La Esmeralda en el Alto Orinoco (3° 10' N, 65° 33' W) (Coomes y Grubb, 1996) y en la región de Maroa-Yavita (Ay-

¹Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Alto de Pipe, estado Miranda, Venezuela (medinage@gmail.com)
²Departamento de Biología, Universidad de Puerto Rico, San Juan, Puerto Rico (epcuevas@gmail.com)

mard *et al.*, 2009). La posición esquemática de la Caatinga Amazónica dentro del área de San Carlos de Río Negro la sitúa sobre un substrato de arena blanca, frecuentemente podsolizado en posiciones geomorfológicas donde recibe la lixiviación de terrenos lateríticos colinosos circundantes (Medina y Cuevas, 1989) (Tabla 1). Estudios más recientes en áreas vecinas de Brasil y Colombia describen sistemas muy similares en composición florística, estructura y comportamiento ecológico. El estudio de Boubli (2002) efectuado en las zonas bajas del Parque Nacional Pico Neblina ($0^{\circ}24' N/66^{\circ}18' W$) analiza la composición específica y

estructura de bosques sobre suelos arenosos muy similares a los de San Carlos de Río Negro, por ello constituye un buen elemento para ampliar los aspectos biogeográficos de estos bosques. Por su parte, Jiménez *et al.* (2009) desarrollaron un proyecto en el denominado Trapecio Amazónico en Leticia, en el cual estudiaron las características edáficas y la producción de raíces finas en bosques sobre suelos de arenas blancas, posiblemente originadas de la formación Roraima (Estación Biológica Zafire, Reserva Biológica del río Calderón $4^{\circ} 0' 20.9'' S; 69^{\circ} 53' 55.2'' W$).

Tabla 1. Distribución secuencial de tipos de vegetación sobre topografía colinosa alrededor de San Carlos de Río Negro

Tipo de Bosque	Suelo característico	Especies características
Bosque mixto (sobre coraza laterítica)	Ferralsol concrecional Rojo oscuro (hapludox plíntico)	<i>Licania heteromorpha</i> var. <i>subcordata</i> <i>Aspidosperma desmanthum</i> <i>Caryocar glabrum</i> , <i>C. gracile</i> , <i>Protium crassipetalum</i> , <i>Vochysia splendens</i>
Bosque en ladera (laderas arcillosas)	Ferralsol concrecional rojo-amarillento	
Bosque de Yévaro	(hapludox plíntico o petroferrico)	<i>Eperua purpurea</i> , <i>Iryanthera lancifolia</i> , <i>Swartzia schomburgkii</i>
Bosque de Guaco		<i>Monopteryx uaucu</i> , <i>Micrandra spruceana</i> , <i>Clathrotropis glaucophylla</i>
Caatinga		
Bosque de Yaguácan	Podzol freático	<i>Eperua leucantha</i>
Bosque de Cunuri	(tropaquod)	<i>Micrandra sprucei</i>
Bana	Podzol freático (tropaquod)	<i>Aspidosperma verruculosum</i> <i>Catostemma sancarlosianum</i> <i>Pachira sordida</i>

Los patrones de precipitación de San Carlos, Ma-roa-Yavita y La Esmeralda son muy similares y se caracterizan por una distribución monomodal de las precipitaciones mensuales siempre superiores a los 100 mm y con máximos entre Junio y Julio y mínimos en Diciembre y Enero, y promedios anuales superiores a los 3000 mm (Figura 1). A pesar de esta abundante precipitación se aprecia una estacionalidad asociada a una mayor incidencia de días secos durante los meses de menor precipitación (Cuevas y Medina, 1983).

En los tres sectores, la magnitud de la precipitación mensual varía desde unos 200 mm/mes de Noviembre a Febrero y alcanza un máximo de 400-500 mm entre Mayo y Julio (Figura 1). El número de días secos alcanza un máximo de alrededor de los 20-24 días entre diciembre y enero, y un mínimo entre 8-9 días en Julio (Cuevas y Medina, 1983; Coomes y Grubb, 1996; Aymard *et al.*, 2009). Las curvas promedio de precipitación mensual y número de días secos son casi imágenes especulares, característica útil para evaluar este parámetro en áreas

que carezcan de mediciones directas de evapora-ción.

El número de días secos por mes tiene especial significación ecológica debido a la baja capacidad de retención de agua de los suelos arenosos. De manera que los meses de noviembre-diciembre-enero y febrero representan en esta región épocas de sequía relativa que se refleja en la fenología de la vegetación. En San Carlos de Río Negro, las especies leñosas dominantes florecen y fructifican predominantemente en el período comprendido entre Noviembre y Febrero (Clark *et al.*, 2000).

En la base del Pico Neblina en la frontera la precipitación es mayor de 3000 mm, todos los meses me-didos (1994-95) con más de 150 mm (Boubli, 2002). En Leticia la precipitación varía entre 2873 y 3710 entre los años 2004 y 2006, y presenta un período de sequía opuesto al de los sitios anteriores debido a su localización al sur del Ecuador, con una sequía relativa entre Junio y septiembre (190 mm/mes) y un período de lluvia entre Octubre y Mayo (324 mm/mes) (Jiménez *et al.*, 2009).

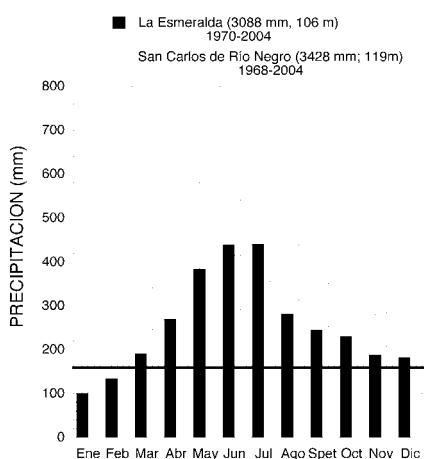


Figura 1. Promedio de precipitación mensual en la poblaciones de San Carlos de Río Negro y La Esmeralda (Edo. Amazonas, Venezuela).

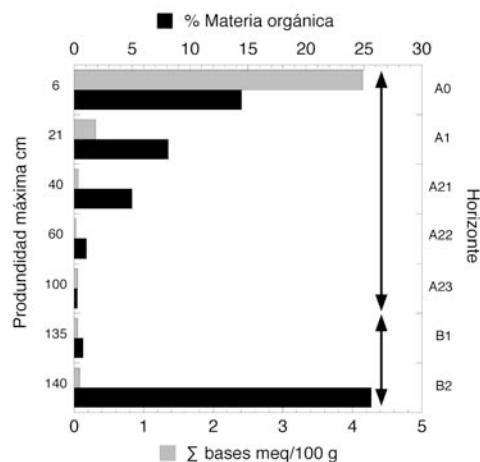


Figura 2. Perfil de los horizontes y el % de materia orgánica en un suelo de Caatinga Alta en San Carlos de Río Negro, que describe la formación del horizonte B del podzol (con datos de Klinge *et al.* (1977)).

Características edáficas y régimen de inundación

Los suelos de la Caatinga Alta en San Carlos de Río Negro presentan texturas arenofrancosas o arenosas en el horizonte A y altos valores de materia orgánica en los horizontes A y Bh (Schargel y Marvez, 2009). El horizonte B bien desarrollado por debajo de 1 m de profundidad (Klinge *et al.*, 1977, Franco y Dezzeo, 1994, Figura 2). Bongers *et al.* (1985) y Coomes y Grubb (1996) no reportaron la presencia de este horizonte. Los suelos de Caatinga son pobres en nutrientes, particularmente en N, pero tienen la característica que la solución de suelo circula continuamente arrastrando cationes lixivia-

dos de los niveles geomorfológicos más elevados que circundan a estos bosques (Medina y Cuevas, 1989; Tiessen *et al.*, 1994).

La posición geomorfológica relativa juega un papel determinante en las relaciones hídricas de suelos arenosos. Klinge *et al.* (1977) y Bongers *et al.* (1985) describieron variaciones de altura de suelo y mostraron fuertes variaciones anuales en el régimen de saturación de suelo. Franco y De-zzeo (1994) midieron durante 15 meses el nivel de saturación del suelo en bosques de San Carlos de Río Negro, y encontraron que los suelos de la Caatinga Alta permanecían saturados gran parte del año, especialmente después de fuertes lluvias, mientras que los de la Caatinga Baja permanecían saturados a 75 cm de profundidad alrededor del 85 % del año, pero solo 31 % del año a 20 cm de profundidad. Aymard *et al.* (2009) observaron que suelos de Caatinga Baja y Bana poseen roca continua a 120 cm de profundidad, por lo cual la vegetación es más vulnerable a períodos cortos de sequía. Los días secos determinan una disminución rápida en la disponibilidad de aguas de estos suelos arenosos debido a su baja capacidad de retención.

La saturación de los suelos casi permanente en la Caatinga Alta limita la disponibilidad de N pero aumenta la disponibilidad de P (Cuevas y Medina, 1990).

Composición florística y variación estructural

La composición florística de bosques de Caatinga en Venezuela ha sido documentada por Clark *et al.* (2000) y analizada cuantitativamente en varias parcelas y transectos por Dezzeo *et al.* (2000) en San Carlos, Coomes y Grubb (1996) en La Esmeralda y Aymard *et al.* (2009) en San Carlos de Río Negro y región de Maroa-Yavita. El catálogo anotado de la flora del área de San Carlos contiene una lista de las especies arbóreas características de los bosques de Caatinga Alta y Baja en San Carlos (Clark *et al.*, 2000).

A pesar de su semejanza fisionómica las Caatingas de San Carlos, Maroa-Yavita y de La Esmeralda tienen varios géneros importantes en común pero difieren en la presencia de varias especies marcadillas (Tabla 2). La Caatinga Alta comparte los géneros *Micrandra*, *Eperua* y *Caraipa*, pero con especies distintas. De igual manera, la Caatinga Baja en ambas localidades comparten como géneros característicos a *Pachira* y *Clusia*. *Catostemma sancarlosianum*, *Compsoneura sprucei* y *Pradosia schomburgkiana* aparecen como especies distintivas de San Carlos, mientras que *Byrsinima wurdackii* caracteriza a La Esmeralda, y *Anaxagorea rufa* y *Caraipa longipedicellata* a la región de Maroa-Yavita.

En la Caatinga Alta de San Carlos 4 especies cubren el 63% del Índice de Valor de Importancia (IVI) en una parcela de 0,6 ha donde se registraron 39

especies arbóreas de más de 10 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP) (Dezzeo *et al.*, 2000). En esta parcela el área basal total alcanzó $31,3 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ y las especies dominantes fueron *Micrandra sprucei*, *Eperua leucantha*, *Micropholis maguirei* y *Carapa densifolia*. Los análisis estructurales de 1,3 ha de Caatinga publicado por Klinge y Herrera (1979) y tres 0.10 ha de Aymard *et al.* (2009) confirman la dominancia de las primeras dos especies. La Figura 3 muestra que solo 5 especies sobrepasan el nivel de IVI correspondiente al 4% indicando un alto nivel de dominancia en este bosque.

Tabla 2. Arboles característicos de bosques de Caatinga en San Carlos y La Esmeralda

Caatinga Alta	
SAN CARLOS	LA ESMERALDA
Arenas blancas inundación prolongada, gruesa capa de humus superficial	Arenas blancas con gruesa capa húmica superficial, inundación estacional
Arboles 20 m, ≤ 30 cm dap	18-23 m, ≤ 30 cm dap
<i>Micrandra sprucei</i>	<i>Pachira amazonica</i>
<i>Eperua leucantha</i>	<i>Carapa longipedicellata</i>
<i>Micropholis maguirei</i>	<i>Iryanthera elliptica</i>
<i>Carapa densifolia</i>	<i>Micrandra siphonoides</i>
<i>Pradosia schomburgkiana</i>	<i>Eperua obtusata</i>
Caatinga Baja	
Arenas blancas, nivel freático superficial, desciende rápidamente en días secos	Arenas blancas, gruesa capa de humus superficial. Nivel freático cerca de la superficie en meses húmedos
Arboles pequeños y arbustos 3-8 m, árboles ≤20 cm dap	
<i>Aspidosperma verruculosum</i>	<i>Pachira amazonica</i>
<i>Pradosia schomburgkiana</i>	<i>Byrsinima wurdackii</i>
<i>Catostemma sancarlosianum</i>	<i>Carapa longipedicellata</i>
<i>Pachira sordida</i>	<i>Iryanthera elliptica</i>
<i>Mouriri uncitheca</i>	<i>Eperua obtusata</i>
<i>Clusia spathulaefolia</i>	<i>Clusia spathulaefolia</i>

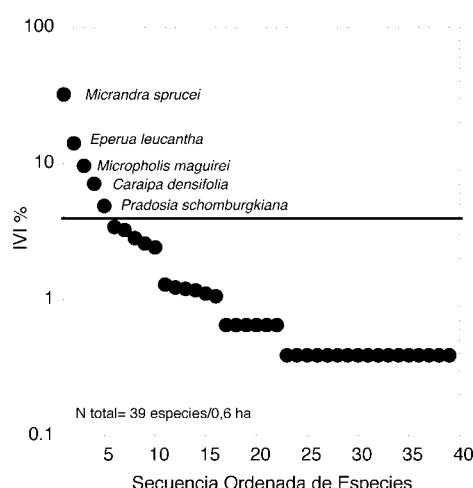


Figura 3. Perfil de dominancia específica en una parcela de Caatinga Alta en San Carlos de Río Negro (con datos de Dezzeo *et al.* 2000).

El estudio de la Caatinga localizada al pie del Pico de la Neblina, a unos 140 km hacia el suroeste de

San Carlos, obtuvo una composición florística muy parecida a la de San Carlos de Río Negro (Boubli, 2002). En este estudio las 5 especies con mayor valor de importancia fueron *Eperua leucantha*, *Hevea cf. brasiliensis*, *Micrandra sprucei*, *Eschweilera* sp. y *Micrandra spruceana*. La Caatinga de La Esmeralda está localizada casi a la misma distancia hacia el noreste de San Carlos, al pie del Tepui Duida. La Esmeralda tiende a tener períodos de sequía más marcados que las Caatingas localizadas al sur.

La abundancia de géneros comunes y especies diferentes exige la confirmación de las listas de especies por parte de especialistas, para poder así profundizar en el análisis ecológico y bio-geográfico de la flora de la Caatinga Amazónica.

Biomasa

La localización de la Caatinga Amazónica sobre suelos de arenas blancas bajo un régimen de precipitación con más de 3000 mm y sin períodos secos prolongados la circunscribe como una comunidad de composición y estructura bien definida. Dentro de este contexto muchos autores la han caracterizado como una comunidad de leñosas constreñida ecológicamente principalmente por la disponibilidad de nutrientes y condiciones de inundación recurrente (revisión en Klinge y Medina 1979, Coomes y Grubb, 1996, Cuevas y Medina, 1990). Los estudios de San Carlos de Río Negro de Klinge y colaboradores han cubierto toda la gama de variación estructural en este tipo de bosque, determinada por la intensidad con que operan los factores limitantes de acuerdo a la posición geomorfológica que ocupan las áreas de estudio específica.

El rango de biomasa total medida en este bosque alcanzó de alrededor de 820 ton/ha en parcelas de Caatinga Alta, hasta 20 ton/ha en parcelas de Caatinga Baja (“Bana abierta” de Bongers *et al.*, 1985) (Figura 4A). La proporción de biomasa aérea y radical cambió de manera significativa con la acumulación de biomasa total. El % de raíces decrece rápidamente desde cerca de 90% en Caatinga Baja muy rala hasta 30% en bosques cuya biomasa sobrepasa las 300 ton/ha (Figura 4B). Este patrón de distribución de biomasa es consistente con la hipótesis de que la variación estructural está asociada esencialmente con la disponibilidad de nutrientes.

En la Caatinga el área basal (AB) constituye un buen indicador de biomasa aérea en la Caatinga, cubriendo un rango de 2 a 75 m^2 y de 6 a 600 ton/ha, y a su vez, la biomasa aérea total permite estimar el índice de área foliar (IAF, ver Figura 5). La mayor parte de las parcelas estudiadas por Klinge y colaboradores tenían valores IAF comprendidos entre 3 y 6. La dos parcelas con mayor biomasa aérea alcanzaron valores de IAF por encima de 9, que puede considerarse como un valor alto para bosques tropicales (Clark *et al.*, 2008).

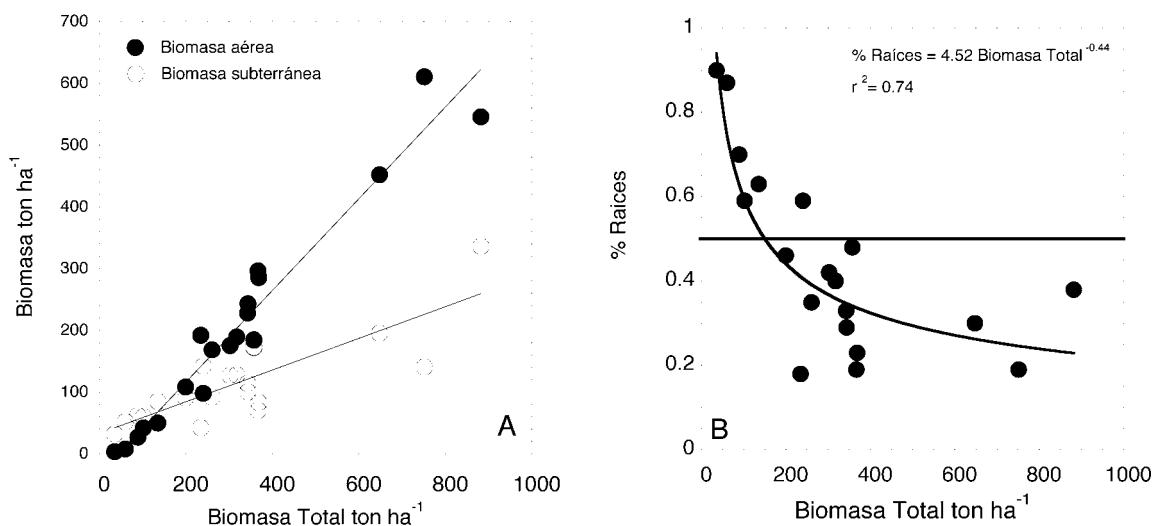


Figura 4. Biomasa total, aérea y subterránea (A) y la proporción de raíces (B) en 20 parcelas de Caatinga en San Carlos de Río Negro. La línea horizontal indica que las raíces contribuyen 50% a la biomasa total (con datos de Klinge et al. 1977 y Bongers et al. 1985).

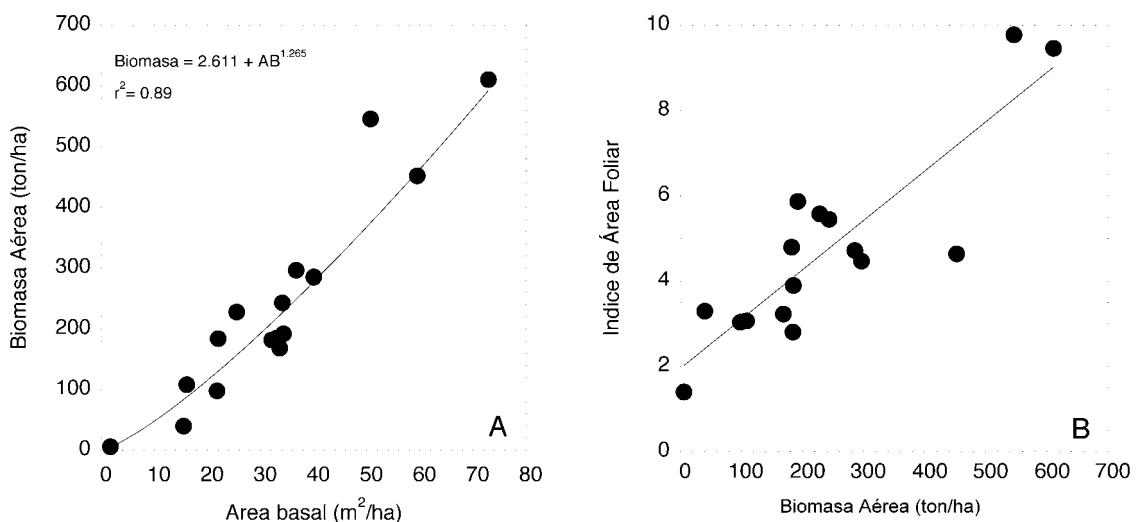


Figura 5. Relaciones entre área basal, biomasa aérea (A) e índice de superficie foliar (B) en 16 parcelas del Complejo Caatinga en San Carlos de Río Negro (con datos de Klinge et al. 1977, Bongers et al. 1985 y Klinge y Cuevas 2000).

Producción de hojarasca y ciclaje de nutrientes

No se dispone de estudios de productividad total en bosques de Caatinga Amazónica. La mejor aproximación es la medida de la producción de residuos finos (hojas, ramas, flores) que puede constituir hasta un 50% de la producción primaria aérea neta en bosques tropicales (Clark et al., 2001). Los estudios de Cuevas y Medina (1986) y de Coomes y Grubb (1996) indican que los bosques de Caatinga Alta tienen una producción de residuos foliares alrededor de las 4 Mg/ha (Tabla 3). Las comunidades de Caatinga menos densa medidas en San

Carlos (Caatinga Baja) solo alcanzan alrededor de la mitad de ese valor.

En los bosques de San Carlos la concentración de nutrientes en la hojarasca de la Caatinga Alta presentó mayores concentraciones de N, P y menores de K en comparación con la Caatinga Baja. En La Esmeralda la única diferencia importante encontrada fue la mayor concentración de Ca en la Caatinga Baja (Tabla 2). El flujo de nutrientes en términos de átomo-gramo (moles de átomos en circulación y no el peso por elemento) en las parcelas de Caatinga Alta muestra que el N es elemento que circula en

mayor abundancia en unidades de mol/ha año, 1990-2400; seguido por el Ca, 700-780, el Mg, 300-514, el K, 205-230 y por último el P, 26-65. En la Caatinga Baja de San Carlos es notable el valor de flujo de K, similar a la Caatinga Alta a pesar de la menor producción de hojarasca, y en La Esmeralda el valor de Ca es bastante elevado, y similar al del N.

Ecofisiología

La vegetación de Caatinga se caracteriza por su carácter esclerófilo, es decir, con hojas duras y coriáceas debido a la abundancia de esclerénquima. Estas características foliares se han documentado anatómicamente (Sobrado y Medina, 1980, Medina *et al.*, 1990) y se han relacionado con diversos índices de esclerofilia tales como dureza (penetrómetro), cociente área/peso, y cociente fibra/proteína (Medina *et al.*, 1990, Sobraido, 2009a). Las plantas esclerófilas se caracterizan también por sus bajas concentraciones relativas de N y P por peso seco, explicables por el grosor de las paredes celulares y la abundancia de componentes fibrosos.

Tabla 3. Flujo de nutrientes en residuos foliares (hojarasca) en bosques de Caatinga en San Carlos de Río Negro y La Esmeralda

San Carlos		La Esmeralda	
Alta	Baja	Alta	Baja
Hojarasca ($Mg\ ha^{-1}x\ año^{-1}$)			
4.0	2.1	4.3	4.2
Concentración de nutrientes en hojarasca ($mg\ g^{-1}$)			
N	7.0	5.8	7.5
P	0.5	0.2	0.2
K	2.1	4.7	2.0
Ca	7.7	7.4	6.2
Mg	3.1	2.5	1.7
Flujo de nutrientes ($kg\ ha^{-1}\ año^{-1}$)			
N	27.9	12.1	33.0
P	2.0	0.4	0.8
K	8.0	9.9	9.1
Ca	31.4	15.2	28.0
Mg	12.5	5.1	7.3

Tabla 4. Concentraciones molares de P y N (Sobrado y Medina 1980) y abundancia natural de $\delta^{15}N$ (Sobrado 2008) en hojas adultas de especies características de la Caatinga de San Carlos de Río Negro.

Espece	P mmol/kg	N mmol/kg	N/P	$\delta^{15}N$ ‰
<i>Macairea rufescens</i>	8.7	558	64.0	-7.4
<i>Remijia morilloi</i>	9.4	292	31.2	-9.7
<i>Pachira sordida</i>	11.0	427	38.9	-9.6
<i>Retiniphyllum concolor</i>	11.6	576	49.6	-9.5
<i>Heteropterys</i> sp.	18.4	1005	54.6	-7.6
<i>Catostemma sancarlo-sianum</i>	21.6	1454	67.2	-4.1

Relaciones hídricas

La anatomía esclerófila se ha relacionado tradicionalmente con plantas resistentes a la sequía, particularmente leñosas de clima mediterráneo. La com-

paración de especies de la vegetación de Caatinga Alta y Baja de San Carlos con especies típicas de clima mediterráneo (Cape Town, Sur Africa; Palo Alto, California y Perth, Australia) mostraron niveles similares de los índices de esclerofilia así como de las concentraciones de N y P, mientras que las especies de San Carlos tenían áreas foliares mucho mayores (Medina *et al.*, 1990).

Los estudios de relaciones hídricas en San Carlos demuestran que las hojas esclerófilas, al menos en la vegetación de Caatinga Baja, presentan una alta sensibilidad estomática a baja humedad relativa del aire. Los estomas se cierran progresivamente en días sin lluvia desde poco antes del mediodía y no se recuperan en la tarde. Por ello estas hojas pocas veces alcanzan potenciales hídricos menores de -1.5 MPa (Medina *et al.*, 1990). Un reciente estudio (Sobrado, 2009b) sobre plantas de la Caatinga Baja de San Carlos indica valores de potencial osmótico a turgor cero de -1.9 hasta -2 MPa y demuestra que estas plantas mantienen turgor positivo aún en días secos (Figura 6). Estos estudios apoyan la hipótesis que las características esclerófilas son seleccionadas en ambientes deficientes en nutrientes, principalmente P. Esta hipótesis ya había sido formulada por Ferri (1960, 1961) en sus estudios de ecosistemas de Caatinga Amazónica en la cuenca baja del Río Negro en Brasil.

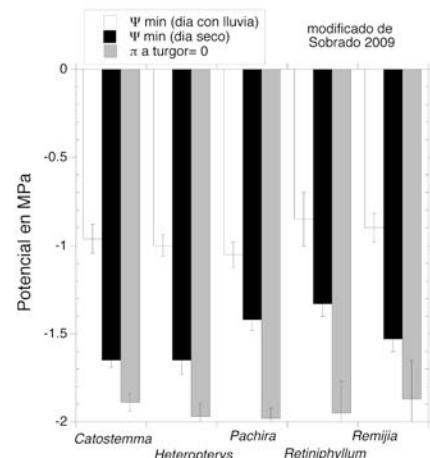


Figura 6. Potencial hídrico mínimo en días húmedos y secos, y potencial osmótico a turgor cero, en hojas de plantas leñosas de una Caatinga Baja en San Carlos de Río Negro (modificado de Sobrado 2009).

La sensibilidad estomática a déficits hídricos y al déficit de presión de vapor atmosférico limita la transpiración, lo cual puede conducir a elevación de la temperatura foliar durante días secos y soleados, en parte porque el tamaño foliar determina elevados valores de la resistencia de la capa limitante. Este efecto es contrarrestado por una marcada inclinación foliar que predominan entre las especies de la

Caatinga, que reduce la carga radiacional al mediodía, y permite mantener niveles de temperatura foliar tolerables aun con baja conductancia estomática (Medina *et al.*, 1978).

Fotosíntesis, área foliar específica y nitrógeno

Las plantas esclerófilas tienden a tener tasas relativamente bajas de fotosíntesis máxima. En un estudio detallado de las relaciones fotosíntesis-nitrógeno y de la longevidad foliar en especies de los bosques de San Carlos de Río Negro Reich *et al.* (1991, 1994a, b) mostraron que para la Caatinga Alta los valores de fotosíntesis de las cinco especies medidas se agrupan entre 1-6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ mientras que en la Caatinga Baja los valores de cinco especies dominantes se sitúan entre 2 y 8. Sobrado (2009b) reporta valores de A_{\max} también muy bajos de 4,3-6,6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Sin embargo, Medina y Cuevas (2000) registran valores promedio de fotosíntesis en las mismas especies de la Caatinga Baja alrededor de 10-12 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en horas de la mañana, que bajan hasta alrededor de 5 a media tarde como consecuencia del cierre estomático discutido más arriba. Es importante obtener curvas de luz y especificar los períodos de medición para establecer valores más precisos de la relación fotosíntesis-luz-nitrógeno.

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ para plantas leñosas de la Caatinga Baja están por debajo de -30.5‰ (Sobrado, 2008), lo que indicaría una eficiencia de uso de agua muy baja, o que se tomaron muestras de hojas de edad avanzada.

Las concentraciones foliares de N y P de plantas características de la Caatinga Baja de San Carlos son muy reducidas (Sobrado y Medina, 1980) y se correlacionan positivamente entre sí (Tabla 4). El estudio de Sobrado (2008) mostró, además, que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ son muy negativos, probablemente como resultado de la deficiente disponibilidad de estos elementos. En efecto, los valores reportados de abundancia natural de $\delta^{15}\text{N}$ en las mismas especies se correlacionan positivamente con las concentraciones de P, N y la relación N/P (Tabla 4).

Duración foliar

Un aspecto fisiológico relacionado con la esclerofilia es la duración foliar. En ambientes pobres en nutrientes el costo de construcción de las hojas es elevado (Sobrado, 2009b) y el incremento en la duración tiene valor adaptativo, porque prolonga el período productivo de la superficie fotosintética. Reich *et al.* (2004) hicieron un estudio demográfico multianual en los bosques de San Carlos de Río Negro. Se encontraron valores de duración foliar de 2-3 años en el dosel de la Caatinga Alta y de 1-3 años en la Caatinga Baja. En cada caso la supervivencia de hojas de sombra (sotobosque) sobrepasó los 3 años en todas las especies medidas en la Caatinga Alta (Figura 7).

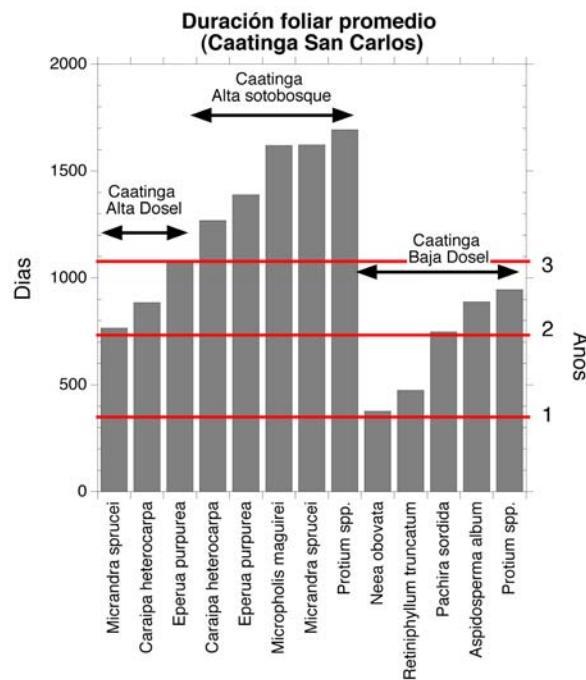


Figura 7. Duración foliar de hojas de dosel y de sotobosque en parcelas de Caatinga Alta y Baja en San Carlos de Río Negro (con datos de Reich *et al.* 2004).

Limitación nutricional y producción de raíces finas

Las limitaciones nutricionales en bosques húmedos de San Carlos de Río Negro han sido evaluadas a través de medidas de eficiencia de uso de nutrientes (Cuevas y Medina, 1986) y mediante experimentos con el crecimiento de raíces finas con la adición de fertilizantes (Cuevas y Medina, 1988). Un resumen de esos experimentos se describió en Medina y Cuevas (2000) y se resumen en la Figura 8. El crecimiento de la Caatinga Alta está regulado por la disponibilidad de N, mientras que el de la Caatinga Baja está regulado por la disponibilidad de N y en mayor proporción por la disponibilidad de P. Estos resultados contrastan con los de bosques de Tierra Firme cuyas limitaciones principales son el P y Ca.

Perspectivas

De esta revisión se desprende que existe un importante cúmulo de información sobre estructura, composición florística, funcionamiento y condicionantes ecológicos de la Caatinga Amazónica. Esto permite delinejar los aspectos más relevantes desde el punto de vista de la ecología funcional que faltan por documentar:

- Distribución espacial de la Caatinga Amazónica en el Edo. Amazonas. Una aproximación para avanzar en esta dirección es la identificación de la extensión de suelos de arena blanca en la cuenca superior del

Río Negro y su correlación con el tipo de vegetación.

- Comparación de la composición florística de las áreas estudiadas y de nuevas parcelas en otras áreas, con el fin de dilucidar los aparentes problemas taxonómicos de coincidencia de géneros y diferenciación de especies. Esto permitiría avanzar en el análisis de la biogeografía y en la comprensión de los procesos evolutivos que han conducido a la selección de la peculiar vegetación de la Caatinga Amazónica.

- Análisis integral de la capacidad de producción de materia orgánica mediante estudios de variación temporal de biomasa aérea y subterránea, así como del intercambio gaseoso a nivel de bosques (métodos micrometeorológicos).

- Extender el análisis funcional de las limitaciones ecológicas del crecimiento y fotosíntesis, y los procesos fenológicos de producción de tejidos fotosintéticos y floración.

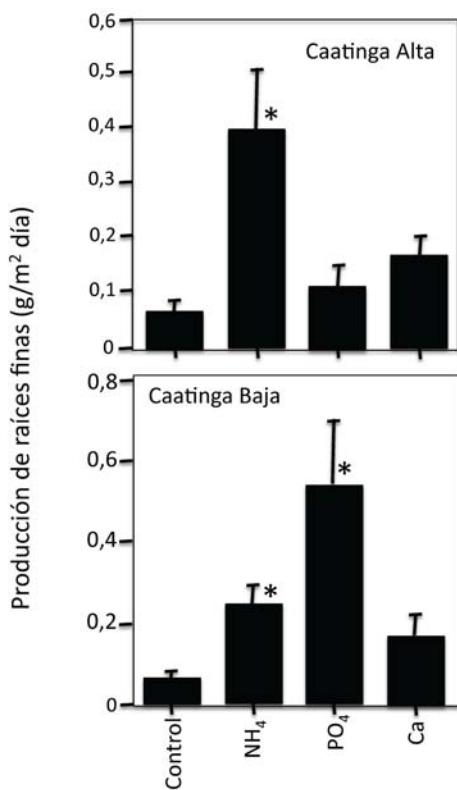


Figura 8. Crecimiento de raíces finas en potes insertados en el suelo y que recibieron adiciones de N, P y Ca (modificado de Cuevas y Medina 1988). Las estrellas indican diferencias significativas en la tasa de producción de raíces respecto al control.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a Gerardo Aymard por su contribución en la actualización de la bibliografía y datos de composición florística.

BIBLIOGRAFÍA

- Anderson B.A. 1981. White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica* 13: 199-210.
- Aymard, G., R. Schargel, P. Berry y B. Stergius. 2009. Estudio de los suelos y la vegetación (estructura, composición florística y diversidad) en bosques macrotérmicos no-inundables, estado Amazonas Venezuela (aprox. 01° 30' - 05° 55' N; 66° 00' -- 67° 50' O). *Biollania* (Edic. Esp.) 9: 6-251.
- Bongers F., D. Engelen y H. Klinge. 1985. Phytomass structure of natural plant communities on spodosols in southern Venezuela: the Bana woodland. *Vegetatio* 63: 13-34.
- Boulli, J. P. 2002. Lowland floristic assessment of Pico da Neblina National Park, Brazil. *Plant Ecology*, 160: 149-167.
- Clark D.A., S. Brown, D. W. Kicklighter, J. Q. Chambers, J. R. Thominson, J. Ni, & E. A. Holland. 2001. Net primary production in tropical forests: an evaluation and synthesis of existing field data. *Ecological Applications* 11(2): 371-384.
- Clark D. B., P. C. Olivas, S. F. Oberbauer, D. A. Clark & M. G. Ryan. 2008. First direct landscape-scale measurement of tropical rain forest Leaf Area Index, a key driver of global primary productivity. *Ecology Letters* 11: 163-172.
- Clark H., R. Liesner, P. E. Berry, A. Fernández, G. Aymard & P. Maquirino. 2000. Catálogo anotado de la flora del área de San Carlos de Río Negro, Venezuela. *Scientia Guaianae* 11: 101-316.
- Coomes D.A. 1997. Nutrient status of Amazonian caatinga forests in a seasonally dry area: nutrient fluxes in litter fall and analyses of soils. *Can. J. For. Res.* 27: 831-839.
- Coomes D.A. & P. J. Grubb. 1996. Amazonian caatinga and related communities at La Esmeralda, Venezuela: forest structure, physiognomy and floristics, and control by soil factors. *Vegetatio* 122: 167-191.
- Cuevas E. y E. Medina. 1990. Phosphorus/Nitrogen interactions in adjacent Amazon forests with contrasting soil and water availability. Pp. 83-94, In: H. Tiessen H., D. López-Hernández & I. H. Salcedo, (Eds.) *Phosphorus cycles in terrestrial and aquatic ecosystems*. SCOPE-UNEP Regional Workshop 3: South and Central America. Saskatchewan Institute of Pedology. Saskatoon, Canada.
- _____, _____. 1988. Nutrient dynamics within Amazonian forest ecosystems. II. Root growth, organic matter decomposition and nutrient release. *Oecologia* (Berlin) 76: 222-235.
- _____, _____. 1986. Nutrient dynamics within Amazonian forest ecosystems. I. Nutrient flux in fine litter fall and efficiency of nutrient utilization. *Oecologia (Berl.)* 68: 466-472.
- _____, _____. 1983. Root production and organic matter decomposition in a Tierra Firme Forest of the upper Río Negro basin. Pp. 653-666 In: *Root Ecology and its practical applications*. International Symposium Gumpenstein, Bundesanstalt Gumpenstein, A-8952 Irdning.
- Dezzeo, N., P. Maquirino, P. E. Berry & G. Aymard . 2000. Principales tipos de bosques en el área de San Carlos de Río Negro, Venezuela. *Scientia Guaianae* 11: 15-36.
- Ferri M. G. 1961. Problems of water relations of some Brazilian vegetation types, with special consideration of the concepts of xeromorphy and xerophytism. *Arid Zone Research, UNESCO*, Paris 16: 191-197.

- _____. 1960. Contribution to the knowledge of the ecology of the "Rio Negro Caatinga" (Amazon) Bulletin Research Council Israel 8: 195-208.
- Franco W. & N. Dezzeo. 1994. Soils and soil water regime in the Terra Firme - Caatinga forest complex near San Carlos de Rio Negro, State of Amazonas, Venezuela. *Interciencia* 19: 305-316.
- Herrera, R., C. F. Jordan, H. Klinge & E. Medina. 1978. Amazon ecosystems. Their structure and function with particular emphasis on nutrients. *Interciencia* 3: 223-232.
- Huber O. y C. Alarcón. 1988. Mapa de la Vegetación de Venezuela. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables. Caracas.
- Jiménez E. M., F. H. Moreno, J. Lloyd, M. C. Peñuela & S. Patiño. 2009. Fine root dynamics for forests on contrasting soils in the colombian Amazon *Biogeosciences Discussions* 6: 3415-3453.
- Klinge H. & R. Herrera. 1983. Phytomass structure of natural plant communities on spodosols in southern Venezuela: the Tall Amazon Caatinga fores. *Vegetatio* 53: 65-84.
- Klinge H. & E. Medina. 1979. Rio Negro Caatingas and Campinas, Amazonas states of Venezuela and Brazil. Pp. 483-488. In: *Ecosystems of the World 9A, Heathlands and related shrublands. Descriptive studie*, R. L. Specht (Ed.). Elsevier Scientific Publications Co., Amsterdam-Oxford-New York.
- Klinge H., E. Medina & R. Herrera. 1977. Studies on the ecology of the Amazon Caatinga. 1. General features. *Acta Cientifica Venezolana* 28: 270-276.
- Medina E. & E. Cuevas. 2000. Eficiencia de utilización de nutrientes por plantas leñosas: Eco-fisiología de bosques de San Carlos de Río Negro, Venezuela. *Scientia Guaianae* 11: 51-70. 2000.
- Medina E. & P. Minchin. 1980. Stratification of $\delta^{13}C$ values in Amazonian forests. *Oecologia (Berlin)* 45: 377-378.
- _____, V. García, & E. Cuevas. 1990. Sclerophyllly and oligotrophic environments: relationships between leaf structure, mineral nutrient content and drought resistance in tropical rain forests of the upper Río Negro Region. *Biotropica* 22: 51-64.
- _____, & E. Cuevas. 1989. Patterns of nutrient accumulation and release in Amazonian forests of the upper Río Negro basin. Pp. 217-240. In: *Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems*, J. Proctor (Ed). Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- _____, H. Klinge, C. F. Jordan & R. Herrera. 1980. Soil respiration in Amazonian forests of the Rio Negro Basin. *Flora (Berlin)* 170: 240-250.
- _____, M. Sobrado & R. Herrera. 1978. Significance of leaf orientation for leaf temperature in an Amazonian sclerophyll vegetation. *Radiation and Environmental Biophysics* 15: 131-140.
- Reich P. B., C. Uhl, M. B. Walters, L. Prugh & D. S. Ellsworth. 2004. Leaf demography and phenology in Amazonian rain forest: a census of 40 000 leaves of 23 tree species. *Eco-logical Monographs* 74: 3-23.
- _____, & M. B. Walters. 1994. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species II. Variation in nitrogen vis-a-vis specific leaf area influences mass- and area-based expressions. *Oecologia* 97:73-81.
- _____, _____, D. S. Ellsworth & C. Uhl. 1994a. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species I. Patterns among species and communities. *Oecologia* 97:62-72.
- Rodrigues W. A. 1961. Aspectos fitosociológicos das catingas do Rio Negro. *Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi* 15: 1-41.
- Schargel, R. y P. Marváz. 2009. Suelos. Pp. 99-109. En: G. Aymard y R. Schargel (Eds.). Estudio de los suelos y la vegetación (estructura, composición florística y diversidad) en bosques macrotérmicos no-inundables, estado Amazonas Venezuela (aprox. 01° 30' -- 05° 55' N; 66° 00' -- 67° 50' O). *Biollania* (Edic. Esp.) No. 9.
- _____, _____, G. Aymard, B. Stergios y P. Berry 2001. Características de los suelos alrededor de San Carlos de Río Negro, Estado Amazonas, Venezuela. *BioLlania* (Edic. Esp.) No. 7: 234-264.
- _____, G. Aymard y P. Berry. 2000. Características y factores formadores de spodosoles en el sector Maroa-Yavita, Amazonía Venezolana. *Revista UNELLEZ de Ciencia y Tecnología* 18(1): 85-96.
- Sobrado, M. A. 2009a. Cost-benefit relationships in sclerophyllous leaves of the 'Bana' vegetation in the Amazon region. *Trees* 23:429-437.
- _____. 2009b. Leaf tissue water relations and hydraulic properties of sclerophyllous vegetation on white sands of the upper Rio Negro in the Amazon region. *Journal of Tropical Ecology* 25: 271-280.
- _____. 2008. Leaf characteristics and diurnal variation of chlorophyll fluorescence in leaves of the 'Bana' vegetation of the Amazon region. *Photosynthetica* 46 (2): 202-207.
- _____, & E. Medina. 1980. General morphology, anatomical structure and nutrient content of sclerophyllous leaves of the "Bana" vegetation of Amazonas. *Oecologia (Berlin)* 45: 341-345.
- Stropp, J., H. ter Steege, Y. Malhi, ATDN & RAINFOR. 2009. Disentangling regional and local tree diversity in the Amazon. *Ecography* 32: 46-54.
- ter Steege, H., N. C. Pitman, O. Phillips, J. Chave, D. Sabatier, A. Duque, J. F. Molino, M. F. Prévost, R. Spichiger, H. Castellanos, P. von Hildebrand & R. Vasquez. 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443(28): 444-447.
- ter Steege, H., N. C. Pitman, D. Sabatier, H. Castellanos, P. van der Hout, D. C. Daly, M. Silveira, O. Phillips, R. Vasquez, T. van Andel, J. Duivenvoorden, A. A. de Oliveira, R. Ek, R. Lilah, R. Thomas, J. van Essen, C. Baider, P. Maas, S. Mori, J. Terborgh, P. Nuñez, H. Mogollón & W. Morawetz. 2003. A spatial model of tree α-diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation* 12: 2255-2277.
- Tiessen H., P. Chacón & E. Cuevas. 1994. Phosphorus and nitrogen status in soils and vegetation along a toposequence of dystrophic rainforests on the upper Rio Negro *Oecologia* 99:145-150.

LA VEGETACIÓN DE LOS HUMEDALES DE AGUA DULCE DE VENEZUELA

Críspulo Marrero¹

INTRODUCCIÓN

En Venezuela la distribución y características de los humedales de agua dulce están condicionadas a una amplia diversidad climática y geográfica. Por esta razón existe una gran diversidad de estos ecosistemas en todo nuestro ámbito territorial y, consecuentemente, no es posible hablar de una "comunidad de vegetación típica" de los humedales; contrariamente, distintos autores han demostrado que los diferentes tipos de humedales presentan complejas y variadas asociaciones vegetales.

Así, mientras en ciertas áreas inundables del Llano predominan comunidades vegetales, dominadas por gramíneas, y en general especies de bajo porte, capaces de soportar un largo periodo de anegación estacional (Ramírez, 1985; González-Boscán, 1985, 2007; Velázquez, 1994; Rial, 2000, 2007), en otras zonas, donde las condiciones edáficas y el relieve lo determinan, existen complejos bosques de galería multiestratificados poblados tanto por especies arbóreas caducifolias como por especies siempreverdes; éstos se ubican, principalmente, a lo largo de ríos y caños tanto en los llanos meridionales como en los llanos altos occidentales y en los llanos orientales (Schargel y Aymard, 1993; Aymard, 2005; Aymard y González-Boscán, 2007).

Otras áreas presentan bosques palustres de alta complejidad estructural, o por el contrario albergan comunidades casi monoespecíficas, de baja diversidad pero siempre muy bien adaptadas a soportar sustratos saturados por largos lapsos o incluso durante todo el año: es el caso de los guaduales o guaiales y los "manglares llaneros" (que no deben confundirse con los manglares de zonas costeras) (González-Boscán, 1985).

Finalmente en ciertos humedales altoandinos y montañosos, existen formaciones vegetales muy especializadas adaptadas a suelos de escasa profundidad, descensos circadianos pronunciados de las temperaturas, alta tasa de radiación solar y también vientos fuertes y continuos (Cuello, 2010).

La vegetación como elemento básico en el reconocimiento de los humedales

Uno de los criterios fundamentales para el reconocimiento de los humedales es la presencia de comunidades hidrofíticas o comunidades vegetales hidrófilicas. Por ello para reconocer un área como humedal, en primer lugar, se debe determinar si las plantas allí presentes están bien adaptadas y, consecuentemente, crecen sin dificultad en ese sitio

específico. Estas plantas, al contrario de las plantas de tierras secas o tierras elevadas, son capaces de utilizar exitosamente tales demandantes y particulares ambientes para vivir y reproducirse adecuadamente; allí los suelos hidromórficos les proporcionan una ventaja competitiva y de hecho estos sustratos se constituyen para las plantas en un hábitat de alta calidad. Las plantas de sitios secos o tierras elevadas, por el contrario, sólo pueden colonizar suelos bien drenados, aireados y ricos en oxígeno; para estas plantas, los suelos anegados constituyen un ambiente muy estresante desde el punto de vista fisiológico.

Las investigaciones sobre las comunidades vegetales, en el contexto de la utilización de las plantas como uno de los criterios básicos en la definición de humedales, han sido ampliamente desarrolladas en Australia, Europa, Canadá y los Estados Unidos de Norte América. En ese contexto es necesario citar los trabajos de Reed (1988), Lyon (1993), Tiner (1999) y Mitsch & Gosselink (2007). Como resultado de esos estudios se desarrolló una terminología especializada que describe con precisión las comunidades vegetales indicadoras de humedales. En especial el trabajo de Reed (*op. cit.*), explica detalladamente los fundamentos para aplicar esa terminología.

Tomando como base esa información pero circunscribiéndonos al ámbito geográfico nacional, a la disponibilidad de información y a la experiencia de investigadores locales, a continuación se propondrá una adaptación de la terminología que propusiera Reed (*op. cit.*) para el estudio de las comunidades vegetales de los humedales de Norteamérica. Sin embargo, es bueno acotar que en nuestro país aún no se ha sistematizado de manera completa un inventario específico de plantas de los humedales, y por ello no se pueden aplicar a cabalidad algunos criterios de clasificación desarrollados para el territorio norteamericano. En este sentido, y paraclarar el lenguaje utilizado, se van explicar los términos propuestos en el trabajo de Reed (*op. cit.*) y luego se definirán aquellos que, en el presente trabajo, serán adaptados de ese conjunto de vocablos.

De acuerdo con el citado autor las plantas relacionadas con los humedales se pueden agrupar en seis gremios que se reconocen por sus siglas iniciales como PFT (plantas facultativas de tierras elevadas), PFH (plantas facultativas de humedales), PH (plantas de humedales), EH (especies de humedales) y POH (plantas obligatorias de humedales). El sexto gremio, PTE (plantas de tierras

¹ UNELLEZ-Guanare, Programa de Ciencias del Agro y el Mar, Museo de Zoología, Mesa de Cavacas, estado Portuguesa. VENEZUELA 3350 e-mail: krispu-lom@gmail.com

elevadas), no pertenece a los humedales *sensu stricto* pero se usa como hito referencial. De acuerdo con este trabajo se puede afirmar que un sitio es un humedal cuando la dominancia total de plantas PFH (Plantas Facultativas de Humedales), PH (Plantas de Humedales) y POH (Plantas Obligatorias de Humedales) excede 50% del total de las plantas dominantes que se encuentran en el lugar.

En el sistema de gremios de Reed (*op. cit.*), se reconoce que ciertas plantas son localizadas exclusivamente en ambientes de tierras elevadas secas: son las denominadas plantas PTE (Plantas de Tierras Elevadas). Esto quiere decir que siempre serán encontradas en una zona seca; dicho de otra forma, no existen en zonas húmedas y por lo tanto su frecuencia de aparición en zonas secas es de 100%.

Por otra parte, algunas especies propias de humedales también se encuentran en tierras elevadas, con una probabilidad estimada de hasta 70% de las veces, estas son llamadas PFH (Plantas Facultativas de Humedales). Otras plantas aparecen sólo en los humedales y siempre se las encuentra allí con una probabilidad estimada mayor a 99%, son llamadas POH (Plantas Obligatorias de Humedales). Muchas especies de plantas pueden encontrarse en ambientes húmedos al menos 70% de las veces, pero también 30% de las veces se las consigue en ambientes secos: a éstas se les asigna el calificativo de PTE (Plantas Facultativas de Tierras Elevadas). Finalmente algunas especies se encuentran en humedales con una probabilidad estimada de 67 a 99%, son llamadas PH (Plantas de Humedales).

Los gremios propuestos de plantas de los humedales dulceacuícolas venezolanos

Se propone el reconocimiento de cinco gremios cuya nomenclatura se designa de manera abreviada por sus siglas iniciales, estos son: PSS (Plantas de Sustratos Secos); PFSS (Plantas Facultativas de Sustratos Secos); PFSH (Plantas Facultativas de Sustratos Húmedos); PSH (Plantas de Sustratos Húmedos) y POSS (Plantas Obligadas de Sustratos Saturados).

A fin de ubicar espacialmente estos gremios de plantas, se presenta en la Figura 1, un perfil hipotético donde se destaca un gradiente de humedad en el suelo; sobre éste se ubican los diferentes gremios de plantas asociadas a los humedales. El área de dominio de un determinado gremio no es una línea divisoria exacta, tal como se presenta en la figura, sino más bien es una zona de mezcla o ecorito, definido éste como un área de transición entre dos o más comunidades.

Los gremios propuestos de plantas de los humedales dulceacuícolas venezolanos

Se propone el reconocimiento de cinco gremios cuya nomenclatura se designa de manera abreviada por sus siglas iniciales, estos son: PSS (Plantas

de Sustratos Secos); PFSS (Plantas Facultativas de Sustratos Secos); PFSH (Plantas Facultativas de Sustratos Húmedos); PSH (Plantas de Sustratos Húmedos) y POSS (Plantas Obligadas de Sustratos Saturados).

A fin de ubicar espacialmente estos gremios de plantas, se presenta en la Figura 1, un perfil hipotético donde se destaca un gradiente de humedad en el suelo; sobre éste se ubican los diferentes gremios de plantas asociadas a los humedales. El área de dominio de un determinado gremio no es una línea divisoria exacta, tal como se presenta en la figura, sino más bien es una zona de mezcla o ecorito, definido éste como un área de transición entre dos o más comunidades.



Figura 1. Perfil hipotético de un gradiente de humedad en el suelo en el cual se ubican los distintos gremios de plantas asociados a diferentes tipos de terrenos.

Para efectos del presente trabajo se reconocen como Plantas de Sustratos Secos (PSS) aquellas con severas limitaciones adaptativas (morfológicas, anatómicas o fisiológicas) a los suelos hídricos. Estas plantas son viables sólo en sustratos elevados (Figs. 2 y 3), porque el estrés producido por la inundación o la saturación prolongada del suelo, afecta negativamente sus funciones vitales, a veces de manera irreversible.

En el otro extremo de la clasificación de los gremios de plantas de los humedales, están las Plantas Obligadas de Sustratos Saturados (POSS). Estas presentan notables adaptaciones morfológicas, anatómicas y fisiológicas que les permiten sobrevivir en suelos hídricos con prevalencia de una alta saturación o requieren, obligatoriamente, lugares que presenten una lámina de agua permanente (Fig. 4). Estas plantas se deterioran rápida e irreversiblemente en ambientes secos, cuando las condiciones de saturación del suelo o la lámina de agua desaparecen. Ello se manifiesta por la deshidratación y el marchitamiento extensivo de su follaje (Fig. 5). Sin embargo, casi todas las especies de este gremio tienen la capacidad de sobrevivir a la sequía formando estructuras de latencia tales como semillas, bulbos y rizomas entre otros. En este caso, al contrario de las plantas PSS del ejemplo anterior, las plantas POSS, sufren un severo y rápido estrés con la desaparición o la merma de la saturación ácua del suelo.



Figura 2. Bosque decíduo en tierras elevadas secas que alberga comunidades de plantas propias de estos sitios. Nótese la delgada capa de hojarasca en el suelo, indicativo de una alta tasa de descomposición anual (Cercanías de Caicara de Maturín estado Monagas).



Figura 3. Bosque semidecíduo de tierras elevadas secas; en primer término, el algarrobo (*Hymenaea courbaril*). Esta vertiente recibe un poco más de lluvia que en el caso de la fotografía anterior y por ello cambia la composición y estructura de especies (Santa Ana de Maturín, estado Monagas).



Figura 4. Plantas Obligadas de Sustratos Saturados. Arriba izquierda *Ludwigia peploides*, a la derecha *Neptunia oleracea*; abajo izquierda *Oxycaryum cubense* y a la derecha *Pistia stratiotes* (fotografías tomadas en Guanare, estado Portuguesa).

Entre esos dos extremos de condiciones hídricas se tiene un grupo de gremios cuyos individuos presentan notables capacidades adaptativas: es el gremio de las plantas facultativas. Uno de estos casos son las Plantas Facultativas de Sustratos Secos (PFSS), las cuales, aun cuando están capacitadas para crecer en suelos hídricos toleran de manera muy eficiente condiciones de suelos secos. Estas plantas además de localizarse en sitios con suelos altamente saturados, o incluso suelos sumergidos permanentemente, se les observa en suelos secos

y en suelos con pendientes altas o moderadas. Estos últimos si bien se saturan durante los meses de lluvia luego por efecto de la gravedad se escurre el agua de manera extrema durante la época de sequía (Figs. 6 y 7).



Figura 5. Plantas Obligadas de Sustratos Saturados en proceso de deshidratación una vez que se ha secado el sitio donde éstas habitan. A la izquierda, inicio del proceso de clorosis de las hojas en *Pistia stratiotes* tres días después de la eliminación del agua. A la derecha, la misma especie dos semanas después, cuando ya casi se ha completado el proceso de secado (fotografías tomadas en Guanare, estado Portuguesa).

Las Plantas Facultativas de Sustratos Húmedos (PFSH), son aquellas capaces de crecer en suelos secos elevados; sin embargo, evolutivamente han desarrollado una gran plasticidad en materia de adaptaciones anatómicas, morfológicas y fisiológicas que les permiten tolerar suelos saturados por lapsos relativamente prolongados. En muchas de ellas, como el yagrumo (*Cecropia spp.*), sus semillas pueden germinar en cualquier sitio seco, no es raro ver plántulas en las juntas de dilatación de los

puentes, en grietas de cunetas de vías asfaltadas y otros sitios donde apenas existe un poco de sustrato (Fig. 8). Estas plantas poseen raíces en zancos y tallos ahuecados que alivianan la estructura del fuste facilitando así una sustentación estable en sustratos blandos. Además, tienen muchas raíces secundarias que le permiten captar oxígeno adecuadamente.



Figura 6. Plantas Facultativas de Sustratos Secos (PFSS). En este humedal, en las inmediaciones de un área de manantiales, podemos apreciar *Guadua angustifolia*. A la derecha, cepas de bambú que crecen de manera vigorosa en un suelo seco elevado (fotografías tomadas en localidad de Las Cruces, estado Portuguesa).



Figura 7. El chaguaramo gigante o palma mapora (*Roystonea oleracea*), una planta facultativa de suelos secos altos, aunque de manera natural (derecha) se la encuentra asociada a suelos húmedos o incluso sumergidos (fotografías tomadas en el campus de la Universidad Simón Bolívar, Caracas y en Barinas).

Para finalizar la descripción de los gremios de plantas asociadas a los humedales, se hará referencia a las Plantas de Sustratos Húmedos (PSH). Éstas toleraran suelos saturados, pero normalmente se desarrollan en aquéllos suelos que de manera permanente, sólo presentan un alto grado de humedad;

allí los estratos acuosos se localizan relativamente cerca, de los horizontes superiores el suelo.



Figura 8. El Yagrumo (*Cecropia peltata*) una planta de desarrollo muy rápido, crece en sitios secos donde ha sido talada la vegetación original (a la derecha). Sin embargo, en suelos altamente saturados también se desarrolla (a la izquierda), (fotografías tomadas en Guanare, estado Portuguesa).

Los árboles pertenecientes a este gremio de plantas, evolutivamente han desarrollado adaptaciones anatómicas y morfológicas que les permiten equilibrar sus enormes masas foliares en terrenos blandos, evitando la caída. También los elementos del sistema radical profundo presentan mecanismos fisiológicos para captar oxígeno en ambientes donde existe una alta acumulación de materia orgánica y poco oxígeno disponible (Fig. 9).

Contrario a lo que percibe al principio de esta sección, al comentar la figura 1, los límites que pudieran proporcionar los gremios de plantas indicadoras de humedales, no son límites tajantes; pues de hecho las plantas mismas presentan una enorme plasticidad en sus adaptaciones, y por ello se las puede hallar en diferentes hábitats. Las comunidades de palma moriche con las cuales ejemplificamos los sitios de sustratos húmedos, también son perfectamente viables en sustratos completamente saturados o donde existen láminas de agua permanente (Fig. 10). Esta acotación también es válida para otros gremios de los que se han mencionado.



Figura 9. Bosque en sustratos húmedos en el río Quereguá, Llanos Orientales. Los troncos oscuros gruesos pertenecen a ejemplares *Mauritia flexuosa* ("Moriche"); La abundante cantidad de hojarasca y otros restos vegetales en el suelo indican tasas de descomposición anuales muy lentas (fotografía tomada en Santa Ana de Maturín, estado Monagas).



Figura 10. Comunidades de *Mauritia flexuosa* establecidas en sustratos completamente sumergidos durante todo el año, sector Paso El Caimán, río Uracoa, estado Monagas.

Durante el estudio para determinar sin un área es un humedal, conviene separar la vegetación en estratos: árboles, arbustos y sotobosque. Si existe una capa de rastreras u otra capa demostrable además de las mencionadas aquí, también puede ser utilizada en el análisis. Se deben identificar las plantas más comunes, mediante algún tipo de índice de dominancia, para así proceder a determinar la abundancia relativa de éstas, y los gremios a los cuales pertenecen.

Entre los métodos para estimar la dominancia relativa de cada especie se contabiliza la frecuencia de aparición o, alternativamente, el porcentaje de cobertura de especies o de gremios. Estas determinaciones pueden ser realizadas para cada especie dominante de planta en cada capa de vegetación incluyendo árboles, arbustos, las capas herbáceas y vegetación rastrera en el suelo. La determinación de la dominancia debe ser completada con una estimación visual o con otros procedimientos de estimación basados en sistemas de cuadrículas o cuadrantes; el método elegido dependerá de la persona que esté efectuando el reconocimiento de la vegetación. Pero en todo caso cualquiera sea el sistema empleado, éste debe ser repetible y su aplicación debe ser uniforme.

Ejemplos de humedales de agua dulce de Venezuela con comunidades vegetales características

Los humedales de agua dulce de Venezuela se encuentran entre los más diversos del mundo, estos exhiben características muy heterogéneas y se pueden detectar en ellos comunidades vegetales específicas que los caracterizan de manera muy precisa. A continuación se describirán algunos de estos biotopos atendiendo en parte a la clasificación propuesta por Scott (1989).

Esteros con palmares

Uno de los humedales más emblemáticos de los llanos venezolanos son los denominados esteros, estos representan biotopos propios de las planicies inundables donde es muy conspicua una comuni-

dad vegetal cuyos elementos arbóreos están dominados por la palma llanera (*Copernicia tectorum*). En el país se localizan al sur del estado Guárico (los esteros de Camaguán), también en Anzoátegui, Apure, Barinas, Bolívar (Caicara del Orinoco), Cojedes, Portuguesa y sureste del estado Zulia (Henderson, 1997). Los suelos donde prosperan estas comunidades vegetales pueden catalogarse como suelos pesados, con predominio de fracciones finas (arcillas y limos) con altos contenidos de potasio y calcio (García-Miragaya *et al.*, 1990). Estos humedales no pueden incluirse en el ámbito de los “palmares palustres” (Morichales y Chaguaramales), porque en este tipo de esteros no persiste una lámina de agua, o al menos un sustrato saturado durante todo el año, tal como si se presenta en aquellos (Fig. 11).



Figura 11. “Palma Llanera” (*Copernicia tectorum*), Estero de Camaguán, estado Guárico, Venezuela, época lluviosa a la izquierda y en época seca a la derecha.

Humedales palustres (palustrinos) boscosos de tierras bajas

Los humedales palustres son aquellos situados en áreas que no son afectadas por las mareas, y la salinidad no supera las 0,5 partes por millón (ppm). Presentan agua o humedad permanente en el suelo y la vegetación dominante está constituida por árboles o arbustos emergentes, así como por musgos o líquenes. A continuación se presentarán ejemplos de este tipo de humedales existentes en el país.

Morichales

Son humedales palustres boscosos asociados con dominancia de la Palma moriche (*Mauritia flexuosa*). Los morichales son formaciones vegetales que en el país se localizan en los estados Monagas, Anzoátegui, Delta Amacuro, sur de Guárico y Apure; además, están presentes en los estados Amazonas y Bolívar (Fernández, 2007). A pesar del nombre genérico con el que se las conoce, el cual deriva de la palma moriche, diversos estudios han permitido demostrar que las comunidades vegetales allí presentes no son homogéneas. En efecto, en los sitios donde se desarrollan los morichales existe una compleja dinámica sucesional, en la cual ocurre

un cambio ecológico paulatino de acondicionamiento del suelo, mediante el cual se desarrollan diferentes formaciones boscosas.

Al menos en tres de las etapas de sucesión ecológica de los morichales, se comporta como un bosque palustre, con una dominancia de individuos adultos de la palma moriche. Pero en las etapas tempranas de la sucesión, se presentan otros tipos de comunidades, en las cuales sólo se presentan muy pocos individuos jóvenes de la palma, y el carácter que definiría a un bosque palustre no es

tan evidente. Por otra parte, en la etapa madura del proceso de sucesión, en el llamado bosque siempre verde de pantano estacional se presentan pocos individuos de la palma moriche, en consecuencia esta especie no puede considerarse como dominante.

González-Boscán (1987) describió en detalle cinco estadios sucesionales de los morichales resaltando los roles protagónicos de la palma en la formación y dinámica de esa compleja comunidad vegetal (Fig. 12); estos estadios son:

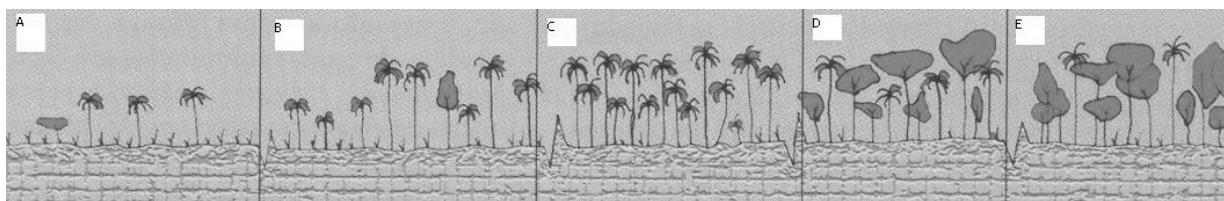


Figura 12. Sucesión ecológica donde están involucradas comunidades vegetales con presencia de morichales. A pantanos herbáceos. B morichales abiertos. C morichales cerrados D morichales de transición y E bosque siempre verde de pantano estacional (tomado de Fernández, 2007).

1.- Pantanos herbáceos o zona inundable. En este tipo de comunidad existe una cubierta herbácea continua, pero la lámina de agua permanente condiciona la composición florística, y la diferencia de la sabana circundante que mantiene un predominio de la gramínea *Trachypogon sp.* En estos pantanos inundables se localizan individuos jóvenes y aislados de *Mauritia flexuosa* (Fig. 13).



Figura 13. En primer plano pantanos herbáceos o zona inundable en el valle del río Uracoa, estado Monagas. Allí existe una cubierta herbácea continua, pero una lámina de agua permanente origina que la composición florística de ésta se diferencia de la sabana circundante con predominio de *Trachypogon sp.* En estos pantanos inundables se localizan individuos jóvenes y aislados de *Mauritia flexuosa*.

2.- Morichales abiertos. En este tipo de morichal aún se mantiene parte de la cubierta herbácea, pero también se observan individuos adultos de *M. flexuosa*.

3.- Morichales cerrados. Estas comunidades son los morichales en el sentido estricto de la palabra. En ellas la densidad de individuos adultos de la palma es tan alta que vistas desde el aire constituye un dosel continuo. En el piso de esta comunidad se encuentran abundantes plántulas de especies arbóreas del bosque siempre verde (Fig. 14).



Figura 14. Morichales de tipo cerrado. Estos humedales, mantienen agua o al menos un suelo altamente saturado durante todo el año (Morical del río Uracoa, Paso el Caimán, estado Monagas).

4.- Morichales de transición. Esta comunidad se caracteriza porque el proceso sucesional está muy avanzado, muchos individuos adultos de las especies típicas del bosque siempre verde comparten (y

compiten) por el espacio con los individuos de *M. flexuosa*.

5.- Bosque siempre verde de pantano estacional. De las comunidades de morichal, ésta representa la etapa

más estable en el tiempo. En esta los pocos individuos de *M. flexuosa* existentes están muy distanciadas entre sí y presentan gran porte (Fig. 15).



Figura 15. Bosque siempre verde de pantano estacional de *Mauritia flexuosa* (tronco grueso a la derecha de la fotografía señalado con una flecha), se confirma el carácter disperso y el gran porte de individuos adultos de *Mauritia*, en la etapa cumbre de la sucesión (fotografía tomada en el río Quereguá, cerca de Santa Ana de Maturín, estado Monagas).

Chaguaramales

Otro tipo de humedal que califica en el tipo palustre boscoso son los chaguaramales o maporales (Llanos Occidentales); en este caso se definen como aquellos bosques palustres con alta presencia del chaguaramo gigante o mapora (*Roystonea oleracea*). Estas comunidades han sido poco estudiadas en el país (Colonello *et al.*, 2009), y los denominaremos chaguaramales o maporales “parafraseando” el término morichales. Los maporales son equivalentes ecológicos de los morichales, pero se distinguen de éstos en su estructura comunitaria. Tales bosques fueron muy abundantes en áreas de los piedemontes larense, yaracuyano y andino-llanero, donde aún subsisten parches aislados (Fig. 16).

En el oriente del país, en el estado Monagas, en los alrededores de la población de Chaguaramal, estos bosques fueron muy abundantes aún hasta la década de 1940; ahora sólo subsisten unos pocos relictos.

Bosques de galería

Se denominan bosques de galería a aquéllas formaciones boscosas rodeadas por lo general por sabanas y chaparrales, las cuales están asociadas a los cauces de agua (Fig. 17). En estos ámbitos se caracterizan por un severo régimen pluvial y por una escasez relativa de árboles de gran porte, el crecimiento de éstos se concentra en los lugares donde el nivel de agua subterráneo está próximo a la superficie, y ocupan la posición fisiográfica denominada albardón de orilla. De hecho se puede apreciar en estas zonas que donde existe un río, la vegetación prolifera en ambas márgenes y a medida las copas de los árboles se entrelazan en lo alto, dando la impresión de formar un túnel, lo que justifica el término “galería”. Se encuentran allí especies

facultativas de sustratos secos y facultativas de sustratos húmedos.

Como se ha indicado, estas formaciones arbóreas son propias de las zonas de sabana y consecuentemente se localizan en las mismas áreas bioclimáticas, donde las precipitaciones alcanzan hasta los 2000 mm anuales. Allí se presenta un lapso en el cual los bosques de galería o bosques riparios, se inundan severamente al menos durante cuatro meses (Aymard 2005, Aymard y González-Boscán, 2007).



Figura 16. Chaguaramales o maporales. Bosques palustres con alta presencia del chaguaramo gigante o mapora (*Roystonea oleracea*). Maporal ubicado en el estado Lara. (ver también Fig. 7, donde se aprecia un relicito de maporal con una lámina de agua asociada a las palmas, ubicado en Municipio Obispós, Barinas).

Ciénagas

Se definen como los cuerpos acuáticos que dan origen a lugares pantanosos o parajes llenos de cieno. Las ciénagas están asociadas a ríos y presentan flujo de agua en dos direcciones inversas: del río hacia el cuerpo de agua en los períodos lluviosos y de aguas altas, y del cuerpo de agua hacia el río en las épocas secas de aguas bajas. Las cié-

nagas presentan una dinámica de inundación anual y, cuando no conservan una lámina de agua durante parte del año, por lo menos presentan un flujo subsuperficial permanente a través de sedimentos minerales y materia orgánica, pero no acumulan capas de turba.

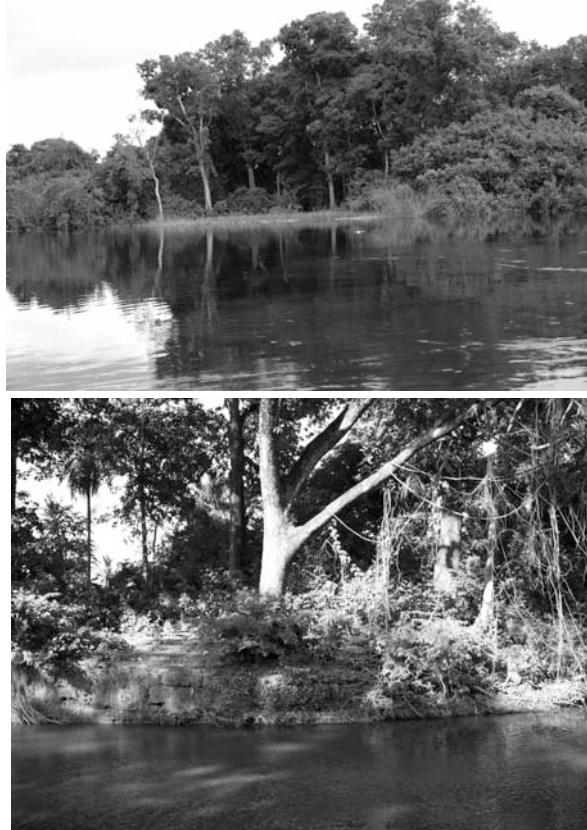


Figura 17. Bosques de galería en las inmediaciones del Caño Guaritico, estado Apure. Abajo relichto boscoso, en la parte media del río Are (afluente del río Guache), estado Portuguesa.

Estos humedales son el asiento de extensas formaciones boscosas siendo en nuestro país las más conocidas aquellas localizadas al occidente en la cuenca del Lago de Maracaibo en el estado de Zulia (Fig. 18). Allí destaca el parque nacional Ciénagas del Catatumbo, ubicado en el extremo suroccidental de la depresión del lago de Maracaibo, tiene una superficie de 250.000 hectáreas que incluye las ciénagas de los ríos Catatumbo, Bravo y Escalante. Está asociado a la reserva de fauna de las ciénagas de Juan Manuel de Aguas Claras y Aguas Negras y las ciénagas del Río Negro. En el área se presentan precipitaciones anuales que exceden 2000 milímetros distribuidos en ocho (8) meses. Estos elevados valores de lluvias mantienen elevados niveles de agua en los ríos de la zona, formando un delta de tierras pantanosas y caños permitiendo el desarrollo de extensos bosques húmedos con numerosas especies siempreverdes y palmas. Allí la vegetación es una amalgama de facultativas de sustra-

tos saturados, obligadas de sustratos saturados y en los alrededores facultativas de sustratos húmedos y facultativas de sustratos secos.



Figura 18. Ciénaga de Río Negro en el estado Zulia, (tomado de Zinck, 1986).

Otra ciénaga muy importante son los denominados esteros de Navay, ubicados en el estado Táchira. Esta región está conformada por un extenso complejo de humedales palustres con vegetación emergente asociados al río Navay (subcuenca del río Caparo). Estas ciénagas han desaparecido rápidamente debido a la gran presión a la cual están sometidas; de hecho muchos de los esteros pequeños del complejo de humedales están siendo drenados para dar paso a potreros y tierras agrícolas.

Los esteros de Navay están enclavados en un sistema de valles que además de recibir aguas del río Navay (y aportar aguas a éste durante la época seca) captan numerosos cauces locales. Pero contrario de lo que ocurre en un lago o laguna, aquí el espejo de agua no es visible por estar cubierto bajo una densa alfombra vegetal con plantas obligadas de sustratos saturados (Fig. 19). En los márgenes del estero, donde se ha eliminado la vegetación boscosa, destacan comunidades de *Montrichardia arborescens* (facultativa de sustratos húmedos). Por otra parte, los bordes de la ciénaga donde aún no se ha talado masivamente, están dominados por relictos boscosos de una alta complejidad estructural y composición florística desconocida.

Guafales (guaduales)

Éstos son humedales dominados florísticamente por el bambú gigante de la especie *Guadua angustifolia* que es facultativo de sustratos secos (Fig. 20). Estas comunidades, fueron muy comunes en los llanos occidentales y los piedemontes de los estados Barinas, Portuguesa y Cojedes. Aunque es necesario acotar que en la actualidad han sido eliminadas

casi en su totalidad para dar paso a tierras agrícolas y de pastoreo, y sólo subsisten unos escasos relictos. Los suelos donde crecen los guafales (o guaduales) presentan una gran acumulación de materia orgánica, propiciada por el alto recambio foliar anual de la guafa. Por otra parte, durante el periodo lluvioso

se mantiene una alta saturación del sustrato y además puede apreciarse un conspicuo sobreflujo. Generalmente estos guafales están asociados con drenajes locales que colectan agua de terrenos más altos.



Figura 19. Arriba (detrás de la franja de árboles), vista panorámica de la ciénaga principal de los esteros de Navay. Abajo a la izquierda desagüe de los esteros hacia el río Navay en el sitio denominado caño La Gorda. Abajo al centro individuo de *Montrichardia arborescens* (L), una hidrófita abundante en sitios talados. A la derecha perfil de un relictico boscoso de los pocos que aún rodean partes de la ciénaga principal.



Figura 20. Un relictico de guafal, cerca de la población de Santa Lucia del Llano, estado Portuguesa.

Humedales palustres de tierras altas (incluidas praderas de inundación estacional)

Escurrideros en zonas montañosas

Este tipo de humedal tan peculiar, es común en las zonas montañosas altoandinas. Allí donde se presenta un flujo de agua proveniente del deshielo matutino de la escarcha nocturna, o la proveniente del deshielo de los glaciares, o agua que aflora desde los sustratos edáficos. Los lugareños los denominan escurrideros mientras que en otras regiones andinas del continente se denominan bofedales.

Las comunidades vegetales presentes en los escurridores pueden estar dominadas por arbustos de porte bajo o vegetación herbácea caracterizados como facultativos de sustratos saturados.

Los escurridores también pueden presentarse en cualquier zona montañosa, no andina, donde exista un flujo constante de agua en una zanja en sectores de pendientes moderadas o pronunciadas y las condiciones del sustrato permitan formar un tapón o zona de bloqueo. Este tapón propicia la acumulación de detritos que con el tiempo retiene una considerable cantidad de materia orgánica y sedimentos. El área del escurrido funge como un núcleo de formación de suelos orgánicos, en lugares que se encuentran totalmente rodeados por escombros rocosos (Fig. 21). Es frecuente que tales sitios sean drenados a fin de recuperar una porción de suelo seco. De esta forma se procede a cultivar allí distintos rubros agrícolas tanto para el comercio como para la subsistencia de los pobladores locales.



Figura 21. Escurrido que origina un humedal palustre montañoso andino, micro vertiente rocosa que drena hacia el río Gaviria, a 3400 metros de altura, estado Mérida.

Humedales palustres emergentes (manantiales de agua dulce y mijaguales)

Manantiales

Éstos se definen como flujos naturales de agua que surgen del interior de la tierra desde un solo punto o por un área restringida. Pueden aparecer en tierra firme o fluir a cursos de agua, lagunas o lagos. Su localización se relaciona con la naturaleza de las rocas, la disposición de los estratos permeables e

impermeables y el perfil del relieve, ya que un manantial brota allí donde un nivel freático se corta con la superficie. Los manantiales pueden ser permanentes o intermitentes, y tener un origen atmosférico (agua de lluvia que se filtra en la tierra y surge en otro lugar a menor altitud).



Figura 22. Manantiales en la localidad de Las Cruces, municipio Sucre, estado Portuguesa.

En las inmediaciones de los manantiales, los suelos ostentan saturación permanente y, consecuentemente, las plantas deben estar bien adaptadas a los sustratos blandos y pueden caracterizarse como facultativas de sustratos saturados (Fig. 22). Es común que éstas, si son árboles de gran porte, presenten raíces de soporte tabulares, zancos y formas de propagación vegetativa muy agresivas.

Las aguas de muchos manantiales ostentan concentraciones altas de sales u otros iones, por lo que las plantas que crecen en sus inmediaciones requieren mecanismos fisiológicos especiales para desechar esos compuestos.

Mijaguales

Algunos manantiales u “ojos de agua” en los llanos altos occidentales, presentan comunidades boscosas asociadas localmente llamadas Mijaguales. En estos humedales resalta la presencia de numerosos individuos de gran



Figura 23. Mijagual ubicado en el sector las Brujitas al sur de Guanare, allí apreciamos un importante mijao (*Anardium excelsum*) de aproximadamente 30 metros de altura rodeado con heliconias y otras especies características de los humedales. De hecho por allí fluye un importante caudal de agua en marzo de 2010, a pesar de la intensa sequía ocurrida durante ese año. Este cauce alimenta el Caño Delgadito, afluente a su vez de Caño Igües.

porte de *Anacardium excelsum* ("Mijaos"). Se debe, destacar, que los Mijaos también pueden crecer de manera prolífica a orillas de algunos ríos en esta zona del Llano, como elementos del bosque de galería, pero en estos casos no se llaman mijaguales. Donde se forman los mijaguales se observa una amplia muestra florística del Llano que incluye varias especies de palmas: *Roystonea olarecea* ("Mapora"), *Bactris major* ("Cubarro de monte"), *Syagrus sancona* ("Palma sarare"), *Sabal mauritiformis* ("Palma redonda"), y numerosas taxa de naturaleza siempreverde, donde destacan *Protium heptaphyllum* ("Tacamajaca"), *Ormosia macrocalyx* ("Peonio"), *Licania apetala* var. *aperta* ("Mamoncillo") y *Nectandra turbacensis* (Aymard, 2005; Aymard y González-Boscán, 2007). También se encuentran otros elementos florísticos muy característicos de los humedales como son las Heliconias: *Heliconia caribaea*, *H. episcopalis*, *H. metallica* (Aymard com. per.) (Fig. 23). Regionalmente los mijaguales son biotopos muy destacados al punto de haber dado origen al nombre de poblados locales: La Colonia de Mijagual y Mijagualito, en el estado Portuguesa, son un ejemplo de ello.

Humedales palustres emergentes II (las fumarolas)

Las fumarolas están definidas como sitios de emisiones de vapor de agua y otros gases que se producen en los volcanes, una vez que ha culminado la fase de mayor actividad de una erupción. Estas emisiones gaseosas puedenemerger por el cráter principal del volcán o por cualquier fisura del edificio volcánico. Las fumarolas se clasifican atendiendo a la composición de los gases emitidos en el proceso. Así, las fumarolas cloruradas tienen sobre todo cloruros, las ácidas, ácido clorhídrico (véase cloruro de hidrógeno), y las solfaratas, sulfuros (Urbani 1991).

Los alrededores del sitio de las fumarolas son humedales muy *sui géneris*, y cumplen con la definición debido a que continuamente se condensa vapor de agua y ésta, al saturar los suelos, los convierte en ambientes propicios para el crecimiento de comunidades vegetales complejas. En la zona de Sanare en el estado Lara existe un área, dentro del Parque Nacional Yacambú, conocida como la Fumarola de Sanare (Fig. 24). Allí se presenta un fenómeno periódico de emisión de vapores sulfurosos y de vapor de agua. Sin embargo en el caso de esta fumarola, la cual puede catalogarse como una fumarola fría, la emisión de gases es el producto de un fenómeno termoquímico que se origina por el contacto del agua con pirita férrea o sulfuro de hierro FeS_2 , un mineral sulfuroso común. Ésta, por ser una reacción química exotérmica propicia la evaporación del agua. La misma naturaleza sulfurosa de la pirita es responsable de que en algunas oportunidades los vapores presenten el característico olor del sulfuro de hierro. La vegetación que domina en

estas áreas está constituida por árboles y arbustos facultativos de zonas secas.

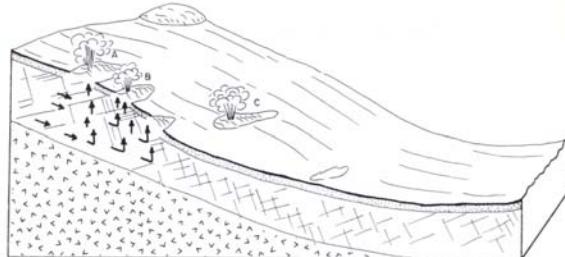


Figura 24. Sitio de la Fumarola de Sanare en el estado Lara (arriba y centro). Abajo, diagrama en el cual se presenta el mecanismo de funcionamiento de una fumarola termoquímica (tomado de Unellez-Fundación Polar 1994, fotografías de Cedesa).

Humedales utilitarios altamente manipulables (fosa, lagunas de oxidación, abrevaderos y módulos)

1) Los Módulos o pólderes

Estos son sistemas artificiales de lagunas, cerradas por diques de tierra, con desagües controlados por compuertas. Mediante estas compuertas, se regula el exceso de agua proveniente de la inundación o de la precipitación (Fig. 25). En la década de los setenta en el país se construyó un amplio sistema de este tipo en el área de Mantecal y en otras zonas del Llano en el estado Apure. Allí la vegetación predominante está constituida por plantas acuáticas flotantes y plantas acuáticas arraigadas, ambas obligadas de sustratos saturados.

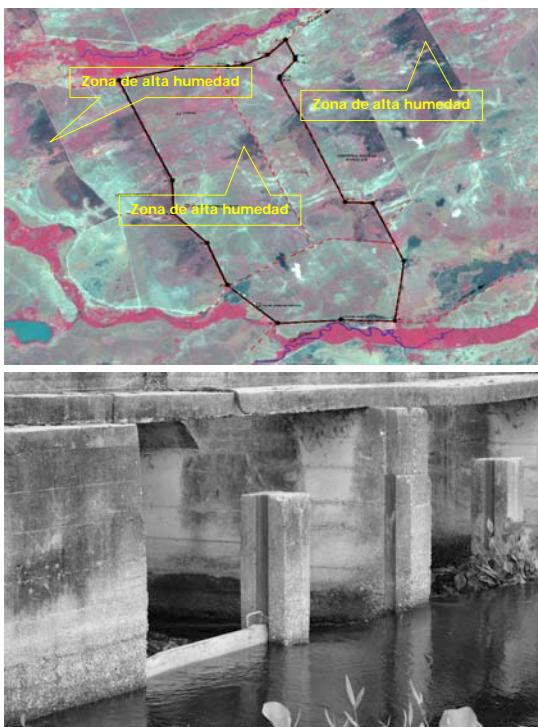


Figura 25. Los módulos experimentales de Mantecal, en el estado Apure. Arriba imagen de satélite en falso color, en la que se aprecia una vista panorámica de un área demarcada por el sistema de diques de la zona (poligonal en línea negra). La amplia franja roja arriba, delinea el bosque ripario del caño Guarítico y la de abajo, demarca el caño Caicara. Las manchas oscuras que señalan los rectángulos, son zonas de alta humedad propiciada por la retención de agua en los diques del sistema de módulos. En la fotografía inferior se puede apreciar un grupo de compuertas de las que son utilizadas para regular el flujo de agua (imagen cortesía del centro Cartográfico de la UNELEZ, Guanare; fotografía tomada en julio de 2006).

2) Los préstamos

Los préstamos son fosos de origen antrópico construidos cuando se realizan excavaciones de terreno a cielo abierto (Fig. 26). Estas fosas son muy comunes en la región del Llano venezolano, donde con los materiales extraídos de tales excavaciones, se efectúan labores de relleno para terraplenes de carreteras. En la fase de inundación, muchos de estos préstamos se anegan y durante la época de lluvias albergan una enorme diversidad de organismos acuáticos así como también una importante biomasa vegetal.

Estos sistemas pueden mantener agua durante un largo período, aún después de finalizada la estación lluviosa. Los préstamos, en el Llano venezolano, se han transformado en un hábitat acuático de mucha importancia para los peces y en general para la fauna silvestre. Al igual que en los módulos, la vegetación predominante está constituida por plantas acuáticas flotantes y plantas acuáticas arraigadas obligadas de sustratos saturados.



Figura 26. Préstamo, ubicado en área del Estero de Camaguán, en el estado Guárico, allí se conserva un importante volumen de agua durante la mayor parte de la estación seca el cual propicia la proliferación de las plantas acuáticas (fotografía tomada en marzo de 2006).

COROLARIO

Los humedales son ecosistemas únicos pero muy diversos que se encuentran distribuidos a lo largo y ancho del territorio nacional (Fig. 27) constituyéndose en elementos primordiales de la estructuración del paisaje.

Además de su valor ecológico como fuentes de agua, juegan un papel crucial en la economía local y por ello es importante preservarlos. Por ejemplo, algunas especies ícticas que se desarrollan inicialmente en humedales llaneros culminan sus ciclos en los ríos y representan un alto porcentaje de las capturas anuales por parte de los pescadores. De hecho, en la Orinoquia colombo-venezolana pesquerías asociadas a los grandes ríos, las cuales suplen de proteínas a un grueso sector de la población, dependen en gran medida de los humedales regionales.

Por otra parte, los humedales tienen una serie de propiedades controladoras sobre su entorno, las cuales mencionaremos a continuación: mantienen y regulan la cantidad del agua de acuíferos y ríos de superficie; constituyen un punto de parada obligatoria para aves migratorias, sustentan eslabones importantes de las cadenas tróficas; tienen un alto valor estético-recreativo, e históricamente han sido considerados como importantes reservorios naturales de agua.

Los humedales de los llanos venezolanos (una de las áreas de humedales dulceacuícolas más complejas y ricas del país), han signado el modo de vida de los habitantes de la región. Éstos constituyen una reserva de pastos frescos en la época seca y en asociación con los bancos han sido utilizados, desde que se introdujo la ganadería en el país, en la

producción pecuaria extensiva, siempre adaptada a los ciclos climáticos que prevalecen en esta zona.

Las evidencias arqueológicas indican que grupos étnicos que ocuparon los llanos venezolanos, manejaron exitosamente los humedales locales; allí construyeron con gran eficiencia sistemas de calza-

das o campos elevados donde cultivaban rubros alimenticios que les permitieron una gran expansión por la región del llano e incluso realizaron un incipiente comercio con pueblos de la costa caribeña (Zucchi y Denevan 1979).

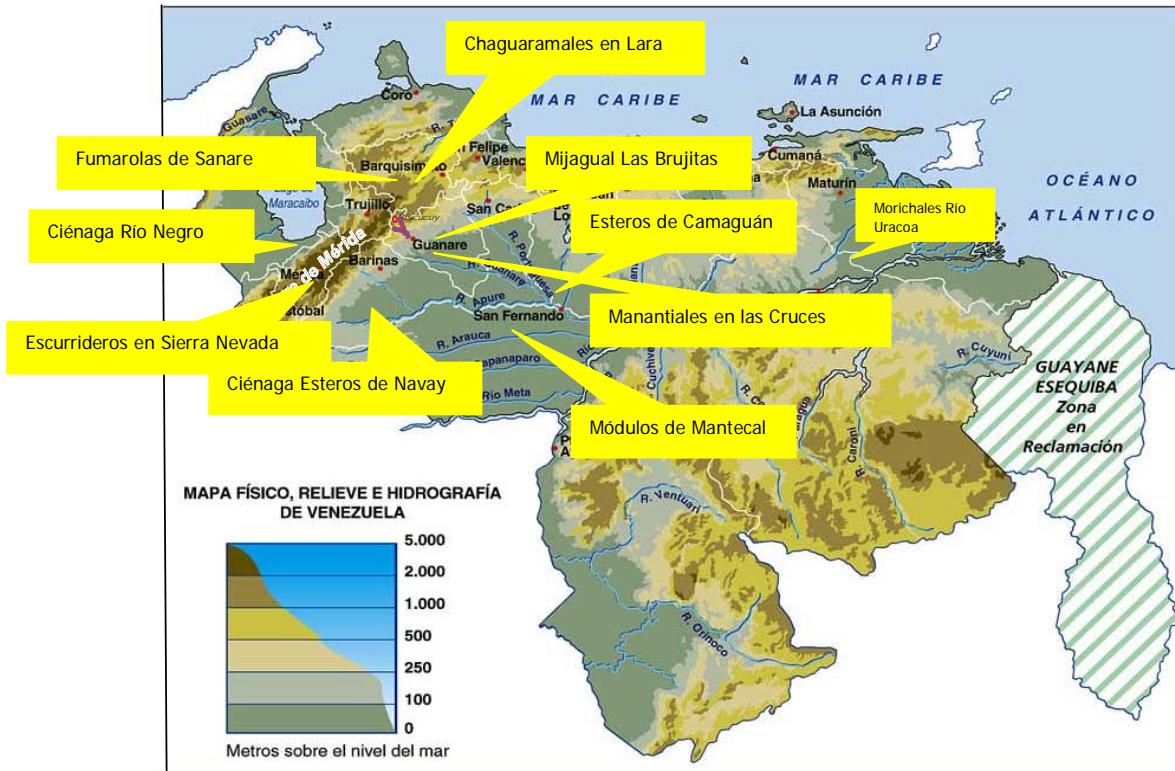


Figura 27. Ubicación sobre el mapa del territorio nacional de los tipos de humedales mencionados en el trabajo.

AGRADECIMIENTOS

Se agardece a Gerardo Aymard y Nidia Cuello por la revisión y correcciones al manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- Aymard, G. & V. González-Boscán. 2007. Consideraciones generales sobre la composición florística y diversidad de los bosques de los Llanos de Venezuela. Pp. 59-72. En: Catálogo ilustrado y anotado de las plantas vasculares de los Llanos de Venezuela. R. Duno de Stefano, G. Aymard & O. Huber (Eds.). FUDENA, FUNDACIÓN POLAR, FIBV
- _____. 2005. Bosques de los Llanos de Venezuela: consideraciones generales sobre su estructura y composición florística. Pp. 19-48. En: Las Tierras Llaneras de Venezuela, J. M. Hétier y R. L. Falcón (Eds.). Editorial Venezolana C.A. Mérida, Venezuela.
- Colonello, G., M. A. Oliveira-Miranda, H. Álvarez y I. C. Fedón. 2009. Parque Nacional Turuépano, Estado Sucre, Venezuela: unidades de vegetación y estado de conservación. Mem. Soc. Ci. Nat. La Salle 172: 5-35.
- Cuello A. N. 2010. Flora Vegetation and ecology in the venezuelan Andes: a case study of Ramal de Guaramacal. Academisch Proefschrift Universiteit van Amsterdam/IBED. Amsterdam.
- García-Miragaya, J., R. Schargel, M. Ramírez & L. Martín. 1990. Chemical properties of soils where palm trees grow in Venezuela. Commun. Soil. Sci. Plant. Anal. 21: 337-339.
- Fernández, A., 2007. Los morichales de los Llanos de Venezuela Pp. 91-98. En: Catálogo ilustrado y anotado de las plantas vasculares de los Llanos de Venezuela. R. Duno de Stefano, G. Aymard & O. Huber (Eds.). FUDENA, FUNDACIÓN POLAR, FIBV
- González-Boscán, V. 1987. Los Morichales de los Llanos orientales: Un enfoque ecológico. Ediciones Corpoven, Caracas, Venezuela.
- _____. 1985. Los Bosques y Matorrales de la región de Mantecal (estado Apure Venezuela). Trabajo de ascenso. Universidad Central de Venezuela. Caracas-Venezuela (2 tomos).
- Henderson, A. 1997. Arecaceae. Flora of Venezuelan Guayana 3: 32-122.

-
- Lyon, J. G. 1993. Practical handbook for wetland identification and delineation. Lewis Publishers, Boca Raton, Ann Arbor, London and Tokio.
- Mitsch, W.J. and J. G. Gosselink, 2007. Wetlands. John Wiley & Sons Inc. NY. USA.
- Reed, P. 1988. National List of plant species that occur in wetlands: National summary U.S. Fish and Wild life Service, Biological report 88 (24): 2-244.
- Rial, A. 2007 Flora y vegetación acuática de los Llanos de Venezuela con especial énfasis en el humedal de los Llanos de Apure. Pp. 99-107. En: Catálogo ilustrado y anotado de las plantas vasculares de los Llanos de Venezuela. R. Duno de Stefano, G. Aymard & O. Huber (Eds.). FUDENA, FUNDACIÓN POLAR, FIBV
- _____. 2000. Aspectos cualitativos de la zonificación y estratificación de comunidades de plantas acuáticas en un humedal Llanero (Venezuela). Mem. Soc. Ci. Nat. La Salle 153: 69-86.
- Scott, D.A. 1989. Design of wetland data sheet for database of RAMSAR sites. Report to RAMSAR Convention Bureau, Gland, Switzerland.
- Tiner, R. 1999. Wetland Indicators. A guide to wetland identification, delineation, classification, and mapping. Lewis Publisher. USA.
- Velásquez, J. 1994. Plantas acuáticas vasculares de Venezuela. Universidad Central de Venezuela. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico. Caracas, Venezuela.
- Unellez-Fundación Polar. 1994. Parque Nacional Yacambú. Editorial Arte. Caracas, Venezuela.
- Urbani F. 1991. Fuentes de aguas termales en Venezuela. Geotermia en Venezuela. Caracas, Venezuela.
- Zinck, A. 1986. Ríos de Venezuela. Cuadernos Lagoven. Editorial Cromotipo. Caracas, Venezuela.
- Zucchi A. y W. M. Denevan 1979. Campos elevados e historia cultural prehispánica en los llanos occidentales. Caracas, Venezuela.

ANÁLISIS FITOGEOGRÁFICO DE LA FLORA VASCULAR DE LA CUENCA DEL RÍO CAURA, ESTADO BOLÍVAR, VENEZUELA.

Gerardo A. Aymard C.¹, María Pía Bevilacqua² y Lya Cárdenas²

Resumen

Se presenta un análisis de las afinidades fitogeográficas de las 184 familias, 1.018 géneros y 2.902 especies de plantas vasculares presentes en la cuenca del río Caura. A nivel de familia, la flora del área estudiada posee tendencias cosmopolita y pantropical, con un alto porcentaje de géneros y especies de distribución neotropical. El 13% de las especies están ampliamente distribuidas en la cuenca Amazónica, el 12% en la provincia florística Imataca, el 10% solamente se conoce de la flora de la Guayana Venezolana, las Guayanás y el estado de Roraima (Brasil) y 104 especies (3.47%) son endémicas del área estudiada. La proporción de especies de los Andes es muy baja (0.70%), el 12% de las especies no fueron ubicadas en ninguna de las categorías propuestas, por presentar distribuciones disyuntas. La familia más diversa es Orchidaceae con el 10.68% (222 spp./83 géneros) del total de las especies estudiadas, seguida por Rubiaceae (135), Melastomataceae (132), Leguminosae-Papilionoideae (125), Poaceae (101) y Cyperaceae (88). Estas seis familias representan el 28 % del total de los taxa de la flora. El patrón de endemismo estuvo determinado por el aislamiento geográfico que presenta la región Pantepui, y por la especiación en los hábitats de afloramientos de areniscas sobre suelos oligotróficos, muy ácidos predominantes en las tierras altas de la Guayana Venezolana, los cuales son menos comunes en la Amazonia central, occidental, escudo Brasilero y los Andes.

Palabras claves: Análisis fitogeográfico, Escudo Guayanés, Tepui, Cuenca del río Caura, endemismo.

Abstract

An analysis of the phytogeographic affinities of a sample of 184 families, 1.018 genera and 2.902 vascular plant species from the Caura basin river is presented. Families tend to have cosmopolitan or pantropical distribution, genera are mostly Neotropical, and most species (47.65%) are well distributed in the Neotropical region: 13% are species known from the Amazon basin, 12% are known from the Imataca phytogeographic province, 10% are only known from the Flora of the Venezuelan Guayana, the Guianas and the Roraima state, Brazil, and so far 104 species (3.47%) are endemic to the study area. The proportion of species also found in the Andes is low (0.70%) and 12% of the species was not placed in any category because they presented disjunct distributions. These results show that the flora composition of the Caura basin has its strongest affinity with northern South America and the Neotropics. The most diverse family (222 spp. or 10.68% of the studied species in 83 genera) is Orchidaceae, followed by Rubiaceae (135), Melastomataceae (132), Leguminosae-Papilionoideae (125), Poaceae (101) and Cyperaceae (88). These six families represent 28 % of the species to Caura basin flora. Patterns of endemism were determined by the isolation of the Pantepui region, and by the speciation in the upland outcrop sandstones habitats over oligotrophic and acid soils, which are less common in Central and Western Amazonia, the Brazilian Shield, and Andes area, compared to the Guiana Shield region.

Keywords: Phytogeographic analysis, Guayana Shield, Tepui, Caura river basin, endemic.

INTRODUCCIÓN

Al noreste de Suramérica se encuentra el Escudo de Guayana, una de las regiones geológicas más antiguas del mundo, ocupando el sureste de Venezuela, las tres Guayanás, las áreas adyacentes del Amazonas de Colombia al oeste y Brasil al norte (Huber, 1995a; 2005). El basamento rocoso del escudo está compuesto por rocas precámbricas ígneo-metamórficas y rocas clásicas del Grupo

Roraima, las cuales se formaron durante repetidos eventos tectónicos-termales (Mendoza, 1977; Gibbs & Barron, 1993; Urbani, en este volumen). Durante el Cretáceo, este basamento ígneo-metamórfico fue cubierto por densas capas de arenas, las cuales fueron comprimidas y fusionadas en lo que hoy se conoce como la formación Roraima (Schubert, 1995). A través de miles de años de erosión, un amplio sector de la formación Roraima fue desmantelado, modelando el paisaje en montañas en forma

¹UNELLEZ-Guanare, Programa de Ciencias del Agro y el Mar, Herbario Universitario (PORT), Mesa de Cavacas, estado Portuguesa. VENEZUELA 3350.
²Asociación Venezolana para la Conservación de Áreas Naturales (ACOANA), Av. Humboldt con calle Coromoto, Res. Breto. Ofic. 9, Urb. Bello Monte Norte, Caracas. VENEZUELA 1050-A.

de mesa conocidas como Tepuyes, los cuales actualmente se encuentran en los estados Amazonas y Bolívar y las regiones de Pakaraima (Guyana), Tafelberg (Suriname), noreste de Brasil, y sureste de Colombia (Maguire, 1970; Huber, 1994; 2005; Giraldo-Cañas, 2001).

Biogeográficamente, la región del escudo guayanés ha sido descrita como excepcional (Maguire, 1970, Berry *et al.*, 1995; Pérez-Hernández y Lew, 2001; Huber, 2005), esta área posee tipos de vegetación únicos y extraordinarios (Huber, 1995b; 1989; 2005; 2006), más de 15.000 especies de plantas (Berry & Riina, 2005), de las cuales entre 30% y 75% han sido consideradas endémicas de esta región (Brown *et al.* 1901; Maguire, 1970; Steyermark, 1986; Berry *et al.*, 1995; Huber, 2005; Berry & Riina, 2005). Sin embargo, con el incremento de las colecciones botánicas en los últimos 20 años, y la publicación de los nueve volúmenes de la Flora de la Guayana Venezolana (Steyermark *et al.*, 1995-2005), actualmente se conoce que cerca del 42% de la flora de la provincia Pantepui es endémica (Berry & Riina, 2005).

La biogeografía moderna tiene sus fundamentos en los trabajos clásicos de Croizat (1958), Rosen (1976), Nelson & Platnick (1981) y Zink *et al.* (2000). Sin embargo, el interés en este tópico se ha incrementado en las últimas tres décadas gracias a los numerosos estudios en biodiversidad (Gentry, 1982, 1992a; Myers *et al.*, 2000; Leigh Jr., 2004; ter Steege *et al.*, 2006; John *et al.*, 2007; Hubbell *et al.*, 2008; Punyasena *et al.*, 2008; Pitman *et al.*, 2008; Stropp *et al.* 2009), a los avances en los estudios moleculares utilizando la sistemática filogenética (Crisci *et al.*, 2003; Lomolino & Heaney, 2004; Antonelli *et al.*, 2009; Pennington *et al.*, 2010), a las estimaciones más precisas del número de especies de plantas (Morawetz & Raeding, 2007; Kreft & Jetz, 2007; Joppa *et al.*, 2010) y a los extensos hallazgos en el campo de la paleoecología (Bush, 1994 Colinvaux *et al.*, 1996; van der Hammen 2000a,b; Bush & de Oliveira, 2006; Hoorn *et al.*, 2010a,b; Jaramillo *et al.*, 2010). Estas contribuciones más recientes han promovido el interés por el estudio de la distribución de los seres vivos y las rutas de dispersión a través de la creación y desarrollo de teorías, métodos, mapas y aplicaciones en biogeografía (Llorente-Bousquests *et al.*, 2000; Llorente-Bousquests & Morrone, 2001; Crisp, 2001; Cox, 2001; Cox & Moore, 2005; Ebach & Goujet, 2006; O' Malley, 2007).

A parte de la conexión y posterior separación de América y África a comienzos del Jurásico a través de la deriva continental (Hurley & Rand, 1969; Scotese *et al.*, 1988; Macglove, 2005; Pérez-Malváez *et al.*, 2006) y los procesos de dispersión (Renner, 2004; de Quiroz, 2005; Cowie & Holland, 2006), varias han sido las teorías propuestas para explicar el origen de la flora de Suramérica. Entre las más importantes se encuentra la relacionada con la his-

toria y evolución de la vegetación a través de los eventos geomorfológicos y climáticos que experimentó la región a partir del Terciario y que se extendió hasta el Cuaternario (van der Hammen, 2000a,b; van der Hammen & Hooghiemstra, 2000; Hooghiemstra & van der Hammen, 1998; 2004; Hooghiemstra *et al.*, 2002; Hoorn *et al.*, 2010; Hoorn & Wesselingh, 2010). De acuerdo con estos autores, tres eventos influyeron en la evolución de la flora neotropical; el surgimiento de la Cordillera de los Andes, el intercambio biótico con Norteamérica a través de la formación del istmo centroamericano y las fluctuaciones climáticas durante el Pleistoceno. La evidencia paleontológica demuestra que la región estuvo sujeta a cambios fisiográficos y climáticos desde el Mioceno hasta los períodos glaciares del Cuaternario (Hooghiemstra *et al.*, 2006). El impacto directo en la región debido al levantamiento andino a partir del Terciario, fraccionó la vegetación de las tierras bajas en dos grandes floras: la flora del Pacífico y Centroamérica y, la flora Amazónica (Gentry, 1982a,b; 1990). Todos estos eventos, más los cambios en los patrones de precipitación durante el último avance de los glaciares ("Last Glacial Maximum", LGM, en inglés) hace aproximadamente 18 mil años (Van der Hammen & Hooghiemstra, 2000; Hooghiemstra *et al.*, 2002; Vonhof & Kaad-dorp, 2010; Bookhagen & Strecher, 2010) determinaron la extraordinaria diversidad biológica que posee las regiones tropicales actualmente. Durante este período (LGM) el clima fue muy seco y frío, provocando una gran aridez en la región, lo que produjo una contracción o disminución considerable de la vegetación boscosa. Estas modificaciones en la vegetación, tuvieron un efecto importante sobre los patrones de especiación y radiación de las diferentes especies. Esta hipótesis, conocida como la teoría de los refugios del pleistoceno, fue postulada en 1969 (Haffer, 1969), y posteriormente apoyada por Prance (1974; 1978; 1982); Steyermark (1979; 1982), Haffer & Prance (2001) y Haffer (2008).

La teoría de los refugios del pleistoceno asume que la aridez producida por los cambios climáticos, fragmentó la vegetación boscosa, reduciendo sus bosques en islas de vegetación inmersas en una matriz de vegetación propia de las regiones secas (Prado & Gibbs, 1993; Ruiz-Pessenda *et al.*, 2009). Sin embargo, la teoría de los refugios del pleistoceno, ha sido ampliamente debatida por Colinvaux *et al.* (1996; 1997; 2000; 2001), Bush *et al.* (2004a,b), Pennington *et al.* (2004), Colinvaux (2005), Bush & de Oliveira (2006) y recientemente por Hoorn *et al.* (2010). Dichos autores consideran que la región sufrió cambios climáticos y fisiográficos considerables desde el Neogeno hasta el Pleistoceno, sin embargo, no hubo un estado de aridez tan drástico, por lo que su masa boscosa nunca se fragmentó. Por otro lado, el enfriamiento y los bajos niveles de dióxido de carbono (más que la aridez) fueron los

factores que determinaron los cambios en la vegetación durante las épocas glaciales del Pleistoceno. Estas dos variables climáticas, conjuntamente con la altitud, permitieron una especiación mayor en las regiones montañosas en comparación con las tierras bajas (Bush, 1994). Maguire (1970) y Steyermark (1986) plantearon la posibilidad que el origen y el desarrollo del Escudo Guayanés fue contemporáneo al Escudo Brasilero, resultando en una flora regional muy antigua, caracterizada por numerosas especies relictas.

Huber (1988) sugirió que los ecosistemas de la Guayana son el resultado de procesos de especiación e intercambio genético, tanto dentro como fuera de la región. A partir de comparaciones florísticas, este autor observó que numerosos taxa de las regiones altas y bajas, también se encuentran en áreas de altitudes intermedias. Kubitzki (1989; 1990) propuso que la flora del escudo de Guayana es relativamente reciente, de origen Andino y que el conjunto de elementos fitogeográficos de la región se desarrolló y diferenció en las tierras bajas, sobre substratos derivados de la formación Roraima. Rull (2004a,b,c; 2005), utilizando información de análisis de polen del Cuaternario, determinó que la vegetación estuvo sometida a intercambios genéticos entre las tierras bajas y altas (migración vertical) del escudo guayanés durante el último avance de los glaciares y, al mismo tiempo, la vegetación de las cimas de los tepuyes experimentó un aislamiento biótico, el cual generó los altos índices de endemismo que presentan estas regiones actualmente. Sin embargo, también se debe considerar que la topografía, los tipos de suelos, la hidrología, en conjunto con factores biológicos (polinizadores, competencia, hibridación), juegan un papel importante en los diferentes patrones de distribución y en la abundancia de especies de plantas (Kelloff & Funk, 2004; Ricklets, 2005, 2006).

Dentro de este marco conceptual, el presente trabajo estudia las (di) similitudes de la composición florística de especies de plantas vasculares presentes en la cuenca del río Caura (Estado Bolívar, Venezuela), una de las cuencas mejor estudiadas del neotrópico (Rosales y Huber, 1996; Chernoff et al., 2003). Gran parte de la información sobre esta cuenca es el resultado de un amplio programa de actividades de inventario de recursos naturales con fines de conservación en la región promovida por ACOANA (Bevilacqua & Ochoa, 2001).

Área de estudio

El área estudiada comprende la cuenca hidrográfica del Río Caura, localizada sobre el Escudo Guayanés, en la porción centro-occidental del Estado Bolívar, Venezuela, aprox. 03° 37' - 07° 47' N y 63° 23' - 65° 35' O, (Figura No. 1). Incluye una superficie de aproximadamente 45.336 km² a lo largo de más de 700 km de longitud. Las características

físico-ambientales del área del estudio (clima, suelos, geomorfología, fisiografía, aspectos forestales, vegetación, fauna) se encuentran en los informes de CVG-TECMIN-Proyecto Inventory (CVG-TECMIN 1991), en los volúmenes 6 y 7 de la revista *Scientia Guaianae* (Rosales y Huber, 1996; 1997) y en Chernoff et al. (2003). La cuenca del Río Caura ha sido objeto de importantes esfuerzos de exploración botánica en los últimos dos siglos, en especial las sabanas de Maripa y Canaracuni, las selvas ribereñas a lo largo del río (Li. Williams 1940, 1941, 1942; Veillon 1948, 1986) y de sus principales afluentes (ríos Erebato, Canaracuni, Arichí, Nichare), las cumbres de los tepuyes Jaua, Sarisariñama y Guanacoco (Orejas y Quesada 1976; Brewer-Carías, 1976; Steyermark & Brewer-Carías, 1976) y los sectores adyacentes a la frontera con Brasil, en las cabeceras (Merevari, Pauo, Aresi, Adawa). En los últimos 15 años los bosques ribereños y de tierra firme de esta cuenca han sido ampliamente estudiados, siendo actualmente la cuenca con la mayor cantidad de estudios publicados sobre composición florística, estructura de la vegetación y usos de las plantas, dentro de la región del escudo de la Guayana (Aymard et al., 1997, Briceño et al., 1997; Dezzeo & Briceño 1997, Huber et al., 1997, Rosales et al., 1997, 2001, 2003, Salas et al., 1997, Castellanos, 1998; Knab-Vispo et al., 1997, 1999, 2003; Rodríguez et al., 2008).

METODOLOGÍA

Con la finalidad de establecer la distribución geográfica a nivel de familias, géneros y especies (no se incluyen los taxa infraespecíficos), se estudiaron 2.912 muestras botánicas de la cuenca del río Caura disponibles en los siguientes herbarios: F, MER, MO, MY, NY, PORT, US, VEN. También se consultaron los nueve volúmenes de la Flora de la Guayana Venezolana (Steyermark et al., 1995-2005), los trabajos publicados en los volúmenes 7 y 12 de la revista *Scientia Guaianae*, la base de datos Tropicos (<http://www.Tropicos.org>, Missouri Botanical Garden), datos del informe de avance del componente flora del proyecto FONACIT-98003392 (Aymard, 2000), los trabajos de Knab-Vispo et al. (1999; 2003), Rodríguez et al. (2008), Hoecke et al. (2008) y Duno et al. (2009). Para el análisis florístico y las observaciones fitogeográficas a nivel de familia y género, se utilizó la información de Cleef (1979; 1983), Willis (1988), Mabberley (1997; 2008) y Smith et al. (2003). La clasificación de Cleef (1979; 1983) establece tres componentes principales: el tropical, el cual lo componen los elementos paleotropicales, neotropicales, los elementos tropicales de amplia distribución (pantropicales) y de distribución restringida (anfi-pacíficos y anfi-atlánticos). El templado, al cual pertenecen los elementos austral-antártico, holártico y templado de amplia distribución, y por último el elemento cosmopolita. A nivel de especie se utilizaron los conceptos de las subre-

giones fitogeográficas propuestas por Oliveira & Daly (1999), para la Amazonía, Cleef & Duivenvoorden (1994) para América del Sur, Huber (1994);

Berry *et al.* (1995) y Aymard (2000) para el norte de Sudamérica.

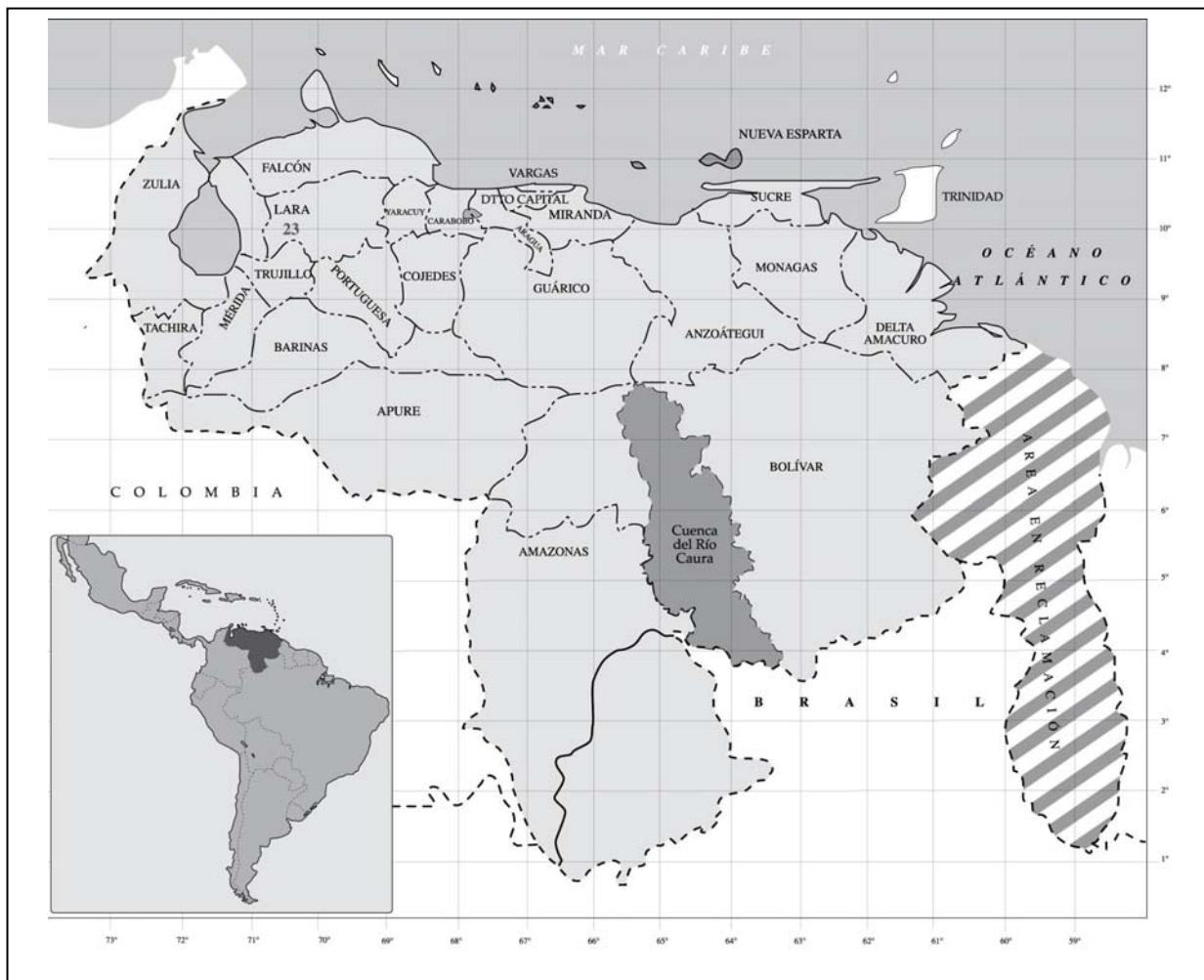


Figura No. 1. Mapa de la Cuenca del río Caura, estado Bolívar, Venezuela.

En el presente trabajo se proponen once grupos o categorías fitogeográficas, las cuales incluyen a las especies de distribución restringida o endémicas de la cuenca, hasta las de distribución más amplia (Tabla 1). Sin embargo, estas categorías no poseen un límite geográfico preciso, en virtud del efecto de artefacto de las colecciones, la intensidad de las exploraciones botánicas en un área determinada, más los patrones de disyunción de muchas especies, juegan un rol importante a la hora de dilucidar patrones de distribución geográfica de géneros y especies en el Neotrópico (Nelson *et al.*, 1990; Hopkins, 2007; Schulman *et al.*, 2007). Por lo expuesto, las categorías utilizadas en el presente estudio son consideradas unidades fitogeográficas regionales, concepto aplicado anteriormente por Prance (1983) y Huber (1994), y se basaron sola-

mente en comparar la presencia de las especies en las 11 áreas propuestas.

Aspectos Sistemáticos

Actualmente, la información acerca del número de familias y géneros depende mucho de los conceptos taxonómicos utilizados a través de los numerosos estudios y análisis filogenéticos basados en secuencias de ADN (APG, 1998, 2003; 2009; Judd *et al.*, 2002; 2008; Zanis *et al.*, 2003). Las angiospermas representan el primer grupo de organismos que ha sido reclasificado; recientemente se han sugerido y realizado numerosos cambios a nivel de familias y géneros.

En el presente trabajo se ha utilizado el esquema de familias de Steyermark *et al.* (1995) para la elaboración de la Flora de la Guayana Venezolana (i.e. sensu Cronquist, 1981), con algunas excepciones

tales como: Hippocrateaceae separada de Celastraceae, Cochlospermaceae como parte de Bixaceae, *Strychnos* como parte de Loganiaceae (Struwe *et al.*, 1994), Dichapetalaceae separada de Chrysobalanaceae, Erythroxylaceae aparte de Rhizophoraceae y Malvaceae como un gran grupo, el cual incluye Bombacaceae, Sterculiaceae y Tiliaceae (Alverson *et al.*, 1998, 1999; Fryxell, 2001; APG, 2009).

Tabla 1. Categorías de distribución geográfica propuestas para el presente análisis.

- 1: Neotropical de amplia distribución (Sur de México hasta Argentina-Paraguay, Antillas; incluye la provincia florística Caribe).
- 2: Amazonia Central (Brasil: Sur de los estados Amazonas, Pará, Mato Grosso, Rondonia, Tocantins).
- 3: Amazonia Sur-Occidental (Brasil: Acre, oeste del estado Amazonas), Amazonia de Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia.
- 4: Amazonia Nor-Occidental Provincia florística Río Negro; Venezuela (Sur del Estado Amazonas); Colombia (Departamentos Guainía, Caquetá); Brasil (Norte del estado Amazonas).
- 5: Estados Bolívar (Noreste), Delta Amacuro (Sur), Monagas (este), Sucre (Sur), Guianas (Guyana, Surinam, Guayana Francesa), estado Amapá-Brasil; Trinidad-Tobago: Provincia florística Imataca.
- 6: Endémica de la cuenca del río Caura.
- 7: Endémica de los estados Amazonas, Bolívar, Guianas (Guyana, Surinam, Guayana Francesa), Brasil (estado Roraima).
- 8: Presente en la cuenca del río Caura y endémica de la Guayana venezolana (estados Amazonas, Bolívar y Delta Amacuro).
- 9: Presente en la cuenca del río Caura y endémica de Venezuela.
- 10: Presente en la cuenca del río Caura y en los Andes
- 11: Especies disyuntas; presente en varias regiones biogeográficas

RESULTADOS

Análisis florístico (Riqueza)

En base a la información consultada, la flora vascular de la cuenca del río Caura está representada por 184 familias, 1.018 géneros y 2.902 especies. La información de los grupos estudiados se presenta en la Tabla 2.

Tabla 2. Número de especies, géneros y familias oir grupo taxonómico presentes en la cuenca del río Caura.

	Familias	Géneros	Especies
GYMNOSPERMAE	2	2	4
PTERIDOPHYTA	21	65	248
MONOCOTYLEDONEAE	27	243	673
DICOTYLEDONEAE	134	708	1.977
TOTALES	184	1.018	2.902

Las 2.902 especies registradas para la región representan 20% de las especies presentes en Vene-

zuela y el 32% de las especies registradas para la Flora de la Guayana Venezolana, respectivamente. Las pteridofitas (helechos y sus grupos afines) están representadas en la área del estudio por 248 especies, cifra que representa el 9% de la flora de la región del estudio, el 39% del total de especies presentes en la Guayana Venezolana (671 spp.) y el 22% de las especies de helechos y sus grupos afines registrados para Venezuela (1.155 spp.). En este grupo, las familias con la mayor cantidad de especies son Hymenophyllaceae con 39 y Dryopteridaceae con 34 especies, respectivamente. Los géneros más diversos son *Trichomanes* con 26 y *Hymenophyllum* con 13 especies. Hasta el presente, solamente una especie de este grupo de plantas (*Selaginella thysanophylla* A. R. Sm.) es endémica de la cuenca del río Caura.

De acuerdo con Smith *et al.*, (2003) en el Neotrópico se encuentran 284 familias de plantas. La región de la cuenca del río Caura posee cerca del 56% (184) de las familias conocidas para el Neotrópico, el 79% de las familias presentes en la Guayana Venezolana y el 70% de las familias presentes en Venezuela (ver Tablas 3 y 4). Los familias con 50 o más especies son las siguientes: Orchidaceae (222 spp./83 géneros), Rubiaceae (135 spp./48 géneros), Melastomataceae (132 spp./29 géneros), Leguminosae- Papilionoideae (125 spp./ 43 géneros), Poaceae (101 spp./47), Cyperaceae (88 spp./22 géneros), Euphorbiaceae (81 spp./35 géneros), Asteraceae (58 spp. 37 géneros), Leguminosae-Caesalpinoideae (56 spp./18 géneros), Leguminosae-Mimosoideae (55 spp./ 18 géneros), Bromeliaceae (53 spp./13 géneros), y Bignoniacées con 51 spp. y 25 géneros. Estos grupos de plantas representan cerca del 40% (1.157 spp.) del total de las especies registradas para la cuenca. Por otra parte, la región del estudio posee el 35% de las Melastomataceae, el 29% de las Cyperaceae, el 28% de las Orchidaceae y el 22% de las Poaceae presentes en la Guayana Venezolana.

Tabla 3. Número de Familias, géneros y especies en Venezuela (Hoecke *et al.*, 2008), la Guayana Venezolana (Berry *et al.*, 1995) y la Cuenca del Río Caura.

FLORAS	FAMILIAS	GENEROS	ESPECIES
Cuenca del Río Caura	184	1.018	2.902
Venezuela	275	2.482	15.820
Guayana Venezolana	230	1.786	9.411

Patrones de distribución

Familias

De las 184 familias registradas para la cuenca del río Caura, 56% (103) presentan distribución cosmopolita, 38% (70) son familias pantropicales y el 6% (11) poseen distribución neotropical. Cuatro familias (Bromeliaceae, Humiriaceae, Mayacaceae y Rap-

taceae) tienen sus centros de distribución en América tropical, sin embargo al menos una especie de estas familias se encuentra en África. Tal es el caso en Rapateaceae, una familia casi exclusiva del Escudo Guayanés y la Amazonía, con un género

Tabla 4. Listado de las 10 familias con el mayor número de especies en la Cuenca del Río Caura, la flora de la Guayana Venezolana (Berry et al., 1995) y la flora de Venezuela (Hoecke et al., 2008).

Río Caura	# spp.	Guayana Venezolana	# spp.	Venezuela	# spp.
ORCHIDACEAE	222	ORCHIDACEAE	732	ORCHIDACEAE	1,506
RUBIACEAE	135	RUBIACEAE	524	ASTERACEAE	784
MELASTOMATACEAE	132	MELASTOMATACEAE	427	RUBIACEAE	777
PAPILIONOIDEAE	125	POACEAE	411	POACEAE	744
POACEAE	101	PAPILIONOIDEAE	368	MELASTOMATACEAE	650
CYPERACEAE	88	BROMELIACEAE	284	PAPILIONOIDEAE	489
EUPHORBIACEAE	81	ASTERACEAE	258	CYPERACEAE	430
ASTERACEAE	58	CYPERACEAE	243	BROMELIACEAE	374
ARACEAE	54	EUPHORBIACEAE	237	EUPHORBIACEAE	356
CAESALPINIOIDEAE	56	CAESALPINIOIDEAE	203	PIPERACEAE	272

Solamente 11 familias presentes en la cuenca del río Caura poseen distribución Neotropical, de éstas, Caryocaraceae y Thurniaceae no se han registrado en el Caribe. El resto de las familias de este grupo presentan patrones de distribución similares, tal es el caso de Metaxyaceae, Lacistemaee, Cyclanthaceae, Cyrillaceae, Marcgraviaceae, Picramniaceae y Quiinaceae. Esta última familia, tiene su centro de distribución en el estado Amazonas y el Escudo de Guayana, sin embargo, también se encuentra en bosques del Caribe y norte de Sudamérica. Una familia (Hymenophyllopsidaceae) es endémica del escudo de Guayana y parte de la cuenca Amazónica.

Géneros

De los 1.018 géneros registrados en este estudio, 7% (70) presentan distribución cosmopolita; 25% (258) pantropical, 66.80% (672) neotropical y 0.20% (18) son géneros cultivados. Los elementos cosmopolitas (ej. *Adianthus*, *Asplenium*, *Bidens*, *Blechnum*, *Drossera*, *Eleocharis*, *Ilex*, *Justicia*, *Polygonia*, *Rhynchospora*, *Solanum*, *Styrax* y *Utricularia*) están representados por muy pocos taxa en el área del estudio. En el grupo de géneros Neotropicales, 501 (el 74% de esta categoría) son géneros de amplia distribución en la región neotropical (ej. *Polybotria*, *Caladium*, *Philodendron*, *Bactris*, *Geonoma*, *Becquerelia*, *Myriosma*, *Anacardium*, *Gouphia*, *Bunchosia*, *Psidium*, *Cybianthus*, *Sorocea*, *Isertia*, *Aegiphila*, *Vochysia*). Dentro de la categoría neotropical, se encuentra el elemento Guayanés, el cual está compuesto por los géneros endémicos del Escudo Guayanés. De acuerdo con Berry et al. (1995) este elemento está representado por 138 géneros, de los cuales 118 se encuentran en la Guayana Venezolana y 110 géneros son exclusivos de la provincia Pantepui (Berry & Riina, 2005). En la Cuenca del Río Caura se han registrado 34 géneros endémicos del Escudo Guayanés (ver Tabla 5) y 97 conocidos del Escudo Guayanés y la Cuenca

(*Maschalocephalus*) en Liberia y Sierra Leona (Givnish et al., 2000). Autores que demostraron a través de evidencia molecular, que la presencia de esta familia en África es producto de un evento de dispersión y no de vicarianza.

Amazónica (ej. *Catostemma*, *Rodonanthus*, *Duckeella*, *Thurnia*, *Guayania*, *Roucheria*, *Stenopadus*, *Eperua*, *Derris*, *Poraqueiba*, *Blepharandra*, *Elvasia*, *Macrocentrum*, *Myriospora*). Es importante destacar que cinco géneros (*Digomphia*, *Euceraea*, *Phainantha*, *Aratityopea*, *Pagamea*) pertenecientes al Escudo Guayanés y la Cuenca Amazónica han sido encontrados recientemente en otras regiones fitogeográficas (ej. Llanos, Andes). El género *Heliamphora* (Sarraceniaceae) con 10 especies endémicas de las regiones altas del Escudo Guayanés está ausente en la región del río Caura. Un género, *Huberopappus*, es endémico de la cuenca del río Caura, y dos son endémicos del escudo Guayanés (*Coccochondra* y *Uladendron*). *Pterozonium* es un género con 14 especies, 12 de las cuales son conocidas del Escudo Guayanés. Al igual que *Everardia* y *Diacidia*, géneros casi exclusivos del Escudo Guayanés; el primero con una subespecie (*E. montana* subsp. *montana*) bien distribuida en la cuenca Amazónica y el segundo con una especie (*D. galphimoides* Griseb.) de la Amazonía venezolana. *Celianella* está registrado hasta el presente solamente en la Guayana Venezolana; *Kunhardtia* es un género conocido del Escudo Guayanés y Amazonía de Venezuela, y *Stelestylis* es un género de la Guayana y la Cuenca Amazónica con una sola especie conocida (*S. anomala* Harling) de la Cordillera de la Costa. 61 géneros son conocidos de Sudamérica (ej. *Mauritia*, *Isidrogalvia*, *Abolboda*, *Loxopterygium*, *Catostemma*, *Apuleia*, *Caraipa*, *Mahurea*, *Comolia*, *Marcketia*, *Diclidanthera*, *Toulicia*) y 13 están restringidos a Sudamérica, Panamá y las Antillas (*Otachyrium*, *Craniolaria*, *Spathelia*, *Eloyella*, *Marlierea*, *Paphinia*).

En la categoría pantropical, la flora del río Caura posee 48 géneros con especies en América y África (ej. *Olyra*, *Renealmia*, *Costus*, *Maloutia*, *Wedelia*, *Copaifera*, *Sympomia*, *Tapura*, *Amanoa*, *Maprounea*, *Tetrorchidium*, *Lonchocarpus*) y solamente 10

géneros con distribución en América y Asia (ej. *Sloanea*, *Dendropanax*, *Hedyosmum*, *Ormosia*, *Chomelia*, *Lycianthes*, *Symplocos*, *Spathiphyllum*). A nivel de género, los porcentajes de distribución muestran una tendencia distinta al nivel de familia, al igual que para la región de la Guayana, en este nivel la categoría neotropical fue la predominante.

Tabla 5. Géneros endémicos del Escudo Guayanés presentes en la cuenca del Río Caura (en negritas los géneros solamente conocidos de Venezuela, con asterisco los géneros registrados fuera del escudo Guayanés

GENERO	FAMILIA	DISTRIBUCION GEOGRAFICA
<i>Aratitiyopea*</i>	Xyridaceae	Ven; Col; Bra; Ecu
<i>Celianella</i>	Euphorbiaceae	Ven
<i>Cephalocarpus</i>	Cyperaceae	Col; Ven; Guy; Sur; Bra
<i>Chorisepalum</i>	Gentianaceae	Ven; Guy
<i>Coccochondra</i>	Rubiaceae	Ven
<i>Diacidia</i>	Malpighiaceae	Col; Ven; Bra
<i>Didymandrum</i>	Cyperaceae	Ven; Guy; Bra
<i>Digomphia*</i>	Bignoniaceae	Col; Ven; Guy; Bra; Ecu
<i>Euceraea*</i>	Flacourtiaceae	Col; Ven; Guy; Sur; Bra; Ecu
<i>Everardia</i>	Cyperaceae	Col; Ven; Guy; Sur; Bra; Per
<i>Huberopappus</i>	Asteraceae	Ven
<i>Hymenophyllopsis</i>	Hymenophyllopsidaeae	Ven; Guy; Bra
<i>Jenmanniella</i>	Podostemaceae	Ven; Guy; Bra
<i>Ledothatnus</i>	Ericaceae	Ven; Guy
<i>Lindmania</i>	Bromeliaceae	Ven; Guy; Bra
<i>Maguireothamnus</i>	Rubiaceae	Ven
<i>Mycerinus</i>	Ericaceae	Ven
<i>Myriocladus</i>	Poaceae	Ven; Bra
<i>Nietneria</i>	Liliaceae	Ven; Guy; Bra
<i>Notopora</i>	Ericaceae	Ven; Guy
<i>Orectanthe</i>	Xyridaceae	Ven; Guy; Bra
<i>Pagameopsis</i>	Rubiaceae	Ven; Bra
<i>Phainantha*</i>	Melastomataceae	Ven; Guy; Ecu
<i>Poecilandra</i>	Ochnaceae	Col; Ven; Guy; Bra
<i>Raveniopsis</i>	Rutaceae	Ven; Bra
<i>Rhoogoton</i>	Gesneriaceae	Ven; Guy
<i>Rhynchosocladium</i>	Cyperaceae	Ven; Guy
<i>Rodonanthus</i>	Eriocaulaceae	Ven; Guy; Bra
<i>Stegolepis</i>	Rapateaceae	Ven; Guy; Bra
<i>Steyerbromelia</i>	Bromeliaceae	Ven
<i>Tateanthus</i>	Melastomataceae	Ven; Bra
<i>Tyleria</i>	Ochnaceae	Ven; Bra
<i>Tylopsacas</i>	Gesneriaceae	Ven; Guy
<i>Uladendron</i>	Sterculiaceae	Ven

La gran mayoría de los géneros registrados comparten especies con otras áreas neotropicales (América Central, Andes, Escudo Brasilero y Cuenca Amazónica). Sin embargo también se registraron géneros de regiones más distantes (África, Asia), lo que sugiere que la presencia de los mismos en la región, quizás es el remanente de floras antiguas derivadas del continente Gondwana o por los efectos de dispersión entre continentes (Renner, 2004; Barlish *et al.*, 2011). Información acerca de la distri-

bución geográfica de todos los géneros registrados en la cuenca se encuentra en el Apéndice 1.

Species

De las 2.902 especies registradas para la cuenca del río Caura, 14 son especies cultivadas y 8 representan especies no descritas. Utilizando las categorías establecidas en la Tabla 1 tenemos que el 47,65% (1.381) de las especies presentan distribución neotropical muy amplia (categoría 1); 13% (378) son especies propias de la cuenca Amazónica (categorías 2, 3 y 4); 12 % (366) representan especies comunes del noreste de Sudamérica, las tierras bajas de las Guayanás y la provincia fitogeográfica Imataca (categoría 5). El 3.47% (104) son, hasta el presente, especies endémicas de la cuenca del río Caura; 10% (294) de la especies son endémicas de flora de la Guayana Venezolana (Amazonas, Bolívar, Delta Amacuro), las Guayanás y el estado de Roraima en Brasil (categorías 7 y 8). 1.18% (31) son especies endémicas de la flora de Venezuela (categoría 9), 0.70% (20) de las especies se encuentran en los Andes (categoría 10) y el 12% (327) de las especies no ubicaron en ninguna de las 11 categorías propuestas, por presentar distribuciones disyuntas entre las regiones biogeográficas utilizadas en el presente trabajo.

Los resultados señalan que la vegetación del área del estudio posee una mayor relación con los elementos neotropicales de amplia distribución. Estos taxa presentaron los mayores porcentajes de afinidad fitogeográfica de las especies de la flora del Caura (47%). También es notable la gran cantidad de especies pertenecientes entre las categorías de 2 a la 8, grupo que representa el 40% de las especies, lo cual indica que un alto porcentaje de las especies de este sector tienen su centro de origen en el norte-centro de Sudamérica. Destaca en este grupo las subprovincias del elemento Amazónico, con los elementos de la Amazonía Central (Brasil: sur de los estados Amazonas, Pará, Mato Grosso, Rondonia, Tocantins); la región de la Amazonía Sur-Occidental (Brasil: Acre, oeste del estado Amazonas), región Amazonica del sur de Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia y el sector de la Amazonía Nor-Occidental (provincia florística del Río Negro), la cual está compuesta por el sur del estado Amazonas (Venezuela); sureste de Colombia (Guianía, Caqueta) y el norte del estado Amazonas (Brasil). Algunos ejemplos de esta afinidad fitogeográfica con la flora del alto río Negro lo representan: *Guatteria riparia*, *Distinctella arenaria*, *Sandwithia heterocalyx*, *Derris negrensis*, *Cyathea platylepis*, *Asplenium xiphophylla*, *Anaxogorea gigantophylla*, *Couma catingae*, *Laetia coriacea*, *Diacidia galphimoides* y *Cybianthus lepidotus*. Algunas especies comunes en toda la cuenca Amazónica presentes en el área del estudio son las siguientes: *Ampelozizyphus amazonicus*, *Caryocar pallidum*, *Lindsaea cyclophylla*, *Triplophyllum dicksonioides*, *Tachigali chry-*

sophylla, , *Sloanea synandra* (Elaeocarpaceae) y *Abarema barbouriana* . También se observó una marcada afinidad con la provincia florística Imataca (Prance 1974, 1982; Mori 1991) y regiones adyacentes (para el presente estudio esta área abarca el noreste del Estado Bolívar, las Guayanas, el estado de Amapá en Brasil, Trinidad-Tobago y noreste de Venezuela). Cerca de un 12% de las especies registradas son comunes de estas regiones, la presencia de: *Cyclodium guianense*, *C. inerme*, *Lonchocarpus imatacensis*, *Qualea dinizii*, *Guapira marcano-bertii*, *Couepia sandwithii*, *Licania discolor*, *Mapania macrophylla*, *Heteropsis flexuosa*, *Loxopterygium sagotii*, , *Pouteria cayennensis*, *Ocotea schomburgkiana* y *Manilkara bidentata* subsp. *surinamensis* permite afirmar esta observación. La presencia del elemento Andino y de la Cordillera de la Costa no fue tan notable, sin embargo está presente en las regiones montañosas de la cuenca. Ejemplos de este elemento en el área del estudio lo representan las siguientes especies: *Hymenophyllum karstenianum*, *Danaea moritziana*, *Rhynchospora lechleri*, *Epidendrum pachyphyton*, *Chusquea steyermarkii*, *C. magnifolia*, *Allopectus tetragonoides*, *Besleria gibosa* y *Psychotria lindenii*.

Un número importante de especies (327) se ubicaron en la categoría No. 11, la cual estuvo representada por taxa sin un patrón fitogeográfico definido, esto es común en regiones donde el aumento de las exploraciones botánicas han incrementado numerosos registros en los últimos años y a las nuevas revisiones taxonómicas de géneros neotropicales. Un ejemplo de esto, lo representan *Pleurothallis erebatensis* y *Elaphoglossum vareschianum*, especies solamente conocidas del estado Táchira (Andes de Venezuela), el río Erebato y región del salto Pará, respectivamente. *Zollernia grandifolia* y *Elaphoglossum zosteriformis*, fueron catalogadas como especies endémicas de la cuenca del río Caura (Aymard, 1999; Hokcke *et al.*, 2008), sin embargo, actualmente el ámbito de distribución de estos taxa se extienden al estado de Roraima en Brasil (Freitas-Mansano *et al.*, 2004) y la Guayana Francesa y Colombia, respectivamente. Otros ejemplos en esta categoría lo representan las siguientes especies: *Chrysochlamis clusiæfolia* (Clusiaceae), *Maytenus laevis* (Celastraceae), *Myrocarpus venezuelensis* (Fabaceae), *Balicia pedicellaris* (Mimosaceae), *Cybianthus lineatus* (Myrsinaceae), *Randia hebearpa* (Rubiaceae), *Talisia nervosa* (Sapindaceae), *Ceradenia pruinosa* (Grammitidaceae), *Lastreopsis amplissima* (Dryopteridaceae) y *Dacryodes negrensis* (Burseraceae). Esta última especie fue descrita como un elemento florístico de la flora del alto Río Negro (Daly & Martínez-Habibe, 2002), aunque es muy común en sectores fuera de la Amazonía, tales como el medio río Caura y en el alto río Orinoco.

También es importante destacar que los trabajos de exploración botánica en los últimos 20 años en esta

parte del país (Proyecto Nichare-Tabaró; Proyecto Inventario CVG-TECMIN,), lograron ampliar el ámbito de distribución geográfica de varias especies entre la Cordillera de los Andes, la Costa, América Central, la Guayana venezolana y la Amazonía. Por ejemplo, el primer registro del género *Chinchonopsis* (*C. amazonicus*), para la flora de Venezuela se logró a través de los trabajos de exploración del proyecto Inventario de la CVG-TECMIN (Aymard *et al.*, 1990).

Endemismo.

La flora de la Guayana Venezolana posee un nivel de endemismo muy importante, siendo actualmente una de las regiones con mayores niveles de endemismo en el mundo (Steyermark, 1968; 1969, Maguire, 1970, Huber, 1988, 2001, 2005 Berry *et al.*, 1995; Berry & Riina, 2005). El 11% (317) de las especies utilizadas para el presente análisis florístico solo se encuentran en Venezuela. De estas, 104 especies presentan distribución restringida (endémicas) a la región de la cuenca del río Caura, ambas vertientes de la Sierra de Maigualida y la Serranía Uasadi (ej. *Navia jauana*, *Odontonema album*, *Tibouchina steyermarkii*, *Bonnetia roseiflora*).

31 especies han sido registradas solamente del país (ej. *Asplundia venezuelensis*, *Calathea lasseriana*, *Pouteria orinocoensis*) y 180 especies al presente son conocidas de la flora de la Guayana Venezolana en los estados Amazonas, Bolívar y Delta Amacuro (ej. *Steyerbromelia ramosa*, *Pentacalia yapanaca*, *Talisia chartacea*). Los elementos endémicos alcanzan su mínima expresión en las regiones macrotérmicas, probablemente debido a la ausencia de barreras geográficas efectivas, las cuales no permitieron un aislamiento en las tierras bajas, para que elementos autóctonos se consoliden a gran escala en la región. Algunos ejemplos de especies limitadas a las tierras bajas son el género *Uladendron* (*U. codesuri*), *Rhodospatha bolivariana*, *Piper julianii*, *Guadua fascicularis*, *Epidendrum caurense*, *Chomelia caurensis* y *C. glabricalyx*. Al igual que en la flora del Escudo Guayanés (Berry *et al.*, 1995; Giraldo-Cañas, 2001), los altos niveles de endemismo en la cuenca del río Caura están restringidos a las tierras altas, principalmente en las regiones de Jaua-Sarisariñama, Sierras de Maigualida, Uasadi, cuencas altas de los ríos Caranacuni, Merevari, Erebato y en el tepui Guanacoco. La cuenca posee ca. 10% de las especies endémicas para toda la región Pantepui; solamente en el área Jaua-Sarisariñama se encuentran 62 especies endémicas para esta región. Algunos ejemplos de especies endémicas de las regiones de tierras altas del río Caura son los siguientes: *Tepuianthus sarsiñamensis*, *Coccochondra laevis*, *Raveniopsis juaensis*, *Psychotria carrenoi*, *Maguireothamnus jauensis*, *Euceraea sleumeriana*, *Navia cardonae*, *N. glandulifera*, *N. lasiantha*, *Schefflera baculosa*.

Araliaceae y Bromeliaceae con 12 especies, Rubiaceae con 9 y Asteraceae con 8 especies, son las familias con el mayor número de especies endémicas para la región. Los géneros con el mayor número de especies endémicas para la cuenca son *Schefflera* con 12 y *Navia* con 10 especies, respectivamente. Información en detalle acerca de la distribución de todas las especies, nuevos registros para la flora de la región, endemismos (de la cuenca, la Guayana Venezolana y Venezuela), se encuentran disponibles en la base de datos del proyecto que maneja ACOANA.

CONCLUSIONES

Por lo general, floras de las regiones tropicales fueron examinadas utilizando el nivel de familias y géneros (Maguire, 1970; Forero & Gentry, 1988; Estrada-Loera, 1991; de Oliveira & Nelson, 2001). Este tipo de análisis, ha originado afirmaciones muy generalizadas acerca de las afinidades de algunas floras tropicales a una escala regional. Sin embargo, estudios que utilizan información a nivel de especie, aparentemente relacionan mejor la flora de una región en particular a través de la presencia/ausencia de las especies entre las diferentes categorías propuestas. Aunque algunas veces los resultados obtenidos se ven afectados, debido a los cambios en los nombres científicos, la constante transferencia de taxa en diferentes entidades taxonómicas y las nuevas colecciones botánicas que amplían el ámbito geográfico de las especies. Ejemplos de esto, lo representan los registros en los Andes de varios géneros (ej. *Stenopadus*, *Ophiocaryon*, *Phainantha*, *Euceraea*, *Caraipa*) considerados endémicos del Escudo Guayanés y la cuenca Amazónica (Pruski, 1998, 2003; Berry & Riina, 2005; Aymard & Daly, 2006; Ulloa & Neill, 2006; Aymard & Campbell, 2007; 2008). Sin embargo, a pesar de las limitaciones mencionadas, el presente análisis indica que las relaciones fitogeográficas de las especies de la flora de la cuenca del río Caura se manifiesten en dos direcciones opuestas. Hacia el sur con la cuenca Amazónica y hacia el noreste con el Escudo de Guayana, el Caribe (incluye Los Llanos), América Central y en menor número con la flora de los Andes. Este estudio, también demostró que la flora de la región está conformada por la mezcla de componentes florísticos tropicales, los cuales, quizás se adaptaron a las regiones de tierras bajas y altas de la Guayana Venezolana y áreas adyacentes durante los cambios climáticos acontecidos del Plioceno y el Cuaternario en el norte de Sudamérica (Hoorn *et al.*, 2010). Esta apreciable cantidad de elementos neotropicales, quizás es atribuida a los largos procesos de especiación alopátrica o especiación geográfica, el cual es el producto de las presiones locales de selección y la separación por largos períodos de tiempo de áreas que fueron continuas en el pasado (Sauer, 1990;

Brown & Lomolino, 1998; MacDonald, 2000). Las áreas de contacto entre las poblaciones antes separadas, puede ser reconocidas como zonas de desplazamiento de caracteres de una población a otra, en la cual existió una estrecha superposición de atributos morfológicos (Cox & Moore, 2005). Este modelo de diferenciación, trata de explicar la gran diversidad de géneros y especies en el trópico y la vez la extraordinaria concentración de especies de algunos géneros en determinadas regiones del neotrópico (Ricklefs & Renner, 1994; Colinvaux, 1996; Van der Hammen, 2000). Al igual que en otras regiones tropicales, el componente cosmopolita y pantropical a nivel de familia fue el mejor representado. Sin embargo, a nivel de géneros y especies los patrones de distribución están ampliamente representados por el componente Neotropical, este mismo patrón se observó en floras de áreas adyacentes a la región del estudio (Boom, 1990; Aymard *et al.*, 2009). Cerca del 80% de las especies de la cuenca pertenecen a la región Neotropical, la cual incluye los elementos del escudo guayanés, de las tierras bajas de la Guayana, la cuenca Amazónica, el Caribe, los Andes y el escudo brasileño. Esto indica, que la composición florística actual, en gran parte es el resultado de un proceso de especiación y especialización de una flora remanente en la región, la cual se desarrolló bajo aislamiento e intercambio de especies entre las regiones del norte de Sudamérica, resultando en una flora de gran diversidad y en un importante centro de endemismo. Como se señaló, los niveles de endemismo fueron muy significativos en las regiones de las tierras altas de la cuenca por encima de los 1500 m. Berry *et al.* (1995) y Berry & Riina (2005) explican que esta gran cantidad de elementos autóctonos, es producto del aislamiento geográfico del sistema Pantepui, en conjunto a la especiación de una gran cantidad de taxa a los ecosistemas oligotróficos, sobre suelos muy ácidos, muy comunes en la región del escudo guayanés.

Finalmente, la región de la cuenca del río Caura puede ser considerada como un área de una alta diversidad vegetal para la región del escudo guayanés, los resultados florísticos del presente estudio (2.902 spp.), así lo confirman. El número de especies en el área puede aumentar si se continúan con los trabajos de exploración en muchas regiones (cuencas medias y altas de los ríos Erebato, Canaracuni, Arichí, Nichare, Yuruani, Cusimi, Chanaro, Waña, Yudi, las cumbres de los tepuyes Jaua, Sari-sariñama, Guanacoco y las laderas estudiadas. Por lo que los futuros análisis fitogeográficos de la flora de la región proporcionarán nuevos resultados, a medida que se intensifiquen las exploraciones botánicas, los estudios cuantitativos sobre la estructura y composición florística de la vegetación de una de las regiones más interesantes del Neotrópico.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Gerencia de Investigación orientada del FONACIT- (Agenda Biodiversidad) por el financiamiento de los trabajos de campo, herbario y laboratorio, a través de los proyectos No. 98003392. Se agradece a S. S. Renner (Monimiaceae), A. Vincentini y H. van der Werff (Lauraceae), L. Lohmann (Bignoniaceae), C. Taylor (Rubiaceae), R. Barneby+ (Mimosaceae), P. Maas (Annonaceae), D. Daly (Burseraceae), S. Mori (Lecythidaceae), T. D. Pennington (Meliaceae, Sapotaceae), G. T. Prance (Chrysobalanaceae), B. Holst (Myrtaceae), C. C. Berg (Cecropiaceae, Moraceae), L. Marcano-Berti (Vochysiaceae) y N. Cuello (*Swartzia* y *Tovomita*) por la ayuda en la identificación de las muestras botánicas. A R. Riina y N. Cuello por la revisión del manuscrito y a Gustavo Romero por la búsqueda de bibliografía actualizada.

BIBLIOGRAFÍA

- Alverson, W. S., B. A. Whitlock, R. Nyffeler, C. Bayer & D. A. Baum. 1999. Phylogeny of the core Malvales: evidence from ndhF sequence data. Amer. J. of Botany 86: 1474-1486.
- _____, K. G. Karol, D. D. Baum, M. W. Chase, S. M. Swensen, R. McCourt & K. J. Systma. 1998. Circumscription of the Malvales and relationships to other Rosidae: evidence from rbcL sequence data. Amer. J. of Botany 85: 876-887.
- Antonelli, A. J. A. A. Nylander, C. Persson & I. Sanmartín. 2009. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. PNAS 106: 9749-9754.
- APG. III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. Bot. Journal of the Linnean Society 161: 105-121.
- _____. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. Bot. Jour. of the Linnean Society 141: 399-436.
- _____. 1998. An ordinal classification of the families of flowering plants. Ann. Missouri Bot. Gard. 85: 531-553.
- Aymard G., R. Schargel, P. Berry y B. Stergios. 2009. Estudio de los suelos y la vegetación (estructura, composición florística y diversidad) en bosques macrotérmicos no-inundables, estado Amazonas Venezuela (aprox. 01° 30'- 05° 55' N; 66° 00'- 67° 50' O). Biollania (Edic. Esp.) 9: 6-251.
- _____. & L. Campbell. 2008. A new species of *Caraipe* Aublet (Clusiaceae) from the Venezuelan Andes and its biogeographical implications. Rodriguesia 59(2): 393-398.
- _____. & L. Campbell. 2007. A new species of *Securidaca* (Polygalaceae) from sandstone outcrops in the Venezuelan Andes. Brittonia. 59:328-333.
- _____. & D. C. Daly 2006. Two new species of *Ophiocaryon* (Sabiaceae) from South America. Brittonia 58 (3): 270-276.
- _____. 2000. Aspectos generales sobre la fitogeografía y la composición florística de la flora de la cuenca del río Caura, estado Bolívar, Venezuela. Informe proyecto FONACIT-98003392, Caracas.
- _____. 1999. *Zollernia*. (Fabaceae). In: J. A. Steyermark et al. (eds.) Flora of Venezuelan Guayana. Vol. 5: 430-431. Missouri Botanical Garden.
- _____. S. Elcoro, E. Marín y A. Chavel. 1997. Caracterización estructural y florística en bosques de tierra firme de un sector del bajo Río Caura. Estado Bolívar. Venezuela. Scientia Gaianae 7:143-169.
- _____, N. Cuello y A. Fernández. 1990. Observaciones sobre el hallazgo de *Cinchona amazonica* Standl. (Rubiaceae) en la Guayana Venezolana. Biollania 7:125-130.
- Bartish, I. V., A. Antonelli, J. E. Richardson & U. Swenson. 2011. Vicariance or long-distance dispersal: historical biogeography of the pantropical subfamily Chrysophylloideae (Sapotaceae). J. of Biogeogr. 38: 177-190.
- Berry, P. E. & R. Riina. 2005. Insight into the diversity of the Pantepui flora and the biogeographic complexity of the Guayana shield. Biologiske Skrifter. 55: 145-167.
- _____, O. Huber & B. Holst. 1995. Floristic Analysis and Phyogeography. Flora of the Venezuelan Guayana 1: 161-170.
- Bevilacqua, M. y J. Ochoa. 2001. Conservación de las últimas fronteras forestales de la Guayana Venezolana: propuesta de linamientos para la cuenca del río Caura. Interciencia 26: 491-497.
- Bookgahen, B. & M. R. Strecker. 2010. Modern Andean rainfall variation during ENSO cycles and its impact on the Amazon drainage basin. Pp. 223-224. In: Amazonia landscape and species evolution: A look into the past. C. Hoorn & F. P. Wesseling (Eds.). Wiley-Blackwell Publishing.
- Boom, B. M. 1990. Flora and vegetation of the Guayana-Llanos ecotone in Estado Bolívar, Venezuela. Mem. New York Bot. Garden 64: 254-278.
- Brewer-Carías, C. 1976. Las simas de Sarisariñama. Bol. Sociedad Venez. Cien. Nat. 22 (132/133): 549-624.
- Briceño, E., L. Balbás y J. Blanco. 1997. Bosques ribereños del bajo río Caura: vegetación, suelos y fauna. Scientia Guaianae 7:259-290.
- Brown, J. H. & M. V. Lomolino. 1998. Biogeography. 2o Edic. Sinauer Assoc. Inc. Sunderland, MA.
- Brown, N. E. 1901. Report on two botanical collections made by F.V. McConnell and J.J. Quelch at Mount Roraima in British Guiana. The transactions of the Linnean Society of London, 2nd series, Botany 6: 1-107.
- Bush, M. & P. E. de Oliveira. 2006. The rise and fall of the Refugial Hypothesis of Amazonian Speciation: a paleoecological perspective. Biota Neotropica 6: 1-18.
- _____. M. R. Silman & D. H. Urrego. 2004a. 48,000 years of climate and forests change in a Biodiversity hot spot. Science 303: 827-929.
- _____. P. E. de Oliveira, P. A. Colinvaux, M. C. Miller, J. E. Moreno. 2004b. Amazonian paleoecological histories: one hill, three watersh. Paleoogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 214: 359-393.
- _____. 1994. Amazonian speciation: a necessarily complex model. J. of Biogeography 21: 5-17.
- Castellanos, H. 1998. Floristic composition and structure, tree diversity, and the relationship between florist distribution and soil factors in El Caura forest reserve, southern Venezuela. Pp. 507-534. F. Dallmaier & J. Comiskey (Eds.). In: Forest Biodiversity in North, Central and South America and the Caribbean: Research and Monitoring, Man and the Biosphere. Series, Vol. 22. Unesco and the Parthenon Publishing Group. Carnforth, Lancashire, UK.
- Chernoff, B., A. Machado-Allison, K. Riseng & J. R. Montambault (eds.) 2003. A Biological assessment of the aquatic ecosystems of the Caura river basin, Bolívar basin, State, Venezuela. RAP Bull. of Biological Assessment 28. Conservation International, Washington, DC.
- Cleef, A. M. & J. F. Duivendoorden. 1994. Phytogeographic analysis of a vascular species sample from the Araracuara sandstone plateau, Colombian Amazonia. Mem. Soc. Biogeogr. 4: 65-81.

- _____. 1983. Fitogeografía y composición florística de las flora vascular de los Páramos. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 15(58):23-29.
- _____. 1979. The Phytogeographical position of the Neotropical vascular Páramo flora with special reference to the Colombian Cordillera Oriental. Pp.176-184. In: K. Larsen & L. B. Holm-Nielsen (Eds.) Tropical Botany. Academic Press. London
- Colinvaux, P. A. 2005. The pleistocene vector of Neotropical diversity. Pp. 78-106. In: Tropical Rain forest, Past, Present and Future. E. Bermingham, C. W. Dick & C. Moritz (Eds.). The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- _____, I. Rasänen, M. B. Bush & N. De Mello. 2001. A paradigm to be discarded: geological and paleontological data falsify the Haffer & Prance refuge hypothesis of Amazonian speciation. Amazoniana 16: 609-646.
- _____, P. E. de Oliveira & M. B. Bush. 2000. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: the failure of the aridity and refuge hypotheses. Quaternary Science Reviews 19: 141-169.
- _____, M. B. Bush, M. Steinitz-Kannan & M. C. Miller. 1997. Glacial and postglacial pollen records from the Ecuadorian Andes and Amazon. Quaternary Research 48: 68-78.
- _____, P. E. Oliveira, J. E. Moreno, M. C. Miller & M. B. Bush. 1996. A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times. Science 274:85-88.
- _____. 1996. Quaternary environmental history and forest diversity in the neotropics. Pp. 359-405. In: J. B. C. Jackson, A. F. Budd & A. G. Coates (Eds.), Evolution and Environment in Tropical America, The University of Chicago Press, Chicago
- Cowie, R. H. & B. S. Holland. 2006. Dispersal is fundamental to biogeography and the evolution of biodiversity on oceanic islands. J. of Biogeography 33: 193-198.
- Cox, B. C. & P. D. Moore. 2005. Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach, 7th edition, Blackwell Publishing, Oxford.
- _____. 2001. The biogeographic regions reconsidered. Journal of Biogeography 28: 511-523.
- Crisci, J. V., L. Katinas & P. 2003. Historical biogeography: An introduction, Cambridge: Harvard University Press, Boston
- Crisp, M. D. 2001. Historical biogeography and patterns of diversity in plants, algae and fungi: introduction. J. of Biogeography 28: 153-155.
- Croizat, L., 1958. Panbiogeography: or, an introductory synthesis of zoogeography, phytogeography, and geology: with notes on evolution, systematics, ecology, anthropology, etc. The author, Caracas.
- Cronquist, A. 1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. Columbia University Press. New York.
- CVG-TECMIN. 1991. Informe de avance e la hoja NB-20-1 (Clima, Geología, Geomorfología, Suelos, Vegetación). Ciudad Bolívar, Venezuela, Mimeografiado.
- Daly, C. D. & M. C. Martínez-Habibe. 2002. Notes on *Dacryodes Vahl*, including a new species from the Rio Negro basin in Amazonia. Studies in neotropical Burseraceae XI. Brittonia 54: 266-274.
- de Oliveira, A. & B. W. Nelson. 2001. Floristic relationships of terra firme forests in the Brazilian Amazon. Forest Ecology and Management 146: 169-179.
- _____, & D. Daly. 1999. Geographic distribution of tree species occurring in the region of Manaus, Brazil: implications for regional diversity and conservation. Biodiversity and Conservation 8: 1245-1259.
- de Queiroz, A. 2005. The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. TRENDS in Ecology and Evolution Vol.20: 68-73.
- Dezzeo, N. & E. Briceño 1997. La vegetación en el río Chanaro: medio río Caura. Scientia Guiana 7: 365-386.
- Duno de Stefanó R., F. Stauffer, R. Riina, O. Huber, G. Aymard, O. Hokche, P. E. Berry & W. Meier 2009. Assessment of vascular plant diversity and endemism in Venezuela. Candollea 64: 203-212.
- Ebach, M. C. & D. F. Goujet. 2006. The first biogeographical map. Journal of Biogeography 33: 761-769.
- Estrada-Loera, E. 1991. Phytogeographic relationships of the Yucatan peninsula. J. of Biogeography 18: 687-697.
- Forero, E. & A. Gentry. 1988. Neotropical plant distribution patterns with emphasis on northwestern South America: a preliminary overview. Pp. 21-37. In: P. E. Vanzolini & W. R. Heyer (Eds.). Proceedings of a workshop on Neotropical distribution patterns. Acad. Bras. De Ciencias, Rio de Janeiro. Brazil
- Freitas-Mansano V. de, A. M. Goulart de A. T. & G. P. Lewis. 2004. A revision of the South American genus *Zollernia* Wied-Neuw. & Nees (Leguminosae, Papilionoideae, Swartzieae) Kew Bull. 59: 497-520.
- Fryxell, P. 2001. Malvaceae. In: J. A. Steyermark et al. (Eds.) Flora of Venezuelan Guayana. Vol. 6: 186-219. Missouri Botanical Garden.
- Gentry, A. 1992. Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. Oikos 63: 19-28.
- _____. 1990. Floristical similarities and differences between Southern Central America and Upper and Central Amazonia. Pp. 141-160. In: A. H. Gentry (Ed.), Four Neotropical Rainforests. Yale University Press. New Haven.
- Gentry, A. 1982a. Patterns of Neotropical plant species diversity. Evolutionary Biology 15: 1-84.
- _____. 1982b. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climate fluctuations, or an accident of the Andean orogeny?. Annals of the Missouri Bot. Gard. 69: 557-593.
- Gibbs, A. K. & C. N. Barron, 1983. The Guiana Shield reviewed. Episodes 1983(2): 7-14.
- Giraldo-Cañas, D. 2001. Relaciones fitogeográficas de las sierras y afloramientos rocosos de la Guayana Colombiana: un estudio preliminar. Rev. Chil. Hist. Nat. 74: 353-364.
- Haffer, J. 2008. Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. Braz. J. Biol., 68(4, Suppl.): 917-947.
- _____, & G. Prance. 2001. Climatic forcing of evolution in Amazonian during the Cenozoic: on the refuge theory of biotic differentiation. Amazoniana 16: 579-607.
- _____. 1969. Speciation in Amazonian forests birds. Science 165: 131-137.
- Hokche, O., P. E. Berry & O. Huber. 2008. Nuevo Catálogo de la Flora Vascular de Venezuela, Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Dr. T. Lasser". Caracas. Venezuela.
- Hooghiemstra, H., V. M. Wijninga & A. M. Cleef. 2006. The paleobotanical record of Colombia; implications for biogeography and biodiversity. Ann. of Missouri Bot. Garden 93: 297-325.
- _____, H. & Van der Hammen, T. 2004. Quaternary ice-age dynamics in the Colombian Andes: developing and understanding of our legacy. Philosophical Transactions of the Royal Society London. Series B, 359: 173-181.
- _____, T. van der Hammen & A. Cleef. 2002. Paleogeología de la flora boscosa. Pp. 43-58. In: M. R. Guariguata & G. H. Katian (Eds.). Ecología y conservación de bosques Neotropicales. Editorial Libro Universitario Regional, Costa Rica.

- _____, ____ & _____. 1998. Neogene and Quaternary development of the Neotropical rainforest: the forest refugia hypothesis and a literature overview. *Earth Science Review* 44: 197-183.
- Hoorn, C., F. P. Wesselingh, H. ter Steege, M. A. Bermudez, A. Mora, J. Sevink, I. Sammartin, A. Sanchez-Meseguer, C. L. Anderson, J. P. Figueiredo, C. Jaramillo, D. Riff, F. R. Negri, H. Googhiemstra, J. Lundberg, T. Stadler, T. T. Särkinen & A. Antonelli. 2010. Amazonia through time: Andean Uplift, climate change, landscape evolution, and Biodiversity. *Science* 330: 927-931.
- _____, _____. 2010. Amazonia: landscape and species evolution: A look into the past. Wiley-Blackwell Publishing.
- Hopkins, M. J. G. 2007. Modelling the known and unknown plant biodiversity of the Amazon Basin. *J. of Biogeography* 34: 1400-1411.
- Hubbell, S. P., F. He, R. Condit, L. Borda-de Agua, J. Kellner & H. ter Steege. 2008. How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct?. *PNAS* 105: 11498-11504.
- Huber, O. 2006. Herbaceous ecosystems on the Guayana Shield, a regional overview. *J. of Biogeogr.* 33: 464-475.
- _____. 2005. Diversity of vegetation types in the Guayana region: An overview. *Biologiske Skrifter*. 55: 169-188.
- _____, J. Rosales & P. Berry. 1997. Estudios botánicos en las montañas altas de la cuenca del río Caura. *Scientia Guaianae* 7: 441-468.
- _____. 1995a. Geographical and Physical Features. *Flora of the Venezuelan Guayana* 1: 1-51.
- _____. 1995b. Vegetation. *Flora of the Venezuelan Guayana* 1: 97-159.
- _____. 1994. Recent advances in the phytogeography of the Guayana region, South America. *Mem. Soc. Biogeogr.* 4: 53-63.
- _____. 1989. Shrublands of the Venezuelan Guayana. Pp. 271-286. In: L. B. Holm-Nielsen, I. C. Nielsen & H Balslev (Eds.). *Tropical Forests, Botanical dynamics, speciation and diversity*, Academic Press, New York.
- _____. 1988. Guayana highland versus Guayana lowlands, a reappraisal. *Taxon* 37: 595-614.
- Hurley, P. M. & J. R. Rand. 1969. Pre-drift continental nuclei. *Science* 164: 1229-1242.
- Jaramillo, C., D. Ochoa, L. Contreras, M. Pagani, H. Carvajal-Ortiz, L. M. Pratt, S. Krishnan, A. Cardona, M. Romero, L. Quiroz, G. Rodriguez, M. J. Rueda, F. de la Parra, S. Morón, W. Green, G. Bayona, C. Montes, O. Quintero, R. Ramirez, G. Mora, S. Schouten, H. Bermudez, R. Navarrete, F. Parra, M. Alvarán, J. Osorno, J. L. Crowley, V. Valencia & Jeff Vervoort. 2010. Effects of Rapid Global Warming at the Paleocene-Eocene Boundary on Neotropical Vegetation. *Science* 330: 957-961.
- John, R., J. W. Dalling, K. E. Harms, J. B. Yavitt, R. F. Stallard, M. Mirabello, S. P. I Hubbell, R. Valencia, H. Navarrete, M. Vallejo & R. B. Foster. 2007. Soils nutrients influence spation distributions of tropical tree species. *PNAS* 104: 864-869.
- Joppa, L. N., D. L. Roberts & S. L. Pimm. 2010. How many species of flowering plants are there? *Proc. R. Soc. B.* published online 7 July 2010, (doi: 10.1098/rspb.2010.1004)
- Judd, W., C. S. Campbell, E. A. Kellogg, P. E. Stevens & M. J. Donoghue. 2008. *Plant Systematics: A phylogenetic approach*. Sinauer Assoc. Second Edition, Sunderland, MA. USA.
- Kelloff, C. L. & V. A. Funk. 2004. Phytogeography of the Kaieteur Falls, Potaro Plateau, Guyana: floral distributions and affinities. *J. of Biogeogr.* 31: 501-513.
- Knab-Vispo , C., J. Rosales, P. Berry, G. Rodríguez, L. Salas, I. Goldstein, W. Díaz & G. Aymard. 2003. Annotated floristic checklist of the riparian corridor of the lower and middle Río Caura with comments on animal use. *Scientia Guaianae* 12: 35-140.
- _____, P. Berry y G. Rodríguez. 1999. Floristic and structural characterization of a lowland rain forest in the lower Caura watershed, Venezuelan Guayana. *Acta Bot. Venezolica* 22: 325-359.
- _____, J. Rosales & G. Rodríguez. 1997. Observaciones sobre el uso de plantas por los Ye'kuana en el bajo Río Caura. *Scientia Guaianae* 7: 215-257.
- Kreft, H. & W. Jetz. 2007. Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *PNAS* 104: 5925-5930.
- Kubitzki, K. 1990. The psammophilous flora of northern South America. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 64: 248-253.
- _____. 1989. Amazon Lowland and Guayana highland. Historical and ecological aspects of their floristic development. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 17(65): 271-276.
- Leigh, Jr., E. G., P. Davidar, C. W. Dick, J. P. Puyravaud, J. Terborgh, H. ter Steege & S. J. Wright. 2004. Why do some tropical forests have so many species of trees? *Biotropica* 36: 447-473.
- Llorente-Bousquets, J. y J. J. Morrone. 2001. *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- _____, N. Papávero y A. Bueno-Hernández. 2000. Síntesis histórica de la Biogeografía. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 24(91): 255-278.
- Lonolino, M. V. & L. R. Heaney. 2004. *Frontiers of biogeography: New directions in the geography of nature*, Massachusetts: Sinauer Associates
- Mabberley, D. J. 2008. *Mabberley's Plant-Book* (A portable dictionary of plants, their classification and uses). 3o. Edic. Cambridge Univ. Press. UK.
- _____. 1997. *The Plant-Book* (A portable dictionary of the vascular plants). 2o. Edic. Cambridge Univ. Press. UK.
- MacDonald, G. M. 2000. Preparing biogeographers for the third millennium. *Journal of Biogeogr.* 27: 49-51.
- Macglone, M. S. 2005. Goodbye Gondwana. *J. of Biogeogr.* 32: 739-740.
- Maguire, B. 1970. On the flora of the Guayana highland. *Biotropica* 2: 85-100.
- Mendoza, V. 1977. Evolución tectónica del Escudo de Guayana. *Bol. Geol. (Venezuela) Publ. Esp.* 7(3): 2237-2270.
- Morawetz, W. & C. Raedig. 2007. Angiosperm biodiversity, endemism and conservation in the Neotropics. *Taxon* 56(4): 1245-1254.
- Mori, S. A. 1991. The Guayana lowland floristic province. *C. R. Soc. Biogéogr.* 67(2): 67-75.
- Myers, n., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. de Fonseca & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Nelson, G. & N. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New, York.
- Nelson, W. B., C. A. C. Ferreira, M. F. da Silva & M. L. Kawasaki. 1990. Endemism centres, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature* 345: 714-716.
- O' Malley, M. A. 2007. The nineteenth century roots of everything is everywhere. *Nature Reviews Microbiology* 5: 647-651.

- Orejas, M. B. y A. Quesada 1976. Ecosistemas frágiles. Ciencias Interamericana 17(1): 9-15.
- Pennington, T. R., M. Lavin, T. Särkinen, G. P. Lewis, B. B. Klitgaard & C. E. Hughes. 2010. Contrasting plant diversification histories within the Andean biodiversity hotspot. PNAS 107: 13783-13787.
- _____, D. E. Prado, C. A. Pendry, S. K. Pell & C. A Butterworth. 2004. Historical climatic change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants shows pattern of both Tertiary and Quaternary diversification. Phil. Trans. R. Soc. Lond. 359: 515-538.
- Pérez-Hernández, R. y D. Lew. 2001. Las clasificaciones e hipótesis biogeográficas para la Guayana Venezolana. Interciencia 26: 373-382.
- Pérez-Malváez, C., A. Bueno H., M. Feria O. y Rosaura Ruiz R. 2006. Noventa y cuatro años de la teoría de la deriva continental de Alfred Lothar Wegener. Interciencia 31: 536-543.
- Pitman, N. C., H. Mogollón, N. Dávila, M. Ríos, R. Garía-Villacorta, J. Guevara, T. Baker, A. Monteagudo, O. Phillips, R. Vásquez-Martínez, M. Ahuite, M. Aulestia, D. Cardenas, C. Cerón, P. A. Loizeau, D. Neill, P. Nuñez, W. Palacios, R. Spichiger & E. Valderrama. 2008. Tree community change across 700 km of Lowland Amazonian Forest from the Andean Foothills to Brazil. *Biotropica* 40: 525-535.
- Prado, D. E. & P. E. Gibbs. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. Ann. Missouri Bot. Garden 80: 902-927.
- Prance, G. 1983. Soils and vegetation. Pp. 20-45. In: T. C. Whitmore & G. T. Prance (Eds.) Biogeography and Quaternary history of tropical America. Clarendon Press. Oxford.
- _____. 1982. A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in the Neotropics. Annals of the Missouri Botanical Garden 69: 594-624.
- _____. 1978. The origin and evolution of the Amazon flora. Interciencia 3(4): 207-222.
- _____. 1974. Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon Basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. Acta Amaz. 3(3): 5-28.
- Pruski, J. 2003. Stenopadus andicola (Compositae: Mutisieae) a new generic record for Perú. Compositae Newslett. 39: 2-12.
- _____. 1998. Stenopadus andicola sp. nov. (Compositae: Mutisieae) a new generic record for Ecuador. Novon 8: 67-69.
- Punyasena, S. W., G. Eshel & J. C. McElwain. 2008. The influence of climate on the spatial patterning of Neotropical plant families. J. of Biogeogr. 35: 117-130.
- Renner, S. 2004. Plant Dispersal across the tropical Atlantic by wind and sea currents. J. Plant Sci. 165(4 Suppl.): S23-S33.
- Ricklefs, R. E. 2006. Evolutionary diversification and the origin of the diversity-environment relationship. Ecology 87: S3-S13.
- _____. 2005. Historical and Ecological dimensions of global patterns in plant diversity. Biol. Skr. 55: 583-608.
- _____. & S. S. Renner. 1994. Species Richness within families of flowering plants. Evolution 48: 1619-1636.
- Rodríguez, L., M. Carlsen, M. Bevilacqua y M. García. 2008. Colección de plantas vasculares de la cuenca del río Caura (estado Bolívar) depositada en el herbario Nacional de Venezuela. Acta Bot. Venez. 31: 107-250.
- Rosales, J., M. Bevilacqua, W. Díaz, R. Pérez, D. Rivas & S. Caura. 2003. Riparian vegetation communities of the Caura river, Bolívar, Venezuela. Pp. 34-43. In: B. Chernoff, A. Machado-Allison, K. Riseng & J. R. Montambault (Eds.) A Biological assessment of the aquatic ecosystems of the Caura river basin, Bolívar basin, State, Venezuela. RAP Bull. of Biological Assessment 28. Conservation International, Washington, DC.
- _____, G. Petts & C. Knab-Vispo. 2001. Ecological gradients in riparian forests of the lower Caura River, Venezuela. Plant Ecology 152: 101-118.
- _____, C. Knab-Vispo, & G. Rodríguez. 1997. Bosques ribereños del Bajo Caura entre el Salto Pará y los raudales de La Mura: su clasificación e importancia en la cultura ye'kuana. Scientia Guiana 7: 171-214.
- _____, & O. Huber (eds.). 1997. Ecología de la cuenca del Río Caura, Venezuela II. Estudios especiales. Scientia Guiana 7: 7-473.
- _____, & _____. 1996. Ecología de la cuenca del Río Caura, Venezuela I. Caracterización general. Scientia Guiana 6: 1-128.
- Rosen, D.E. 1976. A vicariance model of Caribbean biogeography. Systematic Zoology, 24: 431-464.
- Ruiz-Pessenda, L. C., P. E. de Oliveira, M. Mofatto, V. Brito de Medeiros, R. J. Francischetti Garcia, R. Aravena, J. A. Bendasoli, A. Zuniga Leite, A. R. Saad & M. L. Etchebehere. 2009. The evolution of a tropical rainforest/grassland mosaic in southeastern Brazil since 28,000 14C yr BP based on carbon isotopes and pollen records. Quaternary Research 71: 437-452.
- Rull, V. 2005. Vegetation and environmental constancy in the Neotropical Guayana Highlands during the last 6000 years?. Review of Palaeobotany and Palynology 135: 205-222.
- _____. 2004a. An evaluation of the Lost world and vertical displacement hypotheses in the Chimantá Massif, Venezuelan Guayana. Global Ecol. Biogeogr. 13: 141-148.
- _____. 2004b. Biogeography of the 'Lost World': a palaeoecological perspective. Earth-Science Reviews 67: 125-137.
- _____. 2004c. Is the 'Lost World' really lost? Palaeoecological insights into the origin of the peculiar flora of the Guayana Highlands. Naturwissenschaften 91: 139-142.
- Salas, L., P. Berry & I. Goldstein. 1997. Composición y estructura de una comunidad de árboles grandes en el valle del Río Tabaro, Venezuela: una muestra de 18,75 ha. Scientia Guiana 7: 291-308.
- Sauer, J. D. 1990. Allopatric speciation: deduced but not detected. J. of Biogeography 17: 1-3.
- Schubert, C. 1995. Origin of the Gran Sabana in Southeastern Venezuela: no longer a "Lost World". Scientia Guiana 5: 147-174.
- Schulman, L., T. Toivonen & K. Ruokolainen. 2007. Analysing botanical effort in Amazonia and correcting for it in species range estimation. J. Biogeogr. 34: 1388-1399.
- Scotese, C. R., L. M. Gahagan & R. L. Larson. 1988. Plate tectonic reconstructions of the Cretaceous and Cenozoic ocean basins. Tectonophysics 155: 27-48.
- Smith, N., S. A. Mori, A. Henderson, D. Stevenson & S. Heald. (eds.) 2003. Flowering plantas of the Neotropics. Princeton Univ. Press, UK.
- Steyermark, J. A., P. E. Berry, K. Yatskievych & B. K. Holst. (Eds. generales) 2005. Flora of the Venezuelan Guayana. Volume 9: Rutaceae-Zygophyllaceae (P. E. Berry, K. Yatskievych y B. K. Holst, eds. vol.). Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- _____, ____, ____, & _____. (Eds. generales) 2004. Flora of the Venezuelan Guayana. Volume 8: Poaceae-Rubiaceae (P. E. Berry, K. Yatskievych y B. K. Holst, eds. vol.). Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- _____, ____, ____, & _____. (Eds. generales) 2001. Flora of the Venezuelan Guayana. Volume 7: Myrtaceae-Plumbaginaceae (P. E. Berry, K. Yatskievych y B. K. Holst, eds. vol.). Missouri Botanical Garden, St. Louis.

- _____, ____, ____ & _____. (Eds. generales) 2001. Flora of the Venezuelan Guayana. Volume 6: Liliaceae-Myrsinaceae (P. E. Berry, K. Yatskievych y B. K. Holst, eds. vol.). Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- _____, ____, ____ & _____. (Eds. generales) 1999. Flora of the Venezuelan Guayana. Volume 5: Ericaulaceae-Lentibulariaceae (P. E. Berry, K. Yatskievych, y B. K. Holst, eds. vol.). Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- _____, P. E. Berry & B. K. Holst (Eds. generales) 1998. Flora of the Venezuelan Guayana. Volume 4: Caesalpiniaceae-Ericaceae (P. E. Berry, B. K. Holst y K. Yatskievych, eds. vol.). Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- _____, ____ & _____. (Eds. generales) 1997. Flora of the Venezuelan Guayana. Volume 3: Araliaceae-Cactaceae (P. E. Berry, B. K. Holst y K. Yatskievych, eds. vol.). Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- _____, ____ & _____. (Eds. generales) 1995b. Flora of the Venezuelan Guayana. Volume 2: Pteridophytes; Spermatophytes: Acanthaceae-Araceae (P. E. Berry, B. K. Holst y K. Yatskievych, eds. vol.). Missouri Botanical Garden, St. Louis; Timber Press, Portland.
- _____, ____ & _____. (Eds.). 1995. Flora of the Venezuelan Guayana, Vol. 1. (Introduction). Timber Press, Portland. USA.
- _____. 1986. Speciation and endemism in the flora on the Venezuelan Tepuis. Pp. 317-373. In: F. Vuillemuier & M. Monasterio (Eds.), High altitude biogeography. Oxford University Press. UK.
- _____. 1982. Relationships of some Venezuelan forest refuges with lowland tropical floras. Pp. 182-220. In: Biological diversification in the Tropics (G.T. Prance, Ed.). Columbia University Press, New York.
- _____. 1979. Plant refuge and dispersal centres in Venezuela: their relict and endemic element. Pp. 185-238. In: Tropical Botany, K. Larsen & L. B. Holm-Nielsen, (Eds.), Academic Press, New York.
- _____. & C. Brewer-Carías. 1976. La vegetación de la cima del macizo de Jaua. Bol. Sociedad Venez. Cien. Nat. 22 (132/133): 179-405.
- Struwe, L., V. Albert & B. Bremer. 1994. Cladistics and family level classification of the Gentianales. Cladistics 10: 175-206.
- Stropp, J., H. ter Steege, Y. Malhi, ATDN & RAINFOR. 2009. Disentangling regional and local tree diversity in the Amazon. Ecography 32: 46-54.
- Ulloa, U. C. & D. A. Neill. 2006. *Phainantha shuariorum* (Melastomataceae) una especie nueva de la Cordillera del Cóndor, disyunta de un género Guayanés. Novon 16: 281-285.
- van der Hammen, T. 2000a. Aspectos de Historia y Ecología de la Biodiversidad Norandina y Amazónica. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 24(91): 231-245.
- _____. 2000b. Ice age tropical South America: what was it really like?. Amazoniana 16 (3/4): 467-652.
- _____. & H. Hooghiemstra. 2000. Neogene and quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. Quaternary Science Reviews 19: 725-742.
- Veillon, J. P. 1986. Especies forestales autóctonas de los bosques de Venezuela. Publicación especial del IFLA. Mérida, Venezuela.
- _____. 1948. Mapa forestal de la cuenca del bajo y medio Río Caura, Estado Bolívar. M.A.C., Caracas.
- Vonhof, H. B. & R. J. G. Kaandorp. 2010. Climate variation in Amazonia during the Neogene and the Quaternary. Pp. 201-210. In: Amazonia landscape and species evolution: A look into the past. C. Hoorn & F. P. Wesseling (Eds.). Wiley-Blackwell Publishing.
- Williams, L. 1942. Exploraciones botánicas en la Guayana Venezolana. I. El medio y bajo Caura. Servicio Botánico-Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas.
- Williams, L. 1941. The Caura valley and its forests. Geogr. Rev. (New York) 31(3): 424-429.
- Williams, L. 1940. Botanical exploration in the middle and lower Caura. Venezuela. Trop. Woods 62: 1-20.
- Willis, J. C. 1988. A Dictionary of the flowering plants & ferns. 8o Edic. Cambridge Univ. Press. UK. 1245 Pp.
- Zanis, M. J., P. S. Soltis, Y. Long-Qiu, E. Zimmer & D. E. Soltis. 2003. Phylogenetic analyses and perianth evolution in basal Angiosperms. Ann. Missouri Bot. Garden 90: 129-150.
- Zink, R. M., R. C. Blackwell-Rago & F. Ronquist. 2000. The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. Proc. R. Soc. Lond. B 267: 497-503.

Apéndice 1. Listado de los géneros (1018) presentes en la cuenca del río Caura con sus respectivas categorías fitogeográficas, entre paréntesis se incluye la región donde el género es más diverso.

NEOTROPICAL DE AMPLIA DISTRIBUCIÓN (500)

Acanthaceae: *Anisacanthus*, *Aphelandra*, *Blechum*, *Odontonema*, *Pachystachys*; **Agavaceae:** *Furcraea*; **Amaranthaceae:** *Chamissoa*, *Gomphrena*, *Iresine*, *Pffaffia*; **Anacardiaceae:** *Anacardium*, *Astronium*, *Tapirira*; **Annonaceae:** *Anaxagorea*, *Cymbopetalum*, *Duguetia*, *Guatteria*, *Oxandra*, *Rollinia*, *Unonopsis*; **Apocynaceae:** *Allamanda*, *Asclepias*, *Aspidosperma*, *Blepharodon*, *Couma*, *Ditassa*, *Forsteronia*, *Himatanthus*, *Mandevilla*, *Matelea*, *Mesechites*, *Nephradenia*, *Odontadenia*, *Plumeria*, *Prestonia*, *Secondatia*, *Stemmadenia*, *Tassadia*, *Thevetia*; **Araceae:** *Anthurium*, *Caladium*, *Monstera*, *Montrichardia*, *Philodendron*, *Rhodospatha*, *Stenospermation*, *Syngonium*, *Urosphata*, *Xanthosoma*; **Araliaceae:** *Orepanax*; **Arecaceae:** *Acrocomia*, *Astrocaryum*, *Attalea*, *Bactris*, *Desmoncus*, *Euterpe*, *Geonoma*, *Hyospathe*, *Oenocarpus*, *So-*

cratea; **Asteraceae:** *Ayapana*, *Baccharis* (Andes), *Calea*, *Centratherum*, *Chromolaena*, *Clibodium*, *Cyrtocymura*, *Egletes*, *Hebeclinium*, *Ichthyothere*, *Koanophyllum*, *Lepidaploa*, *Oyedaea*, *Pentacalia* (Andes), *Piptocarpha*, *Praxelis*, *Rolandia*, *Synedrella*, *Tilesia*, *Trichospira*, *Unxia*, *Vernonanthura*, *Xiphochaeta*; **Balanophoraceae:** *Helosis*; **Bignoniaceae:** *Memora*, *Adenocalymma*, *Amphilophium*, *Anemopaegma*, *Arrabidaea*, *Callichlamys*, *Mansoa*, *Clytostoma*, *Crescentia*, *Cydista*, *Distictella*, *Godmania*, *Jacaranda*, *Lundia*, *Martinella*, *Melloa*, *Mussatia*, *Paragonia*, *Phryganocydia*, *Schlegelia*, *Tabebuia*, *Xylophragma*; **Blechnaceae:** *Salpichaena*; **Brassicaceae:** *Capparisstrum*, *Cleome*; **Bromeliaceae:** *Aechmea*, *Araecoccus*, *Guzmania*, *Mezobromelia*, *Pitcairnia*, *Racinaea*, *Tillandsia*, *Vriesea*; **Burmanniaceae:** *Dictyostega*; **Burseraceae:** *Tetragastris*, *Trattinnickia*; **Cabombaceae:** *Cabomba*; **Cactaceae:** *Epiphyllum*, *Pilosocereus*; **Caesalpiniaceae:**

Brownea, *Hymenaea*, *Macrolobium*, *Peltogyne*, *Tachigali*; **Campanulaceae**: *Centropogon* (Andes), *Siphocampylus* (Andes); **Caricaceae**: *Vasconcellea*; **Caryocaraceae**: *Caryocar*; **Celastraceae**: *Gouania*; **Chrysobalanaceae**: *Couepia*, *Hirtella*, *Licania*; **Clusiaceae**: *Chrysochlamys*, *Clusia*, *Marila*, *Tovomita*, *Vismia*; **Combretaceae**: *Buchenavia*; **Commelinaceae**: *Dichorisandra*; **Convolvulaceae**: *Aniseia*, *Dicranostyles*, *Evolvulus*, *Maripa*; **Cucurbitaceae**: *Gurania*, *Melothria*, *Psiguria*; **Cyatheaceae**: *Cnemidaria*; **Cyclanthaceae**: *Asplundia*, *Dicranopygium*, *Ludovia*, *Sphaeradenia*, *Thoracocarpus*; **Cyperaceae**: *Becquerelia*, *Calyptrrocarya*, *Diplacrum*, *Diplasia*, *Lagenocarpus*; **Cyrillaceae**: *Cyrilla*, *Purdiaeia*; **Danaeaceae**: *Danaea*; **Dilleniaceae**: *Curatella*, *Davilla*, *Doliocarpus*, *Pinzona*; **Dryopteridaceae**: *Olfersia*, *Polybotrya*; **Eremolepidaceae**: *Antidaphne*, **Ericaceae**: *Bejaria*, *Cavendishia* (Andes), *Disterigma* (Andes), *Orthaea* (Andes), *Psammisia*, *Satyria*, *Spherospermum*, *Thibaudia*; **Eriocaulaceae**: *Tonina*; **Euphorbiaceae**: *Actinostemon*, *Aparisthomium*, *Cnidoscolus*, *Hura*, *Hyeronima*, *Mabea*, *Manihot*, *Pausandra*, *Pedilanthus*, *Pera*, *Piranhea*, *Richeria*, *Sapium*; **Fabaceae**: *Acosmium*, *Calopogonium*, *Centrolobium*, *Centrosema*, *Dipteryx*, *Hymenolobium*, *Lecointea*, *Platymiscium*, *Stylosanthes*, *Swartzia*; **Gentianaceae**: *Chelonanthus*, *Coutoubea*, *Symbolanthus* (Andes); **Gesneriaceae**: *Allopectus*, *Besleria*, *Chrysanthemis*, *Codonianthe*, *Columnea*, *Drymonia*, *Nautilocalyx*; **Haemodoraceae**: *Xiphidium*; **Henriadiaceae**: *Sparattanthelium*; **Hippocrateaceae**: *Anthodon*; *Cheilochinium*, *Hylenaea*, *Peritassa*, *Tontelea*; **Humiriaceae**: *Humiriastrum*; **Icacinaceae**: *Discophora*; **Iridaceae**: *Cipura*, *Cypella*, *Trimezia*; **Lacistemataceae**: *Lacistema*; **Lamiaceae**: *Aegiphila*; **Lauraceae**: *Aniba*, *Endlipheria*, *Licaria*, *Nectandra*, *Persea*, *Rhodostemonodaphne*; **Lecythidaceae**: *Couratari*, *Eschweilera*, *Gustavia*, *Lecythis*; **Loranthaceae**: *Gaiadendron*, *Oryctanthus*, *Phthirusa*, *Struthanthus*; **Lythraceae**: *Pehria*; **Malpighiaceae**: *Banisteriopsis*, *Bunchosia*, *Byrsonima*, *Hiraea*, *Mascagnia*, *Mezia*, *Pterandra*, *Stigmaphyllon*, *Tetrapterys*; **Malvaceae** (Inc. *Bombacoideae*, *Sterculioideae*, *Tilioideae*): *Apeiba*, *Ceiba*, *Guazuma*, *Herrania*, *Luehea*, *Matisia*, *Pachira*, *Peltaea*, *Theobroma*; **Marantaceae**: *Calathea*, *Ischnosiphon*, *Maranta*, *Monotagma*, *Myrsoma*; **Marcgraviaceae**: *Marcgravia*, *Norantea*, *Sarcopera* (Andes), *Sourobea*; **Melastomataceae**: *Aciotis*, *Acisanthera*, *Adelobotrys*, *Bellucia*, *Blakea*, *Clidemia*, *Graffenrieda*, *Henrietta*, *Henriettea*, *Maieta*, *Meriania*, *Miconia*, *Monochaetum* (Andes), *Mouriri*, *Nepsara*, *Rhynchanthera*, *Tibouchina* (Escudo Brasílico), *Toccoca*, *Topoeba*; **Meliaceae**: *Cedrela*; **Menispermaceae**: *Abuta*, *Anomospermum*, *Odontocarya*, *Orthomene*; **Metaxyaceae**: *Metaxia*; **Mimosaceae**: *Abarema*, *Balizia*, *Calliandra*, *Enterolobium*, *Inga*, *Pentaclethra*, *Pseudopiptadenia*, *Pseudosamanea*, *Stryphnodendron*, *Zygia*; **Moraceae**: *Brosimum*, *Clarisia*, *Helicostylis*, *Maquira*, *Pseudolmedia*, *Soroea*; **Myristicaceae**: *Virola*; **Myrsinaceae**: *Cybianthus*, *Stylogyne*; **Myrtaceae**: *Calycolpus*, *Calypranthes*, *Campomanesia*, *Eugenia*, *Myrciaria*, *Psidium*, *Ugni*; **Nyctaginaceae**: *Guapira*, *Neea*; **Ochnaceae**: *Ouratea*; **Ophiaceae**: *Agonandra*; **Orchidaceae**: *Acineta*, *Aspasia*, *Aspidogyne*, *Barbosella*, *Brassavola*, *Brassia*, *Campylocentrum*, *Catasetum*, *Cattleya*, *Caulanthron*, *Cleistes*, *Coryanthes*, *Cycnoches*, *Cyrtopodium*, *Dichaea*, *Elleanthus*, *Encyclia*, *Epidendrum*, *Epistephium*, *Eriopsis*, *Erycina*, *Galeottia*, *Gongora*, *Hexisea*, *Houlletia*, *Ionopsis*, *Isochilus*, *Jacquinia*, *Lepanthes*, *Lepanthesopsis*, *Leucohyle*, *Lockhartia*, *Lycaste*, *Macroclinium*, *Masdevallia*, *Maxillaria*, *Mormodes*, *Myoxanthus*, *Nidema*, *Notylia*, *Octomeria*, *Oncidium*, *Ornithocephalus*, *Otoglossum*, *Peristeria*, *Platystele*, *Plectrophora*, *Pleurothallis*, *Prescottia*, *Prosthechea*, *Reichenbachanthus*, *Restrepia*, *Rodriguezia*, *Rudolfiella*, *Sarcoglottis*, *Scaphosepium*, *Scaphyglottis*, *Sobralia*, *Stanhopea*, *Stelis*, *Trichocentrum*, *Trichosalpinx*, *Trigonidium*, *Wullschlaegelia*; **Phytolaccaceae**: *Petiveria*, *Seguieria*; **Picramniaceae**: *Picramnia*; **Poaceae**: *Aulonemia*, *Chusquea* (Andes), *Guadua*, *Gynerium*, *Homolepis*, *Ichnanthus*, *Lasiacis*, *Leptocoryphium*, *Luziola*,

Merostachys, *Mesosetum*, *Neurolepis* (Andes), *Parodiolyra*, *Pharus*, *Raddiella*, *Reimarochoia*, *Rhipidocladum*, *Steinchisma*, *Thrasya*; **Podostemaceae**: *Marathrum*; **Polygonaceae**: *Bredeyemera*, *Monnina* (Andes), *Moutabea*; **Polygonaceae**: *Coccoloba*, *Ruprechtia*, *Triplaris*; **Polypodiaceae**: *Campylosporium*, *Cyclodium*, *Dicranoglossum*, *Micropolipodium*, *Niphidium*, *Pecluma*; **Proteaceae**: *Panopsis*, *Roupala*; **Pteridaceae**: *Adiantopsis*, *Eriosorus* (Andes); **Quiinaceae**: *Lacunaria*, *Quiina*; **Rubiaceae**: *Alibertia*, *Alseis*, *Amaioua*, *Coccocypselum*, *Cordiera*, *Cosmibuena*, *Coussarea*, *Declieuxia*, *Duroia*, *Faramea*, *Genipa*, *Iseria*, *Ladenbergia*, *Malanea*, *Manettia*, *Notopleura*, *Palicourea*, *Posoqueria*, *Randia*, *Ronabea*, *Rosenbergiodendron*, *Rudgea*, *Simira*, *Sipanea*; **Rutaceae**: *Angostura*, *Ertela*, *Galipea*; **Salicaceae**: *Banara*; **Samydaceae**: *Laetia*, *Ryania*; **Sapindaceae**: *Cupania*, *Dilodendron*, *Matayba*, *Serjania*, *Talisia*, *Urvillea*; **Sapotaceae**: *Ecclinusa*, *Micropholis*, *Pradosia*; **Scrophulariaceae**: *Anisantherina*, *Bacopa*, *Benjaminia*, *Buchnera*, *Conobea*, *Mecardonia*; **Simaroubaceae**: *Simaba*, *Simarouba*; **Siparunaceae**: *Siparuna*; **Solanaceae**: *Brugmansia*, *Capsicum*, *Cestrum*, *Datura*, *Markea*, *Schwenckia*; **Theaceae**: *Bonnetia*, *Freziera*; **Theophrastaceae**: *Clavija*; **Thymelaeaceae**: *Daphnopsis*; **Trigonciaceae**: *Trigonia*; **Ulmaceae**: *Ampelocera*; **Urticaceae**: *Cecropia*, *Coussapoa*, *Pourouma*; **Verbenaceae**: *Citharexylum*, *Petrea*, *Stachytarpheta*; **Violaceae**: *Amphirrhox*, *Corynocostylis*, *Leonia*, *Paypayrola*; **Viscaceae**: *Dendrophthora*, *Phoradendron*; **Vittariaceae**: *Hecistopteris*; **Vochysiaceae**: *Qualea*, *Vochysia*.

GUAYANA Y CUENCA AMAZÓNICA (97)

Annonaceae: *Fusaea*, *Guatteriopsis*, *Pseudoxandra*; **Apocynaceae**: *Macrophyrynix*, *Rhigospira*; **Araceae**: *Heteropsis*; **Arecaceae**: *Iriartella*; **Asteraceae**: *Gongylolepis*, *Guayania*, *Huberopappus*, *Stenopadus*, *Stomatochaeta*; **Bignoniacae**: *Digomphia*; **Bromeliaceae**: *Broccinia*, *Lindmania*, *Navia Steyerbromelia*; **Caesalpiniaceae**: *Eperua*; **Clusiaceae**: *Caripa*, *Mahurea*; **Cyclanthaceae**: *Stelestylis*; **Cyperaceae**: *Cephalocarpus*, *Didymandrum*, *Everardia*, *Rhynchosocladium*; **Ericaceae**: *Ledotheamnus*, *Mycerinus*, *Notopora*; **Eriocaulaceae**: *Philodice*, *Rondonanthus*; **Euphorbiaceae**: *Celianella*, *Gavarrettia*, *Hevea*, *Micrandra*, *Sagotia*, *Sandwithia*; **Fabaceae**: *Aldina*, *Alexa*, *Derris*, *Diplostropis*, *Etaballia*, *Taralea*; **Gentianaceae**: *Chorisepalum*; **Gesneriaceae**: *Rhoogiton*, *Tylopsacas*; **Hymenophyllopsidaceae**: *Hymenophyllum*; **Icacinaceae**: *Poraqueiba*; **Ixonanthaceae**: *Ochthocosmus*; **Lamiaceae**: *Hyptidendron*; **Liliaceae**: *Nietneria*; **Malpighiaceae**: *Blepharanda*; *Diacidia*; **Marantaceae**: *Hylaeanth*; **Malvaceae** (Inc. *Bombacoideae*, *Sterculioideae*, *Tilioideae*): *Castostemma*, *Mollia*, *Uladendron*, *Vasivaea*; **Melastomataceae**: *Leandra*, *Macrocentrum*, *Myriospora*; *Phainantha*, *Tateanthus*; **Mimosaceae**: *Cedrelinga*; **Moraceae**: *Trymatococcus*; **Ochnaceae**: *Elavia*, *Perissocarpa*, *Poecilandra*, *Tyleria*; **Olacaceae**: *Dulacia*; **Orchidaceae**: *Duckeella*; **Poaceae**: *Dichanthelium*, *Myriocladus*; **Polygonaceae**: *Barnhartia*; **Pteridaceae**: *Pterozonium*; **Rapateaceae**: *Kunhardtia*, *Rapatea*, *Saxofridericia*, *Stegolepis*; **Rhamnaceae**: *Ampelozyphus*; **Rubiaceae**: *Cinchonopsis*, *Coccochondria*, *Gleasonia*, *Maguireothamnus*, *Pagameopsis*, *Platycarpum*, *Retiniphyllum*, *Rondeletia*; **Rutaceae**: *Raveniopsis*; **Salicaceae**: *Eucearea*; **Theaceae**: *Archytaea*; **Thymelaeaceae**: *Tepuanthus*; **Thurniaceae**: *Thurnia*; **Violaceae**: *Rinoreocarpus*; **Vochysiaceae**: *Erisma*, *Ruizterania*; **Xyridaceae**: *Abolboda*, *Orectanthe*.

SOLAMENTE SUDAMÉRICA (74)

Anacardiaceae: *Loxopterygium*, *Thyrsodium*; **Annonaceae**: *Bocageopsis*; **Arecaceae**: *Mauritia*, *Mauritiella*; **Bignoniacae**: *Pyrostegia*, *Roentgenia*; **Bromeliaceae**: *Ananas*; **Burmanni-**

ceae: *Campylosiphon*; **Burseraceae:** *Crepidospermum*; **Caesalpiniaceae:** *Apuleia, Campsiandra*; **Chrysobalanaceae:** *Exelodendron*; **Connaraceae:** *Pseudocinarus*; **Eriocaulaceae:** *Leiothrix*; **Fabaceae:** *Bowdichia, Clathrotropis, Myrocarpus, Zollernia*; **Gentianaceae:** *Irlbachia, Tachia, Tapeinostemon, Tetrapollinia*; **Hugoniaceae:** *Roucheria*; **Humiriaceae:** *Humiria*; **Icaciaceae:** *Emmotum, Liliaceae:* *Isidrogalvia*; **Loranthaceae:** *Tripodanthus*; **Magnoliaceae:** *Magnolia*; **Malpighiaceae:** *Alicia, Clonodia*; **Martyniaceae:** *Craniolaria* (Antillas); **Melastomataceae:** *Comolia, Desmocelis, Marctetia, Salpinga, Siphanthera*; **Mimosaceae:** *Anadenanthera* (Antillas), *Hydrochorea*; **Myristicaceae:** *Iryanthera*, *Osteophloeum*; **Myrtaceae:** *Marlierea*; *Olaceaceae:* *Catedra*; **Orchidaceae:** *Bollea, Braemia, Chaubardia, Eloyella* (Panamá) *Hylaeorchis, Lueddemannia, Orleanesia, Paphinia, Quekettia, Soledinium, Uleiorchis, Zygosepalum*; **Passifloraceae:** *Dilkea*; **Poaceae:** *Otachyrium, Streptostachys* (Antillas); **Podostemaceae:** *Apinagia, Jenmanniella, Mourera, Ryncholasis*; **Polygonaceae:** *Diclidathera*; **Rubiaceae:** *Spathelia* (Antillas); *Kutchubaea, Paga-meia, Perama, Remijia, Sphinctanthus*; **Salicaceae:** *Hecatomtemon; Rutaceae:* **Sapindaceae:** *Toulicia*; **Sapotaceae:** *Elaoluma, Strelitziaeae: Phenakospermum*; **Verbenaceae:** *Amazonia*.

PANTROPICAL DE AMPLIA DISTRIBUCIÓN (198)

Acanthaceae: *Elytraria, Hygrophila, Lepidagathis, Ruellia, Stauroyne*; **Amaranthaceae:** *Alternanthera, Celosia, Cyathula*; **Anacardiaceae:** *Spondias*; **Annonaceae:** *Annona, Xylopia*; **Apocynaceae:** *Marsdenia, Tabernaemontana*; **Araceae:** *Pistia*; **Araliaceae:** *Schefflera*; **Asteraceae:** *Achyrocline, Ageratum, Emilia, Begoniaceae:* *Begonia*; **Bixaceae:** *Bixa, Cochlospermum*; **Boraginaceae:** *Cordia, Tournefortia*; **Brassicaceae:** *Crateva*; **Burmanniaceae:** *Burmannia, Gymnosiphon*; **Burseraceae:** *Dacryodes, Protium*; **Caesalpiniaceae:** *Bauhinia, Crudia, Cynometra, Dialium*; **Caryophyllaceae:** *Polycarpaea*; **Celastraceae:** *Maytenus*; **Chrysobalanaceae:** *Parinari*; **Clusiaceae:** *Calophyllum, Garcinia*; **Combretaceae:** *Combretum, Terminalia*; **Connaraceae:** *Connarus, Rourea*; **Convolvulaceae:** *Ipomoea, Merremia, Operculina*; **Cyatheaee:** *Cyathea*; **Cyperaceae:** *Abildgaardia, Hypolytrum, Kyllinga, Lipocarpha, Mapania, Rhynchospora, Scleria, Websteria*; **Davalliaciae:** *Nephrolepis*; **Dennstaedtiaceae:** *Blotiella, Dennstaedtia, Lindsaea, Saccolla*; **Dichapetalaceae:** *Dichapetalum*; **Dilleniaceae:** *Tetracera*; **Dryopteridaceae:** *Bolbitis, Ctenitis, Cyclopetis, Diplazium, Elaphoglossum, Lastreopsis, Lomagramma, Lomariopsis, Oleandra, Tectaria, Triplophyllum*; **Ebenaceae:** *Diospyros*; **Eriocaulaceae:** *Eriocaulon*; **Erythroxylaceae:** *Erythroxylum*; **Euphorbiaceae:** *Acalypha, Alchornea, Chaetocarpus, Dalechampia, Drypetes, Margaritaria, Microstachys, Phyllanthus, Plukennertia*; **Fabaceae:** *Aeschynomene, Canavalia, Clitoria, Crotalaria, Dalbergia, Desmodium, Dioclea, Eriosema, Erythrina, Galactia, Indigofera, Macroptilium, Mucuna, Pterocarpus, Rhynchosia, Vigna, Zornia*; **Gleicheniaceae:** *Dicranopteris, Sticherus*; **Gnetaceae:** *Gnetum*; **Grammitidaceae:** *Ceradenia, Cochlidium, Enterosora, Grammitis*; **Heliconiaceae:** *Heliconia*; **Hippocrateaceae:** *Elachyptera, Hippocratea, Prionostemma, Salacia*; **Hymenophyllaceae:** *Hymenophyllum, Trichomanes*; **Lamiaceae:** *Ocimum*; **Loganiaceae:** *Strychnos*; **Loranthaceae:** *Cassytha*; **Malvaceae** (Inc. *Bombacoideae, Sterculioideae, Tilioideae*): *Byttneria, Helicteres, Melochia, Pavonia, Sida, Sterculia*; **Meliaceae:** *Trichilia, Triumfetta*; **Mendociaceae:** *Mendoncia*; **Menispermaceae:** *Cissampelos*; **Menyanthaceae:** *Nymphoides*; **Mimosaceae:** *Acacia, Albizia, Mimoso, Parkia*; **Molluginaceae:** *Glinus*; **Monimiaceae:** *Mollinedia*; **Moraceae:** *Dorstenia, Ficus*; **Myrsinaceae:** *Ardisia, Myrsine*; **Nyctaginaceae:** *Boerhavia*; **Ochnaceae:** *Sauvagesia*; **Orchidaceae:** *Bulbophyllum, Habenaria, Polystachya, Vanilla*;

Oxalidaceae: *Biophytum*; **Passifloraceae:** *Passiflora*; **Piperaceae:** *Peperomia, Piper*; **Poaceae:** *Digitaria, Eleusine, Hymenachne, Imperata, Isachne, Leptochloa, Paspalum, Sporobolus, Streptogyna, Urochloa*; **Podostemaceae:** *Tristicha*; **Polygonaceae:** *Securidaca*; **Polypodiaceae:** *Microgramma*; **Portulaccaceae:** *Portulaca*; **Pteridaceae:** *Doryopteris, Pityrogramma*; **Rhamnaceae:** *Gouania*; **Rhizophoraceae:** *Cassipourea*; **Rubiaceae:** *Borreria, Diodia, Geophila, Morinda, Oldenlandia, Psychotria, Uncaria*; **Sabiaceae:** *Meliosma*; **Salicaceae:** *Homalium*; **Salviniaeae:** *Salvinia*; **Samydaceae:** *Casearia*; **Sapindaceae:** *Allophylus*; **Sapotaceae:** *Chrysophyllum, Manilkara, Pouteria*; **Schizaeaceae:** *Actinostachys, Anemia*; **Scrophulariaceae:** *Scoparia*; **Theaceae:** *Gordonia, Ternstroemia*; **Thelypteridaceae:** *Thelypteris*; **Ulmaceae:** *Trema*; **Verbenaceae:** *Clerodendrum, Lantana, Vitex*; **Violaceae:** *Hybanthus, Rinorea*; **Vitaceae:** *Cissus*; **Vittariaceae:** *Antrophyum*; **Vittaria:** *Xyridaceae:* *Xyris*.

ÁFRICA-AMÉRICA (48)

Achariaceae: *Lindackeria*; **Apocynaceae:** *Malouetia*; **Aptandraceae:** *Aptandra*; **Asteraceae:** *Wedelia*; **Caesalpiniaceae:** *Copaifera*; **Chrysobalanaceae:** *Chrysobalanus*; **Clusiaceae:** *Sympodia*; **Convolvulaceae:** *Calycolobus*; **Costaceae:** *Costus*; **Cucurbitaceae:** *Cayaponia*; **Dichapetalaceae:** *Tapura*; **Eriocaulaceae:** *Paepalanthus, Syngonanthus*; **Euphorbiaceae:** *Amanoa, Caperonia, Conceveiba, Maprounea, Tetrochidium*; **Fabaceae:** *Andira, Lonchocarpus, Machaerium*; **Gentianaceae:** *Schultesia, Voyria*; **Hippocrateaceae:** *Cuernea*; **Humiriaceae:** *Sacoglottis*; **Lauraceae:** *Octea*; **Lentibulariaceae:** *Genisea*; **Malpighiaceae:** *Heteropterys*; **Malvaceae:** *Wissadula*; **Mayacaceae:** *Mayaca*; **Meliaceae:** *Guarea*; **Mimosaceae:** *Piptadenia*; **Molluginaceae:** *Mollugo*; **Olaceae:** *Heisteria*; **Poaceae:** *Axonopus, Echinolaena, Olyra, Orthoclada, Trachypogon*; **Polygonaceae:** *Symmeria*; **Ponthederiaceae:** *Eichornia*; **Rubiaceae:** *Bertiera, Sabicea*; **Sapindaceae:** *Paullinia*; **Turneraceae:** *Piriqueta, Turneria*; **Urticaceae:** *Urera*; **Zingiberaceae:** *Renealmia*.

ASIA-AMÉRICA (10)

Araceae: *Schismatoglottis, Spathiphyllum*; **Araliaceae:** *Dendropanax*; **Chloranthaceae:** *Hedyosmum*; **Elaeocarpaceae:** *Sloanea*; **Fabaceae:** *Ormosia*; **Poaceae:** *Cortaderia*; **Rubiaceae:** *Chomelia*; **Solanaceae:** *Lycianthes*; **Symplocaceae:** *Symplocos*.

COSMOPOLITA (73)

Acanthaceae: *Justicia*; **Alismataceae:** *Sagittaria*; **Amaranthaceae:** *Achyranthes, Amaranthus*; **Apiaceae:** *Eryngium*; **Apocynaceae:** *Cynanchum*; **Aquifoliaceae:** *Ilex*; **Aristolochiaceae:** *Aristolochia*; **Aspleniaceae:** *Asplenium*; **Asteraceae:** *Bidens, Cyanthillium, Erechtites, Mikania*; **Blechnaceae:** *Blechnum*; **Boraginaceae:** *Heliotropium*; **Caesalpiniaceae:** *Cassia, Chamaecrista, Senna*; **Caprifoliaceae:** *Viburnum*, **Caryophyllaceae:** *Polycarpon*; **Chenopodiaceae:** *Chenopodium*; **Clethraceae:** *Clethra*; **Commelinaceae:** *Commelinia*; **Cunoniaceae:** *Weinmannia* (Austral-Antartico); **Cyperaceae:** *Bulbostylis, Cyperus, Eleocharis, Fimbristylis, Fuirena*; **Dennstaedtiaceae:** *Pteridium*; **Dioscoreaceae:** *Dioscorea*; **Droseraceae:** *Drosera*; **Dryopteridaceae:** *Arachnoides*; **Ericaceae:** *Vaccinium*; **Euphorbiaceae:** *Chamaesyce, Croton*; **Fabaceae:** *Tephrosia*; **Nymphaeaceae:** *Nymphaea*; **Lamiaceae:** *Hyptis*; **Lentilubariaceae:** *Utricularia*; **Lycopodiaceae:** *Huperzia, Lycopodiella, Lycopodium*; **Lythraceae:** *Cuphea*; **Malvaceae:** *Hibiscus, Waltheria*; **Myrtaceae:** *Myrcia*; **Onagraceae:** *Ludwigia*; **Orchidaceae:** *Liparis*; **Osmundaceae:** *Ceratopteris*; **Phytolaccaceae:** *Phytolacca*; **Poaceae:** *Andropogon, Echinocloa, Eragrostis, Panicum, Setaria*; **Podocarpaceae:** *Podocarpus*; **Polygonaceae:** *Polyga-*

la; Polygonaceae: Polygonum; Polypodiaceae: Polypodium; Pteridaceae: Adiantum, Pteris; Rosaceae: Prunus; Rutaceae: Zanthoxylum; Schizaeaceae: Lygodium, Schizaea; Scrophulariaceae: Lindernia; Selaginellaceae: Selaginella; Smilacaceae: Smilax; Solanaceae: Solanum; Styracaceae: Styrax; Ulmaceae: Celtis; Winteraceae: Drimys (Austral-Antartico).

CULTIVADOS (18)

Anacardiaceae: Mangifera; Apocynaceae: Catharanthus; Arecaceae: Cocos; Caesalpiniaceae: Delonix, Tamarindus; Combretaceae: Quisqualis; Crassulaceae: Kalanchoë; Cucurbitaceae: Citrullus, Lagenaria, Momordica; Lythraceae: Lawsonia; Malvaceae: Abelmoschus, Gossypium; Nyctaginaceae: Bougainvillea; Poaceae: Coix, Cymbopogon, Hyparrhenia; Rutaceae: Citrus.

LAS CAUSAS DE LA DEFORESTACIÓN EN VENEZUELA: UN ESTUDIO RETROSPECTIVO

Carlos Pacheco¹, Inmaculada Aguado² y Danilo Mollicone³

Resumen

Se realizó un estudio retrospectivo para evaluar las causas principales y subyacentes que han conducido a los procesos de deforestación en Venezuela, desde la época precolombina hasta nuestros días. Se efectuó un estudio de casos, a nivel local, que permitió identificar en diferentes fechas y regiones, la frecuencia de los factores causales y las interacciones que condujeron a la deforestación. Los resultados muestran que la deforestación es producto de la combinación de diferentes causas, las cuales cambian según el contexto geográfico e histórico. El factor causante, con mayor influencia, es la expansión agrícola y el factor subyacente, más importante, fue el crecimiento demográfico, cada uno, con un 41,8% de influencia. El patrón de interacción de los factores causales más frecuente, se derivó de las migraciones regionales, nacionales e internacionales que fomentaron la ocupación de las regiones boscosas para su posterior deforestación.

Palabras claves: deforestación, causas, dinámica, estudio de casos, Venezuela.

Abstract

A retrospective study was conducted to assess the main and underlying causes that have led to the processes of deforestation in Venezuela, from pre-Columbian times to the present day. Cases were studied at the local level, which allowed identifying, at different dates and regions, frequent causal factors and interactions leading to deforestation. The results show that deforestation is a product of the combination of different factors, which vary in a geographical and historical context. The causative factor with greater influence is agricultural expansion, and the most important underlying factor is population growth, each with 41.8% of influence. The most frequent causal factors interaction pattern was derived from regional, national and international migrations that fostered the occupation of land.

Key words: Deforestation, causes, dynamics, study cases, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

La deforestación se define como “la conversión directa, inducida por el hombre de tierras forestales a tierras no forestales” (UNFCCC, 2001). Este proceso se genera de manera local o regional, afectando negativamente al funcionamiento global del medio ambiente, produciendo un conjunto de cambios que interfieren en el clima, el ciclo de carbono, la pérdida de biodiversidad, la sostenibilidad de la agricultura o el sumidero de agua potable (Lepers *et al.*, 2005; Lambin & Meyfroidt, 2010; Meyfroidt *et al.*, 2010). Un estudio reciente, realizado por Denman *et al.* (2007), estimó que la deforestación en los bosques tropicales, contribuye con un 20% a la emisión de gases de efecto invernadero en el mundo, principalmente por las emisiones de CO₂.

La deforestación es estimada periódicamente, por la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO), y publicada a través de informes a nivel regional o mundial, desde 1948 hasta el 2010, cada 5 o 10 años. Los resultados para la última evaluación, publicados en 2010, arrojaron, que en la última década, los bosques muestran señales de recuperación, pero, su tasa de deforestación continúa siendo alarmante, principalmente, por la conversión de los bosques tropicales

en tierras agrícolas. Tal es el caso de Suramérica y África, que experimentaron las mayores pérdidas netas anuales de bosques, con 4 y 3,4 millones de hectáreas, respectivamente. Con respecto a Venezuela, en la última evaluación de la FAO (2010), la deforestación en las dos últimas décadas ha sido de -288.000 ha/año, con una tasa de -0,57 (1990-2000), -0,59 (2000-2005) y -0,61 (2005-2010). Estos resultados sitúan a Venezuela, en los primeros puestos a nivel mundial, en cuanto a tasas de deforestación, y son los responsables junto a los cambios de la tierra, de la actual situación del deterioro de la vegetación del país (Figura 1); la cual históricamente poseía cobertura boscosa en casi todo el territorio nacional, (Munder, 2003). Esta situación es preocupante, en virtud que Venezuela posee, según el JRC (“Join Research Center”, de la Comisión Europea), el 5,6% de los bosques de la Amazonía (Eva & Huber, 2005), la región con la mayor extensión de bosques primarios originales, que goza de la quinta parte de las disponibilidades mundiales de agua dulce, el mayor río del planeta, con más de 1.000 afluentes, 2.400 especies de peces (Santa-marta, 1999) y ca. 11.210 especies de árboles (Hubbell *et al.*, 2008).

Para analizar y comprender los factores causales de estos procesos de deforestación, existen meto-

¹Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Escuela Técnica Superior Forestal, Mérida, Venezuela 5110 (carlos@ula.ve).

²Universidad de Alcalá de Henares, Facultad de Filosofía y Letras, Departamento de Geografía, Madrid, España 28801 (inmaculada.aguado@uah.es).

³Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y Alimentación, Departamento de Bosque, Evaluación y Monitoreo, Roma, Italia 00153 (danilo.mollicone@fao.org).

dologías que se basan en el estudio de casos a nivel local, las cuales explican el modelo causal de la deforestación (Wibowo & Byron, 1999; Mather & Needle, 2000). Los estudios de casos, a nivel local, identifican las causas de las pérdidas en la cobertura vegetal, a través de análisis estadísticos, como el exploratorio de datos, regresión, estadísticas bayesianas y redes neuronales artificiales (Lesschen *et al.*, 2005); ó a través del análisis de la literatura (Lambin *et al.*, 2003; Lambin & Meyfroidt, 2010; Meyfroidt *et al.*, 2010).

El estudio de casos a través de la literatura permite identificar, por un lado, las causas principales que son representadas por las actividades humanas y que afectan directamente al medio ambiente (Turner *et al.*, 1990; 1993). Asimismo, se identifican los lugares, donde una serie de causas, han tenido un papel importante, en los procesos de pérdida de la cobertura vegetal. Por otro lado, se identifican las fuerzas motrices subyacentes que sustentan las causas más obvias o inmediatas de la deforestación. Éstas suelen constituir un conjunto de variables sociales, políticas, económicas, tecnológicas o culturales que explican las condiciones iniciales en

la relación hombre-medioambiente, dichas variables tienen carácter estructural y se desarrollan a escala local, nacional o incluso mundial (Geist & Lambin, 2001; 2002). Un interesante ejemplo de este análisis de literatura fue el realizado por Geist & Lambin (2001), autores que analizaron la frecuencia de la aparición de fuerzas motrices subyacentes y causas directas de la deforestación tropical y sus interacciones. El trabajo se basó en el análisis de 152 casos de estudio, a nivel subnacional, demostrando que la deforestación tropical es impulsada por variaciones regionales en la sinérgica combinación causa/conducción, donde los factores económicos, institucionales, las políticas nacionales e influencias externas son los componentes destacados.

En este sentido, se plantea como objetivo principal realizar un estudio retrospectivo de las causas de la deforestación en Venezuela, a través del estudio de casos a nivel local, mediante el análisis de la literatura desde la época precolombina hasta nuestros días. Los resultados de este estudio, pueden ser considerados como un primer avance para la modelización futura de los procesos de deforestación.



Figura 1. Mapa de vegetación de Venezuela 2010, extraído y adaptado por el primer autor a partir del producto Global de Cobertura del Suelo ("GlobCover-2009"), publicado por la European Space Agency (ESA) & The Université Catholique de Louvain - Belgium (Bontemps *et al.*, 2010).

Área de estudio

La República Bolivariana de Venezuela se encuentra enmarcada, dentro de las coordenadas 00° 38' 53''- 12° 12' 00'' latitud norte y 59° 47' 50''- 73° 22'38'' longitud oeste, posee una superficie de 916.445 Km². Se caracteriza por un clima tropical, con una temporada seca marcada por la presencia de la alta presión del Atlántico y una temporada de lluvias, afectada por la Zona de Convergencia Intertropical. Posee una precipitación que oscila desde valores inferiores a 40 mm anuales, en las zonas áridas y semiáridas de las regiones centrales y costeras, hasta precipitaciones superiores a 4.000 mm en las regiones del sur. Sus temperaturas medias diarias varían entre los 24 a 28 °C en zonas bajas continentales hasta valores negativos en los páramos andinos.

Historia de los cambios del bosque en Venezuela

Según los hallazgos arqueológicos, en Venezuela hay indicios de presencia de asentamientos humanos desde hace 15.000 años (Munder, 2003). Las primeras comunidades fueron nómadas, posteriormente, se transformaron en sedentarias con la introducción de la agricultura. Esto originó la instalación de distintos sistemas de manejo de la tierra; así se puede hablar de una agricultura extensiva a través de la roza y quema, y de una agricultura intensiva, mediante las obras de irrigación, la construcción de andenes y de las terrazas agrarias o campos elevados (Zucchi y Devenan, 1979).

Posteriormente, con la llegada de los colonizadores en 1498, el sistema indígena fue sustituido por un sistema de explotación intensivo, desarrollándose nuevas unidades productivas, denominadas "haciendas coloniales". Esta actividad junto con la explotación de maderas y la explotación del oro y diamantes, fueron las que marcaron los cambios más significativos de la destrucción del bosque en el país (Abarca, 2006).

El período de creación de la República, en 1811, llevó consigo conflictos armados, abandonándose amplias extensiones agrícolas y pecuarias, lo cual permitió que se expandieran los bosques al norte del río Orinoco (Veillón, 1976). Una vez independizado el país, en 1821, se convierte en un Estado nacional, bajo la dirección de la oligarquía agropecuaria, heredera de la economía agraria colonial (Abarca, 2006). Durante este período se desarrollaron tres sistemas agrarios para abastecer las exportaciones: las haciendas, los latifundios ganaderos, extensivos o intensivos según la región y los conucos, que estuvieron asociados a los sistemas anteriores con fines de subsistencia (Rojas, 2008). Junto a estos usos, se inició la actividad forestal, a través del aprovechamiento selectivo de las especies de mayor valor económico (Cunill, 1995; Torres, 2008). En esa época también se modifica el uso del territorio con la construcción de estructuras viales en

diferentes regiones del país y se mantuvo la explotación minera de oro y diamante en la Guayana venezolana (Cunill, 1995; Olivo, 2008).

En 1920, con el inicio de la exploración petrolera, se sustituye en gran parte la exportación agropecuaria por la exportación de petróleo. Esto produjo un incremento en los ingresos económicos, que el Estado utilizó para implementar nuevas acciones políticas y económicas, destinadas a movilizar y transformar el territorio (Rojas, 2008). Una de estas acciones fue la modernización de la agricultura mediante inversiones en los sistemas de riego, vialidad, saneamiento ambiental, vivienda, salud y educación. A pesar de estas inversiones, la actividad petrolera no pudo evitar el abandono de las actividades agrícolas, a través del éxodo, desde el medio rural hacia las áreas petroleras y urbanas. Este proceso, originó la descomposición de las haciendas productoras de café, tabaco, cacao y un debilitamiento de los sistemas de hatos, que se manifestó en la disminución de la producción pecuaria y en la presión hacia los bosques. Sin embargo, surgieron y se acentuaron otras actividades que causaron pérdidas de superficies boscosas, como la construcción de infraestructuras viales y embalses. Mientras en algunas regiones, se incrementó el aprovechamiento forestal bajo la figura de permisos anuales (Torres, 2008). Durante este período, otras regiones introdujeron cambios en la tecnología de la explotación minera, afectando así a las masas forestales mediante la ampliación de mayores superficies explotadas (Olivo, 2008).

A partir de 1950, se inicia el período que marcó el rumbo hacia las extensas deforestaciones en Venezuela (Veillon, 1976). El proceso acelerado y agresivo de pérdida de la masa boscosa estuvo motivado por los ingresos petroleros que permitieron la construcción de infraestructuras, como los 30 embalses, en diferentes regiones del país (MINAMB, 2009), así como distintas vías de comunicación. Junto a estas políticas de creación de nuevas infraestructuras, el estado promulgó la Ley de Reforma Agraria (1960) para estimular al sector y a la economía del país. Bajo este escenario, se generaron movimientos migratorios con el fin de desarrollar actividades agropecuarias y forestales. Por otro lado, se desarrolló la explotación de la minería no metálica, a pequeña escala y la minería metálica (hierro, oro y diamante) a pequeña y gran escala.

Debido al continuo incremento en el uso de la tierra desde la época precolombina, actualmente existe una desaparición casi absoluta de los bosques de las tierras bajas de los estados Barinas, Portuguesa y Cojedes, así como la mayoría de los bosques de la región sur del Lago de Maracaibo en el estado Zulia. De igual manera, existe una fuerte intervención en los bosques de Los Andes y de la Sierra de Perijá (región Noroccidental) así como también en la región Centro-Norte y Nororiental. Mientras que en

la región al sur del Río Orinoco, las pérdidas se extendieron con mayor proporción en la subregión occidental de Guayana (Sierra de Imataca) y cuenca baja el río Caura.

Los factores demográficos y el clima político de corrupción y mala gestión incentivaron el acceso directo a las tierras forestales desde el inicio de la época petrolera en 1920. Ejemplos de ello, fueron las invasiones para el establecimiento de sistemas agropecuarios en las reservas forestales de los Llanos Occidentales y en la zona sur del Lago de Maracaibo (Catalán, 1992). Otro fenómeno observado fue la expansión de la frontera agrícola hacia áreas de bosques primarios en las laderas y riberas de ríos en los Andes y en las Cordilleras Costeras. También, se incrementaron y consolidaron los asentamientos campesinos en los estados Amazonas y Bolívar (Bevilacqua, 2007; Aymard *et al.*, 2009).

Con respecto a la influencia de la minería en las deforestaciones, tenemos por ejemplo, la explotación del carbón en la Cordillera de Perijá desde 1987, lo cual ha originado la deforestación de extensiones considerables de bosques premontanos, cuya composición florística y diversidad se desconoce (Olivo, 2008). Asimismo, la nacionalización de las industrias básicas del estado Bolívar, en 1975, incrementó la minería metálica a pequeña y a gran escala, estableciéndose nuevas carreteras y núcleos poblacionales dentro de bosques prístinos para la explotación de oro de aluvión (Aymard, 1987).

Esta secuencia histórica nos ilustra, como se han ido acabando los bosques de tierras bajas al norte del Río Orinoco, los que quedan están en zonas montañosas y en el Escudo Guayanés, representando el 51,95% del territorio (Figura 1).

Datos

En Venezuela se dispone de bibliografía sobre diferentes casos de estudio a escala local. A partir de ellos, se puede llegar a una compresión general de las causas principales y subyacentes de la deforestación (Geist & Lambin, 2001, 2002). En este sentido, se examinaron publicaciones científicas en libros, capítulos de libros, tesis, artículos científicos, mapas, datos estadísticos oficiales de la FAO y del Ministerio del Poder Popular para el Ambiente (MINAMB), así como información procedente de internet. A partir de esta información, se analizaron los diferentes usos de la tierra y sus cambios, lo cual nos permitió identificar los tiempos y los espacios geográficos más significativos en los procesos de cambio del bosque.

Respecto a los tiempos, en este estudio se identificaron y analizaron seis épocas: la precolombina (antes de 1498), la colonial (1498-1820), la pre petrolera (1820-1920) y la petrolera, la cual, a su vez, se divide en tres períodos; de 1920 hasta 1950, de 1950 hasta 1975 y de 1975 hasta la actua-

lidad. En cuanto a los espacios geográficos, hemos definido cuatro regiones: Noroccidental, Centro-Norte, Nororiental y Sur.

Para realizar esta delimitación se ha tomado como referencia la división del país en nueve regiones naturales: los Andes, la depresión del Lago de Maracaibo, la región Insular, la Cordillera de la Costa, el sistema de colinas Lara-Falcón, la región Costera, el Delta del Orinoco, la región de Los Llanos y la Guayana, que incluye la porción de la Amazonía venezolana (IGVSB, 1999; MINAMB, 2005), la cual se presenta en la Figura 2.

METODOLOGÍA

En función de la delimitación espacio-temporal definida y del análisis de la información disponible, se determinaron las causas principales y subyacentes de los procesos de cambio.

En este estudio, hemos adoptado los criterios identificados por Geist & Lambin (2001) para explicar un modelo causal de la deforestación en los bosques tropicales. Estos criterios sirven para definir y analizar las actividades humanas que afectan directamente al medio ambiente. Las actividades identificadas se reunieron en cinco grandes grupos de causas principales, estos son: la expansión agrícola, la extensión de infraestructuras, la explotación maderera, la explotación minera y la presencia de conflictos sociales. De igual manera, se definen las fuerzas subyacentes que sustentan o motivan las causas principales de la deforestación en Venezuela. De esta forma, se han encontrado cinco grandes grupos de factores: demográficos, económicos, tecnológicos, políticos e institucionales, y culturales.

Tanto las causas principales como las subyacentes fueron identificadas en la revisión bibliográfica y posteriormente se analizaron y cuantificaron conforme a la frecuencia de su aparición en las distintas fuentes analizadas y en los tiempos y en los espacios definidos en el estudio. Estas frecuencias, fueron expresadas porcentualmente de acuerdo a su presencia sobre el total de veces que se observó. Esto permitió realizar un análisis individual para cada grupo de causas principales y subyacentes, para determinar de acuerdo a su porcentaje, la influencia en los procesos de deforestación. De igual manera, en función de estos porcentajes se realizó un análisis para determinar cómo interactúan las causas subyacentes sobre las principales y sus "feedbacks", es decir, cómo interactúan las causas principales sobre las subyacentes. Este análisis reveló, la dinámica de los sistemas que condujeron a la deforestación en las diferentes épocas y regiones del país.

RESULTADOS

En la figura 3, se observan las causas principales y subyacentes identificadas en el análisis de casos de

estudio, a nivel local, desde la época precolombina hasta nuestros días. Estas causas se reunieron en cinco grandes grupos, y se analizaron cada una de ellas individualmente; de este modo, la explotación minera se subdivide en minería metálica a pequeña y gran escala y minería no metálica y así sucesivamente con el resto de las principales causas.

Por su parte, las causas subyacentes fueron analizadas también en detalle, por ejemplo, el factor demográfico influye en el crecimiento natural de la población, explicado por la natalidad, mortalidad, migraciones regionales, nacionales e internacionales, o bien el crecimiento urbano que responde al aumento de las zonas urbanas o a la aparición de nuevos asentamientos.

Causas principales

La frecuencia de aparición de las causas principales y subyacentes en cada uno de los períodos y regiones considerados en el estudio se cuantificaron porcentualmente. Los resultados obtenidos de este análisis se presentan en la figura 4. En esta figura

se revela que en Venezuela, la causa principal de pérdida de cobertura boscosa ha sido la expansión agrícola (41,8%). Esta causa, se encuentra ya desde la época precolombina, cuando las comunidades humanas introdujeron la agricultura (Abarca, 2006). Este proceso se ha prolongado hasta nuestros días, cuando el Estado ha establecido políticas de dotación de tierras, créditos y tecnología para impulsar el sector, mediante la Ley de Reforma Agraria de 1960 y la Ley de Tierras y Desarrollo Agrario de 2005.

Estos usos agrarios se han estado desarrollando hasta la actualidad, de esta manera se encontró sistemas de agricultura permanente como itinerante en Los Andes y Los Llanos, o usos ganaderos, por ejemplo, en las reservas forestales de los Llanos Occidentales de la región Noroccidental. También, han desarrollado una agricultura de colonización, diferentes comunidades indígenas de la Sierra de Périja, en la región Noroccidental (Rojas, 2008) ó en la Guayana venezolana (Bevilacqua *et al.*, 2007)

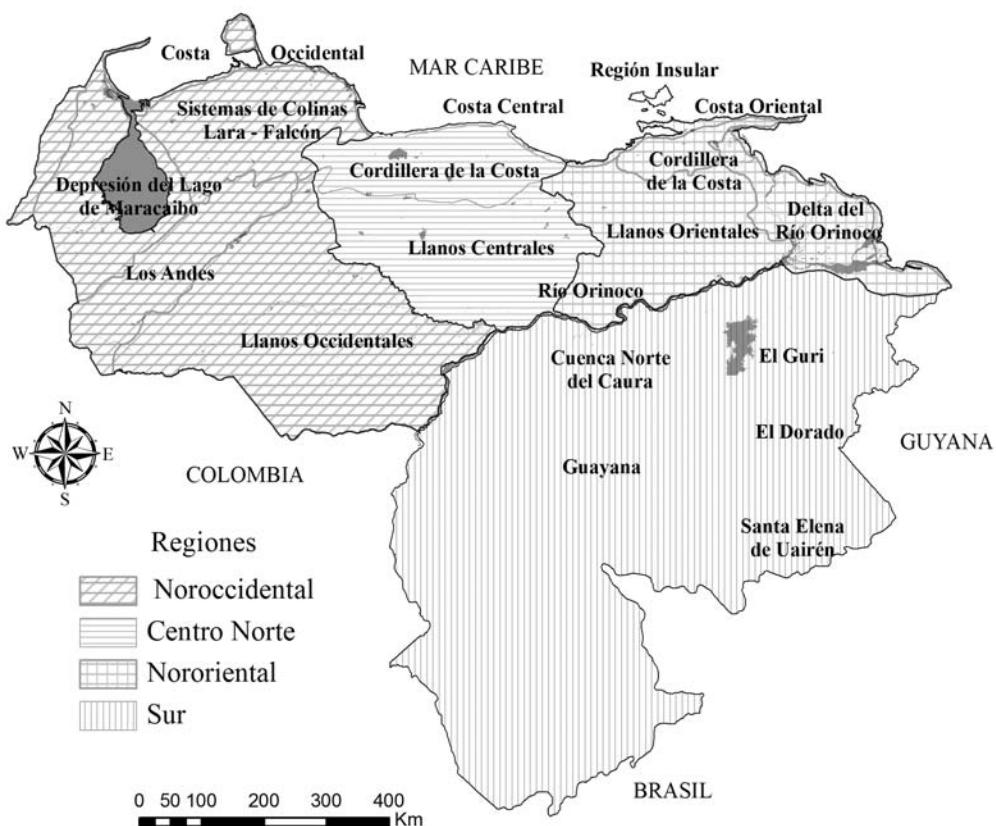


Figura 2. Regiones identificadas para el análisis retrospectivo de las causas de la deforestación en Venezuela.

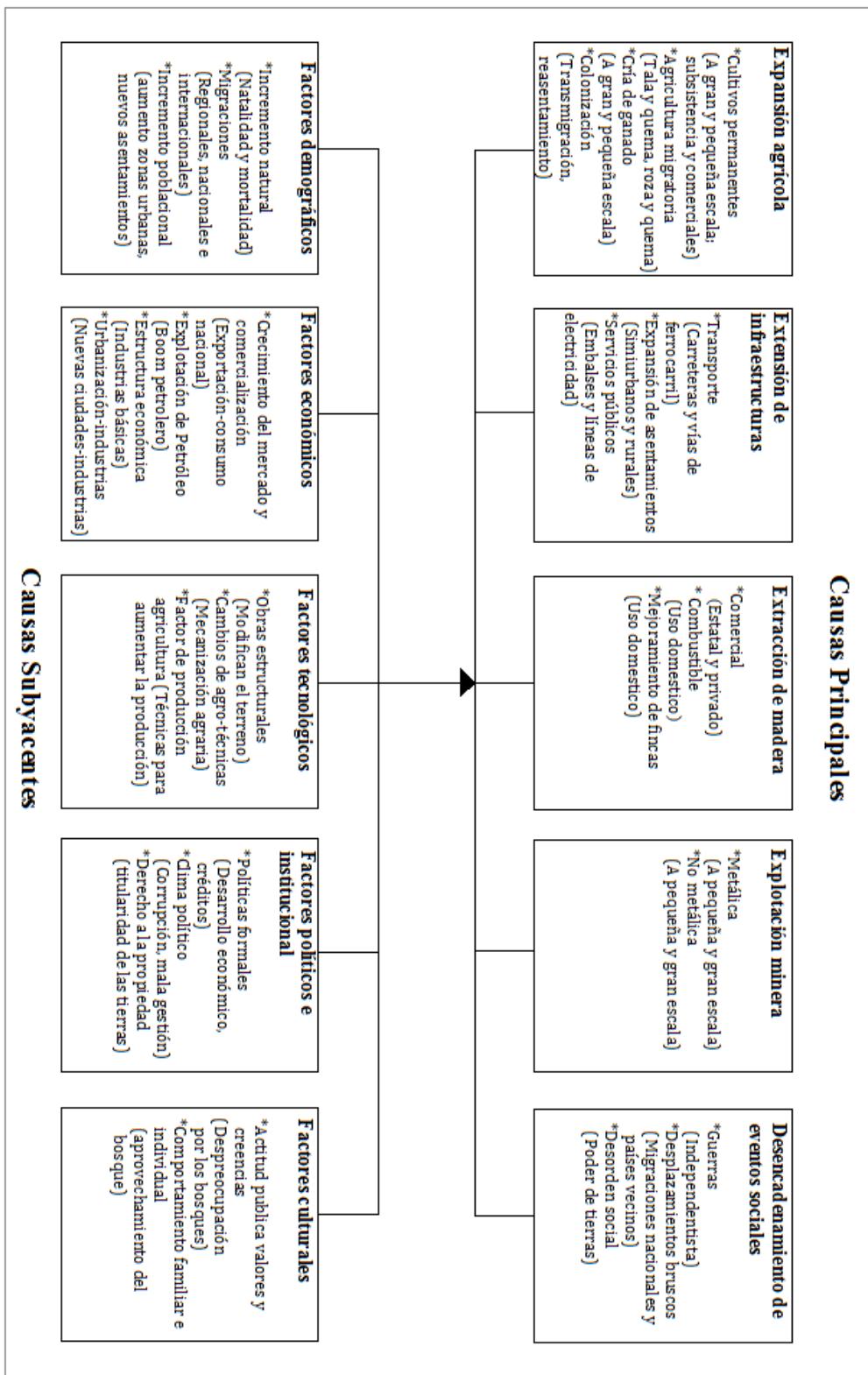


Figura 3. Causas principales y subyacentes identificadas para el análisis de los cambios del bosque en Venezuela (adaptado de Geist & Lambin, 2002).

Otra de las causas principales de la deforestación fue la relacionada con la construcción de infraestructuras (26,2%), que se acentuó en la época pre petrolera, con la construcción de carreteras para extraer los productos agrícolas, madereros y mineros. En la época petrolera se reafirmó esta tendencia, con el incremento de la red de carreteras, la construcción de ferrocarriles, la expansión de asentamientos semiurbanos y rurales, la instalación de líneas eléctricas y la construcción de embalses. Respecto a los embalses, desde 1920 hasta nuestros días, se cuenta con 87 presas, distribuidas en diferentes regiones del país. Su construcción ha afectado a 606.340,51 ha, (0,7% del territorio nacional), en su gran mayoría bosques primarios (MINAMB, 2009).

Por su parte, la explotación de madera representó el 23,5% de las causas principales de deforestación. Esta materia prima se ha utilizado, como fuente de energía, en todas las regiones, desde la época precolombina hasta nuestros días. En la época colonial, en la región Centro-Norte y Nor-occidental se explotaron los bosques, como un beneficio local para el mejoramiento de la infraestructura de fincas, a partir del aprovechamiento forestal selectivo (Torres, 2008).

Otra de las causas principales de deforestación fue la explotación minera, que ocasionó el 5,2% de la perdida de bosques originales. Comenzó en la época colonial, mediante la explotación de oro, en la región Centro-Norte y de manera intermitente en la Guayana venezolana (Cunill, 1995). En la época pre petrolera, mediante la consolidación y establecimiento de poblados mineros en la región, se explotaron oro y diamante a través de técnicas artesanales. En la época petrolera, hubo cambios importantes de la tecnología de extracción, se descubrieron nuevos yacimientos, se crearon y modernizaron pueblos mineros y a partir de 1975, se nacionalizaron las industrias básicas para la minería metálica. Mientras, en la región Centro-Norte y Noroccidental, a partir de 1958, se inició el aprovechamiento de la minería no metálica como el feldespato, níquel y carbón (Olivo, 2008).

Finalmente, el desencadenamiento de conflictos sociales, supone el 3,3% de los casos de deforestación. En este sentido, a finales de la época colonial, sucedieron movimientos independentistas que afectaron, principalmente, a las regiones del Centro-Norte y Noroccidental (Veillón, 1976; Lindorff, 2008). Posteriormente, con el inicio de la actividad petrolera se iniciaron desplazamientos masivos de la población hacia los centros urbanos. En la segunda fase de este período petrolero (1950), el establecimiento de las nuevas políticas agrarias, provocó un desplazamiento de la población, principalmente, hacia la región Noroccidental. Esto ha traído hasta el presente un desorden público y ha afectado la calidad de los servicios, propiciado por

el acceso no planificado de las tierras del Estado (Rojas, 2008).

Causas subyacentes

La causa subyacente que más ha sustentado e impulsado la deforestación ha sido el factor demográfico (41,8%). Se encuentran distintos elementos que permiten explicar la importancia de este elemento. Por un lado, el crecimiento natural de la población desde época precolombina hasta nuestros días. Por otro, las migraciones que se han sucedido desde el período colonial hasta la actualidad. En época de la colonia, hay evidencias de la llegada de mineros al estado Bolívar procedentes de las colonias inglesas, para explotar el oro y diamante (Olivo, 2008). Posteriormente, en la época pre petrolera la aparición de movimientos migratorios regionales hacia las zonas de producción agraria (Centro-Norte y Noroccidente) para incrementar la producción en este sector. En la época petrolera, comienzan acelerados movimientos migratorios principalmente entre la frontera colombiana, la región andina del país, las zonas urbanas del Centro-Norte, rurales de la región Noroccidental y Guayana (Álvarez, 2004), con el objetivo de incrementar la explotación minera. Estos movimientos demográficos han producido una nueva distribución de la población con la aparición de nuevos centros urbanos, como los enclaves mineros, en el estado Bolívar (Aymard, 1987; Bevilacqua *et al.*, 2007), o los agropecuarios y madereros en la región noroccidental del país (Catalán, 1992; Torres, 2008).

Mientras, los factores políticos e institucionales que ocasionaron el 22,1% de los procesos de deforestación, comienzan a actuar desde la época colonial, cuando los colonos establecieron una política de explotación agrícola para el abastecimiento de parte del mercado europeo (Abarca, 2006). Posteriormente, en la época pre petrolera, la oligarquía agraria de la nueva república, mantiene esa política de exportación. En la época petrolera, el Estado, impulsa una política de desarrollo económico basado en los ingresos petroleros, que afectó a los sectores agrario, maderero y minero del país, mediante la creación de leyes e instituciones (Rojas, 2008).

Otro factor a tener en cuenta para explicar los cambios en la cobertura boscosa, es el económico, con una importancia relativa del 20,5%. Este factor influye desde la época colonial y pre petrolera, donde el crecimiento económico está basado en la exportación de productos agrícolas. Posteriormente, desde la época petrolera, la comercialización principal que ha tenido el país se ha basado en la venta de esta materia prima. Con los ingresos de este recurso, el Estado, impulsó el desarrollo del país, mediante el otorgamiento de créditos, la construcción de infraestructuras y la instalación de industrias básicas de procesamiento (Rojas, 2008).

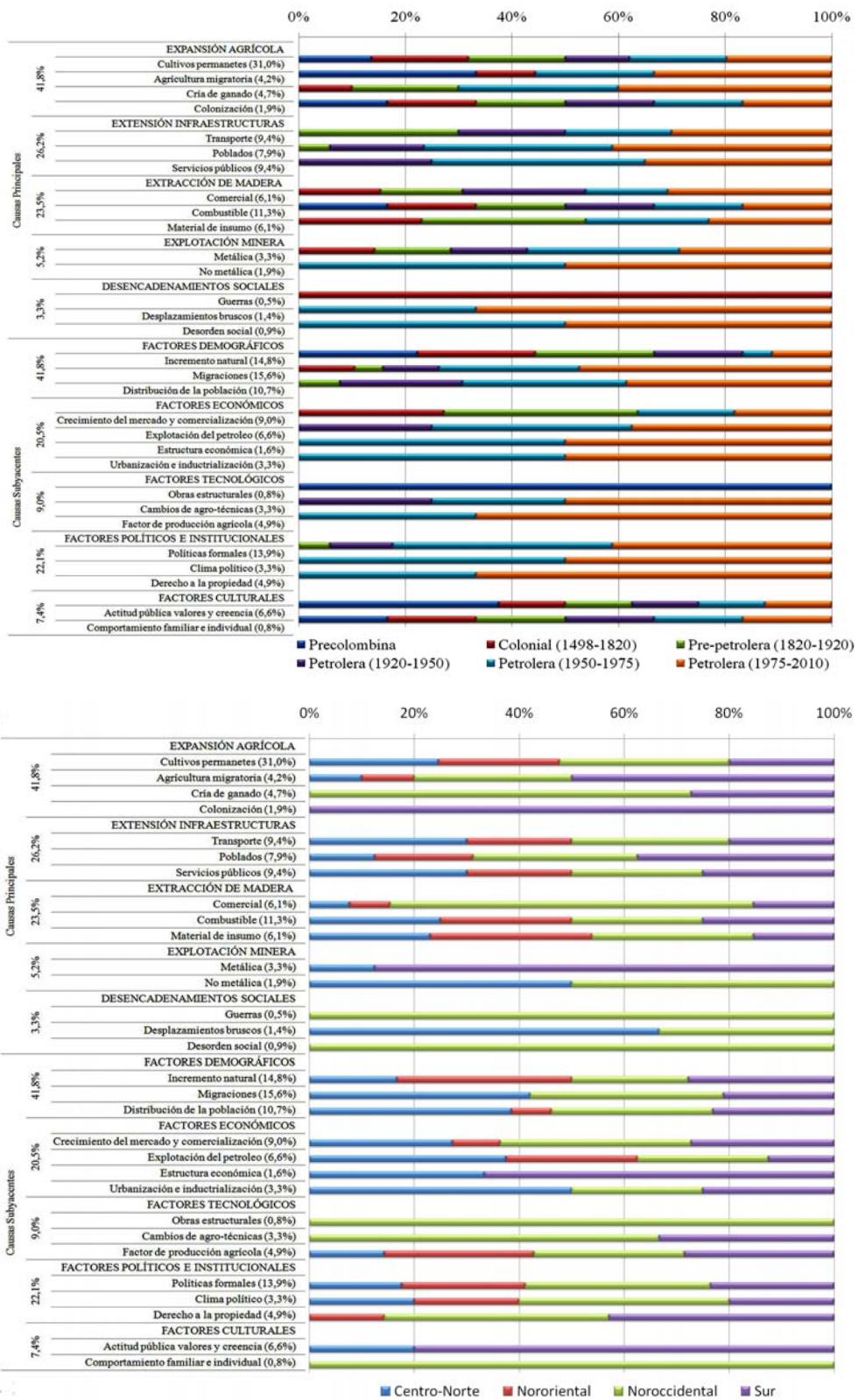


Figura 4. Frecuencias porcentuales de las causas principales y subyacentes en las épocas y regiones analizadas

Por su parte, los factores tecnológicos ocasionaron el 9% de los cambios en la cubierta forestal. Ya en la época precolombina, mediante la construcción de infraestructuras para ampliar y mejorar las zonas de cultivos agrícolas, en las diferentes regiones del país (Sanoja y Vargas, 2007). Luego desde la época petrolera, el Estado ha realizado distintas acciones para modernizar la agricultura, a través, de inversiones en maquinaria y productos agroquímicos.

Finalmente, los factores culturales explican el 7,4% de las superficies deforestadas. Este factor ha tenido una importancia similar, a lo largo de distintas épocas. En este sentido, las comunidades que viven en contacto con los bosques, han aprovechado históricamente ese recurso, mediante usos y costumbres tradicionales. Un ejemplo lo encontramos en los grupos indígenas de la región de la Guayana y Amazonía, quienes cultivan la tierra y luego la dejaban descansar, durante un tiempo para conseguir la recuperación de nutrientes (Jordan, 1989). Estos usos ancestrales se vieron modificados en el tiempo, a partir del crecimiento de estas poblaciones indígenas que desembocó en usos más sedentarios, al tiempo que se sucedió un proceso de transculturación, cuando estas poblaciones indígenas tomaron contacto con el mundo civilizado. Estos hechos han provocado que en la actualidad, el comportamiento individual y familiar de estos grupos se asocie con el uso intensivo de los recursos forestales, convirtiéndose en una amenaza para los bosques (Bevilacqua *et al.*, 2007).

Interacciones y “feedback” de las causas principales y subyacentes

No solo los factores, de manera individual, conducen a la deforestación, sus múltiples interacciones, también conducen a estos procesos, por lo que es importante conocer la dinámica de este sistema. En este sentido, se señalan en la figura 5, los principales porcentajes de interacción entre las causas principales y subyacentes que motivaron la deforestación. En la mayoría de los casos, de tres a cinco factores causales subyacentes influyeron en las causas primarias, estos patrones de interacción variaron según las épocas y regiones.

Así tenemos que el 44% de los factores demográficos interactúa con la expansión agrícola a través de tres vías:

1) *las migraciones*, generadas por la población de escasos recursos, que provienen principalmente, de otras regiones del país o de la frontera colombiana o brasileña. Estos movimientos han generado deforestación en distintas zonas del país (ej. zona sur del Lago de Maracaibo y los Llanos Occidentales), debido a la necesidad de tierras para el establecimiento de la agricultura y ganadería (Catalán, 1992, Rojas, 2008). Estos procesos están ligados a facto-

res políticos, el boom petrolero ó cuando se crearon las leyes agrarias.

2) *El crecimiento demográfico y la distribución poblacional*, es otro elemento del factor demográfico que ha propiciado la aparición de nuevas áreas urbanas y ha expandido la frontera agrícola. Este proceso ha afectado, en numerosas ocasiones, a las tierras boscosas que se encuentran protegidas bajo la figura jurídica de parques nacionales. Ejemplos de ello los encontramos, en el sector de Los Andes, en la región Noroccidental o en la Cordillera Costera de la región Centro-Norte (Lozada, 2007).

3) Otro aspecto a considerar dentro del factor demográfico es *el incremento de la población indígena*, en la región de la Guayana, y su contacto con el mundo occidental. Como se comentó anteriormente, estos cambios en la población indígena han generado un proceso de transculturación, que ha creado nuevas necesidades de bienes y servicios. Ello implica la extracción de mayores recursos del bosque. De este modo, los sistemas agrícolas de pequeña producción se han transformado en sistemas agrícolas comerciales o semi-comerciales. Asimismo, la explotación minera a pequeña escala de oro y diamantes, ha aumentado su producción para satisfacer estas necesidades. Estos procesos, en muchos de los casos se han originado bajo los valores y creencias de estas poblaciones indígenas.

Otra interacción entre factores, identificada a través de la consulta bibliográfica, se refiere a los factores políticos e institucionales, que han estado asociados a los factores económicos, representados por los ingresos que ha percibido el país. Este superávit económico, se ha utilizado para incentivar el crecimiento económico y modernizar el país, mediante la promulgación de leyes o la aparición de nuevas instituciones.

Estos factores políticos y económicos han interactuado respectivamente, en un 42% y 38% con la expansión agrícola, en un 23% y 24% con la explotación maderera y en un 8% y 8% con la explotación minera. Un ejemplo, es el sector agrario, donde la Ley de Reforma Agraria (1960) y su sucesora la Ley de Tierras y Desarrollo Agrario (2005), han generado programas de dotación de tierras, créditos y cambios tecnológicos, con la finalidad de aumentar la producción agropecuaria del país. A pesar de estas buenas intenciones, el clima político de corrupción institucional y la mala gestión de estas leyes, ha llevado a conflictos sociales en la región Noroccidental del país. Se confirman, desplazamientos bruscos, hacia las reservas forestales, con el fin de acceder a la propiedad de las tierras. Como consecuencia de este proceso, actualmente se aprecia en esta región, la desaparición casi absoluta de los bosques (Lozada, 2007).

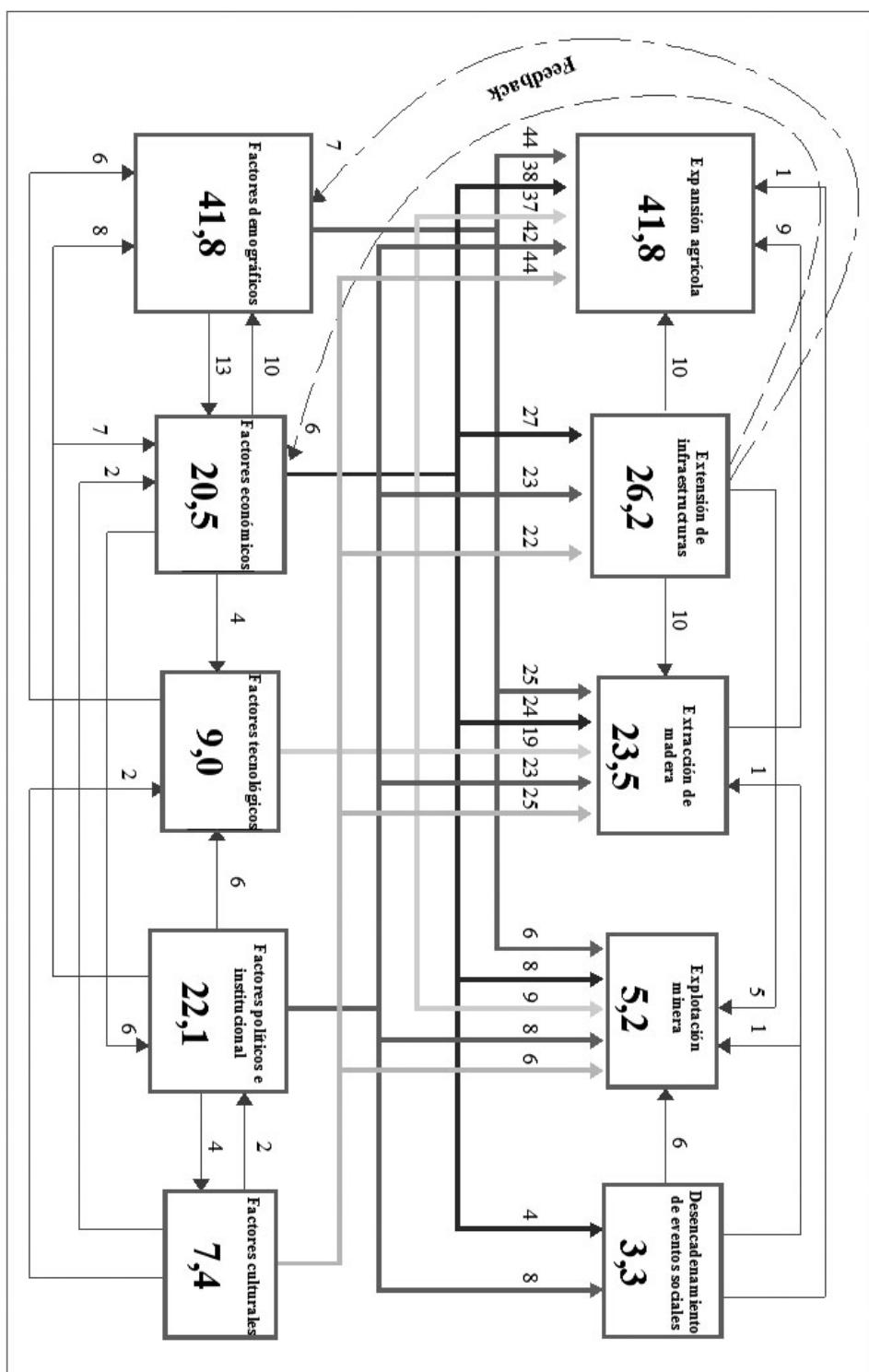


Figura 5. Los patrones causales y la dinámica de este sistema, comúnmente, conducen a la deforestación en Venezuela. Ninguna variable única, actúa unilateralmente, las causas subyacentes actúan sobre las causas principales para que se produzca la deforestación. Por ejemplo, el 44% del factor demográfico, actúa en la expansión agrícola, o el 23% del factor político institucional actúa en la extracción de madera.

Algunos “feedback” amplifican los procesos de deforestación. Por ejemplo, la extensión de infraestructuras ha interactuado en un 6% con el factor demográfico y en un 7% con el económico. Encontramos un ejemplo de ello en la construcción de la carretera troncal 005 en la década de los sesenta, para mejorar la comunicación entre los estados Táchira y Barinas. Esta infraestructura facilitó la accesibilidad a los bosques primarios de Los Llanos occidentales (Rojas, 2008), lo que generó movimientos de población importantes, como consecuencia, se comenzaron a explotar sin control, bienes y servicios del bosque para su manutención y generación de recursos económicos.

CONCLUSIONES

El presente estudio representa el primer intento para determinar las causas de la deforestación en Venezuela, lo cual no se había abordado a nivel nacional. Los trabajos que existen se han realizado a escala local o regional, éstos se han concentrado, específicamente, en la estimación de las tasas de deforestación, más no en evaluar los factores causales de las mismas.

La adaptación de la metodología de Geist & Lambin (2001) utilizada para estudiar la deforestación de los bosques tropicales, permitió conocer, a escala nacional, la compleja interacción entre causas principales y subyacentes, identificadas en la deforestación. No existe ningún vínculo universal, o ninguna causa principal está relacionada únicamente con una causa subyacente o viceversa. De este modo, la disminución de los bosques venezolanos está determinada por diferentes combinaciones de causas principales y fuerzas motrices subyacentes que tienen mayor o menor fuerza dependiendo de su contexto geográfico e histórico. No obstante, se puede señalar que la causa principal y subyacente con mayor influencia en la deforestación ha sido la expansión agrícola y el crecimiento demográfico, respectivamente, ambas con el 41,8% de participación.

El patrón más frecuente de interacción entre causas principales y subyacentes de las diferentes épocas y regiones, se derivó de las migraciones regionales, nacionales e internacionales que fomentaron la ocupación de tierras para el establecimiento de la agricultura. A su vez, este proceso de ocupación, estuvo alentado por factores políticos e institucionales, que aumentaron la actividad económica debido a la presión demográfica y a factores de tipo cultural.

Los resultados de este estudio pueden ser considerados como un primer avance para la modelización futura de los procesos de deforestación y nuevos planes de manejo forestal. La información actualizada sobre los procesos de deforestación ayudaría en la elaboración y publicación de inven-

tarios sobre las emisiones antropogénicas de gases de efecto invernadero y en la formulación de planes para reducir y controlar dichas emisiones. La conservación de la masa boscosa y el establecimiento de nuevos bosques en el país servirán de sumidero del CO₂ (el gas más común del efecto invernadero). Todo ello dentro de los compromisos adquiridos por Venezuela ante el Grupo Intergubernamental de Expertos sobre Cambios Climáticos (IPCC) de la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre Cambio Climático (UNFCCC), el cual fue firmado por 155 países en la “Cumbre de la Tierra”, con el propósito de estabilizar las concentraciones de gases de efecto invernadero que producen el calentamiento global.

AGRADECIMIENTOS

El primer autor quiere agradecer a la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, por la beca otorgada para realizar sus estudios de doctorado en la Universidad de Alcalá de Henares (UAH), Madrid, España, A G. Romero-González (Harvard University) por la ayuda en la elaboración del resumen en inglés, a Gerardo Aymard (UNELLEZ-Guanare), José Lozada (ULA) y Nidia Cuello (UNELLEZ-Guanare) por los comentarios y sugerencias a la primera versión del manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- Abarca, K. 2006. Economía agraria en América Latina: Del ecologismo prehispánico a la modernidad globalizadora. Revista Venezolana de Análisis de Coyuntura, 12(1): 195-206.
- Álvarez, R. 2004. La dinámica migratoria Colombo-Venezolana: evolución y perspectiva actual. Geoenseñanza, 9(2): 191-202.
- Aymard, G., R. Schargel, P. Berry y B. Stergios. 2009. Estudio de los suelos y la vegetación (estructura, composición florística y diversidad) en bosques macrotérmicos no-inundables, estado Amazonas Venezuela (aprox. 01° 30' - 05° 55' N; 66° 00' - 67° 50' O). Biollania (Edic. Esp.) 9: 6-251.
- _____. 1987. Observaciones sobre el estado de la vegetación en las concesiones mineras, al noroeste de La Clarita (06° 13' N; 61° 26' O) Distrito Sifontes, Estado Bolívar, Venezuela. Bol. Téc. Programa de R.N.R. (UNELLEZ-Guanare) 13: 39-59.
- Bevilacqua M, Medina J. D. y L. Cárdenas. 2007. Situación de los bosques en la Guayana, Venezuela: La Cuenca del Río Caura como caso de estudio. (Asociación Venezolana para la Conservación de Áreas Naturales (ACOANA). Caracas Venezuela.
- Bontemps, S. P. Defourny & E. van Bogaert. 2010. GlobCover 2009-Products description and validation report. European Space Agency (ESA) & The Université Catholique de Louvain, Belgium.
- Catalán, A. 1992. El proceso de deforestación en Venezuela entre 1975-1988. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables. Caracas.
- Cunill, P. 1995. Ciudad venezolana y medio ambiente en el siglo XIX. Anales de Geografía de la Universidad Complutense 15: 247-256.

- Denman, K. & G. Brasseur. 2007. Couplings between changes in the climate system and biogeochemistry Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Cambridge University Cambridge Press, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Eva, H. & O. Huber. 2005. A proposal for defining the geographical boundaries of Amazonia. Joint Research Center. Italy.
- FAO. 2010. Global Forest Resources Assessment 2010. Recuperado a partir de <http://www.fao.org/forestry/fra2010/en/>
- Geist, H. & E. Lambin. 2002. Proximate causes and underlying driving forces of tropical deforestation. BioScience, 52, (2), 143-150
- _____. 2001. What drives tropical deforestation? A meta-analysis of proximate and underlying causes of deforestation based on sub-national case study evidence. Louvain-la-Neuve, Belgium, LUCC International Project Office: 116.
- Hubbell, S. P., F. He, R. Condit, L. Borda-de Agua, J. Kellner & H. ter Steege. 2008. How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct?. PNAS 105: 11498-11504.
- IGVSB. 1999. Mapas de regiones naturales de Venezuela. Caracas - Venezuela.
- Jordan, C. F. (Ed.) 1989. An Amazonian rain forest (The structure and function of a nutrient stressed ecosystem and the impact of Slash-and burn agriculture). Man and the Biosphere series Vol. 2. UNESCO. The Parthenon publishing group limited. Carnforth, U.K.
- Lambin, E. F. & P. Meyfroidt. 2010. Land use transitions: Socio-ecological feedback versus socio-economic change. Land Use Policy 27:108–118.
- _____. H. Geist & E. Lepers. 2003. Dynamics of land-use and land-cover change in tropical regions. Annu. Rev. Environ. Resour. 28: 205-41.
- Lepers, E., E. F. Lambin, C. Janetosanthony, R. DeFries, F. Achards, N. Ramankutty & R. Scholes. 2005. A Synthesis of Information on Rapid Land-cover Change for the Period 1981–2000. BioScience 55(2): 115-124.
- Lesschen, J., P. Verburg & S. Staal. 2005. Statistical methods for analysing the spatial dimension of changes in land use and farming systems. LUCC Report Series 7, publicado por: The International Livestock Research Institute, Nairobi, Kenya y LUCC Focus 3 Office, Wageningen University, the Netherlands.
- Lindorf, H. 2008. Historia de las exploraciones botánicas en Venezuela. Pp. 17-40. En: Nuevo Catálogo de la Flora Vascular de Venezuela, O. Hokche, P. Berry y O. Huber. (Eds.), Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Dr. T. Lasser". Caracas
- Lozada, J. R. 2007. Situación actual y perspectivas del manejo de recursos forestales en Venezuela. Rev. Fo-rest. Venez. 51 (2): 195-218.
- Mather, A., & C. Needle. 2000. The relationships of population and forest trends. The Geographical Journal. 166 (1): 2-13.
- Meyfroidt, P., T. K. Rudel & E. F. Lambin. 2010. Forest transitions, trade, and the global displacement of land use. PNAS 107(49): 20917-20922.
- MINAMB. 2009. Embalses de Venezuela. Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. Recuperado a partir de <http://www.minamb.gob.ve/>.
- _____. 2005. Información forestal. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Dirección General de Bosque. Caracas, Venezuela.
- Munder, S. 2003. Oil wealth and the fate of the forest. A comparative study of eight tropical countries. London United Kingdom: Routledge, Taylor & Francis Group.
- Olivo, B. 2008. Geografía de la minería. Geo Venezuela, Tomo 4 (Fundación Polar., pp 28-149). Caracas, Venezuela.
- Rojas, J. 2008. Venezuela. Cambios y desafíos territoriales desde la geodiversidad de la agricultura. Medio humano, establecimientos y actividades. En Geo Venezuela, Tomo 3 (Fundación Polar., pp. 302-381). Caracas, Venezuela.
- Sanoja, M. I. Vargas. 2007. El legado territorial y ambiental prehistórico e histórico. En Geo Venezuela, Tomo 1 (Fundación Polar., pp. 73-129). Caracas, Venezuela.
- Santamarta, S. 1999. La situación actual del Bosques en el Mundo. Pp. 481-506. En: Historia de los Bosques. España: España Celeste.
- Torres, A. 2008. La cuidada movilización de los recursos forestales. La industria forestal. Medio humano, establecimientos y actividades. En Geo Venezuela, Tomo 3 (Fundación Polar., pp. 382-438). Caracas, Venezuela.
- Turner, B., W. Clark, R. Kates, J. Richards, J. Mathews & W. Meyer. 1990. The earth as transformed by human action. Global and regional changes in the biosphere over the past 300 years. Cambridge University Press (with Clark University): Cambridge
- Turner, B. R. Moss & D. Skole. 1993 Relating land use and global land-cover change. A proposal for IGBP-HDP core project (IGBP Report; 24/HDP Report; 5). International Geosphere-Biosphere Programme and the Human Dimensions of Global Environmental Change Programme, Stockholm.
- UNFCCC. 2001. COP-7: The Marrakech accords. (Bonn, Germany: UNFCCC Secretariat). Recuperado a partir de <http://www.unfccc.int>.
- Veillon, J. P. 1976. Las deforestaciones en los Llanos Occidentales de Venezuela desde 1959 hasta 1975. Pp. 97-112. En: Conservación de los bosques húmedos de Venezuela. L. Hamilton, (Ed.), 1º Edic. Sierra Club. Bienestar Rural Caracas.
- Wibowo, D. & R. Byron. 1999. Deforestation Mechanisms. A survey. International Journal of Social Economics. 26 (1/2/3): 455-474.
- Zucchi, A. y W.M. Denevan. 1979. Campos elevados e historia cultural prehispánica de los Llanos Occidentales de Venezuela. Ediciones de la Universidad Católica Andrés Bello, Caracas.

EL ESTADO DE LA CONSERVACIÓN Y LA BIODIVERSIDAD EN VENEZUELA: DOCE AÑOS DESPUÉS

Gustavo A. Romero-González¹

INTRODUCCIÓN

Conservación (del latín *conservatio, -oris*), f. Acción y efecto de conservar (Real Academia Española, 1992); preservación, especialmente del ambiente natural (Swannell, 1993); el manejo planeado de recursos naturales; la retención del balance natural, diversidad, y [de] cambio evolutivo en la naturaleza (Lincoln *et al.*, 1998).

La primera versión del presente ensayo se publicó hace más de doce años (Romero, 1998), pero en vista que tuvo poca difusión, y que el 2010 fue declarado el Año Internacional de la Biodiversidad (Convención de la Diversidad Biológica, 2010), el autor y el editor de la presente recopilación de artículos sobre los bosques de Venezuela consideraron importante volverlo a publicar actualizando las cifras, las tablas y la bibliografía.

Es interesante seguir el paso del uso de las palabras “biodiversidad” y “conservación de la biodiversidad”, que parecen haber surgido de la nada y captar una extraordinaria popularidad en la literatura científica de los últimos 30 años (Tabla No. 1). Una búsqueda en la base de datos del servicio de bibliotecas de la Universidad de Harvard (“Harvard Online Library Information System”; HOLLIS, 2010, la biblioteca privada más extensa del mundo) con las palabras claves de títulos “conservación” (“conservation”) y “diversidad” (“diversity”) revela 175 títulos (sin incluir revistas), ninguno de los cuales fue publicado antes de 1980 y sólo ocho entre esta fecha y 1989; 52 fueron publicados entre 1990 y 1999, y 115 entre 2000 y 2010. Una búsqueda similar con la palabra “biodiversity” revela 1129 títulos, todos publicados después de 1980, sólo ocho publicados en la década de los ochenta, 52 entre 1990 y 1999, y 115 desde el año 2000.

Tabla 1. Número de publicaciones en HOLLIS¹ por año con “conservation & diversity” y “biodiversity” en el título como claves de búsqueda (excluyendo revistas).

Año/clave	“Conservation & diversity”	“Biodiversity”
1970–1979	0	0
1980–1989	8	6
1990–1999	52	316
2000–2010	115	807

¹Fuente: Harvard on-line library information system (HOLLIS, hollis.harvard.edu), consultada noviembre 2010.

Un patrón similar se observa en las revistas sobre conservación que ingresan regularmente a las 73 bibliotecas de la Universidad de Harvard. Se encon-

traron 25 revistas dedicadas al tema de la conservación y la biodiversidad (Tabla No. 2). De éstas, 16 aparecieron antes del año 2000; sólo una fue iniciada en 1953, una en 1968, tres en los ochenta y las once restantes a partir de 1991.

Tabla 2. Número de revistas científicas y de divulgación en HOLLIS¹ con “conservation & diversity” y “biodiversity”¹ en el título como claves de búsqueda por año de fundación.

Año	Número
1940-1949	0
1950-1959	1
1960-1969	1
1970-1980	0
1981-1989	3
1990-1999	11
2000-2010	9

¹Fuente: Harvard on-line library information system (HOLLIS, hollis.harvard.edu), consultada noviembre 2010.

Al período de la década de los años noventa hasta el presente, lo han llamado “una nueva era victoriana para la biodiversidad” (DeFilipps, 1998), época en la cual se ha establecido un sistema de recursos bibliográficos sin precedentes, la “Biodiversity Heritage Library” (BHL, 2010; Rinaldo; 2009; Gwinn & Rinaldo, 2009).

No hay duda que muchas veces estas palabras se emplean en títulos sólo para atraer atención a artículos de revistas o libros que de otra forma no tendrían una audiencia muy amplia. Así mismo, el movimiento conservacionista lo han convertido en una inmensa burocracia; las lista de abreviaciones en publicaciones que tratan este tópico pueden ocupar varias páginas, en su mayoría nombres de entidades gubernamentales y ONGs locales e internacionales (organizaciones no gubernamentales; e.g., Davies *et al.*, 1997: 555-557). Esta multiplicidad de nombres, el alquiler de oficinas, el pago de recibos de telefonía e Internet, los viajes a conferencias internacionales y la publicación de libros y folletos vistosos por lo general con información irrelevante al tema nos obliga a preguntarnos si la gestión de muchas de estas instituciones es la conversación y no la conservación. Pero no hay duda que también existe una preocupación genuina tanto en la comunidad científica como en ciertas entidades gubernamentales y ONGs, sobre la paulatina o a veces drástica desaparición de la biodiversidad y sus posibles efectos sobre el planeta y sus habitantes, especialmente el hombre, y que algunos esfuerzos aparentemente han tenido éxito, como es el caso de los vertebrados (Hoffmann *et al.*, 2010). En

¹Orchid Herbarium of Oakes Ames, Harvard University Herbaria, 22 Divinity Avenue, Cambridge, Massachusetts 02138, U.S.A.
(romero@oeb.harvard.edu)

Venezuela hay que destacar algunas de las numerosas nuevas publicaciones que han aparecido relacionadas con la conservación y la biodiversidad: sobre la flora (Huber *et al.*, 1998; Hokche *et al.*, 2008; Duno *et al.*, 2007, 2009), los hongos (Iturriaga *et al.*, 2000), sobre la biodiversidad de Venezuela

(MARNR, 2001; Aguilera *et al.*, 2003), el Libro Rojo de las Plantas (Llamozas *et al.*, 2003, y otro en preparación), el Libro Rojo de Ecosistemas Terrestres (Rodríguez *et al.*, 2010), y finalmente, aunque publicado en Colombia, un libro sobre la biodiversidad del Orinoco (Lasso *et al.*, 2010).

Tabla 3. Estadísticas de los países sudamericanos¹.

País	Población	Crecimiento	0-14 ²	>65 ³	Longevidad ⁴	Superficie ⁵	Arable ⁶	Hab/km ² arable ⁷	PTB per capita ⁸
Argentina	41.343.201	1,04%	25,60%	10,80%	76,8	2.736.690	274.490	151	\$13.400
Bolivia	9.947.418	1,72%	35,50%	4,50%	67,2	1.083.301	30.115	330	\$4.700
Brasil	201.103.330	1,17%	26,70%	6,40%	72,3	8.459.417	586.237	343	\$10.100
Chile	16.746.491	0,86%	23,20%	9,10%	77,5	743.812	19.487	859	\$14.600
Colombia	44.205.293	1,18%	27,70%	5,80%	74,3	1.109.104	22.292	1.983	\$9.200
Ecuador	14.790.608	1,47%	31,10%	6,20%	75,5	276.841	15.807	936	\$7.500
Guyana	748.486	-0,55%	33,30%	4,60%	66,7	196.849	4.389	171	\$6.500
Paraguay	6.375.830	1,31%	36,70%	5,20%	75,9	397.302	29.678	215	\$4.600
Perú	29.907.003	1,19%	29,10%	5,70%	71,0	1.279.996	36.863	811	\$8.500
Surinam	486.618	1,11%	27,10%	6,30%	73,9	156.000	561	867	\$9.500
Uruguay	3.510.386	0,45%	22,40%	13,30%	76,6	175.015	13.598	258	\$12.600
Venezuela	27.223.228	1,52%	30,50%	5,20%	73,8	882.050	25.138	1.083	\$13.000

¹En orden alfabético. Fuente, Central Intelligence Agency, 2010;

² Porcentaje de la población menor de 14 años;

³ Porcentaje de la población mayor de 65 años;

⁴ Longevidad promedio de la población en años;

⁵ Superficie excluyendo aquella ocupada por aguas territoriales y ríos, en km²;

⁶ Superficie de tierras arables en km²;

⁷ Número de habitantes por superficie de tierras arables;

⁸ Producto territorial bruto per cápita en dólares de EEUU.

Aunque el término “diversidad biológica” o su forma abreviada “biodiversidad” es relativamente reciente, los orígenes del concepto son bastante antiguos (Heywood & Baste, 1995). Pareciera que la tendencia a dividir entidades en grupos es un rasgo pronunciado en nuestra especie, práctica que hemos empleado desde que colonizamos diferentes partes del planeta, con el fin de manejar la diversidad que encontramos en la naturaleza (Atran, 1985 y referencias citadas). De esta manera, se han clasificado plantas, animales, rocas, minerales, montañas y otros objetos y entidades. Pero no cabe duda que la parte biológica de nuestro entorno haya ejercido una gran influencia en nuestras culturas. Muchas plantas, domesticadas o no, sirven de alimentos, proveen de medicamentos y substancias recreativas o son fuentes de materiales para la construcción de viviendas y confección de vestido y calzado; otras son venenosas o causan enfermedades al hombre y a sus animales de cría o son plagas en nuestros jardines y cultivos. Esta compleja interacción obligó al hombre a desarrollar un temprano conocimiento de su diverso entorno vegetal.

Sin embargo, este conocimiento no ha logrado salvar a la naturaleza de los efectos del crecimiento excesivo de nuestra población y del uso o abuso desmedido de los recursos naturales. Aunque el *Homo sapiens* L. es sólo una de más de 5-30 millones de especies de animales existentes (la incertidumbre en el número de especies se debe más que

todo a la falta de datos concretos en el caso de los insectos, que constituyen la gran mayoría de los animales; ver Erwin, 1982), nuestra especie consume directa o indirectamente cerca de un 40% de la productividad primaria neta terrestre (PPN Terrestre; Vitousek *et al.*, 1986). Este estimado se basa en una población que se aproxima a los 7.000 millones de personas (Rodríguez y Rodríguez, 2010), con un consumo calórico promedio de 2.500 calorías/persona/día (FAO, 1980), así como en el consumo para otros usos (ej. aprovechando maderas de aserrío) y en la proporción de la PPN terrestre que el hombre desperdicia en interacciones con su entorno (ej. pérdida de biomasa vegetal en el proceso de conversión de bosques en tierras de uso agrícola, pecuario y urbanismo; Vitousek *et al.*, 1986). Este consumo y desperdicio no es algo nuevo. Por ejemplo, existe evidencia que muestra claramente que el hombre empezó a impactar fuertemente la naturaleza desde el momento en que colonizó a las islas de Polinesia hace 1800-2500 años, incluyendo deforestación de bosques, erosión, fuego desmedido, la extinción de especies nativas y la introducción de especies exóticas (Kirch, 1996). Este patrón ha aumentado en todo el mundo en los últimos 100 años y continuará su incremento en la medida que crezca la población de nuestra especie, con sus predecibles efectos sobre la biodiversidad. Venezuela y sus países vecinos no se escapan del inexorable crecimiento de su población (Tabla No. 3). Nuestro país es quinto y sexto en población y en

extensión territorial entre los países de América del Sur, respectivamente, pero segundo en densidad de población por superficie de tierras arables (Tabla No. 3). Además, después de Bolivia, tiene la tasa más alta de crecimiento de población y es el quinto país con el mayor porcentaje de su población menor de 14 años y el segundo con el menor porcentaje de su población mayor de 65 años (Tabla No. 3). En resumen, la población de Venezuela crece rápidamente y es muy joven, pero depende de pocas tierras cultivables para su subsistencia. No obstante, Venezuela es privilegiada en cuando a sus ingresos (tiene el tercer producto territorial bruto per cápita más alta de la región; Tabla No. 3), pero esta riqueza no necesariamente se ha traducido en una mejor calidad de vida de su población: aunque el bienestar del venezolano promedio sin duda ha mejorado en los últimos 10 años, un alto porcentaje de la población todavía vive en la pobreza (el 43.7% a finales del 2005; Weisbrot *et al.*, 2006). Otros índices de pobreza (por ejemplo, *Index mundi*, 2011) presentan cifras más optimistas (37.9% de los venezolanos viviendo bajo pobreza) pero éstas no dejan de enfatizar que, aunque Venezuela ocupa el tercer lugar en producto territorial bruto per capita en América del Sur (Tabla No. 3), todavía ocupa el sexto lugar en pobreza (Tabla No. 4).

Tabla 4. Porcentaje de la población viviendo bajo pobreza en países de América del Sur¹.

País	Porcentaje
Chile	18.20
Argentina	23.40
Uruguay	27.40
Brasil	31.00
Paraguay	32.00
Venezuela	37.90
Ecuador	38.30
Perú	45.00
Colombia	49.20
Bolivia	60.00
Surinam	70.00

¹ Fuente: Index mundi (2011). No se encontraron datos de Guyana.

Es precisamente la pobreza uno de los factores que aceleran más el deterioro ambiental y la pérdida de biodiversidad. Aunque en Venezuela no se han efectuado estudios que relacionen estas variables (es decir, la pobreza, el deterioro ambiental y la pérdida de biodiversidad), éstos sí se realizaron en Guatemala (Loening *et al.*, 2002), los resultados establecen una clara relación directa entre ellas. Algunos autores, atribuyen el deterioro ambiental tanto a la pobreza como a la afluencia de nuestras sociedades (Durning, 1989: 40).

Por otro lado, un factor adicional que ha jugado un papel relevante en popularizar el concepto de biodiversidad, es el desarrollo desde hace 20 años de nuevas tecnologías que permiten su aprovechamiento en formas inimaginables (Burk *et al.*, 1993). Por ejemplo, el traslado de genes de plantas silvestres a plantas cultivadas ha ganado gran auge,

debido a la intensa presión que pestes, enfermedades y la baja productividad imponen a nuestros principales cultivos. Sólo en el caso de la cebada, que no es uno de los cereales en cultivo más importantes, un gen tomado de una planta silvestre de Etiopía protege el cultivo de este grano en Estados Unidos, cuyo valor es de \$160 millones al año (Stone, 1993). Otra función de inmensa importancia económica es el papel que cumple la biodiversidad en el descubrimiento de nuevos compuestos bioactivos (Balick & Meldelsohn, 1992; Pearce & Pu-roshothaman, 1995, y referencias citadas). Igualmente, por ejemplo, la reacción de polimerasa en cadena (mejor conocida por su abreviación en inglés, PCR, o “Polymerase Chain Reaction”) es un adelanto tecnológico desarrollado recientemente (Mullis & Falloona, 1987) que ha revolucionado la biología molecular, la medicina, las ciencias forenses y la biotecnología. Esta técnica se usa para producir un número ilimitado de réplicas facsímiles de secuencias de ADN del cual existen muy pocas copias en la muestra original (ej. cuando se extrae ADN de muestras muy pequeñas de hojas, sangre, o pelaje, o de tejidos degradados tales como fósiles o muestras conservadas en alcohol o formol). La reacción requiere cambios bruscos de temperatura, que varían desde un máximo de 94° C a un mínimo de 55° C durante un período corto de tiempo (Saiki, 1989: 8). La técnica de PCR sólo tomó auge después del descubrimiento de una forma de la enzima polimerasa capaz de resistir las altas temperaturas de la reacción. La primera enzima utilizada en este proceso fue aislada de una eubacteria que coloniza aguas térmicas a 70-75° C en el Parque Nacional Yellowstone en Estados Unidos (Gelfand, 1989: 17), pero muchas compañías continúan en la búsqueda de nuevas isoenzimas de la polimerasa en diversos organismos para replicar diferentes tipos de ADN y para maximizar la fidelidad de las copias. Usando PCR, se pueden hacer estudios detallados de las relaciones genéticas en poblaciones de animales teniendo sólo muestras de pelo, o estudios filogenéticos de plantas basados en fragmentos de hojas tomados de muestras de herbario, así como relacionar pequeñas muestras de sangre u otros tejidos dejados en el escenario de un crimen con la víctima o el victimario.

Los usos de la biodiversidad parecieran no tener límites. Por ejemplo, recientemente se han venido elaborando mapas de la superficie de hojas de plantas con el fin de identificar la relación entre su textura y la interacción con microbios, insectos, y hongos, así como con aerosoles de uso agrícola (ej. pesticidas; Mechaber *et al.*, 1996). Una vez identificados los genes que regulan la textura de las hojas, se podrían utilizar en la creación de nuevas variedades de cultivos. Sin embargo, noticias recientes, llaman a la reflexión. Shaman Pharmaceuticals, quizás una de las compañías más populares dedi-

cadas al estudio de plantas medicinales, cerró sus puertas recientemente a esta línea de investigación (anónimo, 1999; Pollack, 1999). Esta empresa combinaba el conocimiento etnobotánico popular de brujos y curanderos con sus laboratorios de biotecnología para acelerar la detección de compuestos activos contra enfermedades y dolencias como el cáncer y la diabetes.

Aunque el fracaso de Shaman Pharmaceuticals no indica un fin a la búsqueda de medicamentos novedosos en los bosques tropicales, sí sugiere que esta búsqueda es mucho más difícil de lo previsto, aún haciendo uso del conocimiento indígena ancestral. Uno de los artículos citados (anónimo, 1999), indica que, de 35.000 muestras analizadas, tomadas de 12.000 especies de plantas entre 1960 y 1982, el Instituto Nacional del Cáncer sólo ha logrado detectar tres compuestos promisorios. En otra serie de muestras de plantas colectadas en América del Sur entre 1986 y 1996, no se ha detectado el primer compuesto promisorio. Por otro lado, el caucho, uno de los productos forestales no madeables de los trópicos más importantes en el mercado internacional (Schultes, 1984), se le ha substituido en gran parte en la fabricación materiales para hospitales tales como guantes, tubos de irrigación y otros implementos médicos debido a que mucha gente ha desarrollado alergias al latex natural que en algunos casos les ha causado la muerte (Steinhauer, 1999; http://pw2.netcom.com/~nam1/lattice_allergy/journ.html).

El ecoturismo, otra alternativa para el aprovechamiento de la biodiversidad de los trópicos, tampoco es una panacea. Países como Brasil, con innumerables atractivos para los amantes de la naturaleza, no ha logrado atraer un número importante de turistas para mantener una infraestructura a largo plazo (Schema, 1999). Pero existen otros signos más positivos que indican que la vegetación de los trópicos tiene un gran potencial. Un campo en intenso desarrollo hoy en día es lo que se conoce en inglés como "phytoremediación", o el uso de plantas para el manejo de problemas ambientales, incluyendo la contaminación (Black, 1999). Plantas tropicales, adaptadas a un sin número de condiciones edáficas y ecológicas en general, sin duda jugarán un papel importante en este campo. Estos temas serán explorados en más detalle cuando tratemos las estrategias para la conservación de la biodiversidad en Venezuela.

La biodiversidad no tiene una distribución uniforme en el planeta. Aunque se conoce muy poco sobre los patrones de distribución de eubacterias, microhongos, varios grupos de protozoarios, de algas y de algunos artrópodos (Hawksworth & Kalin-Arroyo, 1995: 139), en general la biodiversidad aumenta desproporcionadamente en la medida que nos acercamos a los trópicos (Ricklefs, 2004, 2005, 2006). El número de especies de árboles, orquídeas, mamíferos, aves, reptiles, anfibios, peces e

insectos aumenta en un gradiente latitudinal en la medida que nos acercamos al Ecuador (Dressler, 1981; Huston, 1994; Hawksworth & Kalin-Arroyo, 1995; Val & Almeida-Val, 1995). Entre las excepciones se encuentran aves marinas (Scott, 1974), líquenes (Ahti, 1977), organismos del bentos marino (Stuart & Rex, 1989), avispas parásitas (Janzen, 1981), nemátodos terrestres (Procter, 1984) y algunos otros pocos organismos (Hawksworth & Kalin-Arroyo, 1995: 140, 142).

Venezuela es privilegiada en cuanto a su biodiversidad. Tiene o comparte con otros países, 21 de 178 ecoregiones prioritarias desde el punto de vista de la conservación que fueron definidas para Latinoamérica y el Caribe (Dinerstein *et al.*, 1995: 86-106). Los estimados del número de especies de plantas vasculares registradas para Venezuela varían entre 12.500 (Berry *et al.*, 1995: 161-162) hasta un intervalo de 15.000 a 25.000 especies (Groombridge, 1992). De acuerdo con Dinerstein *et al.* (1995: mapa 7), el territorio venezolano se distingue por incluir áreas que, desde el punto de vista de su biodiversidad, son globalmente prominentes (parte de los Andes, la Amazonía y el Pantepui), regionalmente prominentes (las tierras bajas de la Guayana) y bioregionalmente prominentes (los Llanos y el Delta del Orinoco). Este mismo estudio (Dinerstein *et al.*, 1995: mapa 8), designa a gran parte de los Andes y de la Cordillera de la Costa como zonas de "la más alta prioridad de conservación a una escala regional", y las Sierras de Perijá y San Luis, la parte más oriental de la Cordillera de Costa, Pantepui y la Amazonía como zonas de 'alta prioridad de conservación a una escala regional'; el resto del país tiene 'prioridad moderada' a esa misma escala. Así mismo, gran parte de Venezuela está bajo la categoría de conservación 'relativamente estable' (Los Llanos y el Delta del Orinoco) o relativamente intacta (La Guayana). Sin embargo, también tiene áreas con una categoría de conservación vulnerable (partes de la Cordillera de la Costa), en peligro (los Andes y la Cordillera de la Costa) y crítica (partes de los Andes) (Dinerstein, 1995: mapa 6). Otro estudio reciente (ver Biodiversity Support Program, 1995) llega a las mismas conclusiones.

De acuerdo con Davis *et al.* (1997), en Venezuela se encuentran tres importantes centros de diversidad vegetal: la totalidad de la Cordillera de la Costa (con aproximadamente 5.000 especies de plantas, con una taza de endemismo del 10%), la región de Pantepui (con aproximadamente 2.300-3.000 especies de plantas con un 65% endemismo), de la cual comparte una pequeña fracción con Brasil y Guyana, y el Alto Río Negro (con 15.000-21.000 especies, con insuficiente información para estimar niveles de endemismo), que comparte con Brasil y con Colombia. Otro centro de diversidad, la Sierra Nevada de Santa Marta (con más de 2.000 especies y

un alto nivel de endemismo), aunque se encuentra en su totalidad en territorio colombiano, está en la parte sur de la península de la Guajira a pocos kilómetros de la frontera colombo-venezolana.

También se ha presentado evidencia, en un análisis de vacíos en la información botánica en América Latina y el Caribe (Olson *et al.*, 1997), que indica que el conocimiento botánico acerca de las diferentes ecoregiones de Venezuela varía desde pobre (los bosques húmedos del Catatumbo), muy bajo a bajo (los Andes), moderado (la Cordillera de la costa y la alta Guayana), suficiente (la Gran Sabana), hasta bueno (los Llanos y las sabanas amazónicas, aunque, en el caso de los Llanos, la información hasta ha poco estaba dispersa y parcialmente inaccesible).

En resumen, apartando ciertas regiones del país que, en general, no se consideran que estén bajo peligro inminente (la Guayana) o se consideran relativamente estables (Los Llanos), existen regiones donde se solapan y confabulan tres categorías: prominencia global desde el punto de vista de su biodiversidad, la más alta prioridad o alta prioridad de conservación a nivel regional, donde el vacío de información botánica es lo suficientemente amplio como para impedir su adecuada conservación, y que se consideran centros de diversidad de plantas. Entre estas tenemos Los Andes y la Cordillera de la Costa.

Pero no debemos olvidar regiones del país que "no se consideran que estén bajo peligro inminente" o "se consideran relativamente estables". La Guayana venezolana se enfrenta con graves problemas de conservación en la Reserva Forestal del Imataca (Aymard, 1987; Miranda *et al.*, 1998; Lozada, 2007), la degradación ambiental en parques nacionales (efectos negativos del turismo en la Gran Sabana y el impacto de la minería ilegal en el Cerro Aracamuni, Yapacana, la Neblina y otros tepuyes) y en los alrededores de centros poblados (sobre todo aquellos establecidos en comunidades biológicas de alto endemismo, como ocurre en Puerto Ayacucho y las famosas lajas situadas a sus alrededores). Los llanos, igualmente, enfrentan numerosos peligros desde el punto de vista de la conservación, sobre todo por la tala y la quema indiscriminada, la contaminación por parte de la industria petrolera, así como la destrucción de hábitats particulares como los morichales y otros bosques de galería.

Estrategias

Últimamente se han propuesto numerosas alternativas para el uso racional y sustentable de la biodiversidad mundial, especialmente aquella de los trópicos. Algunas se relacionan al uso de los productos forestales no maderables (Nepstad & Schwartzman, 1992; Panayotou & Ashton, 1992),

los cuales ofrecen soluciones concretas, pero sólo para una porción de la población. Aún si fueran una alternativa más prometedora, sólo se han tomado pasos incipientes para estudiar la biología de las plantas que dan origen a estos recursos como para aprovecharlos racionalmente (Romero, 1993, 1996, 1997; Peters, 1996). Otras alternativas están relacionadas con el aprovechamiento de la biodiversidad para mejorar cosechas a través de la ingeniería genética, para identificar y extraer compuestos bioactivos para la medicina moderna y otras aplicaciones de tecnología avanzada. No obstante, esta tecnología, debido a su alto costo, escapa cada vez más a la realidad económica de las naciones que tienen la biodiversidad. Por otro lado, hasta recientemente los que manejan la tecnología no han compartido los beneficios derivados de su aplicación a la biodiversidad, lo cual agranda la brecha entre aquellos que tienen la biodiversidad, en general países subdesarrollados con un alto índice de pobreza, y los que tienen la tecnología para aprovecharla, en su mayoría países desarrollados en general con poca pobreza.

¿Cómo resolvemos esta paradoja? En un principio muchas iniciativas enfatizaron el rescate de la diversidad biológica *ex situ*, y se crearon bancos de semillas y de tejidos, pero sin establecerse principios de manejo y derechos de propiedad de dichos recursos. Esta iniciativa logró algunas metas a corto plazo, como fue salvar algunas especies en peligro de extinción (Adams & Adams, 1992) y establecer ciertas reglas de conducta en la recolección y transferencia de biodiversidad (FAO, 1994), pero desafortunadamente no pudo resolver el desequilibrio en el reparto de los beneficios económicos. En la pasada década de los noventa surgieron otras iniciativas más progresistas, entre ellas la firma de la Convención sobre Diversidad Biológica en Río de Janeiro (Reid *et al.*, 1993: 303-324) y la firma de un convenio entre Costa Rica y la compañía farmacéutica Merck (Laird, 1993), que contemplan el establecimiento de derechos de propiedad y el reparto equitativo de ganancias. Así mismo, instituciones como los Jardines Reales de Kew, en Inglaterra (Anónimo, 1996, 1997), y el más reciente banco de semillas en Noruega (Charles, 2006), han atraído fondos millonarios para establecer nuevas colecciones de semillas para el "beneficio de la humanidad". Antecedentes indican que países ricos en biodiversidad deben actuar con cautela ante este tipo de proyectos y al mismo tiempo crear sus propias colecciones de germoplasma (Brockway, 1979), tal y como ha hecho Venezuela con la creación del Centro Nacional de Conservación de Recursos Fitogenéticos en Maracay.

Es lamentable que hasta ahora no ha habido una gestión activa para establecer un diálogo concreto entre aquellos países que tienen la biodiversidad y los que tienen la tecnología para utilizarla, con miras

a un aprovechamiento sustentable de la biodiversidad: poco se va a avanzar sin un entendimiento entre estos dos bandos, que permita la transferencia de fondos de los países desarrollados hacia los no desarrollados y la utilización racional de estos fondos en proyectos conservacionistas. Estos proyectos no sólo deberían resguardar la biodiversidad sino también generar ingresos económicos y ganancias para las poblaciones locales, de manera que éstas tengan incentivos para ser conservacionistas. Aquí sería relevante citar a Edward O. Wilson, uno de los pioneros en la defensa de la biodiversidad, que claramente establece la relación entre el deseo de resguardar la naturaleza y los beneficios que de ella podamos obtener:

“La única manera que la ética conservacionista funcione es ligarla al razonamiento egoista.... Un componente esencial de esta fórmula es el principio que la gente conservará [recursos naturales] ferozmente si éstos proveen una ganancia material para ellos....” (Wilson, 1984).

Como se mencionó en la introducción, el volumen de información sobre la conservación es tal que llega a ser abrumador. Sin embargo, para el caso particular de Venezuela, el análisis de las estrategias para la conservación de la diversidad vegetal se facilitaría si dividimos el país en diferentes regiones. Indudablemente hay diversos factores que amenazan la biodiversidad de todo el país, tal como la tala y la quema indiscriminadas, sobre todo para abrir camino a la agricultura y a la ganadería así como a desarrollos urbanísticos y turísticos, la contaminación de cuerpos de agua y la extracción legal e ilegal de maderas y plantas ornamentales e, inclusive, la imponente amenaza de cambios climáticos globales (Harte *et al.*, 1992; Myers, 1992 y otras referencias en Peters & Lovejoy, 1992; ver también Manara, 1996), pero la diversidad en formaciones vegetales, la distribución de recursos naturales renovables y no renovables, la distribución y el tamaño de áreas bajo régimen administrativo especial, la densidad poblacional y la presencia de etnias indígenas son, entre otros, factores que crean sinergias que pueden afectar tanto positiva como negativamente la gestión conservacionista.

Por ejemplo, la región de Venezuela al sur del Orinoco, que se conoce como la Guayana venezolana, enfrenta a una realidad conservacionista bastante diferente al resto del país ya que tiene:

- 453.950 km², o cerca de la mitad del territorio nacional, con sólo 1.141.205 habitantes, ó 2.5 habitantes por km², comparado con 37 habitantes por km² presentes en el resto del territorio nacional (Huber, 1995a);
- El mayor porcentaje de las ABRAE del país, con siete parques nacionales, 29 monumentos naturales y dos reservas de biosfera, con un total de 201.217 km² que representa (descartando áreas bajo diferentes categorías de protección que se

solapan) el 15% de esta región y casi el 31% del territorio nacional, a los que debemos añadir cuatro reservas y siete lotes forestales, con aproximadamente 113.492 km² adicionales (Huber, 1995b);

- Cerca de 9.400 especies de plantas vasculares, o dos terceras partes del total de las especies registradas en Venezuela, con un alto grado de endemismo (Berry *et al.*, 1995) y alta diversidad beta (Aymard *et al.*, 2009);
- De las 24 etnias presentes en Venezuela, 16 se encuentran en la Guayana (OCEI, 1995);
- La mayor fuente de agua dulce para el país (ver referencias en Weibezahn *et al.*, 1990);
- La mayor reserva de maderas del país (Miranda *et al.*, 1998);
- Las mayores reservas del país de oro, diamante, hierro, bauxita y otros minerales estratégicos (U.S.G.S. & C.V.G.-TECMIN, 1993; Sidder *et al.*, 1995).

Las características muy especiales de la Venezuela al sur del Orinoco sugieren que los esfuerzos enfocados hacia la conservación de la diversidad vegetal deben ser diferentes a los aplicados al norte del Orinoco. Estos deben enfatizar:

El resguardo de las ABRAE ya establecidas, con la preparación de planes de manejo para aquellas que no los tengan y a través de un programa de vigilancia que incorpore personal proveniente de las poblaciones locales que sean especialmente entrenados para este propósito;

El aprovechamiento de los recursos forestales no maderables, a través de programas de manejo racional de reservas de extracción. Entre estos recursos se destacan las plantas medicinales, sobre todo aquellas que sirvan para tratar infecciones, problemas gastrointestinales, parásitos (ecto- y endoparásitos) y otras afecciones menores para las cuales pareciera haber no sólo un mayor número de compuestos activos sino también en buen mercado local que, por su alto costo, no tiene acceso a medicamentos de la industria nacional e internacional, pero que a su vez no son del interés de las grandes compañías farmacéuticas transnacionales porque no generan grandes ganancias;

El turismo ecológico

Aunque los recursos mineros y forestales de la región hasta ahora no explotados llegarán tarde o temprano a ser aprovechados, este aprovechamiento deberá esperar programas de manejo y tecnologías que minimicen su impacto sobre la biodiversidad y las poblaciones indígenas. Por ejemplo, la minería ilegal en el estado Amazonas, además de causar estragos ambientales a nivel local, también ha causado considerables daños a diferentes etnias indígenas. No sólo se han reportado efectos directos,

tales como atropellos contra indígenas por parte de mineros de otros países (Colombia y Brasil), sino efectos indirectos que hasta ahora poco se han mencionado en la literatura. En el estado Amazonas, donde, fuera de Puerto Ayacucho y su área de influencia, los recursos alimentarios son la principal limitante para la población, el poder de compra de la mineros ilegales es desproporcionalmente mucho más alto que el de la población local, y con frecuencia productos alimenticios provenientes del norte del país, vía Puerto Ayacucho, se desvían hacia las minas en vez de llegar a los centros poblados del interior de estado. Igualmente, la producción local de alimentos también se destina a las minas con la consecuente disminución de la oferta de ciertos productos (por ejemplo, mañoco) al resto del estado.

La conservación de la diversidad vegetal de la Venezuela al norte del Orinoco también requiere de un nuevo paradigma. Este debe incluir:

- La conservación de la biodiversidad en parques nacionales y otras áreas bajo régimen administrativo especial, incorporando programas de educación ambiental que permitan concienciar al venezolano sobre el valor de estas áreas para el futuro del país;
- La estricta aplicación de las muchas leyes de protección del ambiente con que cuenta Venezuela;
- Un mejor control de incendios en bosques y sabanas;
- La introducción de nuevas tecnologías a la agricultura y a la ganadería que minimicen la incorporación de áreas ocupadas por bosques y otros tipos de vegetación natural a estas actividades;
- Promover la propagación de especies de importancia ornamental, como las bromelias, los helechos, las heliconias, las orquídeas, y los Cactus y otras plantas suculentas, así como también las Zamias (*Zamiaceae*) y algunas especies de palmas que, de otra forma, son colectadas en la naturaleza y con frecuencia comercializadas a nivel nacional e internacional, diezmando y a veces eliminando totalmente las poblaciones silvestres de estas plantas;
- Manejo racional de reservas y lotes forestales. Evidencia científica indica que las explotaciones forestales no son incompatibles con la conservación (Hartshorn, 1996);
- Incentivos a entes privados para la protección y recuperación de lotes boscosos como se han sugerido para la conservación de la fauna silvestre en los llanos venezolanos (Hoogesteijn & Chapman, 1997), sobre todo alrededor de ABRAEs.

En muchos casos la degradación ambiental es inevitable, o ha alcanzado tal estado que no es posi-

ble revertirla, y tenemos que enfrentar la realidad de la fragmentación de ambientes naturales. Para el manejo de una naturaleza fragmentada contamos con el marco teórico generado por la ecología de paisajes ("landscape ecology"; ver Zonneveld & Forman, 1990; Forman, 1995), que debemos incorporar a nuestros planes de manejo de gran parte de la Venezuela al norte del Orinoco.

Por último, en Venezuela se puede apreciar un claro deterioro en las instituciones dedicadas a estudios taxonómicos de nuestra flora y fauna. Tampoco ha habido un esfuerzo claro y coherente para el manejo de nuestra biodiversidad, incluyendo campañas de educación ambiental, la búsqueda de diálogos con países y/o compañías que puedan proveer fondos y tecnología y especialmente el entrenamiento de personal calificado. Este escenario debe cambiar en el futuro inmediato si es que esperamos establecer un aprovechamiento sustentable de estos recursos.

AGRADECIMIENTOS

El autor da las gracias al editor de esta compilación, Gerardo Aymard, por su paciencia y su labor editorial, a Nidia Cuello por la revisión del manuscrito y a Irina Ferreras por toda su ayuda.

BIBLIOGRAFÍA

- Adams, R. P. & J. E. Adams (Eds.). 1992. *Conservation of Plant Genes*. Academic Press, Inc., San Diego, California.
- Aguilera, M., A. Azócar & E. González Giménez (Eds.). 2003. *Biodiversidad en Venezuela I-II*. Fundación Polar, Ministerio de Ciencia y Tecnología, Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación, Caracas.
- Ahti, T. 1977. *Lichens of the boreal coniferous zone*. Pp 147-181 In: *Lichen Ecology*, M. R. D. Seaward (Ed.), Academic Press, London.
- Anónimo. 1996. £21.6 million grant floats botanical ark. *Kew Scientist* 9: 1.
- _____. 1997. Welcome grant for seed bank. *Kew Scientist* 11: 1.
- _____. 1999. Shaman loses its magic. *The Economist* (London) 350, número 8107: 77.
- Atran, S. 1985. The nature of folk-botanical life forms. *Amer. Anthropol.* 87: 298-315.
- Aymard, G., R. Schargel, P. Berry y B. Stergios. 2009. Estudio de los suelos y la vegetación (estructura, composición florística y diversidad) en bosques macrotérmicos no-inundables, estado Amazonas, Venezuela (aprox. 01° 30' 05" 55' N; 66° 00'- 67° 50' O). *Biollania* (Edic. Esp.) 9: 6-251.
- _____. 1987. Observaciones sobre el estado de la vegetación en las concesiones mineras al noroeste de La Clarita (06° 13' N; 61° 26' O) Dtto. Sifontes. Estado Bolívar, Venezuela. Bol Téc. Programa de R.N.R. (UNELLEZ-Guanare) 7(13): 69-96.
- Baldwin, A. D. & C. Pletsch (Eds.). 1994. *Beyond Preservation*. University of Minnesota Press, Minneapolis.

- Balick, M. & R. Mendelsohn. 1992. Assessing the economic value of traditional medicine from tropical rainforests. *Conserv. Biol.* 6: 32-39.
- Berry, P. E., O. Huber & B. K. Holst. 1995. Pp. 161-191. In: *Flora of the Venezuelan Guayana*, Vol. 1. P. E. Berry, B. K. Holst & K. Yatskievych (Eds.), Missouri Botanical Garden, St. Louis, & Timber Press, Portland, Oregon.
- BHL (Biodiversity Heritage Library). 2010. www.biodiversitylibrary.org (consultada el 15 noviembre 2010).
- Black, H. 1999. Phytoremediation: a growing field with some concerns. *Scientist* 13, 5: 1, 6.
- Biodiversity Support Program, Conservation International, The Nature Conservancy, Wildlife Conservation Society, World Resources Institute, World Wildlife Fund. 1995. A regional Analysis of Geographical Priorities for Biodiversity Conservation in Latin America and the Caribbean. The Biodiversity Support Group, USAID, Washington, D.C.
- Black, H. 1999. Phytoremediation: a growing field with some concerns. *Scientist* 13, 5: 1, 6.
- Brockway, L. H. 1979. Science and Colonial Expansion: the Role of the British Royal Botanic Gardens. Academic Press, New York.
- Burk, D. L., K. Barovsky & G. H. Monroy. 1993. Biodiversity and biotechnology. *Science* 260: 1900-1901.
- Carnevali, G. & G. A. Romero. 1996. Regional plan for the Orchidaceae of the Guayana Region. Pp 73-79. In: *Orchid Action Plan*, E. Hágsater & V. Dumont (Eds.), International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources, Geneve, Switzerland.
- Central Intelligence Agency. 2010. The World Factbook. www.cia.gov/library/publications/the-world-factbook/index.html (consultada 10 de noviembre 2010).
- Charles, D. 2006. A "forever" seed bank takes root in the arctic. *Science* 312: 1730-1731.
- Convención de la Diversidad Biológica (CBD). 2010. International Year of Biodiversity. www.cbd.int/2010 (consultada el 15 de noviembre 2010).
- Davies, S. D., V. H. Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villalobos, & A. C. Hamilton. 1997. Centres of Plant Biodiversity. Volumen 3: The Americas. World Wildlife Fund for Nature & The World Conservation Union, Cambridge, U.K.
- Dinerstein, E., D. M. Olson, D. J. Graham, A. L. Webster, S. A. Prim, M. P. Bookbinder & G. Ledec. 1995. A Conservation Assessment of the Terrestrial Ecoregions of Latin America and the Caribbean. The World Wildlife Fund and the World Bank, Washington, D.C.
- Dooge, J. C. I., G. T. Goodman, J. W. M. la Revière, J. Martin-Lefèvre, T. O'Riordan & F. Praderie (Eds.). 1992. An Agenda of Science for Environment and Development into the 21th Century. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- DeFilips, R. 1998. A new victorian age for biodiversity. *The Plant Press*, New Series 1, 6: 1, 6.
- Duno de Stefano, R., G. Aymard & O. Huber (Eds.). 2007. *Catálogo Anotado e ilustrado de la Flora Vascular de los Llanos de Venezuela*. Fudena-Fundación Polar, Caracas.
- _____, F. Stauffer, R. Riina, O. Huber, G. Aymard, O. Hokche, P. E. Berry & W. Meier 2009. Assessment of vascular plant diversity and endemism in Venezuela. *Candollea* 64: 203-212.
- Dressler, R. L. 1981. *The Orchids*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Durning, A. B. 1989. Poverty and the Environment: Reversing and Downward Spiral. *Worldwatch Paper* 92. Worldwatch Institute, Washington, D.C.
- Erwin, T. L. 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropods species. *Coleopt. Bull.* 36: 248-254.
- Food & Agriculture Organization (FAO). 1980. Food Balance Sheets, 1975-1977 Average, and per Capital Food Supplies. FAO, Rome.
- _____. 1994. International Code of Conduct for Plant Germplasm Collecting and Transfer. FaO, Rome.
- Forman, R. T. T. 1995. *Land Mosaics*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Gelfand, D. H. 1989. Taq DNA polimerase. Pp. 17-22, In: *PCR Technology*. H. A. Erlich (Ed.), M Stockton Press, New York.
- Gwinn, N. E. & C. A. Rinaldo. 2009. The Biodiversity Heritage Library: Sharing biodiversity with the world. *IFLA J.* 35: 25-34.
- Haworth, D. L., & M. T. Kalin-Arroyo. 1995. Magnitude and distribution of biodiversity. Pp. 107-191. In: *Global Biodiversity Assessment*. V. Heywood (Ed.), Cambridge University Press, Cambridge.
- Harte, J., M. Torn, & D. Jensen. 1992. The nature and consequences of indirect linkages between climate change and biological diversity. Pp. 325-343. In: *Global Warming and Biological Diversity*. R. L. Peters & T. E. Lovejoy (Eds.), Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Hartshorn, G. S. 1992. Possible efects of global warming on the biological diversity in tropical forests. Pp 137-146. In: *Global Warming and Biological Diversity*, R. L. Peters & T. E. Lovejoy (Eds.), Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- _____. 1996. Tropical forests: are conservation and forestry incompatible? *Selbyana* 17: 1-5.
- Heywood, V. H. (Ed.). 1993. *Flowering Plants of the World*. Oxford University Press, New York.
- _____. (Executive Editor). *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- _____. & I. Baste. 1995. Introducción. Pp. 1-19. In: *Global Biodiversity Assessment*. V. H. Heywood (Ed.), Cambridge University Press, Cambridge.
- Hoffmann, M. 2010. The Impact of Conservation on the Status of the World's Vertebrates. *Science* 330: 1503-1509.
- Hokche, O., P. E. Berry & O. Huber (Eds.). 2008. *Nuevo Catálogo de la Flora Vascular de Venezuela*. Fundación InstitutoBotánico de Venezuela Dr. Tobias Lasser, Caracas.
- HOLLIS. 2010. Harvard on Line Library Information System. hollis.harvard.edu (consultada noviembre 2010).
- Hoogesteijn, R. & C. A. Chapman. 1997. Large ranches as conservation tools in the Venezuelan Llanos. *Oryx* 31: 274-284.
- Huber, O. 1995a. Geographical and physical features. Pp. 1-61 In: *Flora of the Venezuelan Guayana*, Vol. 1. P. E. Berry, B. K. Holst & K. Yatskievych (Eds.), Missouri Botanical Garden, St. Louis, y Timber Press, Portland, Oregon.
- _____. 1995b. Conservation of the Venezuelan Guayana. Pp. 193-218. In: *Flora of the Venezuelan Guayana*, Vol. 1. P. E. Berry, B. K. Holst & K. Yatskievych (Eds.), Missouri Botanical Garden, St. Louis, & Timber Press, Portland, Oregon.
- _____. R. Duno, R. Riina, F. Stauffer, L. Pappaterra, A. Jiménez, S. Llamozas & G. Orsini. 1998. Estado Actual del

- Conocimiento de la Flora en Venezuela. Fundación Instituto Botánico de Venezuela, Caracas.
- Huston, M. A. 1994. Biological Diversity. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Index Mundi. 2011. Country comparison: population below poverty line. <http://www.indexmundi.com> (consultada 9 de enero 2011).
- Iturriaga, T., I. Pérez, N. Sanabria, O. Holmquist, L. Bracamonte & H. Urbina. 2000. Estado actual del conocimiento de la micobiotas en Venezuela. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables, Caracas.
- Kessing, F., L. K. Belden, P. Daszak, A. Dobson, C. D. Harvell, R. D. Holt, P. Hudson, A. Jolles, K. E. Jones, C. E. Mitchell, S. S. Myers, T. Bogich & R. S. Ostfeld. 2010. Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. *Nature* 468: 647-652.
- Kirch, P. V. 1996. Late Holocene human-induced modifications to a central Polynesian island ecosystem. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 93: 5296-5300.
- Janzen, D. H. 1981. The peak in North American ichneumonid species richness lies between 38° and 42°. *Biotropica* 6: 69-103.
- Laird, S. A. 1993. Contracts for biodiversity prospecting. Pp. 99-130. In: Biodiversity Prospecting. W. V. Reid et al., (Eds.). World Resources Institute, Washington, D.C.
- Lasso, C. A., J. S. Usma, F. Trujillo & A. Rial (Eds.). 2010. Biodiversidad de la Cuenca del Orinoco: Bases Científicas para la Identificación de Áreas Prioritarias para la Conservación y Uso Sostenible de la Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia). Bogotá, D. C., Colombia.
- Latin American and Caribbean Commission on Development and Environment. 1990. Our Own Agenda. Inter-American Development Bank & United Nations Development Programme, Washington and New York.
- Lincoln, R., G. Boxshall & P. Clark. 1998. A Dictionary of Ecology and Systematics. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Llamoza, S., R. Duno de Stefano, W. Meir, R. Riina, Fred Stauffer, G. Aymard, O. Huber & R. Ortiz. 2003. Libro Rojo de la Flora Venezolana. Provita, Fundación Polar, Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobias Lasser, Caracas.
- Loening, L. J., A. R. Cardozo & M. Markussen. 2002. Pobreza, deforestación y perdida de la biodiversidad en Guatemala. *Rev. Guatemalensis* 5, No. 2: 67-109.
- Lozada, J. R. 2007. Situación actual y perspectivas del manejo de recursos forestales en Venezuela. *Rev. Forest. Venez.* 51: 195-218.
- Manara, B. 1996. Plantas Andinas en el Avila. Fundarte, Caracas, Venezuela.
- MARNR. 2001. Estrategia Nacional Sobre Diversidad Biológica y su Plan de Acción. República Bolivariana de Venezuela, Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales, Oficina Nacional de Diversidad Biológica, Caracas.
- Mechaber, W. L., D. B. Marshall, R. A. Mechaber, R. T. Jobe, & F. S. Chew. 1996. Mapping leaf surface landscapes. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 93: 4600-4603.
- Miranda, M., A. Blanco-Uribe, L. Hernández, J. Ochoa & E. Yerena. 1998. No Todo lo que brilla es oro: Hacia un nuevo equilibrio entre conservación y desarrollo en las últimas fronteras forestales de Venezuela. World Resources Institute, Washington.
- Mullis, F. A. & F. A. Falona. 1987. Specific synthesis of DNA in vitro via a polymerase-catalyzed chain reaction. *Meth. Enzym.* 155: 355-350.
- Myers, J. P. & R. T. Lester. 1992. Double jeopardy for migrating animals: multiple hits and resource asynchrony. Pp. 193-200. In: Global Warming and Biological Diversity. R. L. Peters & T. E. Lovejoy (Eds.), Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Myers, N. 1992. Synergisms: joint effects of climate change and other forms of habitat destruction. Pp. 344-354. In: Global Warming and Biological Diversity . R. L. Peters & T. E. Lovejoy (Eds.), Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Nepstad, D. C. & S. Schwartzman. 1992. Non-timber Products from tropical forests. *Adv. Econ. Bot.* 9: 1-164.
- OCEI. 1995. Censo Indígena de Venezuela 1992. tomo II: Nomenclador de Asentamientos. Oficina Central de Estadística e Informática, Caracas.
- Olson, D., E. Dinerstein, G. Castro & E. Maravi. 1997. Identifying Gaps in Botanical Information for Biodiversity Conservation in Latin America and the Caribbean. World Wildlife Funds, Washington, D.C.
- Panayotou, T. & P. S. Ashton. 1992. Not by Timber Alone. Island Press, Washington, D.C.
- Pearce, D. & S. Puroshothaman. 1995. The economic value of plant-based pharmaceuticals. Pp. 127-138. In: Intellectual Property Rights and Biological Conservation. T. Swanson (Ed.), Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Peters, C. M. 1996. The Ecology and Management of Non-timber Forest Products. World Bank Technical Paper Number 322. The World Bank, Washington, D.C.
- Peters, R. L. & T. E. Lovejoy (Eds.). 1992. Global Warming and Biological Diversity. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- _____. 1992. Conservation of Biological diversity in the face of climate change. Pp. 15-30. In: Global Warming and Biological Diversity. R. L. Peters & T. E. Lovejoy (Eds.), Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Pollack, A. 1999. Shaman says it is exiting drug business. *The New York Times*, martes 2 febrero, vol. 148, número 51.421: C9.
- Procter, D. L. C. 1984. Towards a biogeography of free-living soil nematodes I. Changing species richness, diversity, and densities with changing latitude. *J. Biogeogr.* 11: 103-117.
- Real Academia Española. 1992. Diccionario de la Lengua Española, 21 ed. Editorial Espasa Calpe, Madrid.
- Redford, K. H. & C. Padoch (Eds.). 1992. Conservation of Neotropical Forests. Columbia University Press.
- Reid, W. V., S. A. Laird, C. A. Meyer, R. Gámez, A. Sittenfeld, Daniel H. Janzen, M. A. Gollin, & C. Juma. 1993. Biodiversity Prospecting. World Resources Institute, Washington, D.C.
- Ricklefs, R. E. 2006. Evolutionary diversification and the origin of the diversity-environment relationship. *Ecology (Supl.)* 87(7): S3-S13.
- _____. 2005. Historical and ecological dimensions of global patterns in plant diversity. *Biologiske Skrifter* 55: 583-603.
- _____. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7: 1-15.
- Rinaldo, C. 2009. The Biodiversity Heritage Library: exposing the taxonomic literature. *J. Agric. & Food Inf.* 10: 259-265.
- Rodríguez, G. & N. Rodríguez. 2010. The World Population Clock. Office of Population Research, Princeton Universi-

- ty.opr.princeton.edu/popclock (consultada 15 diciembre 2010).
- Rodríguez, J.P., F. Rojas-Suárez & D. GiraldoHernández (Eds.). 2010. Libro Rojo de los Ecosistemas Terrestres de Venezuela. Provita, Shell Venezuela, Lenovo (Venezuela). Caracas, Venezuela.
- Romero, G. A. 1993. Biología del Mamure: un recurso de la biodiversidad Amazónica. Ambiente (Caracas) 47: 34.
- _____. & P. E. Berry. 1996. The biology of Mamure, *Heteropsispruceana* Schott (Araceae). Pp. 183-185. In: Richard Spruce, M. R. D. Seaward & S. M. D. FitzGerald (Eds.), Royal Botanic Gardens, Kew.
- _____. 1997. Biología de las plantas de uso artesanal en el Estado Amazonas II. Los matapalos [*Clusia* spp. (Clusiaceae) & *Norantea guianensis* Aubl. (Marcgraviaceae)]. Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo: Estrategia Nacional de Biodiversidad, Generación y Transferencia de Tecnología sobre Plantas Útiles del Estado Amazonas y Sistemas de Producción Indígenas. Servicio Autónomo de Desarrollo Ambiental del Estado Amazonas-PNUD, Puerto Ayacucho, Amazonas.
- _____. 1998. Marco conceptual sobre la biodiversidadbiológica. Pp. 9-15. En: Diversidad Biológica en Amazonas [Bases para una Estrategia de Gestión]. J. Esteves & D. A. Dumith (Eds.), SADA-Amazonas, PNUD, Fundación Polar, Caracas.
- Saiki, R. K. 1989. The design and optimization of the PCR. Pp. 7-16. In: PCR Technology. H. A. Erlich (Ed.), M Stockton Press, New York.
- Schemo, D. J. 1999. Why eco-tourists are shunning Brazil. The New York Times, domingo 24 de enero. Volumen 148, número 51.412: 5, 3.
- Schlüter, R. E. 1984. The tree that changed the world in one century. Arnoldia 44(2): 2-16.
- Sidder, G. B., A. E. García & J. W. Stoeser (Eds.). 1993. Geology and Mineral Deposits of the Venezuelan Guayana Shield. U. S. Geological Survey Bulletin 2124. United States Government Printing Office, Washington, D.C.
- Scott, P. (Ed.). 1974. The World Atlas of Birds. Crescent, New York.
- Soulé, M. E. (Ed.). 1986. Conservation Biology. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Steinhauer, J. 1999. A rise in allergies to latex threatens medical workers. The New York Times, domingo 7 marzo, volumen 148, número 51.454: 1, 28.
- Stone, R. 1993. Plant genes: must firms pay to play? Science 261: 1107.
- Stuart C. T. & M. A. Rex. 1989. A latitudinal gradient in deep-sea gastropod diversity. Amer. Zool. 29: 26.
- Swannell, J. (Ed.). 1993. The Oxford Modern English Dictionary. The Clarendon Press, Oxford.
- United States Geological Survey & Corporación Venezolana de Guayana, Técnica Minera (Eds.). 1993. Geology and Mineral Resource Assessment of the Venezuelan Guayana Shield. U.S. Geological Survey Bulletin 2062. United States Government Printing Office, Washington, D.C.
- Val, A. L. & V. M. F. de Almeida-Val. 1995. Fishes of the Amazon and their environment. Springer-Verlag, Berlin.
- Vitousek, P. M., P. A. Ehrlich & P. Matson. 1986. Human appropriation of the products of photosynthesis. BioScience 36: 368-373.
- Weibezahn, F. H., H. Alvarez & W. M. Lewis, Jr. (Eds.). 1990. El Río Orinoco como ecosistema. Impresos Rubel, C.A., Caracas.
- Weisbrodt, M., L. Sandoval & D. Rosnick. 2006. Poverty rates in Venezuela: getting the numbers right. Center for Economic and Policy Research, May 1-10. www.globalexchange.org/countries/americas/venezuela/venezuelan_poverty_rates_2006_05.pdf (consultada 10 noviembre 2010).
- Wilson, E. O. 1984. Biophilia. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Zonneveld, I. S. & R. T. T. Forman. 1990. Changing Landscapes: an Ecological Perspective. Springer-Verlag, New York.

ESTADO DE CONSERVACION DE LOS BOSQUES Y OTRAS FORMACIONES VEGETALES EN VENEZUELA

Yamil Madi¹, José Vázquez¹, Adrian León¹ y Jean Rodrígues¹

INTRODUCCIÓN

La continua pérdida de diversidad biológica a nivel mundial (Freeman & Herron, 2002; González *et al.*, 2011; McGill, 2011), pone en serio peligro la capacidad de las comunidades vegetales de proveer sus servicios al medio ambiente (Larson *et al.*, 2007; Keesing *et al.*, 2010) y resalta la urgente necesidad de mejorar la gestión ambiental a todos los niveles (Lambin & Meyfroidt, 2010; Meyfroidt *et al.*, 2010). En Venezuela, es notable el hecho de que la información actualizada del estado de conservación de los hábitats y ecosistemas, sus usos y grados de amenaza, se encuentra dispersa o inexistente (FAO/TCP/RLA/0160, 1993; Aguilera *et al.*, 2003; Madi *et al.*, 2010a), lo cual impide tener una visión rápida y global acerca de la fragmentación, degradación o pérdida directa de los hábitats (Caughley & Gunn, 1996; Nebel & Wright, 1999; Freeman & Herron, 2002; Rodríguez & Rojas-Suárez, 2008). Situación que complica la elaboración, seguimiento y análisis de los planes y políticas que se implementan para su manejo y preservación, tanto a nivel nacional como regional o local.

Para superar esto, es necesario desarrollar indicadores confiables y de fácil manejo, que permitan la adquisición de información asociada al estado de conservación de la biodiversidad al nivel de hábitats y ecosistemas, que aporten tanto la toma de decisiones en gestión ambiental como la elaboración y seguimiento del impacto de las políticas públicas sobre la biodiversidad y las poblaciones humanas.

En este sentido y siendo la vegetación el reflejo de múltiples factores que afectan la dinámica de los ecosistemas, (uno de los rasgos más visibles en la ecología del paisaje y además formar parte conspicua de la cobertura terrestre), no es de sorprender que sea comúnmente utilizada como un indicador del estado de los ecosistemas y del ambiente (Chacón-Moreno, 2010), y es por ello que pudo elaborarse un indicador confiable de la pérdida de hábitats y ecosistemas a partir de las **alteraciones en las formaciones vegetales**, por cuanto estas representaran la pérdida y/o el grado de intervención de esos hábitats y ecosistemas (Madi *et al.*, 2010a).

El cálculo del indicador implica que a partir del estado inicial de una formación vegetal caracterizada y espacialmente delimitada (sabana, bosque u otra), se pueden determinar cambios en su estructura como consecuencia de la actividad humana, tales como modificaciones en la composición, abundancia o riqueza de especies, y complementando esta

información, con la magnitud del área afectada (modificaciones del área original de cobertura), y una caracterización espacial del patrón de modificación que puede indicar fragmentación, efectos de borde y otros eventos, se puede obtener una escala cualitativa y/o cuantitativa (según la calidad y cantidad de información disponible por formación vegetal), que permitirá comparar su estado inicial con su nuevo estado. En esta escala mientras mayor diferencia haya entre estos estados, mayor será su Grado de Intervención (GDI) y por ende menor el estado de conservación del hábitat que refleja.

En Venezuela, actualmente existe abundante información acerca de las formaciones vegetales a nivel nacional, entre los más importantes referentes cartográficos (a escala 1:250.000) se encuentran los generados por el MARNR (actual Ministerio del Poder Popular para el Ambiente-MPPA), los cuales se conocen como: 1- "Los Sistemas Ambientales Venezolanos" o SAV (MARNR, 1982; MARNR, 1982b), información que fue digitalizada por Madi *et al.* (2009), 2- La serie de Mapas de la Vegetación Actual de Venezuela al norte del Orinoco elaborados por Delfina Rodríguez y Américo Catalán (MARNR, 1993; MARNR, 1995; MARNR, 1997), también digitalizados por el MPPA (2006) y 3-El proyecto: Manejo de Recursos Naturales y Ordenamiento Territorial-MARNOT (MINAMB, 2006a) disponibles en el Sistema de Información Geográfica para la Ordenación del Territorio-SIGOT (MPPA, 2008).

Basados en estos conceptos e insumos se desarrolló una herramienta conceptual y cartográfica, que trata de reflejar de forma sistemática los GDI de los hábitats y ecosistemas de Venezuela, en función de las alteraciones en las formaciones vegetales a una escala 1:250.000, la cual permitirá la realización de estudios más detallados, mediante el uso de fuentes de información básica de fácil acceso tales como: 1- Imágenes de satélite, mapas y ortofotomapas del Instituto Geográfico de Venezuela Simón Bolívar (IGVSB), 2- Las Estadísticas Forestales e información general disponible en publicaciones como las revista del Servicio Autónomo Forestal Venezolano-(MARNR, 1994; MINAMB, 2000), 3-Los Anuarios del MINAMB (2006b) y del MPPA (2007), 4- Las publicaciones del Balance Ambiental de Venezuela (MARNR, 1995; MARNR, 1996), 5-La actualización de los inventarios de vegetación como el que se realiza actualmente desde el MPPA y 6-Páginas de Internet certificadas como: las de

¹Ministerio del Poder Popular para el Ambiente, Oficina de Análisis Estratégico, Coordinación de Análisis de Impacto de las Políticas Públicas Ambientales, Centro Simón Bolívar Torre Sur, P. 29, Caracas. Telf.: 0212-4081721, email: ymadi@minamb.gob.ve

INPARQUES, Parkswatch y Google Earth, entre otras fuentes.

En este trabajo se presenta una estimación del estado actual de conservación de los bosques y otras formaciones vegetales ubicados al norte y sur del Orinoco, un estudio del estado de conservación de algunos de los Parques Nacionales y los Monumentos Naturales más emblemáticos del país, y un análisis de tendencias mediante el que se generaron algunos escenarios del futuro estado de conservación de esas formaciones vegetales.

Antecedentes

Como antecedente a este trabajo se debe mencionar el “Mapa de Vegetación de Venezuela” de Huber y Alarcón (1988) que establece en su leyenda una categoría particular denominada **Áreas Intervenidas**, para aquellas zonas que presentaban cambios de tal magnitud en la estructura, composición y/o proporción de especies en relación a las formaciones vegetales originales, que estas ya no eran reconocibles, por lo cual sólo se les asignó una categoría de uso: agropecuario, urbano u otros (Madi *et al.*, 2010a). Estas áreas cubrían para 1988 un estimado de 101.218 km² (planos) mientras que para 2007, se estimaron en 148.860 km² en la última versión del Mapa de Vegetación de Venezuela denominada “Paisajes Vegetales” que se esperaba publicar en 2007 en el “Atlas de Venezuela” del IGVSB (2007a). Esta cifra representa un incremento del 47% en 19 años, valores que representan un aumento de esta cobertura entre el 21% hasta el 31% en el territorio ubicado al norte del Orinoco (incluyendo el estado Delta Amacuro), y un incremento desde el 11% hasta el 16% sobre el total nacional.

Esta comparación ofrece una visualización rápida del impacto de las actividades humanas sobre las formaciones vegetales en lo que se refiere a: 1.- magnitud del efecto (extensión espacial y formaciones vegetales afectadas), 2.- causa de efecto (según el uso actual o histórico de la tierra), 3.- localización espacial, 4.- tiempo que han tomado los procesos de cambio por comparación entre ambos mapas y 5.-procesos asociados a la pérdida de comunidades, fragmentación de las formaciones vegetales, introducción de especies exóticas y/o extracción de especies.

Sin embargo, su escala espacial (1:2.000.000) y la manera como se elaboraron estos mapas a través de una respuesta binaria simple, donde la formación vegetal es: reconocible (1), o no reconocible (0), resulta poco detallada para las labores de gestión ambiental que actualmente realiza el MPPA. Es por ello, que se desarrolló esta nueva versión actualizada de la cartografía contentiva de información sobre el estado de conservación de las formaciones vegetales en un rango más detallado y a una mayor escala espacial 1:250.000 denominada: Grados de

Intervención de las Formaciones Vegetales en Venezuela que en esta segunda versión actualizada (Figura N° 2) a partir de la publicación de Madi *et al.* (2010a), fue utilizada en los diferentes análisis de estimación del estado de conservación de los bosques, otras formaciones vegetales y en el desarrollo de los escenarios que se presentan.

METODOLOGÍA:

Para reflejar de forma sistemática el estado de conservación de los habitats y ecosistemas de Venezuela mediante los GDI establecidos en función de las alteraciones en las formaciones vegetales, se recopiló la información documental y cartográfica del estado de conservación de las formaciones vegetales de las siguientes fuentes cartográficas:

El mapa de la “Vegetación Actual de Venezuela” 1979/1982 a escala 1:250.000, desarrollado por el proyecto VEN/79/001 “Los Sistemas Ambientales Venezolanos” (MARNR 1982a; MARNR 1982b) un producto que marcó un hito en la historia de los estudios de vegetación en Venezuela, al ser el primero en cubrir el territorio nacional a una escala de 1:250.000, apoyado en la interpretación de imágenes de satélites y en un intensivo trabajo de campo que incluyó vuelos de comprobación al norte y sur del Orinoco. Este producto, digitalizado por el MPPA a través del proyecto Sistemas Ecológicos de Venezuela (SEVe), como una capa en SIG con más de 8.694 polígonos (áreas) de información sobre formaciones vegetales (Madi *et al.*, 2009), fue utilizado como **marco de referencia y línea base** a partir del cual se actualizaron, evaluaron y caracterizaron por polígonos, las alteraciones en las formaciones vegetales a lo largo del tiempo en Venezuela.

Esta fuente de información original, además de contar con formaciones vegetales bien definidas, y espacialmente ubicadas, incluye un campo con información asociada a sus GDI con la siguiente leyenda: sin información, intervención moderada, moderada y fuerte e intervención fuerte, que fue utilizada como punto de partida para elaborar la actual clasificación mediante su comparación en SIG con:

La información digital (sin publicar) desarrollada a partir del mapa de vegetación a 1:250.000 al norte del Orinoco, elaborado por la Dirección de Vegetación en la Oficina de Diversidad Biológica del Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales Renovables (MARNR) en la década de los 90 del Siglo XX coordinado por Delfina Rodríguez y Américo Catalán y parcialmente publicado en cartas a escala 1:250.000 entre 1993 y 1997 (MARNR 1993; MARNR 1995; MARNR 1997) y digitalizados en una capa SIG por el MPPA (2006).

El Mapa de Vegetación al norte del Orinoco elaborado por el IGVSB del MPPA en el Proyecto MAR-

NOT (MINAMB, 2006a), sin publicar que contenía una leyenda más detallada que incluía: sin información, no aplica, sin intervención aparente, ligeramente intervenido, intervención moderada e intervención fuerte (ver figura N°1).

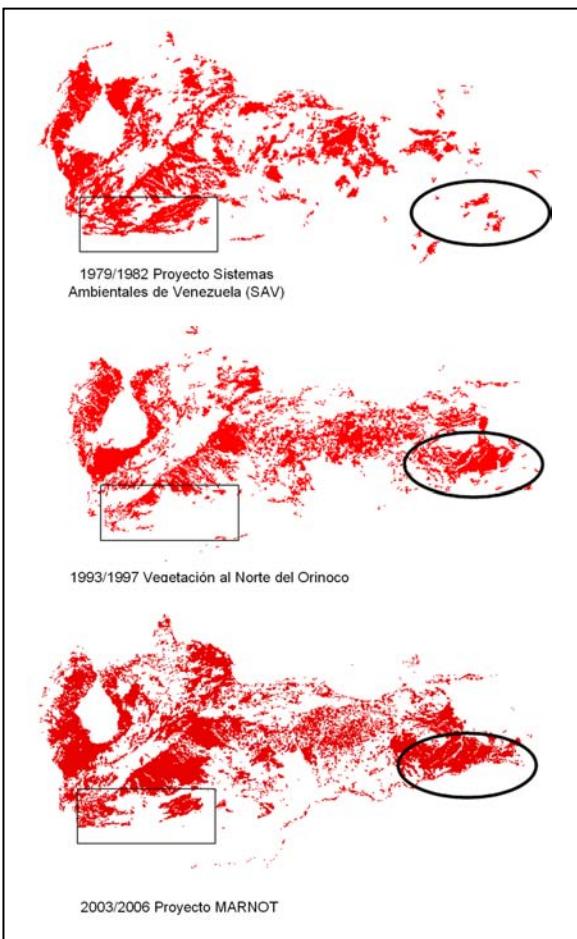


Figura 1. Comparación de los mapas de vegetación. Polígonos equivalentes al GDI 4, en los trabajos realizados a 1:250.000 por el Ministerio del Poder Popular para el Ambiente y utilizados como guía en este trabajo. Se resalta en el óvalo el registro de la continua expansión del área ocupada por las plantaciones forestales de Uverito (estados Anzoátegui y Monagas) datos útiles para estudios comparativos. El rectángulo resalta la existencia de algunas incongruencias entre los trabajos.

Mediante el empleo de la bibliografía especializada y utilizando el programa ESRI ® ArcMap 9.0 Lic Arc View 43452845 para la generación de capas en SIG se interpretaron imágenes de satélites Landsat 7 (2003) pertenecientes al proyecto SEVe (reasignadas al SIGOT-MPPA- 2008), imágenes Spot (2008) multiespectrales y pancromáticas, así como ortofotomapas e imágenes de alta resolución de uso restringido asociadas a otros proyectos y actividades regulares del MPPA, (ej. Las Cristinas de Crystallex, Minería Cuyuni, MPPA, 2008), se verificó la calidad y origen de la información y los conceptos utilizados en la escala de intervención asignada en estos

proyectos actualizando y ajustando la información y leyendas, se generaron nuevas poligonales actualizadas asociadas a usos urbanos, agrícolas, ganaderos y otros, las cuales fueron integradas a la capa de información en desarrollo que finalmente se denominó: Grados de Intervención de las Formaciones Vegetales en Venezuela.

La elaboración de equivalencias (realizada mediante la comparación de los porcentajes de áreas intervenidas dentro de cada poligonal en una muestra representativa de cada categoría), así como la actualización y ajuste a partir de las leyendas de los diferentes proyectos, se fundamento en la metodología del proyecto SAV.

Para cada GDI se determinaron niveles de alteraciones específicas en la estructura de las formaciones vegetales originales, por lo que se realizó una estimación de la extensión y/o distribución espacial de esas modificaciones (% de área perdida) dada la magnitud del trabajo (8.694 poligonales). Estos porcentajes por GDI se estimaron a partir del análisis de una muestra de polígonos considerados representativos de cada GDI. Posteriormente se calcularon las áreas asignadas a cada GDI en referencia a las formaciones vegetales a nivel nacional, al norte y sur del Orinoco, así como dentro de las poligonales de los Parques Nacionales y Monumentos Naturales, estableciendo el grado de protección efectiva que ofrecen estas figuras a las formaciones vegetales que contienen. Al estudiar los GDI se debe considerar que un área examinada a diferentes escalas expresara diferentes grados de detalle en los GDI, y por ende diferentes patrones de GDI por ejemplo: una plantación de coníferas en Uverito, sur de los estados Anzoátegui y Monagas, a escala 1:250.000 aparece con un uniforme GDI 4 pero si se detalla a 1:100.000 o 1:50.000 la misma área se fraccionara en GDI 5 para las áreas urbanas y de lotes de plantación y un GDI 2 o 3 en los caminos y cortafuegos entre los lotes donde se pueden encontrar formaciones de chaparro y mantecos (*Curatella americana* y *Byrsonima spp.*) además de los sistemas de sabanas asociadas a estas comunidades vegetales.

La determinación del estado actual de las formaciones vegetales, se realizó superponiendo las capas de información en SIG denominada Grados de Intervención de las Formaciones Vegetales en Venezuela con las capas de información en SIG contenidas en las principales propuestas de formaciones vegetales o elementos asociados en el país: Hueck (1960) citado en MARNR (1979), SAV (MARNR, 1982a, 1982b), Huber y Alarcón (1988) y Hábitats (IGVS, 2007b).

El cálculo del error en la estimación de los GDI de una formación boscosa en particular, es equivalente a la precisión con que se superponen ambas capas, depende de diversos factores como la escala cartográfica de los trabajos, la precisión manual del

personal que las elaboró y la calidad de la información disponible.

El coeficiente de variación de los datos digitalizados manualmente fue de +/- 0,0148 %, se calculó a partir de los valores de desviación estándar de la medición de una misma área en tres repeticiones de digitalización.

Con carácter experimental se calculó una posible fuente de error adicional, la cual consiste en superponer las capas de información equivalentes en GDI y determinando el coeficiente de variación, sin embargo dado la falta de información cartográfica e histórica precisa en lo referente a las siluetas de las poligonales a superponer, solo se trabajo con dos áreas de gran tamaño, por ello se considera que el valor obtenido para el coeficiente de variación de +/- 3,32 % solo es una guía de tendencia para las áreas superpuestas de mayor tamaño.

Como una estimación indirecta de deforestación, se elaboraron diversos escenarios del tiempo que tardaría el GDI 4 en cubrir el área correspondiente al sur del Orinoco, y a la superficie del país a partir de un análisis de tendencias basado en estimaciones de crecimiento. El primero aritmético mediante el incremento en GDI de un área idéntica por cada periodo de tiempo, el segundo exponencial, según los dos métodos:

1-La formula = $\ln(C_2/D_2)/\ln(1+E_2)$, donde C: es superficie total, D: es superficie cubierta por GDI 4 en t_0 , y E: es el porcentaje de incremento anual del área del GDI 4

Según el porcentaje de incremento del área del GDI 4 por dos períodos de tiempo 20 y 30 años. Datos que se estimaron a partir de comparaciones entre el área cubierta por este GDI 4 en 1988 y 2007 a escala 1:2.000.000 y entre 1982 y 2010 a escala 1:250.000.

Características generales del mapa.

La imagen cartográfica (Figura N° 2) y el mapa de Huber y Alarcón (1988) ofrecen una visualización rápida del impacto de las actividades humanas sobre las formaciones vegetales en lo que se refiere a magnitud del efecto, localización espacial, grado de pérdida o fragmentación de las formaciones vegetales originales, posible introducción de especies exóticas y otras características de interés para la conservación de la diversidad biológica y sus componentes.

La leyenda presenta una escala de 5 niveles en función de las alteraciones a la estructura de las formaciones vegetales originales, así como también una estimación de la extensión y/o distribución espacial de las modificaciones (% de área perdida o fragmentada) dentro de cada polígono. El estado de conservación de la biodiversidad en función de la pérdida de hábitats por modificaciones en las formaciones vegetales, se interpreto cualitativamente

mediante el uso de las siguientes escalas: para el grado uno (1) estado de conservación **Óptimo** o **Excelente**, para el grado (2) estado de conservación **Bueno**, así siguiendo esta secuencia los demás serían: 3 estado de conservación **Regular**, 4 estado de conservación **Pobre** y 5 estado de conservación **Muy pobre**. Originalmente se plantearon seis niveles pero no fue posible dividir la información correspondiente al nivel 3.

1.- **Excelente; sin intervención aparente.** Zonas donde la formación vegetal original no presenta cambios detectables en la mayoría del área, se estiman entre un 0 y un 5% como un máximo la perdida de área fragmentada o alterada dentro de estas poligonales y no se tiene registros de modificaciones significativas en composición y/o proporción de especies.

Estas áreas se encuentran únicamente al sur del río Orinoco y en su Delta, lo cual no implica la ausencia de otros tipos de afectación, está región experimenta diversos tipos de explotación minera (Berroterán, 2004) en más de 300 zonas registradas (MPPA, 2008), actividades que conllevan a: deforestación, perdida de suelos por erosión hídrica, sedimentación de cursos fluviales, contaminación química de los cuerpos de agua y de la fauna con mercurio, cianuro, cadmio, cobre y otros tóxicos, introducción de especies exóticas y eliminación de la fauna silvestre debido a las actividades de cacería y comercio ilegal entre otros factores de amenaza (Aymard, 1987; Nebel & Wright, 1999; Berroterán, 2004; Rodríguez y Rojas-Suárez, 2008).

Esta es el área mejor conservada del país, y una de las que alberga la mayor riqueza de especies, pero también es una de las más sensibles a las perturbaciones, especialmente las derivadas de la deforestación y la minería, una zona invaluable para el desarrollo sustentable como fuente de agua, energía hidroeléctrica y biodiversidad a todos los niveles: genes, especies, poblaciones, comunidades y ecosistemas, así como, por la diversidad cultural de las diferentes etnias que la habitan.

Según los escenarios de tendencia detallados más adelante, es un área con alto riesgo de experimentar grandes deforestaciones en los próximos 120 años por lo que es necesario implementar una visión de desarrollo sustentable con equidad y justicia social (Nebel & Wright, 1999; Berroterán, 2004; MPPA, 2010), el cual debería estar integrado a las expectativas de los diferentes actores nacionales y regionales que hacen vida en la zona y donde la transformación de la relación entre el ser humano y la naturaleza constituya un recurso para la vida (Fundación la Salle, 2010), de lo contrario se destruirá en pocas generaciones esta importante fuente de riqueza, aún antes de poder inventariarla y caracterizarla de forma adecuada para poder conservarla y aprovecharla indefinidamente.

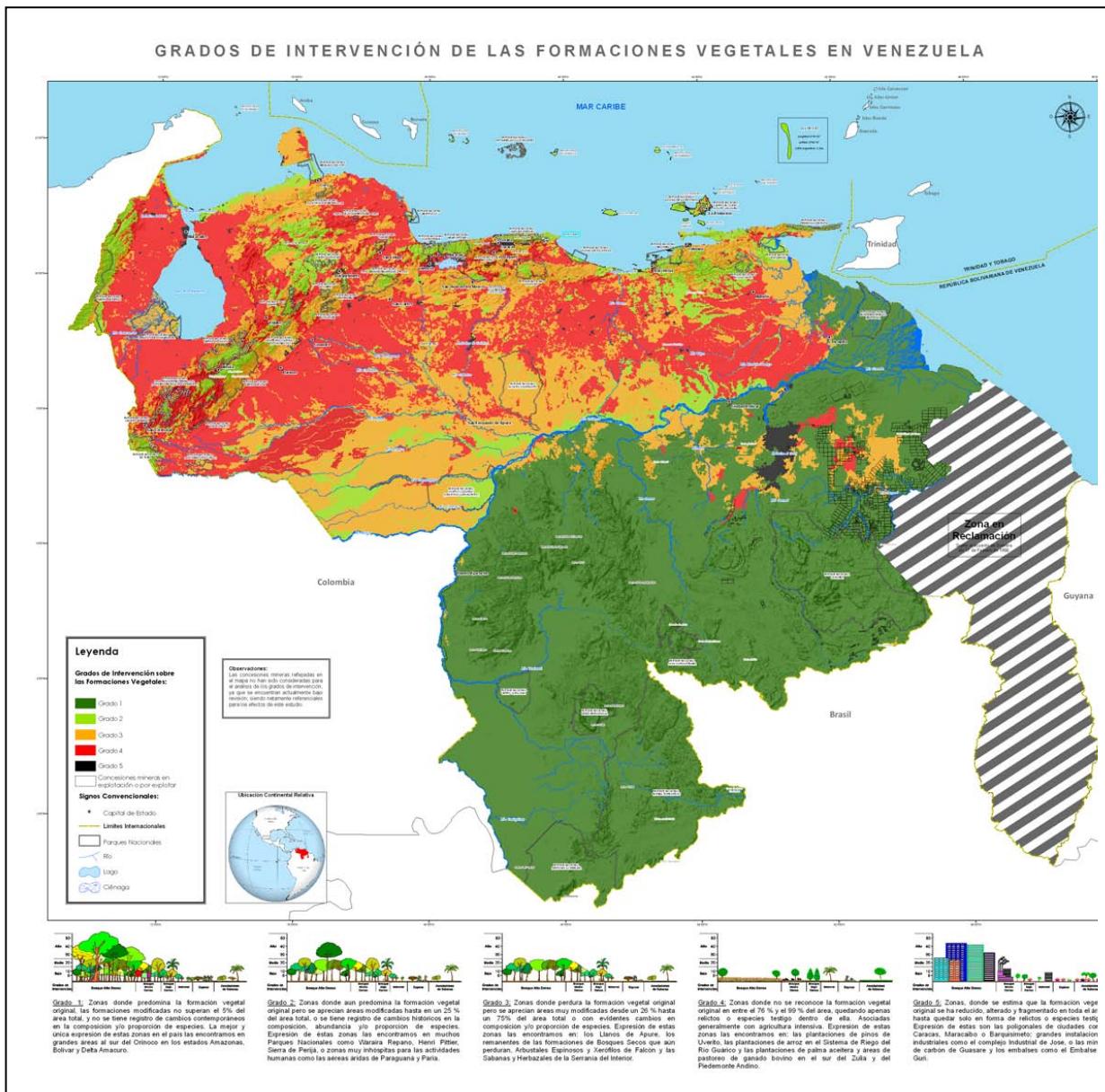


Figura 2. Impacto de las actividades humanas sobre las formaciones vegetales en Venezuela.

Para evitar este escenario es indispensable una visión novedosa que permita el necesario desarrollo de la región, junto con la conservación de su inmensa biodiversidad. Esta nueva visión implica dejar de lado el viejo espejismo de la concepción desarrollista a ultranza donde se consideran a los ecosistemas únicamente como la fuente de unos pocos recursos (maderas, agua, minerales preciosos) y donde su eliminación en aras de beneficios económicos o materiales temporales ocurre sin consecuencias sociales y ambientales a largo plazo. Dándole el mismo tratamiento a la visión de exclusión social y reparto desigual de los costos y beneficios de la conservación (MPPA, 2010) sin tomar en

cuenta los efectos sociales negativos que estas estrategias generan.

2.- Bueno; Ligeramente intervenido. Zonas donde predomina la formación vegetal original pero se aprecian cambios, que aunque pueden ser muy variados en su magnitud (reducción, fragmentación o alteración), se restringen a una proporción de su superficie entre el 6 al 25%. Entran en esta categoría aquellas áreas donde históricamente se realizaron actividades a una escala capaz de afectar las formaciones vegetales originales en composición y/o proporción de especies, a través de la extracción de recursos forestales, o el pastoreo de ganado caprino. También se consideran en esta escala

las zonas que estuvieron o están bajo la influencia de contaminantes químicos, la acción de especies exóticas (Nebel & Wright; 1999) y otros tipos de presión de origen antropogénico (MARNR, 1992). Generalmente estas áreas están aisladas entre si y rodeadas de zonas con un GDI mayor.

Casi todas estas áreas están al norte del Orinoco, muchas asociadas a zonas agrestes y poco pobladas, como las áreas inundables, muy áridas, frías o inseguras (Páramos, Paraguaná, y La Sierra de Perijá), o las zonas protegidas dentro de Parques Nacionales, en proceso de recuperación o no, como las áreas del: Waraira-Repano, Henri Pittier, Guatopo, y Paria.

3.- Regular; Moderadamente intervenida. Zonas donde perdura la formación vegetal original pero se aprecian grandes áreas(desde un 26% hasta un 75%) donde se estima que la formación está reducida, fragmentada o alterada en composición y/o proporción de especies. Este grado está muy asociado con la ganadería extensiva bovina o caprina, practicada en los Llanos de Venezuela y en las zonas áridas de Falcón y Paria.

Este nivel de intervención mantiene en muchas zonas (penínsulas de Paraguana y Paria) una importante proporción del espacio y paisaje con las características similares a las originales, por lo que un adecuado control de otros factores de riesgo para la biodiversidad, como el efecto de las especies exóticas y la sobreexplotación de las autóctonas (Nebel & Wright, 1999; MARN, 2001; Berroterán, 2004), podría facilitar la labor de conservación *in situ* de muchas especies, hábitats y ecosistemas sin interferir con el uso y aprovechamiento tradicional del área.

4.- Pobre; Fuertemente intervenida. Zonas donde se estima que la formación vegetal original no es reconocible a partir de un 76 % y hasta un 99% dentro del total del área estudiada, y en la mayoría de los casos perdura solo de manera fragmentada, relictos o especies testigo habiendo sido sustituida por nuevas formaciones o vegetación antropogénica.

Aparece asociada a actividades como la agricultura intensiva (grandes monocultivos), la ganadería de engorde con pastos cultivados, las plantaciones de monocultivos intensivos, (plantaciones de pinos y cultivos de arroz, sorgo y otros rubros) así como áreas de antiguos bosques transformados en sabanas de baja productividad o zonas urbanizadas.

5.- Muy pobre; Totalmente intervenida. Zonas, donde se estima que la formación vegetal original se ha reducido, alterado y fragmentado en toda el área hasta quedar solo en forma de relictos o especies testigo. Aparece asociada a áreas urbanas, grandes complejos industriales como refinerías, puertos y zonas inundadas por represas y embalses.

Análisis de los Grados de Intervención a nivel nacional

Las áreas correspondientes a los cinco GDI caracterizados en el país se pueden observar en la figura N° 2, donde se muestra una versión más actualizada del mapa de Madi *et al.* (2010b). Los valores del estado de conservación de las formaciones vegetales a nivel nacional, reflejan numerosos hábitats y sistemas ecológicos, poco o nada alterados al sur del Orinoco, mientras que al norte del Orinoco se aprecian la mayor parte de las áreas intervenidas a un grado tal que apenas el 8% de este territorio se encuentra en un GDI 2 gracias a figuras de protección como los sistema de áreas protegidas (MARNR, 1992).o regiones con climas extremos o zonas poco adecuadas para el asentamiento y las actividades humanas económicamente rentables.

La revisión del estado de conservación de las formaciones vegetales fuera de las Áreas Bajo Régimen de Protección Especial (MARNR, 1992) o *in situ* muestran que el norte del Orinoco, es el espacio más modificado del país y en el, **los hábitats más afectados son los diferentes tipos de bosques**, que en muchas y extensas áreas alcanzan el GDI 4, visible en la cartografía desarrollada, a través de una franja de color rojo que atraviesa el país de este a oeste (figura N° 2).

En muchos de los casos, esta área refleja actividades agropecuarias intensivas o extensivas, desarrolladas a expensas de diferentes tipos de formaciones boscosas; como los bosques secos tropicales, sustituidos por pastizales para ganadería extensiva o monocultivos. Los bosques del pie de monte andino han sido transformados en cultivos, pastizales, potreros, y la zona sur del Lago de Maracaibo, donde bosques húmedos han sido sustituidos por pastos o monocultivos de plátanos y palma de aceite.

Por otro lado, al analizar los datos al detalle, se encuentra que casi la mitad del territorio Venezolano (aproximadamente 48%) se presenta sin intervención aparente con un GDI 1, proporción que se corresponde principalmente con el lado sur del Orinoco, e implica que en ese territorio de Venezuela los hábitats presentan un excelente estado de conservación, mientras que en el resto del país (principalmente al norte del Orinoco), se observa una intervención de moderada (21% GDI 3) a fuerte (22% GDI 4)., La primera asociada principalmente con actividades de ganadería extensiva en hábitats de sabanas y la segunda con labores agropecuarias en zonas previamente ocupadas por diferentes tipos de bosques (seco tropical, de piedemonte andino ó húmedo tropical), lo que implica que son estos hábitats a nivel nacional los que se encuentran en un estado de conservación entre pobre y regular.

Como ya se mencionó, apenas un 8% del territorio presenta una intervención de GDI 2 asociado a un *buen* estado de conservación, mientras que las

áreas urbanas, industriales y de embalses donde el estado de conservación de los hábitats es muy pobre, representan menos del 1% del área total del país con un GDI 5.

Dadas las grandes diferencias históricas en su desarrollo y evolución poblacional, el estudio en detalle del norte y sur del Orinoco muestra que la mayor parte del territorio al sur (93,6%) se presenta sin intervención aparente con un GDI 1, resaltando apenas el GDI 3 como el segundo valor con un 4,5 % del área, esto implica que el sur del Orinoco es un importante reservorio de biodiversidad, con hábitats en óptimo estado de conservación, aún cuando desde hace décadas se vienen realizando grandes proyectos con un GDI 5, como la explotación de hierro a cielo abierto localizada en el "Cerro Bolívar", apenas visible como un punto en el mapa a escala 1:250.000, o el proyecto hidroeléctrico del Embalse el Guri, cuyo espejo de agua ya es parte integral de la geografía del Estado Bolívar.

Por otra parte, en el norte del Orinoco, el GDI 4 alcanza un 41% del total y el GDI 3 un 36%, lo que implica que al menos el 77% de este territorio ha

sido alterado de forma significativa. En esta zona las actividades agroindustriales y de ocupación urbana han alcanzado un nivel tal que en muy pocos lugares apenas un 15% posee un buen estado de conservación de hábitats con solo un GDI 2 (áreas protegidas como Parques Nacionales (MARNR, 1992) o muy inhóspitas como los páramos). Al norte del Orinoco resalta el hecho, que solo en el Delta se registra un área con un GDI 1, lo que representa apenas un 7% del área total. Sin embargo, en esta parte del país los Parques Nacionales son figuras de gestión indispensables para la conservación de la biodiversidad.

Grados de intervención en los hábitats de Venezuela.

En la tabla Nº 1 se observan los diferentes GDI que presentan cada uno de los hábitats terrestres, los cuales fueron previamente definidos para Venezuela en el Atlas de Venezuela (IGVSB, 2007b). Se aprecia que los valores están por encima del rango del coeficiente de variación esperado de +/- 0,0148%.

Tabla Nº 1: Porcentaje (%) del área de distribución de los hábitats terrestres IGVSB (2007b) a nivel nacional en cada Grado De Intervención

Hábitats	GDI 1	GDI 2	GDI 3	GDI 4	GDI 5
Altimontano	25,29	22,58	27,35	23,86	0,91
Deciduo	11,48	7,89	24,39	53,45	2,79
Manglar	69,63	15,07	11,44	3,66	0,21
Montano	70,90	6,86	12,69	9,05	0,50
Sabana	9,32	14,49	45,82	30,22	0,15
Semideciduo	27,73	6,33	27,85	35,44	2,65
Siempreverde	84,50	0,59	5,66	9,12	0,12
Submontano	80,08	3,24	7,86	8,45	0,37
Xerófilo	0,00	32,61	30,14	33,72	3,53
Estado de conservación según el GDI	excelente	bueno	regular	pobre	muy pobre

No incluye hábitats de páramo, tepui y por sobre los 4.500 metros de altura.

El hábitat definido por los bosques deciduos es el más afectado a nivel nacional, acumulando 80,6% de su área de distribución en los GDI 3,4 y 5 donde el estado de conservación *muy pobre* ocupa un 2,79%, mientras que el de *pobre* está presente en la gran mayoría de esa área con 53,4% dejando el estado de conservación *regular* en apenas un 24,3%, quedando un escaso 19% repartido entre los estados de conservación *excelente* y *bueno*.

El cuarto lugar en perdida de área se presenta en un hábitat muy relacionado con el anterior, definido como Semideciduo en este trabajo con 65,94 % de su área de distribución, mostrando los grados de intervención 3, 4 y 5 donde el estado de conservación *muy pobre* ocupa el 2,65% y el *pobre* un 35,44%, permaneciendo un remanente de 34,06% repartido entre los estados de conservación *excelente* y *bueno*,

En base a estos resultados se hace necesario tomar medidas para proteger eficazmente estos tipos de hábitats con una gran riqueza de especies de flora y fauna, muchas de las cuales poseen adaptaciones particulares a cambios climáticos extremos.

En el segundo lugar de perdida en área de distribución se encuentra el hábitat de sabana con un 76,19% de su área de distribución original entre los GDI 3, 4 y 5 con apenas un 23,81% presentando un estado de conservación entre bueno y excelente, en este hábitat las actividades agropecuarias han tenido históricamente un fuerte impacto, en especial la práctica de la ganadería extensiva que se relaciona con el GDI 3 en muchas zonas de la Biorregión Llanera lo que determina que este sea también el hábitat con el mayor valor de área para el GDI 3 con 45,82% apenas por debajo del valor de 52,24% que suman las áreas de los hábitats Semideciduo y

Decíduo para ese mismo GDI, debido a la eliminación de los bosques asociados para las prácticas de ganadería extensiva y agricultura de subsistencia o mecanizada en las últimas cinco décadas (Aymard, 2005; Aymard y González, 2007).

El tercer lugar en pérdida de área y hábitats corresponde al Xerófilo, este acumula un 67,39% de su área de distribución entre los GDI 3, 4 y 5, mostrando la mayor área en el GDI 5 de todos los hábitats estudiados. No posee áreas con un estado de conservación *Excelente* con un GDI1, y poco menos de un tercio (32,61%) de su distribución presenta un *bueno* estado de conservación, con un GDI 2, el resto del área está repartida de forma equivalente entre los GDI, 3 y 4, dado que se distribuye en la zona norte del Orinoco, áreas históricamente ocupadas por poblaciones humanas más o menos activas económicamente.

Este tipo de hábitat posee poca riqueza de especies de flora y fauna, pero las que sobreviven en estas condiciones extremas de escasez de agua y altas temperaturas poseen adaptaciones particulares de gran importancia genética, que generan recursos y servicios ambientales en zonas donde ningún otro grupo de especies es capaz de hacerlo y resulta extremadamente costoso producirlos de otra forma.

Los hábitats Montano, Sub montano, Manglar y Siempreverde son los que se encuentran en mejor estado de conservación en el país, ya que acumulan un porcentaje siempre menor a 25% de su área de distribución entre los grados de intervención GDI 3, 4 y 5, más cercano a esta cifra es el hábitat montano con apenas 22%, mientras que los demás

poseen grandes áreas de su distribución en GDI 1, 69,63% para el Manglar, 70,90% en el Montano, 80,08% del montano y 84,50% para el Siempreverde, lo que implica que la mayor parte de su distribución presenta un estado de conservación excelente.

Esta circunstancia se debe a que la mayor parte de estas unidades se encuentran en la zona sur del Orinoco, región históricamente muy despoblada y poco activa económicamente, de hecho los hábitats: Montano, Sub montano, y Siempreverde son hábitats boscosos en excelente estado de conservación y representan la gran mayoría de todas las áreas con un GDI 1 d(85%), sin embargo, actualmente son las más amenazadas por la explotación maderera irracional que ha caracterizado la destrucción de las reservas forestales del país al norte del Orinoco a lo largo del siglo veinte.

El hábitat Altimontano, aunque posee un 52,13% de su área de distribución en los GDI 3, 4 y 5, es una de las que está repartida de forma uniforme entre los diferentes GDI, mostrando un 47,87% dentro de los estados de conservación *excelente* y *bueno*, aun así, estas áreas están amenazadas por la presión que genera el continuo incremento de las zonas agrícolas y de pastoreo en muchas regiones de los Andes.

El estado de conservación de los bosques asociados a cada hábitat según estos datos es el siguiente: 59% en GDI 1, 5% en GDI 2, 14% en GDI 3, 21% en GDI 2 y 1% en GDI 5, distribuidos de según aparece en la tabla Nº 2:

Tabla 2. Porcentaje (%) de área boscosa estimada por hábitat IGVSB (2007b) en cada GDI

Hábitats	GDI 1	GDI 2	GDI 3	GDI 4	GDI 5
Deciduos, Semideciduos y Altimontanos	6	3	9	15	0,9
Montano,Submontano y Siempre verde	53	2	5	6	0,1
Estado de conservación	excelente	bueno	regular	pobre	muy pobre

Como se aprecia en la tabla Nº 2, cerca de un 34% de los bosques del país corresponden a hábitats Decíduos, Semideciduos y Altimontanos, mientras que el restante 66 % se corresponden con los hábitats Montano, Submontano y Siempre verde, de estos porcentajes en el GDI 1 con un estado de conservación *excelente* se encuentra apenas una fracción de 6 % de los bosques correspondientes a los hábitats Deciduos, Semideciduos y Altimontanos, mientras que por otro lado se observa un abundante 53 % de los bosques correspondientes a los hábitats Montano, Submontano y Siempreverde ubicados mayormente al sur del país.

Esta gran diferencia entre el estado de conservación de ambas formaciones vegetales, hace obligatorio el rediseño del modelo de explotación forestal que se ha venido utilizado hasta los momentos en Venezuela, tanto para proteger y preservar las formaciones ya impactadas como para utilizar susten-

tablemente las que aún se encuentran en excelente estado de conservación.

Grados de intervención de las Formaciones vegetales de los SAV.

En la tabla Nº 3 se observan los diferentes GDI que presentan cada una de las formaciones vegetales definidas por el proyecto Sistemas Ambientales de Venezuela o SAV (MARNR 1982a, b) y en la capa SIG de Madi *et al.* (2009), las cuales están definidas según el porcentaje (%) del área de distribución de cada formación vegetal en cada GDI.

Las formaciones vegetales definidas en el proyecto SAV (MARNR 1982a,b), fueron utilizadas como línea base de este trabajo a partir de la capa SIG de Madi *et al.* (2009), por lo que para fines de comparación estas áreas son ideales ya que aun cuando no tengan la exactitud florística de trabajos recien-

tes, poseen la mayor precisión cartográfica para la comparación, obteniéndose un mejor estimado del estado de conservación actual de las formaciones definidas en 1982 por el MARNR. Un trabajo complementario será definir de forma más exhaustiva la

leyenda con la misma escala 1:250.000, para así poder establecer con mayor certeza el estado de conservación de cada tipo de formación vegetal.

Tabla 3. Grados de intervención de las Formaciones Vegetales de los SAV. (MARNR 1982a, 1982b; Madi y col, 2009)

Formación Vegetal	GDI 1	GDI 2	GDI 3	GDI 4	GDI 5
Vegetación especial	100%	0%	0%	0%	0%
Descubierto	26%	66%	1%	3%	3%
Bosque de galería	34%	43%	15%	8%	0%
Manglar	58%	18%	23%	0%	0%
Páramo	0%	71%	19%	9%	0%
Bosque	64%	4%	12%	19%	1%
Sabana arbolada palmas	39%	0%	44%	16%	0%
Sabana con chaparro	35%	1%	44%	18%	2%
Matorral	17%	11%	28%	42%	2%
Espinar	0%	27%	40%	30%	3%
Sabana con chaparro y matas	24%	0%	50%	24%	1%
Sabana arbolada matas	18%	3%	27%	51%	1%
Sabana abierta	14%	6%	42%	37%	0%
Herbazal	0%	20%	42%	36%	3%
Sabana con chaparro y bosque de galería	16%	0%	72%	12%	0%
Estado de conservación según el GDI	excelente	bueno	regular	pobre	muy pobre

Los valores que se obtienen para el estado de conservación de los bosques en esta comparación son muy similares a los encontrados en la comparación anterior, y casi toda la variación entra en el rango del coeficiente de variación esperado de +/- 0,0148 % incluso considerando para las grandes áreas el valor referencial de +/- 3,32 %, donde una gran parte de las formaciones boscosas se encuentran en muy buen estado de conservación con un GDI de 1 con valores de 59 y 64%, apenas una diferencia de 5 unidades.. Las áreas con un GDI de 2, apenas difieren una unidad del 5 al 4% mientras en el GDI 3 se pasa de 14 a 12, diferenciándose por 2 unidades, igual que en el GDI 4 con valores de 21 a 19%, mientras que en el GDI 5 los valores son casi idénticos. Esta coherencia entre los resultados al comparar contra los GDI datos provenientes de dos trabajos independientes y muy espaciados en el tiempo, sin duda aporta robustez y confiabilidad al análisis, mientras que el resto de los datos refuerzan esta impresión, todas las formaciones de sabana y/o herbazal muestran GDI de 3, 4 o 5 en la mayoría de su área de distribución con valores que oscilan entre un 80 y un 60%.

De la misma forma los patrones obtenidos para la formación Espinar se corresponden muy bien con los reportados para el hábitat Xerófilo, con un 67% versus un 73% de su área de distribución, repartida entre los GDI 3, 4 y 5 y un 32 y un 27% de su área en buen estado de conservación, en ambos casos es notable la ausencia de un estado de conserva-

ción en la escala de *excelente* para esta formación Vegetal.

En términos generales la formación Manglar muestra patrones similares de GDI en su área de distribución entre ambas comparaciones. Por ejemplo en los GDI 3, 4 o 5 los valores oscilan entre 15 y 23%, en ambos casos la mayoría de esta formación se encuentra en un *excelente* GDI 1.

En la formación Páramo también es notable la ausencia del estado de conservación perteneciente a la escala de *excelente*, pero en este caso la gran mayoría de su área de distribución se encuentra en *buen* estado de conservación (un GDI 2) en parte gracias a la red de parques nacionales de la zona Andina y por lo inhóspito de estas zonas, sin embargo el fenómeno del calentamiento global, las presiones para elevar la cota de la frontera agrícola sin criterios de sustentabilidad y el incremento en las actividades de pastoreo de altura, podrían a corto y mediano plazo disminuir el estado de conservación de estas formaciones. Lamentablemente en la definición de hábitats los páramos y tepúes se encuentran integrados de tal forma, que la comparación no es posible.

El estado de conservación regular para la formación Sabana con chaparro y bosque de galería, es un reflejo de lo común que es en las zonas de sabana incumplir las normas y llevar los cultivos y pastos hasta las riberas de los ríos eliminando la vegetación existente, con la consecuente interrupción y frag-

mentación de estos corredores naturales y el incremento en los riesgos de inundación. Por otro lado la formación Bosques de Galería a nivel nacional, posee un 77% de su distribución en un buen o excelente estado de conservación., En las zonas montañosas estas comunidades todavía se encuentran bien conservadas porque están ubicadas en áreas poco accesibles y resguardadas de incendios, una

proporción importante de ellos se encuentran al sur del Orinoco.

Cuando se analiza la propuesta de formaciones vegetales elaborada por Hueck (1960), la situación general es muy similar a lo establecido previamente, como se puede ver en la tabla N°4, donde se observan los GDI para el bosque en general y en específico en la tabla N°5.

Tabla 4. Estado de conservación de los bosques propuestos por Kurt 1960 (citado en MARN, 1979)

Grado De Intervención	GDI 1	GDI 2	GDI 3	GDI 4	GDI 5
Porcentaje (%) del área de distribución de los bosques en Venezuela	49	6	17	27	1
Estado de conservación	excelente	bueno	regular	pobre	muy pobre

Tabla 5. Porcentaje (%) del área de distribución en cada Grado De Intervención

Formación Kurt 1960 (citado en MARN, 1979)	GDI 1	GDI 2	GDI 3	GDI 4	GDI 5	GDI 3+4+5	GDI 4 +5
Bosques de galería	19,1	16,1	32,9	31,5	0,4	64,9	31,9
Bosques de la Guayana	91,9	0,0	5,9	1,1	1,2	8,1	2,2
Bosques deciduos mesófilos	0,0	6,4	26,2	66,1	1,2	93,6	67,3
Espinares, Cujisales	0,3	13,2	30,2	55,1	1,2	86,5	56,3
Bosques en la región Andina	0,0	27,4	44,1	26,9	1,6	72,6	28,5
Cardonales	0,0	23,8	32,5	40,9	2,8	76,2	43,7
Bosques en los valles andinos	0,0	12,8	14,9	70,9	1,5	87,2	72,4
Selvas higrófilas	43,7	4,5	11,0	40,5	0,2	51,8	40,8
Estado de conservación	excelente	bueno	regular	pobre	muy pobre		

Tabla 6. Promedio ponderado (PP) del GDI de las formaciones propuestas en los diferentes trabajos

Hábitats IGVSB (2007b)	Formación Kurt 1960 MARN (1979)	Formación Vegetal SAV (MARNR 1982a, MARNR 1982b) Madi y col (2009)	
Siempreverde	1,40	Bosques de la Guayana	1,20 Vegetación especial (Tepúes)
Submontano	1,46	Selvas higrófilas	2,49 Manglar
Manglar	1,50	Bosques de galería	2,78 Descubierto
Montano	1,61	Bosques en la región Andina	3,03 Bosque
Altimontano	2,52	Cardonales	3,23 Bosque de galería
Semideciduo	2,79	Espinares, Cujisales	3,44 Páramo
Sabana	2,97	Bosques en los valles andinos	3,61 Sabana arbolada palmas
Xerófilo	3,08	Bosques deciduos mesófilos	3,62 Sabana con chaparro
Deciduo	3,28		Sabana con chaparro y matas
			Sabana con chaparro y bosque de galería
			Sabana abierta
			Matorral
			Espinár
			Sabana arbolada matas
			Herbazal

En este caso los datos siguen la tendencia general del estado de conservación de los bosques en Venezuela, muy intervenidos al norte del Orinoco, mientras que al sur del Orinoco se observa el mayor

porcentaje de bosques en excelente estado de conservación, resalta el caso de las Selvas higrófilas del Delta que muestran la mayor parte de sus áreas de distribución en extremos opuestos del estado de

conservación *excelente* y *pobre*, gracias a esto en términos generales se puede decir que se mantiene en buenas condiciones tal como se observa en el valor del promedio ponderado de la tabla Nº 6.

Los Bosques y higrófilos, mesófilos y secos de los Andes no presentan un GDI 1, apenas conservan pequeños porcentajes de su área de distribución en un estado de conservación *bueno*, lo que hace necesario actualizar la definición y caracterización de estas formaciones para establecer programas de manejo con miras a su protección y recuperación, igualmente para los Bosques deciduos mesófilos, Espinares, Cujisales y Cardonales, formaciones que presentan la mayor área de distribución en los GDI mas altos y la menor en el GDI 2, donde el Bosque deciduo mesófilo el que se encuentra en peor estado con apenas un 6% siendo la formación que requiere mayor atención por parte de los organismos encargados de su conservación, (Nassar *et al.*, y 2008) representa una importante contribución.

La tabla Nº 6 muestra el promedio ponderado de los GDI de las formaciones propuestas en los diferentes trabajos, representando un resumen gráfico de los análisis previos, se aprecia la ubicación relativa de cada propuesta dentro de su grupo y entre grupos resaltando la agrupación de las formaciones según su GDI.

Cuando revisamos los GDI en función de la propuesta de Huber y Alarcón (1988), los patrones de estado de conservación de las diferentes formaciones vegetales siguen la misma tendencia establecida en los trabajos anteriores, pero se alcanza un nivel de detalle incomparable con lo que hasta ahora se ha presentado en función del cual se podrá establecer una jerarquía de prioridades, la cual permitirá elaborar planes de conservación preservación y uso sustentable adecuados a cada situación.

Las siguientes formaciones presentan un *excelente* estado de conservación (GDI 1) en su área de distribución, en este y los párrafos siguientes las formaciones se ubican en función de un decreciente estado de conservación (del mejor al peor).

En las siguientes formaciones se presenta un *excelente* estado de conservación (GDI 1) y un *buen* estado de conservación (GDI 2): Bosques Ombrófilos Submontanos, Siempre Verdes. Bosques Ombrófilos Altos, Siempre Verdes, del Sur del Delta. Bosques Ombrófilos Submontanos, Sub-Siempre Verdes. Bosques Ombrófilos y Palmares de Pantano del Delta Inferior. Sabanas Arboladas y Arbustivas con *Platycarpum orinocense*. Herbazales de Pantano del Delta Inferior. Bosques Tropófilos Bajos Piemontanos, Semi-Decíduos. Sabanas Graminosas Abiertas. Bosques Ombrófilos Medios, Sub-Siempre Verdes, del Delta Superior. Bosques Tropófilos Medios, Semi-Decíduos. Bosques Ombrófilos y Palmares de Lodazal (Bosques de

Ciénaga) del Delta Medio. Sabanas Arbustivas y/o con Palmas, Inundables del Delta Superior. Bosques Ombrófilos Piemontanos, Sub-Siempre Verdes. Bosques Ombrófilos, Siempre Verdes. Bosques Ombrófilos Altos, Semi-Decíduos (Cuenca del Río Cuyuní). Sabanas Abiertas Inundables. Manglares Costeros. Manglares Estuarinos (Delta Inferior y Planicie Cenagosa Costera. Bosques Ribereños, Estacionalmente Inundables (Vegas del Orinoco). Bosques Tropófilos Bajos, Decíduos, Sobre Colinas Rocosas. Sabanas Arbustivas y "Chaparrales" con *Curatella* y *Acrocomia*.

Las formaciones hasta aquí citadas requieren de políticas de protección para su preservación y uso sustentable especialmente en las áreas con *excelente* estado de conservación, pero se debe bajar la escala de trabajo en los casos de la explotación de la Palma Moriche en la Gran Sabana para poder determinar con mayor precisión su estado de conservación actual.

Las tres siguientes formaciones no presentan áreas en *excelente* estado de conservación, sin embargo gran parte de su área de distribución está en *buen* estado de conservación el GDI 2, de esta manera las Sabanas Arbustivas con *Curatella* y *Attalea* (Incluye "Chaparrales") poseen 86% de su área de distribución en este GDI 2 y los Páramos Andinos (incluye Páramos Arbustivos, Herbáceos y Desérticos) un 72%. Mientras que los Bosques Ombrófilos Submontanos/Montanos, Siempreverdes descenden hasta un 62% pero mantienen un aceptable estado de conservación *regular* en un 29% (GDI3).

Por su parte los Bosques Ombrófilos Submontanos, Sub-Siempreverdes sobre Areniscas de la formación Aguardiente, situados en La Fundación, estado Táchira no presentan áreas en *excelente* estado de conservación, sin embargo poseen un 61% en *buen* estado de conservación, la mayor parte del restante 36% se encuentra en un *pobre* estado de conservación, lo que indica que estas **formaciones** deben ser estudiadas en mayor detalle para actualizar su estado de conservación y mejorar su protección, en virtud que actualmente se conoce que esta área representa un importante centro de endemismo y que gran parte de su flora está relacionada con la del escudo Guayanés y la Amazonía (Aymard & Campbell, 2007; 2008).

Las siguientes formaciones pertenecen a un grupo donde más de la mitad de su área de distribución (entre 52 y 74%) se encuentra entre los estados de conservación *regular*, *pobre* y *muy pobre* por lo que actualmente **requieren atención especial**, aun cuando entre el 47 y el 26% del área de distribución se encuentre todavía en un buen estado de conservación. Las formaciones aquí incluidas son las siguientes: Bosques de Galería, Semi-Decíduos, Con "Morichales". Bosques Ombrófilos Montanos Siempre Verdes (Bosques Nublados Costeros, Incluidos Sub Páramos Arbustivos). Arbustales Xerófilos

Litorales. Subpáramos Arbustivos Costeros. Bosques Ombrófilos Submontanos y Montanos Siempre Verdes (Bosques Nublados Costeros). Herbazales Litorales Halófilos y Psamófilos. Bosques Ombrófilos Submontanos, Semi-Decíduos Estacionales ("Bosques Alisios"). Arbustales Xerófilos Espinosos. Bosques Ombrófilos Montanos, Sub-Siempre Verdes. Sabanas Abiertas, Inundables, con *Paspalum fasciculatum* ("Gamelotales"). Bosques Tropófilos Basimontanos, Decíduos. Manglares Ribereños (De Agua Salobre). Bosques Ombrófilos Montanos, Siempre Verdes (Bosques Nublados Andinos). Bosques de Galería, No Inundables. Vegetación Litoral (Combinación de 1,2 y 4). Páramos Arbustivos. Sabanas Abiertas, No Inundables y Bosques Ombrófilos Basimontanos, Semi-Decíduos Estacionales.

Las siguientes formaciones **también requieren atención especial para su conservación**, ya que presentan un estado de conservación *bueno* que no supera el 23% y en varios casos llega a hacerse inexistente, quedando la mayor parte de su cobertura entre un 92 y un 41% en el GDI 3 un estado de conservación *regular*. Las formaciones incluidas en esta clasificación son las siguientes: Bosques Ombrófilos Submontanos / Montanos, Siempre Verdes. Sabanas Arbustivas, Inundables ("Congriales" de las Vegas del Orinoco). Herbazales de Turbera del Delta Medio. Sabanas Abiertas, Inundables, de la Planicie Eólica Arauca-Cinaruco (Médanos de Apure). Bosques Tropófilos Altos, Decíduos ("Apamateros"). Bosques Ombrófilos Submnontanos, Siempre Verdes (Bosques Nublados Costeros). Vegetación Litoral (Combinación de 1 y 2). Bosques Ribereños, Semi-Decíduos (Periódicamente Inundables). Sabanas Abiertas, Inundables ("Bancos", "Bajíos" y "Esteros" del Alto Apure). Matorrales Xerófilos y "Cardonales" de Valles Intra-Andinos. Matorrales Tropófilos, Decíduos y Semi Decíduos. Complejo Matorrales / Sabanas Arbustivas / Herbazales. Bosques de Galería, Semi-Decíduos (No Inundables). Bosques Tropófilos Piemontanos, Semi-Decíduos. Bosques Ombrófilos submontanos, siempre verdes (Bosques Nublados Costeros). Bosques Tropófilos Bajos, Decíduos (De Los Llanos Orientales). Bosques Tropófilos Bajos y Medios, Decíduos. Sabanas Arbustivas, No Inundables. Sabanas Arbustivas y/o con "matas". Sabanas Piemontanas Arbustivas. Bosques Tropófilos, Semi Decíduos Estacionales (Valles Marítimos). Subpáramos Arbustivos y Otros Herbazales. Sabanas Arboladas (Con "Matas"). Sabanas Abiertas (a veces con *Copernicia* o *Mauritia*). Sabanas Abieras, Inundables (con *Copernicia*, "Estero de Camaguán"). Herbazales de Pantano.

Finalmente el siguiente grupo presenta el peor estado de conservación ya que en la mayor parte de su área de distribución desde 52 y hasta un 76% se encuentra en un *pobre o muy pobre*, mientras que el

resto de su área se ubica mayormente en un *regular* estado de conservación, por ello estas formaciones deben ser consideradas prioridad para proyectos y programas de recuperación y conservación. Las formaciones incluidas en este grupo son las siguientes: Matorrales Tropófilos, Decíduos y Semi Decíduos. Bosques Ombrófilos Basimontanos / Submontanos, Sub-Siempre Verdes (Vertiente O). Sabanas Piemontanas Arbustivas. Matorrales Xerófilos y "Cardonales" de Valles Intra-Andinos. Bosques Tropófilos Piemontanos, Semi-Decíduos. Bosques Tropófilos Bajos y Medios, Decíduos. Bosques Tropófilos Piemontanos, Decíduos y Semi-Decíduos. Sabanas Arboladas (Con "Matas"). Sabanas Arbustivas, No Inundables. Vegetación Litoral (Combinación de 1 y 2).

Los Bosques Tropófilos, Semi Decíduos Estacionales (Valles Marítimos), Los Bosques Xerófilos Bajos, Decíduos y las Sabanas Arbustivas (ocasionalmente con *Copernicia tectorum*) son las que se encuentran en el peor estado de conservación con valores mayores al 85% de su área de distribución en GDI 4 y 5 y el escaso restante en el GDI 3. Estas son las tres formaciones que requieren de un mayor esfuerzo para evitar su desaparición mediante programas de recuperación.

Es notable que el orden de magnitud de los GDI para los bosques en Venezuela se mantiene idéntico en todos los análisis, siendo el GDI 1 el de mayor magnitud seguido por el GDI 4 y el GDI 3 el GDI 2 y finalmente el GDI 5., Como es de esperar los GDI 4 y 3 son los mas comunes en cualquier país con actividades agropecuarias, mientras que el GDI 5 es el mas difícil de alcanzar ya que implica modificaciones realmente profundas que solo se encuentran en áreas muy urbanizadas o embalses, por otro lado disponer de un porcentaje tan alto de GDI 1 es un privilegio poco común que debe ser preservado al máximo dentro de un modelo de desarrollo sustentable y respetuoso de la biodiversidad.

Por otra parte, las diferencias porcentuales entre los trabajos se deben a diversos factores tales como: 1- La variación que generan las escalas 1:2.000.000 y 1:250.000, 2-La precisión cartográfica (definición de siluetas y bordes de poligonales entre otros), 3.-Las modificaciones propias de las formaciones debidas al momento en que se realizó cada trabajo, 4-La mayor o menor precisión de la persona que digitalizo la siluetas y 5-Las diferencias conceptuales en las propuestas que unen o separan áreas

La propuesta de Hueck (1960) citado por MARNR (1979) solo incluye a los Bosques de galería de las regiones secas; en el mapa de hábitats del IGVSB (2007b) no están ni siquiera definidas, mientras que en SAV (MARNR 1982,b) son colocadas en dos categorías separadas, siendo esta una formación que representa un notorio segmento de los bosques del país en GDI 1. Estas diferencias entre un autor y otro generan diferencias en los valores de áreas

superpuestas, por lo que se calculó un valor de esta posible fuente de error. Sin embargo, se considera que el valor obtenido no se puede generalizar a la superposición de todas las capas, en virtud que cada una de las pares de capas superpuestas tiene su propio valor individual de coeficiente de variación.

Análisis de Tendencias

En esta sección se consideran las consecuencias a futuro de la evolución de la dinámica que ha prevalecido en los últimos 20 y 30 años, en lo referente al incremento o reducción de los GDI a nivel nacional y su significado con respecto al estado de conservación de los bosques y otras formaciones vegetales (MARNR, 1982c), ofreciendo un marco referencial a largo plazo que permitirá la definición de políticas y la orientación de la gestión ambiental con criterios de sustentabilidad.

El presente proyecto generó una nueva leyenda compuesta por cinco niveles de GDI, como no eran equivalentes a los de los otros trabajos anteriores, se compararon estas escalas con los del proyecto SAV (MARNR 1982b), utilizando la suma total de áreas clasificadas como intervenidas más allá del nivel de GDI 1, contra la suma total de todas las áreas clasificadas como intervenidas (Moderada, Moderada Fuerte y Fuerte) y aquellas caracterizadas únicamente como áreas agropecuarias, pero carentes de información sobre el GDI de la formación vegetal original.

Como resultado se obtuvo que el valor del área considerada intervenida se incrementó de 401.500,87 a 475.235,02 Km², un aumento de 73.734,15 Km². Sin embargo, este aumento global de 18,36% en el área clasificada como intervenida y que representaría solo un 0,65 % de incremento anual, no necesariamente permite discriminar incrementos de área en el tiempo por GDI, estos resultados solo indican la existencia de mas área clasificada entre uno y otro estudio ya que en SAV (MARNR, 1982a,b), el menor valor de intervención es *moderado* y después solo *sin información* que no es equivalente al GDI 1.

Las comparaciones temporales entre el GDI 4 con el nivel *fuerte* de SAV, que incluyen cuatro categorías: *sin información*, *moderada*, *moderada fuerte* y *fuerte*, resultaron aceptables en la revisión de equivalencias ya que ambas categorías presentaron porcentajes de áreas intervenidas similares, probablemente porque en la escala nominal estos niveles extremos son más fáciles de definir que los niveles intermedios.

La redefinición conceptual utilizada en la nueva escala de GDI, significó que los GDI 2 y 3 no resultaran equivalentes a los niveles *moderada*, o *moderada fuerte* del SAV, estas categorías presentaron porcentajes de áreas intervenidas diferentes, por lo que estas comparaciones no son posibles. La esca-

la sin información no aporta información comparable y tampoco la nueva de GDI 5, ya que su definición no está asociada a ninguna escala anterior.

Debido a esto se realizaron las comparaciones temporales utilizando el GDI 4 que resulta útil para este caso ya que es uno de los más altos de la escala e implica un estado de conservación *pobre* sobre la que es detectada, en el caso de los bosques lleva implícito por definición eventos de deforestación que van desde un 76 % hasta un 99% del área boscosa original., Dado que el GDI 4 implica efectos sobre otras formaciones vegetales, además de los bosques las estimaciones de crecimiento se llevan hasta cubrir la totalidad del territorio en estudio para así garantizar que afectaron de la misma manera a todas las áreas boscosas.

Con los datos de los mapas de vegetación de "Paisajes Vegetales" (IGVSB, 2007a) y del "Mapa de Vegetación de Venezuela" (Huber y Alarcón, 1988) redefinidos en función de los nuevos GDI se observa que el equivalente estimado del GDI 4 pasó de 101.218 Km² en 1988 a 148.860 Km² en 2007, un incremento del 47% en 19 años lo que representa un 2,47% de incremento anual, por lo que a nivel nacional podemos hablar de un aumento del 50% en el GDI 4 cada 20 años, con esta tasa de incremento anual en solo **74 años** la superficie total del país quedaría en GDI 4 tomando en cuenta para este cálculo que el área que ya se encontraba en este GDI en el mapa aquí presentado.

De la misma forma a partir de los datos de los proyectos SAV redefinidos en función de los nuevos GDI en la capa SIG de Madi *et al.* (2009) se observa que el área equivalente estimada del GDI 4 pasa de ocupar 141.594,84 Km² en 1982 a 209.780,21 Km² en 2010, lo que representa un incremento del 48,15 % en 28 años, 1,72 % de incremento anual, un aumento del 51,6% en el GDI 4 a nivel nacional cada 30 años y un 0,75 % de diferencia por debajo de los cálculos de tendencia realizados a menor escala. Aun así con esta tasa de incremento anual, en solo **85 años** la superficie total del país quedaría en GDI 4, tomando en cuenta para el cálculo el área que ya se encontraba en este GDI en el mapa de GDI aquí presentado, pero si se toma para este computo la suma de las áreas que ya se encuentran en los GDI 3,4 y 5 (ver tabla Nº 7) y que corresponde a 404.006,51 Km² solo se tardarían **48 años** para que la totalidad de la superficie del país quedara en estos GDI.

Las diferencias de magnitud entre los cálculos quizás es debido a diversos factores, por ejemplo: los lapsos de tiempo que cubren son diferentes, 19 años versus 28 años, además la información mas antigua entre un caso y otro difiere en 6 años, tiempo suficiente para que cambien las áreas y los ritmos de afectación de las formaciones vegetales. Probablemente lo más importante en este caso, es que fueron mapas levantados a diferentes escalas,

siendo la mayor escala la de los SAV (MARNR 1982b; Madi *et al.*, 2009), y la del mapa de GDI (1:250.000), actualizado a la versión aquí presenta-

da, valores que tienen mayor precisión espacial y por ende deben ser considerados los datos más robustos y confiables.

Tabla 7.Área Km2 en GDI 4 y suma de los GDI 3,4 y 5 en cada escenario

Escenario 1	Incremento de	50.000 Km²	Escenario 2	Incremento de	50.000 Km²
Años	GDI 4	GDI 3+4+5	Años	GDI 4	GDI 3+4+5
0	209.777	404.007	0	209.777	404.007
30	250.000	454.007	20	250.000	454.007
60	300.000	504.007	40	300.000	504.007
90	350.000	554.007	60	350.000	554.007
120	400.000	604.007	80	400.000	604.007
150	450.000	654.007	100	450.000	654.007
180	500.000	704.007	120	500.000	704.007
210	550.000	754.007	150	550.000	754.007
240	600.000	804.007	180	600.000	804.007
270	650.000	854.007	210	650.000	854.007
300	700.000	904.007	240	700.000	904.007
330	750.000	954.007	270	750.000	954.007
360	800.000	1.004.007	300	800.000	1.004.007
390	850.000	1.054.007	330	850.000	1.054.007
420	900.000	1.104.007	360	900.000	1.104.007
El mejor escenario					
Escenario 3	Incremento de	50% por periodo	Escenario 4	Incremento de	50% por periodo
Años	GDI 4	GDI 3+4+5	Años	GDI 4	GDI 3+4+5
0	209.777	404.007	0	209.777	404.007
30	314.666	508.895	20	314.666	508.895
60	471.999	666.228	40	471.999	666.228
90	707.998	902.227	60	707.998	902.227
120	1.061.997	1.256.226	80	1.061.997	1.256.226
El peor escenario					

Es factible usar estos datos como un rango estimado del escenario máximo y el mínimo para el incremento en el GDI 4, pese a que este cambio puede o no pasar primero por los GDI 2 y 3 y a que siempre son estimaciones arriesgadas por los múltiples factores que afectan estos procesos, se plantearon escenarios con un incremento constante en el GDI 4 de 50.000 Km² para períodos de 20 a 30 años, modelo que asume un crecimiento 0 de la actividad una inferencia no necesariamente sustentada por los datos, la otra alternativa utilizada en la Tabla Nº 7 fue asumir un incremento geométrico del 50% de esa área en cada periodo, una presunción mejor apoyada.

El proceso que se refleja en este crecimiento a nivel nacional está muy asociado con la expansión urbana y la frontera agrícola, así como con la densificación de las actividades agropecuarias y sus infraestructuras asociadas (embalses, monocultivos, pastos y otros) que se han producido principalmente en la zona norte del Orinoco, mientras que en el sur del Orinoco las actividades forestales, mineras y gana-

deras amplían continuamente sus fronteras, esta región posee mayor cantidad de bosques en excelente estado de conservación (Miranda, 2002; Ayamard *et al.*, 2009) se determinaron datos específicos de crecimiento del área de GDI 4 para esta zona.

Siguiendo la metodología utilizada a nivel nacional con los datos de los mapas de vegetación de “Paisajes Vegetales” (IGVSB, 2007a) y del “Mapa de Vegetación de Venezuela” (Huber y Alarcón, 1988) redefinidos en función de los nuevos GDI, se observa que al sur del Orinoco el equivalente estimado del GDI 4 pasó de 2.362,34 Km² en 1988 a 4.180,44 Km² en 2007, un incremento del 76,96 % en 19 años, lo que representa un altísimo 3,84 % anual, en el caso del sur del Orinoco implica que en **121 años** la totalidad del territorio al sur del Orinoco presentara un GDI 4, aun cuando actualmente las áreas afectadas totales sean muy pequeñas en proporción a lo extenso del territorio (Miranda, 2002).

Sin embargo, estos valores no pueden ser cotejados a una mayor escala (1:250.000), en virtud que el proyecto MARNOT (MINAMB, 2006a) y los Mapas de la Vegetación Actual de Venezuela de Delfina Rodríguez y Américo Catalán (MARNR 1993; 1995; 1997; MPPA, 2006) solo están definidos para el norte del Orinoco y en SAV (MARNR 1982, b), y no contemplan información de los niveles de intervención al sur del Orinoco.

Los escenarios que se presentan en la Tabla Nº 7 deben interpretarse con moderación mientras se define el incremento por zonas más específicas del GDI 4 para así mejorar la precisión de estas estimaciones, ya que los resultados anteriores indican que el crecimiento del área ocupada por el GDI 4 varía entre zonas. Establecer áreas de alto riesgo o vulnerabilidad (como posibles zonas mineras) en el sur del país, también mejoraría la precisión de estos cálculos.

En este sentido, se estudio a una escala 1:250.000 la variación en el área cubierta por plantaciones o zonas de explotación minera a partir de diversas fuentes de información bibliografías (FAO, 1981; MARNR, 1982a; 1991; 1995a; 1996; Miranda, 2002; Briceño, 2005; González et al., 2008) y cartográficas desde 1981 hasta el 2010 (MARNR, 1982b; MINAMB, 2006a; González et al., 2008; MPPA, 2008; CVG-PROFORCA , 2008; Madi et al., 2009) encontrándose considerables incrementos de las áreas con niveles de GDI principalmente del grado 4. Un claro ejemplo, lo representa las plantaciones de coníferas en la Faja Petrolífera del Orinoco, donde se encontraron valores de incremento de hasta un 259,33% en 25 años (Madi et al., 2011, datos sin publicar). Al sur del Orinoco en concesiones mineras, se han registrado 20.514,81 Km² (MPPA, 2008) la mayor parte de estas aun no han iniciado actividades, pero por el hecho de haber sido registradas para esta actividad pueden ser consideradas como parte de las áreas en mayor riesgo de intervención a corto plazo en la región.

En lo referente al uso sustentable y la conservación de los bosques, la evaluación de estas tendencias se utiliza para generar un marco de referencia (MARNR, 1982c), ya sea a partir del incremento porcentual anual o de los escenarios de la Tabla Nº 7 calculados hasta que el GDI 4 cubre el país.. Los resultados prevén escenarios de deforestación, dado el continuo incremento de las áreas con grados de afectación cada vez mayores y donde finalmente una buena parte de los bosques remantes al norte del Orinoco y grandes áreas boscosas del sur, terminaran desapareciendo transformadas en llanuras infértilas apenas útiles para la ganadería extensiva, si no se modifican estas tendencias (MARNR, 1982c).

Los escenarios uno y dos si bien son los más optimistas, son también los menos realistas, porque no se tienen datos del incremento del GDI 4 año por

año para calcular el porcentaje de incremento anual, diversos factores como: 1- El incremento de la población, con un alto porcentaje de pobreza y pobreza extrema, 2- El incremento y características de la comercialización de los recursos madereros a nivel nacional e internacional, y 3- El hecho de que estén en ejecución grandes proyectos de explotación públicos y privados de los recursos mineros, y forestales concentrados al sur del Orinoco. Este último factor está favoreciendo generando un acelerado proceso de deforestación, lo que implica un cambio de GDI 1 a GDI 4 a nivel regional, y que sea poco probable que el ritmo de cambio a GDI 4 a nivel nacional se mantenga a una tasa fija de 50.000 Km² en prolongados períodos de tiempo (20 y 30 años).

Los escenarios 3 y 4 junto con las estimaciones del porcentaje de incremento anual que arrojan valores de **74 y 85 años** parecen más realistas, sin embargo cuando se afinan los cálculos a nivel regional el valor de **121 años** que se obtiene para el territorio al sur del Orinoco indica la existencia de importantes variaciones regionales, que deben tomarse en cuenta al momento de plantear planes de mitigación, por ello es indispensable desarrollar estos análisis a nivel de regiones ya sean con criterios político-administrativos como la división en estados, o con criterios biológicos como las bioregiones (MPPA, 2010), lo que ayudaría en mejorar estas estimaciones y los escenarios que de ellas se derivan.

Los períodos de tiempo que arrojan los resultados indican que este es un proceso que afecta a varias generaciones (transgeneracional) reduciendo paulatinamente la biodiversidad y recursos disponibles para cada una de ellas. Hasta el siglo pasado las sociedades no estaban conceptualmente preparadas para afrontar problemas de este tipo, pero es de esperar que los criterios de desarrollo sustentable y conservación de la diversidad biológica incluidos en el marco de los planes de ordenación y desarrollo nacional permitirán afrontar con éxito este y otros problemas similares (MPPA, 2010).

Para modificar estos pronósticos, es indispensable reformular la gestión de usos de los bosques a nivel nacional, con criterios de sustentabilidad (MPPA, 2010) y la integración de todos los actores y entes involucrados en un sistema que permita coordinar e implementar de forma eficaz y efectiva las acciones y planes de manejo sustentable de esta importante fuente de recursos y reservorio de biodiversidad.

Al norte del Orinoco las formaciones vegetales y las especies que las conforman requieren atención especial por parte de los gestores ambientales, como las formaciones de Bosques Deciduos y las Xerofíticas de (Nassar et al., 2008), las cuales podrían ser incluidas a corto plazo en planes y programas especialmente diseñados para su preserva-

ción en un marco de inclusión y justicia social (MPPA, 2010).

A la luz de estos resultados es indispensable remarcar la necesidad de replantear con urgencia el modelo de explotación forestal que se ha venido utilizado hasta los momentos en Venezuela, lo que incluye alcanzar la sustentabilidad (MPPA, 2010) no solo en la explotación del recurso madera sino también en la figura de los bosques naturales como formaciones que resguardan una inmensa riqueza de especies y procesos que deben ser preservados y no transformadas (en el mejor de los casos) en monocultivos de unas pocas especies de interés económico.

Estas modificaciones deberán impactar en el actual funcionamiento y gestión de las reservas forestales, y en el rediseño de los sistemas de decomiso, subasta y asignación de guías para la movilización de madera, es imprescindible superar la visión a corto plazo de país productor de materias primas, que no toma en cuenta los costos sociales y ambientales de esta actividad que aun sigue vigente en muchas de las políticas públicas del estado, ya que estas reportan importantes recursos económicos al corto plazo, pero deja sentadas las bases de la miseria y la pobreza al mediano y largo plazo.

Grados de intervención en los Parques Nacionales.

Conservar *in situ* un muestrario representativo y sustentable de la biodiversidad en Venezuela, implica conservar y preservar múltiples ecosistemas y las formaciones vegetales que sustentan y los representan (Aguilera *et al.*, 2003). Este es uno de los principales objetivos de los Parques Nacionales y los Monumentos Naturales (MARNR, 1992), es por ello que a continuación analizaremos la efectividad de esta labor en función del estado de conservación de las formaciones vegetales dentro de algunas de las ABRAE más representativas del país utilizando una capa SIG modificada y actualizada a partir de la base de datos del SIGOT-MPPA (2008).

Esta revisión exhaustiva del estado de conservación de las formaciones vegetales en las ABRAE aún está en proceso, sin embargo, a esta escala de trabajo ya se puede afirmar que los Parques Nacionales ubicados al norte del Orinoco presentan diferentes patrones y grados de intervención, mientras al Sur aparecen homogéneos y bien conservados.

El Parque Nacional Aguaro-Guariquito (estado Guárico) presenta la mayor parte de su área intervenida en grado 3, mientras que en El Parque Nacional Waraira-Repano, pese a que la mayor parte del área presenta un grado 2, después de décadas de protección y una lenta recuperación en las áreas más intervenidas (MARNR, 1992), aún se encuentran grados de afectación 3 y 4.

Al norte del Orinoco, estas figuras son espacios separados de un entorno fuertemente intervenido

pero aisladas entre sí, lo que por una parte resalta su importancia como áreas para la conservación de hábitats y por otra la necesidad de realizar estudios y acciones que permitan la creación de corredores de enlace entre aquellos que comparten hábitats y sistemas ecológicos, así como, mejorar la gestión para la conservación de la diversidad biológica y sus componentes fuera de estas áreas protegidas (*in situ*).

Descripción del estado de conservación de algunos de los Parques Nacionales más importantes del país:

Parques Nacionales de la biorregión Cordillera de la Costa occidental

El Parque Nacional Waraira-Repano, presenta un 1,8% de su área total en el GDI 5, un 15% en GDI 4 y otro 15% en GDI 3, escalas asociadas al perímetro de las áreas urbanas y agrícolas que lo rodean en el piedemonte. El restante 68,26% en GDI 2, se encuentra ubicado en las cotas intermedias, altas y zonas alejadas de la actividad humana. Esta área muy modificada históricamente por actividades ganaderas y agrícolas se encuentra en proceso de recuperación y en un buen estado de conservación en su mayor parte, donde se incluyen habitats de subpáramo, bosque nublado y bosque xerófilo (MARNR, 1992; INPARQUES *on line* 21/07/2010).

El Parque Nacional Guatopo presenta un 0,61% de su área en GDI 5, la cual está asociada a los embalses, un 9,14% en GDI 4 y un significativo 64,41% en GDI 3, asociados ambos a actividades agrícolas, quedando apenas un 25,84% del territorio en un GDI 2. Sin embargo, pese a representar apenas un cuarto de la superficie total del parque, estas áreas protegen importantes zonas de bosque húmedo tropical y muy húmedo pre-montano, (MARNR, 1992; INPARQUES *on line* 21/07/2010) permitiendo que estos hábitats estén en buen estado de conservación, el resto del área del parque se mantienen en un estado de conservación regular.

El Parque Nacional Henri Pittier, presenta sólo un 0,36% de su superficie en GDI 5 (debido a los asentamientos que lo rodean), un 13,46% en GDI 4 y un 14,41%, en el GDI 3, ambos grados asociados a las actividades agrícolas que rodean Maracay y las costas del Estado Aragua en el piedemonte. La mayoría del área del parque (71,11%) se encuentra en el GDI 2. Lo que implica que los hábitats se encuentran en buen estado de conservación, entre ellos se pueden citar: el bosque nublado, el bosque deciduo y semideciduo, así como las sabanas, cardinales, espinares y manglares (MARNR, 1992; INPARQUES *on line* 21/07/2010).

El Parque Nacional Laguna de Tacarigua presenta los GDI 4 y 5 en el 0,61% y 0,05% de su superficie respectivamente, principalmente en las zonas perimetrales y asociadas a balnearios y zonas de servi-

cios. El 16,68% de área presenta un GDI 3 asociado a actividades agropecuarias al sur del parque que afectan al bosque seco tropical (MARNR, 1992; INPARQUES *on line* 21/07/2010), presentando un moderado o regular estado de conservación, el restante 82,68% de la superficie se encuentra en GDI 2, asociado al bosque de manglar y al bosque seco tropical (MARNR, 1992; INPARQUES *on line* 21/07/2010) lo cuales se encuentran en buen estado de conservación.

Parques Nacionales de la biorregión Cordillera de la Costa oriental

El Parque Nacional Mochima presenta un 0,33% del total, en GDI 5 como consecuencia de su cercanía a la zona urbana de Puerto la Cruz; un 45,55% en GDI 3 que mantiene un estado de conservación regular por uso agropecuario, principalmente en los hábitats de herbazales litorales, bosques secos tropicales, bosques húmedos montanos y bosques nublados (MARNR, 1992; INPARQUES *on line* 21/07/2010), y un 54,11% en GDI 2, que protege principalmente a los hábitats de arrecifes coralinos, praderas de *Thalassia* y manglares costeros (MARNR, 1992; INPARQUES *on line* 21/07/2010)..

Parques Nacionales de la biorregión: Sistema de colinas Lara-Falcón

El Parque Nacional Morrocoy presenta apenas el 0,02% de su extensión en GDI 5, asociado al crecimiento urbano al norte del parque, otro 10,69% presenta un GDI 4 y un 23,63% en GDI 3, ambos afectan principalmente a los hábitats del bosque seco tropical (MARNR, 1992; INPARQUES *on line* 21/07/2010) debido a las actividades agropecuarias presentes en la zona. El restante 63,33% de la superficie presenta el GDI 2 lo que implica que la mayor parte del hábitat de manglar (MARNR, 1992; INPARQUES *on line* 21/07/2010), mantiene un buen estado de conservación, pese a factores como la intensa actividad turística dentro del parque que han mermado considerablemente su fauna marina en especial las formaciones coralinas, otrora muy abundantes.

El Parque Nacional Médanos de Coro presenta un 3,25% de su superficie en GDI 5; un 2,24% en GDI 4 y un 4,95% en GDI 3 ubicados hacia la periferia del parque. Estas intervenciones están asociadas al crecimiento urbano de la ciudad de Coro y sus zonas aledañas. Gran parte de la superficie representada por el 89,56% está en GDI 2, que corresponde en parte a los hábitats de herbazales litorales, arbustales xerófilos y manglares costeros (MARNR, 1992; INPARQUES *on line* 21/07/2010), que están en buen estado de conservación pese a la gran actividad urbana e industrial cercana.

Parques Nacionales de la biorregión Los llanos

El Parque Nacional “Santos Luzardo” (Cinaruco-Capanaparo), y el Parque Nacional Aguaro Guarquito protegen hábitats Llaneros como las sabanas arboladas (“Gongriales”), bosques de galería, morichales entre otros (MARNR, 1992; INPARQUES *on line* 21/07/2010). El Santos Luzardo presenta un 1,33% en GDI 4, asociado a actividades agropecuarias y un 50,12% de su territorio en GDI 3, asociado específicamente a las actividades de ganadería extensiva. Quedando un 48,55% del territorio en GDI 2, correspondiente a bosques ribereños y sabanas anegadizas (MARNR, 1992; INPARQUES *on line* 21/07/2010). El estado de conservación de los hábitats del parque varían entre bueno y regular, sin embargo la sobreexplotación de la flora y fauna autóctona así como la introducción de especies exóticas es un grave problema para la conservación en esta región.

Por su parte, el Parque Aguaro Guarquito presenta un 13,33%, en GDI 4 y un importante 81,37% se encuentra en GDI 3, asociados al uso agropecuario del territorio; sólo un 5,3% del total se encuentra en el GDI 2 asociado a bosques de galería y relictos de otras formaciones vegetales (MARNR, 1992; INPARQUES *on line* 21/07/2010), por ello el estado de conservación de los hábitats es apenas regular en la mayor parte del parque, lo cual unido a la sobreexplotación de la flora y fauna silvestre ha mermado las poblaciones de muchas especies hasta extinguirlas localmente en muchas áreas,

Parques Nacionales de la biorregión de los Andes

El Parque Nacional Dinira, ubicado en el sur de Lara y norte de Trujillo presenta un 5% de su área en GDI 4 de intervención y un 23% en GDI 3, asociados ambos a las actividades agrícolas que rodean el perímetro del Parque, mientras que un 72% se encuentra en un GDI 2, por lo que la mayor parte de los hábitats en esta área (desde el subpáramo hasta el bosque seco tropical) presentan un buen estado de conservación, (MARNR, 1992; INPARQUES *on line* 21/07/2010) que preservan especies de fauna endémicas y en peligro de extinción como el conocido oso frontino (*Tremarctos ornatus*).

El Parque Nacional Yacambú, ubicado en las cercanías de la población de Sanare, en el estado Lara, presenta un 1,73% de su área en GDI 5, asociado al embalse del río Yacambú, mientras que un significativo 45,09% está en GDI 3 debido a actividades agrícolas y el restante 53,18% se encuentra en un GDI 2. Estas cifras indican que en su gran mayoría los hábitats del parque están entre un buen y un regular estado de conservación, lo que implica que el parque se encuentra en general cumpliendo sus funciones de conservación y resguardo.

El Parque Sierra Nevada es la mayor de las ABRAE andinas, presenta apenas un 0,01% en GDI 5 y un 7,41% en GDI 4, asociados ambos a urbanismos poblaciones y actividades agrícolas tradicionales.

Cerca de un 50,97% del total en GDI 3 asociado a actividades pecuarias y un 41,60% del parque en GDI 2. Los hábitats en cotas de altura media y alta como el de bosques ombrófilos montanos siempre verdes y páramos andinos (MARNR, 1992; INPARQUES *on line* 21/07/2010), presentan entre un buen y un regular estado de conservación.

El Parque Nacional Sierra La Culata, el segundo en extensión territorial de los parques andinos presenta un escaso 3,63% del área total en GDI 4, un 53,84% en el GDI 3 de intervención, ambos asociados a la agricultura y ganadería extensiva en el piedemonte y valles y finalmente con un 42,53%, en GDI 2 de intervención en las cotas medias y altas de las montañas se puede afirmar que los hábitats en estas áreas se encuentran en buen estado de conservación.

El Parque Nacional Páramo de Guaramacal presenta un 11,98% del territorio en el GDI 3, asociado a actividades agropecuarias como el cultivo de hortalizas en el perímetro del parque y a eventos ocasionales de origen antrópico (incendios), el restante 88,02% de su extensión presenta un GDI 2. La mayoría de los hábitats en esta área que incluyen bosques nublados, subpáramos y páramos (MARNR, 1992; INPARQUES *on line* 21/07/2010) están en buen estado de conservación, sin embargo, la extracción de musgos, palmas, helechos arborescentes, orquídeas y otras especies vegetales, representan las mayores amenazas para esta región.

El Parque Nacional Paramos Batallón y La Negra presenta un GDI 4 en el 42,28% de su extensión, mientras que un 32,67% está en GDI 3, quedando sólo el 25,04% en GDI 2 asociado a las partes más altas de las montañas, las zonas de hábitats de páramos, bosques de transición y bosques húmedos (MARNR, 1992; INPARQUES *on line* 21/07/2010). Por estar ubicado en el medio de una zona altamente intervenida, el parque presenta en casi la mitad de su extensión un pobre estado de conservación, sin embargo en las áreas restantes importantes hábitats de la zona se conservan en buen estado.

Parques Nacionales de la biorregión Planicie Deltaica de los ríos Orinoco y San Juan.

El Parque Nacional Delta del Orinoco (o Mariusa), ubicado en el noreste del país, presenta un óptimo estado de conservación, con el 100% de su territorio en el GDI 1, protegiendo los hábitats y ecosistemas asociados a la desembocadura del río Orinoco. Alejado de asentamientos humanos muy poblados y con escasas potencialidades agrícolas tradicionales, el parque y sus hábitats de manglares costeros y estuarinos, pantanos herbáceos, planicies cénagosas, bosques, palmeras de pantanos y sabanas inundables (INPARQUES *on line* 21/07/2010) no muestra señales de intervención a esta escala, aun-

cando existen importantes explotaciones de palmito y otras especies en zonas cercanas.

Parques Nacionales de la biorregión de Guayana

El Parque Nacional Canaima ubicado en el extremo sureste de Venezuela en el Escudo Guayanés, es uno de los parques más grandes del planeta. Abarcando la totalidad de la cuenca oriental y superior del río Caroni (ríos Carrao, Kukenán, Yuruaní, Aponwao y Surukun), protegiendo de esa manera las fuentes hídricas del mayor complejo hidroeléctrico de Venezuela en Guri. A esta escala de trabajo la superficie del parque presenta un 100% en GDI 1, por lo que los hábitats que protege como sabanas, bosques de galería, morichales, bosques ombrófilos submontanos y montanos siempreverdes se encuentran en óptimo estado de conservación, incluyendo muchas especies endémicas (principalmente en los tepuyes), esto no implica la ausencia de amenazas asociadas a las actividades forestales y mineras (MARNR, 1992; Señaris *et al.*, 2009; INPARQUES *on line* 21/07/2010).

El Parque Nacional Jaua-Sarisariñama localizado al suroeste del estado Bolívar, donde nacen los ríos Caura, Erebato y Ventuari y definido por tres mesetas llamadas por los Y'equanas "Jaua-Jidi", "Sarisariñama-Jidi" y "Guanacoco-Jidi". En las simas de estas mesetas que se localizan grandes orificios, los cuales se hunden drásticamente en la superficie, originados por la actividad de aguas y ríos subterráneos. Este parque protege hábitats importantes como el bosque pluvial premontano y el bosque pluvial montano bajo, así como hábitats de arbustales y herbazales tepuyanos (MARNR, 1992; INPARQUES *on line* 21/07/2010), los cuales con un GDI 1 de intervención en toda su extensión se encuentran por ahora en óptimo estado de conservación.

El Parque Nacional Parima Tapirapeco y el Parque Nacional Serranía La Neblina se encuentran en la frontera sur del país en el estado Amazonas y ambos presentan el 100% de su territorio en GDI 1, por lo que los hábitats que protegen están en óptimo estado de conservación. Esta zona se utiliza y está propuesta por varios autores como una bioregión separada dadas sus características biológicas particulares y amplia extensión geográfica.

El Parque Nacional Parima Tapirapeco es el más grande del país y el quinto a escala mundial, es el lugar de mayor asentamiento de la etnia Yanomami, y la región de las nacientes de los ríos Orinoco, Siapa y Mavaca,. Entre los hábitats presentes en la zona más resaltantes se pueden citar a los bosques ombrófilos siempreverdes de zonas bajas y submontanos, y las sabanas inundables (MARNR, 1992; INPARQUES *on line* 21/07/2010).

El Parque Nacional Duida-Marahuaca está ubicado en el sector central del Estado Amazonas. Estos tepuyes se elevan en medio de la densa vegetación

de la cuenca alta del Río Orinoco y constituyen una formación de relieve abrupto, dominado por escarpadas paredes verticales, con una altitud de 2.358 msnm y 2.800 msnm respectivamente. Esta región corresponde a las cuencas de los ríos Padamo, Iguapó y Cunucunuma, afluentes de la margen derecha del río Orinoco, sector que posee hábitats de bosques ombrófilos bajos, inundados, con palmas, Bosques montanos y submontanos siempreverdes y bosques bajos tepuyanos (MARNR, 1992; INPARQUES *on line* 21/07/2010). Con un GDI 1 de intervención en toda su extensión, estos hábitats se encuentran por los momentos en óptimo estado de conservación.

Caracterización del indicador utilizado: Cambios en las formaciones vegetales.

El indicador aquí desarrollado puede marcar avances o retrocesos en la aplicación de las políticas públicas relacionadas con la conservación de la biodiversidad y con la gestión ambiental en general, por cuanto los valores de grado de intervención que toma cada polígono, pueden alejarse o acercarse a la condición inicial del sistema en el tiempo y mostrar su ampliación o reducción.

Esta propiedad permite utilizar este indicador para realizar un seguimiento de las políticas públicas y predicciones en función del planteamiento de diferentes escenarios, por ejemplo, para grandes áreas del Parque Nacional Waraira-Repano se espera que una buena gestión las desplace hacia un estado más cercano a la condición original como sería un incremento de GDI 2 en detrimento de los actuales valores de GDI 4 y GDI 3.

Las características de los datos hizo imposible ajustar la leyenda a una escala más detallada que permitiera separar los grados de intervención con mayor precisión, esto debido a que: 1.- la escala de la leyenda utilizada en los proyectos anteriores se basó en descripciones cualitativas de los cambios. 2.- no se dispone actualmente de datos numéricos e indicadores específicos como cambios en el número, composición o abundancia de especies por zona que puedan ser asociados a cada GDI por separado.

No fue posible detallar los cambios equivalentes en la riqueza, abundancia, composición y proporción de especies, en las poblaciones de flora y fauna asociados a los cambios de las formaciones vegetales, sin embargo, la escala cualitativa asociada a estas variables, se puede leer de la siguiente manera sin cambios aparentes, pocos cambios, cambios moderados, cambios fuertes y cambios muy fuertes. Estudios a largo plazo podrían permitir establecer una escala cualitativa asociada a estas pérdidas o modificaciones con cambios expresables numéricamente o en porcentajes desde 0% hasta 100%.

Queda planteado el reto de analizar información actualizada que permita precisar el porcentaje de

área afectada por grado de intervención, para así poder separar en detalle el actual grado 3 por área de afectación, de tal manera que exista un grado nuevo que refleje un área de afectación intermedio entre el 26% y el 75% de la formación vegetal y que permita llevar la escala a seis niveles de intervención.

Resalta el hecho de que este indicador no permite apreciar zonas en proceso de modificación o amenazadas por factores que no tengan efectos inmediatos en las formaciones vegetales, solo detecta áreas previamente intervenidas (grados 2, 3, 4 y 5), donde las modificaciones más evidentes han tenido lugar, lo cual es una desventaja ya que además de la perdida de hábitats (Rodríguez y Rojas-Suárez, 2008), existen muchas otras amenazas a la biodiversidad tales como: la introducción de especies exóticas (MARN, 2001), la sobreexplotación de especies de flora o fauna autóctonas, la presencia de sustancias químicas contaminantes, la contaminación lumínica o sónica, los efectos de borde ocasionados por áreas densamente pobladas (Caughley & Gunn, 1996; Nebel & Wright, 1999; Freeman & Herron, 2002; Berroterán, 2004; Rodríguez y Rojas Suárez, 2008) y otros factores que pueden llegar a modificar la composición o proporción de especies así como la estructura y funcionamiento de los hábitats y ecosistemas sin que esto se refleje de forma inmediata en las formaciones vegetales y por ende en los estudios de cobertura realizados en este trabajo.

Algunos de estos factores están en proceso de revisión y actualización, como es el caso de la extracción y comercio de fauna silvestre, mientras otros apenas empiezan a ser tomados en cuenta, y se comienzan a recopilar datos para su análisis, como en el caso de la introducción de especies exóticas, o tratados con modelos teóricos como los efectos de borde. Solo cuando se disponga los diferentes factores analizados en conjunto, se tendrá una visión sistémica de la problemática de la preservación y manejo de la biodiversidad a todos sus niveles en Venezuela.

Mientras se alcanzan estas metas, la información aquí generada sirve de insumo a un sistema de alerta que permite identificar áreas en las cuales se requiere abrir ventanas para estudio más específicos. En este sentido y dada su importancia como reserva estratégica, se espera desarrollar estudios más detallados a 1:100.000 y mayor escala, en zonas críticas como es el caso de los ecosistemas que alimentan al embalse del Guri.

CONCLUSIONES

La capa SIG de Grados de intervención de las formaciones vegetales en Venezuela es una herramienta de análisis y gestión que utiliza un indicador (los GDI) que ofrece una visualización rápida del

estado de conservación de los hábitats y ecosistemas, lo que permite realizar el seguimiento de avances o retrocesos en el éxito de las políticas públicas asociadas a la conservación y uso sustentable de la biodiversidad y/o sus componentes, funcionando además, como un sistema de alerta que indica las áreas y formaciones vegetales donde se deberán realizar estudios más detallados.

La cartografía obtenida presenta una leyenda con 5 niveles de GDI en orden ascendente, escalas que ofrecen una visualización rápida del impacto de las actividades humanas sobre estas formaciones por polígono en lo que se refiere a: 1-Magnitud del efecto, 2-Localización espacial y 3-Porcentaje estimado de la pérdida de área de cada formación, implicando además la posible fragmentación de las formaciones originales y la introducción de especies exóticas.

Es necesario seguir trabajando hasta obtener una expresión numérica que refleje con mayor claridad la pérdida de área, y sobre todo los cambios asociados en la riqueza, composición o proporción de especies de las poblaciones o comunidades dentro de cada área bajo estudio.

Esta herramienta por sí sola no permite realizar una caracterización completa, ya que solo detecta áreas donde modificaciones evidentes han tenido lugar. La introducción de especies exóticas, la extracción y comercio de flora y fauna silvestre y la descarga de contaminantes junto con otros factores, pueden llegar a modificar la composición o proporción de especies así como la estructura y funcionamiento de los ecosistemas, sin que esto se refleje de forma inmediata en las formaciones vegetales y por ende en los estudios de cobertura realizados en este trabajo.

El norte del Orinoco se aprecia fuertemente intervenido, con un 77% del territorio alterado de forma significativa, donde las formaciones boscosas han sido las más afectadas presentando un estado de conservación preponderantemente *regular*, o *pobre*, siendo los bosques decíduos y semidecíduos y las formaciones xerófilas los más intervenidos del país. En esta zona, las figuras de protección, son espacios aislados con una variada gama de GDI dentro de su perímetro, sin embargo todavía conservan importantes representaciones de hábitats originales.

Al sur del Orinoco por el contrario, se observa escasamente alterado, y con un 93% de su territorio sin intervención aparente, representando por ello un auténtico reservorio de diversidad de flora y fauna para el país, en términos generales, los bosques del sur del Orinoco se encuentran en *excelente* o *buen* estado de conservación, sin embargo, estas formaciones actualmente están amenazadas como consecuencia del incremento en las actividades mineras, forestales y agropecuarias.

La evaluación de tendencias hace prever escenarios poco deseables con graves pérdidas de áreas boscosas y de la biodiversidad que albergan en plazos variables de tiempo no menores a 20 años, para modificar este pronóstico es indispensable reformular la gestión de los usos de los bosques a nivel nacional con criterios de sustentabilidad y la integración de todos los actores y entes involucrados.

Ya que la cobertura espacial de los Parques Nacionales y Monumentos Naturales incluye buena parte de las formaciones boscosas más importantes del país, la única forma de garantizar la conservación de este valioso legado a las generaciones futuras, es mejorando la eficiencia de protección de estas ABRAE.

Finalmente, es necesario implementar una política nacional ambiental integradora y no punitiva destinada a mantener la mayor proporción posible de las áreas intervenidas en un máximo de GDI 3, mantener los Parques Nacionales y Monumentos Naturales y Reservas Forestales en un GDI 1 o 2 y utilizar diversas estrategias conservacionistas que incluyan aspectos educativos, sociales, culturales, y tecnológicos para minimizar la pérdida de biodiversidad, en todas las zonas y con especial énfasis en las clasificadas dentro de los GDI 4 y 5, realizando un detallado seguimiento de sus resultados junto con las correcciones pertinentes. Es de esperar que esta política permitiría reducir o incluso detener el riesgo de pérdida de la biodiversidad a nivel nacional, manteniendo un ritmo de desarrollo sustentable y equitativo para todos los venezolanos.

AGRADECIMIENTOS

A Pedro Borges por su colaboración y sugerencias a lo largo del desarrollo de este trabajo, a José Uzcátegui por su apoyo y su orientación, a Elmara Rivas, Gerardo Aymard, Nidia Cuello por su paciente revisión del manuscrito y a los TM Maikel Belisario y Yimber Pacheco por su interés y competencia al resolver los múltiples requerimientos de información básica de este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguilera, M. A. Azocar A. y E. Jiménez (Eds.). 2003. Biodiversidad en Venezuela. Fundación Polar. Ministerio de Ciencia y Tecnología. Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación Tecnológica (FONACIT). Editorial Exnibri. Caracas.
- Aymard, G., R. Schargel, P. Berry y B. Stergios. 2009. Estudio de los suelos y la vegetación (estructura, composición florística y diversidad) en bosques macrotérmicos no-inundables, estado Amazonas Venezuela (aprox. 01° 30' – 05° 55' N; 66° 00' – 67° 50' O). Biollania (Edic. Esp.) 9: 6-251.
- _____ & L. Campbell. 2008. A new species of Caraipa Aublet (Clusiaceae) from the Venezuelan Andes and its biogeographical implications Rodriguesia 59(2): 393-398.
- _____ & _____. 2007. A new species of Securidaca (Polygalaceae) from sandstone outcrops in the Venezuelan Andes. Brittonia. 59:328-333.

- ____ y V. González. 2007. Consideraciones generales sobre la composición florística y diversidad de los bosques de los Llanos de Venezuela. Pp. 59-72. En: Catálogo Anotado e ilustrado de la Flora Vascular de los Llanos de Venezuela, R. Duno de Stefano, G. Aymard & O. Huber (Eds.). FUDENA-Fundación Polar-FIBV, Caracas, Venezuela.
- _____. 2005. Bosques de los Llanos de Venezuela: consideraciones generales sobre su estructura y composición florística. Pp. 19-48. En: Tierras Llaneras de Venezuela, J. M. Hétier y R. López F. (Eds.), SC-77: IRD-CIDAT. Mérida, Venezuela.
- _____. 1987. Observaciones sobre el estado de la vegetación en las concesiones mineras al noroeste de la Clarita (06° 13' N; 61° 26' O), Dtto. Sifontes del Estado Bolívar, Venezuela. Boletín Técnico Programa de R.N.R. (UNELLEZ-Guanare. Venezuela) N° 13: 39-59.
- Briceno, M. 2005. Estudio de tendencias y perspectivas del Sector Forestal en América Latina. Documento de Trabajo. Informe Nacional Venezuela. MARNR-FAO. Roma.
- Caughley, G. & A. Gunn. 1996. Conservation Biology in Theory and Practice. Blackewell Science, INC. USA
- Chacón-Moreno, E. 2010. "Ecorregiones, Paisajes y Ecosistemas de Venezuela. Propuesta conceptual y metodológica bajo un enfoque de Ecología del Paisaje", Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida Venezuela (Proyecto sin publicar).
- Corporación Venezolana de Guayana. Productos Forestales de Oriente C. A. CVG-PROFORCA. 2008. Capa de Información Vectorial en ArcGis®. Depositada en la base de información del proyecto Sistema de Información Geográfica para la Ordenación del Territorio (SIGOT) del Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. Caracas.
- FAO. 1981. Los recursos forestales de la América tropical, Proyecto de Evaluación de los Recursos Forestales Tropicales. Informe Técnico 1, UN 32/6.1301-78-04. Rome.
- FAO/TCP/RLA/0160, 1993., Situación General de la Conservación de la Biodiversidad en la Región Amazónica: Evaluación de las Áreas Protegidas Propuestas y Estrategias, Quito
- Freeman, S. & J. Herron. 2002. Análisis Evolutivo, 2^a Edic.. Prentice Hall, DP Barcelona..
- González, A., B. Rayfield & Z. Lindo. 2011. The disentangled bank: How loss of hábitat fragments and disassembles ecological net-works. American J. of Botany 98: 503-516.
- González-B., V., M. Pietrangieli, M. Gutierrez, S. Rodríguez, G. De Martino, M. Rengifo y R. Durán. 2008. Vegetación y uso actual. 264 Pp. En: J. L. Berroterán, M. Gutierrez y M. Herrera (Eds.), Evaluación de los sistemas ecológicos de la faja petrolífera del Orinoco con base para la ordenación territorial. Ministerio del Poder Popular para la Energía y Petróleo, Caracas.
- Huber, O. y Alarcón, C. 1988. Mapa de Vegetación de Venezuela, 1: 2.000.000, División de Vegetación, Dirección de Suelos, Vegetación y Fauna, Dirección General de Información e Investigación del Ambiente, Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables. Caracas.
- Hueck, K. 1960. Mapa de vegetación de la República de Venezuela. Bol. IFLA 7: 1-16. Mapa 1:2.000.000. Instituto Geográfico de Venezuela Simón Bolívar (IGVS). 2007a. Atlas de Venezuela. Cáp. Paisajes Vegetales. (O. Huber). Ministerio del Poder Popular para el Ambiente, Caracas, (sin publicar).
- IGVS. 2007b. Atlas de Venezuela. Cáp. Zoogeografía y Hábitats terrestres de Venezuela. (O. Linares). Ministerio del Poder Popular para el Ambiente, Caracas, (sin publicar).
- Keesing, F. L. K. Belden, P. Daszak, A. Dobson, C. D. Harvell, R. D. Holt, P. Hudson, A. Jolles, K. E. Jones, C. E. Mitchell, S. S. Myers, T. Bogich & R. S. Ostfeld. 2010. Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. Nature 468: 647-652.
- Lambin, E. F. & P. Meyfroidt. 2010. Land use transitions: Socio-ecological feedback versus socio-economic change. Land Use Policy 27:108-118.
- Larson, A. M., P. Pacheco, F. Toni & M. Vallejo. 2007. Trends in Latin American forestry decentralisations: legal frameworks, municipal governments and forest dependent groups. International Forestry Review 9: 734-747.
- McGill, B. L. 2011. Linking biodiversity patterns by autocorrelated random sampling. American J. of Botany 98: 498-502.
- Meyfroidt, P., T. K. Rudel & E. F. Lambin. 2010. Forest transitions, trade, and the global displacement of land use. PNAS 107(49): 20917-20922.
- Nassar, J. M., J. P. Rodríguez, A. Sánchez- Azofeifa, T. Garviny M. Quesada. (Eds.). 2008. Manual of Methods, Human, Ecological and Biophysical Dimensions of Tropical Dry Forests, Ministerio del Poder Popular para la Ciencia y Tecnología Ediciones IVIC, Caracas.
- Berroterán, J. L. (Ed.) 2004. Reserva forestal Imataca ecología y bases técnicas para el ordenamiento territorial. Fundambiente, Fondo Editorial. Caracas.
- Madi, Y., A. Henríquez, D. Gil, L. Rodríguez, A. León, J. Martínez, M. Delgado, J. Vázquez, J. Santander, y J. Rodrigues, J. 2011. La vegetación en Venezuela: una herramienta SIG a partir de Sistemas Ambientales de Venezuela. Oficina de Análisis Estratégico, Coordinación de seguimiento del impacto de las políticas públicas Ambientales. Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. Caracas. (Sin publicar)
- _____, J. Vázquez, A. León, J. Rodrígues, Y. Rivas, E. Duarte, W. Álvarez, J. Martínez, y J. Uzcátegui. 2010a. "Grados De Intervención de las Formaciones Vegetales en Venezuela" Oficina de Análisis Estratégico, Coordinación de seguimiento del impacto de las políticas públicas Ambientales Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. Caracas
- _____, J. Vázquez, A. León, J. Rodrígues, Y. Rivas, E. Duarte, W. Álvarez, W., J. Martínez, y J. Uzcátegui. 2010b. Sistema de información geográfico de los grados de intervención sobre las formaciones vegetales de Venezuela. Oficina de Análisis Estratégico, Coordinación de seguimiento del impacto de las políticas públicas Ambientales Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. Caracas
- _____, L. Rodríguez, A. León, J. Martínez, M. Delgado, D. Gil y A. Henríquez, 2009. "Vegetación de Venezuela 1979-1982, recopilación de Sistemas Ambientales de Venezuela Proyecto Ven/79/001" Oficina de Análisis Estratégico, Coordinación de Investigación e Información Ambiental, Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. Caracas.
- MARNR. 2001. Informe sobre las Especies Exóticas en Venezuela. Oficina Nacional de Diversidad Biológica. Caracas.
- _____. 1982a. Sistemas Ambientales Venezolanos. Proyecto VEN/79/001. Mapa de la Vegetación Actual de Venezuela. Serie: II, sección: 1, documento número:, Caracas.
- _____. 1982b. Sistemas Ambientales Venezolanos. Proyecto VEN/79/001, "Mapa de la Vegetación Actual de Venezuela" Atlas. 76 cartas 1: 250.000. Caracas.
- _____. 1982c. Sistemas Ambientales Venezolanos. Proyecto VEN/79/001, Estilos de desarrollo y escenarios alternativos para la Venezuela futura. Caracas.
- _____. 1979. Mapa de la Vegetación de la República de Venezuela por K. Hueck, (1960). Dirección de Cartografía Nacional, Atlas de Venezuela. Caracas.
- _____. 2000. "Los Árboles: Elementos Esencial para el Desarrollo Sustentable" Revista de la Dirección del Recurso Forestal 10 (16):1-54.
- _____. 1997. Mapa de la Vegetación de Venezuela, NC19-15 (Camaguán) 1: 250.000, (MARNR), Dirección de Vegetación, Caracas.
- _____. 1996. Balance Ambiental de Venezuela, apéndice 1996. Centro de Información y Estadísticas Ambientales de la Dirección General Sectorial de Información Ambiental del Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables. Caracas.
- _____. 1995a. Mapa de Vegetación Actual de Venezuela, recopilación de cartas a 1: 250.000. Norte del Orinoco, Dirección de Vegetación, Caracas. (Sin publicar).

-
- _____. 1995b. Balance Ambiental de Venezuela 1994-95. Centro de Información y Estadísticas Ambientales de la Dirección General Sectorial de Información Ambiental del Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables. Caracas.
- _____. 1994. Importancia de la Silvicultura, Conservación de Recursos Genéticos, Revista del Servicio Autónomo Forestal Venezolano 5 (10): 1-46.
- _____. 1993. Mapa de la Vegetación de Venezuela NC19-10 (Guanare) 1: 250.000, Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables (MARNR), Dirección de Vegetación, Caracas.
- _____. 1992. Áreas naturales protegidas Serie Aspectos Conceptuales y Metodológicos DGSPOA/ACM/01. Caracas.
- _____. 1991. Informe de Venezuela sobre el progreso del sector forestal período 1988-90. 17º Reunión de la Comisión Forestal Latinoamericana. Ciudad, Guyana, 18-22 Febrero 1991. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables. Caracas
- MINAMB. 2006a. Manejo de Recursos Naturales y Ordenamiento de Tierras. MARNOT. Caracas. (Sin publicar).
- _____. 2006b. Estadísticas Forestales. Anuario año 2005. Serie N° 9. DG Bosques. Caracas. .
- MPPA. 2010. Estrategia Nacional para la Conservación de la Diversidad Biológica de la República Bolivariana de Venezuela. Caracas..
- _____. 2008 Proyecto Sistema de información Geográfico Para el Ordenamiento del Territorio (SIGOT) Base de Datos Georeferenciados, Caracas.
- _____. 2007. Estadísticas Forestales. Anuario 2006. Serie N 10. DG, Bosques. Caracas. 174 pp.
- _____. 2006. "Capa de información en SIG de la vegetación de Venezuela al norte del Orinoco, Recopilación de la cartografía desarrollada en la Dirección de Vegetación del MARNR por Delfina Rodríguez y Américo Catalán 1993, 1995, 1997" Caracas. (Sin publicar).
- Miranda, M. (Ed.). 2002. The State of Venezuela's Forests, A Case Study of Guayana Region. Fundación Polar. Caracas
- Nebel, B. J. & R. T. Wright .(Eds.). 1999. Ciencias Ambientes, Ecología y desarrollo sostenible, 6º Edic. Pearson Prentice Hall Press, Mexico.
- Rodríguez, J.P. y F. Rojas-Suárez. (Eds.). 2008. Libro Rojo de la Fauna venezolana. 3º Edicn. Provita y Shell de Venezuela, S A, Caracas.
- Señaris, C. J. D., Lew y C. Lasso. (Eds.). 2009. Biodiversidad del parque nacional CANAIMA, bases técnicas de conservación de la Guayana venezolana. Fundación la Salle de Ciencias Naturales, Caracas.
- Citas de Internet:
- Instituto Nacional de Parques (INPARQUES).
- url:<http://www.inparques.gob.ve/>. Última consulta el 21/07/2010
- url:<http://www.parkswatch.org/>. Última consulta el 18/07/2010
- url:<http://www.earth.google.es/>. Última consulta el 10/06/2010