

CRECIMIENTO DIAMÉTRICO DE ESPECIES ARBÓREAS EN UN BOSQUE ESTACIONAL DE LOS LLANOS OCCIDENTALES DE VENEZUELA

DIAMETRIC TREE GROWTH IN FUNCTIONAL GROUPS SPECIES IN A SEASONAL FOREST OF THE VENEZUELAN WESTERN PLAINS

Hirma Ramírez Angulo^{1,2}, Miguel Acevedo^{3,2}, Michele Ataroff⁴ y Armando Torres Lezama¹

¹ *Universidad de Los Andes (ULA), Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Grupo de Investigación, BIODESUS, Instituto de Investigaciones para el Desarrollo Forestal (INDEFOR), Mérida, Venezuela.*

² *ULA. Facultad de Ingeniería Centro de Simulación y Modelos, Facultad de Ingeniería. E-mail: rhirma@ula.ve*

³ *Department of Electrical Engineering and Department of Geography, University of North Texas, Denton, Texas 76203, EE.UU.*

⁴ *ULA. Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecología.*

RESUMEN

Se estudiaron las tasas de crecimiento de especies arbóreas que pertenecen a diferentes grupos funcionales y que ocupan distintas posiciones fisiográficas en un bosque estacional de la Reserva Forestal Caparo, Venezuela. Los grupos fueron conformados de acuerdo con sus requerimientos de luz y la altura máxima que pueden alcanzar los individuos. Se utilizaron datos de parcelas permanentes, con mediciones continuas durante 18 años del diámetro a la altura del pecho (DAP) a partir de 10 cm de DAP. Los mayores diámetros corresponden a los grupos de tolerantes intermedias grandes (>30 m de altura) y de tolerantes grandes. En general, los valores de crecimiento diamétrico encontrados están en el intervalo reportado en la zona tropical. La densidad total difirió significativamente entre grupos funcionales, pero no entre posiciones fisiográficas. Las mayores tasas anuales de crecimiento por categoría diamétrica correspondieron a las categorías intermedias. Se hallaron diferencias significativas de las tasas de crecimiento para los grupos, mas no entre posiciones fisiográficas. Las palmas son las especies que presentaron la mayor tasa de crecimiento, seguidas por las intolerantes medianas y las intolerantes pequeñas; las tolerantes intermedias y las tolerantes pequeñas presentaron las tasas menores. Estos resultados coinciden con lo esperado, considerando las características propias de cada uno de esos grupos.

Palabras clave: bosque estacional, Caparo, crecimiento diamétrico, grupos funcionales, Venezuela

ABSTRACT

Tree species diametric growth rates were studied for different functional groups and in several physiographic positions in the Experimental Area of Caparo Forest Reserve, Venezuela. Functional groups were defined according to light requirements and maximum tree heights. We used a data set from permanent plots where diameter at breast height (DBH) was measured during a period of 18 years for all trees with DBH \geq 10 cm. The largest DBH values were found for large (>30 m in height) intermediate tolerant species and large tolerant species. In general, growth rates estimated in this study are within the range reported for the tropical zone. Regarding tree total density significant differences were found among functional groups, but not between physiographic positions. The highest values of tree growth rate per diametric category were recorded for the intermediate categories. Moreover, highly significant differences were found between tree growth rates of functional group species, but not between physiographical positions. The group of palms showed the highest growth rates followed by small intermediate tolerant species. Intermediate tolerant species and small tolerant species showed the lowest tree growth rates. These results are in agreement with expected patterns regarding the traits of these functional groups.

Key words: Caparo, diameter growth, functional groups, seasonal forest, Venezuela

INTRODUCCIÓN

Durante las últimas décadas, el conocimiento sobre el funcionamiento de los bosques tropicales se ha incrementado; sin embargo, aún existen problemas para comprender los procesos subyacentes de la dinámica en estos ecosistemas de gran importancia en términos de biodiversidad y biogeoquímica global (Clark y Clark 2001, Köhler *et al.*, 2003). El entendimiento de esa dinámica involucra el conocimiento de diferentes variables, entre las que destaca el crecimiento de los árboles, el cual es un proceso que depende de factores ambientales y de las características propias de las especies (Lambers *et al.* 1998).

El crecimiento de los árboles en los bosques es importante tanto económica como ecológicamente, por su utilidad para estimar y predecir el rendimiento forestal (Vanclay 1994), así como por su papel en el entendimiento de la demografía poblacional y la dinámica del bosque (e.g. Swaine y Lieberman 1987). Las tasas de crecimiento de los árboles en los bosques tropicales reflejan la variación en las estrategias de la historia de vida, definen límites a la cosecha de madera y controlan el balance de carbono de los rodales (Baker *et al.* 2003a).

En los bosques tropicales las tasas de crecimiento son muy variables a nivel inter- e intraespecífico, en espacio y tiempo. Factores endógenos y exógenos afectan ese crecimiento y pueden producir cambios en él, aun en árboles adultos. La combinación de esos factores puede ser responsable de las variaciones en las tasas de crecimiento en una población (Manokaran y Swaine 1994, Peálissier y Pascal 2000, Lewis *et al.* 2004). A nivel de rodal, la variación espacial de las tasas de crecimiento depende tanto de las diferencias en la disponibilidad de recursos así como de la composición funcional de los bosques tropicales (Baker *et al.* 2003a). El conocimiento de esa variabilidad es vital para el entendimiento de los patrones de crecimiento.

Gran parte de los estudios del crecimiento diamétrico de los árboles tropicales se han basado en estimaciones a partir de mediciones repetidas realizadas en parcelas permanentes de diferente tamaño (Finegan y Camacho 1999, da Silva *et al.* 2002), debido a que el análisis de los anillos de crecimiento de árboles tropicales es menos confiable que en las regiones templadas, puesto que éstos no siempre se forman anualmente (Brienen y Zuidema 2005), Brienen *et al.* (2009) plantean

que los anillos en todas las especies potenciales estudiadas por ellos son anuales aun cuando no pudieron conseguir evidencias completas. Aunque se ha encontrado cierto patrón de formación de madera en algunas especies relacionado con la periodicidad de la precipitación, específicamente en bosques con una fuerte estación anual de sequía o con inundación anual (Bullock 1997, Worbes 1999, Dünisch *et al.* 2003, Fichtler *et al.* 2003, Brienen y Zuidema 2005).

Hasta ahora, ha habido poca investigación sobre cómo varían las tasas de crecimiento de árboles adultos a través de gradientes ambientales, variación que podría ser crítica para la distribución y la abundancia de las especies. El crecimiento lento está ligado a una mortalidad alta o a tasas de reclutamiento bajas. Por ejemplo, en un bosque semicaducifolio en Ghana se encontró que los árboles con crecimiento lento mostraron las mayores tasas de mortalidad (Swaine y Lieberman 1987). Asimismo, Baker *et al.* (2003b) observaron una variación intraespecífica significativa en las tasas de crecimiento para dos especies tanto a escala temporal como espacial (diferentes posiciones topográficas) en los mismos bosques.

Aun cuando haya poca información sobre los patrones espaciales de crecimiento arbóreo en el trópico, es claro que este proceso está limitado por las variables ambientales a diferentes escalas temporales y espaciales. La radiación y la disponibilidad de agua y de nutrientes en el suelo pueden ser factores importantes que determinen las tasas de crecimiento (Baker *et al.* 2003b). Además, se ha observado que las tasas de crecimiento individual dependen de una combinación del tamaño del árbol, características ecológicas específicas y de los árboles en el vecindario (Peálissier y Pascal 2000).

Además, la variación interespecífica en la tasa de crecimiento potencial máximo es uno de los factores más importantes en la definición de grupos funcionales robustos, dado que ésta integra numerosos rasgos que subyacen los compromisos entre las estrategias para la adquisición de recursos, la defensa contra enemigos naturales y la asignación a reproducción (Baker *et al.* 2003a).

Los autores mencionados distinguen, en términos de tasas de crecimiento, una clasificación funcional de las especies arbóreas tropicales, que contrasta especies de crecimiento rápido (pioneras, intolerantes) y de crecimiento lento o de menor respuesta a la disponibilidad creciente de luz (tolerantes a la sombra). Whitmore (1983, 1989)

y Swaine y Whitmore (1988) propusieron una clasificación de una dicotomía fundamental entre las especies de rápido crecimiento, exigentes de claros (“pioneras”) y las de crecimiento lento no demandantes de claros (“no pioneras” o “clímax”). Baker *et al.* (2003b) encontraron que las pioneras asociadas con bosques de alta precipitación y con suelos menos fértiles tienen tasas de crecimiento significativamente menores que las pioneras, las cuales son más abundantes en bosques con poca precipitación y con suelos más fértiles.

La práctica de agrupar las especies en grupos funcionales permite reducir la necesidad de generar información específica para cada taxón, mientras revela alguna característica o función global importante del ecosistema, facilitando su estudio y permitiendo la predicción de su desarrollo. Para facilitar el análisis y ser capaces de identificar tendencias generales, los árboles tropicales son a menudo clasificados dentro de un número limitado de grupos funcionales, de acuerdo con su similitud en requerimientos ambientales y respuestas ecológicas a cambios en su ambiente (e.g. Lieberman *et al.* 1985, Manokaran y Kochummen 1987, Whitmore 1989, Köhler *et al.* 2000, Phillips *et al.* 2002).

Swaine y Whitmore (1988) proponen agrupar a las especies arbóreas de acuerdo con sus requerimientos de luz, resultando dos grupos

ecológicos relativamente homogéneos: pioneras y clímax o no pioneras; además, usan un segundo criterio basado en las alturas esperadas en la madurez. Esta clasificación coincide con la de Shugart (1984) en que el síndrome de pioneras o no pioneras equivale a los requerimientos de claros para la regeneración y la altura a la capacidad de crear claros. Algunos autores han cuestionado la existencia de una dicotomía fundamental de tipos de historia de vida entre los árboles, afirmando que las especies cubren un amplio continuum de características, respuestas y requerimientos (e.g. Whitmore 1989, Davies 2001, Poorter y Arets 2003, Saldaña-Acosta *et al.* 2008). Al considerar el continuum de respuesta de las especies arbóreas a la luz, durante años se han reconocido al menos tres grupos: demandantes de luz (heliófilas - pioneras), tolerancia media (nómadas) y tolerancia alta (esciófilas - tolerantes).

En cuanto a las características de cada uno de los tipos señalados, las pioneras (también conocidas como sucesionales tempranas, intolerantes a la sombra o secundarias) tienen semillas que germinan sólo en claros, donde los rayos del sol pueden llegar al nivel del suelo, por lo menos una parte del día. Las tolerantes intermedias pasan de un estadio juvenil al reproductivo, con la participación de claros. Las tolerantes (no pioneras, sucesionales tardías) tienen la capacidad de germinar en la sombra, raramente a pleno sol, y además pueden establecerse y sobrevivir en lugares sombreados, pero también se encuentran

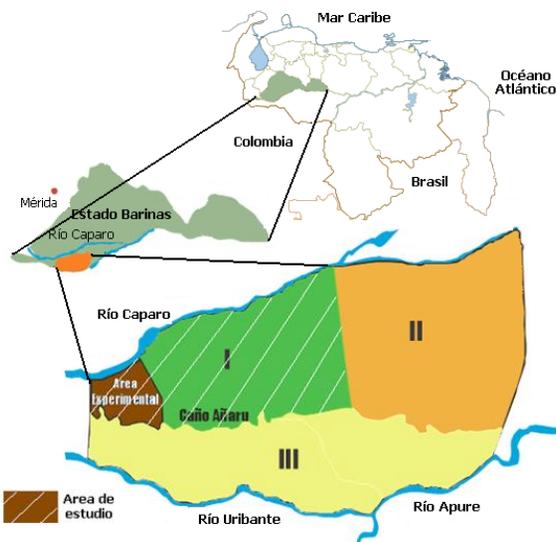


Figura 1. Ubicación del área de estudio, correspondiente al Área Experimental de la Reserva Forestal Caparo, estado Barinas, Venezuela.

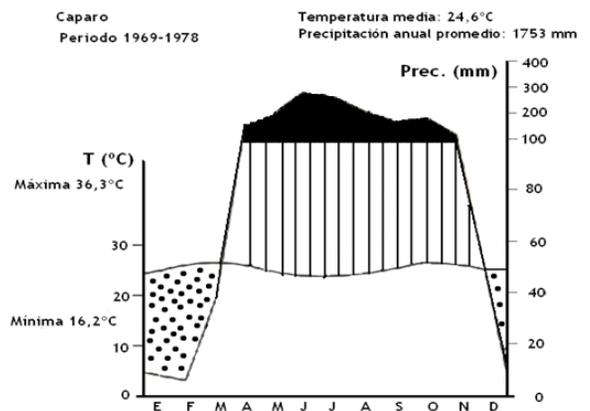


Figura 2. Diagrama climático de la Unidad I de la Reserva Forestal de Caparo, según Walter y Lieth. Fuente: Franco 1982.

CRECIMIENTO DIAMÉTRICO EN UN BOSQUE ESTACIONAL

en lugares abiertos. Tienen períodos de vida similares a las tolerantes intermedias, pero permanecen durante una alta proporción de su vida en condiciones limitadas de luz (Swaine y Whitmore 1988, Martínez-Ramos 1985).

En la zona de estudio, existen diferencias geomorfológicas importantes en distancias cortas, lo que genera tres posiciones fisiográficas (banco, sub-banco y bajío) las cuales tienen propiedades edáficas y de balance hídrico, influenciadas por la duración de las inundaciones periódicas, características que determinan la fisionomía, estructura y composición florística de la vegetación.

Este trabajo tuvo como objetivo estudiar las tasas

de crecimiento de las especies arbóreas y grupos funcionales de especies arbóreas en distintas posiciones fisiográficas encontradas en un bosque estacional del Área Experimental de la Reserva Forestal Caparo, Venezuela.

MATERIALES Y METODOS

Área de Estudio

La Reserva Forestal de Caparo se encuentra en el suroeste del estado Barinas, en los Municipios Ignacio Briceño y Andrés Eloy Blanco, del Municipio Autónomo Ezequiel Zamora. Sus coordenadas geográficas aproximadas son $70^{\circ}40'00''$ - $71^{\circ}02'00''$ O y $7^{\circ}26'00''$ - $7^{\circ}36'00''$ N

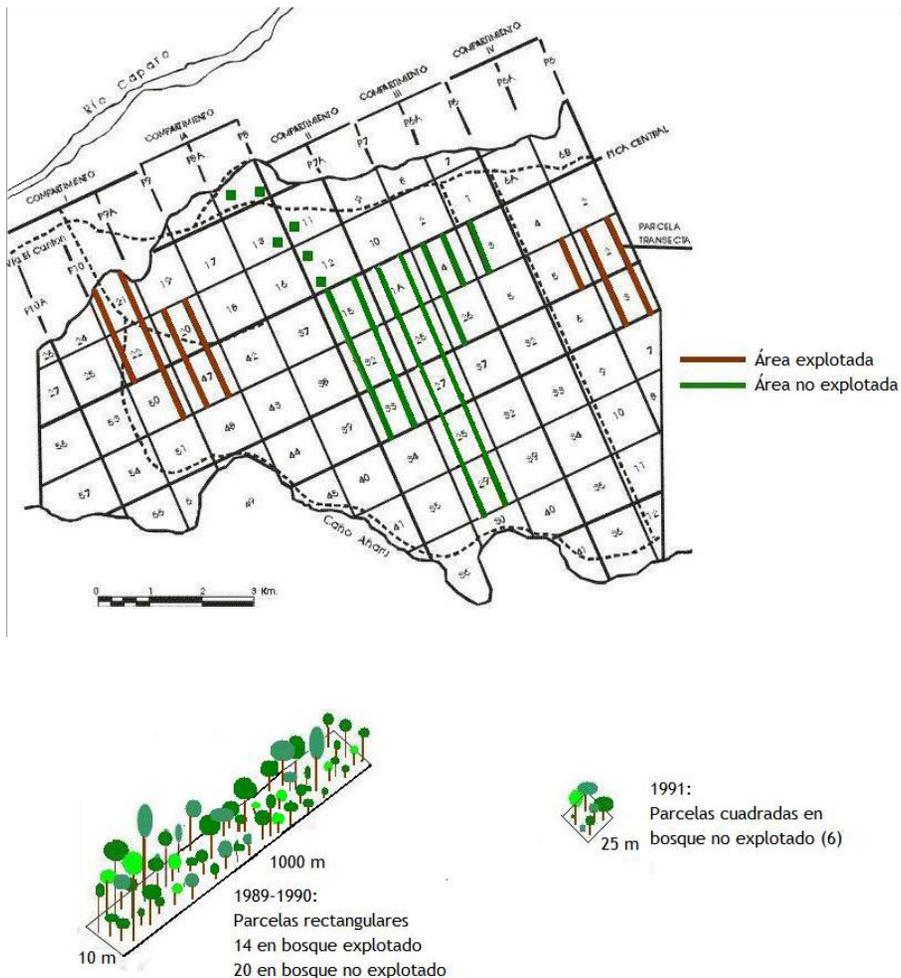


Figura 3. Distribución y forma de las parcelas establecidas en el Área Experimental de Caparo (Modificado de D^o Jesús 1999).

(Figura 1). El Área Experimental se encuentra en el extremo noroeste de la Unidad I de la Reserva, con una superficie de 7.900 ha (D'Jesús 1999), a una altitud promedio de 140 msnm. La topografía es plana, con desniveles máximos inferiores a 2 m en distancias de aproximadamente 10 km. Hay una ligera inclinación del terreno hacia el este, dirección del desagüe de la zona (Torres 1975).

En esta zona la precipitación media anual es de 1750 mm, con una marcada distribución estacional, con un periodo de sequía bien definido que comprende de tres a cuatro meses (Figura 2). La estacionalidad del clima determina que haya un exceso de agua en la época de lluvias, lo que ocasiona la inundación parcial del área, y un déficit durante la época seca. La temperatura media anual es de 24,6°C, con una variación de 3,1°C entre el mes más cálido (marzo) y el más frío (junio) (Franco 1982).

Los bosques de la región muestran rasgos distintivos debido a que se encuentran enclavados en una llanura aluvial, donde la sedimentación de varios ríos y arroyos ha formado bancos arenosos, zonas de transición (sub-bancos) con una textura limosa y depresiones (bajíos) donde predomina una textura arcillosa. La disponibilidad de nutrientes es buena respecto a otras áreas tropicales debido al material aluvial (Franco 1982).

En términos de la clasificación de zonas de vida de Holdridge, la Reserva se ubica en una zona transicional, bosque seco tropical y bosque húmedo tropical (Ewel *et al.* 1968; Veillon 1985). Huber y Alarcón (1988) lo clasifican el área como bosques tropófilos piemontanos semidecíduos. La topografía y el régimen hídrico tienen una gran influencia en la vegetación de la zona, la cual se caracteriza por su extrema variabilidad espacial. Ésta varía desde sabana y "estero", hasta un bosque alto que alcanza un máximo de 35 m de altura (Torres 1975).

Fuente de datos

A partir del año 1989, en la Unidad Experimental de la Reserva Forestal de Caparo se establecieron 40 parcelas permanentes, en las cuales se han hecho mediciones continuas durante un periodo de 18 años, en compartimientos explotados en las décadas de 1980 y 1990 y no explotados recientemente con fines de aprovechamiento de maderas. Las parcelas de un primer grupo

fueron establecidas de forma sistemática, cuyo punto inicial se determinó aleatoriamente; éstas son parcelas rectangulares de 1000 m de longitud por 10 m de ancho, lo que representa 1 ha, con orientación norte-sur, de esta manera se procuró incluir las diferentes formaciones boscosas presentes en los compartimientos muestreados (D'Jesús *et al.* 2001). El otro grupo de parcelas fue establecido de manera aleatoria e incluye seis parcelas cuadradas de 0,25 ha (Figura 3).

En cada parcela se midieron los árboles con diámetro a la altura del pecho (DAP) igual o mayor a 10 cm (circunferencia ≥ 314 mm). Las mediciones realizadas para cada árbol en el muestreo inicial fueron: (a) circunferencia con aproximación al milímetro; (b) altura total, altura del fuste comercial, diámetro menor y mayor de la proyección de la copa en el suelo; (c) calidad del tallo (rectitud de fuste); y (d) posición sociológica del árbol (posición en el dosel). Adicionalmente, se registró la posición fisiográfica y se elaboró un croquis de la ubicación de los árboles en cada parcela.

Con la información básica obtenida a través de las mediciones sucesivas (datos no publicados), la cual incluye diámetro, ingresos, egresos, fecha de medición y características del área, se estimaron las tasas de crecimiento de las diferentes especies y de los grupos funcionales.

Agrupación de las especies arbóreas

Dado el número alto de especies, para la mayoría de las cuales se dispone de muy poca información ecológica y la abundancia de muchas de ellas es demasiado baja para fines de análisis estadísticamente significativos de los procesos demográficos como el crecimiento, mortalidad y reclutamiento; se optó por agruparlas de acuerdo con dos criterios, los cuales conjugan los requerimientos de luz y el crecimiento representado por la altura máxima que pueden alcanzar los individuos. El segundo criterio incluye la capacidad de los árboles de cada especie para crear claros, puesto que a mayor tamaño del individuo se puede generar un claro de mayores dimensiones. Se consideraron tres clases de altura: altura máxima menor que 15 m, entre 15 y 30 m, y mayor que 30 m. Para el establecimiento de estos intervalos se tomó en cuenta el rango de altura de los árboles en el área de estudio, y criterios establecidos en la bibliografía. En lo relativo a tolerancia a la sombra, se consideraron

CRECIMIENTO DIAMÉTRICO EN UN BOSQUE ESTACIONAL

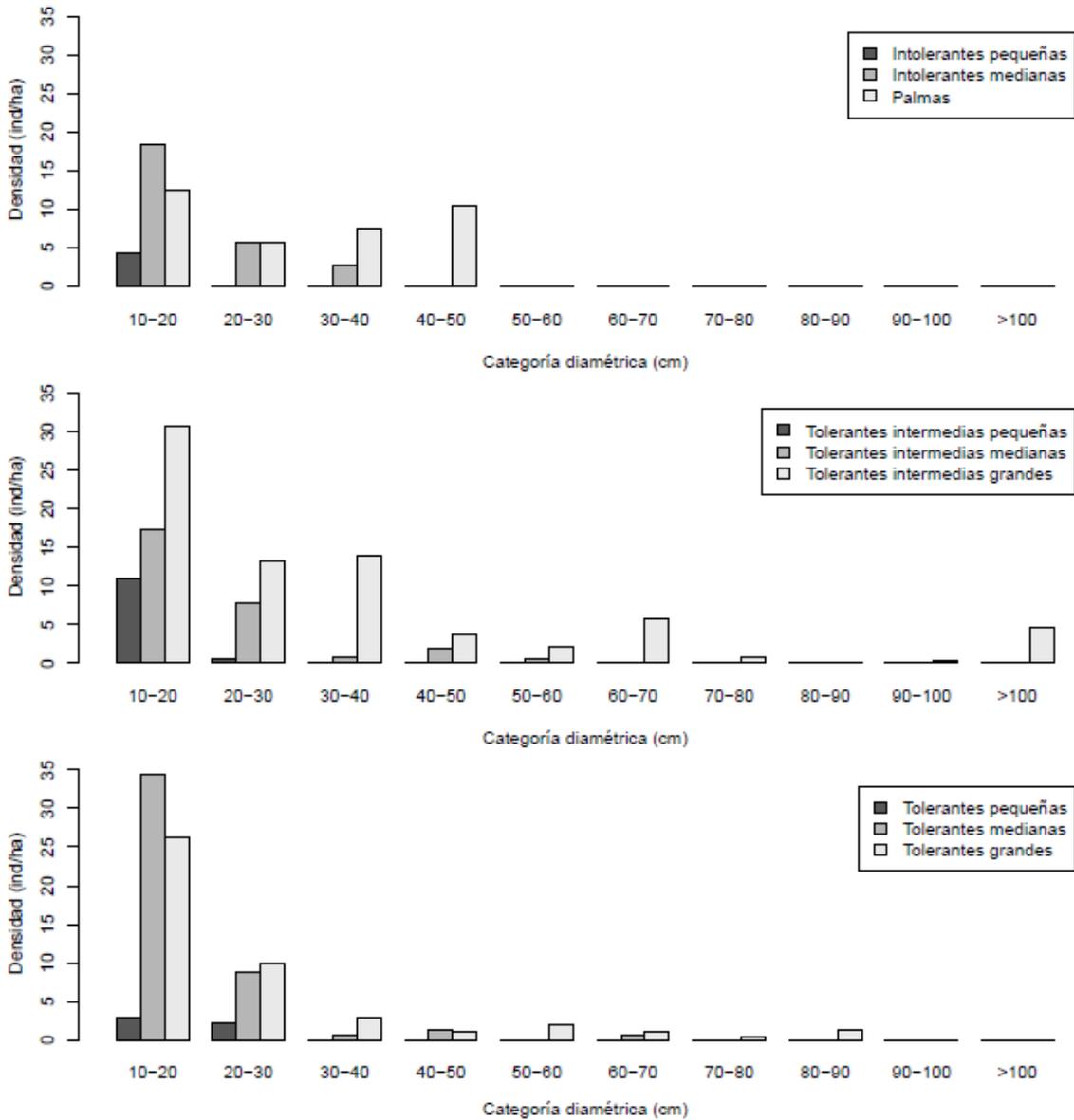


Figura 4. Distribución de los individuos pertenecientes a cada uno de los grupos funcionales por categoría diamétrica en banco.

en tres grupos: intolerantes, tolerantes medias y tolerantes, considerando la información reportada por Kammesheidt (2000), quien clasificó la mayoría de las especies del área (82% de las encontradas en los muestreos) de acuerdo con el punto de compensación de luz; el resto de las especies se clasificó según el criterio de expertos. Las palmas difieren de las especies maderables en varios aspectos, resaltando el hecho de que son

monocotiledoneas y tienen un solo meristema apical. El patrón de crecimiento de las mismas ocurre a partir de un tallo monopodial que crece continuamente a partir del meristema y produce nuevas hojas secuencialmente, con la correspondiente muerte y caída de hojas viejas. Todo el crecimiento de estas plantas está dirigido hacia arriba y no tienen un crecimiento lateral como los árboles maderables dicotiledóneos (McCurrach 1960, Muirhead 1961,

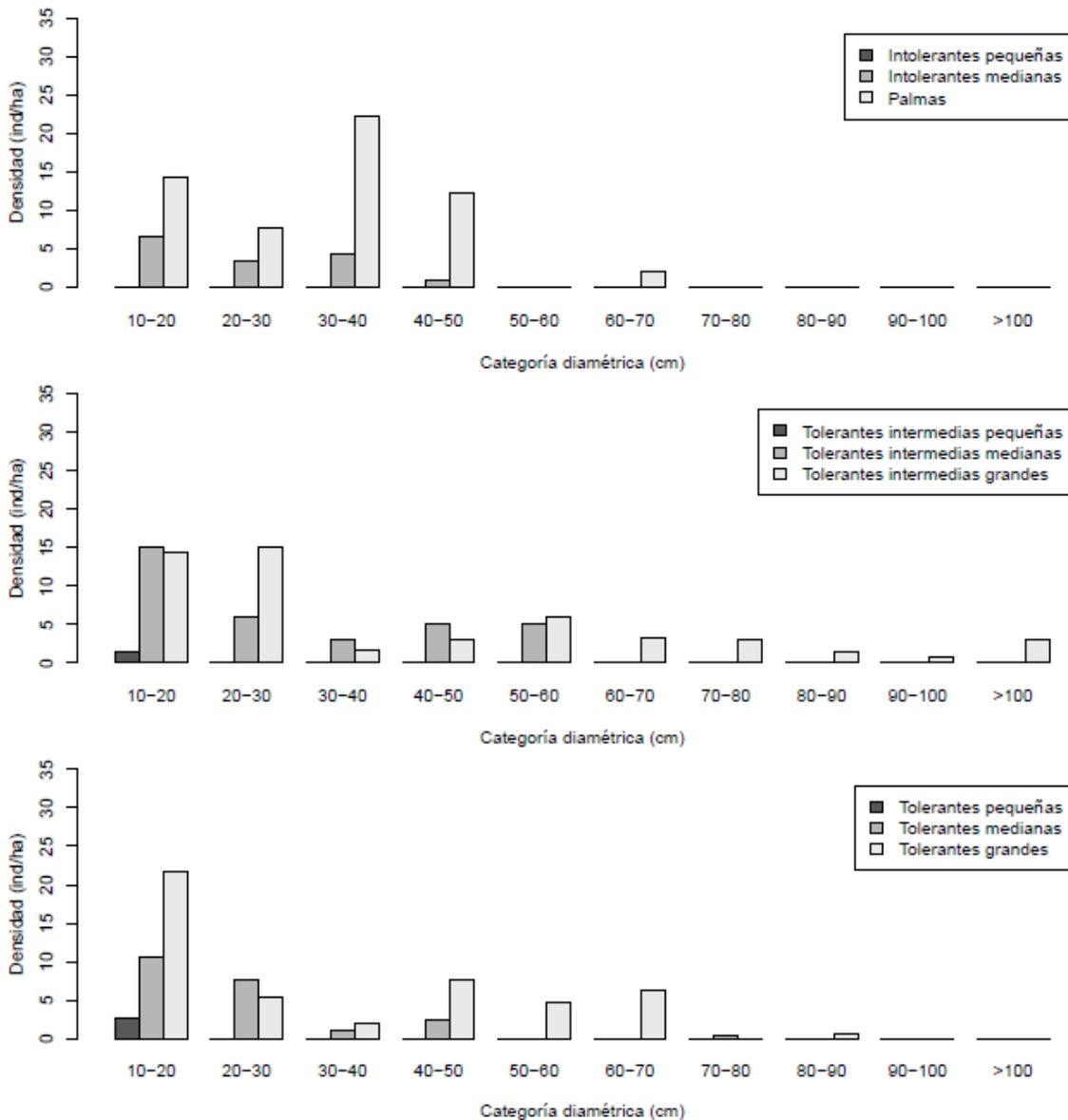


Figura 5. Distribución de los individuos pertenecientes a cada uno de los grupos funcionales por categoría diamétrica en sub-banco.

De Steven *et al.* 1987, Johnson 1996). De la combinación de los criterios mencionados arriba resultaron ocho grupos funcionales y considerando las características particulares de crecimiento de las palmas estas se trataron como un grupo separado (Anexo 1).

Cálculo de las tasas de crecimiento

En general, las tasas de crecimiento de las

especies se establecen en función de mediciones realizadas en parcelas permanentes, por periodos tan largos como sea posible. En este caso, en un periodo de 18 años, se midieron todos los individuos arbóreos, a partir de 10 cm de DAP, al principio anualmente y luego en intervalos mayores, por lo que se cuenta con un máximo de 10 y un mínimo de 5 mediciones.

La tasa de crecimiento se estimó a partir de la

CRECIMIENTO DIAMÉTRICO EN UN BOSQUE ESTACIONAL

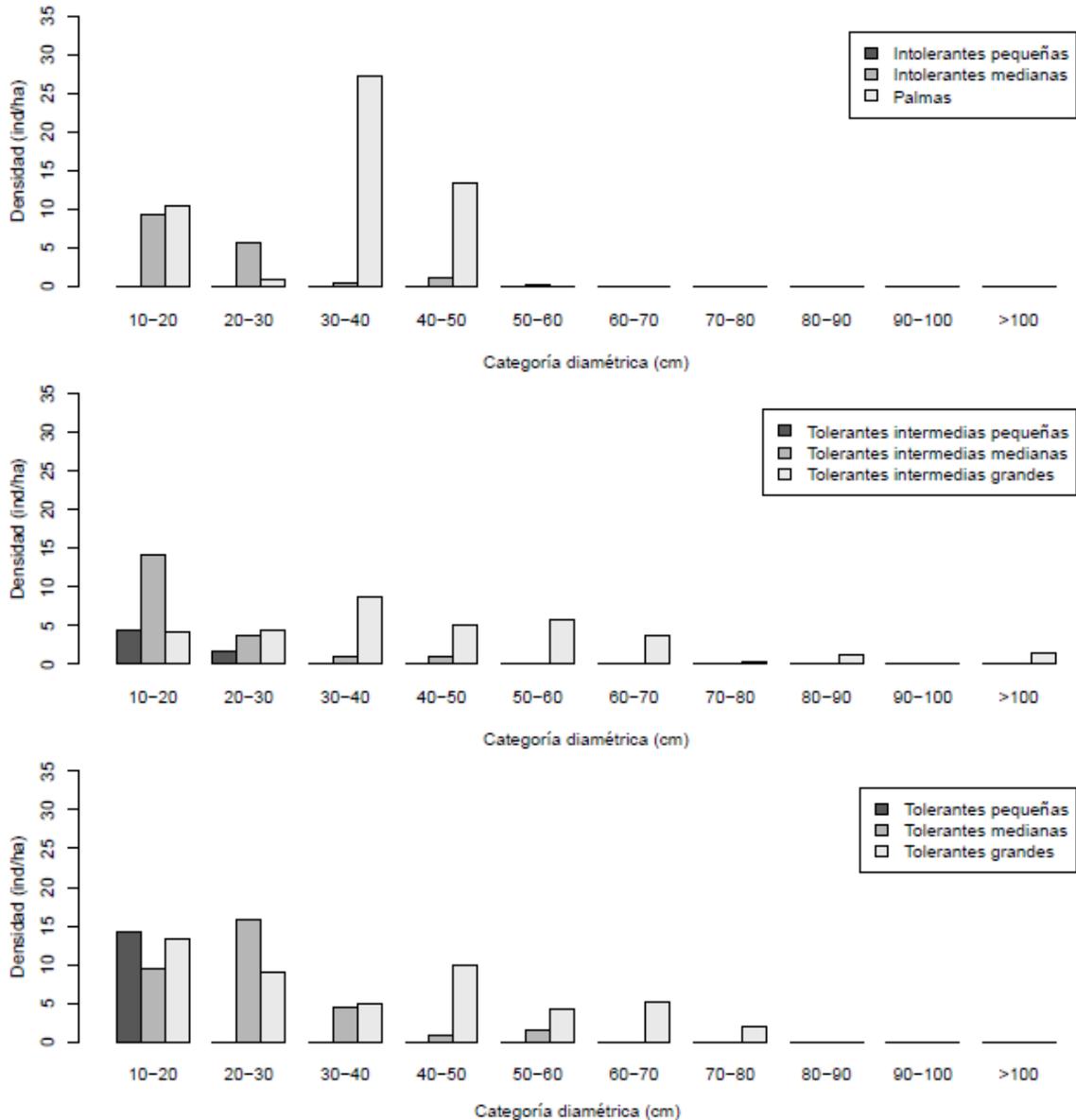


Figura 6. Distribución de los individuos pertenecientes a cada uno de los grupos funcionales por categoría diamétrica en bajo.

curva $\delta DAP/dt$ vs. DAP con el valor máximo de DAP medido en las parcelas de crecimiento y se obtuvieron del ajuste de curvas de crecimiento por categoría diamétrica para cada una de los grupos. Para el cálculo de las tasas de crecimiento se utilizó un programa elaborado para este fin usando el paquete de software libre R (CRAN, en línea). El programa permite establecer las tasas de crecimiento de acuerdo con la categoría

diamétrica en que se encuentre, considerando 10 categorías de DAP (10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100 cm y más).

Para ello se prepararon archivos con la información de las mediciones sucesivas de DAP, para cada una de las especies y grupos de especies considerados. Estos archivos fueron procesados por el programa, el cual discrimina el crecimiento para las diferentes categorías

diamétricas y genera un archivo de salida con las tasas de crecimiento.

RESULTADOS

Distribución diamétrica de las especies

Se encontraron 89 especies arbóreas en el área en estudio en una superficie total de 21,5 ha (los datos se basan en las observaciones realizadas en las 26 parcelas permanentes establecidas en bosque no explotado). Las estadísticas básicas que se presentan en el Cuadro 1 muestran un análisis descriptivo del DAP, por grupos. Los mayores diámetros corresponden al grupo de tolerantes medias >30 m y tolerantes >30 m de altura, con coeficientes de variación de 67,35% para el primero y 59,20% para las tolerantes grandes).

Las intolerantes grandes y las intolerantes pequeñas presentaron individuos en las categorías diamétricas menores, que desaparecen por mortalidad en las categorías mayores (Figuras 4, 5 y 6; Cuadro 1).

La distribución diamétrica de las especies tolerantes grandes, medianas y pequeñas fue diferente (Figuras 4, 5 y 6; Tabla 1). Estos grupos

se caracterizan por contener especies de larga vida y tasas de crecimiento menores. Para las tolerantes grandes el comportamiento en el periodo de estudio fue aparentemente similar al de las intolerantes, mostrando frecuencias altas en las categorías pequeñas de DAP, y bajas en las superiores.

La densidad por categorías diamétricas no varió con la posición fisiográfica. El bosque presentó una estructura caracterizada por tener el mayor número de individuos concentrado en las categorías de DAP inferiores (Figuras 4, 5 y 6). También resalta que en todas las categorías los individuos que alcanzan mayor altura son a su vez los que se presentan en mayor cantidad, con el máximo para las especies tolerantes, seguidos por las tolerantes intermedias. La prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para la densidad total mostró diferencias significativas entre los grupos funcionales ($H = 223,31$, 8 g.l., $P < 2,2 \times 10^{-16}$), mas no entre posiciones fisiográficas ($H = 2,86$, 2 g.l., $P = 0,24$).

Tasas anuales de crecimiento

En lo que respecta a las tasas de crecimiento promedio por categoría diamétrica, los valores

Tabla 1. Estadísticos descriptivos de la altura y el diámetro a la altura de pecho (DAP) de los diferentes grupos de especies arbóreas en las parcelas del Área Experimental de la Reserva Forestal Caparo (n: Número de individuos).

Grupo funcional	n	Altura (ams) (m)				Diámetro a la altura de pecho (DAP)			
		Promedio	Mínimo	Máximo	CV%	Promedio	Mínimo	Máximo	CV%
Tolerantes intermedias pequeñas	28	8,21	5	12	21,05	13,14	10,09	24,06	25,79
Tolerantes intermedias grandes	897	14,85	4	33	32,20	31,04	10,00	139,99	67,35
Tolerantes intermedias medianas	383	13,25	6	26	25,32	19,88	10,03	79,99	54,80
Intolerantes pequeñas	37	10,89	7	16	19,33	15,15	10,25	31,99	29,52
Intolerantes medianas	435	13,02	5	25	26,17	18,86	10,03	73,69	45,34
Palmas	343	13,58	6	30	26,25	31,99	10,03	70,00	31,39
Tolerantes pequeñas	161	10,05	4	20	27,74	16,17	10,00	49,97	45,06
Tolerantes grandes	892	14,35	5	32	31,98	27,13	10,00	105,01	59,20
Tolerantes medianas	407	11,72	5	28	33,07	21,69	10,03	79,99	55,18

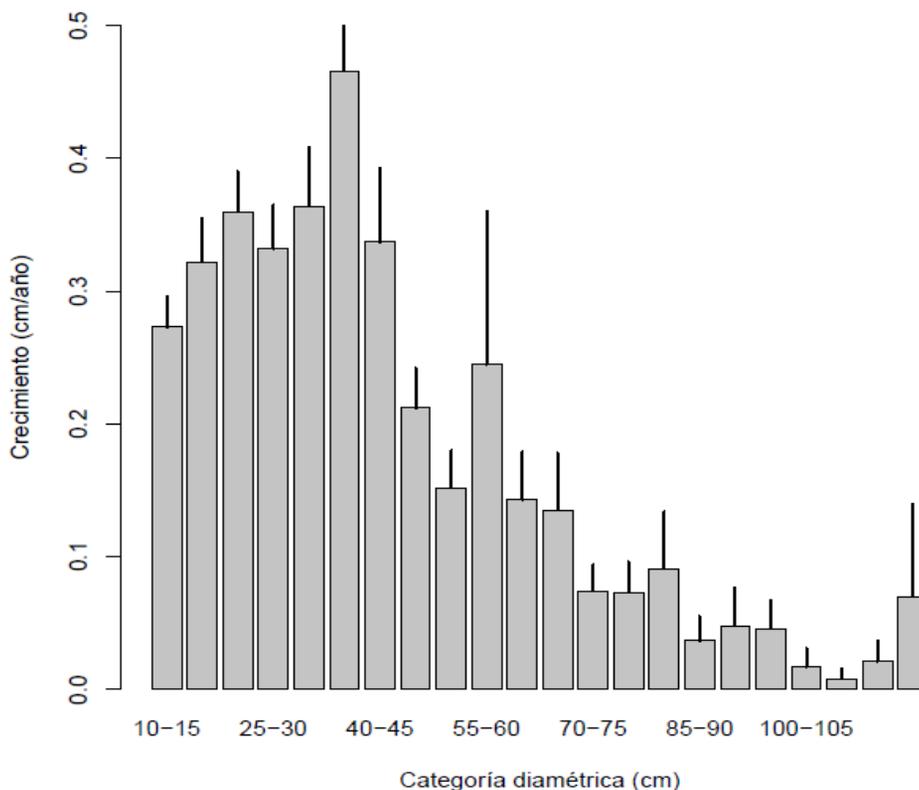


Figura 7. Crecimiento diamétrico por categorías en todas las parcelas evaluadas en el Área Experimental de la Reserva Forestal Caparo, Venezuela. Las barras representan el error estándar.

mayores correspondieron a las primeras categorías (Figura 7). Para los grupos funcionales por separado (Figura 8), las mayores tasas corresponden a las clases diamétricas inferiores, con excepción de las especies tolerantes grandes, las cuales muestran una tasa de crecimiento mayor en la clase 60-70 cm de DAP. Es importante resaltar que las intolerantes pequeñas y las tolerantes pequeñas tuvieron las menores tasas de crecimiento (Figura 8).

No hubo diferencias significativas ($F = 0,95$, 2 g.l., $P = 0,39$) en lo que respecta a las tasas de crecimiento entre las posiciones fisiográficas; mientras que para los diferentes grupos de especies se encontraron diferencias muy significativas entre ellas ($F = 7,06$, 8 g.l., $P = 2,07 \times 10^{-6}$). Al comparar las medias con la diferencia de Tukey se conformaron cuatro grupos (1) tolerantes medianas, tolerantes pequeñas y tolerantes intermedias pequeñas; (2) tolerantes intermedias medianas, tolerantes intermedias grandes y tolerantes grandes; (3) intolerantes pequeñas y palmas; (4) intolerantes

medianas. Las palmas presentaron la mayor tasa de crecimiento, seguidas por las intolerantes medianas y pequeñas (Figura 9).

DISCUSIÓN

Distribución diamétrica de las especies

El comportamiento encontrado para las intolerantes grandes y pequeñas es característico de estos grupos, pues su supervivencia adulta es baja, con una longevidad según Martínez-Ramos (1985) de alrededor de 50 años y no alcanzan grandes diámetros.

La predominancia de las especies tolerantes y tolerantes intermedias podría explicarse por el grado de desarrollo alcanzado por el bosque, considerando que éste debe tener una edad aproximada de 200 años (Veillon 1977).

Tasas anuales de crecimiento

Como patrón general, los valores encontrados están en el intervalo reportado por varios autores

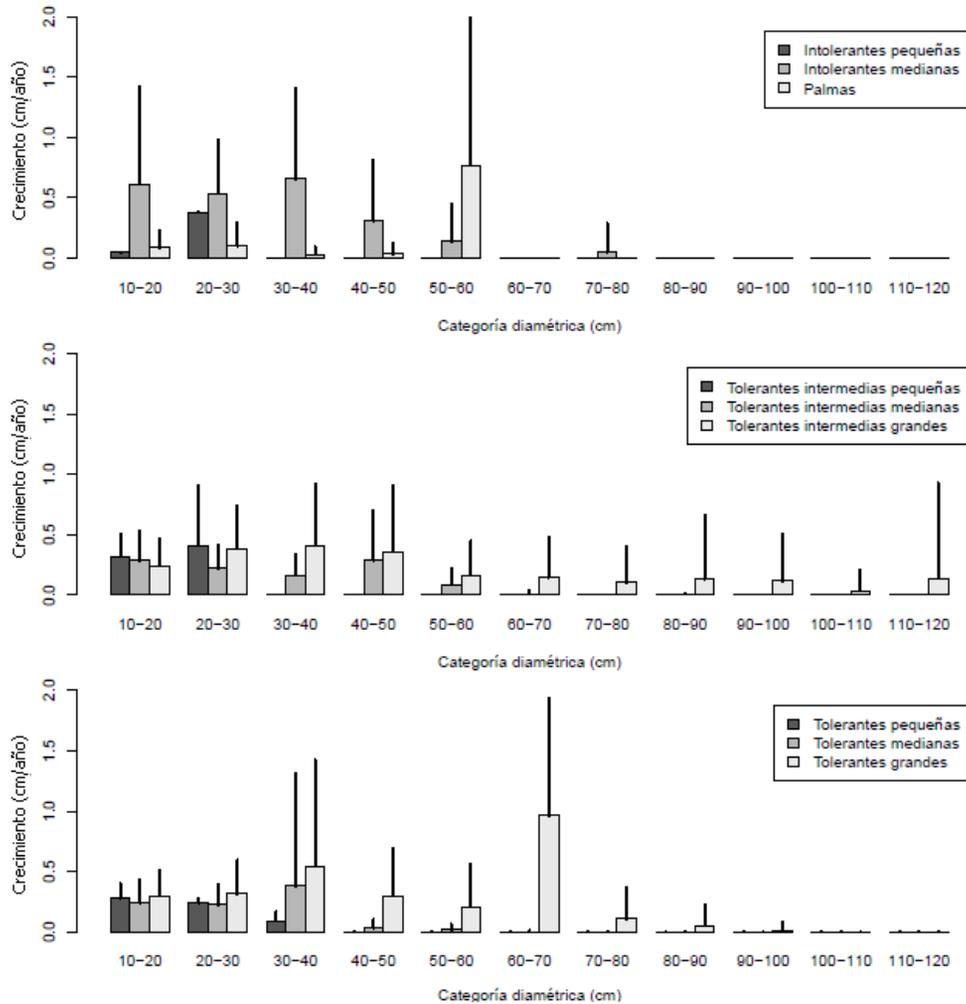


Figura 8. Crecimiento por categorías diamétricas de los individuos pertenecientes por grupo en todas las posiciones fisiográficas.

en la zona tropical. Por ejemplo, del Valle-Arango (1998) encontró, en los bosques de guandal en el Pacífico Sur colombiano, tasas de crecimiento promedio de $1,32 \text{ cm año}^{-1}$ para *Otoba gracilipes*, $0,44 \text{ cm año}^{-1}$ para *Pithecellobium latifolium* y $0,24 \text{ cm año}^{-1}$ para *Swartzia amplifolia*. Asimismo, León-Peláez y Giraldo (2000) encontraron incrementos medios del diámetro entre $0,12$ y $0,21 \text{ cm año}^{-1}$ en robledales (*Quercus humboldtii*) localizados en Antioquia, Colombia. En bosques secundarios y primarios del bosque muy húmedo premontano en Puerto Rico, se obtuvieron valores de crecimiento medio anual para todas las especies del orden de $0,39 \text{ cm año}^{-1}$ a $0,42 \text{ cm año}^{-1}$ (del Valle 1981, citado por León-

Peláez y Giraldo 2000). En un estudio realizado al norte de Manaos, Brasil, da Silva *et al.* (2002) encontraron un incremento diamétrico medio anual de $0,16 + 0,021 \text{ cm año}^{-1}$ con mínimo y máximo entre $0,048$ y $1,141 \text{ cm}$. En La Selva, Costa Rica, Clark y Clark (1999) consiguieron valores de $0,5 - 1,8 \text{ cm año}^{-1}$.

Las menores tasas de crecimiento encontradas para las tolerantes intermedias y las tolerantes puede ser consecuencia de las características propias de las especies con esa tolerancia y a que la estructura superior del dosel es muy densa, lo que ocasiona poca entrada de luz y, en consecuencia, se tiene poca regeneración y una tasa baja de crecimiento diamétrico. El crecimiento de los

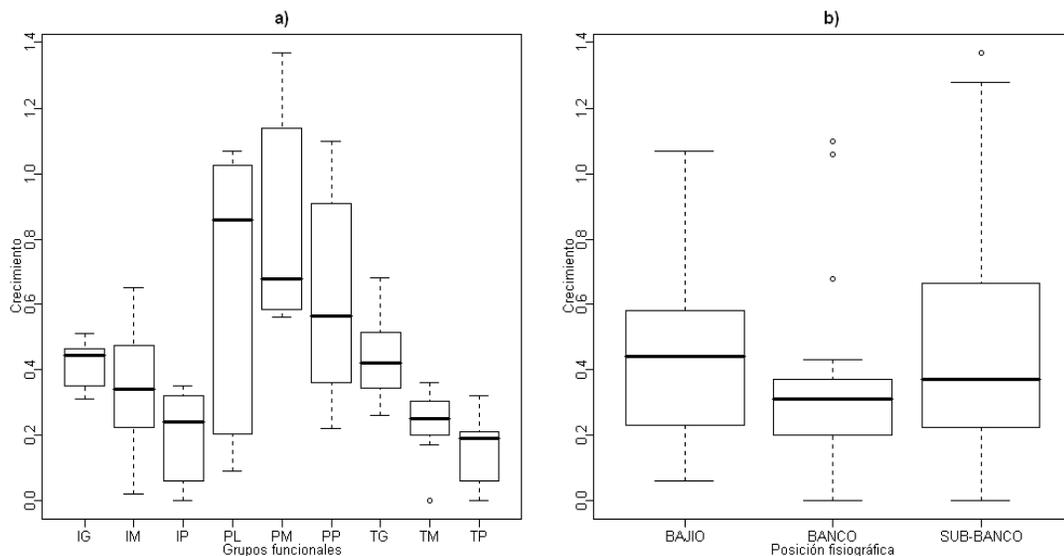


Figura 9. Crecimiento medio por grupos funcionales y en posiciones fisiográficas. IG: Tolerantes intermedias grandes, IM: Tolerantes intermedias medianas, IP: Tolerantes intermedias pequeñas, PL: Palmas, PM: Intolerantes medianas, PP: Intolerantes pequeñas, TG: Tolerantes grandes, TM: Tolerantes medianas, TP: Tolerantes pequeñas

árboles sigue una tendencia general previsible con la edad. En bosques jóvenes, se acelera en la medida que los doseles se desarrollan y disminuye substancialmente poco después de que el área foliar total del dosel es alcanzada (Binkley *et al.* 2002).

Algunos autores coinciden al afirmar que la mayoría de las especies arbóreas tropicales son en algún sentido dependientes de la apertura de claros, en la medida en que requieren para su crecimiento y reproducción de niveles lumínicos mayores, y muestran respuestas positivas en crecimiento a la apertura del dosel (Denslow 1987, Clark y Clark 1984). Esto explica las tasas bajas de crecimiento encontradas en este trabajo, puesto que este ecosistema forestal no ha sido objeto de intervenciones recientemente.

Engeneral, las intolerantes muestran un crecimiento rápido y una longevidad corta, las especies del subdosel crecen lento y tienen longevidad larga, y las del dosel y emergentes tienen crecimiento moderado a alto y generalmente longevidad larga. En la Amazonía, por ejemplo, se encontró que en promedio, las especies del subdosel tienen tasas

de crecimiento significativamente menores que las intolerantes, las del dosel y las emergentes, mientras que las intolerantes tuvieron un crecimiento significativamente mayor que las del dosel (Laurance *et al.* 2004).

Thomas (1996) encontró en bosques lluviosos que la tasa de crecimiento promedio está relacionada directamente con la altura máxima que la especie puede alcanzar. Las especies de gran estatura muestran tasas mayores que las pequeñas (Vanclay 1991; Gourlet-Fleury y Houllier 2000). Asimismo, para los juveniles de especies del dosel se han reportado tasas mayores (Thomas 1996; Sterck *et al.* 2001). Las posibles razones para la tendencia de incremento de las tasas con el tamaño de los individuos puede ser resultado de diferencias intrínsecas en el crecimiento, como resultado de niveles crecientes de luz a través del dosel y también como consecuencia de una correlación inherente entre el tamaño y los incrementos absolutos de crecimiento incluyen cambios dependientes de la estatura en alometría y capacidad fotosintética (King *et al.* 2006). En el área de estudio se observa una tendencia

parecida, pues después de las intolerantes, las especies de mayor tamaño mostraron tasas de crecimiento mayores.

En Malasia, en un estudio en un bosque de dipterocarpaceas, King *et al.* (2006) y Thomas (1996) encontraron que la tasa de crecimiento medio se incrementó sustancialmente con la estatura, particularmente entre los árboles grandes. Todos los grupos estudiados mostraron aumentos en las tasas con el incremento en diámetro, este patrón fue más pronunciado en las especies del dosel y las emergentes, excepto para la mayor clase diamétrica de éstas.

Es necesario considerar la importante variación que presenta en dicha tasa en las especies no pioneras, más allá del estadio de plántula, debido a cambios en los requerimientos de luz durante la ontogenia (Clark y Clark 1992, 1999). Por ejemplo, muchas especies tolerantes requieren un incremento grande en la iluminación cuando son árboles jóvenes de modo que puedan alcanzar el dosel (Clark y Clark 1992). Además, se han encontrado especies de pequeña estatura cuyos requisitos para el establecimiento de plántulas son comparables con los de las intolerantes, pero que más adelante en su vida toleran mucha sombra. El árbol del dosel *Alseis blackiana* muestra un cambio ontogénico análogo en el requerimiento de luz en la Isla de Barro Colorado, Panamá, que se establece sólo en claros pero persiste durante varios años en la sombra después del cierre de dosel (Dalling *et al.* 2001).

Asimismo, existe una relación positiva entre el crecimiento y la precipitación, ya que una cantidad reducida de esta última limita al primero. El gradiente de precipitación y la estacionalidad de la lluvia influyen fuertemente sobre la fisiología de las plantas, causando la caída de las hojas y una reducción en el crecimiento (Brienen y Zudeima 2005, Roig *et al.* 2005). En los bosques tropicales, especialmente en los estacionales, la disponibilidad de agua tiene una influencia importante sobre las tasas de crecimiento de los árboles, determinando tanto los patrones inter- como intraanuales (Baker *et al.* 2003a).

De igual manera, la disponibilidad de agua en el suelo varía a escalas espaciales grandes, difiriendo entre posiciones topográficas tanto en bosques siempreverdes como en semicaducifolios; desafortunadamente, la influencia de esas diferencias sobre el crecimiento arbóreo ha sido

muy poco estudiada. No obstante, la variación topográfica en disponibilidad de agua en el suelo influye sobre las relaciones agua-planta y patrones de actividad cambial en bosques estacionales (Baker *et al.* 2003a).

CONCLUSIONES

La densidad por categorías diamétricas es indiferente de la posición fisiográfica y presenta una estructura caracterizada por un mayor número de individuos en las primeras categorías.

Por grupo funcional, las tasas de crecimiento fueron mayores para las palmas y las especies intolerantes, y menores para los árboles tolerantes a la sombra. Estos resultados son congruentes con los encontrados en otras selvas tropicales.

Se puede concluir en general, que las tasas de crecimiento diamétrico de la comunidad arbórea están dentro del intervalo conocido para otros bosques tropicales. Las diferencias encontradas en las tasas de crecimiento entre los diferentes grupos de especies arbóreas, con las mayores tasas para las palmas, seguidas por las intolerantes medianas y pequeñas, se corresponde con lo esperado considerando las características propias de cada uno de esos grupos y reportado por diferentes autores.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido posible gracias al financiamiento del Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico de la Universidad de Los Andes a través del proyecto FO-624-06-01-B.

LITERATURA CITADA

- BAKER T.R., SWAINE M.D. y D.F.R.P. BURSLEM. 2003a. Variation in tropical forest growth rates: combined effects of functional group composition and resource availability. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:21–36
- BAKER T.R., BURSLEM D.F.R. P. y M.D. SWAINE. 2003b. Associations between tree growth, soil fertility and water availability at local and regional scales in Ghanaian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 19:109–125.
- BINKLEY D., STAPE J.L., RYAN M.G., BARNARD H.R. y J. FOWNES. 2002. Age-related decline in

CRECIMIENTO DIAMÉTRICO EN UN BOSQUE ESTACIONAL

- forest ecosystem growth: An individual-tree, stand-structure hypothesis. *Ecosystems* 5: 58–67
- BRIENEN R.J.W. LEBRIJA-TREJOS E., van BREUGEL M., PÉREZ-GARCÍA E.A., BONGERS F., MEAVE J.A., y MARTÍNEZ-RAMOS M. 2009. The Potential of Tree Rings for the Study of Forest Succession in Southern Mexico. *BIOTROPICA* 41(2):186–195
- BRIENEN R.J. W. y P. A. ZUIDEMA. 2005. Relating tree growth to rainfall in Bolivian rain forests: a test for six species using tree ring analysis. *Oecologia* 146: 1–12
- BULLOCK S.H. 1997. Effects of seasonal rainfall on radial growth in two tropical tree species. *International Journal of Biometeorology* 41:13–16.
- CLARK, D.A. y D.B. CLARK. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124: 769-788.
- CLARK D.A. y D.B. CLARK. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.
- CLARK D.A. y D.B. CLARK. 2001. Getting to the canopy: Tree height growth in a neotropical rain forest. *Ecology* 82: 1460-1472.
- CLARK, D.B. y D.A. CLARK. 1999. Assessing the growth of tropical rainforest trees: issues for forest modelling and management. *Ecological Applications* 9:981–997.
- CRAN. en línea. An introduction to R. <http://www.r-project.org/>. Descargado el 12-03-07.
- D'JESÚS A. 1999. Evaluación de la masa forestal en compartimientos explotados y no explotados de la Reserva Forestal Caparo, Barinas, Venezuela. Trabajo de Ascenso. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Instituto de Investigaciones para el Desarrollo Forestal (INDEFOR). Mérida, Venezuela. 72 p.
- D'JESUS A., TORRES L. A., y H. RAMÍREZ. 2001. Consecuencias de la explotación maderera sobre el crecimiento y el rendimiento sostenible de un bosque húmedo deciduo en los Llanos Occidentales de Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 45: 133-143.
- da SILVA R. P., dos SANTOS J., SIZA TRIBUZY E., CHAMBERS J.Q., NAKAMURA S., y N. HIGUCHI. 2002. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. *Forest Ecology and Management* 166:295–301
- DALLING J.W., WINTER K., NASON J.D., HUBBELL S.P., MURAWSKI D.A. y J.L. HAMRICK. 2001. The unusual life history of *Alseis blackiana*: a shade-persistent pioneer tree? *Ecology* 82: 933–945.
- DAVIES S.J. 2001. Tree mortality and growth in 11 sympatric *Macaranga* species in Borneo. *Ecology* 82: 920-932.
- del VALLE-ARANGO J.I. 1998. Crecimiento de cuatro especies de árboles de los humedales forestales del Litoral Pacífico Colombiano. Pp:214-223. In: BOLFOR (eds.) 1998. Memorias del Simposio Internacional “Posibilidades de Manejo Forestal Sostenible en América Tropical”. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 363 p.
- DENSLOW, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- De STEVEN, D., D. M. WINDSOR, F. E. PUTZ & B. de LEON. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica* 19:342-356.
- DUNISCH O., RIBEIRO V. y M.J. BAUCH. 2003. Dendroecological Investigations on *Swietenia macrophylla* King and *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) in the central Amazon. *Trees* 17:244–250
- EWEL J.J., MADRIZ A. y J.TOSI. 1968. Zonas de vida de Venezuela. Memoria explicativa. Ministerio de Agricultura y Cría. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Caracas. Venezuela. 216 p.
- FICHTLER E., CLARK D.A. y M. WORBES. 2003. Age and long-term growth of trees in an old-growth tropical rain forest, based on analyses of tree rings and C-14. *Biotropica* 35:306–317
- FINEGAN B. y M. CAMACHO. 1999. Stand dynamics in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *Forest Ecology and Management* 121:177–189.
- FRANCO W. 1982. Estudio y levantamiento de sitios con fines de manejo forestal en la Unidad Uno de la Reserva Forestal de Caparo, estado Barinas. Instituto de Silvicultura. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 183 p.
- GOURLET-FLEURY S y F. HOULLIER. 2000. Modelling diameter increment in a lowland evergreen rain forest in French Guiana. *Forest Ecology and Management* 131:269–289.
- HUBER O. y C. ALARCÓN. 1988. Mapa de vegetación de Venezuela. MARNR, Caracas.

- JOHNSON D. V. 1996. Manejo Sostenible de Asaí (Euterpe precatoria) para la Producción de Palmito en la Concesión Forestal de Tarumá, Provincia Velasco, Santa Cruz – Bolivia. Proyecto BOLFOR. Santa Cruz, Bolivia
- KAMMESHEIDT L. 2000. Some autecological characteristics of early to late successional tree species in Venezuela. *Acta Oecologica* 21:37-48
- KING D.A., DAVIES S.J. y N.S. Md. NOOR. 2006. Growth and mortality are related to adult tree size in a Malaysian mixed dipterocarp forest. *Forest Ecology and Management* 223:152-158.
- KOHLER P., J. CHAVE, B. RIÉRA Y A. HUTH. 2003. Simulating the long-term response of tropical wet forests to fragmentation. *Ecosystems*, 6: 114–128
- KOHLER P., DITZER T. y A. HUTH. 2000. Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and the application to Sabah's lowland rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 16:591-602.
- LAMBERS H., CHAPIN III F.S. y T.L. PONS. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer, Berlin. 540 p.
- LAURANCE W.F., NASCIMENTO H.E.M., LAURANCE S.G., CONDIT R., D'ANGELO S. y A. ANDRADE. 2004. Inferred longevity of Amazonian rainforest trees based on a long-term demographic study. *Forest Ecology and Management* 190:131–143
- LEÓN-PELÁEZ J.D. y E. GIRALDO. 2000. Crecimiento diamétrico en robledales del norte y centro de Antioquia. *Crónica Forestal y del Medio Ambiente* 15:119-138
- LEWIS S. L., PHILLIPS O. L., BAKER T. R., LLOYD J., MALHI Y., ALMEIDA S., HIGUCHI N., LAURANCE W. F., NEILL D., SILVA N., TERBORGH J., TORRES-LEZAMA A., BROWN S., CHAVE J., KUEBLER C., NÚÑEZ P., VÁSQUEZ M. R. y B. VINCETI. 2004. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 359: 421-436.
- LIEBERMAN D., LIEBERMAN M., HARTSHORN G.S. y R. PERALTA. 1985. Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. *Journal of Ecology* 73:505-516.
- MANOKARAN N. y K.M. KOCHUMMEN. 1987. Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 3: 315-330.
- MANOKARAN N. y M.D. SWAINE. 1994. Population Dynamics of Trees in Dipterocarp Forests of Peninsular Malaysia. *Malayan Forest Records* No. 40, Forest Research Institute Malaysia, Kepong. 173 p.
- MARTÍNEZ-RAMOS M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. pp. 191-240. *In: Gómez-Pompa A. y S. del Amo (eds.) Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. Editorial Alhambra Mexicana, México, D.F.* 421 p.
- MUIRHEAD D. 1961. *Palms*. Dale Stuart King. USA.
- McCURRAH J. 1960. *Palms of the world*. Harper & Brothers. New York.
- PEÁLISSIER R. y J.-P. PASCAL. 2000. Two-year tree growth patterns investigated from monthly girth records using dendrometer bands in a wet evergreen forest in India. *Journal of Tropical Ecology* 16:429-446.
- PHILLIPS P.D., YASMAN I., BRASH T.E. y P.R. van GARDINGEN. 2002. Grouping tree species for analysis of forest data in Kalimantan (Indonesian Borneo). *Forest Ecology and Management* 157: 205–216.
- POORTER L. y E.J.M.M. ARETS. 2003. Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant Ecology* 166: 295-306.
- ROIG F.A., J.J. JIMÉNEZ-OSORIO, J. VILLANUEVA-DÍAZ, B. LUCKMAN, H. TIESSEN, A. MEDINA y E.J. NOELLEMAYER. 2005. Anatomy of growth rings at the Yucatán Peninsula. *Dendrochronologia* 22:187–193
- SALDAÑA-ACOSTA A., MEAVE J.A., PAZ H. SÁNCHEZ-VELÁSQUEZ L.H., VILLASEÑOR J.L., y MARTÍNEZ-RAMOS M. 2008. Variation of functional traits in trees from a biogeographically complex Mexican cloud forest. *Acta Oecologica* 34: 111–121
- SHUGART H.H. 1984. *A theory of forest dynamics*. Springer-Verlag. New York. 278 p.
- STERCK F.J., BONGERS F. y D.M. NEWBERY. 2001. Tree architecture in a Bornean lowland rain forest: intraspecific and interspecific patterns. *Plant Ecology* 153:279–292.
- SWAINE M.D. y D. LIEBERMAN. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest. *Journal of Tropical Ecology (Special Issue)* 3:289-369.
- SWAINE M. D. y T. C. WHITMORE. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81-86.

CRECIMIENTO DIAMÉTRICO EN UN BOSQUE ESTACIONAL

- THOMAS S.C. 1996. Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *American Journal of Botany* 83:556–566.
- TORRES A. 1975. Ensayo de especies latifoliadas en la Unidad Uno de la Reserva Forestal de Caparo, edo. Barinas, Venezuela. Tesis M.Sc.. Centro de Estudios Forestales de Postgrado. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 206 p.
- VANCLAY J.K. 1991. Aggregating tree species to develop diameter increment equations for tropical rainforests. *Forest Ecology and Management* 42:143–168.
- VANCLAY J. 1994. Modelling forest growth and yield: applications to mixed tropical forests. CAB International, Oxford. 336 pp.
- VEILLON J. P. 1977. Las deforestaciones en los Llanos Occidentales de Venezuela desde 1950 hasta 1975. Pp. 67-112. *In*: Hamilton L.S. (ed.). Conservación de los Bosques Húmedos de Venezuela. Sierra Club-Consejo de Bienestar Rural. Caracas. 181 p.
- VEILLON J.P. 1985. El crecimiento de algunos bosques naturales de Venezuela en relación con los parámetros del medio ambiente. *Revista Forestal Venezolana* 29: 5-20.
- WHITMORE T.C. 1983. *Tropical Rain Forests of the Far East*. Clarendon Press, Oxford. 352 p.
- WHITMORE T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70:536-538.
- WORBES M. 1999. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. *Journal of Ecology* 87:391-403.

Recibido 25 de marzo de 2009; revisado 11 de junio de 2009; aceptado 3 de diciembre de 2009

ANEXO 1.

Clasificación de las especies en grupos funcionales en el área de estudio.

Tolerancia a la sombra	Altura máxima (m)		
	<15	15-30	>30
Pioneras o Intolerantes	<i>Allophylus occidentalis</i> (CANELITO) <i>Apeiba tibourbou</i> (ERIZO) <i>Celtis iguanaea</i> (GUACHARACO) <i>Cestrum latifolium</i> (CLAVITO) <i>Heliocarpus popayanensis</i> (MAJAGUA)	<i>Cecropia peltata</i> (YAGRUMO) <i>Cochlospermum vitifolium</i> (BOTOTO) <i>Dendropanax arboreum</i> (QUESITO) <i>Erythrina fusca</i> (BUCARE) <i>Hirtella sp.</i> (CAIMITO MORADO) <i>Inga oerstediana</i> (GUAMO) <i>Ochroma pyramidale</i> (BALSO)	
Tolerancia intermedia	<i>Bixa urucurana</i> (ONOTILLO) <i>Casearia nitida</i> (FRUTA PALOMA) <i>Urera sp.</i> (ORTIGO) <i>Zizyphus saeri</i> (LIMONCILLO)	<i>Banara sp.</i> (PELUDITO) <i>Citharexylum venezuelense</i> (SANTOROSO) <i>Cordia collococca</i> (CAUJARO) <i>Cordia sp.</i> (CANALETE) <i>Guazuma ulmifolia</i> (GUACIMO BLANCO) <i>Inga marginata</i> (GUAMO CARAMACATE) <i>Licania apetala</i> (MAMONCILLO) <i>Lonchocarpus sp.</i> (VERO) <i>Luehea seemannii</i> (GUACIMO CIMARRON) <i>Nectandra rigida</i> (LAUREL) <i>Ormosia macrocalyx</i> (PEONIO) <i>Protium heptaphyllum</i> (CARAÑO) <i>Pterocarpus acapulcensis</i> (SANGRE DRAGO) <i>Triplaris caracasana</i> (PALO DE MARIA) <i>Vitex orinocensis</i> (GUARATARO) <i>Zanthoxylum culantrillo</i> (TACHUELO)	<i>Albizia guachapele</i> (MASAGUARO) <i>Albizia niopoides</i> (RABO IGUANA) <i>Astronium graveolens</i> (GATEADO) <i>Cassia grandis</i> (CAÑAFISTOLA) <i>Cedrela odorata</i> (CEDRO) <i>Ceiba pentandra</i> (CEIBA) <i>Fissicalyx fendleri</i> (TASAJO) <i>Hura crepitans</i> (JABILLO) <i>Lonchocarpus pictus</i> (CUERO SAPO) <i>Pachira quinata</i> (SAQUISAQUI) <i>Platymiscium pinnatum</i> (ROBLE) <i>Sapium stylare</i> (LECHERO) <i>Spondias mombin</i> (JOBBO) <i>Sterculia apetala</i> (CAMORUCO) <i>Swietenia macrophylla</i> (CAOBA) <i>Symmeria paniculata</i> (PALO DE AGUA) <i>Terminalia amazonia</i> (GUAYABON)

Continuación ANEXO 1.
Clasificación de las especies en grupos funcionales en el área de estudio.

Tolerancia a la sombra	Altura máxima (m)		
	<15	15-30	>30
Tolerantes	<i>Coccoloba caracasana</i> (UVERO) <i>Crataeva tapia</i> (ZORROCLOCO) <i>Cupania americana</i> (RABO PAVA) <i>Guapira olfersiana</i> (CASABE) <i>Hamelia patens</i> (CORALITO) <i>Mabea piriri</i> (CACHITO VENADO) <i>Myrcia sp.</i> (GUAYABITO) <i>Phyllanthus suripaensis</i> (CIRIGUELO) <i>Piper aduncum</i> (CORDONCILLO) <i>Stylogyne venezuelana</i> (MORTIÑO) <i>Trichantera gigantea</i> (YATAGO) <i>Trichilia maynasiana</i> (GUARAMACO)	<i>Annona montana</i> (GUANABANO MONTE) <i>Chrysophyllum auratum</i> (CAIMITO) <i>Chrysophyllum caracasenum</i> (CHUPON BLANCO) <i>Coccoloba padiformis</i> (CACAITO Q. H.) <i>Cordia bicolor</i> (CANDILERO) <i>Couroupita guianensis</i> (COCO MONO) <i>Genipa americana</i> (CARUTO) <i>Guarea guidonia</i> (TROMPILLO) <i>Inga sp.</i> (GUAMO NEGRO) <i>Mouriri barinensis</i> (PERHUETAMO) <i>Maclura tinctoria</i> (MORA) <i>Ocotea glomerata</i> (LAUREL NEGRO) <i>Rheedia madruno</i> (MADROÑO) <i>Sloanea terniflora</i> (PICAPICO) <i>Tabernaemontana sychotrifolia</i> (COJON BERRACO) <i>Trichilia trifolia</i> (REJITO) <i>Trichilia hirta</i> (DESCONOCIDO)	<i>Brosimum alicastrum</i> (CHARO AMARILLO) <i>Clarisia biflora</i> (CHARO NEGRO) <i>Cordia thaisiana</i> (PARDILLO NEGRO) <i>Lonchocarpus sericeus</i> (JEBE) <i>Pleurothyrium aff. reflexum</i> (LAUREL AMARILLO) <i>Pouteria reticulata</i> (CHUPON) <i>Protium crenatum</i> (ANIME) <i>Swartzia leptopetala</i> (ORURA BARRIALERA) <i>Trophis racemosa</i> (CHARO BLANCO)
Palmas		<i>Attalea butyracea</i> (PALMA DE AGUA) <i>Syagrus sancona</i> (PALMA SARARE)	