

CRECIMIENTO Y RASGOS FUNCIONALES DE ESPECIES ARBÓREAS EN UN BOSQUE NUBLADO TROPICAL AL SUDESTE DE VENEZUELA

Growth and functional traits of tree species of a tropical cloud forest in Southeastern Venezuela

Jacqueline ORTIZ¹, Lionel HERNÁNDEZ¹ y
Jochen SCHÖNGART²

¹Centro de Investigaciones Ecológicas de Guayana CIEG,
Universidad Nacional Experimental de Guayana,
Puerto Ordaz, Venezuela. jacqueort@yahoo.es.

²Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Manaus, Brasil

RESUMEN

La relación entre tasas de crecimiento y rasgos funcionales de 14 especies arbóreas fue analizada utilizando modelaje de crecimiento en diámetro y altura (basado en mediciones de anillos de crecimiento) y rasgos funcionales (densidad de la madera, tamaño y edad máximos, iluminación de copa, peso de semilla y regeneración natural). A partir de un análisis cluster e interpretación ecológica fueron discriminados seis grupos funcionales de especies: heliófitas intermedias, heliófitas longevas pequeñas, heliófitas longevas grandes, semiesciófitas intermedias, semiesciófitas longevas y esciófitas pequeñas. Las tasas de crecimiento variaron con la edad y la especie, discriminando tres patrones de crecimiento: rápido, intermedio y lento. Existe una evidente relación entre los patrones de crecimiento y los grupos funcionales. La ausencia de especies pioneras, la escasez de esciófitas y la predominancia de estrategias funcionales intermedias en la mayoría de especies sugieren una tendencia de comportamiento de hábitat más generalista que especializado.

Palabras clave: anillos de crecimiento, dinámica de crecimiento, grupos funcionales, Sierra de Lema, tasa de crecimiento

ABSTRACT

The relationship between growth rates and functional traits of 14 tree species was analyzed using growth modeling of diameter and height (based on growth ring

analysis) and functional traits (wood density, maximum size and age, crown illumination, seed weight and natural regeneration). Through cluster analysis and ecological interpretation, six functional groups of species were discriminated: intermediate heliophyte, small and long-lived heliophyte, large and long-lived heliophyte, intermediate partial-shade-tolerant, long-lived and partial-shade tolerant and small shade-tolerant. Among species, growth rates varied with age, identifying three growth patterns: fast, intermediate and slow. There is an evident relationship between growth patterns and functional groups. The absence of pioneer species, the scarcity of shade-tolerant, and the predominance of intermediate functional strategies in most species, suggest a trend of habitat behavior more generalist than specialized.

Key words: functional groups, growth dynamics, growth rate, growth rings, Sierra de Lema

INTRODUCCIÓN

El análisis ecológico de los bosques tropicales por su alta diversidad de especies, se ve facilitado a través de la agrupación de las especies en gremios o grupos funcionales (GF) (Swaine & Whitmore 1988; Gitay *et al.* 1996; Díaz-Perea *et al.* 2014). Según Gitay & Noble (1997), el término GF se refiere a "una clasificación no filogenética que conduce a una agrupación de organismos que responden de manera similar a un síndrome de factores ambientales". Se espera pues, que las especies arbóreas de un GF utilicen uno o varios recursos del medio de la misma manera, desempeñando comportamientos ecológicos similares en un ecosistema (Finegan 1992; ter Steege 2003; Díaz-Perea *et al.* 2014), compartiendo no solamente patrones de regeneración natural y crecimiento potencial, sino también atributos indicadores como, p.ej., propiedades de la madera (Finegan *et al.* 2004). Esto crea un equilibrio dinámico en el ecosistema, en donde la composición de especies puede cambiar pero las funciones de las especies se conservan (Walker *et al.* 1999), al igual que se conserva el ciclo de nutrientes (Tilman 1999), las tasas de cambio, la regeneración, la capacidad de recuperación y la resistencia a cambios (Azócar *et al.* 2000).

La historia de vida de una especie arbórea se puede observar a través de su dispersión, establecimiento, crecimiento y persistencia (ter Steege 2003).

Martínez-Ramos & Alvarez-Buylla (1998) afirman que las diversas historias de vida en el bosque húmedo tropical (BHT) pueden estar relacionadas con la dinámica de perturbaciones y la heterogeneidad del ambiente espacial y temporal como, p.ej., las variaciones en la disponibilidad de luz del dosel. La densidad de la madera, la edad máxima, el diámetro a la altura de pecho máximo (DAPm), el modo de dispersión, el tamaño de semilla, son algunos indicadores biológicos de estrategias funcionales de especies arbóreas (ter Steege & Hammond 2001; ter Steege 2003; Nascimento *et al.* 2005). La densidad de la madera, el peso de la semilla y la altura máxima arbórea fueron predictores significativos del desarrollo y la sobrevivencia en cinco bosques húmedos neotropicales (Poorter *et al.* 2008).

La tasa de incremento diamétrico interespecífica refleja variaciones en las estrategias de historia de vida arbórea en el BHT y es un insumo fundamental para analizar la dinámica forestal, desarrollar ecuaciones alométricas, generar modelos de crecimiento y rendimiento (Vanclay 1991, 1994; Bullock 1997; Péliissier & Pascal 2000; Pereira da Silva *et al.* 2002) y determinar la influencia de factores climáticos (Botosso & Tomazello 2001). La variación de la tasa de crecimiento máximo (potencial) es un factor importante en la definición de GF (Baker *et al.* 2003), pudiendo ser diferenciada según el GF (Budowski 1965; Grime 1977, 1979; Lamprecht 1990). Generalmente los modelos de crecimiento se elaboran a partir de datos provenientes de mediciones repetitivas en parcelas forestales permanentes (Lieberman *et al.* 1985; Bakker *et al.* 1996). El inconveniente de esta modalidad es que generalmente cubre solo cortos períodos de vida del árbol, mientras que el análisis dendrocronológico puede abarcar toda la vida del árbol (Schöngart *et al.* 2007; Schöngart 2008).

Modelos de crecimiento diamétrico, en altura y biomasa, partiendo del análisis de la estructura, conteo y mediciones de anillos de crecimiento han sido probados en bosques neotropicales (Brienen & Zuidema 2006a, b, 2007; Schöngart *et al.* 2007; Schöngart 2008). Worbes *et al.* (2003) y Brienen (2005) estudiaron GF arbóreos en bosques tropicales, usando análisis de anillos. Worbes *et al.* (2003) identificaron diferentes estrategias de vida en un bosque semideciduo en Camerún en función de la altura, edad y densidad de la madera. Brienen (2005) cuantificó el grado de dependencia arbórea de los claros en el bosque húmedo de tierras bajas en Bolivia.

Herauld *et al.* (2010) encontraron, en bosques de la Guayana Francesa, que los GF explicaron entre 19-42% de la variación de las tasas de crecimiento, siendo el DAPm y el tamaño de la semilla fuertes predictores. A partir del conocimiento de los GF se pueden generar modelos de la capacidad de recuperación del bosque (resiliencia) a las perturbaciones (Díaz-Perea *et al.* 2014; Díaz-Perea & Equihua 2015), así como también modelar impactos del cambio climático en la dinámica de su desarrollo (Condit *et al.* 1996; Baker *et al.* 2003).

Parte de la información disponible sobre rasgos funcionales de especies arbóreas en el bosque montano de Sierra de Lema ha sido producida por investigaciones sobre estructura y composición florística (Durán 2001; Hernández *et al.* 2012a, b), dendrología (Sanoja 2009), densidad de diásporas (Aguirre 2015) y dinámica de claros (Durán 2011; Durán *et al.* 2011, 2012). Sobre crecimiento arbóreo en el bosque montano alto (nublado) de Sierra de Lema existen solamente tres estudios: (i) un análisis dendrocronológico de cuatro especies en bosques del piedemonte (Ortiz *et al.* 2006), (ii) un estudio de remediciones de árboles en parcelas permanentes a lo largo de un gradiente altitudinal donde se encontró que los mayores incrementos diamétricos fueron alcanzadas por árboles emergentes y del dosel con mayor disponibilidad de luz, independientemente del bioclima y el sitio (Hernández & Ortiz 2004; Hernández & Castellanos 2006), y (iii) un reciente análisis de anillos de crecimiento aún inédito que estimó el crecimiento radial y la edad de catorce especies arbóreas (Ortiz *et al.* en preparación); este último trabajo sirvió de fuente de insumo para la presente investigación. Hasta ahora ningún estudio había analizado la relación entre crecimiento diamétrico y rasgos funcionales arbóreos en la región. A partir del mencionado análisis de anillos y del modelaje del crecimiento en diámetro y altura de catorce especies arbóreas del bosque nublado en Sierra de Lema, se interpretan las tendencias y los patrones de desarrollo y su relación con las estrategias funcionales por grupos de especies.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La Sierra de Lema, con altitudes entre 200 y 1650 m snm, forma parte

de las tierras intermedias de la Guayana venezolana (Huber 1995). El área específica de muestreo del presente trabajo, localizada a 1416 m snm en el tramo La Escalera de la Troncal 10 de la carretera El Dorado-Santa Elena de Uairén (Fig. 1), abarca una superficie aproximada de 25 ha colindante con la carretera, y se ubica en un bosque nublado, muy húmedo premontano y siempreverde (Ewel *et al.* 1976; Vareschi 1992; Berry *et al.* 1995) el cual muestra una extensa cobertura continua y un elevado nivel de endemismo, que alcanzan 13,7% en las especies arbóreas (Sanoja 2009). La única estación pluviométrica en Sierra de Lema está ubicada a unos 12 km del área de muestreo, a una altitud de 1334 m snm. Entre 1989 y 2012, se registró un promedio de precipitación anual de 4599 mm y una temperatura de 18,5°C (Fig. 1a). Los suelos predominantes son entisoles, inceptisoles y ultisoles (CVG-TECMIN 1987). A partir de los 800 m snm los suelos son fuertemente ácidos, lixiviados, con bajo intercambio catiónico y altos contenidos de materia orgánica, principalmente en el mantillo orgánico (Durán 2001; Dezzeo *et al.* 2004), lo que propicia un enraizamiento superficial en el suelo (Fölster *et al.* 2001).

En el área de muestreo del presente estudio fue realizado, previamente, un inventario arbóreo (DAP > 10 cm) de 2 ha en un bosque poco perturbado (L. Aguirre, C. González & E. Sanoja, datos inéditos compilados en el repositorio de datos de la red RAINFOR, Malhi *et al.* 2002; López-González *et al.* 2009, 2011). En este inventario se determinaron niveles de densidad de 680-747 árboles/ha, área basal de 41-46 m²/ha, DAPm de 168 cm, altura máxima de 45 m y una riqueza de 64-69 especies arbóreas/ha, donde las especies más importantes en términos de abundancia y dominancia fueron *Dimorphandra macrostachya*, *Sextonia rubra*, *Dictyocaryum ptarianum*, *Elaeagia maguirei*, *Parkia nitida*, *Tachigali* sp., *Richeria grandis*, *Dacryodes roraimensis* y *Emmotum fulvum*. Mientras un sector del bosque en el área de muestreo fue solo parcialmente perturbado por la apertura de senderos hacia el tendido eléctrico y por actividades de extracción de madera para uso de las comunidades indígenas locales hace aproximadamente 10 años, otro sector ubicado al borde de la carretera es un bosque secundario tardío de aproximadamente 0,6 ha fuertemente perturbado por actividades del asfaltado de la carretera hace unas tres décadas y que está conformado principalmente por árboles de los géneros *Piper*, *Miconia*, *Tachigali*, *Ocotea*, *Vismia*, *Byrsonima*, *Thyrsodium* y *Cecropia*.

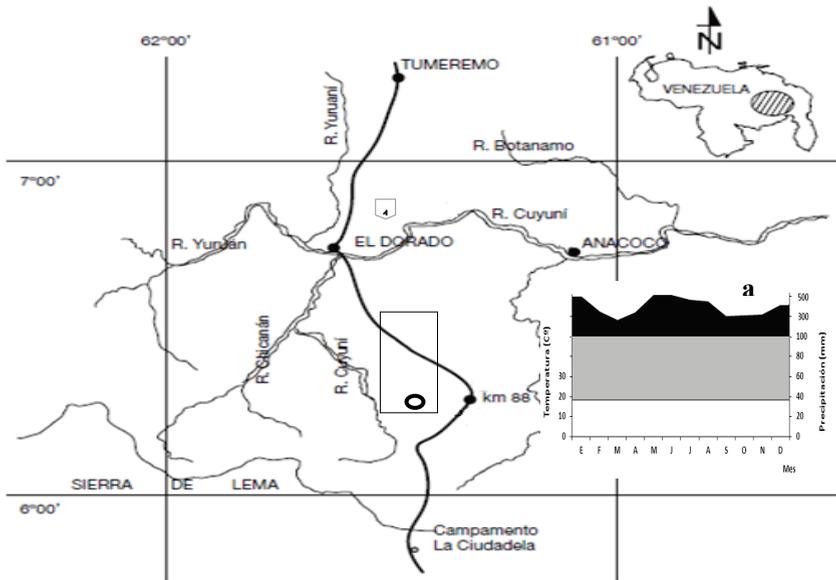


Fig. 1. Área de estudio (indicada con un círculo), ubicada en el Km 755 de la Troncal 10, parte alta de la Escalera (área del rectángulo) en Sierra de Lema. Fuente: Ortiz *et al.* (2016). **a.** Climadiagrama de la estación Sierra de Lema, para el período 1989-2012 (24 años de registro).

Especies estudiadas

La información para la selección de especies proviene de estudios previos realizados en Sierra de Lema (Heyn & Georg 1999; Durán 2001; Ortiz *et al.* 2006, 2016; Sanoja 2008; Hernández *et al.* 2012a, b). Las variables DAP, altura total, dimensiones e iluminación de copa fueron medidas para cada árbol. Los parámetros de iluminación de copa, densidad de madera y DAPm, como indicadores de requerimientos de luz y características silvigenéticas de las especies (ter Steege 2003; Poorter *et al.* 2006), fueron usados como criterios para seleccionar una muestra de 63 árboles de 14 especies (Tabla 1), con una replicación de al menos tres árboles por especie. En esta muestra se seleccionaron árboles entre los individuos con fustes más rectos sin vestigios de daños ni enfermedades (Interián 2009), de mayor tamaño por especie con el fin de captar el tamaño

Tabla 1. Lista de especies estudiadas.

Especie	Abrev.	Familia
<i>Anaxagorea petiolata</i> R.E.Fr.	Anax	Annonaceae
<i>Annona symphyocarpa</i> Sandwith	Anno	Annonaceae
<i>Byrsonima stipulacea</i> (Cav.) DC. *	Byrs	Malpighiaceae
<i>Catostemma lemense</i> Sanoja	Cato	Bombacaceae
<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i> T.D.Penn.	Chry	Sapotaceae
<i>Dimorphandra macrostachya</i> Benth.	Dimo	Caesalpinaceae
<i>Emmotum fulvum</i> R.H. Howard	Emmo	Icacinaceae
<i>Licania intrapetiolaris</i> Spruce ex Hook. f.	Lica	Chrysobalanaceae
<i>Ocotea guianensis</i> Aubl. *	Ocot	Lauraceae
<i>Parkia nitida</i> Miq.	Park	Mimosaceae
<i>Richeria grandis</i> Vahl	Rich	Euphorbiaceae
<i>Sextonia rubra</i> (Mez) van der Werff	Sext	Lauraceae
<i>Thyrsodium spruceanum</i> Benth.	Thyr	Anacardiaceae
<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Choisy *	Vism	Clusiaceae

* Especies presentes en el bosque secundario tardío

máximo potencial de cada especie. De esta manera, las especies seleccionadas representan GF con diferentes grados de tolerancia a la sombra o estatus sucesional. La iluminación de la copa fue diferenciada en: emergente, dosel, subdosel y sotobosque (modificado *sensu* Synnott 1979). Los árboles estudiados fueron identificados basándose en la lista de Sanoja (2009). Las muestras botánicas recolectadas, en su mayoría estériles, fueron depositadas en el herbario de referencia de la Universidad Nacional Experimental de Guayana (UNEG) en Upata, estado Bolívar.

Modelaje de crecimiento

Las edades de los árboles fueron estimadas mediante el conteo directo de los anillos de crecimiento del fuste, considerando el número máximo estimado de anillos marcados para cada una de las 14 especies estudiadas (Schöngart *et al.* 2007, 2008). Las mediciones del ancho de anillos de las 62 muestras de madera (tipo disco) fueron realizadas utilizando una estación de medición digital LINTAB 5 (Frank Rinn) con precisión de 0,01 mm y el programa Time Series Analysis and Presentation (TSAPWin)

(Frank Rinn 2003) (Ortiz *et al.* en preparación). Los modelos de crecimiento (diámetro y altura) concebidos para el presente estudio tienen como base las relaciones entre los parámetros DAP, edad y altura. Estos modelos buscan mejorar la comprensión de la historia de vida arbórea, de los procesos dinámicos del bosque y pronosticar su desarrollo (Vanclay 1994).

Para el modelaje diamétrico se cumplieron los siguientes pasos: a partir de los datos de la medición del ancho (mm) de los anillos por árbol, se calcularon las tasas de incremento radial acumulado (IRA mm). El IRA fue ajustado en función del DAP de cada árbol, desde la médula a la corteza (Stahle *et al.* 1999; Schöngart *et al.* 2007). A partir de IRA ajustado se calcularon las tasas de incremento diamétrico anual (IDA cm) a través del Programa Microsoft Office Excel 2010. Las tasas del IDA fueron acumuladas para configurar curvas individuales que representan las trayectorias de crecimiento diamétrico durante toda la vida de un árbol. Estas curvas describen la relación entre el DAP y la edad de cada individuo. Las curvas fueron elaboradas con el apoyo del programa X-Act (SciLab) por árbol y por especie, luego la curva promedio de crecimiento diamétrico del conjunto de individuos por especie fue calculada y ajustada aplicando un modelo de regresión no lineal del tipo Sigmoideo, el cual generó la ecuación (1) para el modelaje del crecimiento diamétrico (Schöngart 2008).

$$\text{DAP} = a/(1+(b/\text{Edad})^c) \quad (1)$$

donde a, b y c son parámetros particulares para cada especie. La tasa de crecimiento diamétrico se puede expresar como una función del incremento en edad, aproximándose a una curva sigmoidea debido a que los árboles tienen largos tiempos de vida (Fritts 1976).

El modelaje de la altura (m) se realizó con base en los datos de DAP y altura de todos los árboles registrados en el inventario de 360 árboles en el área de muestreo, y de su relación descrita aplicando un modelo de regresión no lineal del tipo Michaelis-Menten, generando la ecuación (2) para dicho modelaje (Schöngart 2008), usando el programa X-Act (SciLab).

$$\text{ALTURA} = (\text{DAP} \cdot d)/(\text{DAP} + e) \quad (2)$$

donde los parámetros d y e son particulares para cada especie y el DAP corresponde a los diámetros calculados en el modelo de crecimiento diamétrico. Entonces, el modelo de crecimiento en altura proviene de la combinación del modelo de crecimiento diamétrico (ecuación 1) y de la relación DAP-Altura (ecuación 2), en donde a cada uno de los valores etarios de una especie le fue asignado el valor correspondiente de diámetro y altura (Schöngart *et al.* 2007, 2008). A partir de los modelos en diámetro y altura fueron calculados el incremento medio anual (IMA) y el incremento corriente anual (ICA) (Schöngart *et al.* 2007), haciendo uso del programa Microsoft Office Excel 2010:

$$\text{IMA} = \text{CA}_t / t \quad (4)$$

$$\text{ICA} = \text{CA}_{t+1} - \text{CA}_t \quad (5)$$

donde CA es el crecimiento acumulado en diferentes años (t).

Rasgos funcionales

Los rasgos funcionales seleccionados fueron de tipo dinámico, morfológico y regenerativo. Los rasgos dinámicos de edad y tasa de crecimiento fueron descritos en la sección anterior. Los rasgos morfológicos seleccionados fueron iluminación de copa (estrato máximo alcanzado por la copa), DAPm, altura máxima, distribución de las especies en los estratos verticales y densidad de la madera. Los cuatro primeros fueron estimados a partir del inventario de 360 árboles en el área de muestreo e inventarios de comunidades del bosque nublado (Durán 2001; Hernández *et al.* 2012a, b; L. Aguirre, C. González & E. Sanoja, datos inéditos compilados en el repositorio de datos de la red RAINFOR). La densidad de la madera (peso seco al horno dividido por volumen verde) de cada especie fue estimada por Ortiz *et al.* (en preparación), considerándose entre 18 y 56 muestras por especie, en función del número de árboles y muestras por árbol. Se consideraron dos categorías, baja o liviana ($0,2$ y $0,49 \text{ g/cm}^3$) y media o intermedia ($0,5-0,79 \text{ g/cm}^3$) (modificado a partir de Verburg & van Eijk-Bos 2003).

Los rasgos regenerativos seleccionados fueron el peso de semillas y la presencia de plántulas y brinzales (o juveniles) de las especies. El peso de semilla fue usado como indicador de la localización de especies a lo largo

del continuum de estrategias de regeneración (ter Steege 2003). Para la clasificación del peso de las semillas (ps) se adoptaron las categorías propuestas por Hammond *et al.* (1996): 1) $ps \geq 100$ g, 2) $10 \leq ps < 100$, 3) $1 \leq ps < 10$, 4) $0,1 \leq ps < 1$. La información sobre presencia de plántulas y brinzales en las fases silvigenéticas de dosel cerrado, reconstrucción y claro (Whitmore 1978) fue obtenida de investigaciones realizadas en bosques nublados de Sierra de Lema y Gran Sabana (Rettenmaier & Fölster 1999; Ávila & Ochoa 2007; Dezzeo *et al.* 2008; Durán *et al.* 2012; J. Ayala, com. pers.; L. Salazar, com.pers.) y de revisión documental (Kew Royal Botanical Garden 2016). Este rasgo es indicador indirecto de los requerimientos de luz para la regeneración de las especies arbóreas (Swaine & Whitmore 1988). Las plántulas fueron definidas como plantas leñosas menores que 1 m de altura, y los brinzales las mayores a 1 m y menores que 5 cm de DAP.

Clasificación de especies

Con el fin de clasificar las especies estudiadas en GF fue instrumentado un análisis cluster, aplicando el método Ward (suma de cuadrados), de tipo aglomerativo y jerárquico, que maximiza la homogeneidad dentro de los grupos, usando la distancia euclideana como medida de similitud entre las especies. Los resultados, representados a través de un dendrograma, jerarquizan los agrupamientos según la distancia de cada par o grupo, es decir, genera grupos jerárquicos de acuerdo a las similitudes de los rasgos funcionales seleccionados. Para la interpretación ecológica, el valor 24 de la distancia euclideana fue usado como umbral para dividir el dendrograma en grupos de especies por su similitud (Spatz & Siegmund 1973). El análisis fue realizado utilizando el programa Statistica 10 (Stat Soft, Inc., USA), tomando como base los rasgos funcionales de: incremento radial anual promedio (IRAp en mm), DAPm (cm), altura máxima (m), densidad de madera (gr/cm^3), edad promedio (años) y área de copa (m^2), los cuales son variables de tipo cuantitativo y continuo.

Los GF discriminados por el análisis de agrupamiento fueron interpretados ecológicamente, siguiendo un esquema conceptual frecuente en estudios de dinámica forestal (Gourlet-Fleury *et al.* 2005; Poorter *et al.* 2006). Para complementar la interpretación fue incorporada información

sobre los rasgos funcionales de peso de semilla, iluminación de copa y la presencia de plántulas y brinzales. La edad máxima estimada fue asumida como el período de vida potencial de cada especie. Para la agrupación de las 14 especies arbóreas en GF se tuvo como referencia inicial no solo la dicotomía clásica entre pionera y no pionera (Swaine & Whitmore 1988; Whitmore 1989), sino también la posibilidad de entender y clasificar ese grupo de especies en categorías intermedias (Whitmore 1974; Lamprecht 1990; Poorter *et al.* 2005, 2006).

RESULTADOS

Patrones de crecimiento durante el período de vida arbóreo

Los modelos de crecimiento acumulado de diámetro y altura del conjunto de individuos por especie se presentan en las Fig. 2 y 3, respectivamente. Todas las especies presentaron correlaciones significativas entre la edad y el crecimiento diamétrico ($p < 0,001$). Las especies presentaron una correlación significativa entre edad y crecimiento en altura ($p < 0,001$), con las excepciones de *V. guianensis* y *R. grandis* ($p \leq 0,05$) y *A. petiolata* ($p = 0,100$).

Tal como se esperaba, las tasas de crecimiento de diámetro y altura por especie (Fig. 2, 3, 4, 5) varían con la edad. Las trayectorias de la relación edad-tamaño tanto en altura como en diámetro muestran una variación apreciable en las diferentes fases de la vida arbórea. En las curvas de crecimiento modelado de diámetro para el conjunto de especies estudiadas (Fig. 6), se pueden observar cuatro patrones de crecimiento diamétrico. El patrón 1, representado por *P. nitida*, *Ocotea guianensis*, *Thyrsodium spruceanum*, *Annona symphyocarpa*, *D. macrostachya*, *Byrsonima stipulacea* y *Catostemma lemense*, corresponde a especies de relativo rápido crecimiento que alcanzan diámetros de 20 cm durante el período etario inicial de 50 a 60 años (Fig. 6a). Exceptuando *C. lemense* y *B. stipulacea*, las especies con este patrón presentaron bajos valores de densidad de madera. El patrón 2 se observó en *S. rubra*, *Licania intrapetiolaris*, *R. grandis*, *E. fulvum* y *Vismia guianensis*, especies con un crecimiento más lento que el patrón anterior, al requerir entre 70 y 90 años para alcanzar 20 cm de DAP. Con excepción de *V. guianensis*, las especies de este patrón presentan una densidad de madera mediana. El patrón 3

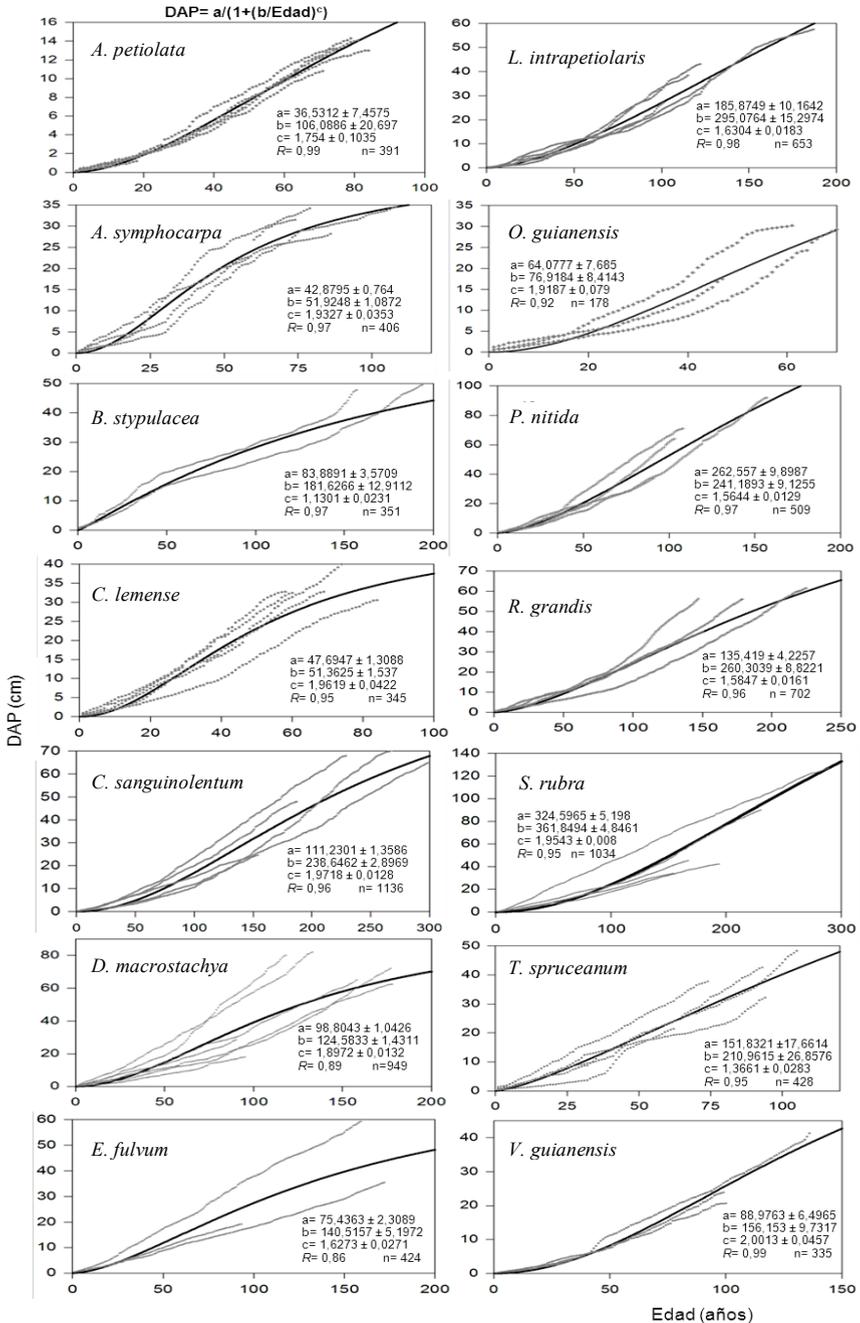


Fig. 2. Construcción de modelos de crecimiento en diámetro por especie a partir de mediciones del ancho de anillos de crecimiento; línea gris, curvas acumuladas de crecimiento individual; línea negra, curva promedio de crecimiento diámetro acumulado y ajustada al modelo de regresión no lineal (curva de la ecuación). n = número de anillos de crecimiento, R = coeficiente de correlación. Valores de significancia $p < 0,05$ para todas las especies.

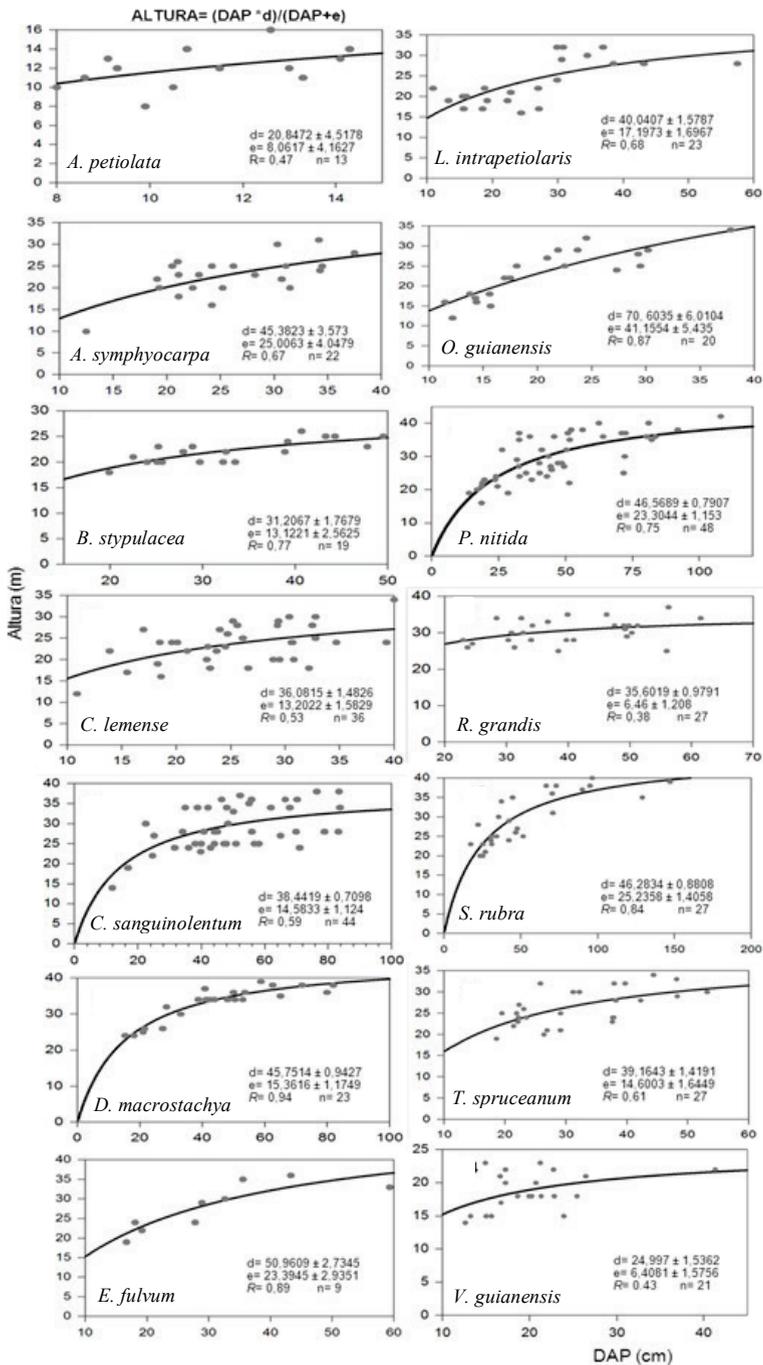


Fig. 3. Construcción de modelos de crecimiento de la altura a partir de data de la población por especie y de la ecuación del modelo del diámetro; puntos grises, relación por árbol, línea negra, curva de la ecuación. n = número de árboles, R = coeficiente de correlación. Valores de significancia $p < 0,05$ para todas las especies, a excepción de *A. petiolata* ($p = 0,100$).

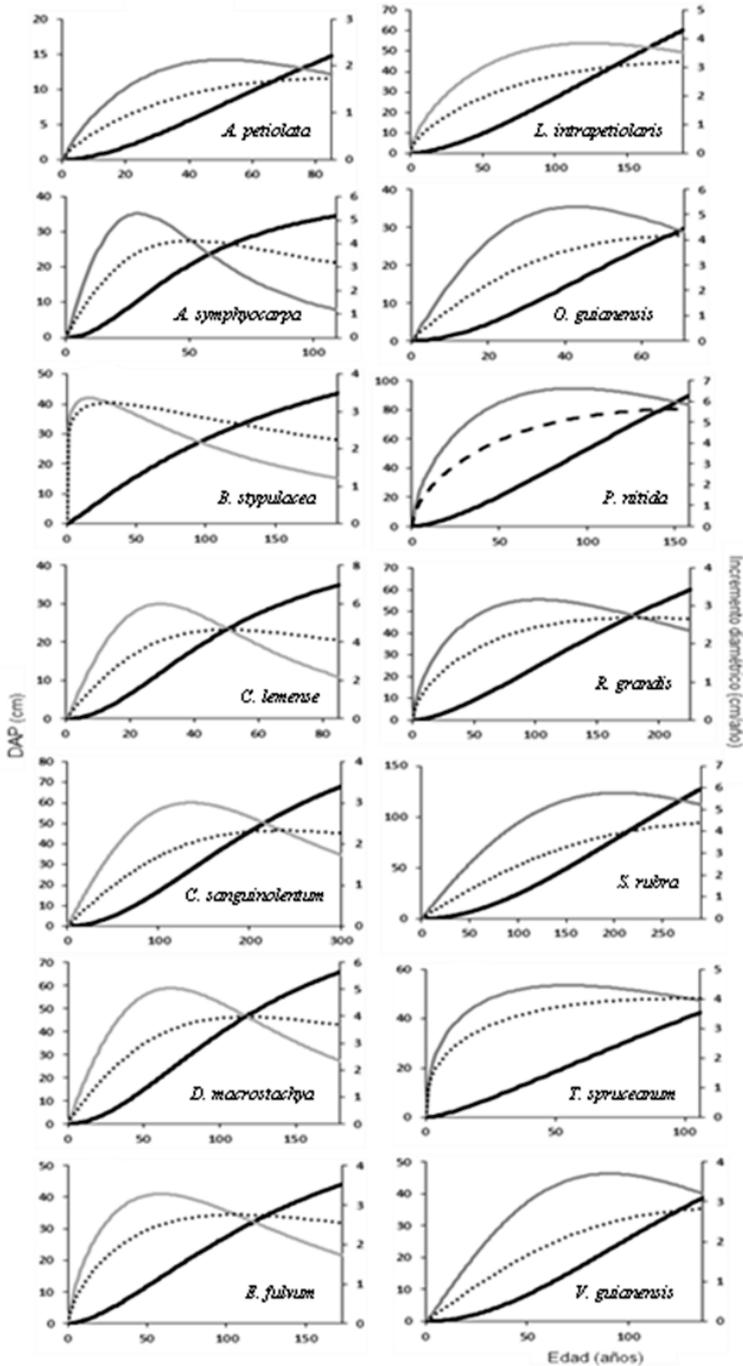


Fig. 4. Modelaje de crecimiento en diámetro por especie. Línea negra = modelo de crecimiento para el diámetro; línea gris = incremento corriente anual (ICA); línea punteada = incremento medio anual (IMA).

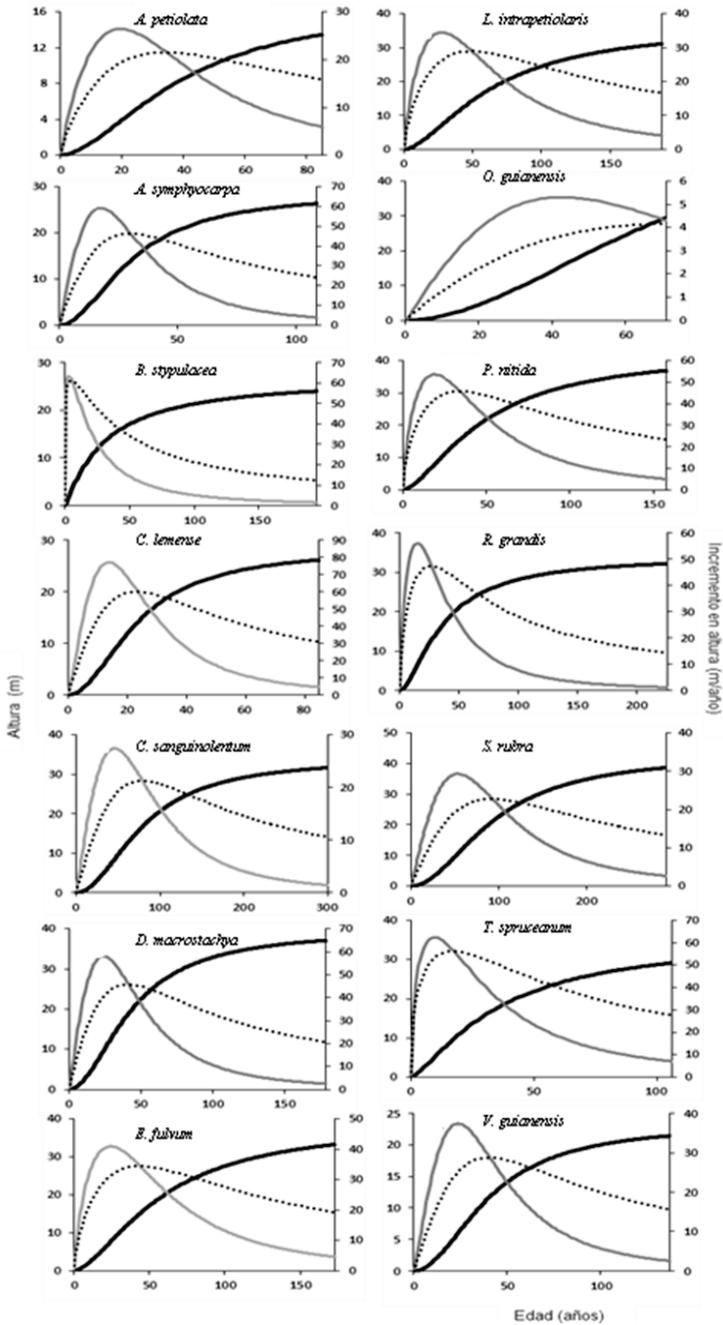


Fig. 5. Modelaje de crecimiento en altura por especie. Línea negra = modelo de crecimiento para el diámetro y altura respectivamente; línea gris = incremento corriente anual (ICA); línea punteada = incremento medio anual (IMA).

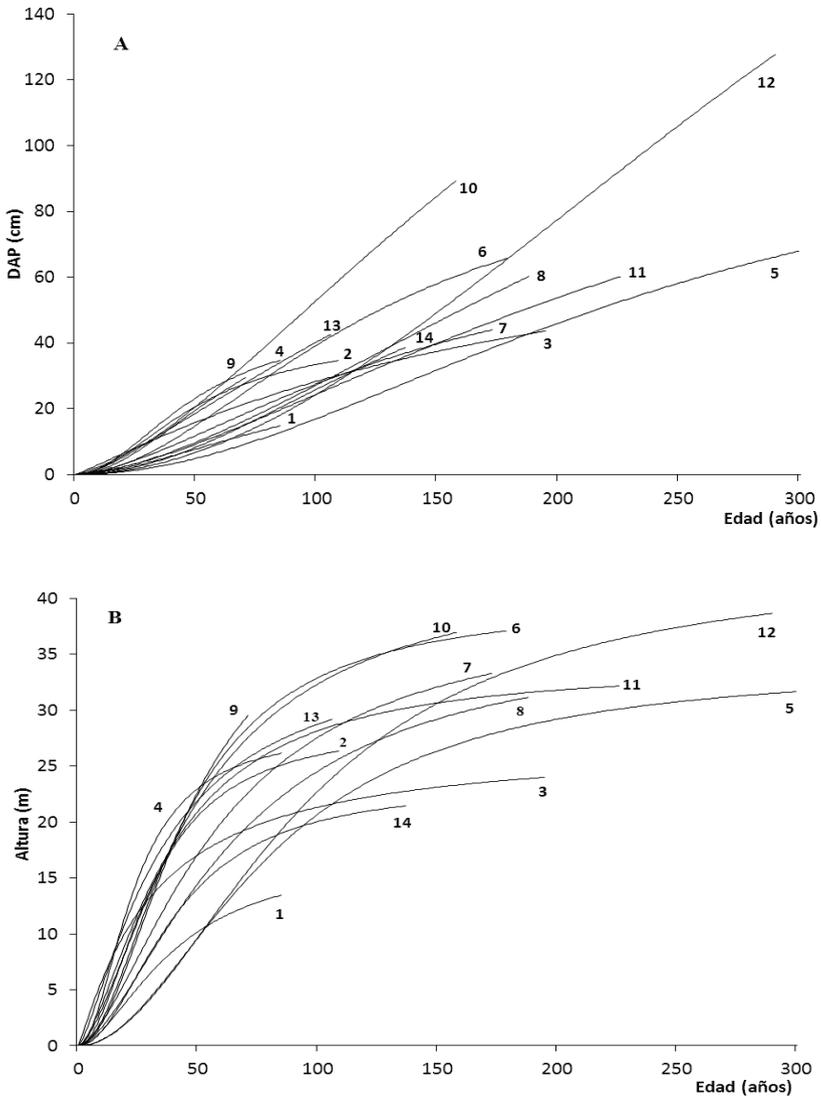


Fig. 6. Curvas de crecimiento modelado en diámetro y altura para el conjunto de las 14 especies estudiadas. **A.** Diámetro. **B.** Altura. Especies: 1. *A. petiolata*. 2. *A. symphyocarpa*. 3. *B. stipulacea*. 4. *C. lemense*. 5. *C. sanguinolentum*. 6. *D. macrostachya*. 7. *E. fulvum*. 8. *L. intrapetiolaris*. 9. *O. guianensis*. 10. *P. nitida*. 11. *R. grandis*. 12. *S. rubra*. 13. *T. spruceanum*. 14. *V. guianensis*.

presentó un crecimiento aún más lento que el de los patrones anteriores. *Chrysophyllum sanguinolentum* T.D.Penn requiere más de 100 años para alcanzar 20 cm de diámetro. *Anaxagorea petiolata* presentó la tasa del crecimiento más baja del presente estudio, sin haber podido alcanzar 20 cm de diámetro después de casi un siglo. A pesar del lento crecimiento, esta especie mostró una categoría baja de densidad de la madera.

Las mayores tasas de crecimiento en altura (alcanzando los 10 m durante los primeros 20 años), corresponden a las especies del patrón 1 (Fig. 6b), *P. nitida*, *O. guianensis*, *T. spruceanum*, *D. macrostachya*, *C. lemense*, *B. stipulacea*, *R. grandis* y *A. symphyocarpa*, las cuales, con excepción de *R. grandis*, son las mismas especies del patrón 1 de crecimiento diamétrico. Las especies del patrón 2 de crecimiento en altura, *E. fulvum*, *L. intrapetiolaris* y *V. guianensis* requieren entre 20 y 40 años para alcanzar 10 m de altura. Estas tres especies forman parte también del grupo de especies con patrón 2 de crecimiento diamétrico. Las especies del patrón 3 de crecimiento en altura, *S. rubra*, *C. sanguinolentum* y *A. petiolata* requieren más de 50 años para llegar a los 10 m.

Grupos funcionales de especies

El análisis de agrupamiento (Fig.7) y la clasificación de las especies (Fig. 8) resultante de la interpretación de los rasgos funcionales (Tabla 2) permitieron establecer seis GF: heliófitas intermedias (HEI), heliófitas longevas pequeñas (HELp), heliófitas longevas grandes (HELg), semiesciófitas intermedias (SEI), semiesciófitas longevas (SEL) y esciófitas pequeñas (EP) o tolerantes a la sombra (Fig. 7, 8). El dendrograma del análisis cluster diferenció 4 grupos y 4 subgrupos. El grupo I está conformado por dos subgrupos: el subgrupo Ia representado por *A. petiolata*, la única especie esciófita (EP) encontrada en este estudio, y el subgrupo Ib formado por tres especies heliófitas. El subgrupo Ib de Heliófitas Intermedias (HEI) está conformado por *A. symphyocarpa*, *T. spruceanum* y *O. guianensis*, especies que muestran crecimiento rápido ($> 1,8$ mm/a), edad intermedia (80-120 años), baja densidad de madera ($< 0,4$ g/cm³), tamaño reducido (DAPm < 50 cm; altura máxima < 35 m), copas entre reducida (4-28 m²) e intermedia (44 m²) y semillas muy livianas (< 1 g).

El grupo II está conformado por dos subgrupos de especies heliófitas, los cuales se diferencian del grupo HEI por su mayor longevidad.

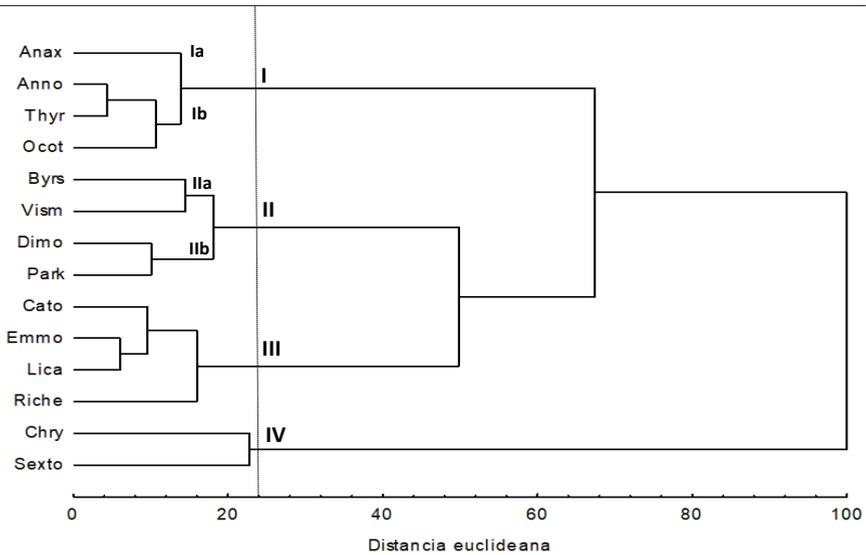


Fig. 7. Dendrograma de las 14 especies estudiadas. **I-IV.** Grupos funcionales: **Ia.** Esciófita Pequeña (EP). **Ib.** Heliófitas Intermedias (HEI). **IIa.** Heliófitas Longevas pequeñas (HELp). **IIb.** Heliófitas Longevas grandes (HELg). **III.** Semiesciófitas Intermedias (SEI). **IV.** Semiesciófitas Longevas (SEL). Variables consideradas: IRA = incremento radial anual promedio (mm), DAPm (cm), ALT máxima (m), edad máxima (años), densidad de la madera promedio (gr/cm^3), área de copa (m^2). Abreviatura de la especie, ver Tabla 1.

El subgrupo IIa de Heliófitas Longevas pequeñas (HELp), compuesto por *B. stipulacea* y *V. guianensis*, presenta crecimiento variable (1,2-1,5 mm/a), edades entre intermedia y avanzada (137-195 años), valores intermedios de densidad de madera ($\approx 0,5 \text{ g}/\text{cm}^3$), tamaño pequeño (DAPm = 40-50 cm; altura máxima 23-25 m), copas grandes (90-120 m^2) y semillas livianas o muy livianas (0,1-10 g). El subgrupo IIb de Heliófitas Longevas grandes (HELg), formado por *D. macrostachya* y *P. nitida*, presenta crecimiento rápido ($> 1,8 \text{ mm}/\text{a}$), edades avanzadas (161-173 años), baja densidad de madera ($< 0,5 \text{ g}/\text{cm}^3$), gran tamaño (DAPm $> 80 \text{ cm}$; altura máxima $> 39 \text{ m}$), copas grandes (90-120 m^2) y semillas muy livianas ($< 1 \text{ g}$).

El grupo III de Semiesciófitas Intermedias (SEI), representado por *C. lemense*, *E. fulvum*, *L. intrapetiolaris* y *R. grandis*, especies parcialmente tolerantes a la sombra que muestran crecimiento lento ($< 1,6 \text{ mm}/\text{a}$), tamaños intermedios (DAPm entre 60 y 80 cm; alturas máximas entre 33 y 37 m), copas reducidas (11-32 m^2), edades variables (entre 148 y 226

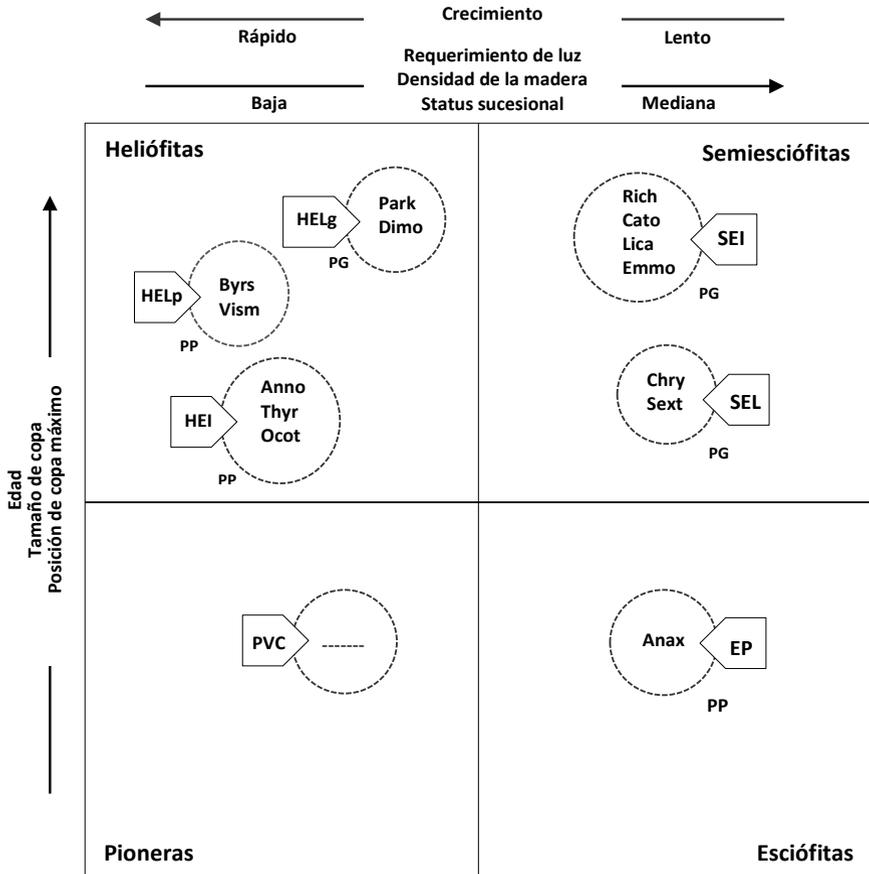


Fig. 8. Clasificación de especies arbóreas basada en rasgos funcionales de tipos dinámico, morfológico y regenerativo. **PVC** = pionero de vida corta (la línea indica que no hay especies representativas de ese GF en el área de estudio). **HEI** = heliófita intermedia. **HELp** = heliófita longeva pequeña. **HELg** = heliófita longeva grande. **SEI** = semiesciófita intermedia. **SEL** = semiesciófita longeva. **EP** = esciófita pequeña. **PP** = porte pequeño (<50 cm DAPm y altura <35 m). **PG** = porte grande (>50 cm DAPm y altura >35 m). Abreviatura de las especies, ver Tabla 1. Fuente: Modificado de Poorter *et al.* (2006) y Durán (2011).

años), densidad de madera mediana ($> 0,5 \text{ g/cm}^3$) y un peso de semillas que varía desde la semilla más pesada (*C. lemense*) hasta semillas livianas (*R. grandis*).

Tabla 2. Síntesis de rasgos y grupos funcionales de las especies estudiadas.

Especie	GF	Semilla Peso (g)	Regeneración Natural		Adulto									Grupo crecimiento	
			Plántula	Brinzal	DAPm (cm)	ALTm (m)	IRAp* (mm/año)	EDADm* (años)	ACp (m ²)	DM* (g/cm ³)	CAT* DM	POSm	Porte	DAP	ALT
Anax	EP	4 ^{a-d}	D ⁶	D ⁷	14	16	0,76	86	4	0,416	Baja	Subdo	P	Lento	Lento
Sext	SEL	3 ^{b-h}	R-C ⁷	D-R-C ¹	168	40	1,24	350	57	0,508	Media	Emerg	G	Medio	Lento
Chry		3 ^{b-h}	R-C ²⁻⁷	D-R-C ¹	84	38	1,47	296	70	0,571	Media	Dosel	G	Lento	Lento
Emmo	SEI	3 ^{a-g}	D-R-C ¹	D-R-C ¹	83	36	1,31	173	28	0,739	Media	Dosel	G	Medio	Medio
Lica		2 ^b	D-C ¹⁻²⁻³	D-R-C ¹	62	33	1,37	189	24	0,584	Media	Dosel	G	Medio	Medio
Cato		1 ^c	D-C ¹⁻²	D-R-C ¹	64	34	1,61	149	11	0,579	Media	Dosel	G	Rápido	Rápido
Rich		4 ^{k-l}	D-R-C ⁷	D-R-C ¹	61	37	1,46	226	32	0,504	Media	Dosel	G	Medio	Rápido
Dimo	HELg	4 ^{b-j}	D-R-C ²	C-R ³⁻⁸	83	39	1,85	173	92	0,475	Baja	Emerg	G	Rápido	Rápido
Park		4 ^b	R-C ⁷	D-R ⁷	117	40	2,48	161	119	0,323	Baja	Emerg	G	Rápido	Rápido
Byrs	HELp	4 ^e	R-C ⁷	R ³⁻⁷	50	25	1,54	195	118	0,535	Media	Dosel	P	Rápido	Rápido
Vism		3 ^f	C ¹	R-C ¹⁻³	41	23	1,29	137	93	0,446	Baja	Dosel	P	Medio	Medio
Anno	HEI	4 ⁱ	D-C ¹	D-R-C ¹	49	31	2,07	109	12	0,248	Baja	Dosel	P	Rápido	Rápido
Thyr		4 ^b	R-C ⁷	D-R ¹	48	35	1,84	118	28	0,350	Baja	Dosel	P	Rápido	Rápido
Ocot		4 ^b	D-R-C ¹⁻²	D-R-C ¹	46	34	1,81	83	44	0,379	Baja	Dosel	P	Rápido	Rápido

GF = grupo funcional. HEI = heliófita intermedia, HELp = heliófita longeva pequeña, HELg = heliófita longeva grande, SEI = semiescío-fita intermedia, SEL = semiescío-fita longeva, EP = escío-fita pequeña. D = dosel cerrado, R = reconstrucción, C = claro. DAPm = DAP máximo (cm). ALTm = altura total máxima (m). IRAp = incremento radial anual promedio (mm). EDADm = edad máxima (años). ACPp = área de copa promedio (m²). DM = densidad de la madera (g/cm³). CAT DM = categoría de la densidad de madera, Baja o liviana (0,2 y 0,49 g/cm³), Media o intermedia (0,5-0,79 g/cm³). POSm = posición de copa máximo, E = emergente, D = dosel, SD = subdosel. P = porte pequeño (<50 cm DAP, ALT <35 m), G = porte grande (>50 cm DAP, ALT >35 m). Grupo de crecimiento, patrones de crecimiento en DAP y ALT = rápido (patrón 1), medio (patrón 2) y lento (patrón 3). Fuente peso de la semilla: **a.** van Roosmalen 1985; **b.** Hammond *et al.* 1996; **c.** Sanoja 2004; **d.** Gottsberger 2016; **e.** Kew Royal Botanical Garden 2016; **f.** Mourão & Beltrati 2001; **g.** Duno & Fernández-Concha 2011; **h.** Baraloto & Forget 2007; **i.** Guimarães *et al.* 2008; **j.** Gómez y Toro 2007; **k.** Secco 2005; **l.** Flores 1992. Fuente regeneración natural: **1.** J. Ayala, com. pers.; **2.** Durán *et al.* 2012; **3.** Dezzeo *et al.* 2008; **4.** Durán 2011; **5.** Kew Royal Botanical Garden 2016; **6.** Ávila & Ochoa 2007; **7.** L. Salazar (com. pers.); **8.** Hernández (1999). Abreviatura de la especies, ver Tabla 1. * Fuente: Ortiz *et al.* (en preparación).

El grupo IV de Semiesciófitas Longevas (SEL), formado por *C. sanguinolentum* y *S. rubra*, ostenta crecimiento lento ($< 1,5$ mm/a), gran tamaño (DAPm entre 80 y 170 cm; altura máxima entre 38 y 40 m), longevidad (290-350 años), densidad de madera mediana ($> 0,5$ g/cm³), copa intermedia (57-70 m²) y semillas livianas.

La variación de rasgos funcionales y la localización de las especies y GF se ilustra conceptualmente (Fig. 6), mediante un eje de coordenadas, donde el eje horizontal representa los requerimientos de luz y el estatus sucesional (indicados por la densidad de madera, tasa de crecimiento y rasgos regenerativos) y el eje vertical expresa el tamaño y edad del árbol (indicados por la edad máxima, DAPm, altura máxima y estratos máximos de copa).

DISCUSIÓN

Relación entre crecimiento y grupos funcionales

Los resultados del presente trabajo evidencian la relación entre los patrones de crecimiento de diámetro y altura a lo largo del período de vida arbórea y los grupos funcionales de las especies analizadas. Mientras *P. nitida* y *D. macrostachya* alcanzan su máximo diámetro a los 150 años, *S. rubra* y *C. sanguinolentum* requieren entre 280 y 300 años. *P. nitida* requiere apertura de dosel para regenerarse con éxito, *D. macrostachya* puede regenerarse incluso bajo dosel cerrado. Se presenta una clara tendencia de crecimiento rápido en las especies heliófitas y de crecimiento muy lento en la especie esciófita con una gradación de crecimientos intermedios entre ambos extremos. Por una parte, se constata parcialmente la dicotomía extrema de pioneras con crecimiento rápido y no pioneras con crecimiento lento (Swaine & Whitmore 1988), pero por otra parte la presencia de especies con tasas intermedias de crecimiento sugiere más bien un gradiente continuo de variación del crecimiento entre las especies. Estos resultados concuerdan con el postulado que las tasas de crecimiento de los árboles en los bosques tropicales reflejan variaciones en las estrategias de historia de vida (Baker *et al.* 2003) recordando, por supuesto, que las tasas de crecimiento son afectadas por diversos factores bióticos y abióticos, tales como p.ej. condiciones de sitio (microclima y suelo) y perturbaciones del dosel según la fase sucesional (Whitmore

1974; Hartshorn 1978; Herault *et al.* 2010). Existe una amplia variación de las estrategias de regeneración entre especies arbóreas bajo fases de claro, reconstrucción y dosel cerrado tanto en los bosques en Sierra de Lema (Durán *et al.* 2012) como en otras zonas tropicales (Whitmore 1974; Canham 1989).

Las especies con densidad de madera baja, con excepción de *V. guianensis*, alcanzan las mayores tasas de crecimiento y las que presentan densidad de madera mediana muestran las menores tasas. El incremento radial y la densidad de madera del total de especies analizadas presentaron una correlación negativa pero no significativa ($R = -0,11$, $p = 0,383$, Ortiz *et al.* en preparación). Varios estudios indican que tal relación es más fuerte en otras regiones tropicales. En bosques de Borneo (Verburg & van Eijk-Bos 2003) así como en varios bosques neotropicales (Poorter *et al.* 2008) fue detectada también una correlación negativa pero significativa entre crecimiento y densidad de la madera. Sin embargo, en un estudio en bosques del Amazonas Central fue constatado que la correlación negativa entre crecimiento y densidad de la madera deja de ser significativa cuando las especies pioneras son excluidas (Nascimento *et al.* 2005).

Gradación y divergencia de rasgos funcionales y grupos de especies

La variabilidad de los rasgos funcionales de los GF, indica un variado conjunto de estrategias ecológicas (nichos) de las especies analizadas que están relacionadas con el nicho de regeneración, la tolerancia ambiental y la historia de vida. Esta diferenciación de nichos facilita la coexistencia de especies en el bosque (Kraft *et al.* 2008).

El orden de agrupamiento de las especies en el dendrograma y la representación conceptual siguen un gradiente que va desde las especies esciófitas, pasando por las semiescíofitas hasta llegar a las heliófitas; en donde se aprecia la variación de rasgos funcionales como, p.ej., la disminución de la densidad de madera y el incremento de las tasas de crecimiento. Esta secuencia de variación refleja, nuevamente, más un continuum entre especies con grados variables de tolerancia a la sombra que categorías discretas (Nascimento *et al.* 2005), derivadas de la dicotomía clásica (Budowski 1965; Swaine & Whitmore 1988).

Asimismo, las diferencias de tasas de crecimiento y rasgos funcionales observados entre los GF sugieren una variación de las estrategias de

captación y asignación de recursos (nutrientes, luz) con una compensación entre la inversión en rápido crecimiento diamétrico (heliófitas) y la inversión en una mayor densidad de madera (esciófitas) (Keeling *et al.* 2008). Sin embargo, cabe acotar que este balance compensatorio no se observa en algunas de las especies analizadas en este estudio que muestran rasgos divergentes (o posibles clasificaciones falsas), estos son valores de rasgos funcionales que desde el punto de vista ecológico no corresponden al rango de valores característico del GF correspondiente.

Comparando los resultados obtenidos con otros estudios se encontró que la clasificación de Durán (2011) de *C. lemense*, *E. fulvum*, *L. intrapetiolaris*, *R. grandis*, *C. sanginolentum* y *S. rubra* como especies parcialmente tolerantes a la sombra y de *T. spruceanum* y *O. guianensis* como especies pioneras grandes en un bosque nublado de Sierra de Lema coincide con la clasificación realizada en el presente estudio del primer grupo de especies como especies semiescíofitas y del último grupo como especies heliófitas intermedias. Los rasgos de madera liviana y semillas pequeñas de las heliófitas *A. symphyocarpa* y *P. nitida* son los mismos descritos para *Annona* sp. y *Parkia multijuga* en bosques amazónicos (Michalski *et al.* 2007). El valor relativamente alto de densidad de madera de *L. intrapetiolaris*, la segunda más pesada de este estudio, es equivalente a la categoría de madera pesada asignada a *Licania macrophylla* en bosques amazónicos (Michalski *et al.* 2007). La heliófita *O. guianensis* fue calificada como especie pionera de porte pequeño ($DAP \leq 50$ cm) en la Gran Sabana (Hernández 1999). *D. macrostachya* y *O. guianensis* son frecuentes en comunidades de vegetación boscosa secundaria en la Gran Sabana (Hernández & Fölster 1994; Hernández 1999); *O. guianensis* está incluso presente en comunidades boscosas secundarias tardías de Sierra de Lema (este estudio) y Brasil (Laurance *et al.* 2004; Kew Royal Botanical Garden 2016).

Catostemma lemense, *V. guianensis*, *A. petiolata* y *B. stipulacea* fueron identificadas como posibles clasificaciones falsas en los patrones de crecimiento y en el dendrograma por presentar rasgos divergentes. Esto es propiciado posiblemente por tres factores: 1) limitaciones de muestreo, dado que el número mínimo recolectado de tres individuos por especie es reducido; 2) la ausencia de datos demográficos de mortalidad y reclutamiento arbóreo del bosque constituye una limitación para la

caracterización adecuada de los rasgos funcionales dinámicos de las especies analizadas (Gourlet-Fleury *et al.* 2005), y 3) algunos de los valores divergentes podrían haber sido ocasionados por errores de medición en el análisis de anillos de crecimiento como, p.ej., la posible sobrestimación de las tasas de crecimiento de *C. lemense* y *A. petiolata*, y por el contrario la subestimación de las tasas de crecimiento en *V. guianensis* resultante de la poca nitidez de sus anillos de crecimiento, lo cual conduce a una sobrestimación de las edades de esas especies (Ortiz *et al.* en preparación).

Otro elemento que pudo haber generado divergencias se relaciona con la imposibilidad de relocalización y reagrupamiento del procedimiento en el análisis cluster (Everitt 1980). El caso más evidente fue *A. petiolata*, la cual presenta una de las menores edades, bajo valor de densidad de madera y semillas livianas, rasgos que contradicen su carácter esciófito (posición de sotobosque o subdosel, con copa reducida y una regeneración que solo puede establecerse y sobrevivir bajo la sombra). Combinar atributos típicos como crecimiento lento con atributos atípicos de especies esciófitas como baja densidad de madera, es una ambigüedad que parece ser común en el género *Anaxagorea*. Michalski *et al.* (2007) caracterizaron a *Anaxagorea brevipes* como una especie de madera liviana, pero con semillas grandes en bosques en el sur del Amazonas.

Catostemma lemense presenta una densidad de madera mediana y el mayor peso de la semilla entre las especies analizadas, ambos caracteres típicos de esciófitas. A pesar de ser una especie semiescíofiga, muestra un crecimiento relativamente rápido y una edad máxima relativamente corta. Tal contradicción puede provenir del patrón muy irregular de formación de zonas de crecimiento en la madera de esta especie, lo cual pudo haber conducido a una sobrestimación de la tasa de crecimiento y en consecuencia a una subestimación en la edad (Ortiz *et al.* en preparación). Otros casos contradictorios son *V. guianensis* y *B. stipulacea*, heliófitas con algunos atributos no afines a especies heliófitas. *V. guianensis* presenta crecimiento lento y *B. stipulacea* muestra densidad de madera mediana y una avanzada edad. Sin embargo, ambas especies han sido catalogadas como especies pioneras u oportunistas de porte pequeño (DAP ≤ 50 cm), frecuentes en comunidades de vegetación boscosa secundaria en la Gran Sabana (Hernández & Fölster 1994; Hernández 1999; Dezzeo *et al.* 2008), Guyana y Suriname (van Roosmalen 1985), Brasil (Laurance *et*

al. 2004; Kew Royal Botanical Garden 2016), también está presente en comunidades boscosas secundarias tardías de Sierra de Lema (este estudio). No obstante, Michalski *et al.* (2007) caracteriza a *V. guianensis* como especie de madera pesada en bosques amazónicos

¿Especies especialistas o generalistas?

Anaxagorea petiolata parece ser la única especie analizada que no requiere una fase de claro para su regeneración exitosa. Esto respalda los postulados de la importancia de los claros para la regeneración arbórea. Hartshorn (1978) reportó que 75% de las especies arbóreas del dosel en La Selva, Costa Rica, dependen de la formación de claros para su regeneración exitosa. Herault *et al.* (2010) encontraron que 62% de las especies arbóreas en un bosque de Guayana Francesa respondieron positiva y significativamente en términos de crecimiento diamétrico a la apertura de claros.

Varias especies analizadas poseen la facultad de poder ocupar varios estratos verticales y regenerarse bajo diferentes fases silvigenéticas, es decir, toleran variadas condiciones de luz desde la etapa de plántula hasta la fase madura (Hernández 1999; Poorter *et al.* 2005). Estas estrategias de crecimiento y reproducción probablemente corresponden a mecanismos de adaptación a los diferentes grados de perturbación de las fases silvigenéticas (Whitmore 1974). Al respecto, hay que tener en cuenta que las especies tolerantes a la sombra podrían reaccionar y crecer bajo diferentes niveles y frecuencias de perturbaciones del dosel generados por los claros; este comportamiento dinámico puede llegar a ser más complejo que la formación del claro y su colonización (Canham 1989).

Las especies dominantes en el bosque estudiado, *D. macrostachya* y *S. rubra*, presentan estrategias funcionales intermedias. Según los estudios sobre los bosques regionales, la mayoría de las especies corresponde a GF arbóreos intermedios no especializados, pocas especies pertenecen a los GF más especializados como pioneros de vida corta y esciófita pequeña (Hernández 1999; Worbes 1999; Durán 2011). Ello sugiere que posiblemente la estrategia de vida predominante entre las especies arbóreas del bosque estudiado sea de carácter generalista. Tal tendencia hacia una reducida especialización de las especies arbóreas en los bosques regionales parece ser propiciado por una intensa dinámica silvigenética (o

régimen de perturbación silvigenético de alta intensidad) del bosque nublado en Sierra de Lema.

Entre los indicios más evidentes de perturbación de alta intensidad se encuentran: 1) Una superficie promedio de claros en el bosque nublado de Sierra de Lema mayor que el promedio reportado para la mayoría de los bosques tropicales (Durán *et al.* 2011). 2) La densidad de madera del conjunto de árboles en el bosque nublado de Sierra de Lema es, en promedio, menor que en los bosques de tierra baja del Escudo de Guayana (ter Steege & Hammond 2001; ter Steege *et al.* 2006; Hernández *et al.* 2012b). La densidad de madera usada como un indicador de la dinámica histórica de la perturbación de la comunidad, es un buen indicador del estado de madurez del bosque (Slik *et al.* 2008). En ecosistemas altamente perturbados (p.e., sequías, incendios, vientos huracanados), prevalecerán especies con madera liviana que crecen rápido y se reproducen a una edad temprana, mientras que en ecosistemas con niveles bajos de perturbación, se verán favorecidas aquellas especies con madera pesada de mayor longevidad y tolerancia a la sombra (ter Steege 2003). 3) Las especies analizadas presentan un rango relativamente estrecho de edad máxima. El promedio de edad máxima (175 ± 75 años) no sobrepasa el valor promedio de 208 años estimado para especies tropicales (Brienen *et al.* 2016). Asimismo, es notorio que ninguna de las especies analizadas sobrepasa los 500 años. El estrecho rango de edad máxima implica una reducida tasa de recambio o renovación (según Hartshorn 1978), definida como el tiempo promedio entre la ocurrencia de claros sucesivos en un mismo lugar del bosque. 4) La diferenciación tradicional de especies en pioneras y no pioneras (Swaine & Whitmore 1988) no es aplicable a los bosques estudiados, ya que faltan las pioneras de vida corta y las especies esciófitas son escasas (Hernández 1999; Durán 2011).

Otra evidencia de escasez de pioneras es suministrada por Durán *et al.* (2012), quienes encontraron que la riqueza y la composición florística de la regeneración arbórea en claros del bosque montano de Sierra de Lema están determinadas principalmente por el grado de la perturbación y la regeneración avanzada remanente (es decir, la vegetación preexistente en el claro). Esto denota el papel secundario de la germinación de semillas de especies pioneras colonizadoras en la fase de reconstrucción del claro. Por otra parte, la baja fertilidad del suelo en los bosques en Sierra de Lema

afecta a especies pioneras típicas, las cuales normalmente presentan exigencias relativamente altas de suministro de nutrientes. La oligotrofia limita además la principal ventaja de las pioneras, su rápido crecimiento (Lawrence 2003). Un crecimiento lento (Rettenmaier & Fölster 1999) excluye a las pioneras (Hernández 1999) y favorece especies tolerantes al estrés nutritivo (Leps *et al.* 1982). 5) La plasticidad fenotípica de varias especies leñosas en los bosques regionales en términos de sus hábitos variables y adaptación a hábitats diversos (Sanoja & Hernández 2010) podría ser un mecanismo de adaptación de especies oportunistas a condiciones cambiantes de iluminación y estrés nutritivo permanente. Comunidades boscosas oligotróficas con formación frecuente de claros de dosel como los bosques en Sierra de Lema, tienen una alta probabilidad de cambio en las condiciones de iluminación durante la vida promedio de un árbol. Bajo esas circunstancias las especies tienden a un comportamiento flexible no especializado. Las especialistas son las más afectadas por cambios ambientales (Colles *et al.* 2009). La especialización estricta de hábitat como pioneras colonizadoras de claros o esciófitas en la sombra sería desventajosa, mientras que un comportamiento generalista como el de las oportunistas aumentaría las probabilidades de supervivencia.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Centro de Investigaciones Ecológicas de Guayana (CIEG) de la Universidad Nacional Experimental de Guayana (UNEG) y a la Corporación Eléctrica (CORPOELEC) su apoyo institucional y logístico; al Instituto Nacional de Parques (INPARQUES) su apoyo logístico; al Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) Manaus Brasil la pasantía de trabajo de J. Ortiz. A Leandro Salazar y Jesús Salazar por su colaboración en las labores de campo, a Anselmo Ortega por su colaboración con el apoyo logístico, y a los árbitros anónimos sus valiosas observaciones.

BIBLIOGRAFÍA

Aguirre, L. 2015. Estructura espacial de la densidad de diásporas en un bosque nublado de La Escalera-Sierra de Lema, estado Bolívar-

- Venezuela. Trabajo de Grado de Maestría. Universidad Nacional Experimental de Guayana. Ciudad Guayana, Venezuela.
- Ávila, C. & A. Ochoa. 2007. Regeneración natural en fragmentos de bosque Gran Sabana (F5). Informe de trabajo de campo de Ecología Aplicada. Maestría en Ciencias Ambientales, Universidad Nacional Experimental de Guayana. Ciudad Guayana, Venezuela.
- Azócar, A., F. Rada & C. García. 2000. Aspectos ecofisiológicos para la conservación de ecosistemas tropicales contrastantes. *Bol. Soc. Bot. México* 65: 89-94.
- Baker, T., M. Swaine & D. Burslem. 2003. Variation in tropical forest growth rates: combined effects of functional group composition and resource availability. *Perspect. Pl. Ecol. Evol. Syst.* 6: 21-36.
- Bakker, J., H. Olf, J. Willems & M. Zobel. 1996. Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? *J. Veg. Sci.* 7: 147-156.
- Baraloto, C. & P. Forget. 2007. Seed size, seedling morphology, and response to deep shade and damage in neotropical rain forest trees. *Amer. J. Bot.* 94: 901-911.
- Berry, P.E., O. Huber & B. Holst. 1995. Floristic analysis and phytogeography. In: Berry, P.E., B. Holst & K. Yateskievych (eds.). *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. I Introduction, pp. 161-192. Missouri Botanical Garden. Timber Press. Oregon, USA.
- Botosso, P. & M. Tomazello. 2001. Aplicação de faixas dendrométricas na dendrocronologia: avaliação da taxa e do ritmo de crescimento do tronco de árvores tropicais e subtropicais. In: Borlina, N., H. Lesjak & W. Barrella (eds.). *Indicadores ambientais: conceitos e aplicações*, pp. 145-171. EDUC/COMPED/INEP. Sao Paulo, Brasil.
- Brienen, R. 2005. Tree rings in the tropics: a study on growth and ages of Bolivian rain forest trees. PROMAB Scientific Series 10. Riberalta, Bolivia.
- Brienen, R. & P. Zuidema. 2006a. The use of tree rings in tropical forest management: Projecting timber yields of four Bolivian tree species. *Forest Ecol. Managem.* 226: 256-267.
- Brienen, R. & P.A. Zuidema. 2006b. Lifetime growth patterns and ages of

- Bolivian rain forest trees obtained by tree ring analysis. *J. Ecol.* 94: 481-493.
- Brienen, R. & P. Zuidema. 2007. Incorporating persistent tree growth differences increases estimates of tropical timber yield. *Frontiers Ecology Environment* 5: 302-306.
- Brienen R., J. Schongart & P.A. Zuidema. 2016. Tree rings in the tropics: Insights into the ecology and climate sensitivity of tropical trees. In: Goldstein, G. & L. Santiago (eds.). *Tropical Tree Physiology: Adaptations and responses in a changing environment*, pp. 439-461. Springer International Publishing. Switzerland.
- Budowski, G. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of sucesional processes. *Turrialba* 15: 40-42.
- Bullock, S. 1997. Effects of seasonal rainfall on radial growth in two tropical tree species. *Int. J. Biometeorol.* 41: 13-16.
- Canham, C. 1989. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology* 70: 548-550.
- Colles, A., L. Liow & A. Prinzing. 2009. Are specialists at risk under environmental change? Neocological, paleoecological and phylogenetic approaches. *Ecol. Letters* 12: 849-863.
- Condit, R, S. Hubbell & R. Foster. 1996. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *J. Veg. Sci.* 7: 405-416.
- CVG-TECMIN. 1987. Informe de avance - clima. Hoja NB-20-8. CVG-Técnica Minera, C.A. Gerencia de Proyectos especiales. Proyecto Inventario de los recursos Naturales de la Región Guayana. Ciudad Bolívar, Venezuela.
- Dezzeo, N., N. Chacón, E. Sanoja & G. Picón. 2004. Changes in soil properties and vegetation characteristics along a forest-savanna gradient in Southern Venezuela. *Forest Ecol. Managem.* 200: 183-193.
- Dezzeo, N., S. Flores & N. Chacón. 2008. Seedlings dynamics in undisturbed and adjacent fire disturbed forest in the Gran Sabana, southern Venezuela. *Interciencia* 33(4): 273-279.

- Díaz-Perea, F., M. Equihua, V. Jaramillo, I. Méndez-Ramírez & C. Fragoso. 2014. Key attributes to the disturbance response of montane cloud forest trees: shade tolerance, dispersal mode and the capacity to form a seed bank. *Ann. Forest Sci.* 71: 437-451.
- Díaz-Perea, F. & M. Equihua. 2015. Simulación de la respuesta al disturbio del bosque mesófilo mediante un autómatas celular. *Bot. Sci.* 93(3): 485-500.
- Duno, R. & G. Fernández-Concha. 2011. Morphology-inferred phylogeny and a revision of the genus *Emmotum* (Icacinaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 98(1): 1-27.
- Durán, C. 2001. Estructura y composición florística de los bosques de Sierra de Lema, con especial énfasis en *Pourouma bolivarensis* C.C. Berg. Informe de pasantía. Escuela de Ingeniería Forestal. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- Durán, C. 2011. Forest gaps structure and tree regeneration in a montane Guayanan forest, Sierra Lema, Venezuela. Thesis Dr. Rec. Nat. Albert-Ludwigs. Universität Freiburg. Fakultät für Forst- und Umweltwissenschaften. Freiburg, Germany.
- Durán, C., A. Reif, & L. Hernández. 2011. Understanding small-scale disturbances in Guayana's montane forests: gap characterization in the Sierra de Lema, Venezuela. *Interciencia* 36(4): 272-280.
- Durán, C., S. Gärtner, L. Hernández & A. Reif. 2012. Do microhabitats in forest gaps influence tree regeneration? A study in the montane forests of Venezuelan Guayana. *Ecotropica* 18: 93-104.
- Everitt, B. 1980. *Cluster analysis*. Heinemann Educational Books Ltd., 2nd. edit. London, England.
- Ewel, J., A. Madriz & J. Tosi. 1976. Zonas de vida de Venezuela. 2da. Ed. Editorial Sucre. Caracas, Venezuela.
- Finegan, B. 1992. The management potential of Neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecol. Managem.* 47: 295-321.
- Finegan, B., D. Delgado, J. Hayes & S. Gretzinger. 2004. Monitoreo ecológico del manejo forestal en el trópico húmedo: Una guía

- para operadores y certificadores con énfasis en bosques de alto valor para la conservación. Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF Centroamérica). PROARCA.CATIE. Oregon State University. San José, Costa Rica.
- Flores, S. 1992. Growth and seasonality of seedlings and juveniles of primary species of a cloud forest in northern Venezuela. *J. Trop. Ecol.* 8: 299-305. Fölster, H., N. Dezzio & J. Priess. 2001. Soil-vegetation relationship in base-deficient premontane moist forest-savanna mosaics of the Venezuelan Guayana. *Geoderma* 104: 95-113.
- Frank Rinn. 2003. Time Series Analysis and Presentation for Dendrochronology and related applications TSAP-Win Scientific. User Reference. Versión versión 4.68. Rinntech. Heidelberg, Alemania.
- Fritts, H. 1976. *Tree ring and climate*. Academy Press. New York. USA.
- Gitay, H., B. Wilson & W. Lee. 1996. Species redundancy: a redundant concept? *J. Ecol.* 84: 121-124.
- Gitay, H. & I. Noble. 1997. What are functional types and how should we seek them? In: Smith, T., H. Shugart & F. Woodward (eds.). *Plant Functional Types: Their relevance to ecosystem properties and global change*. Vol. 1, pp. 3-19. International Geosphere-Biosphere Programme. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom.
- Gómez, M. & J. Toro. 2007. Manejo de las semillas y la propagación de diez especies forestales del bosque húmedo tropical. Boletín técnico Biodiversidad N° 2. Corporación autónoma regional del centro de Antioquia. Corantioquia. Medellín, Colombia.
- Gourlet-Fleury, S., L. Blanc, N. Picard, P. Sist & J. Dick. 2005. Grouping species for predicting mixed tropical forest dynamics: looking for a strategy. *Ann. Forest Sci.* 62(8): 785-796.
- Grime, J. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Amer. Naturalist* 111(982): 1169-1194.

- Grime, J. 1979. *Plants strategies and vegetation processes*. John Wiley & Soon. New York, USA.
- Guimarães, P., M. Galetti & P. Jordano. 2008. Seed dispersal anachronisms: rethinking the fruits extinct megafauna ate. *PLoS ONE* 3(3): 1-13.
- Hammond, D., S. Gourlet-Fleury, P. van der Hout, H. ter Steege & V. Brown. 1996. A compilation of known Guianan timber trees and the significance of their dispersal mode, seed size and taxonomic affinity to tropical rain forest management. *Forest Ecol. Managem.* 83: 99-16.
- Hartshorn, G. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. In: Tomlinson, P. & M. Zimmermann (eds.). *Tropical trees as living systems*, pp. 617-638. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom.
- Herault, B., J. Ouallet, L. Blanc, F. Wagner & C. Baraloto. 2010. Growth response of Neotropical trees to logging gaps. *J. Appl. Ecol.* 47: 821-831.
- Hernández, L. 1999. Caracterización florística de los bosques. In: Hernández, L. (ed.). *Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana) II. Sci. Guaianae* 9: 53-83.
- Hernández, L. & H. Fölster. 1994. Vegetación en transición. In: Dezzeo, N. (ed.). *Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana) I. Sci. Guaianae* 4: 118-144.
- Hernández, L. & J. Ortiz. 2004. Avances del estudio sobre dinámica de bosques a lo largo de un gradiente climático entre Sierra de Lema y la Gran Sabana. Mem. IV Congreso Forestal Venezolano. UNELLEZ, SVIF, EMALLCA, ULA. Barinas, Venezuela.
- Hernández, L. & H. Castellanos. 2006. Crecimiento diamétrico arbóreo en bosques de Sierra de Lema. Guayana venezolana: primeras evaluaciones. *Interciencia* 31(11): 779-786.
- Hernández L., L. Delgado, W. Meier & C. Durán. 2012a. Empobrecimiento de bosques fragmentados en el norte de la Gran Sabana, Venezuela. *Interciencia* 37(12): 891-898.
- Hernández, L., N. Dezzeo, E. Sanoja, L. Salazar & H. Castellanos. 2012b.

- Changes in structure and composition of evergreen forests on an altitudinal gradient in the Venezuelan Guayana Shield. *Revista Biol. Trop.* 60 (1): 11- 33.
- Heyn, K. & H. Georg. 1999. Informe de avance Proyecto Dinámica forestal, crecimiento secundario y diversidad a lo largo de una transecta de Bosques semidecídus, húmedos y montanos entre el Dorado y Sierra de Lema. CVG-EDELCA. Ciudad Guayana, Venezuela.
- Huber, O. 1995. Geographical and physical features. In: Berry, P.E., B. Holst & K. Yatskievych (eds.). *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. I: Introduction, pp. 1-51. Missouri Botanical Garden, Timber Press. Oregon, USA.
- Interián, V. 2009. Crecimiento, arquitectura y anatomía de especies forestales en una selva baja caducifolia del sur de Yucatán. Tesis Doctoral. Colegio de Postgraduados. Institución de Enseñanza e Investigación en Ciencias Agrícolas. Texcoco, México.
- Keeling, H., T. Baker, R. Vasquez, A. Monteagudo & O. Phillips. 2008. Contrasting patterns of diameter and biomass increment across tree functional groups in Amazonian forests. *Oecologia* 158: 521-534.
- Kew Royal Botanical Garden. 2016. The South Eastern Bahia Atlantic forest database. Collaboration between the Universidade Federal do Recôncavo da Bahia (UFRB), the Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN) and the Royal Botanic Garden, Kew. <<http://www.refloresta-bahia.org/en/search-database>>.
- Kraft, N., R. Valencia & D. Ackerly. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science* 322: 580-582.
- Lamprecht, H. 1990. *Silvicultura en los trópicos. Los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas; posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido*. Trad. Antonio Carrillo. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit(GTZ). Rossford, República Federal de Alemania.

- Lawrence, D. 2003. The response of tropical tree seedlings to nutrient supply: meta-analysis for understanding a changing tropical landscape. *J. Trop. Ecol.* 19: 239-250.
- Laurance, W., A. Oliveira, S. Laurance, R. Condit, H. Nascimento, A. Sanchez-Thorin, T. Lovejoy, A. Andrade, S. D'Angelo, J. Ribeiro & C. Dick. 2004. Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. *Nature* 428: 171-175.
- Leps, J., J. Osbornová-Kosinová & M. Rejmánek. 1982. Community stability, complexity and species life history strategies. *Vegetatio* 50: 53-63.
- Lieberman, D., M. Lieberman, G. 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.
- López-González, G., S. Lewis, M. Burkitt, T. Baker & O. Phillips. 2009. ForestPlots.net. Septiembre 2015. <<http://www.forestplots.net>>.
- López-González, G., S. Lewis, M. Burkitt, & O. Phillips. 2011. ForestPlots.net: a web application and research tool to manage and analyze tropical forest plot data. *J. Veg. Sci.* 22: 610-613.
- Malhi, Y., O. Phillips, J. Lloyd, T. Baker, J. Wright, S. Almeida, L. Arroyo, T. Frederiksen, J. Grace, N. Higuchi, T. Killeen, W. Laurance, C. Leão, S. Lewis, P. Meir, A. Monteagudo, D. Neill, P. Núñez, S. Panfil, S. Patiño, N. Pitman, C. Quesada, A. Rudas, R. Salomão, S. Saleska, N. Silva, M. Silveira, W. Sombroek, R. Valencia, R. Vásquez, I. Vieira & B. Vinceti. 2002. An international network to monitor the structure, composition and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR). *J. Veg. Sci.* 13: 439-450.
- Martínez-Ramos, M. & E. Alvarez-Buylla. 1998. How old are tropical rain forest trees? *Trends Pl. Sci.* 3(10): 400-405.
- Michalski, F., I. Nishi & C. Peres. 2007. Disturbance-mediated drift in tree functional groups in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 39: 691-701.

- Mourão, K. & C. Beltrati. 2001. Morphology and anatomy of developing fruits and seeds of *Vismia guianensis* (Aubl.) Choisy (Clusiaceae). *Revista Brasil. Biol.* 61(1): 147-158.
- Nascimento, H., W. Laurance, R. Condit, S. Laurance, S. D'Angelo, A. Andrade. 2005. Demographic and life-history correlates for Amazonian trees. *J. Veg. Sci.* 16: 625-634.
- Ortiz, J., L. Hernández & M. Worbes. 2006. Crecimiento radial de *Tachigali* y *Terminalia* en bosques de tierra baja al sudeste de Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 29: 211-234.
- Ortiz, J., L. Hernández & J. Schöngart. 2016. Incremento diamétrico mensual de especies arbóreas y su relación con algunas variables ambientales y fenología en un bosque nublado al sudeste de Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 39:1-36.
- Pélissier, R. & J. Pascal. 2000. Two-year tree growth patterns investigated from monthly girth records using dendrometer bands in a wet evergreen forest in India. *J. Trop. Ecol.* 16: 429-446.
- Pereira da Silva, R., J. Dos Santos, E. Sizatribuzy, J. Chambers, S. Nakamura, N. Higuchi. 2002. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. *Forest Ecol. Managem.* 166: 295-301.
- Poorter, L., F. Bongers, F. Sterck & H. Wöll. 2005. Beyond the regeneration phase: differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. *J. Ecol.* 93: 256-267.
- Poorter, L., L. Bongers & F. Bongers. 2006. Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, tradeoffs, and functional groups. *Ecology* 87: 1289-1301.
- Poorter, L., S. Wright, H. Paz, D. Ackerly, R. Condit, G. Ibarra-Manríquez, K. Harms, J. Licona, M. Martínez-Ramos, S. Mazer, H. Muller-Landau, M. Peña-Claros, C. Webb & I. Wright. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology* 89: 1908-1920.
- Rettenmaier, R. & H. Fölster. 1999. Dinámica de la regeneración natural. In: Hernández, L. (ed.). *Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana) II*. *Sci. Guianae* 9: 108-133.

- Sanoja, E. 2008. Caracterización fisionómica y dendrológica de bosques montanos en la Escalera, Sierra de Lema (Edo. Bolívar-Venezuela). Trabajo de Ascenso. Universidad Nacional Experimental de Guayana. Ciudad Guayana, Venezuela.
- Sanoja, E. 2009. Lista dendrológica de los bosques montanos de La Escalera, Sierra de Lema, Edo. Bolívar, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 32: 79-111.
- Sanoja, E. & L. Hernández. 2010. Plasticidad arquitectónica y estrategias arbóreas en un gradiente de comunidades leñosas del Macizo Guayanés. Memorias VI Jornadas de Investigación Institucional. UNEG. Ciudad Guayana, Venezuela.
- Schöngart, J. 2008. Growth-oriented logging (GOL): A new concept towards sustainable forest management in central Amazonian varzea floodplains. *Forest Ecol. Managem.* 256: 46-58.
- Schöngart, J., F. Wittmann, M. Worbes, M. Piedade, H. Krambeck & W. Junk. 2007. Management criteria for *Ficus insipida* Wild. (Moraceae) in Amazonian white-water floodplain forest defined by tree-ring analysis. *Ann. Forest Sci.* 64: 657-664.
- Secco, R. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazonas Brasil: Euphorbiaceae-Parte I. *Rodriguésia* 56: 143-168.
- Slik, F., C. Bernard, F. Breman, M. Van Beek, A. Salim & D. Sheil. 2008. Wood density as a conservation tool: quantification of disturbance and identification of conservation-priority areas in tropical forest. Contributed paper. *Conservation Biol.* 22: 1299-1308.
- Spatz, G. & J. Siegmund. 1973. Eine Methode zur tabellarischen Ordination, Klassifikation und oekologischen Auswertung von pflanzenökologischen Bestandesaufnahmen. *Vegetatio* 28: 1-17.
- Stahle, D., P. Mushove, M. Cleaveland, F. Roig & G. Haynes. 1999. Management implications of annual growth rings in *Pterocarpus angolensis* from Zimbabwe. *Forest Ecol. Managem.* 124: 217-229.
- Swaine, M. & T. Whitmore. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.