

---

# EMPOBRECIMIENTO DE BOSQUES FRAGMENTADOS EN EL NORTE DE LA GRAN SABANA, VENEZUELA

LIONEL HERNÁNDEZ, LUZ DELGADO,  
WINFRIED MEIER y CRISTABEL DURÁN

---

## RESUMEN

En el norte de la Gran Sabana, Venezuela, se cuantificó la configuración espacial del bosque y se caracterizó la estructura y composición en comunidades arbóreas de bosques continuos y fragmentados en función del tamaño del fragmento y la distancia al borde del bosque. Los resultados indican que: 1) existe un avanzado proceso de fragmentación del bosque, con parches boscosos ubicados preferentemente en posiciones fisiográficas con mayor disponibilidad de agua y mejor protección ante incendios, sequías y el efecto desecante de los vientos; y 2) la fragmentación del hábitat boscoso promueve una simplificación

radical y generalizada de la estructura vertical y un cambio de composición, evidenciadas por la ausencia de grandes árboles emergentes, la reducción de biomasa arbórea, la menor riqueza de especies, la escasez de especialistas y la proliferación de generalistas en los fragmentos. Se interpreta que los bosques hiperfragmentados promueven un estado empobrecido o degradado de la comunidad arbórea, mediante la disminución o pérdida de su resiliencia ecológica y su consecuente conversión paulatina hacia un paisaje secundario con diferentes estadios transicionales.

La fragmentación de bosques tropicales conduce a cambios en la diversidad y la composición en comunidades boscosas (Saunders *et al.*, 1991; Laurance *et al.*, 1998, 2002, 2006; Santos *et al.*, 2008) y altera procesos ecológicos como polinización, dispersión de semillas, ciclo de nutrientes y almacenamiento de carbono (Laurance *et al.*, 1998; Cordeiro y Howe, 2001; Laurance, 2004; Nascimento y Laurance, 2004; Vasconcelos y Luizao, 2004; Cramer *et al.*, 2007; Girao *et al.*, 2007; Laurance y Vasconcelos, 2009). Incendios, agricultura migratoria y extracción de productos forestales contribuyen a la pérdida de hábitat y desencadenan cambios ecoló-

gicos que interactúan de manera sinérgica en los bosques afectados; a ello se agrega el impacto de la fragmentación (Laurance *et al.*, 2002). Las consecuencias ecológicas dependen en parte de la configuración espacial de los fragmentos y su variación temporal (Forman y Godron, 1986; Saunders *et al.*, 1991; Laurance *et al.*, 2002). El tamaño de los parches y el área del borde del bosque, es decir los efectos de área y borde, son considerados como importantes factores desencadenadores de cambios en comunidades fragmentadas (Nascimento y Laurance, 2006) por su impacto sobre el tamaño de poblaciones vegetales y animales (Smith y Smith, 2001; Michalski *et al.*, 2007).

El Escudo de Guayana constituye la mayor extensión de bosques tropicales poco alterados del planeta (Bryant *et al.*, 1997; Huber y Foster, 2003; Hammond, 2005). Una excepción es la Gran Sabana, región al sudeste de la Guayana Venezolana, caracterizada por un paisaje con extensas superficies de sabana y parches de bosque submesotérmico y otros tipos de vegetación (arbustales, herbazales y morichales), a pesar de un clima húmedo que podría sustentar una mayor cobertura boscosa. El actual mosaico de sabana y bosque ha sido interpretado como un proceso natural de degradación boscosa (Fölster, 1986; Fölster y Dezseo, 1994; Dezseo, 1994; Dezseo *et al.*, 2004; Dezseo y Cha-

---

**PALABRAS CLAVE / Bosques Tropicales / Degradación / Fragmentación / Gran Sabana / Venezuela /**

Recibido: 10/06/2012. Modificado: 17/12/2012. Aceptado: 09/01/2013.

**Lionel Hernández.** Ingeniero Forestal, Universidad de Los Andes (ULA), Venezuela. Doctor en Ciencias Forestales, Georg-August-Universität Göttingen, Alemania. Profesor, Universidad Nacional Experimental de Guayana (UNEG), Venezuela. Dirección: Apartado postal 8050. Ciudad Guayana, estado Bolívar, Venezuela. email:lhernand@uneg.edu.ve

**Luz Delgado.** Ingeniero Forestal, ULA, Venezuela. Magister en Ciencias Ambientales, UNEG, Venezuela. Profesora, UNEG, Venezuela.

**Winfried Meier.** Doctor en Ciencias Naturales, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg (ALUF), Alemania. . Investigador, Fundación Instituto Botánico de Venezuela.

**Cristabel Durán.** Ingeniera Forestal, ULA, Venezuela. Doctora en Ciencias Ambientales, ALUF, Alemania. Investigadora, ALUF, Alemania.

---

cón, 2005) que determina un avance espacial y temporal de la sabana a expensas del bosque (Fölster y Hernández, 1994). Sin embargo, ningún estudio ha cuantificado la configuración espacial del bosque ni ha analizado las diferencias de estructura y composición entre comunidades de bosque fragmentado y bosque continuo. El presente trabajo se plantea: 1) caracterizar y examinar la estructura y la composición de comunidades arbóreas en bosques continuos y fragmentados en el norte de la Gran Sabana, comparando las comunidades en función del tamaño del parche y la distancia al borde del bosque y 2) discutir, con base en los resultados, la relación entre fragmentación y degradación del bosque regional.

## Área de Estudio

El estudio se realizó en la zona norte de la Gran Sabana limítrofe con la Sierra de Lema (Figura 1). La Gran Sabana (GS) es una altiplanicie entre 1200 y 1500msnm con clima submesotérmico ombrofilo y precipitación promedio anual entre 2000 y 3500mm (CVG-EDELCA, 2004). La litología corresponde a sedimentos precámbricos de la Formación Roraima, con predominio de areniscas e intrusiones de diabasas (Schubert *et al.*, 1986). Sobre diabasas se desarrollan suelos un poco más fértiles (Huber, 1995; Kingsbury y Kellman, 1997). Los suelos, en avanzado estado de meteorización, se caracterizan por elevada acidez con alta saturación de NH<sub>4</sub> y Al, deficiencia de cationes básicos (principalmente Ca), muy baja relación Ca/Al y acumulación de cationes ácidos en la solución del suelo (Dezzeo y Fölster, 1994; Priess *et al.*, 1999; Fölster *et al.*, 2001). Condiciones de estrés nutritivo y acidez limitan la actividad biótica del suelo, generando acumulación de material orgánico sobre la superficie y propiciando enraizamiento superficial y elevada mortalidad de raíces en el suelo mineral (Dezzeo, 1994; Fölster *et al.*, 2001).

La flora arbórea de los bosques en la vecina Sierra de Lema alcanza un nivel de endemismo del 13% (Sanoja, 2009). El principal agente de perturbación boscosa en GS es el fuego, registrándose un promedio anual de mil incendios (Ablan *et al.*, 2005), principalmente en sabanas pero que eventualmente pueden penetrar algunos metros en el bosque, cuando éste alcanza un estado inflamable al final de la estación seca (Biddulph y Kellman, 1998). Durante las sequías extraordinarias de 1912, 1925-26 y 1945-46 (Röhl, 1948; Vila, 1975; Williams *et al.*, 2005) fueron reseñados extensos incendios forestales catastróficos (Koch-Grünberg, 1917; Tate, 1932; Röhl, 1948; Bernardi, 1957; Worbes, 1999). Los incendios posteriores fueron de menor magnitud (Galán, 1984; Ablan *et al.*, 2005).

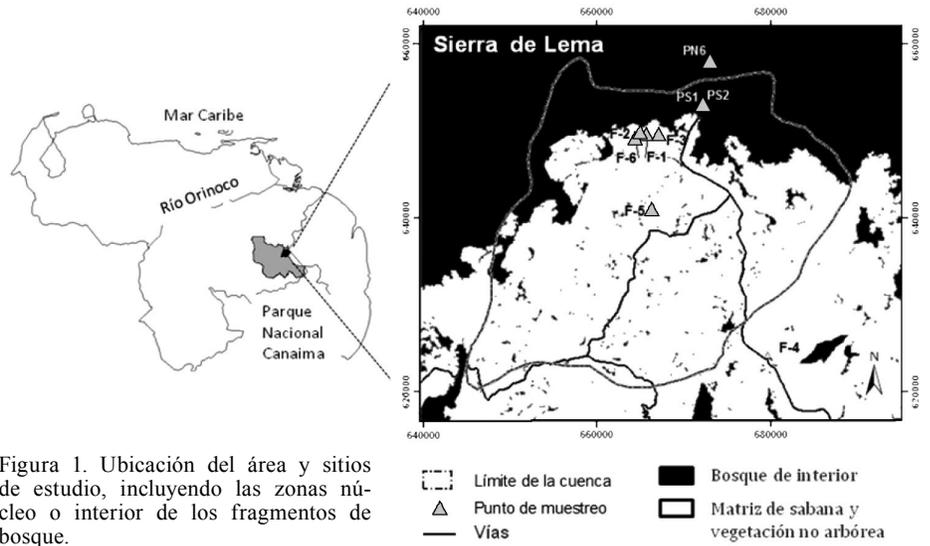


Figura 1. Ubicación del área y sitios de estudio, incluyendo las zonas núcleo o interior de los fragmentos de bosque.

## Métodos

El mapa digital de cobertura vegetal del área de estudio (2550,7km<sup>2</sup>) fue elaborado mediante la interpretación visual de una imagen LANDSAT 7 del año 2000. Los patrones interpretativos por tipo de cobertura y uso de la tierra fueron determinados superponiendo la imagen de satélite sobre patrones de entrenamiento establecidos en el terreno con geoposicionador satelital. La configuración espacial del bosque fue cuantificada usando el programa FRAGSTAT 3.3 (McGarigal *et al.*, 2002), estimando métricas: i) a nivel de parche: número y superficie de parches, zona núcleo (CORE) y forma del parche (SHAPE); y ii) a nivel de clase: proporción de zona núcleo (CAI AM) (McGarigal *et al.*, 2005).

Para el análisis de la estructura y la composición arbórea de las comunidades boscosas se seleccionaron tres sitios dentro de la extensa superficie de bosque continuo en la vecina Sierra de Lema (localizados a más de 1km del límite bosque-sabana) y seis fragmentos de bosque sin indicios de perturbación, ubicados a menos de 2km de la red vial, sobre paisaje de cuevas de rocas areniscas, con suelos bien drenados y baja densidad de zonas de cultivo migratorio. Se diferenciaron tres fragmentos grandes (>10ha) y tres pequeños (<10ha; Figura 1). En cada fragmento se distinguió la zona borde (0-100m del borde, según Laurance *et al.*, 2002) de la zona núcleo (≥100m del borde). Se diferenciaron cinco hábitats: 1) borde en fragmento grande (FGB), 2) núcleo en fragmento grande (FGN), 3) borde en fragmento pequeño (FPB), 4) núcleo en fragmento pequeño (FPN), y 5) bosque continuo (PC). Un total de 39 parcelas de 0,1ha (3,9ha) fueron establecidas, a razón de tres parcelas (0,3ha) por hábitat (Tabla I y Figura 1). Las parcelas en

PC sirven de testigo y control, y constituyen una submuestra de inventarios de 2,5ha de bosque para estudios de monitoreo forestal (Hernández *et al.* 2012) y semillas arbóreas (Aguirre, Rodríguez y Sanoja, datos inéditos). Todos los fustes arbóreos vivos (incluyendo palmas) >10cm de diámetro a la altura del pecho (DAP) presentes en las parcelas fueron numerados, marcados y medidos, registrándose su DAP, altura total y nombre indígena Pemón-Arekuna (asignado por Leandro Salazar). Los fustes con DAP de 5-10cm fueron medidos solamente en una parcela de 0,1ha en cada hábitat. La determinación de especies se basó en 800 muestras botánicas colectadas y depositadas en el Herbario Nacional de Venezuela (VEN), tomando como referencias a Sanoja (2009) y Steyermark *et al.* (1995-2005). Por el elevado endemismo y la gran proporción de muestras estériles, la identificación aún no concluye.

Las diferencias en los valores de abundancia de fustes (densidad), diámetro de fuste y área basal entre los tipos de hábitat fueron determinadas con la prueba de Kruskal Wallis. La normalidad de su distribución fue verificada con el test de Shapiro Wilk. Para comparar diferencias entre pares de hábitats se aplicó el test Mann-Whitney-Wilcoxon. Por identificación inconclusa, no se analizó diversidad arbórea. Los cálculos fueron realizados con el programa R (R-Development-Core-Team, 2009).

## Resultados

### Cobertura del suelo y características espaciales de los parches

Los tipos de cobertura vegetal identificados fueron: bosque, arbustal, sabana, herbazal y matorral. Como subtipos de bosque se diferenciaron: el bosque conti-

nuo de la Sierra de Lema, los bosques de 'interfluvio' no circunscritos a cursos de agua y los bosques de galería restringidos topográficamente a cursos de agua. Se encontró que 46,8% del área de estudio está cubierta por bosques (119.329,44ha), correspondiendo 40,5% (103.232,10ha) al gran bloque de bosque continuo (Figura 1) y 6,31% al conjunto de fragmentos de bosque de 'interfluvio' (5.238,11ha) y franjas alargadas de bosques de galería (10.859,23ha). Estos dos últimos intercalados en una extensa matriz de sabana de 107.903,42ha (42,31% del área de estudio). También están presentes fragmentos de vegetación secundaria boscosa de porte bajo ('matorral', 15.732,41ha; 6,17%), herbazales sobre turbas (7.407,02ha; 2,90%) y arbustales (4.677,97ha; 1,83 %). La cuantificación de la estructura del paisaje indica que del conjunto de 812 parches para todos los tipos de vegetación, 466 corresponden a fragmentos de bosque con dosel cerrado discriminados en 85 fragmentos de bosque de interfluvio con superficies variables entre 1,13 y 969,07ha, y 294 franjas de bosques de galería con dosel cerrado. A ello se suman los 87 parches de bosques de galería degradados con cobertura de dosel rala (2.338,96ha) cuyas superficies oscilan entre 0,29 y 119,5ha, perturbados probablemente por el fuego y la agricultura. Los 85 fragmentos de bosque de interfluvio se diferencian según su superficie en 40 parches <10ha; 34 parches de 10-100ha y 11 parches >100ha. En ellos la proporción de superficie de la zona núcleo (CAI\_AM) es 62% y de la zona borde 38%, mientras que en el bosque de galería 8% corresponde a la zona núcleo y 92% a la zona borde. Tal contraste se asocia a formas irregulares de los primeros vs franjas alargadas y angostas en bosques de galería (ver Figura 1 y Tabla I).

#### Estructura arbórea

Se encontraron diferencias significativas entre los hábitats de los fragmentos en cuanto a la densidad ( $\chi^2=14,5114$ ,  $df=4$ ,  $p=0,00583$ ), el diámetro ( $\chi^2=36,6172$ ,  $df=4$ ,  $p=2,105e^{-07}$ ) y el área basal ( $\chi^2=35,6675$ ,  $df=4$ ,  $p=3,387e^{-07}$ ) de los fustes arbóreos. Los valo-

TABLA I  
PARCELAS Y CARACTERÍSTICAS ESPACIALES DE LOS FRAGMENTOS DE BOSQUE ESTUDIADOS

| Fragmento o sitio           | Características espaciales |                 |       |           |          | Nº de parcelas y superficie (ha) |                     |         |
|-----------------------------|----------------------------|-----------------|-------|-----------|----------|----------------------------------|---------------------|---------|
|                             | Altitud (msnm)             | Superficie (ha) | SHAPE | CORE (ha) | ECON (%) | Borde de fragmento               | Núcleo de fragmento | Total   |
| Fragmentos grandes (>10ha)  |                            |                 |       |           |          |                                  |                     |         |
| F1                          | 1420                       | 11,25           | 1,39  | 1,08      | 100,00   | 3 (0,3)                          | 3 (0,3)             | 6 (0,6) |
| F2                          | 1410                       | 33,21           | 1,90  | 6,30      | 100,00   | 3 (0,3)                          | 3 (0,3)             | 6 (0,6) |
| F5                          | 1380                       | 28,53           | 1,75  | 6,84      | 47,78    | 3 (0,3)                          | 3 (0,3)             | 6 (0,6) |
| Fragmentos pequeños (<10ha) |                            |                 |       |           |          |                                  |                     |         |
| F3                          | 1447                       | 4,59            | 1,27  | 0,40      | 100,00   | 3 (0,3)                          | 3 (0,3)             | 6 (0,6) |
| F4                          | 1307                       | 9,99            | 1,23  | 1,17      | 100,00   | 3 (0,3)                          | Sin núcleo          | 3 (0,3) |
| F6                          | 1420                       | 2,34            | 1,27  | 0,00      | 100,00   | 3 (0,3)                          | Sin núcleo          | 3 (0,3) |
| Bosque continuo             |                            |                 |       |           |          |                                  |                     |         |
| PN6*                        | 1395                       | continuo        | -     | -         | -        | -                                | 3 (0,3)             | 3 (0,3) |
| PS1**                       | 1410                       | continuo        | -     | -         | -        | -                                | 3 (0,3)             | 3 (0,3) |
| PS2**                       | 1410                       | continuo        | -     | -         | -        | -                                | 3 (0,3)             | 3 (0,3) |

Parcelas de 0,1ha; núcleo del fragmento: >100m del límite de bosque más cercano; borde de fragmento: 0-100m del borde del bosque.

\* Bosque continuo en La Escalera, Sierra de Lema (Hernández et al., 2012).

\*\* Aguirre, Rodríguez y Sanoja (datos inéditos); SHAPE: índice de forma; CORE: zona núcleo de parche; ECON: índice de contraste de borde.

res de diámetro promedio, diámetro máximo y altura máxima en los hábitats de fragmentos grandes (FGB, FGN) fueron mayores que los medidos en los hábitats de fragmentos pequeños (FPB, FPN). Solamente el hábitat núcleo en fragmentos grandes (FGN) presentó densidades de fuste y área basal significativamente diferentes al resto de los otros hábitats de fragmentos. La densidad de fustes en los hábitats borde de los fragmentos (FGB, FPB) fue mayor que la densidad en los hábitats núcleo (FGN, FPN), pero ella solamente difiere significativamente entre FPB y FGN (Tabla II). Probablemente a causa de sus mayores densidades de fustes, el área basal en las zonas borde (FGB y FPB) supera el área basal de las zonas núcleo (FGN y FPN). No obstante, el área basal en los cuatro hábitats de frag-

mento no supera el área basal del bosque continuo (PC), cuyo mayor valor parece asociarse con su elevado diámetro promedio. La densidad y el diámetro promedio indican que mientras en los fragmentos pequeños y las zonas de borde predominan numerosos árboles delgados, en los núcleos de fragmentos grandes (FGN) y en los bosques continuos (PC) tienden a predominar árboles con mayor grosor. Precisamente, el FGN fue el único hábitat de fragmento que no presentó densidades de fuste, diámetros y áreas basales significativamente diferentes al PC. Los árboles en FGN y PC presentaron densidades inferiores a 250 fustes (>10cm DAP por 0,3ha), diámetros promedios >20cm, diámetros máximos >70cm y alturas máximas que sobrepasaron los 27m (Tabla II). Tal similitud estructural entre

TABLA II  
ESTRUCTURA ARBÓREA POR HÁBITAT (>10 cm DAP)

| Hábitat y superficie de muestreo      | Nº fustes /0,3 ha <sup>#</sup> | Área basal (m <sup>2</sup> /0,3ha) <sup>#</sup> | DAP medio (cm)*       | DAP máximo (cm)* | Altura máxima (m)* |
|---------------------------------------|--------------------------------|---|-----------------------|------------------|--------------------|
| Borde fragmento grande (FGB), 0,9ha   | 274,7 ±58                      | 10,21 ±0,3                                      | 19,1 ±10              | 71,0             | 30                 |
| Núcleo fragmento grande (FGN), 0,9ha  | 213,3 ±48                      | 9,37 ±2,5 <sup>a</sup>                          | 21,1 ±11 <sup>b</sup> | 74,0             | 27                 |
| Borde fragmento pequeño (FPB), 0,9ha  | 346,0 ±113 <sup>c</sup>        | 10,04 ±2,4                                      | 17,7 ±70              | 68,1             | 23                 |
| Núcleo fragmento pequeño (FPN), 0,3ha | 252,0                          | 9,04  | 18,9 ±10              | 63,0             | 25                 |
| Bosque continuo (PC), 0,9ha           | 199,3 ±19 <sup>c</sup>         | 13,42 ±1,2                                      | 23,7 ±17 <sup>d</sup> | 113,3            | 45                 |

#: estimación de tres fragmentos por hábitat (nueve parcelas de 0,1ha), con excepción de FPN (un fragmento con tres parcelas de 0,1ha), en PC estimación en tres sitios. Valores de DAP medio, Nº de fustes y área basal son presentados con sus promedios y desviaciones estándar.

\*: estimación a partir del conjunto total de fustes por hábitat.

Las letras escritas como superíndices denotan diferencias significativas entre pares de hábitats (test de Mann-Whitney-Wilcoxon), a saber: a diferencia entre FGN y FGB (W=298.336; p=1,550e-05), FPB (W=387.014; p=1,250e-08) y FPN (W= 93.659; p=0,0001698), b: diferencia entre FGN y FGB (W= 93.621; p= 0,000179), FPB (W= 386.771,5; p= 1,474e-08) y FPN (W= 93.621; p= 0,000179), c: diferencia entre PC y FGB (W= 64; p =0,04205) y FPB (W=75; p=0,001234), y d: diferencia entre PC y FPB (W=53968; p=0,03429) y FPN (W=12.891,5; p=0,03931), y diferencia entre FGN y FPB (W=7; p=0,001851).

ambos hábitats (FGN y PC) esta asociada también con el hecho que sus diámetros y áreas basales fueron significativamente diferentes a los restantes hábitats de fragmento (FGB, FPB, FPN).

Los máximos diámetros medidos en las 3ha de inventario arbóreo en fragmentos correspondieron a dos árboles de las especies *Dimorphandra macrostachya* y *Catostema lemense*, que sobrepasaron los 70cm pero no superaron 75cm DAP (Tabla II). La ausencia de árboles grandes (>75cm DAP) es otra diferencia de los fragmentos con respecto al bosque continuo en Sierra de Lema, donde se registraron 38 árboles >75cm DAP en 2,5ha (Aguirre, Rodríguez y Sanoja, datos inéditos; Hernández *et al.*, 2012), que representan 2% de todos los árboles  $\geq 10$ cm DAP y 23% del área basal. Tal proporción del número de árboles grandes entra en el intervalo de 1 a 6% estimado para bosques tropicales maduros de tierras bajas (Mori *et al.*, 1983; Campbell *et al.*, 1986; Clark y Clark, 1996).

#### Diversidad y composición

En las 3ha de inventario arbóreo en los fragmentos se registraron 4.103 fustes (>5cm DAP) y 104 nombres indígenas que correspondieron a 46 familias, 89 géneros y 148 morfoespecies identificadas, dentro de las cuales se incluyen 18 especies endémicas a la Guayana Venezolana (12,2% del total) y unas 23 morfoespecies aún por identificar. Las 148 especies en 3ha es un registro inferior al estimado en el inventario de 2,5ha de bosque continuo en Sierra de Lema (Aguirre, Rodríguez y Sanoja, datos inéditos; Hernández *et al.*, 2012), donde 2.077 fustes (>5cm DAP) correspondieron a 159 especies (103 nombres indígenas), 75 géneros, 39 familias y ~20 morfoespecies no identificadas. El número promedio de especies arbóreas por unidad de área en los hábitats de fragmentos fue menor que el registrado en el bosque continuo, con la excepción de las 52 especies/0,3ha registradas en la zona borde del fragmento F4 (ver intervalo en Tabla III). El número de especies arbóreas en los hábitats de fragmento muestra una variación mayor que la medida en el bosque continuo. Asimismo, la riqueza de especies de los hábitats borde es superior que la de los hábitats núcleo. Sin embargo, por la identificación inconclusa, estos hallazgos son preliminares.

Las especies arbóreas más importantes en los fragmentos fueron *Dimorphandra macrostachya*, *Senefelderiopsis croizatii*, *Platycarpum rugosum*, *Pradosia beardii*, *Euterpe catinga* y *Podocarpus tepuiensis*. En cada hábitat de fragmento alguna de ellas siempre fue registrada como la especie más importante (Tabla IV), lo

TABLA III  
NÚMERO DE ESPECIES ARBÓREAS POR HÁBITAT

| Hábitat                           | N° especies arbóreas per 0,3ha (>10cm DAP) |           | N° de fragmentos | Área de muestra (ha) |
|-----------------------------------|--|-----------|------------------|----------------------|
|                                   | Promedio                                   | Intervalo |                  |                      |
| Borde de fragmento grande (FGB)   | 35,0 $\pm$ 6,2                             | 30-42     | 3                | 0,9                  |
| Núcleo de fragmento grande (FGN)  | 29,0 $\pm$ 7,9                             | 23-38     | 3                | 0,9                  |
| Borde de fragmento pequeño (FPB)  | 36,3 $\pm$ 13,7                            | 27-52     | 3                | 0,9                  |
| Núcleo de fragmento pequeño (FPN) | 26,0*                                      | -         | 1                | 0,3                  |
| Bosque continuo (PC)              | 47,7 $\pm$ 3,2                             | 44-50     | 3                | 0,9                  |

\*: en el terreno no se encontraron otros fragmentos pequeños con zona núcleo y accesibles desde la carretera.

que sugiere una matriz constante de especies importantes en los bosques fragmentados estudiados. Al comparar esta matriz con las especies importantes en los bosques continuos de Sierra de Lema, se observa que *D. macrostachya* fue la única que aparece como especie importante en los fragmentos y el bosque continuo, en contraste con las restantes cuatro especies importantes que mostraron bajos niveles de predominancia o no se presentaron en las parcelas de PC. Asimismo, *D. macrostachya* fue la especie con mayores índices de predominancia en los fragmentos.

#### Discusión

##### Patrón espacial de los fragmentos

En la zona de estudio predominan fragmentos de bosque de interfluvio con zonas núcleo reducidas o ausentes, rodeados por una matriz no boscosa y conectados parcialmente por estrechos corredores de bosques de galería; un 22% de estos últimos presenta un dosel degradado. Los fragmentos de bosque con mayor superficie (>100ha; Figura 1) se localizan en las cercanías del bosque continuo de Sierra

TABLA IV  
ESPECIES IMPORTANTES SENSU ÍNDICE DE PREDOMINANCIA (IP) POR HÁBITAT

| Especie                             | Fragmentos grandes (>10ha) |             | Fragmentos pequeños (<10ha) |             | Bosque continuo |
|-------------------------------------|----------------------------|-------------|-----------------------------|-------------|-----------------|
|                                     | Borde                      | Núcleo      | Borde                       | Núcleo      |                 |
| <i>Richeria grandis</i>             | 0,0                        | 0,0         | 0,0                         | 0,0         | 2,3             |
| <i>Elaeagia maguirei</i>            | 0,0                        | 0,0         | 0,0                         | 0,0         | <b>4,5</b>      |
| <i>Licania intrapetiolaris</i>      | 0,0                        | 0,0         | 0,0                         | 0,0         | <b>4,5</b>      |
| <i>Chrysophyllum sanguinolentum</i> | 0,9                        | 0,5         | 1,3                         | 0,0         | 1,8             |
| <i>Dacryodes roraimensis</i>        | 0,0                        | 0,0         | 0,3                         | 0,0         | <b>3,1</b>      |
| <i>Dictyocaryum ptarianum</i>       | 0,0                        | 0,1         | 0,1                         | 0,0         | <b>11,9</b>     |
| <i>Sextonia rubra</i>               | 0,0                        | 0,2         | 1,0                         | 4,3         | 12,8            |
| <i>Dimorphandra macrostachya</i>    | <b>13,0</b>                | <b>27,6</b> | 3,7                         | 0,0         | <b>11,2</b>     |
| <i>Platycarpum rugosum</i>          | <b>7,8</b>                 | <b>14,6</b> | <b>14,4</b>                 | <b>19,5</b> | 1,3             |
| <i>Senefelderiopsis croizatii</i>   | <b>12,3</b>                | <b>6,7</b>  | <b>18,4</b>                 | <b>11,4</b> | 0,0             |
| <i>Pradosia beardii</i>             | <b>4,0</b>                 | 4,2         | <b>9,9</b>                  | <b>12,1</b> | 0,0             |
| <i>Euterpe catinga</i>              | <b>4,0</b>                 | <b>4,7</b>  | 2,4                         | <b>10,0</b> | 1,8             |
| <i>Podocarpus tepuiensis</i>        | <b>4,9</b>                 | 4,5         | 2,8                         | 1,8         | 0,2             |
| <i>Desconocidos</i>                 | 6,8                        | 1,9         | 3,6                         | 6,6         | 2,4             |
| <i>Protium</i> spp.                 | <b>3,9</b>                 | 0,9         | <b>4,5</b>                  | 7,8         | <b>3,3</b>      |
| <i>Catostema lemense</i>            | 0,8                        | 1,1         | 0,8                         | 1,5         | 2,1             |
| <i>Emmotum fulvum</i>               | 1,2                        | 0,6         | 1,6                         | 5,3         | 2,1             |
| <i>Sapotaceae?</i>                  | 0,6                        | 1,7         | 0,4                         | 0,0         | 0,3             |
| <i>Diospyros guianensis</i>         | 2,7                        | 2,5         | 0,1                         | 0,0         | 0,1             |
| <i>Clusia</i> spp.                  | 1,7                        | 0,5         | <b>4,1</b>                  | 0,8         | 0,0             |
| <i>Tabebuia insignis</i>            | 1,7                        | 0,0         | 1,6                         | 5,4         | 0,0             |
| <i>Pachira</i> sp                   | 0,0                        | 0,0         | 2,8                         | 0,2         | 0,0             |
| <i>Ferdinandusa goudotiana</i>      | 0,9                        | 0,9         | 0,9                         | 0,0         | 0,0             |

IP (%): suma de la abundancia relativa de fustes arbóreos ( $\geq 10$ cm DAP) y el área basal relativa del conjunto de fustes por hábitat.

En negritas se indican las especies más importantes que en conjunto suman más del 50 % del IP por hábitat

de Lema y sobre diques y sills de diabasa (ubicados la sudeste y al sur respectivamente; MNH, 1952; CVG-EDELCA, 2004, mapa 3.1). Esta distribución probablemente se relaciona con la mayor fertilidad edáfica sobre diabasa y la mayor frecuencia de incendios en el sur del área de estudio (Ablan *et al.*, 2005; Figura 1). Se aprecia pues un avanzado proceso de fragmentación del bosque, caracterizado por un paisaje dominado por sabanas con fragmentos de bosque ubicados principalmente en los cursos de drenaje y partes bajas de laderas, que son condiciones fisiográficas con mayor disponibilidad de agua y mejor protección ante incendios, sequías severas y efecto desecante de los vientos.

#### *Simplificación de la estructura y diversidad de comunidades arbóreas en los fragmentos*

Comparado con la estructura del bosque continuo inventariado en Sierra de Lema, ubicado a menos de 2km del fragmento más septentrional (F3 en Figura 1), los resultados indican una reducción sustancial en la estructura de tamaño de la comunidad arbórea y un empobrecimiento del estrato de árboles grandes en los fragmentos estudiados. El reducido tamaño arbóreo tiene lugar principalmente en los hábitats más afectados por los efectos de borde y área (fragmentos pequeños y zonas de borde). En bosques fragmentados del Amazonas Central (Laurance *et al.*, 2000) y la Mata Atlántica (Oliveira *et al.*, 2008) se reportaron resultados similares. Lo anterior sugiere que el efecto área y el efecto borde aparentemente actúan de manera conjunta. En la medida que el tamaño del fragmento sea menor, mayor será la proporción del área de borde y por tanto los fragmentos pequeños estarán sujetos a una mayor intensidad del efecto borde (Zuidema *et al.*, 1996; Fahrig, 2003), asumiendo que la forma del fragmento afecta tal relación (Ferreira *et al.*, 2012). Se ha sugerido que parches pequeños, en especial aquellos <10ha, podrían estar afectados totalmente por el efecto borde y por ende no sería posible diferenciar entre sus zonas de borde y núcleo (Michalski *et al.*, 2007), lo que coincide con los resultados del presente estudio.

A pesar de su escaso número, los árboles grandes abarcan casi una cuarta parte del área basal del bosque continuo. Tal elevado porcentaje de área basal (predictor de biomasa) refleja la gran proporción de los árboles grandes en la biomasa del bosque continuo en Sierra de Lema, indicando la importancia ecológica de los mismos. Los árboles grandes (>70cm DAP) pueden alcanzar hasta un 30% de la biomasa arbórea (>10cm DAP) en bosques tropicales (Brown y Lugo, 1992; Clark y Clark, 2000). Brown y Lugo (1992) constataron

una correlación positiva entre la abundancia relativa de árboles grandes y la biomasa total del bosque Amazónico. Por tanto, el empobrecimiento del estrato de árboles grandes se asocia con una reducción de la biomasa en fragmentos boscosos del Amazonas y la Mata Atlántica (Laurance *et al.*, 1997, 2000; Oliveira *et al.*, 2008). Ello coincide con los presentes resultados, que indican que el área basal es menor en los fragmentos que en el bosque continuo. Empero, debe considerarse la variabilidad natural del área basal, asociada usualmente a las condiciones de sitio. Los árboles grandes pertenecen generalmente a los estratos arbóreos emergentes, cuya mayor exposición determina una mayor sensibilidad a variaciones interanuales de temperatura, precipitación (Clark, 2004) y viento, en comparación con los árboles más pequeños del subdosel y dosel del bosque. En consecuencia, los árboles grandes sufren mayor estrés ante cambios microclimáticos inducidos por la fragmentación del bosque (Chave, 2002). Laurance *et al.* (1997) reportaron para el Amazonas Central que la fragmentación progresiva del bosque y los cambios por efectos de borde aceleraban la mortalidad y el recambio, eliminando los árboles grandes y reemplazándolos por árboles pequeños, generando una pérdida de biomasa. Ello evidencia que la fragmentación de hábitats puede a nivel de paisaje conducir a la declinación del gremio de árboles grandes en hábitats boscosos impactados por el efecto borde (Laurance *et al.*, 2000; Oliveira *et al.*, 2008; Santos *et al.*, 2008) y por ende posiblemente a una erosión demográfica de las especies de ese gremio, las que se caracterizan principalmente por susceptibilidad ante sequías (Laurance *et al.*, 2000; Laurance, 2004) y por poseer semillas grandes dispersadas por vertebrados (Laurance *et al.*, 2006; Stoner *et al.*, 2007). *D. macrostachya*, *Licania intrapetiolaris*, *Sextonia rubra* y *Chrysophyllum sanguinolentum* (Tabla IV), son especies dominantes con árboles grandes en el bosque continuo que poseen semillas dispersadas por vertebrados (Hernán Castellanos, comunicación personal; Hammond y Brown, 1995; Hammond *et al.*, 1996).

Al pasar del bosque continuo a los fragmentos de bosques, se observó una disminución del número de especies arbóreas y un cambio en la composición de especies predominantes. Ello coincide con la revisión bibliográfica de Turner (1996), quien concluye que en la mayoría de los casos la fragmentación del bosque tropical ha conducido a una pérdida local de especies. Sin embargo, el tamaño de parche y la superficie de borde de los fragmentos de bosques no parecen ser factores determinantes de la riqueza de especies. Tal hallazgo coincide con Michalski *et al.* (2007), quienes mostraron que el tamaño de parche no es el

predictor más sólido de la riqueza florística en fragmentos de bosque Amazónico. Posiblemente, la dominancia de algunas especies afecta la riqueza en los fragmentos estudiados. La elevada dominancia podría explicar parcialmente que la riqueza de especies en los hábitats núcleo haya sido inferior que la riqueza en hábitats borde (Tablas III y IV). En los hábitats núcleo, solamente una especie (*D. macrostachya*) presenta predominancia >20%. En comunidades boscosas secundarias en el sur de la GS se reportó que esta especie alcanza un 60% del área basal (Hernández y Fölster, 1994), que es el umbral mínimo de dominancia en comunidades boscosas, a partir del cual las especies se convierten en monodominantes (Connell y Lowman, 1989). No obstante, se requiere caracterizar los suelos y ampliar el muestreo para poder identificar eventuales efectos de condiciones de sitio.

En contra de lo esperado (Michalski *et al.*, 2007; Santos *et al.*, 2008), la composición arbórea en los fragmentos pequeños y zonas de borde tiene mayor similitud con la composición de comunidades maduras del bosque continuo en Sierra de Lema (Hernández *et al.*, 2012) que con la composición de bosques secundarios en la región (Hernández y Fölster, 1994). Ello se relaciona con la escasa abundancia de pioneras como *Vismia*, *Cecropia*, *Annona*, *Miconia*, *Alchornea* y *Jacaranda* (Laurance *et al.*, 2004) observada en los bordes de fragmentos.

Los resultados indican que la fragmentación del hábitat promueve un proceso hacia una simplificación radical y generalizada de la estructura vertical del bosque asociada a una reducción de la biomasa arbórea y un cambio de composición en términos de predominancia. Estos hallazgos coinciden con tendencias florísticas y estructurales documentadas en bosques Neotropicales fragmentados, en Amazonia Central (Laurance *et al.*, 2000) y Mata Atlántica (Oliveira *et al.*, 2008), reforzando la idea que los bosques hiperfragmentados tienden a mantener un estado empobrecido o degradado de la comunidad arbórea (Santos *et al.*, 2008).

#### *Fragmentación y degradación*

Las principales perturbaciones boscosas en la GS están relacionadas con sequías, incendios, agricultura migratoria, construcción de infraestructura y, en menor medida, extractivismo, cacería y vientos huracanados (Dezzeb, 1994; Fölster *et al.*, 2001; Kingsbury, 2001; Montoya y Rull, 2011; Hernández *et al.*, 2012). Ellas probablemente tienen un impacto sinérgico sobre la estructura y la composición de los bosques. El fuego ha sido identificado como el principal agente desencadenante del pro-

ceso que inhibe la recobertura forestal post-perturbación en la GS, promoviendo la degradación boscosa y la supremacía de la sabana sobre los otros tipos de vegetación tanto en el pasado (Montoya y Rull, 2011) como en el presente (Fölster, 1986, 1992; Dezzeo, 1994; Fölster *et al.*, 2001; Dezzeo *et al.*, 2004). Los incendios recurrentes desencadenan un ciclo repetido de sucesión secundaria o ‘secundarización’ de la vegetación boscosa fragmentada (Hernández y Fölster, 1994; Barlow y Peres, 2008) que, favorecido por la baja resiliencia (Fölster *et al.*, 2001) altera su estructura y composición. El proceso se inicia cuando durante sequías severas, los incendios penetran comunidades boscosas de dosel cerrado en la zona borde, dañando y aniquilando el mantillo orgánico, raíces finas superficiales y árboles, generando un dosel de menor altura y cobertura más rala. La mayor inflamabilidad del bosque secundario incendiado facilita la ocurrencia de incendios posteriores que siguen transformando el dosel y así el microclima, la estructura y la composición boscosa, degradando paulatinamente hacia comunidades de matorrales y helechales (Hernández y Fölster, 1994; Kingsbury, 2001; Dezzeo *et al.*, 2004). Un ejemplo son las fases de degradación en bosques de galería aquí descritas.

Un factor fundamental para entender la historia de las perturbaciones, es la antigüedad de los fragmentos. Lamentablemente, se desconoce la edad de los parches de bosque estudiados. No obstante, se conoce que desde el inicio del Holoceno la sabana ha sido el bioma vegetal dominante en la GS, y desde entonces la incidencia de incendios ha sido variable (Rull, 2009; Montoya y Rull, 2011). En el sur de la región se ha comprobado la reducción de la superficie boscosa desde el Holoceno Medio y el incremento de la incidencia de incendios desde hace unos 2000 años (Montoya y Rull, 2011). Se desconoce la extensión superficial y el grado de conectividad que tenía el bosque en el pasado. Descifrar tal incógnita demandará análisis paleoecológicos más sistemáticos y representativos (Piperno, 1997; Hammond *et al.*, 2006). La fragmentación de bosques en la Mata Atlántica (Tabarelli *et al.*, 1999; Girao *et al.*, 2007; Santos *et al.*, 2008), Amazonas (Laurance *et al.*, 2002), Panamá (Williams-Linera, 1990), México (Williams-Linera, 2002) y Guri-Venezuela (Terborgh *et al.*, 2006) se inició solo hace unas décadas, mientras que la fragmentación boscosa en GS es más antigua.

Tal antigüedad plantea dos cuestiones: 1) Si la fragmentación boscosa en el actual paisaje en GS es tan antigua como sugieren estudios paleoecológicos (Montoya y Rull, 2011), se podría esperar que el efecto de pérdida de hábitat boscoso haya disminuido con el tiempo. Si es así, el

actual efecto de la fragmentación sería principalmente en términos de configuración de hábitat, entendiendo la fragmentación como separación del hábitat boscoso en el paisaje. Cabe admitir la difícil distinción entre los efectos de pérdida y separación de hábitat (Fahrig, 2003). 2) Muchos efectos de la fragmentación pueden ser prolongados y rezagados, y requieren un período suficientemente largo de ‘descanso’, durante el cual las comunidades recorren diferentes estadios transicionales (‘secundarización’) antes de poder alcanzar condiciones de ‘cuasi-equilibrio’ (Simberloff, 1976; Tilman *et al.*, 1994; Terborgh *et al.*, 1997; Tabarelli *et al.*, 1999), más aún si están sometidas al impacto del estrés nutritivo permanente (Fölster *et al.*, 2001) y a perturbaciones ocasionales que promueven cambios periódicos de composición arbórea e impiden alcanzar una relación estable especie-área (Michalski *et al.*, 2007).

De cualquier manera, la larga trayectoria histórica de la fragmentación y las diferentes fases del proceso asociado de ‘secundarización’ de los fragmentos boscosos en la GS indican que las especies forestales han estado sometidas no sólo al estrés nutritivo permanente sino además a una larga historia de perturbaciones a nivel de paisaje y parche. Su respuesta de adaptación a este medio cambiante parece tener relación con la reducida especialización de las especies arbóreas en los bosques regionales. Ecosistemas forestales oligotróficos con restringida estabilidad sometidos a infrecuentes pero intensos eventos de perturbación (Fölster, 1992; Worbes, 1999; Rull, 2009) presentan 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 y no especializado, siendo las especialistas las más afectadas por cambios ambientales (Colles *et al.*, 2009). Una especialización estricta como pioneras colonizadoras de claros o esciófitas en la sombra sería desfavorable, mientras que un comportamiento generalista como el de las oportunistas facilitaría su supervivencia. Tres argumentos favorecen esta tesis: 1) en las zonas de borde de los fragmentos estudiados no se observó, como se esperaba, una predominancia de pioneras o monodominancia de ciertas especies arbóreas; 2) la tradicional diferenciación entre pioneras y no pioneras (Swaine y Whitmore, 1988) no es útil en GS por la escasez de pioneras y esciófitas (Hernández, 1999; Durán, 2011); la oligotrofia en GS tiende a limitar la principal ventaja de las pioneras, su rápido crecimiento (Lawrence, 2003); tal crecimiento lento (Fölster y Rettenmeier, 1999) excluye a las pioneras (Hernández, 1999) y favorece especies tolerantes al estrés nutritivo (Leps *et al.*, 1982); 3) la plasticidad fenotípica de varias especies leñosas en GS, en términos

de sus hábitos variables y adaptación a hábitats diversos (Sanoja y Hernández, 2010), podría ser un mecanismo de adaptación de especies oportunistas a condiciones cambiantes de iluminación y estrés nutritivo permanente.

Se concluye que la simplificación de la estructura, la ausencia de grandes árboles emergentes, la reducción de biomasa, la menor riqueza de especies, la escasez de especialistas y la proliferación de generalistas en los fragmentos de bosques observadas en éste y otros estudios en la GS (Dezzeo *et al.*, 2004; Durán, 2011; Hernández *et al.*, 2012), respaldan la tesis de la pérdida de resiliencia ecológica en paisajes hiperfragmentados (Pardini *et al.*, 2010) y su consecuente conversión paulatina hacia un paisaje secundario (Fölster y Hernández, 1994; Fölster *et al.*, 2001; Montoya y Rull, 2011) con diferentes estadios transicionales.

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Leandro Salazar, Angela Torres y Anselmo Ortega su colaboración en campo, a EDELCA el apoyo financiero y logístico, y a INPARQUES el apoyo logístico. Esta publicación es una contribución al proyecto “Factores de Riesgo en el Hábitat en el Parque Nacional Canaima” (G-2005000514), financiado por FONACYT, Venezuela.

#### REFERENCIAS

- Ablan M, Davila M, Hoeger H, Ramos A, Rivas E, Zerpa F (2005) *Modeling Fire Risk: The Upper Caroni Watershed Case*. Proc. 5<sup>th</sup> IASTED International Conference on Modelling, Simulation and Optimization. 29-31/08/2005. Oranjestad, Aruba.
- Barlow J, Peres C (2008) Fire-mediated dieback and compositional cascade in an Amazonian forest. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. Ser. B* 363: 1787-1794.
- Bernardi A (1957) *Estudio Botánico-Forestal de las Selvas Pluviales del Río Apacará, Región de Urimán, Estado Bolívar*. Universidad de los Andes. N° 63. Venezuela. 150 pp.
- Biddulph J, Kellman M (1998) Fuels and fire at savanna-gallery forest boundaries in southeastern Venezuela. *J. Trop. Ecol.* 14: 445-461.
- Brown S, Lugo A (1992) Aboveground biomass estimates for tropical moist forests of the Brazilian Amazon. *Interciencia* 17: 8-18.
- Bryant D, Nielsen D, Tangley L (1997) *The Last Forest Frontier: Ecosystems and Economies on the Edge*. World Resources Institute. Washington, DC, EEUU. 54 pp.
- Campbell D, Daly D, Prance G, Maciel U (1986) Quantitative ecological inventory of Terra Firme and Varzea Tropical Forest on the Rio Xingu, Brazilian Amazon. *Brittonia* 38: 369-393.
- Clark D (2004) Sources or sinks? The responses of tropical forests to current and future climate and atmospheric composition. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. Ser. B* 359: 477-491.
- Clark DB, Clark DA (1996) Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropi-

- cal lowland rain forest. *For. Ecol. Manag.* 80: 235-244.
- Clark DB, Clark DA (2000) Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *For. Ecol. Manag.* 137: 185-198.
- Chave J (2002) Abundance and diversity of large trees in Neotropical forests. En Orians G, Deinert E (Eds.) *Advanced Comparative Neotropical Ecology* (05/09/2001-15/11/2001) Organization for Tropical Studies. Seattle, WA, EEUU. pp. 18-36.
- Colles A, Liow L, Prinzing A (2009) Are specialists at risk under environmental change? Neocological, paleoecological and phylogenetic approaches. *Ecol. Lett.* 12: 849-863.
- Connell J, Lowman M (1989) Low-diversity tropical rain forests: some possible mechanisms for their existence. *Am. Nat.* 134: 88-119.
- Cordeiro N, Howe H (2001) Low recruitment of trees dispersed by animals on African forest fragments. *Cons. Biol.* 15: 1733-1741
- Cramer J, Mesquita R, Williamson G (2007) Forest fragmentation differentially affects seed dispersal of large and small-seeded tropical trees. *Biol. Cons.* 137: 415-423.
- CVG-EDELCA (2004) *La Cuenca del Río Caroní: una Visión en Cifras*. Corporación Venezolana de Guayana - Electrificación del Caroní. Caracas, Venezuela. 243 pp.
- Dezzeo N (Ed.) (1994) *Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana I*. Scientia Guaianae 4: Caracas, Venezuela. 205 pp.
- Dezzeo N, Fölster H (1994) Los suelos. En Dezzeo N (Ed.) *Ecología de la Altiplanicie de La Gran Sabana I*, *Scientia Guaianae* N° 4. Caracas, Venezuela. pp. 45-78.
- Dezzeo N, Chacón N (2005) Carbon and nutrient loss in aboveground biomass along a fire induced forest-savanna gradient in Gran Sabana, Southern Venezuela. *For. Ecol. Manag.* 209: 343-352.
- Dezzeo N, Chacón N, Sanoja E, Picón G (2004) Changes in soil properties and vegetation characteristics along a forest-savanna gradient in Southern Venezuela. *For. Ecol. Manag.* 200: 183-193.
- Durán C (2011) *Forest gaps structure and tree regeneration in a montane Guayanan forest, Sierra Lema; Venezuela*. Tesis. Albert-Ludwigs Universität Freiburg. Alemania. 157 pp.
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 487-515.
- Ferreira L, Neckel-Oliveira S, Galatti U, Fáveri S, Parolin P (2012) Forest structure of artificial islands in the Tucuruí dam reservoir in northern Brazil: a test core-area model. *Acta Amaz.* 42: 221-226.
- Fölster H (1986) Forest-savanna dynamics and desertification processes in the Gran Sabana. *Interciencia* 6: 311-316.
- Fölster H (1992) Holocene autochthonous forest degradation in southeastern Venezuela. En Gollammer J (Ed.) *Tropical Forests in Transition*. Birkhäuser. Basilea, Suiza. pp. 25-44.
- Fölster H, Dezzeo N (1994) La degradación de la vegetación. En Dezzeo N (Ed.) *Ecología de la Altiplanicie de La Gran Sabana I*. Scientia Guaianae N° 4. pp. 145-186.
- Fölster H, Hernández L (1994) Desarrollo espacial de la degradación boscosa. En Dezzeo N (Ed.) *Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana I*. Cap. 8. Scientia Guaianae N° 4, Caracas, Venezuela.
- Fölster H, Rettenmeier R (1999) Dinámica de la regeneración natural. En Hernández L (Ed.) *Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana II*. Scientia Guaianae N° 9. Caracas, Venezuela. pp 108-133.
- Fölster H, Dezzeo N, Priess J (2001) Soil-vegetation relationship in base-deficient premontane moist forest-savanna mosaics of the Venezuelan Guayana. *Geoderma* 104: 95-113.
- Forman RT, Godron M (1986) *Landscape Ecology*. Wiley. Nueva York, EEUU. 619 pp.
- Galán C (1984) *La Protección de la Cuenca del Río Caroní*. CVG-EDELCA. Caracas, Venezuela. 51 pp.
- Girao L, Lopes A, Tabarelli M, Bruna E (2007) Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic forest landscape. *PLoS One* 9: e908.
- Hammond D (2005) *Tropical Rain Forests of Guiana Shield: Ancient Forests in a Modern World*. CABI. Wallingford, RU. 528 pp.
- Hammond D, Brown V (1995) Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forests. *Ecology* 76: 2544-2561.
- Hammond D, Gourlet-Fleury S, van der Hout P, ter Steege H, Brown V (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. *For. Ecol. Manag.* 83: 99-116.
- Hammond D, ter Steege H, van der Borg K (2006) Upland soil charcoal in the wet tropical forests of central Guyana. *Biotropica* 39: 153-160.
- Hernández L, Dezzeo N, Sanoja E, Salazar L, Castellanos H (2012) Changes in structure and composition of evergreen forests on an altitudinal gradient in the Venezuelan Guayana Shield. *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol.)* 60: 11-33.
- Hernández L (Ed) (1999) *Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana II*. Scientia Guaianae N° 9. Caracas, Venezuela. 160 pp.
- Hernández L, Fölster H (1994) Vegetación en transición. En Dezzeo N (Ed.) *Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana I*. Scientia Guaianae N° 4. Caracas, Venezuela. pp. 118-144.
- Huber O (1995) Vegetation. En Berry PE, Holst BK, Yatskievych K (Eds.) *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol.1. Missouri Botanical Garden and Timber Press. Portland, OR, EEUU. pp.63-95.
- Huber O, Foster M (Eds.) (2003) *Conservation Priorities for the Guayana Shield: 2002 Consensus*. Conservation International Center for Applied Biodiversity Science. Washington, DC, EEUU. 106 pp.
- Koch-Grünberg T (1917) *Vom Roraima zum Orinoko*. Vol. 1. Reimer. Berlin, Alemania. 460 pp.
- Kingsbury N (2001) Impacts of land use and cultural change in a fragile environment: Indigenous acculturation and deforestation in Kavanayén, Gran Sabana, Venezuela. *Interciencia* 26: 327-362.
- Kingsbury N, Kellman M (1997) Root mat depths and surface soil chemistry in Southeastern Venezuela. *J. Trop. Ecol.* 13: 475-479.
- 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 (2004) Forest-climate interactions in fragmented tropical landscapes. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. Ser. B* 359: 345-352.
- Laurance W, Vasconcelos H (2009) Consequencias ecológicas da fragmentação florestal na Amazonia. *Oecol. Bras.* 13: 434-451.
- Laurance W, Laurance S, Ferreira L, Rankin De Merona J, Bascon C, Lovejoy T (1997) Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science* 278: 1117-1118.
- Laurance W, Ferrera L, Gascon C, Lovejoy T (1998) Biomass decline in Amazonian forest fragments. *Science* 282: 1611a.
- Laurance W, Delamonica P, Laurance S, Vasconcelos H, Lovejoy T (2000) Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404: 803.
- Laurance W, Lovejoy T, Vasconcelos H, Bruna E, Didham R, Stouffer P, Gascon C, Bierregaard R, Laurance S, Sampaio E (2002) Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Cons. Biol.* 16: 605-618.
- Laurance W, Oliveira A, Laurance S, Condit R, Nascimento H, Sanchez-Thorin A, Lovejoy T, Andrade A, D'Angelo S, Ribeiro J, Dick C (2004) Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian Forests. *Nature* 428: 171-175.
- Laurance W, Nascimento H, Laurance S, Andrade A, Ribeiro J, Giraldo JP, Lovejoy T, Condit R, Chave J, Harms K, D'Angelo S (2006) Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *PNAS* 103: 19010-19014.
- Laurance W, Nascimento H, Laurance S, Andrade A, Fearnside P, Ribeiro J, Capretz R (2006) Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology* 87: 469-482. OJO: 2006b no aparece citado en el texto!!
- Leps J, Osbornová-Kosinová J, Rejmánek M (1982) Community stability, complexity and species life history strategies. *Vegetatio* 50: 53-63.
- McGarigal K, Cushman S, Neel M, Ene E (2002) *FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps*. University of Massachusetts. Amherst, MA, EEUU.
- McGarigal K, Cushman S, Regan C (2005) *Quantifying Terrestrial Habitat Loss and Fragmentation: A Protocol*. USDA Gen. Tech. Rep. Rocky Mountain Region. 115 pp.
- Michalski F, Nishi I, Peres C (2007) Disturbance-mediated drift in tree functional groups in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 39: 691-701.
- MNH (1952) *Mapa-Croquis Geológico de la Gran Sabana, Estado Bolívar*. Escala 1:500.000. Ministerio de Minas e Hidrocarburos N° G. 06-85. Caracas, Venezuela.
- Montoya E, Rull V (2011) Gran Sabana fires (SE Venezuela): a paleoecological perspective. *Quatern. Sci. Rev.* 30: 3430-3444.
- Mori S, Boom B, De Carvalho A, Dos Santos T (1983) Southern Bahian moist forests. *Bot. Rev.* 49: 155-232.
- Nascimento H, Laurance W (2004) Biomass dynamics in Amazonian forest fragment. *Ecol. Appl.* 14: 127-138.
- Nascimento H, Laurance W (2006) Efeitos de área e de borda sobre a estrutura florestal em fragmentos de floresta de terra-firme após 13-17 anos de isolamento. *Acta Amaz.* 36: 183-192.
- Oliveira M, Santos A, Tabarelli M (2008) Profound impoverishment of the large-tree stand in a hyper-fragmented landscape of the Atlantic forest. *For. Ecol. Manag.* 256: 1910-1917.
- Pardini R, Bueno A, Gardner T, Prado P, Metzger P (2010) Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS ONE* 5 (10).
- Piperno D (1997) 25. Phytoliths and microscopic charcoal from LEG 155: a vegetational and fire history of the Amazon basin during the last 75

- K.Y. En Flood R, Piper D, Klaus A, Peterson L (Eds.) *Proc. Ocean Drilling Program. Scientific Results*. Vol. 155. pp 411-418.
- Priess J, Fölster H, Then C (1999) Litter and fine-root production in three types of tropical premontane rain forest in SE Venezuela. *Plant Ecol.* 143: 171-187.
- R Development Core Team (2009) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. www.R-project.org.
- Röhl E (1948) Los veranos ruinosos de Venezuela. *Bol. Acad. Cs. Fis. Mat. y Nat.* 31: 1-23.
- Rull V (2009) New paleoecological evidence for the potential role of fire in the Gran Sabana, Venezuelan Guayana, and implications for early human occupation. *Veg. Hist. Archaeobot.* 18: 219-224.
- Sanoja E (2009) Lista dendrológica de los bosques montañosos de La Escalera, Sierra de Lema, Edo. Bolívar, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 32: 79-111.
- Sanoja E, Hernández L (2010) Plasticidad arquitectónica y estrategias arbóreas en un gradiente de comunidades leñosas del Macizo Guayanés. *Mem. VI Jornadas UNEG.* 15-17/04/2010. Ciudad Guayana, Venezuela.
- Santos B, Peres C, Oliveira M, Grillo A, Alves-Costa, C, Tabarelli M (2008) Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biol. Cons.* 141: 249-260.
- Saunders D, Hobbs R, Margules C (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Cons. Biol.* 5: 18-32.
- Schubert C, Briceño H, Fritz F (1986) Paleoenvironmental aspects of the Caroni-Paragua River Basin (Southeastern Venezuela). *Interciencia* 11: 278-289.
- Simberloff D (1976) Experimental zoogeography of islands: effects of island area. *Ecology* 57: 629-648.
- Smith RL, Smith TM (2001) *Ecology and Field Biology*. Cummings. San Francisco, CA, EEUU. 771 pp.
- Steyermark J, Berry P, Holst B (Eds.) (1995-2005) *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vols. 1-9: Missouri Botanical Garden and Timber Press. Portland, OR, EEUU.
- Stoner K, Ulinec K, Wright S, Peres C (2007) Hunting and plant community dynamics in tropical forests: a synthesis and future directions. *Biotropica* 39: 385-392.
- Swaine M, Whitmore T (1988) On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Plant Ecology* 75: 81-86.
- Tabarelli M, Mantovani W, Peres C (1999) Effects of habitat fragmentation and plant guild structure in the montane Atlantic forest of Southeastern Brazil. *Biol. Cons.* 91: 119-127.
- Tate GH (1932) Life zones at Mount Roraima. *Ecology* 3: 235-257.
- Terborgh J, Feeley K, Silman M, Nuñez P, Balukjian B (2006) Vegetation dynamics of predator-free land-bridge islands. *J. Ecol.* 94: 253-263.
- Terborgh J, Flores C, Mueller P, Davenport L (1997) Estimating the ages of successional stands of tropical trees from growth increments. *J. Trop. Ecol.* 13: 833-856.
- Tilman D, May R, Lehman C, Nowak M (1994) Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65-66.
- Turner I (1996) Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *J. Appl. Ecol.* 33: 200-209.
- Vasconcelos H, Luizao F (2004) Litter production and litter nutrient concentrations in a fragmented Amazonian landscape. *Ecol. Appl.* 14: 884-892.
- Vila M (1975) *Las Sequías en Venezuela*. Fundación. Caracas, Venezuela. 200 pp.
- Williams E, Dall'Antonia A, Dall'Antonia V, Almeida J, Suarez F, Liebmann B, Malhado A (2005) The drought of the century in the Amazon basin: An analysis of the regional variation of rainfall on South America in 1926. *Acta Amaz.* 35: 231-238.
- Williams-Linera G (1990) Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *J. Ecol.* 82: 113-123.
- Williams-Linera G (2002) Tree species richness complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiv. Cons.* 11: 1825-1843.
- Worbes M (1999) Degradación e historia de la vegetación boscosa. En Hernández L (Ed.) *Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana II*. Scientia Guaianae N° 9. pp 84-106.
- Zuidema P, Sayer J, Dijkman W (1996) Forest fragmentation and biodiversity: the case for intermediate-sized conservation areas. *Env. Cons.* 23: 290-297.

## DEGRADATION OF FRAGMENTED FORESTS IN THE NORTH OF THE GRAN SABANA, VENEZUELA

Lionel Hernández, Luz Delgado, Winfried Meier and Cristabel Durán

### SUMMARY

*In the north of the Gran Sabana, Venezuela, the forest spatial structure was quantified and the structure and composition of tree communities was characterized in continuous and fragmented forests, in terms of fragment size and distance to forest edge. The results indicate that: 1) the current process of fragmentation of the forest is at an advanced stage, with forest patches located preferentially in physiographic positions with greater availability of water and better protection against fire, drought and the drying effect of winds; and 2) the fragmentation of forest habitat promotes*

*a widespread radical simplification of the vertical structure and a composition change, evidenced by absence of big-emergent trees, lower tree biomass, lower species richness, shortage of specialists and proliferation of generalists in the fragments. We interpret that hyper-fragmented forests promote an impoverishment or degradation of the tree community through the reduction or loss of ecological resilience, which consequently leads to a gradual conversion to secondary landscape with different transitional stages.*

## EMPOBRECIMENTO DE BOSQUES FRAGMENTADOS NO NORTE DE "LA GRAN SABANA", VENEZUELA

Lionel Hernández, Luz Delgado, Winfried Meier e Cristabel Durán

### RESUMO

*No norte de La Gran Sabana, Venezuela, foi quantificada a configuração espacial do bosque e caracterizada a estrutura e composição em comunidades arbóreas de bosques contínuos e fragmentados em função do tamanho do fragmento e a distância ao limite do bosque. Os resultados indicam que: 1) existe um avançado processo de fragmentação do bosque, com manchas florestais situadas preferentemente em posições fisiográficas com maior disponibilidade de água e melhor proteção perante incêndios ou secas e o efeito desseccante dos ventos; e 2) a fragmentação do hábitat florestal pro-*

*move uma simplificação radical e generalizada da estrutura vertical e uma mudança de composição, evidenciadas pela ausência de grandes árvores emergentes, a redução de biomassa arbórea, a menor riqueza de espécies, a escassez de especialistas e a proliferação de generalistas nos fragmentos. Se interpreta que os bosques hiper-fragmentados promovem um estado empobrecido ou degradação da comunidade arbórea, mediante a diminuição ou perda de sua resiliência ecológica e sua consequente conversão paulatina para uma paisagem secundária com diferentes estados transicionais.*