

IMPACTO DE LA EXPLOTACIÓN SELECTIVA SOBRE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES ARBÓREAS EN UN BOSQUE DE LOS LLANOS OCCIDENTALES DE VENEZUELA

Ludwig Kammesheidt¹, Armando Torres Lezama² y Wilfredo Franco²

¹Universidad de Goettingen, Instituto de Silvicultura Tropical, Alemania.

²Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Instituto de Investigaciones para el Desarrollo Forestal (INDEFOR), Grupo Biodiversidad y Desarrollo Sustentable de Ecosistemas Forestales, Mérida-Venezuela. E.mail. torres@ing.ula.ve.

RESUMEN

En este trabajo se investiga el efecto de la explotación selectiva de especies maderables sobre la riqueza y la homogeneidad de la distribución de especies arbóreas, en la Reserva Forestal de Caparo, Barinas-Venezuela. Se compara el bosque no explotado con rodales explotados hace 5, 8 y 19 años. La vegetación fue muestreada en tres compartimientos: A (400 m², fustes con $d \geq 10$ cm); B (100 m², individuos con $h > 130$ cm - 10 cm d); C (ocho parcelas de 2 x 2 m, brinzales entre 30 - 130 cm de altura). El levantamiento sistemático cubrió una superficie total de 4,6 ha, 1,15 ha y 0,368 ha, en los compartimientos A, B y C, respectivamente. La mayor diferencia, en cuanto a riqueza de especies, se encontró en el B, aumentando considerablemente en los rodales explotados en relación al bosque primario. Esto se debió exclusivamente a especies arbustivas y árboles pequeños. La forma de vida "arbusto" estuvo representada en casi todos los casos por especies demandantes de luz y raras. Después de la explotación, la homogeneidad de especies se incrementó sostenidamente, en el tiempo, en el compartimiento B; mientras que los valores correspondientes disminuyeron en el C. En contraste, en el A no se pudo observar una tendencia clara. A medida que el tiempo transcurre después de la explotación, la similitud florística aumentó hacia el bosque primario. La composición florística del rodal explotado más antiguo se aproximó en 60 % (A) y 70% (B) al bosque no intervenido. Se puede pronosticar que, en el mediano plazo, los actuales métodos de explotación de alto impacto y los anticipados ciclos de corta de 30 años, conducirán a rodales degradados

Palabras clave: Bosque tropical, Diversidad arbórea, Explotación forestal selectiva, Impacto ecológico, Venezuela,

ABSTRACT

In this paper we studied the effect of selective logging on the species richness and species structure (evenness) in the Forest Reserve of Caparo, Barinas-Venezuela. We compared unlogged forest with stands logged 5, 8 and 19 years prior to sampling. The sampling unit used for compartment A (stems ≥ 10 cm dbh) was a 400 m² circular plot. Inside this major survey unit a 100 m² circular plot was laid down to record the individuals in B ($h > 130$ cm - 10 cm dbh); seedlings between 30 - 130 cm height were recorded in eight 2 x 2 m plots (C). The systematic survey covered 4.6 ha, 1.15 ha and 0.368 ha in compartments A, B and C, respectively. In compartment B, species richness considerably increased in the logged stands comparing to the mature forest. This was exclusively due to treelet and shrub species. The growth form "shrub" was in almost all cases represented by rare and light-demanding species. In compartment A and C only slight differences in species richness between the logged stands and the mature forest were found. The evenness in compartment B increased steadily with successional age, while the corresponding values decreased in compartment C. By contrast, in compartment A no clear trend could be observed. As time elapses from logging, floristic similarity increased towards the mature forest. The floristic composition of the oldest logged stand approached that of the mature forest to some 60% in A, and to some 70% in B. However, it is predicted that in the mid-term the ongoing high-impact logging and the anticipated 30 years cutting cycles will lead to degraded stands.

Key words: Ecological impact, Diversity of tree species, Selective logging, Tropical forest, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

Los bosques húmedos tropicales se caracterizan comúnmente por una excepcional alta diversidad de especies arbóreas. Sin embargo, su número puede variar bastante; p.ej. desde 23 especies por hectárea en Nigeria hasta 283 en la región de Yanamomo en

la Amazonía peruana (Whitmore, 1990). La diversidad de especies es máxima, probablemente, en los refugios del pleistoceno, que es el caso de los bosques de los Llanos Occidentales de Venezuela (Whitmore y Prance, 1987). En muchos países

tropicales, al menos el 70% de las especies de vertebrados residentes dependen del bosque denso (Johns, 1992). El valor correspondiente para los invertebrados es probablemente mucho mayor (Erwin, 1988).

El reconocimiento del valor de la diversidad biológica del bosque tropical es muy reciente. Ella está vinculada al paradigma del desarrollo sustentable, el cual es más amplio e integral que el rendimiento sostenido de la producción de madera (Maini, 1992). De allí la controversia existente en relación a la influencia de la explotación selectiva de especies maderables y la conservación de la biodiversidad. No obstante, pocos trabajos científicos se han adelantado sobre el tema. Johns (1983) estudió el impacto de la explotación de la fauna en la península de Malasia. Nicholson *et al.* (1988) estudiaron bosques húmedos tropicales en North-Queensland, Australia, antes y hasta 17 años después de la explotación, utilizando la “riqueza de especies” y “el grado de homogeneidad de la distribución” (E, evenness; Magurran, 1988). Los resultados mostraron muy pocas diferencias en ambos índices de diversidad en relación a la explotación. En cambio, Skorupa (citado por Johns, 1992) encontró, 10 años después de la explotación, valores de E claramente más bajos.

En estos estudios, al igual que en otros, sólo los árboles con un diámetro mayor de 10 cm a la altura del pecho (d) fueron levantados. El efecto de la explotación selectiva con respecto a la regeneración de especies arbóreas del rodal del futuro es casi desconocida. Otro aspecto que no ha recibido mucha atención hasta hoy es la heterogeneidad espacial de la diversidad como resultado de la explotación selectiva.

En este trabajo se consideran todas las fases de desarrollo del árbol. Se intenta responder las preguntas siguientes: 1. ¿Cuál es el impacto de la extracción selectiva de especies maderables -según la edad del rodal explotado, el nivel de perturbación y el sitio- sobre la riqueza y la homogeneidad de la distribución de especies? y 2. ¿Se manifiestan diferencias en la estructura vertical respecto a la diversidad?

Área de Estudio

El sitio de estudio, la Unidad Experimental de la Reserva Forestal de Caparo, Edo. Barinas-Venezuela, está ubicado en Los Llanos Occidentales de Ve-

nezuela (7°30' N; 70°45' W). Según la clasificación bioclimática de Holdridge se trata de un bosque seco en transición a húmedo tropical (Ewel *et al.*, 1968), con una precipitación media anual de 1.750 mm y 24,6 °C de temperatura media.

El bosque está situado en una llanura aluvial. La sedimentación intensa por las inundaciones del río Caparo ha resultado en sitios de diques arenosos (“bancos”) y depresiones ricas en arcillas (“bajíos”). Los sitios de dique se mantienen bien drenados a lo largo del año. En contraste, las depresiones permanecen anegadas durante la estación lluviosa mientras que en la época seca los suelos se desecan (Franco, 1979). Por lo tanto, el suministro de agua es el factor limitante más importante del sitio. El área de estudio ha sido descrita en mayor detalle en otro trabajo de los autores (ver Kammesheidt *et al.*, 1995).

Las explotaciones selectivas comenzaron en 1970. Durante la primera década, las rolas fueron transportadas a través de una vía de saca con tractores ligeros hasta los límites del rodal. Este método causó daños relativamente leves a la masa remanente. A partir de 1984, se introdujeron máquinas pesadas para crear patios en áreas con una distribución agregada de árboles aprovechables. En consecuencia, los métodos de explotación utilizados actualmente dejan un rodal perturbado en parches, variando de áreas afectadas por las copas de los árboles tumbados y zonas de patios hasta áreas no perturbadas. El plan de manejo prescribe ciclos de corta de 30 años.

MATERIALES Y MÉTODOS

Con base en el método de observación indirecta se escogieron tres rodales que habían sido explotados hace 19, 8 y 5 años (RE19, RE8 y RE5, respectivamente) y un rodal primario (RP). En cada rodal (100 ha) se delimitó el área afectada por la explotación (27 - 37 ha). Posteriormente se abrieron varias transectas a una distancia sistemática con ayuda de una cinta métrica y una brújula. A lo largo de estas líneas se ubicaron parcelas de muestreo a distancias iguales. En cada rodal explotado se establecieron 30 parcelas circulares (400 m²) para registrar todas las especies arbóreas y palmas con un $d \geq 10$ cm (compartimiento A). En una parcela central de 100 m², incluida en la anterior, se levantaron los individuos con un $d < 10$ cm y una altura (h) su-

perior a 1,30 m (compartimiento B). En ocho parcelas de 2 x 2 m (32 m²), distribuidas dentro de la parcela circular, se contaron todos los árboles, arbustos y palmas con una altura entre 30 y 130 cm (compartimiento C). En el rodal primario se levantaron 25 parcelas. El área total muestreada fue de 4,6 ha, 1,15 ha y 0,368 ha, en los compartimientos A, B y C, respectivamente. Los datos de campo fueron colectados desde noviembre de 1991 hasta enero de 1992.

Se tomó una muestra de suelo con barreno en el centro de cada parcela a objeto de describir la textura y el color del suelo, así como la presencia de moteados y nódulos de Fe y Mn. Con base en la clasificación ecopedológica, desarrollada por Franco (1979) para Caparo, se agrupó a las 115 parcelas en dos tipos de sitios, 65 parcelas correspondieron al sitio I, de buen drenaje (A + B; sin saturación del suelo en la época de lluvias); mientras que las restantes (50) se ubicaron en el sitio II, mal drenado (C1-C4: con saturación creciente de C1 a C4 en la época de lluvias).

Para los fines del estudio se agruparon las parcelas según grados diferentes de perturbación, sobre la base de señales obvias de explotación (criterio 1) -por ejemplo, senderos de arrastre, patios, tocones y residuos de copas- y el porcentaje sin dosel (claro) en cada parcela (def. según Brokaw, 1982) (criterio 2). En las parcelas "no perturbadas" no se encontraron indicios de una explotación, el área de claros varió de 0 - 20 % (\bar{x} = 5,6%; s = 4,1%). Las parcelas con una perturbación "ligera" y "fuerte" tenían señales obvias de la explotación. El porcentaje sin dosel en las parcelas ligeramente perturbadas y fuertemente perturbadas varió entre 5 - 40% (\bar{x} = 22,5%, s = 8,3%) y entre 40 - 80% (\bar{x} = 48,5%, s = 10,2%), respectivamente. En el rodal explotado hace 19 años, 22 parcelas estaban "perturbadas", 7 de ellas "fuertemente". En los rodales recientemente explotados (RE8 y RE5), 17 y 13 parcelas, respectivamente, fueron clasificadas como perturbación "fuerte", mientras que 11 y 12, se agruparon como perturbación "ligera". Este hecho refleja, en cierta forma, el mayor grado de mecanización de la explotación desde la década de los ochenta.

La prueba χ^2 (Sokal y Rohlf, 1981) fue utilizada para determinar si existía una relación entre los compartimientos, los sitios o los grados de perturbación con la homogeneidad de las especies. También, esta prueba estadística fue aplicada para

detectar una posible relación entre el tamaño de la planta y la cantidad de especies secundarias y raras.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Impacto sobre la riqueza de especies

Mediante las curvas de especies-área, tanto de los rodales explotados como del bosque primario, se demostró que las superficies de muestreo de cada compartimiento representan en una forma satisfactoria la composición vegetal en cada estrato definido, pues el número de especies no se incrementa al aumentar el área inventariada (Figura 1).

En el compartimiento A ($d \geq 10$ cm) no se observan diferencias notables en la riqueza de especies, entre los rodales explotados y el bosque primario; sólo en el rodal más perturbado (RE8, ver materiales y métodos) se notó una aparente reducción de especies por hectárea, con 49 frente a 53 en el bosque primario (Cuadro 1). Las especies pioneras y secundarias pueden contribuir al aumento del número de especies luego de la explotación (ver Weidelt, 1989); no obstante, en nuestro caso, las mismas están presentes con árboles adultos en el bosque primario, debido posiblemente a perturbaciones antiguas, por lo que contribuyen muy poco, si acaso, al aumento del número de especies en los rodales explotados. En el compartimiento C (h: 30-130 cm) igualmente se observaron diferencias menores.

Por el contrario, en los estratos levantados en el compartimiento B ($h > 130$ cm - $d < 10$ cm) -en donde se registraron individuos jóvenes de los árboles grandes, palmas, árboles pequeños y arbustos- se pudo observar un proceso dinámico a lo largo de la sucesión investigada, disminuyendo el número de especies de RE5 al bosque primario. Esta variación se puede atribuir a la contribución exclusiva de los árboles pequeños y arbustos al aumento del número de especies en los rodales explotados, en relación con el bosque primario (Cuadro 2). Una comparación directa de la situación de los estratos con otros trabajos no es fácil, ya que normalmente solo se reporta el número de especies en árboles con un $d > 10$ cm.

Plonczak (1993) comparó indirectamente el cambio del número de especies en rodales explotados con un bosque primario. En este último, levantado antes e inmediatamente después de la explotación,

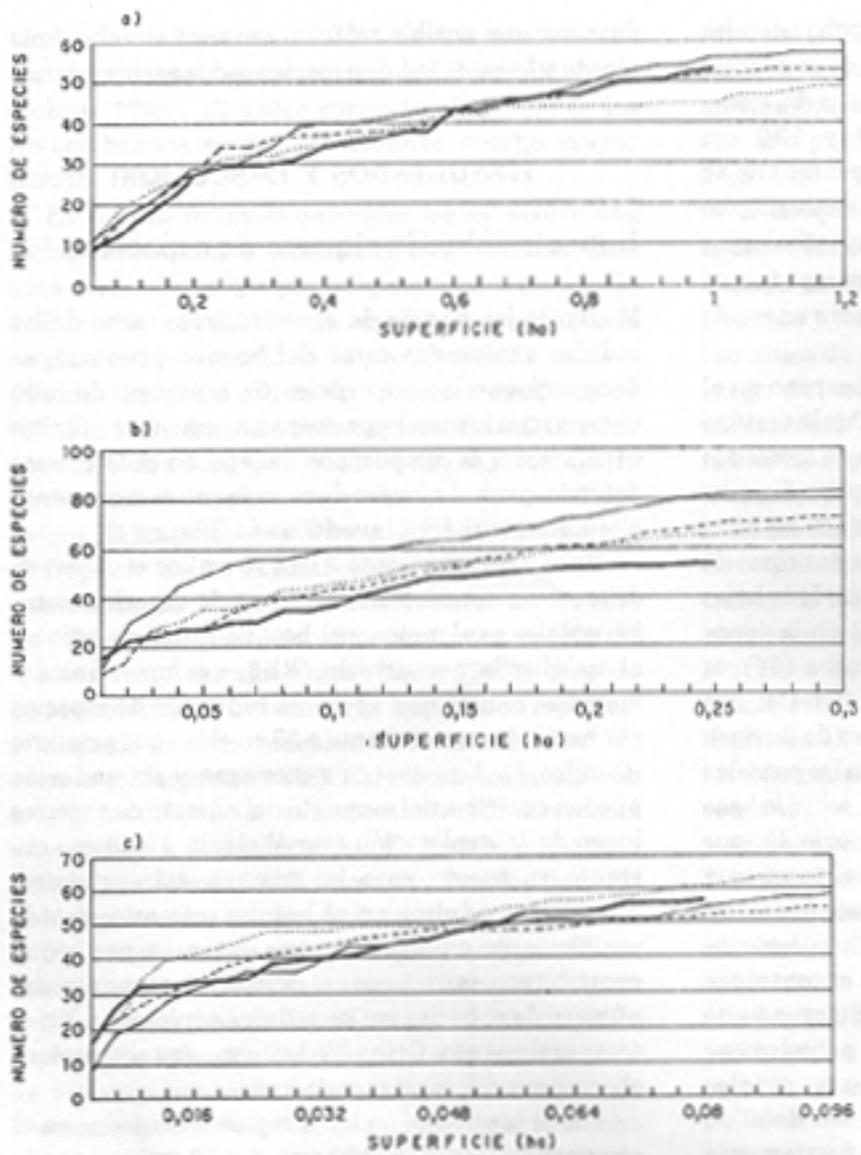


FIGURA 1. Curva de especies-área en los compartimientos A ($d \geq 10$ cm) (a); B ($h > 130$ cm - 10 cm d) (b); C ($h: 30 - 130$ cm) (c), en los rodales explotados hace 5, 8 y 19 años (RE5, RE8, RE19) y no intervenidos (RP), en la Reserva Forestal de Caparo, Venezuela.

se redujo de 32 a 24 por hectárea ($d > 10$ cm). Sin embargo, en las áreas aprovechadas, hace 13 años, la riqueza aumentó el número a 42 especies por hectárea, el mayor número encontrado. Asimismo, Nicholson *et al.* (1988) observaron, predominantemente, un ligero aumento de especies de un bosque pluvial en Australia, de un año hasta 17 años después de la explotación.

No obstante, Saxon (1990) criticó, al igual que otros autores, el que la evolución del número de especies y de la homogeneidad de especies se refiera

al tiempo luego de la explotación. En tres parcelas del estudio mencionado, para las cuales existían datos tanto antes como después de la explotación, el autor encontró una ligera reducción del número de especies en relación al bosque de partida en un periodo de 7 a 15 años después de la explotación. En réplica a Saxon, Nicholson *et al.* (1990) señalan que en dos de estas parcelas la reducción de especies ocurrió no debido directamente a la explotación, sino que ésta se produjo luego de la misma. Estos autores observaron una reducción de especies en bosques vírgenes con el tiempo. En general, la explotación, o cualquier perturbación, puede contribuir a revertir esta tendencia, por lo menos en los estadios iniciales.

Por otra parte, si bien deben aceptarse ciertas restricciones al uso del método de observación indirecta ("cronosecuencia"), usado en este trabajo y por Plonczak (1993), ya que los rodales no son idénticos desde el punto de vista de sus condiciones de sitio, pudo demostrarse en este estudio, como lo fue en el trabajo de Nicholson *et al.* (1988) que la riqueza en especies de los árboles con un $d > 10$ cm, aún a 19 años de la explotación, solo aumenta ligeramente o incluso disminuye. Las desviaciones encontradas en comparación con el trabajo de Plonczak (1993),

especialmente en relación a los rodales explotados más antiguos, pueden deberse a las diferentes metodologías de levantamiento empleadas.

Un análisis de las parcelas de muestreo clasificadas por grado de perturbación revela una disminución considerable de la riqueza de especies en los sitios más afectados, con buen drenaje, en el compartimiento A; por el contrario, el número de especies en el compartimiento B y C aumentó en sitios perturbados (Cuadro 3). En sitios mal drenados y alterados por la explotación, la riqueza de especies

CUADRO 1. Número de especies (S) y homogeneidad (E) por compartimientos (A, B, C) en rodales explotados (RE5, RE8, RE19) y no intervenidos (RP) en la Reserva Forestal de Caparo, Venezuela.

Área por: - rodal explotado - rodal primario	A (m ²) ^a		B (m ²) ^b		C (m ²) ^c	
	12000	10000	3000	2500	960	800
	S	E ^d	S	E	S	E
RE5	57	76,3	83	68,8	59	71,3
RE8	49	67,2	69	69,9	64	66,1
RE19	53	78,7	73	74,8	56	63,0
RP	53	73,0	54	77,0	58	60,7

^a A (d ≥ 10 cm); ^b B (h>130 cm - 10 cm d); ^c C (h:30-130 cm); ^d E (evenness) = H*100/Hmax

donde:

$H' = \sum p_i * \ln p_i$ (Índice de Shannon-Wiener; en Magurran, 1988)
 p_i es la proporción de individuos de la especie i ;
 H' indica el grado actual de la homogeneidad de especies; y
 H_{max} es el grado máximo de la homogeneidad de especies.

Cuadro 2. Número de especies en el Compartimiento B (h>130 cm - 10 cm d), según tamaño de la planta, en rodales explotados (RE5, RE8, RE19), y no intervenidos (RP) en la Reserva Forestal de Caparo, Venezuela.

Área del rodal (m ²)	RE5 3000	RE8 3000	RE19 3000	RP 2500
Árboles grandes ^a	12	13	17	12
Árboles medianos	27	27	29	22
Árboles pequeños	35	23	22	16
Arbustos	6	3	2	1
Palmas grandes	2	2	2	2
Palmas pequeñas	1	1	1	1
Total	83	69	73	54

^a Límites de altura:

Árboles grandes, mayores de 28 m; Árboles medianos, entre 14 - 28 m;
 Árboles pequeños, menores de 14 m; Palmas grandes, mayores de 15 m;
 Palmas pequeñas, menores de 15 m

es más alta en el compartimiento B, mientras que el compartimiento C muestra una tendencia inversa. En el compartimiento A no se observó una tendencia clara.

Adicionalmente, mediante la distribución de la frecuencia de especies en su base logarítmica (log 2) se demostró que las especies raras (n=1) dominan en los rodales explotados (Figura 2); la forma de distribución es la de una "serie logarítmica" que caracteriza ecosistemas perturbados (Magurran, 1988). No obstante, aun en el bosque considerado primario se observa un elevado número de especies

raras. Un resultado similar fue obtenido por Hubbell y Foster (1986) en Barro Colorado, Panamá, donde no ha habido impacto humano desde por lo menos el año 1923. Entre las especies muy raras se encuentran ante todo arbustos y especies del estrato superior, mientras que entre las muy frecuentes se presentan especies del estrato medio y superior. En relación a las especies raras, suponen los autores que, bajo las condiciones de sitio existentes, muchas de éstas pueden sobrevivir pero no constituir una población capaz de mantenerse.

La sucesión avanzada en el bosque primario está reflejada por una "distribución log-normal", donde las especies raras y las especies más abundantes pierden su papel predominante. En la mayoría de las biocenosis investigadas por ecólogos se ha encontrado distribuciones normales logarítmicas (Sugihara, citado por Magurran, 1988), lo que en general es típico de poblaciones en estado de madurez. La consideración del estrato inferior, tanto en este trabajo como en el citado de Hubbell y Foster, ejerce evidentemente una influencia determinante sobre la forma de la distribución de las frecuencias; de

este modo pudo también Brünig (1973) encontrar en los bosques de Keronga y Korepal, en Sarawak y Brunei, una distribución normal logarítmica de árboles con un d > 1 cm. Asimismo, en el levantamiento de Hubbell y Foster (1986), de todos los individuos con un d > 1 cm en una parcela de 50 ha, también se encontró que todas las especies en conjunto mostraron una distribución casi normal.

Como se pudo demostrar en este trabajo, ello es válido -tomando como base todos los compartimientos- especialmente para los arbustos, donde estuvieron presentes en forma significativa ($\chi^2 = 8,9$; 3 G.L., $P < 0,05$) más especies raras que en los árboles "pequeños", "medianos" y grandes (Cuadro 4). Presumiblemente, los arbustos invaden el rodal, en

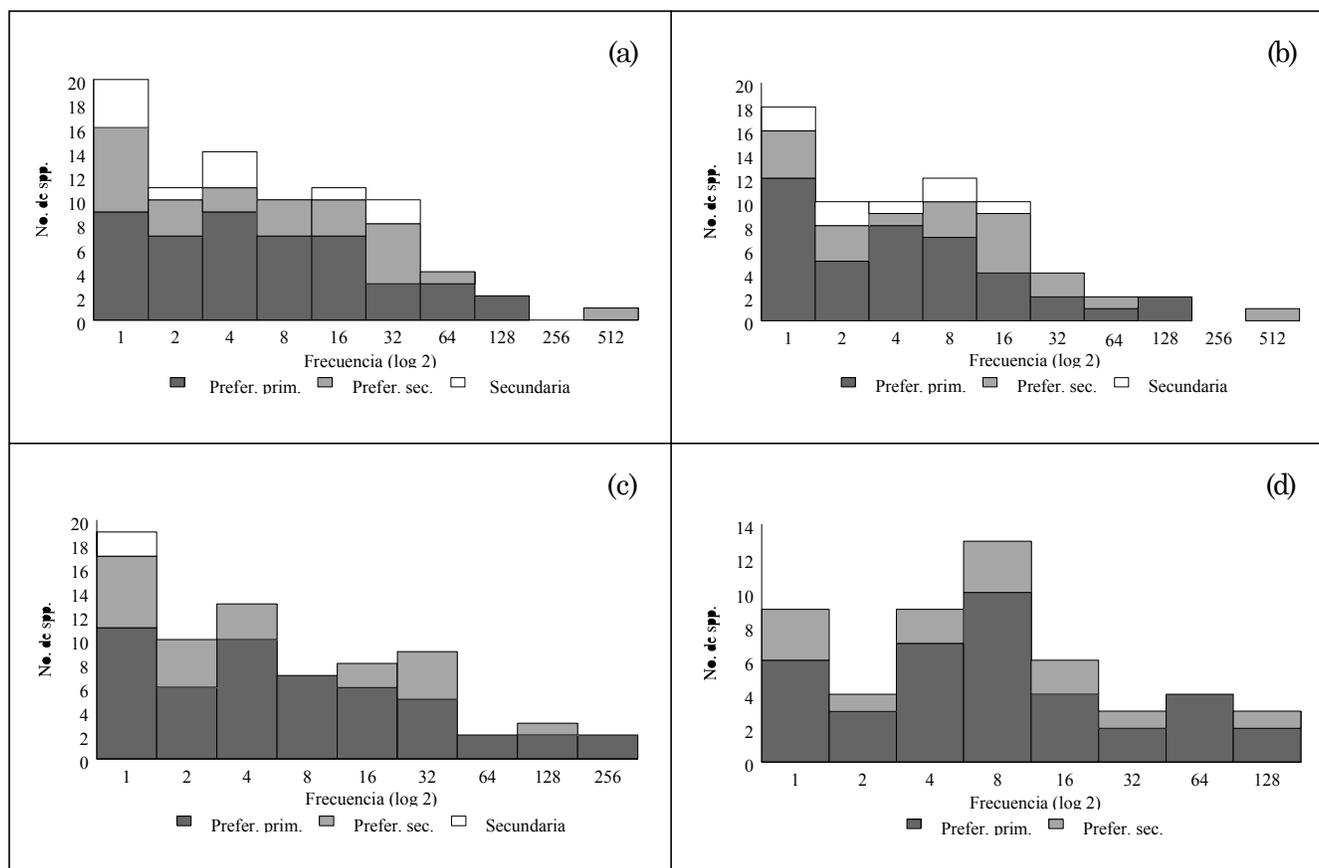


FIGURA 2. Distribución de la frecuencia de especies sobre base logarítmica (log 2) del compartimiento B ($h > 130$ cm - 10 cm d) en los rodales explotados (RE5a, RE8b, RE19c) y no intervenidos (RPd) en la Reserva Forestal de Caparo, Venezuela. Las especies denominadas “preferiblemente primarias” se encontraron predominantemente en las parcelas no perturbadas; mientras que las especies denominadas “preferiblemente secundarias” se levantaron ante todo en parcelas perturbadas, y las especies “secundarias” se encontraron exclusivamente en parcelas perturbadas.

CUADRO 3. Número de especies (S) y homogeneidad (E) por compartimientos (A, B, C), según el grado de perturbación de las parcelas (“ninguna”= 0; “ligera”= 1; “fuerte”= 2; ver materiales y métodos) y el tipo de sitio en la Reserva Forestal de Caparo, Venezuela.

Compartimiento	Grado de Perturbación	Sitio I ^a			Sitio II ^b		
		Área* (n)	S	E	Área* (n)	S	E
A	0	8800(22)	46	78,6	7200(18)	53	71,8
	1	9200(23)	51	80,1	6000(15)	48	74,8
	2	8400(21)	35	67,2	6400(16)	54	76,6
B	0	2200(22)	63	72,5	1800(18)	62	77,0
	1	2300(23)	70	73,5	1500(15)	64	75,2
	2	2100(21)	70	71,9	1600(16)	72	74,8
C	0	704(22)	61	59,9	576(18)	57	68,2
	1	736(23)	61	67,2	480(15)	45	68,5
	2	672(21)	65	67,0	512(16)	48	70,0

^a I = bien drenado; ^b II = mal drenado; * Expresada en m²

función de la apertura del dosel por la explotación, y alcanzan allí rápidamente la madurez reproductiva; pero no participan a largo plazo en la constitución del rodal, debido a la creciente reducción de la luz. El óptimo de la población de estas especies exigentes a la luz se encuentra supuestamente fuera de los rodales densos, ya que el régimen natural de perturbaciones en el bosque primario crea primordialmente claros pequeños (ver Brokaw, 1982, 1985), donde las mismas no tienen oportunidad de establecerse. En ciclos de corta

CUADRO 4. Relación entre el número de especies por tamaño de la planta y las especies secundarias y raras, respectivamente. Las especies secundarias se encontraron, en su gran mayoría, en parcelas denominadas “perturbadas”; mientras que las especies denominadas “raras” presentaron menos de 10 individuos en todos los compartimientos.

Tamaño de la planta ^a	Número de especies	de ellas secundarias	Valores esperados	de ellas raras	Valores esperados
Árbol grande	28	14	13,9	8	7,5
Árbol mediano	44	16	19,9	6	10,5
Árbol pequeño	35	18	17,6	8	9,0
Arbusto	14	12	8,6	10	5,0
Total	121	60	60,0	32	32,0

^a Límites de altura: Árboles grandes, mayores de 28 m; Árboles medianos, entre 14 - 28 m; Árboles pequeños, menores de 14 m

poco espaciados, que originan frecuentes claros grandes, es posible que al menos algunas de estas especies aumenten su frecuencia.

Impacto sobre la Homogeneidad de la Distribución de Especies

En el compartimiento A solamente el rodal más perturbado (RE8) mostró un valor inferior de homogeneidad de la distribución de especies en comparación con el bosque primario (Cuadro 1). La agrupación de las parcelas de muestreo, según sitios e intensidades de impacto, reveló una disminución de la homogeneidad de la distribución en este estrato sobre sitios bien drenados (Cuadro 3), la cual se puede explicar en primer lugar por la predominancia de *Ochroma lagopus* en estos sitios; mientras que en sitios mal drenados la capacidad competitiva de esta especie pionera es menor, siendo sustituida por varias especies secundarias (Kammesheidt, datos no publicados).

En el compartimiento B (h: 130 cm - 10 cm d) se observa un proceso antagónico entre la riqueza de especies y la estructura de especies. El rodal más recientemente explotado (RE5) tiene la mayor cantidad de especies y la menor homogeneidad, mientras que el bosque primario muestra lo contrario. La causa principal de la modificación de la estructura a lo largo de la sucesión investigada es la predominancia de una especie: *Acalypha diversifolia* (árbol pequeño o arbusto) en los rodales jóvenes, junto a una proporción elevada de especies raras. La

agrupación de las parcelas de muestreo en sitios e intensidades de perturbación no mostró diferencias en relación a la homogeneidad de la distribución, lo que se puede explicar por el carácter indiferente de *A. diversifolia* a las distintas condiciones de sitio (Kammesheidt, datos no publicados).

En el compartimiento C (h: 30 -130 cm) dominan en el estrato inferior del bosque primario unas pocas especies bien adaptadas a esta condición de luz desfavorable, en combinación con muchas especies raras que presentan en su gran mayoría un carácter pasajero. Esta estructura tiene como resultado una homogeneidad de la distribución baja. En los rodales explotados, por el contrario, la mayor disponibilidad de luz ofrece una mejor oportunidad a la regeneración natural de varias especies. Como en el compartimiento A, se observaron diferencias en el compartimiento C en relación a la homogeneidad de la distribución. En general, las parcelas sin o con leves intervenciones muestran una homogeneidad de la distribución menor que las áreas perturbadas (Cuadro 3).

En ninguno de los compartimientos se encontró diferencias significativas entre los sitios y los diferentes niveles de perturbación con la homogeneidad de la distribución de especies.

Aproximación florística del bosque explotado al bosque primario

El coeficiente de similitud o afinidad de Soerensen (ver Magurran, 1988), en sus formas original y

modificadas, muestra que, con el tiempo, los rodales explotados se aproximan lentamente al bosque primario. El coeficiente basado simplemente en el número de especies (Ks) refleja, en general, un nivel más elevado de afinidad florística al bosque primario que el coeficiente modificado basado en la abundancia relativa de las especies presentes (Kn) en los rodales a comparar (Cuadro 5).

En los estratos inferiores (compartimientos B y C) la aproximación florística es mayor que en el compartimiento A ($d \geq 10$ cm), donde el índice de semejanza al bosque primario en RE19 (sitio I) alcanza un valor de 60%, mientras que en los compartimientos B y C logran un nivel de similitud de 72% (Cuadro 5). En el sitio II, cuyo suelo se satura en períodos de lluvias, el índice alcanza valores menores.

CUADRO 5. Número de especies comunes e índice de semejanza de Soerensen, en la forma original (Ks) y modificada (Kn), de los rodales explotados (RE5, RE8, RE19) respecto al bosque primario (RP) para sitios bien drenados (I; n=14) y mal drenados (II; n=11) en la Reserva Forestal de Caparo, Venezuela.

Compartimiento A ($d \geq 10$ cm)						
	Especies comunes		Ks ^b		Kn ^c	
	I	II	I	II	I	II
Área (m ²)	5600	4400	5600	4400	5600	4400
RE5	23	23	62,2	54,7	52,1	59,0
RE8	24	a	62,5	a	56,6	a
RE19	25	24	63,3	60,0	59,6	56,3
RP	39	40	100,0	100,0	100,0	100,0
Compartimiento B ($h > 130$ cm - $d < 10$ cm)						
	I	II	I	II	I	II
	Área (m ²)	1400	1100	1400	1100	1400
RE5	31	28	57,4	58,3	46,6	32,9
RE8	31	a	60,2	a	53,3	a
RE19	37	30	72,5	62,5	75,5	46,9
RP	48	42	100,0	100,0	100,0	100,0
Compartimiento C ($h = 30$ -130 cm)						
	I	II	I	II	I	II
	Área (m ²)	448	352	448	352	448
RE5	33	27	66,0	62,8	58,2	56,3
RE8	35	a	67,3	a	61,4	a
RE19	34	26	71,6	63,4	64,1	62,5
RP	50	44	100,0	100,0	100,0	100,0

a Área de muestreo insuficiente para una comparación

b $Ks = 2 * c / (a + b) * 100$; donde:

c = número de especies comunes; a = número de especies en sitio A; b = número de especies en sitio B

c $Kn = 2 * cN / (aN + bN) * 100$; donde:

cN = abundancia relativa de especies comunes; aN = abundancia de especies en sitio A; bN = abundancia de especies en sitio B

CONCLUSIONES

Este trabajo mostró que el primer ciclo de corta causó solo ligeras modificaciones en los componentes de la diversidad “riqueza de especies” y “homogeneidad de la distribución especies”. Nicholson *et al.* (1988) y Plonczak (1993) llegaron a conclusiones muy similares. La regeneración (especialmente en el compartimiento B), que no fue considerada en otros trabajos, mostró la mas clara dinámica en los rodales investigados. Ante todo arbustos y árboles pequeños con un carácter heliófita contribuyeron al aumento del número de especies en este compartimiento. A medida que se cierra el dosel del bosque, estas especies heliófitas desaparecen con el tiempo, es decir, sólo tienen un carácter pasajero.

El segundo ciclo de corta, planificado 30 años después del primero, supuestamente no permite la recuperación de la composición florística original. Bajo los métodos de explotación actuales y la concentración de las cortas en árboles de mejor forma y calidad -que se encuentran generalmente en áreas todavía no muy perturbadas- dejan como resultado rodales ralos, donde las especies secundarias logran en el mediano plazo una posición predominante. Especies primarias con un crecimiento lento no estarán en condición de llegar a su madurez natural bajo estos ciclos de intervenciones. Especialmente perjudicadas se verán las especies raras, las cuales podrían extinguirse.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación se realizó mediante un esfuerzo conjunto del Instituto de Silvicultura de la Universidad de Göttingen, Alemania, y el Instituto de Silvicultura de la Universidad

de Los Andes, Venezuela. El Prof. Dr. H.J. Weidelt, director del primer Instituto, asesoró al autor principal, quien recibió financiamiento del Servicio Alemán de Intercambio Académico. Igualmente, la Sociedad Alemana de Investigación (DFG) contribuyó con el financiamiento del trabajo. El Comodato ULAMARNR y el Centro de Estudios Forestales de Postgrado de la Universidad de Los Andes prestaron un invaluable apoyo logístico en Caparo. Los autores expresan su agradecimiento a Lawrence Vincent, Alí D'Jesús, Miguel Plonczak, Julio Linares y H.P. Reinthaler por su colaboración en la realización de este trabajo. Se hace un reconocimiento especial a José Guevara, por su ayuda en la determinación de especies botánicas. Asimismo, manifestamos nuestra gratitud al personal de la Estación Experimental Caparo, especialmente al baquiano Luis Ballesteros y al Ing. For. Alberto Villarreal, por su ayuda en el campo. Finalmente, reconocemos el apoyo brindado por el personal del Instituto de Silvicultura de la ULA, en especial por el Sr. Héctor Uzcátegui (†).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BROKAW, N.V.L. 1982. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* 14:158-60.
- BROKAW, N.V.L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66:682-87.
- BRUENIG, E. F. 1973. Species richness and stand diversity in relation to site and succession of forests in Sarawak and Brunei. *Amazonia* 4:293-320.
- EWEL, J.J., A. MADRIZ y J. TOSI 1968. Zonas de vida de Venezuela. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico. Ministerio de Agricultura y Cría. Caracas, Venezuela.
- ERWIN, T.L. 1988. The tropical forest canopy: the heart of biotic diversity. pp:105-109. *In*: WILSON, E.O. and F.M. PETER (eds). *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D.C. USA.
- FRANCO, W. 1979. Die Wasserdynamik einiger Waldstandorte der West-Llanos Venezuelas und ihre Beziehung zur Saisonalität des Laubfalls. Diss. Fortwiss. Fachbereich. Universität Göttingen. Göttinger Bodenkundliche Berichte Nr.61:1-201.
- HUBBEL, S.P. y R.B. FOSTER 1986. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for a tropical tree conservation. pp: 205-231. *In*: SOULE, M.E. (ed). *Conservation Biology: The science of scarcity and diversity*. Sinauer, Massachusetts.
- JOHNS, A.D. 1983. Ecological effects of selective logging in a West Malaysian rain forest. PhD dissertation, Cambridge University, Cambridge.
- JOHNS, A. D. 1992. Species conservation in managed tropical forests. pp:15-53. *In*: WHITMORE, T.C. and J. SAYER (eds.). *Tropical deforestation and species extinction*. Chapman&Hall. London. New York.
- KAMMESHEIDT, L., A. TORRES LEZAMA y W. FRANCO. 1995. Efecto de la explotación selectiva sobre la estructura y sostenibilidad del bosque tropical: un caso de Los Llanos occidentales venezolanos. *Revista Forestal Venezolana* 39(1):9-34.
- MAGURRAN, A. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Croom and Helm. London.
- MAINI, J. S. 1992. Desarrollo sostenible de los bosques. *Unasylva* 43:3-8.
- NICHOLSON, D. I., N. B. HENRY y J. RUDDER. 1988. Stand changes in North-Queensland rainforests. *Proc. Ecol. Soc. Aust.* 15:61-80.
- _____. 1990. Reply: Disturbance regimes in North Queensland rainforests. A re-evaluation of their relationship to species richness and diversity. *Aus. J. Ecol.* 15:245-246.
- PLONCZAK, M. 1993. Estructura y dinámica de desarrollo de bosques naturales manejados bajo la modalidad de concesiones en Los Llanos occidentales de Venezuela. Instituto Forestal Latinoamericano. Mérida, Venezuela. Traducción de la disertación doctoral, Universidad de Göttingen, Alemania.
- SAXON, E.C. 1990. Comment: Disturbance regimes in North-Queensland rainforests: A re-evaluation of their relationship to species richness and diversity. *Aus. J. Ecol.* 15: 241-244.
- SOKAL, R.R. y F.J. ROHLF 1981. *Biometry*. 2nd ed. W.H. Freeman, New York.
- WEIDELT, H.J. 1989. Die nachhaltige Bewirtschaftung des tropischen Feuchtwaldes - Möglichkeiten und Grenzen. *Forstarchiv* 60: 100-108.
- WHITMORE, T. C. and G. T. PRANCE 1987. *Biogeography and quaternary history in Tropical America*. Clarendon Press, Oxford.
- WHITMORE, T. C. 1990. *An introduction to tropical rain forest*. Clarendon Press, Oxford.