

ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD DE BOSQUES DE GALERÍA EN UNA SABANA ESTACIONAL DE LOS LLANOS ORIENTALES COLOMBIANOS (RESERVA TOMO GRANDE, VICHADA)

Structure and diversity of riparian forests in a seasonal savanna of the Llanos Orientales Colombianos (Tomo Grande Reserva, Vichada)

Diego F. Correa-Gómez¹, Pablo R. Stevenson²

¹ Biólogo Universidad Nacional de Colombia. Candidato MSc. Ciencias Biológicas
Universidad de los Andes, Colombia

² Ph.D Interdisciplinary Doctoral Program in Anthropological Sciences, State University of New York at
Stony Brook. Profesor Asociado Universidad de los Andes, Colombia.
Email: pstevens@uniandes.edu.co

Laboratorio de Ecología de Bosques Tropicales y Primatología LEBTYP, Centro de Investigaciones Ecológicas de la Macarena CIEM, Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia.

RESUMEN

Los bosques de galería de los Llanos Orientales colombianos son importantes reservorios de biodiversidad a nivel mundial, como resultado de la poca superficie ocupada y de su alta heterogeneidad estructural y funcional. Sin embargo, hasta la fecha no se reportan parcelas permanentes de una hectárea sobre bosques de galería de sabanas estacionales de los Llanos Orientales colombianos. En este estudio se muestra la información de la diversidad y estructura de la vegetación de tres hectáreas de bosques de galería maduros asociados a tres cursos de agua que desembocan en el río Tomo (Reserva Tomo Grande, municipio de Santa Rosalía, departamento de Vichada), analizando la diversidad (alfa de Fisher) y fisionomía (estructura vertical, índice de valor de importancia IVI, volumen de madera por clases diamétricas), y además la relación entre el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura total para los individuos muestreados exceptuando palmas. Se incluyeron árboles, hemiepífitas y trepadoras con DAP mayor o igual a 10 cm. En total se encontraron 120 especies, y una diversidad baja en comparación con parcelas de la Amazonía (α -Fisher promedio=27,0), lo que se relaciona con la menor área ocupada por los bosques de galería en relación con grandes bloques amazónicos. Sin embargo, las familias más abundantes (Arecaceae, Annonaceae, Rubiaceae, Bignoniaceae, Moraceae, Burseraceae, Fabaceae, Chrysobalanaceae, Euphorbiaceae y Lauraceae) coinciden con las familias más abundantes de parcelas iguales o mayores a una hectárea de la Amazonía, a excepción de Bignoniaceae, lo que muestra la similitud entre la flora

llanera y amazónica. La mayor parte de las especies mostró una dominancia local (alto IVI), en comparación con parcelas realizadas sobre otros bosques de galería y el Amazonas, lo que indica que a pesar de la cercanía, podrían existir diferencias biogeográficas, climáticas, geológicas y/o bióticas que afectan el reclutamiento de especies.

Palabras clave: Orinoquía, Parcelas permanentes, Diversidad, IVI, Composición.

ABSTRACT

Gallery forests of the Colombian Eastern Plains are important reservoirs of global biodiversity as a result of the small area occupied and its high structural and functional heterogeneity. However, to date there are no one-hectare permanent plots reported in the gallery forests of the seasonal savannas of the Colombian Eastern Plains. This study provides information about the diversity and vegetation structure of three hectares of mature gallery forests associated to three waterways that flow into the Tomo River (Tomo Grande Reserve, municipality of Santa Rosalia, department of Vichada), through the analysis of diversity (Fisher's alpha) and physiognomy (vertical structure, the importance value index IVI, timber volume by diameter class) and also the relation between the diameter at breast height (DBH) and total height for the individuals measured except palms. We included trees, vines and hemiepiphytes with DBH greater than or equal to 10 cm. A total of 120 species were found, and a low diversity compared with Amazon plots (α -Fisher mean=27.0), which is related to a reduced area occupied by gallery forests in relation to large Amazon blocks. However, the most abundant families (Arecaceae, Annonaceae, Rubiaceae, Bignoniaceae, Moraceae, Burseraceae, Fabaceae, Chrysobalanaceae, Euphorbiaceae and Lauraceae) match the most abundant families of Amazon plots, except for Bignoniaceae, fact that shows the similarity between the Llanos and the Amazonian flora. Most species showed local dominance (high IVI), compared with plots placed on other gallery forests and in the Amazon, which indicates that despite the closeness, there may be biogeographic, climatic, geologic and biotic differences that may affect the successful recruitment of species in each area.

Key words: Orinoco, Permanent plots, Diversity, IVI, Composition.

INTRODUCCIÓN

Las sabanas naturales evolucionaron antes de la aparición del ser humano, en áreas tropicales sujetas a quemadas periódicas, con una estación seca marcada, y en suelos muy pobres en nutrientes minerales (Sarmiento, 1994). La vegetación arbórea está entonces en su mayor parte restringida a áreas sin déficit de agua a lo largo del año (Sarmiento & Vera, 1977; D'Jesus *et al.*, 2001) y sin suficiente biomasa seca que permita la propagación de incendios (Sarmiento & Silva, 1997), lo que conlleva a la acumulación de nutrientes (Hernández-Valencia & López-Hernández, 2002) y materia orgánica (Soler *et al.*, 2008).

La región de los Llanos Orientales colombianos, que se extiende hasta Venezuela, abarca casi 50 millones de hectáreas (Sarmiento, 1994), y se ubica en un gradiente de precipitación con valores máximos hacia

el piedemonte de la Cordillera Oriental colombiana y mínimos hacia la región venezolana (Hernández & Sánchez, 1994). Por lo tanto, los Llanos Orientales colombianos son más húmedos, presentando más de 2000 mm de precipitación en la mayor parte del territorio. La variedad en niveles de precipitación, unido a las condiciones de humedad e inundación, y a las características del suelo, aumenta la complejidad de las formaciones vegetales y crea un mosaico de bosques a lo largo de la región de los Llanos (Sarmiento 1994), pudiendo ser deciduos, semideciduos o siempreverdes (D'Jesus *et al.*, 2001; Dezzeo *et al.*, 2008), o estar asociados con sabanas arboladas, y sabanas abiertas estacionales, hiperestacionales o semiestacionales (Hernández & Sánchez, 1992). Esta heterogeneidad estructural y funcional, sumada a la poca superficie ocupada, y a la importancia para

conservación de suelos, aguas y especies (Dezseo *et al.*, 2008), hace de los bosques de galería elementos clave para la conservación de la biodiversidad en Colombia y Venezuela (Rincón, 2003; Ruiz, 2004), y a nivel mundial (WWF, 1998).

Para medir la estructura y dinámica de estos bosques, hacer monitoreos a largo plazo, y además poder comparar con otras investigaciones, es necesario hacer parcelas permanentes (Vallejo-Joyas *et al.*, 2005). Desde 1956 los bosques de los Llanos de Venezuela cuentan con parcelas permanentes de 0,25 hectáreas (Veillon, 1985), y recientemente se han realizado 34 parcelas permanentes de una hectárea (D' Jesús *et al.*, 2001). Por el contrario, hasta antes del 2005, los Llanos Orientales colombianos no tenían parcelas permanentes (Vallejo-Joyas *et al.*, 2005). Aunque en el 2005 (Stevenson & Aldana, 2008) y en el 2009 (datos sin publicar) se realizaron tres parcelas permanentes de una hectárea sobre bosques de galería del municipio de San Martín, departamento del Meta, la presencia

de un remanente boscoso superior a 990 hectáreas en la Finca Pampas, sumado a suelos fértiles y vegetación arbustiva densa en potreros abandonados, hace suponer que el área tenía bosque húmedo tropical bh-T (Holdridge, 1967) antes de la llegada de los colonizadores. Por lo tanto, las tres parcelas permanentes realizadas en el presente estudio son las primeras sobre bosques de galería de sabanas estacionales colombianas.

A continuación se muestra la información de la diversidad y estructura de la vegetación de tres hectáreas de bosques de galería maduros asociados a tres cursos de agua que desembocan en el río Tomo, en la región de la altillanura colombiana. Se analiza la diversidad (alfa de Fisher), y fisionomía (estructura vertical, índice de valor de importancia IVI, volumen de madera por clases diamétricas) de las tres parcelas, y además la relación entre el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura total para los individuos medidos exceptuando palmas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en la Reserva Tomo Grande (municipio de Santa Rosalía, Vichada) (Fig. 1), entre el 15 de marzo y el 15 de julio de 2009, durante la transición

entre el período de sequía y el máximo de lluvias. La Reserva Tomo Grande se encuentra en el área de desembocadura entre el río Tomo y el Caño Grande, dentro de la vereda Nazareth.



Figura 1. Ubicación de la zona de estudio en el municipio de Santa Rosalía, departamento de Vichada, Colombia

La zona se encuentra en la altillanura disectada de los Llanos Orientales (Hernández & Sánchez, 1992), y siguiendo la clasificación de Holdridge (1967) el área corresponde a bosque húmedo tropical bh-T, con una temperatura anual promedio mayor a 24°C y precipitaciones mayores a 2000 mm. Sin embargo de acuerdo con Hernández & Sánchez (1992), corresponde al pedobioma de sabana tropical estacional, caracterizado por sabanas extensas y vegetación boscosa restringida a bosques de galería (pedobiomas freatófitos), con una marcada temporada seca en el año y ocurrencia de quemadas periódicas. La temperatura media anual oscila entre 24,5 y 27°C, por lo que es isomegatérmico (Hernández & Sánchez, 1994), y las estaciones cercanas Las Gaviotas, sobre el caño Urimica (Vichada), y Carimagua, sobre el río

Muco (Meta), registran un promedio anual igual a 2673 y 2323 mm respectivamente (Hurtado *et al.*, 2001). El régimen de precipitación es monomodal, con un máximo de lluvias hacia mediados de año.

Fase de campo

Por medio de fotografías de satélite del programa Google Earth Pro 4.2 se buscaron bosques de galería con un ancho mayor a 100 m, para hacer parcelas cuadradas de una hectárea cada una (100x100 m). Se trazaron tres parcelas al azar, para un total de tres hectáreas, en bosques de galería maduros no inundables de caños que desembocan en el río Tomo (Fig. 2). Las parcelas se ubicaron en un rango entre 110 y 140 m de altitud.

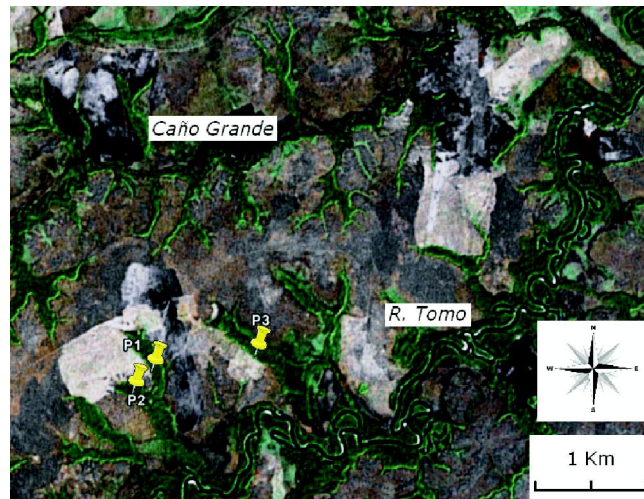


Figura 2. Imagen satelital de la Reserva Tomo Grande, en los Llanos Orientales colombianos, tomada a partir de Google Earth Pro 4.2. Se muestran las parcelas establecidas: Parcela 1 (P1), Parcela 2 (P2) y Parcela 3 (P3)

Para la elaboración de las parcelas se siguió la metodología propuesta por Vallejo-Joyas *et al.* (2005). Cada 20 m se colocaron tubos de PVC de 1 m de longitud, cada 10 m de 50 cm de longitud, y se conectaron con hilo de polipropileno. La dirección se trazó con una brújula, y la pendiente se corrigió con ayuda de un clinómetro. Cada árbol, hemiepífita y trepadora con diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor o igual a 10 cm se numeró con una placa de aluminio, marcando la zona de medición del DAP con pintura tipo esmalte. El DAP se midió a 1,3 m de altura, excepto cuando se encontraron raíces zanconas, o un fuste irregular, acanalado o deforme. Se tomaron

muestras de los individuos numerados, y se calculó la altura del fuste (hasta la primera rama viva) y la altura total con ayuda de un clinómetro o por estimación visual.

Análisis de datos

Las muestras botánicas se determinaron en el Laboratorio de Ecología de Bosques Tropicales y Primatología (LEBTYP) de la Universidad de los Andes, comparando con los herbarios virtuales del Jardín Botánico de Chicago, Kew, Nueva York y Missouri, y con el Herbario Nacional Colombiano (COL) y Amazónico Colombiano (COAH). La determinación de

las familias se hizo siguiendo la información presente en el Angiosperm Phylogeny Website (APWEB). Las colectas fértiles se encuentran depositadas en el Herbario del Museo de Historia Natural de la Universidad de los Andes (ANDES), en el Herbario Nacional Colombiano (COL) y en el Herbario Amazónico Colombiano (COAH), bajo los números de colección del primer autor.

Por medio del programa EstimateS 8.2 se realizó una curva de acumulación de especies (estadístico Mao Tau) para el total de parcelas y para cada parcela, tomando a los cuadrantes de 20 x 20 m como las muestras, y usando el programa Biodiversity Pro 2.0 se calculó la diversidad alfa de Fisher (Fisher *et al.*, 1943) por parcela, que independientemente de la escala es un indicador eficiente de la diversidad (Condit *et al.*, 1998; Schulte *et al.*, 2004). Se calculó la frecuencia de aparición de cada especie con base en el total de cuadrantes de 20 x 20 m en que se encontró cada una, y se realizaron curvas rango-abundancia en escala logarítmica (base 10).

La estructura vertical de cada parcela se determinó siguiendo la ley de Sturges $C=(X_{max}-X_{min})/m$, en donde C es la amplitud del intervalo, X_{max} es la máxima altura encontrada, X_{min} es la menor altura encontrada, y m es el número de intervalos. $m=1+3.3(\log n)$, en donde n es el número total de registros (Rangel-Ch. & Velázquez, 1997). Para disminuir a la mitad el número de intervalos,

RESULTADOS

Las curvas de acumulación de especies (Fig. 3) muestran que una hectárea se acerca a ser representativa para obtener los valores de diversidad real en los tres bosques de galería estudiados, especialmente para la Parcela 3. No hubo diferencias marcadas entre las curvas. Como es de esperar, al unir los valores de las tres parcelas la representatividad aumenta, por lo que se puede considerar que tres hectáreas son las mínimas necesarias para encontrar el valor real de la diversidad de bosques de galería no inundables de la región noroccidental del departamento de Vichada.

se colapsaron los pares adyacentes de clases de altura. Por parcela se calculó el índice de valor de importancia (IVI) para cada especie (en Rangel-Ch. & Velázquez 1997), que por parcela tiene un máximo valor de 300. $IVI = \text{Densidad relativa (\%)} + \text{Dominancia relativa (\%)} + \text{Frecuencia relativa (\%)}$, en donde Densidad relativa (%) = N° de individuos de la especie/ N° total de individuos*100, Dominancia relativa (%) = Área basal de la especie/área basal total*100, Frecuencia relativa (%) = Número de submuestras en que se repite la especie/número total de submuestras*100. Las submuestras correspondieron a los cuadrantes de 10x10 realizados.

Se calculó el volumen aproximado de madera de cada parcela con base en la altura del fuste y área basal, y se calculó el número de individuos dentro de siete clases diamétricas de 10 cm de ancho.

Para determinar la relación existente entre el DAP y la altura total se hizo un análisis de regresión lineal simple para el total de individuos, tomando como variable respuesta la altura total, por medio del programa SPSS 15.0. Se excluyeron las palmas del análisis, pues en la mayoría de las especies el máximo ensanchamiento del tallo ocurre antes de su elongación (Henderson, 2002). Adicionalmente se hizo un análisis de regresión lineal simple para las tres especies más abundantes distintas a palmas: *Jacaranda copaia*, *Bocageopsis multiflora* y *Pseudolmedia laevis*.

Diversidad y curvas de acumulación de especies

En total se encontraron 120 especies (Anexo 1). 115 especies fueron árboles (95,8%), tres especies fueron trepadoras tipo lianas, una especie hemiepífita leñosa y una especie hemiepífita estranguladora. Las familias con mayor cantidad de especies correspondieron a Fabaceae (S=13), seguida por Annonaceae y Lauraceae (S=8), Arecaceae y Rubiaceae (S=7), y Euphorbiaceae (S=6). Las familias con mayor cantidad de individuos correspondieron a Arecaceae (16,5% del total de individuos muestreados), Annonaceae (12,7%),

Rubiaceae (7 %), Bignoniaceae (6,5 %), Moraceae (6,3 %), Burseraceae (5,9 %), Fabaceae (5,1 %), Chrysobalanaceae (5 %), Euphorbiaceae (4,8 %) y Lauraceae (4,6 %), conteniendo el 74,3 % del total de individuos muestreados.

La mayor diversidad se encontró en la Parcela 2 (α -Fisher=30,6), seguida por la Parcela 1 y la Parcela 3 (α -Fisher=28,8 y 21,6 respectivamente), como resultado

de la mayor cantidad de especies (S=83 vs. 80 y 67 respectivamente). Las parcelas 1 y 2 presentaron las comunidades menos equitativas (Fig. 4), por la alta dominancia de *Jacaranda copaia*, *Bocageopsis multiflora* y *Attalea maripa* en la Parcela 1 (15,2%; 9,4% y 9,2% del total de individuos respectivamente) y de *A. maripa* y *Tetragastris panamensis* en la Parcela 2 (12,1 % y 8,6 % del total de individuos respectivamente).

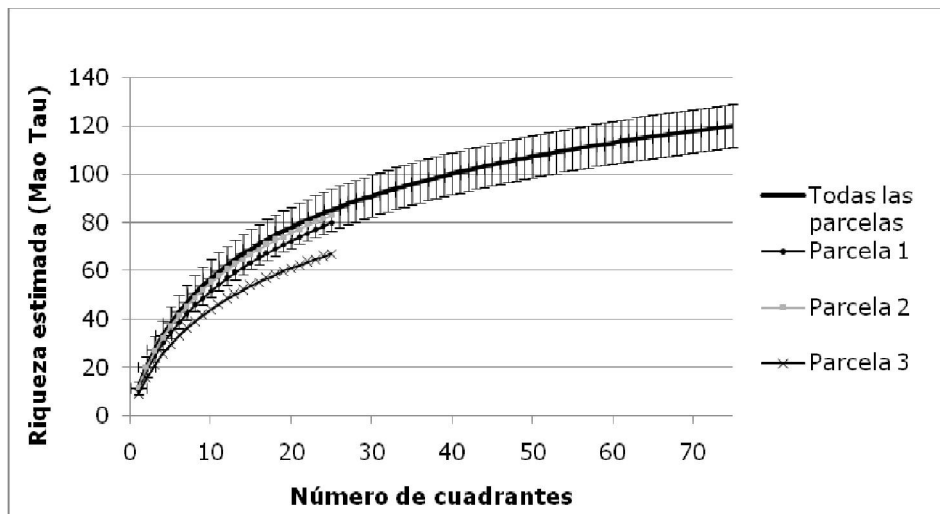


Figura 3. Curvas de acumulación de especies para las tres parcelas establecidas en los Llanos Orientales colombianos (estadístico Mao Tau). Se toman como muestras los cuadrantes de 20x20 m. Se muestran el intervalo de confianza (valores máximos y mínimos) para la línea de todas las parcelas

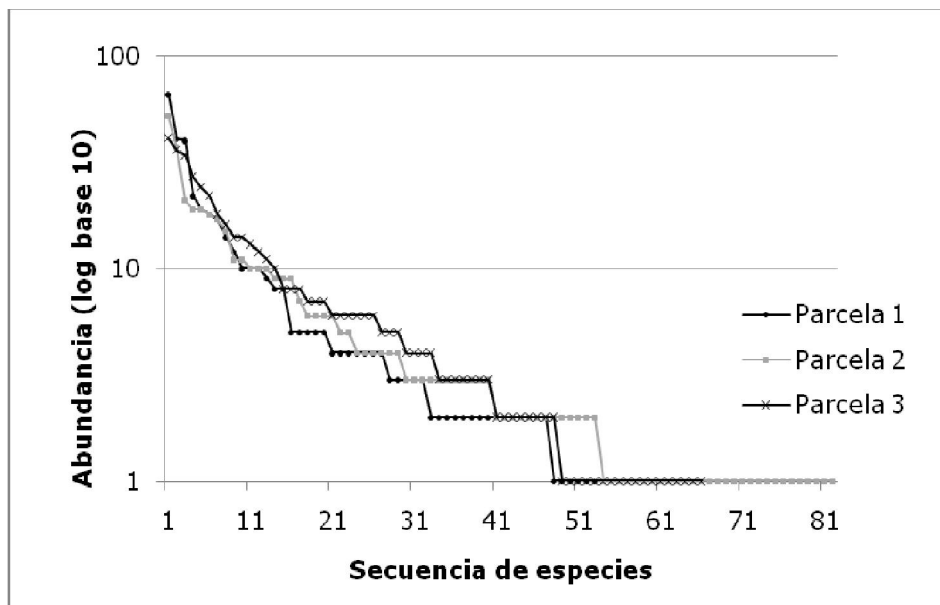


Figura 4. Curvas rango abundancia para las parcelas establecidas

Las especies más abundantes entre todas las parcelas correspondieron a *A. maripa*, *J. copaia*, *B. multiflora* y *Pseudolmedia laevis* (8,3 %; 6,3 %; 6,1 % y 5,7 % del total de individuos muestreados respectivamente). Las especies con mayor frecuencia de aparición correspondieron a *A. maripa* (65,3 % del total de cuadrantes de 20x20 m.), seguido por *B. multiflora* (54,7 %) y *P. laevis* (50,7 %).

Fisionomía

La mayor cantidad de individuos se encontró en el segundo y tercer intervalo, entre 5,6 y 16,8 m de altura (67,7 % del total de individuos en la Parcela 1), y entre 6,4 y 19,2 m de altura (75,8 % en la Parcela 2 y 80,4 % en la Parcela 3) (Figs. 5, 6 y 7).

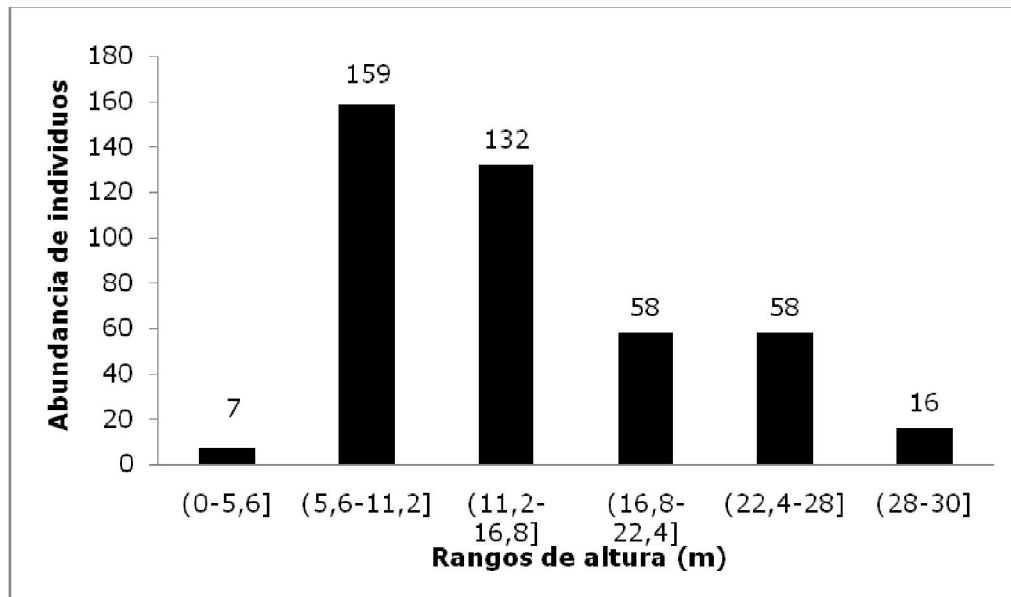


Figura 5. Rangos de altura para la Parcela 1.

En la parte superior de las columnas se muestra el número de individuos

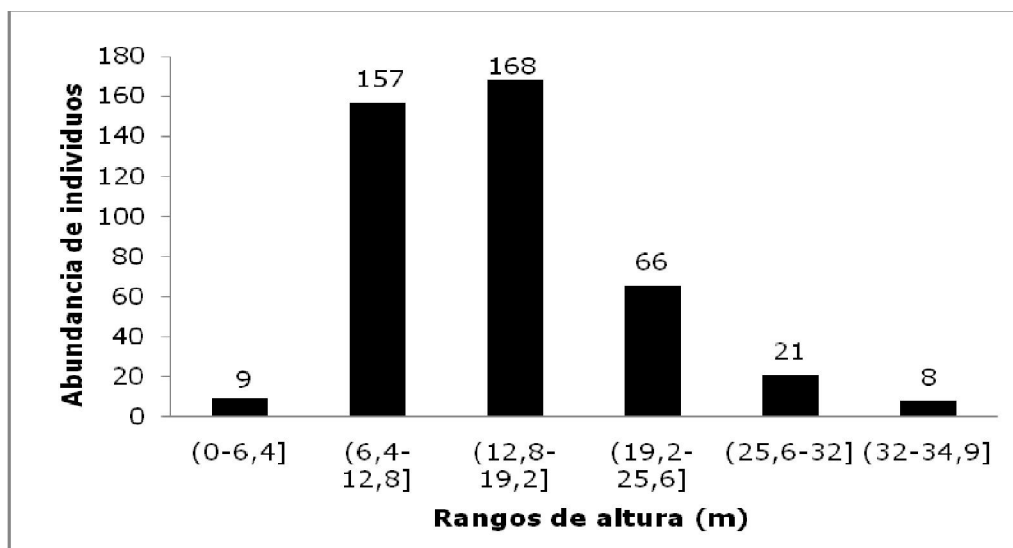


Figura 6. Rangos de altura para la Parcela 2.

En la parte superior de las columnas se muestra el número de individuos

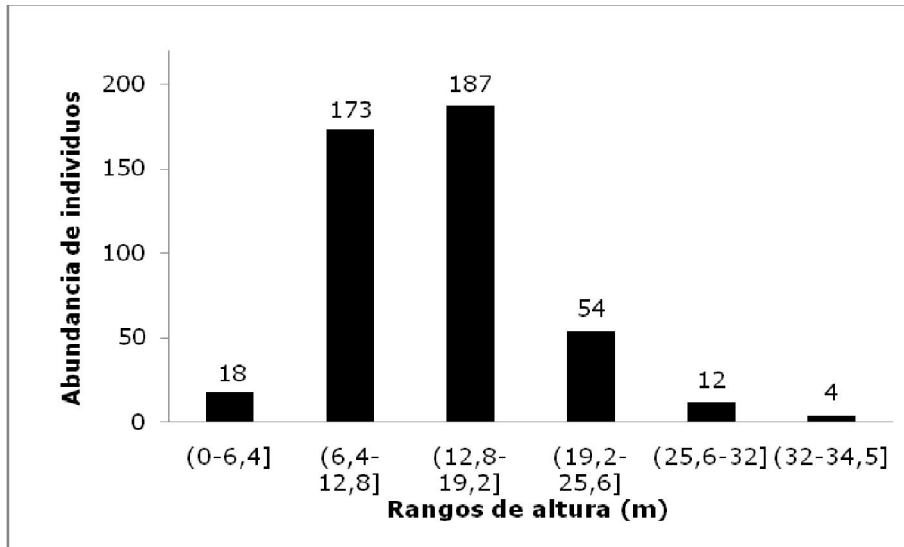


Figura 7. Rangos de altura para la Parcela 3. En la parte superior de las columnas se muestra el número de individuos

Las especies con el mayor valor IVI en la Parcela 1 correspondieron a *J. copaia*, *A. maripa* y *B. multiflora*, con valores de 57; 29,4 y 21,1 respectivamente (Fig. 8). En la Parcela 2 correspondieron a *A. maripa*, *T. panamensis* y *Couepia glabra*, con valores de 39,2; 29

y 11,8 respectivamente (Fig. 9), y en la Parcela 3 correspondieron a *Oenocarpus bataua*, *Pourouma aurea* y *P. laevis*, con valores de 26; 19,8 y 17,8 respectivamente (Fig. 10).

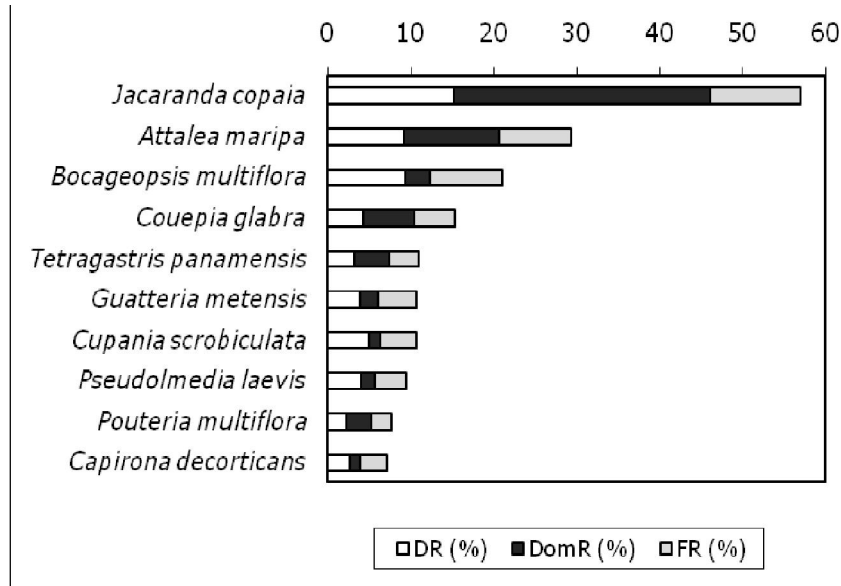


Figura 8. Especies con los mayores valores del Índice de Valor de Importancia (IVI) para la Parcela 1. Densidad relativa (DR%), dominancia relativa (DomR%) y frecuencia relativa (FR%)

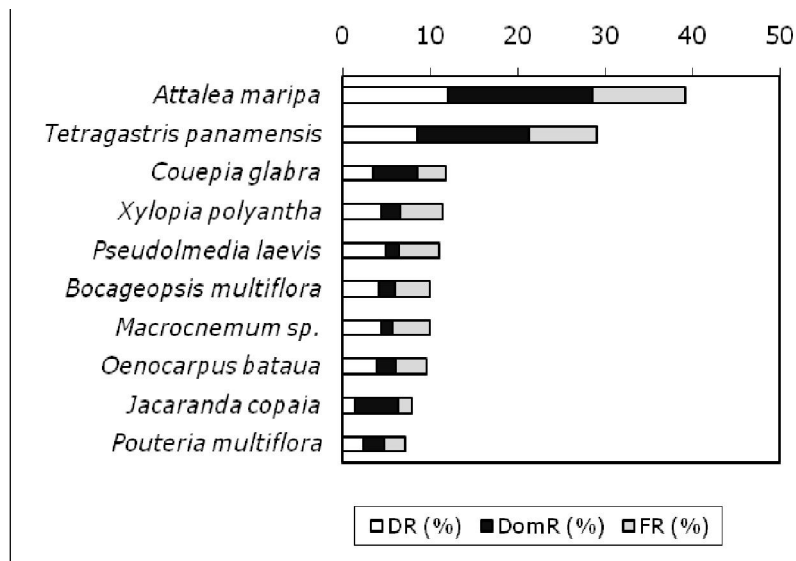


Figura 9. Especies con los mayores valores del Índice de Valor de Importancia (IVI) para la Parcela 2. Densidad relativa (DR%), dominancia relativa (DomR%) y frecuencia relativa (FR%)

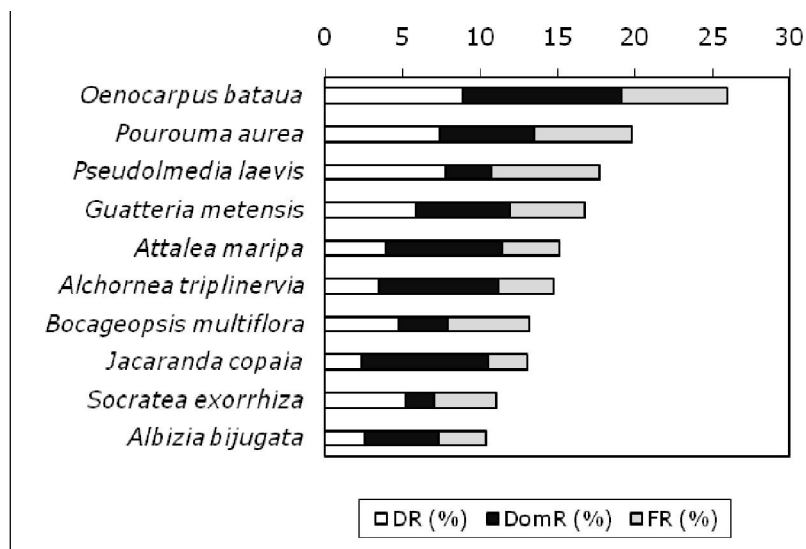


Figura 10. Especies con los mayores valores del Índice de Valor de Importancia (IVI) para la Parcela 3. Densidad relativa (DR%), dominancia relativa (DomR%) y frecuencia relativa (FR%)

La disminución en clases diamétricas es gradual, y en la Parcela 3 no se encontraron árboles con DAP mayor a 60 cm (Tabla 1). El mayor volumen estimado de madera se encontró en la Parcela 1 (222,2 m³), seguido por la Parcela 2 y la Parcela 3.

Relación diámetro y altura

Se encontró que el DAP explica la altura total para todos los individuos medidos exceptuando palmas ($R^2=0,519$; $p<0,001$; $gl=1;1094$) (Fig. 11), así como para

las especies más abundantes *J. copaia* ($R^2=0,328$; $gl=1;79$) (Fig. 12) y *P. laevis* ($R^2=0,315$; $p<0,001$; $gl=1;73$) $p<0,001$; $gl=1;80$), *B. multiflora* ($R^2=0,100$; $p=0,003$; (Fig. 13).

Tabla 1. Volumen de madera (m³) estimado por clase de diámetro (cm) para las tres parcelas

Clase diamétrica	Parcela 1	Parcela 2	Parcela 3	Total
(10-20]	25,2	26,8	31,1	83,1
(20-30]	42,5	45,8	39,7	128,0
(30-40]	70,5	39,0	33,5	142,9
(40-50]	56,1	15,9	19,8	91,8
(50-60]	14,0	17,0	7,7	38,7
(60-70]	3,4	9,5		13,0
(70-80]	10,4	6,0		16,4
Total	222,2	159,9	131,8	513,9

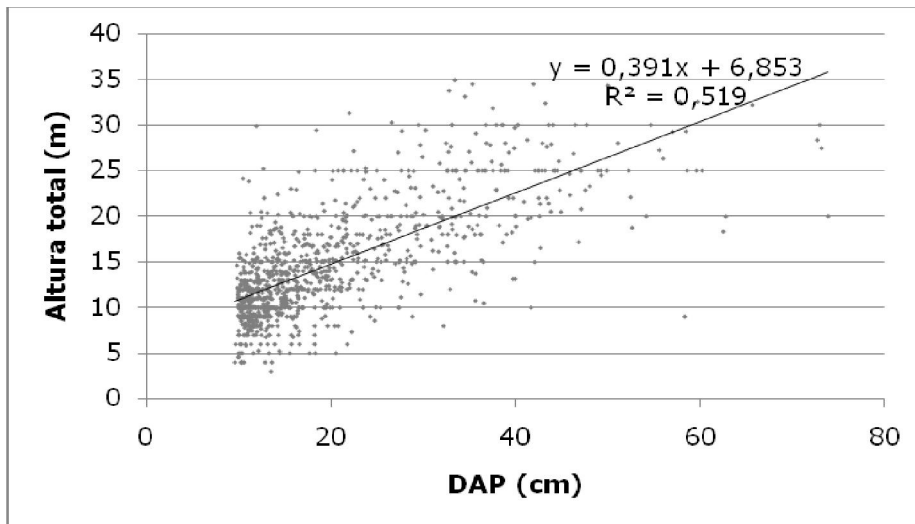


Figura 11. Regresión lineal entre el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura total para el total de las especies medidas excluyendo palmas

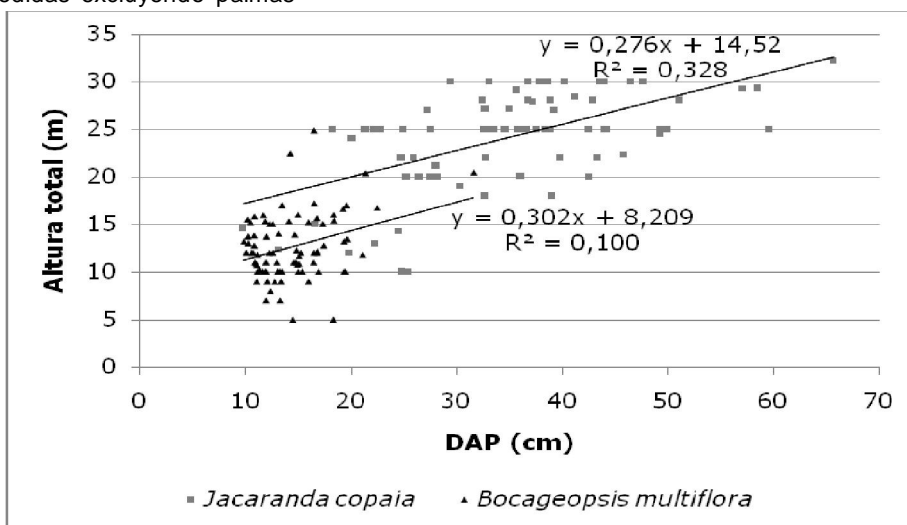


Figura 12. Regresión lineal entre el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura total para las especies más abundantes *Jacaranda coapia* y *Bocageopsis multiflora*

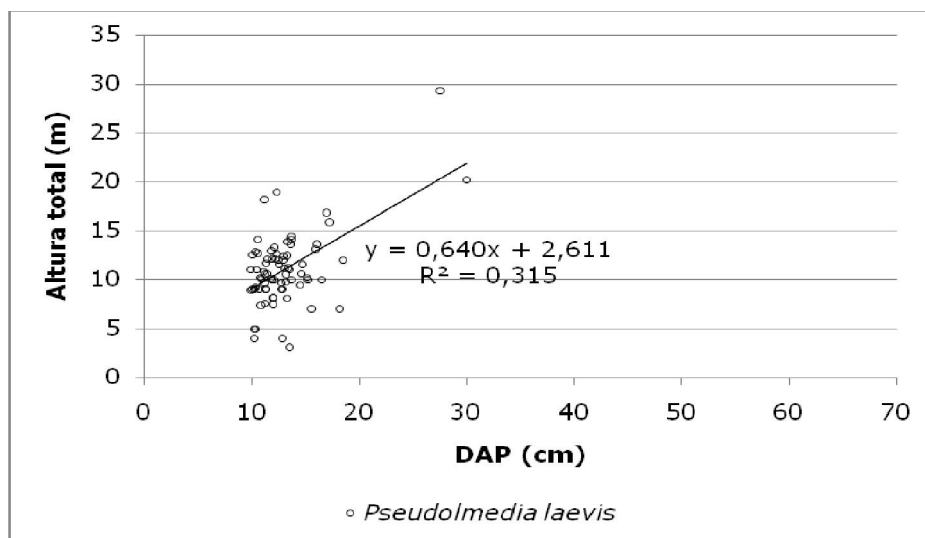


Figura 13. Regresión lineal entre el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura total para la especie *Pseudolmedia laevis*

DISCUSIÓN

En comparación con las parcelas de tres hectáreas Santa Rosa, La Lindosa (Stevenson & Aldana, 2008) y Pampas (datos sin publicar), realizadas en el municipio de San Martín (Meta), la riqueza encontrada en las parcelas de Vichada fue menor ($S=165$ vs. 120 respectivamente). Esta mayor riqueza es el resultado de la realización de la parcela Pampas ($S=101$, α -Fisher=39,8) dentro de uno de los mayores fragmentos de la región (aproximadamente 990 hectáreas), lo que concuerda con la teoría de encontrar mayor diversidad de árboles a mayor área actual e histórica de bosque (Rosenzweig, 1995; Fine & Ree, 2006). Los menores valores de diversidad se encontraron en las parcelas Santa Rosa y La Lindosa (α -Fisher=18,9 y 17,1 respectivamente), las cuales hacen parte de bosques de galería severamente fragmentados y más angostos que los bosques de galería de Vichada.

Si se compara la diversidad de las parcelas de Vichada y San Martín (α -Fisher promedio=27,0 y 25,3 respectivamente) con siete parcelas de una hectárea realizadas sobre la región de bosques continuos de Tinigua, cerca a la Serranía de la Macarena (Meta) (Stevenson *et al.*, 2004), se llega a la misma conclusión, de encontrar mayor diversidad en áreas mayores de bosque (α -Fisher promedio=48,3). De manera similar, la diversidad encontrada en Vichada tiene valores bajos

en comparación con parcelas de la Amazonía (Ter Steege *et al.*, 2000), lo que podría relacionarse con la menor área ocupada por los bosques de galería en relación con grandes bloques amazónicos.

Las familias con mayor cantidad de individuos (Arecaceae, Annonaceae, Rubiaceae, Moraceae, Burseraceae, Fabaceae, Chrysobalanaceae, Euphorbiaceae y Lauraceae) coinciden con las familias más abundantes de parcelas iguales o mayores a una hectárea de la Amazonía (Ter Steege *et al.*, 2000), mientras que la alta abundancia de la familia Bignoniaceae parece ser local. Lo anterior muestra que la composición a nivel de familias de los bosques de galería de Vichada es similar a la encontrada en bosques amazónicos, sobre todo a los de la región occidental, por la alta abundancia de la familia Arecaceae y Moraceae (Terborgh & Andresen, 1998; Ter Steege *et al.*, 2000), y la alta riqueza de la familia Arecaceae (Kahn & de Granville, 1992). De manera similar, en las 0,3 hectáreas de bosques de galería siempreverdes, deciduos y semideciduos de los ríos Ature y Sariapo, en los Llanos Orientales venezolanos (Dezzeb *et al.*, 2008), las familias con mayor cantidad de individuos correspondieron a Fabaceae, Euphorbiaceae y Burseraceae, lo que muestra que a pesar del clima seco tropical de los Llanos de Venezuela, hay similitudes florísticas a nivel de toda la región.

La familia Fabaceae, con mayor cantidad de especies en las parcelas de Vichada (S=13) también presentó la mayor riqueza en las tres hectáreas de San Martín (Meta) (S=16), en las siete hectáreas de Tinigua (Meta) (S=65), en las 0,3 hectáreas de bosques de Ature y Sariapo en los Llanos Orientales de Venezuela (S=15) (Dezseo *et al.*, 2008), en las 34 hectáreas de la Reserva Forestal Caparo en los Llanos Occidentales de Venezuela (S=13) (Ramírez *et al.*, 2006), y en las 1,5 hectáreas del bosque de El Caimital en los Llanos Occidentales de Venezuela (S=11) (Ramírez *et al.*, 1997). La alta diversificación de la familia en bosques de galería podría relacionarse con la posibilidad de dispersión por agentes abióticos y bióticos, incluyendo viento, agua, aves y mamíferos, lo cual aumentaría la complejidad de las interacciones que posibilitan el reclutamiento de las distintas especies.

La mayor parte de las especies muestra una dominancia local (alto IVI), en comparación con las parcelas de Tinigua, San Martín, y Venezuela (Dezseo *et al.*, 2008), lo que muestra que a pesar de la cercanía, podrían existir diferencias biogeográficas, climáticas, geológicas y bióticas que podrían afectar el reclutamiento exitoso de las especies en cada área.

Las especies también dominantes en otras parcelas corresponden a *O. bataua*, con altos valores de densidad relativa y dominancia relativa en las tres parcelas de San Martín (Meta) y en tres parcelas de Tinigua, y alta abundancia en 3,1 hectáreas del amazonas colombiano de Caquetá (Duque & Cárdenas, 2003); *P. laevis*, con altos valores de densidad y dominancia relativas en la parcela la Lindosa (San Martín) y en dos parcelas de Tinigua; *J. copaia*, con altos valores en la parcela Pampas (San Martín), y en una de las parcelas de Tinigua; *Xylopia polyantha*, con altos valores en las tres parcelas de San Martín; *Alchornea triplinervia*, con altos valores en la parcela Santa Rosa (San Martín) y *Socratea exorrhiza*, con altos valores en una parcela de Tinigua.

Estas especies pueden por lo tanto tener amplia distribución y ser predominantes en bosques de galería de los Llanos y en bosques de la Amazonía noroccidental.

La alta frecuencia de aparición de *A. maripa*, *B. multiflora* y *P. laevis* (65,3 %; 54,7 %; y 50,7 % del total de cuadrantes de 20x20 m. respectivamente) muestra que la dispersión es efectiva, y que su reclutamiento ha sido exitoso en prácticamente todos los cuadrantes. Las tres especies tienen dispersión zoocórica de acuerdo con las características morfológicas del fruto que los relacionan con sus dispersores (van del Pijl, 1969), por lo que la conservación de las comunidades de fauna nativa sería clave para mantener poblaciones viables de estas especies.

La altura del dosel es mayor a la encontrada por Dezseo *et al.* (2008) en bosques de galería de los Llanos Orientales venezolanos (28 a 35 m vs. 18 a 24 m), pero similar a la encontrada en bosques de galería colombianos (Sarmiento, 1994). La disminución gradual de las clases diamétricas muestra que los bosques no han sido severamente intervenidos, y la ausencia de árboles con diámetro mayor a 60 cm en la Parcela 3, unido al menor volumen estimado de madera (131,8 m³), indica que en el bosque pudo haber extracción de individuos de gran porte en el pasado.

La relación entre el DAP y la altura total, muestra que para las especies más importantes la altura puede ser explicada por el diámetro, lo que se relaciona con el crecimiento alométrico en especies con crecimiento secundario. En la mayor cantidad de especies de palmas, en donde el mayor diámetro individual se alcanza antes de la fase de elongación del tallo (Tomlinson, 1990; Henderson, 2002), la altura no estaría explicada por el diámetro.

Se concluye que hay una gran afinidad entre la flora de bosques de galería de los Llanos Orientales colombianos y la flora de los bosques de galería de los Llanos venezolanos y bosques amazónicos. Esta afinidad se da a nivel de las familias más abundantes (Arecaceae, Annonaceae, Rubiaceae, Moraceae, Burseraceae, Fabaceae, Chrysobalanaceae, Euphorbiaceae y Lauraceae), pero no a nivel de las especies con mayor IVI, que son dominantes a escala local con pocas excepciones (*O. bataua*, *P. laevis*, *J. copaia*, *X. polyantha*, *A. triplinervia* y *S. exorrhiza*). Lo anterior muestra que hay determinantes regionales y locales de la diversidad (Gaston, 2000; Ricklefs, 2004),

que pueden funcionar a jerarquías taxonómicas distintas. Como consecuencia probable de la menor área actual e histórica de los bosques de galería, la diversidad es menor a la encontrada en bosques amazónicos, y podría

disminuir más si no se implementan las medidas necesarias para evitar la fragmentación y perturbación antrópica (e.g. cacería, tala selectiva, creación de claros, quemadas repetidas en bordes de bosque, entrada de ganado a áreas boscosas).

AGRADECIMIENTOS

A la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad de los Andes por la financiación del estudio, mediante el "Proyecto Semilla". A Ana María Aldana por la creación del contacto con la Reserva Tomo Grande. A Ilda Mercedes Becerra, por su apoyo logístico constante, y por permitir que la investigación fuera realizada en la Reserva. A los biólogos Mauricio Bernal, Diego Alejandro Zárate, Carolina Santos e Ivonne Natalia

Vargas por la valiosa información suministrada para la fase de campo. A los biólogos Alejandro Lozano, Luisa Fernanda Casas, Manuel Rodríguez y Elizabeth Bahamón, por su colaboración durante la primera etapa de toma de datos. A Luz Dary Rivas, John Fredy, Hamilton Rivas, y demás habitantes de la vereda Nazareth por su colaboración en campo. A la bióloga Lina María González por su colaboración constante.

REFERENCIAS

- Condit R, Foster RB, Hubbell SP, Sukumar R, Leigh EG, Manokaran *et al.* Assessing forest diversity on small plots: calibration using species-individual curves from 50-hectare plots. En: Dallmeier F y Comiskey JA (editores), Forest biodiversity research, monitoring and modelling. Conceptual background and Old World case studies. París, MAB Series Vol. 20 UNESCO, 1998. Pp. 247-268.
- D'Jesús A, Torres-Lezama A, Ramírez H. Consecuencias de la explotación maderera sobre el crecimiento y el rendimiento sostenible de un bosque húmedo deciduo en los Llanos Occidentales de Venezuela. *Rev Forest Venez* 2001; 45: 133-143.
- Dezzeo N, Flores S, Zambrano-Martínez S, Rodgers L, Ochoa E. Estructura y composición florística de bosques secos y sabanas en los Llanos Orientales del Orinoco, Venezuela. *Interciencia* 2008; 33: 733-740.
- Duque A, Cárdenas D. Dominancia florística y variabilidad estructural en bosques de tierra firme de la Amazonía colombiana. *Caldasia* 2003; 25: 139-152.
- Fine PVA, Ree RH. Evidence for a time-integrated species-area effect on the latitudinal gradient in tree diversity. *Am Nat* 2006; 168: 796-804.
- Fisher AA, Corbet AS, Williams CB. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J Anim Ecol* 1943; 12: 42-58.
- Gaston KJ. Global patterns in biodiversity. *Nature* 2000; 405: 220-227.
- Henderson A. Evolution and ecology of palms. Bronx, Nueva York, The New York Botanical Garden Press, 2002.
- Hernández J, Sánchez H. Biomas terrestres de Colombia. En: Halffter G. (Compilador), La Diversidad Biológica de Iberoamérica I. Volumen Especial, Acta Zoologica Mexicana, nueva serie. Xalapa, México, Instituto de Ecología, A.C., 1992. Pp. 153-173.
- Hernández J, Sánchez H. Sabanas de Colombia. En: Sabanas Naturales de Colombia. Cali, Banco de Occidente, 1994. Pp. 57-161.

- Hernández-Valencia I, López-Hernández D. Pérdida de nutrientes por la quema de la vegetación en una sabana de Trachypogon. *Rev Biol Trop* 2002; 50: 1013-1019.
- Holdridge LR. *Life Zone Ecology*. San José, Costa Rica, Tropical Science Center, 1967.
- Hurtado G, González OC, Montaña JA. Tercera Parte: Aspectos departamentales. En Henríquez M (Editor), *Atlas climatológico de Colombia*. Bogotá, Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia IDEAM, 2001.
- Kahn F, de Granville JJ. Palms in forest ecosystems of Amazonia. *Ecological Studies* 95. Berlín, Springer Verlag, 1992.
- Ramírez H, Torres-Lezama A, Acevedo MF. Simulación de la dinámica de grupos de especies vegetales en un bosque de los Llanos Occidentales venezolanos. *Ecotrópicos* 1997; 10: 9-20.
- Ramírez H, Ablan M, Torres A, Acevedo MF. Simulación de la dinámica de un bosque tropical en los Llanos Occidentales de Venezuela. *Interciencia* 2006; 31: 101-109.
- Rangel-Ch. JO, Velázquez A. 1997. Métodos de estudio de la vegetación. En: Rangel-Ch JO, Lowy-C PD, y Aguilar-P M (editores), *Colombia Diversidad Biótica II: Tipos de Vegetación en Colombia*. Bogotá, Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales, 1997. Pp. 59-87.
- Ricklefs RE. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecol Lett* 2004; 7: 1-15.
- Rincón N. Bibliografía sobre el conocimiento, la conservación y el uso de la biodiversidad en la Orinoquía colombiana. Proyecto: Biodiversidad y desarrollo en ecoregiones estratégicas de Colombia, Orinoquía. Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), 2003. <http://www.humboldt.org.co/humboldt/mostrapagina.php?codpage=600045>.
- Rosenzweig ML. *Species diversity in space and time*. Cambridge, Cambridge University Press, 1995.
- Ruíz D. La biodiversidad en la ecorregión de los Llanos de Venezuela y las prioridades para su conservación. *Ecosistemas* 2004; 13: 124-129.
- Sarmiento G. Sabanas naturales, génesis y ecología. En: *Sabanas Naturales de Colombia*. Cali, Banco de Occidente, 1994. Pp. 17-55.
- Sarmiento G, Vera M. La marcha anual en el suelo en sabanas y bosques tropicales en los Llanos de Venezuela. *Agronomía Tropical* 1977; 27: 629-649.
- Sarmiento G, Silva JF. Un modelo de estados y transiciones de la sabana estacional de los Llanos venezolanos. *Ecotrópicos* 1997; 10: 51-64.
- Schulte RPO, Lantinga EA, Hawkins MJ. A new family of Fisher-curves estimates Fisher's alpha more accurately. *J Theor Biol* 2004; 232: 305-313.
- Soler P, Berroterán JL, Gil JL, Acosta R. Producción de hojarasca de la vegetación nativa en los Llanos Altos Centrales de Venezuela. *Zootecnia Tropical* 2008; 26: 265-268.
- Stevenson PR, Suescún M, Quiñones MJ. Characterization of forest types at the CIEM, Tinigua Park, Colombia. *Field Studies of Fauna and Flora La Macarena Colombia* 2004; 14:1-20.
- Stevenson PR, Aldana AM. Potential effects of Ateline extinction and forest fragmentation on plant diversity and composition in the western Orinoco basin, Colombia. *Int J Primatol* 2008; 29: 365-377.
- Ter Steege H, Sabatier D, Castellanos H, van Andel T, Duivenvoorden J, de Oliveira et al. An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. *J Trop Ecol* 2000; 16: 801-828.

Terborgh J, Andresen E. The composition of Amazonian forests: patterns at local and regional scale. *J Trop Ecol* 1998; 14: 645-664.

Tomlinson RB. *The structural biology of palms*. Oxford, Claredon Press, 1990.

Vallejo-Joyas MI, Londoño-Vega AC, López-Camacho R, Galeano G, Álvarez-Dávila E, Devia-Álvarez W.

Establecimiento de parcelas permanentes en bosques de Colombia. Bogotá, Instituto de Investigación de

Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2005.
Van der Pijl L. *Principles of dispersión in higher plants*. Berlín, Springer Verlag, 1969.

Veillon JP. El crecimiento de algunos bosques naturales de Venezuela en relación con los parámetros del medio ambiente. *Rev Forest Venez* 1985; 29: 5-19.

WWF. Diagnóstico y definición de prioridades para la conservación y manejo de la Biodiversidad en la Orinoquia colombiana. Informe Técnico. Cali, WWF, 1998.

Anexo 1. Especies encontradas en las tres parcelas

Familia	Especie	Forma de crecimiento
Achariaceae	<i>Lindackeria paludosa</i>	Árbol
Annonaceae	<i>Bocageopsis multiflora</i>	Árbol
Annonaceae	<i>Guatteria ferruginea</i>	Árbol
Annonaceae	<i>Guatteria metensis</i>	Árbol
Annonaceae	<i>Oxandra mediocris</i>	Árbol
Annonaceae	<i>Rollinia exsucca</i>	Árbol
Annonaceae	<i>Xylopia amazónica</i>	Árbol
Annonaceae	<i>Xylopia aromatica</i>	Árbol
Annonaceae	<i>Xylopia polyantha</i>	Árbol
Apocynaceae	<i>Aspidosperma excelsa</i>	Árbol
Apocynaceae	<i>Couma macrocarpa</i>	Árbol
Apocynaceae	<i>Himatanthus articulatus</i>	Árbol
Apocynaceae	<i>Lacmellea speciosa</i>	Árbol
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i>	Árbol
Araliaceae	<i>Schefflera morototoni</i>	Árbol
Arecaceae	<i>Attalea maripa</i>	Árbol
Arecaceae	<i>Euterpe precatória</i>	Árbol
Arecaceae	<i>Oenocarpus vacaba</i>	Árbol
Arecaceae	<i>Oenocarpus bataua</i>	Árbol
Arecaceae	<i>Oenocarpus mapora</i>	Árbol
Arecaceae	<i>Socratea exorrhiza</i>	Árbol
Arecaceae	<i>Syagrus orinocensis</i>	Árbol
Bignoniaceae	<i>Arrabidaea nigrescens</i>	Trepadora (liana)
Bignoniaceae	<i>Jacaranda copaia</i>	Árbol
Bignoniaceae	<i>Jacaranda obtusifolia</i>	Árbol
	<i>Cochlospermum</i>	
Bixaceae	<i>orinocense</i>	Árbol
Burseraceae	<i>Protium heptaphyllum</i>	Árbol
Burseraceae	<i>Protium llanorum</i>	Árbol
Burseraceae	<i>Protium polybotryum</i>	Árbol
	<i>Tetragastris</i>	
Burseraceae	<i>panamensis</i>	Árbol
Burseraceae	<i>Trattinnickia rhoifolia</i>	Árbol
	<i>Maytenus</i>	
Celastraceae	<i>schumanniana</i>	Árbol
Chrysobalanaceae	<i>Couepia glabra</i>	Árbol
Chrysobalanaceae	<i>Licania parvifruca</i>	Árbol
	<i>Licania</i>	
Chrysobalanaceae	<i>subarachnophylla</i>	Árbol
Chrysobalanaceae	<i>Licania wurdackii</i>	Árbol
Chrysobalanaceae	<i>Parinari excelsa</i>	Árbol

Familia	Especie	Forma de crecimiento
Clusiaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i>	Árbol
Clusiaceae	<i>Clusia</i> sp.	Hemiepífita (leñosa)
Clusiaceae	<i>Garcinia madruno</i>	Árbol
Combretaceae	<i>Buchenavia tetraphylla</i>	Árbol
Dilleniaceae	<i>Dolioscarpus dentatus</i>	Trepadora (liana)
Euphorbiaceae	<i>Alchornea discolor</i>	Árbol
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i>	Árbol
Euphorbiaceae	<i>Conceveiba tristigmata</i>	Árbol
Euphorbiaceae	<i>Mabea nitida</i>	Árbol
Euphorbiaceae	<i>Maprounea guianensis</i>	Árbol
Euphorbiaceae	<i>Pera arbórea</i>	Árbol
Fabaceae	<i>Abarema jupunba</i>	Árbol
Fabaceae	<i>Albizia bijugata</i>	Árbol
Fabaceae	<i>Albizia</i> sp.	Árbol
Fabaceae	<i>Cassia moschata</i>	Árbol
Fabaceae	<i>Enterolobium schomburgkii</i>	Árbol
Fabaceae	<i>Hymenolobium velutinum</i>	Árbol
Fabaceae	<i>Inga alba</i>	Árbol
Fabaceae	<i>Inga hayesii</i>	Árbol
Fabaceae	<i>Inga heterophylla</i>	Árbol
Fabaceae	<i>Inga thibaudiana</i>	Árbol
Fabaceae	<i>Lonchorpus negrensis</i>	Trepadora (liana)
Fabaceae	<i>Tachigali guianensis</i>	Árbol
Fabaceae	<i>Tapirira guianensis</i>	Árbol
Humiriaceae	<i>Sacoglottis ceratocarpa</i>	Árbol
Humiriaceae	<i>Sacoglottis trichogina</i>	Árbol
Indet.	Indet. 1	Árbol
Indet.	Indet. 2	Árbol
Indet.	Indet. 3	Árbol
Indet.	Indet. 4	Árbol
Indet.	Indet. 5	Árbol
Lauraceae	<i>Endlicheria bracteolata</i>	Árbol
Lauraceae	<i>Nectandra cuspidata</i>	Árbol
Lauraceae	<i>Nectandra pichurim</i>	Árbol
Lauraceae	<i>Nectandra umbrosa</i>	Árbol
Lauraceae	<i>Ocotea amazónica</i>	Árbol
Lauraceae	<i>Ocotea floribunda</i>	Árbol
Lauraceae	<i>Ocotea longifolia</i>	Árbol
Lauraceae	<i>Ocotea schomburgkiana</i>	Árbol
Lecythidaceae	<i>Eschweilera decolorans</i>	Árbol
Malpighiaceae	<i>Byrsonima crassifolia</i>	Árbol

Familia	Especie	Forma de crecimiento
Malvaceae	<i>Pachira sessilis</i>	Árbol
Melastomataceae	<i>Belucia grossularioides</i>	Árbol
Melastomataceae	<i>Miconia elata</i>	Árbol
Melastomataceae	<i>Miconia minutiflora</i>	Árbol
Melastomataceae	<i>Miconia punctata</i>	Árbol
Melastomataceae	<i>Miconia</i> sp.	Árbol
Moraceae	<i>Brosimum lactescens</i>	Árbol
Moraceae	<i>Clarisia racemosa</i>	Árbol
Moraceae	<i>Ficus americana</i>	Hemiepífita (estranguladora)
Moraceae	<i>Pseudolmedia laevis</i>	Árbol
Moraceae	<i>Pseudolmedia rigida</i>	Árbol
Myristicaceae	<i>Iryanthera laevis</i>	Árbol
Myristicaceae	<i>Virola elongata</i>	Árbol
Myristicaceae	<i>Virola sebifera</i>	Árbol
Myrtaceae	<i>Myrcia splendens</i>	Árbol
Myrtaceae	<i>Myrcia sylvatica</i>	Árbol
Nyctaginaceae	Indet.	Árbol
Ochnaceae	<i>Ouratea castaneifolia</i>	Árbol
Phyllanthaceae	<i>Hyeronima alchorneoides</i>	Árbol
Phyllanthaceae	<i>Hyeronima oblonga</i>	Árbol
Polygonaceae	<i>Coccoloba excelsa</i>	Árbol
Proteaceae	<i>Roupala montana</i>	Árbol
Rubiaceae	<i>Amaioua guianensis</i>	Árbol
Rubiaceae	<i>Amaioua</i> sp.	Árbol
Rubiaceae	<i>Capirona decorticans</i>	Árbol
Rubiaceae	<i>Genipa americana</i>	Árbol
Rubiaceae	<i>Macrocnemum</i> sp.	Árbol
Rubiaceae	Indet.	Árbol
Rubiaceae	<i>Rudgea crassiloba</i>	Árbol
Rutaceae	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	Árbol
Salicaceae	<i>Casearia rhoifolia</i>	Árbol
Salicaceae	<i>Laetia procera</i>	Árbol
Sapindaceae	<i>Cupania scrobiculata</i>	Árbol
Sapindaceae	<i>Matayba guianensis</i>	Árbol
Sapindaceae	<i>Vouarana guianensis</i>	Árbol
Sapotaceae	<i>Pouteria multiflora</i>	Árbol
Urticaceae	<i>Cecropia distachya</i>	Árbol
Urticaceae	<i>Pourouma aurea</i>	Árbol
Urticaceae	<i>Pourouma bicolor</i>	Árbol
Violaceae	<i>Rinorea falcata</i>	Árbol
Vochysiaceae	<i>Erisma uncinatum</i>	Árbol
Vochysiaceae	<i>Vochysia ferruginea</i>	Árbol