

# Bosques de Mora (*Mora excelsa* Benth.), en la Reserva Forestal Imataca, Venezuela

*Mora* forests (*Mora excelsa* Benth.),  
at the Imataca Forest Reserve, Venezuela

JOSÉ RAFAEL LOZADA<sup>1</sup>,  
PILAR SORIANO<sup>2</sup>  
y MANUEL COSTA<sup>2</sup>

1 Grupo de Investigación Manejo Múltiple de Ecosistemas Forestales,  
Instituto de Investigaciones para el Desarrollo Forestal, Facultad de  
Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de Los Andes,  
correo electrónico: jolozada@ula.ve.

2 Jardín Botánico de la Universidad de Valencia. Calle Quart, 80,  
Valencia, 46008, España.

Recibido: 01-12-12 / Aceptado: 02-04-13

## Resumen

Los bosques dominados por *Mora excelsa* forman comunidades casi puras. El objetivo de este trabajo fue caracterizar la estructura, composición florística y suelos, con el fin de evaluar las posibilidades de aprovechamiento sostenible en estos territorios. Se levantaron tres parcelas en bosques primarios y cuatro parcelas en bosques intervenidos. El tamaño de las parcelas fue 100 m x 100 m (individuos con dap  $\geq$  10 cm, dap: "diámetro a la altura del pecho"). En cada parcela se evaluaron cuatro sub-parcelas de sotobosque de 10 m x 10 m (individuos con dap < 10 cm). Se calculó la densidad, área basal e índice de importancia de cada especie. Los resultados muestran que los bosques de mora (BM) poseen 382 ind/ha, el área basal es de 30 m<sup>2</sup>/ha. La diversidad es 2 en H', 11 en  $\alpha$ , 40 especies/ha (dap  $\geq$  10 cm). La especie *M. excelsa* posee un 34% del índice de importancia y esto es casi nueve veces más alto que la segunda especie más importante (*Carapa guianensis*). Los BM aprovechados (después de 6-9 años) poseen más de 100 ind/ha (dap  $\geq$  10 cm) de especies comerciales. Se concluye que en los BM el aprovechamiento puede ser sustentable, porque favorece la recuperación de especies con demanda en el mercado; pero es necesario determinar el turno y el método silvicultural más apropiado para este ecosistema.

**Palabras clave:** Escudo Guayanés, manejo forestal, bosques de pantano, bosques oligárquicos, bosques monodominantes.

## Abstract

Forests dominated by *Mora excelsa* form almost pure communities. The aim of this work was to characterize the structure, floristic composition and edaphic features, with the purpose of evaluating the possibilities for a sustainable logging of these territories. Three plots in primary forests and four plots in logged forests were measured. The plot size was 100 m x 100 m (individuals with dbh  $\geq$  10 cm, dbh: "diameter at breast height"). In each plot four understory sub-plots of 10 m x 10 m (individuals with dbh < 10 cm), were evaluated. The density, basal area and importance index of each species were calculated. The results show that mora forests (MF) possesses 382 ind/ha, the basal area is 30 m<sup>2</sup>/ha. The diversity is 2 in H' (Shannon-Wiener Index), 11 in  $\alpha$  (Fisher's Alpha), 40 species/ha (dbh  $\geq$  10 cm). *M. excelsa* takes 34% of the importance index and it is almost nine times higher than the second most important species (*Carapa guianensis*). Logged MF (after 6-9 years) holds more than 100 ind/ha (dbh  $\geq$  10 cm) of commercial species. It can be concluded that MF logging can be sustainable, because the recovery of this species and others with commercial value is favored; but, it is necessary to determine the shift and the most suitable silvicultural method for this ecosystem.

**Key words:** Guayana Shield, forest management, swamp forests, oligarch forests, monodominant forests.

## 1. Introducción

Los bosques de mora (BM) existen en varios sectores del norte de Sudamérica. Se han reportado en Trinidad (17% de sus bosques naturales, Beard, 1946), las Guayanas (Ter Steege, 1994) y Venezuela (Finol, 1992; Huber, 2005; Lozada *et al.*, 2011b). Estas comunidades están dominadas por *Mora excelsa* o *Mora gonggrijpii*. Puede haber confusiones en la identificación botánica de estas especies (familia Fabaceae), pero en su ubicación territorial

son excluyentes. Ter Steege (1994) señala que *M. excelsa* posee 6-8 folíolos y se ubica alrededor de los ríos, mientras que *M. gonggrijpii* posee 4 folíolos y se encuentra preferiblemente en los terrenos altos bien drenados. Sin embargo, parece haber una gran similitud en las estrategias reproductivas, el desarrollo y las características estructurales de los bosques donde dominan ambas especies (Bell, 1971; Molina y Lacruz, 1987; Finol, 1992). Por ello, en el presente trabajo se les considera equivalentes en cuanto a su comportamiento ecológico.

La Mora es muy dominante y forma bosques casi puros. Sus semillas son capaces de flotar por más de 15 días y luego germinar; las plántulas pueden alcanzar 45 cm en cinco semanas, están perfectamente adaptadas para crecer en la sombra, pero la entrada de luz en bosques intervenidos no impide su desarrollo (Bell, 1971). El peso estimado de las semillas oscila entre 150-200 g/semilla y tienen una gran capacidad para germinar; en el estrato de regeneración se han contabilizado más de 33.000 ind/ha con dap inferior a 10 cm (Finol, 1992). De acuerdo a Ter Steege (1994), las semillas de esta especie tienen 80% de viabilidad después de 50 días de inundación.

Bell (1971) señala que es raro encontrar individuos aislados de Mora en otros bosques mixtos. Finol (1992) indica que la dispersión zoócora es difícil en la Mora, por lo tanto estas especies ocupan los terrenos alcanzados por sus propias ramas y es muy gregaria. Con la alta capacidad de regeneración y de sobrevivencia de los individuos en las categorías diamétricas inferiores, se interpreta que la Mora puede desplazar a las especies climácicas en un proceso cuya tendencia es a una homogeneización ecológica, insospechada en las selvas tropicales (Finol, 1992; Oatham y Jodhan, 2002).

En resumen, la Mora presenta varios atributos que posibilitan su monodominancia (Torti *et al.*, 2001): dosel profundo y uniforme, capa de hojarasca gruesa, dispersión pobre, fructificación masiva y en cortos períodos, tolerancia a la sombra, semillas grandes y con mecanismos de escape a la predación, muy baja herbivoría (observado en el presente trabajo).

El objetivo de este trabajo fue caracterizar la estructura, composición florística y elementos edáficos, con el fin de evaluar las posibilidades de aprovechamiento sostenible en los lotes boscosos dominados por la Mora.

## 2. Materiales y métodos

### 2.1 Área de estudio

La Reserva Forestal Imataca (RFI) está ubicada al este de Venezuela, entre las coordenadas 6°00' y 8°30' de latitud norte y 59°50' y 62°10' de longitud oeste. Las áreas de trabajo están ubicadas en bosques primarios y sitios intervenidos de la zona

central de la RFI, en un lugar cuyas coordenadas centrales son N 817.100 y E 738.500.

La precipitación anual del área de estudio está cercana a 1700 mm y la temperatura media es 26°C (Marn-UCV, 2003). La fisiografía corresponde a una penillanura entre ligera y medianamente ondulada, donde las lomas poseen desniveles entre 15 y 30 m. Los suelos se formaron en los últimos 200.000 a 100.000 años, a partir de un sustrato previamente sometido a procesos de intemperismo, erosión, transporte y deposición. Dichos efectos continuaron y hoy se encuentran suelos ácidos, muy lixiviados, de muy baja CIC y %SB (Franco, 1988).

En el Sistema de Holdridge el área pertenece a la zona de vida bosque húmedo tropical (Ewel *et al.*, 1976) y desde el punto de vista fisionómico y estructural es un bosque alto siempreverde (Huber, 1995).

### 2.2 Diseño de la investigación y procesamiento

Dentro de áreas consideradas como BM (Lozada *et al.*, 2011a) se levantaron tres parcelas en bosques primarios localizados en valles (bv11, bv12, bv13) y cuatro parcelas en bosques intervenidos en pequeñas colinas (hc31, hc32, hc33, hc14), con 6-9 años después de su aprovechamiento forestal; la ubicación de las parcelas se realizó al azar, pero garantizando que estuvieran localizadas en sitios bien representativos de la comunidad evaluada y dejando una distancia mínima de 50 m para evitar efecto de borde. Se utilizaron parcelas de 100 x 100 m (1 ha). La parcela se divide en 16 sub-parcelas de 25 x 25 m. Se anexaron cuatro sub-parcelas de sotobosque (100 m<sup>2</sup> c/u) para el inventario de todas las formas de vida; estas sub-parcelas se ubicaron de manera sistemática en cada parcela, tal y como se indica en la figura 1.

En la parcela estructural (1 ha) se midieron todos los árboles, palmas y lianas con dap mayor o igual a 10 cm. Se tomaron muestras para hacer la lista florística; dichas muestras están depositadas en el herbario MER (números 54.370 al 54.421). Con este levantamiento se realizaron los cálculos del IVI según la ecuación 1 (Curtis y McIntosh, 1951):

$$IVI = Ae (\%) + De (\%) + Fe (\%) \quad (\text{Ec. 1})$$

Donde:

Ae (%) = abundancia estructural relativa

De (%) = dominancia estructural relativa

Fe (%) = frecuencia estructural relativa

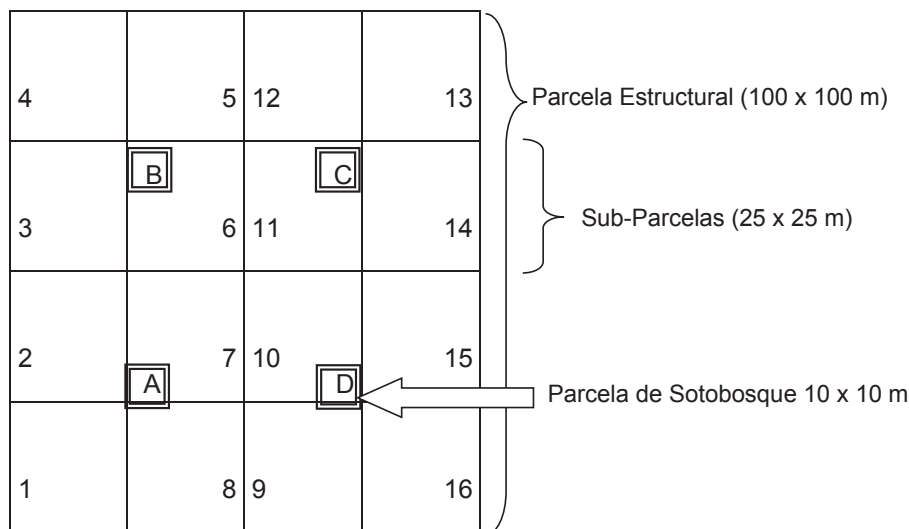


Figura 1. Diseño de las parcelas para el levantamiento estructural y de sotobosque en la zona de estudio.

Con los datos obtenidos en las parcelas de sotobosque (individuos con dap < 10 cm), se ejecutó la ecuación 2 (Lozada *et al.*, 2011a):

$$\text{Sot} = \text{As} (\%) + \text{Fs} (\%) \quad (\text{Ec. 2})$$

Donde:

As (%) = abundancia en sotobosque relativa

Fs (%) = frecuencia en sotobosque relativa.

Posteriormente se calculó un Índice de Importancia Ampliado (IIA) según la ecuación 3 (Lozada *et al.*, 2011a):

$$\text{IIA} = \text{IVI} + \text{Sot} \quad (\text{Ec. 3})$$

En este índice se realizó una transformación porcentual con la ecuación 4:

$$\text{IIA}\% = (\text{IIA} \times 100) / 500 \quad (\text{Ec. 4})$$

Se realizó una estimación de la biomasa, utilizando la ecuación 5 (Brown *et al.*, 1989) correspondiente al bosque húmedo tropical:

$$Y = 38,49 - 11,788 (d) + 1,193 (d^2) \quad (\text{Ec. 5})$$

Donde:

Y = peso del individuo (kg);

d = dap (cm)

La diversidad fue evaluada a través del Índice de Shannon-Wiener ( $H'$ ) y el Alfa de Fisher ( $\alpha$ ), de acuerdo a las ecuaciones 6 y 7:

$$H' = - \sum \{p_i * \ln(p_i)\} \quad (\text{Ec. 6})$$

Donde:

$p_i$  = N° individuos de una especie / total de individuos de la parcela (Magurran, 1988).

$$S = \alpha \ln [1 + N/\alpha] \quad (\text{Ec. 7})$$

Donde:

S = número de especies en la parcela

N = total de individuos en la parcela (Fisher *et al.*, 1943, citado por Ter Steege *et al.*, 2003; Zent y Zent, 2004; para hacer estos cálculos se utilizó una sub-rutina disponible en <http://www.bio.uu.nl/~herba/Guyana/ATDN/pagina5.html>).

Se realizó un análisis de abundancia en cada categoría diamétrica y se calculó el Índice Uhl-Murphy (IUM) de acuerdo a la ecuación 8; este valor refleja la dominancia de individuos gruesos o delgados en la parcela (Uhl y Murphy, 1981):

$$\text{IUM} = (\text{Número de Individuos con dap} \geq 10 \text{ cm}) / (\text{Número de Individuos con dap} \geq 20 \text{ cm}) \quad (\text{Ec. 8})$$

Para evaluar el suelo se abrió una calicata, se identificaron los horizontes y en cada uno se tomaron muestras que fueron secadas al aire y se trituraron, para luego ser pasadas por un tamiz de 2 mm con el

objeto de separar el esqueleto grueso. Luego fueron sometidas a los siguientes análisis: determinación de partículas por tamaño (método de Bouyoucos); pH (determinación en agua, relación 1:1 y utilizando el método potenciométrico); materia orgánica (MO%; método de Walkley y Black); nitrógeno total (NT %; método Micro – Kjeldahl); fósforo (P; método colorimétrico con Vanadato-Molibdato); sodio-Na, potasio-K, calcio-Ca, magnesio-Mg y hierro-Fe (espectrofotómetro de absorción atómica, con solución extractora Carolina del Norte); aluminio intercambiable (Cloruro de Potasio). Estos análisis fueron ejecutados en el Laboratorio de Suelos de la Facultad de Agronomía de la UCV en Maracay, estado Aragua.

### 3. Resultados y discusión

#### 3.1 Composición florística y estructura

Las parcelas evaluadas pertenecen a una Faciación de *Mora excelsa*, debido a la dominancia de esta especie. A ello contribuye el extraordinario porte de los árboles de Mora, su abundancia y alta regeneración. Por lo tanto, prevalece desde el sotobosque hasta el dosel. El cuadro 1 muestra el resultado del levantamiento del IIA, con las 25 especies más importantes en una parcela representativa (bv12) del bosque estudiado. El cuadro 2 presenta un resumen de los valores de IIA, para las especies más importantes en todas las parcelas, y Lozada *et al.*

**Cuadro 1.** Resultados del Índice de Importancia Ampliado (IIA) en la parcela “bv12”.

| Tipo | Especie                           | Ae (ind) | Ae (%) | De (m <sup>2</sup> /ha) | De (%) | Fe (%) | IVI   | As (ind) | As (%) | Fs (%) | Sot   | IIA   | IIA (%) |
|------|-----------------------------------|----------|--------|-------------------------|--------|--------|-------|----------|--------|--------|-------|-------|---------|
| Sup  | <i>Mora excelsa</i>               | 213      | 55,8   | 24,07                   | 81,8   | 11,7   | 149,3 | 515      | 24,6   | 4      | 3,1   | 177,0 | 35,4    |
| Sup  | <i>Inga umbellifera</i>           | 25       | 6,5    | 0,35                    | 1,2    | 8,8    | 16,6  | 7        | 0,3    | 3      | 2,3   | 19,2  | 3,8     |
| Sup  | <i>Carapa guianensis</i>          | 18       | 4,7    | 1,26                    | 4,3    | 7,3    | 16,3  | 1        | 0,0    | 1      | 0,8   | 17,1  | 3,4     |
| Sup  | <i>Pterocarpus officinalis</i>    | 18       | 4,7    | 0,97                    | 3,3    | 8,8    | 16,8  | 0        | 0,0    | 0      | 0,0   | 16,8  | 3,4     |
| Sup  | <i>Brownea coccinea</i>           | 19       | 5,0    | 0,22                    | 0,7    | 7,3    | 13,0  | 15       | 0,7    | 3      | 2,3   | 16,1  | 3,2     |
| Sup  | <i>Clathrotropis brachypetala</i> | 11       | 2,9    | 0,22                    | 0,8    | 6,6    | 10,2  | 7        | 0,3    | 4      | 3,1   | 13,7  | 2,7     |
| Sup  | <i>Eschweilera subglandulosa</i>  | 3        | 0,8    | 0,28                    | 1,0    | 2,2    | 4,0   | 5        | 0,2    | 4      | 3,1   | 7,3   | 1,5     |
| Sup  | <i>Pentaclethra macroloba</i>     | 9        | 2,4    | 0,35                    | 1,2    | 3,6    | 7,2   | 0        | 0,0    | 0      | 0,0   | 7,1   | 1,4     |
| Sup  | <i>Trichilia lepidota</i>         | 3        | 0,8    | 0,05                    | 0,2    | 2,2    | 3,2   | 13       | 0,6    | 4      | 3,1   | 6,9   | 1,4     |
| Sup  | <i>Inga punctata</i>              | 4        | 1,1    | 0,10                    | 0,3    | 2,9    | 4,3   | 4        | 0,2    | 2      | 1,6   | 6,0   | 1,2     |
| Sup  | <i>Brosimum alicastrum</i>        | 1        | 0,3    | 0,01                    | 0,0    | 0,7    | 1,0   | 33       | 1,6    | 4      | 3,1   | 5,7   | 1,1     |
| Sup  | <i>Chrysophyllum argenteum</i>    | 5        | 1,3    | 0,08                    | 0,3    | 3,6    | 5,2   | 0        | 0,0    | 0      | 0,0   | 5,2   | 1,0     |
| Sup  | <i>Protium neglectum</i>          | 2        | 0,5    | 0,19                    | 0,6    | 1,4    | 2,6   | 3        | 0,1    | 3      | 2,3   | 5,0   | 1,0     |
| Sup  | <i>Licania densiflora</i>         | 2        | 0,5    | 0,04                    | 0,1    | 1,4    | 2,1   | 10       | 0,5    | 3      | 2,3   | 4,9   | 1,0     |
| Sup  | <i>Drypetes variabilis</i>        | 3        | 0,8    | 0,03                    | 0,1    | 2,2    | 3,1   | 2        | 0,1    | 2      | 1,6   | 4,7   | 0,9     |
| Sot  | <i>Adiantum petiolatum</i>        | 0        | 0,0    | 0,00                    | 0,0    | 0,0    | 0,0   | 1055     | 50,5   | 4      | 3,1   | 53,6  | 10,7    |
| Sot  | <i>Rinorea riana</i>              | 0        | 0,0    | 0,00                    | 0,0    | 0,0    | 0,0   | 111      | 5,3    | 4      | 3,1   | 8,4   | 1,7     |
| Sot  | <i>Faramea torquata</i>           | 0        | 0,0    | 0,00                    | 0,0    | 0,0    | 0,0   | 16       | 0,8    | 4      | 3,1   | 3,9   | 0,8     |
| Sot  | <i>Ischnosiphon arouma</i>        | 0        | 0,0    | 0,00                    | 0,0    | 0,0    | 0,0   | 20       | 1,0    | 2      | 1,6   | 2,5   | 0,5     |
| Sot  | <i>Heliconia sp.</i>              | 0        | 0,0    | 0,00                    | 0,0    | 0,0    | 0,0   | 26       | 1,2    | 1      | 0,8   | 2,0   | 0,4     |
| Tre  | <i>Petrea volubilis</i>           | 0        | 0,0    | 0,00                    | 0,0    | 0,0    | 0,0   | 61       | 2,9    | 4      | 3,1   | 6,0   | 1,2     |
| Tre  | <i>Hylenaea comosa</i>            | 1        | 0,3    | 0,01                    | 0,0    | 0,7    | 1,0   | 6        | 0,3    | 3      | 2,3   | 3,6   | 0,7     |
| Tre  | <i>Uncaria guianensis</i>         | 4        | 1,1    | 0,06                    | 0,2    | 1,4    | 2,7   | 0        | 0,0    | 0      | 0,0   | 2,7   | 0,5     |
| Tre  | <i>Serjania atrolineata</i>       | 0        | 0,0    | 0,00                    | 0,0    | 0,0    | 0,0   | 19       | 0,9    | 2      | 1,6   | 2,5   | 0,5     |
| Tre  | <i>Maripa paniculata</i>          | 1        | 0,3    | 0,01                    | 0,0    | 0,7    | 1,0   | 3        | 0,1    | 1      | 0,8   | 1,9   | 0,4     |
|      | TODAS LAS ESPECIES                | 382      | 100,0  | 29,45                   | 100,0  | 99,6   | 300,0 | 2090     | 100,0  | 129    | 100,0 | -     | -       |

Abreviaturas: Se presentan las especies más importantes de cada tipo: “Sup”, aparecen en todos los estratos (15 especies); “Sot”, exclusivas de sotobosque (5 especies); “Tre”, trepadoras (5 especies). Otras abreviaturas: Ae (abundancia estructural absoluta, individuos: “ind”); Ae (abundancia estructural relativa, %); De (dominancia estructural absoluta, m<sup>2</sup>/ha); De (dominancia estructural relativa, %); Fe (frecuencia estructural,%); IVI (índice de valor de importancia); As (abundancia absoluta en sotobosque, ind); As (abundancia relativa en sotobosque, %); Fs (frecuencia en sotobosque, %); Sot (valor de importancia del sotobosque); IIA (índice de importancia ampliado absoluto); IIA (índice de importancia ampliado relativo, %).

**Cuadro 2.** Resumen del Índice de Importancia Ampliado en las parcelas evaluadas.

| FV  | Especie  | bv11  | bv12  | bv13  | Promedio |
|-----|--|-------|-------|-------|----------|
| Sup | <i>Mora excelsa</i> Benth.   | 33,55 | 35,39 | 33,43 | 34,13    |
| Sup | <i>Carapa guianensis</i> Aubl.   | 4,18  | 3,42  | 7,15  | 4,92     |
| Sup | <i>Pterocarpus officinalis</i> Jacq.                                     | 4,55  | 3,36  | 3,01  | 3,64     |
| Sup | <i>Clathrotropis brachypetala</i> (Tul.) Kleinhoonte                     | 3,12  | 2,74  | 4,48  | 3,45     |
| Sup | <i>Inga umbellifera</i> (Vahl) Steud.                                    | 2,78  | 3,84  | 3,38  | 3,33     |
| Sup | <i>Brownea coccinea</i> Jacq.  | 3,01  | 3,21  | 3,21  | 3,14     |
| Sup | <i>Eschweilera subglandulosa</i> (Steud. ex O. Berg) Miers               | 0,58  | 1,46  | 1,97  | 1,34     |
| Sup | <i>Trichilia lepidota</i> subsp <i>leucastera</i> (Sandwith) T. D. Penn. | 1,46  | 1,38  | 1,14  | 1,33     |
| Sup | <i>Drypetes variabilis</i> Uittien                                       | 1,57  | 0,95  | 1,05  | 1,19     |
| Sup | <i>Eschweilera parviflora</i> (Aubl.) Miers                              | 1,02  | 0,88  | 1,34  | 1,08     |
| Sot | <i>Adiantum petiolatum</i> Desv.   | 10,72 | 10,72 | 13,82 | 11,75    |
| Sot | <i>Rinorea</i> cfr. <i>riana</i> Kuntze                                  | 1,15  | 1,68  | 1,21  | 1,35     |
| Sot | <i>Faramea torquata</i> Müll. Arg.                                       | 0,42  | 0,77  | 0,61  | 0,60     |
| Sot | <i>Ischnosiphon arouma</i> (Aubl.) Körn.                                 | 0,98  | 0,50  | 0,20  | 0,56     |
| Sot | <i>Bactris maraja</i> Mart.  | 0,68  | 0,27  | 0,36  | 0,44     |
| Tre | <i>Petrea volubilis</i> Turcz.   | 1,02  | 1,20  | 0,64  | 0,95     |
| Tre | <i>Machaerium quinatum</i> (Aubl.) Sandw.                                | 0,94  | 0,35  | 0,58  | 0,63     |
| Tre | <i>Hylенаea comosa</i> (Sw.) Miers                                       | 0,35  | 0,72  | 0,40  | 0,49     |
| Tre | <i>Stizophyllum riparium</i> (Kunth) Sandw.                              | 0,49  | 0,34  | 0,54  | 0,46     |
| Tre | <i>Maripa paniculata</i> Barb. Rodr.                                     | 0,42  | 0,38  | 0,22  | 0,34     |

Abreviaturas: "Sup", aparecen en todos los estratos (88 especies); "Sot", exclusivas de sotobosque (14 especies); "Tre", trepadoras (22 especies).

(2011b) reportan todas las especies encontradas en dicho levantamiento.

En general, el BM tiene un dosel alto (mayor a 25 m), se presenta en valles estrechos y en la parte baja de algunas colinas (con pendientes muy suaves). Son siempreverdes y la cobertura es mayor a 80%. Son frecuentes los árboles emergentes de *M. excelsa* que llegan hasta 40 m de altura. El dosel generalmente ocupa entre 15 y 30 m, con una cobertura entre 60 y 80%, dominado por *M. excelsa*, que es acompañada por *Carapa guianensis* y *Pterocarpus officinalis*. El estrato intermedio se ubica entre 5 y 15 m, posee entre 30 y 50% de cobertura, nuevamente está dominado por *M. excelsa* y frecuentemente se acompaña por árboles bajos de *Clathrotropis brachypetala*, *Inga umbellifera*, *Brownea coccinea*, *Eschweilera subglandulosa*, *Trichilia lepidota* y *Drypetes variabilis*.

La existencia de bosques casi puros de mora ha sido reportada en otros trabajos. Beard (1946) señala que existe una Faciación de *M. excelsa* en

bosques de Trinidad, dentro de la Asociación *Carapa-Eschweilera*, y Fanshawe (1952) la consideró como una "Consociación", en Bosques de Pantano de Guyana; los resultados del presente trabajo coinciden con el último autor en cuanto a las especies que caracterizan a este tipo de bosque. Esto concuerda con los denominados "bosques oligárquicos" que se han reportado en lugares donde existen limitantes en el suelo (Schulz 1960, citado por Boom, 1986; Peters *et al.*, 1989). Conviene destacar que Aserradero Hermanos Hernández (1992) y Comafor (1995) reportan a *Mora* sp. como la especie más abundante, en sus unidades de manejo, con abundancias promedio de 12,3 y 6,3 ind/ha, respectivamente (árboles con dap mayor a 40 cm). *Pterocarpus officinalis* es la tercera especie más importante en este trabajo y es la segunda en los resultados obtenidos por Van Andel (2003) en BM de Guyana.

Torti *et al.* (2001) han señalado que la dominancia de Mora ocurre por la dificultad para el es-



tablecimiento de otras especies, debido a la abundantísima regeneración de *M. excelsa* y a la gruesa capa de hojarasca de esta especie, que impide que otras semillas lleguen al suelo y puedan germinar.

Un aspecto peculiar de esta comunidad es que el sotobosque es bastante homogéneo. Se estima que no hay condiciones muy favorables para el establecimiento de otras especies. Pero, existe una considerable cantidad de individuos de *Adiantum petiolatum*. Este pequeño helecho también se presenta en otros sectores, pero con baja abundancia. Por lo tanto, parece estar muy bien adaptado a las condiciones particulares de esta faciación y su Abundancia Relativa supera a la de *M. excelsa*. Una situación parecida fue reportada en Guyana; Van Andel (2003) encontró que las plántulas de *Adiantum latifolium* superan a las de *M. excelsa*. Page (2002) indica que la mayoría de los helechos pudieran tener sustancias alelopáticas que inhiben el desarrollo de otras plantas. Se intuye que podría haber una relación mutualística entre *Mora* spp. y *Adiantum* spp. que amerita investigaciones más detalladas.

Otro elemento que se debe destacar es que, a pesar de los reportes que indican la alta frecuencia de lianas asociadas a los árboles más altos y corpulentos del dosel (Lozada *et al.*, 2011a), los BM tienen la menor presencia de trepadoras en todo el sector (Cuadro 3). *M. excelsa* parece reunir las características que evitan el ataque de trepadoras (Van Der Heijden *et al.*, 2008): alta tasa de crecimiento diametral, individuos juveniles con tallos flexibles,

**Cuadro 3.** Importancia de las Lianas en las parcelas evaluadas y comparación con otras parcelas del mismo sector.

| Parcela          | IIA% Lianas |
|------------------|-------------|
| bv11             | 5,60        |
| bv12             | 6,65        |
| bv13             | 4,41        |
| Promedio         | 5,55        |
| <sup>1</sup> bml | 6,39        |
| <sup>1</sup> bv2 | 7,47        |
| <sup>1</sup> bmc | 7,87        |
| <sup>1</sup> bbl | 9,39        |

(Fuente: <sup>1</sup>Lozada, 2008).

hojas grandes, troncos libres de grandes ramas, corteza lisa e individuos adultos de gran altura. En todo caso, las lianas más importantes en estos bosques son *Petrea volubilis* y *Machaerium quinatum*.

El cuadro 4 indica que la densidad oscila entre 370 y 394 ind/ha, el área basal alrededor de 30 m<sup>2</sup>/ha y la biomasa entre 348 y 365 t/ha. Con respecto a la diversidad, los resultados presentados en el cuadro 5 muestran unos valores promedio de 2,03 en H', 11,2 en  $\alpha$ , 40 especies/ha (dap  $\geq$  10 cm) y 85 especies/ha (incluyendo sotobosque). También es importante señalar que la riqueza en sotobosque generalmente duplica a la encontrada en los estratos superiores; esto reafirma la importancia del levantamiento de individuos de todas las formas de vida (con dap < 10 cm), tal y como lo destacan Gentry y Dodson (1987) en otros bosques húmedos tropicales.

Al considerar los resultados estructurales junto con los de Finol (1992) y Van Andel (2003), y comparar con los de Lozada *et al.* (2007), se deduce que en las parcelas censadas en este trabajo la densidad es más baja y el área basal es más alta que en las colinas y lomas circundantes.

Esto puede significar una mayor estabilidad y eficiencia ecológica. Los valores de diversidad florística son similares a los señalados por Finol (1992), ligeramente más altos que los reportados por Van Andel (2003) en bosques de mora de Guyana, pero son considerablemente más bajos que los encontrados en las lomas y colinas de los alrededores. Se interpreta que esto último puede ocurrir debido a una combinación de efectos como la enorme dominancia ejercida por *M. excelsa* y por los helechos, y las inundaciones ocasionales, todo lo cual puede representar obstáculos para el establecimiento y desarrollo de otras especies.

### 3.2 Condiciones edáficas

En cuanto a los suelos, se indicó anteriormente que los BM se presentan desde los valles estrechos (parcelas bv1) hasta la parte baja de colinas con pendientes muy suaves (parcelas hc3). En los valles (bv1) hay cauces bien definidos, se cree que puede haber inundaciones temporales y de poca profundidad. Los levantamientos fueron realizados en época seca, pero se observó agua freática a 1,3 m de profundidad. El color del suelo varía desde marrón en la superficie hasta gris claro en la profundidad;

**Cuadro 4.** Características estructurales en los levantamientos realizados y comparación con otros estudios que utilizaron parcelas de 1 ha. Individuos con dap  $\geq$  10 cm.

| Parcela  | Abundancia (ind/ha) | Dominancia (m <sup>2</sup> /ha) | Biomasa (t/ha) |
|--|---------------------|---------------------------------|----------------|
| bv11   | 394                 | 30,7                            | 362,1          |
| bv12   | 382                 | 29,5                            | 348,1          |
| bv13   | 371                 | 30,7                            | 364,9          |
| <b>Promedio</b>                                | 382,3               | 30,3                            | 358,4          |
| Parcelas de <i>M. gonggrijpii</i> <sup>1</sup> | 443                 | 32,2                            | -              |
| <i>M. excelsa</i> en Guyana <sup>2</sup>       | 321                 | 33,7                            | -              |
| Colinas y Lomas, RFI <sup>3</sup>              | 503                 | 24,9                            | 269,8          |

(Fuente: <sup>1</sup>Finol, 1992; <sup>2</sup>Van Andel, 2003; <sup>3</sup>Lozada *et al.*, 2007).

**Cuadro 5.** Resultados de diversidad y comparación con otros estudios que utilizaron parcelas de 1 ha.

| Parcela  | H <sup>a</sup> | $\alpha^a$ | Riqueza <sup>a</sup> | Riqueza <sup>b</sup> |
|--|----------------|------------|----------------------|----------------------|
| bv11   | 2,07           | 10,7       | 39                   | 84                   |
| bv12   | 2,06           | 12,4       | 43                   | 91                   |
| bv13   | 1,97           | 10,6       | 38                   | 79                   |
| <b>Promedio</b>                                | 2,03           | 11,2       | 40                   | 85                   |
| Parcelas de <i>M. gonggrijpii</i> <sup>1</sup> | 2,51           | 10,3       | 39                   | -                    |
| <i>M. excelsa</i> en Guyana <sup>2</sup>       | 1,88           | 7,4        | 31                   | 102                  |
| Colinas y Lomas, RFI <sup>3</sup>              | 3,10           | 22,8       | 71                   | 110                  |

<sup>a</sup>individuos con dap  $\geq$  10 cm. <sup>b</sup>incluye sotobosque. H': índice de Shannon-Wiener;  $\alpha$ : Alfa de Fisher. (Fuente: <sup>1</sup>Finol, 1992; <sup>2</sup>Van Andel, 2003; <sup>3</sup>Lozada *et al.*, 2007).

estos suelos tienen la menor cantidad de arcilla y la mayor cantidad de limo de todo el sector (Cuadro 6). Se estima que las inundaciones contribuyen a lavar parte del material arcilloso.

El pH es extremadamente ácido (< 4,5), y las concentraciones de nutrientes son muy bajas (P, N, K, Na, Ca y Mg). Esto es la consecuencia de un proceso de lavado de bases muy intenso, que se ha desarrollado durante millones de años y que ha sido ampliamente reportado para varios sectores del Escudo Guayanés y la Amazonía (Jordan, 1982; Franco, 1988; Dezzio y Fölster, 1994; Fölster *et al.*, 2001). Sin embargo, los suelos francos y las inundaciones muy temporales generan condiciones apropiadas para la descomposición de la materia orgánica y ello se refleja en valores bajos a medio en la relación C/N (7-11). El Al y Fe están en concentraciones tóxicas y eso puede tener efectos adversos que ameritan adaptaciones por parte de *M. excelsa*.

Estas características edáficas son similares a las reportadas por Fanshawe (1952) en Guyana. De igual forma, Van Andel (2003) señala que estos bosques están bajo la influencia de aguas oscuras; este aspecto y la elevada presencia de *Carapa guianensis* conducen a que estas comunidades pueden ser consideradas en el tipo de várzea estacional (clasificación de Prance, 1979). Por otra parte, Ter Steege (1994) también señala que *M. excelsa* está positivamente asociada con características hidromórficas como la gleización y el moteo.

Sin embargo, se aprecia que hacen falta estudios más detallados para explicar las adaptaciones que permiten el gran desarrollo (altura y biomasa) que alcanzan los BM, en suelos donde se combinan diferentes condiciones adversas: la inundación que causa estrés severo por deficiencia de oxígeno en la zona de las raíces, la gleización, la fuerte acidez, la escasez de nutrientes y la presencia de Al en

**Cuadro 6.** Características de los suelos, a partir de muestras obtenidas en calcatas y comparación con otras parcelas del mismo sector.

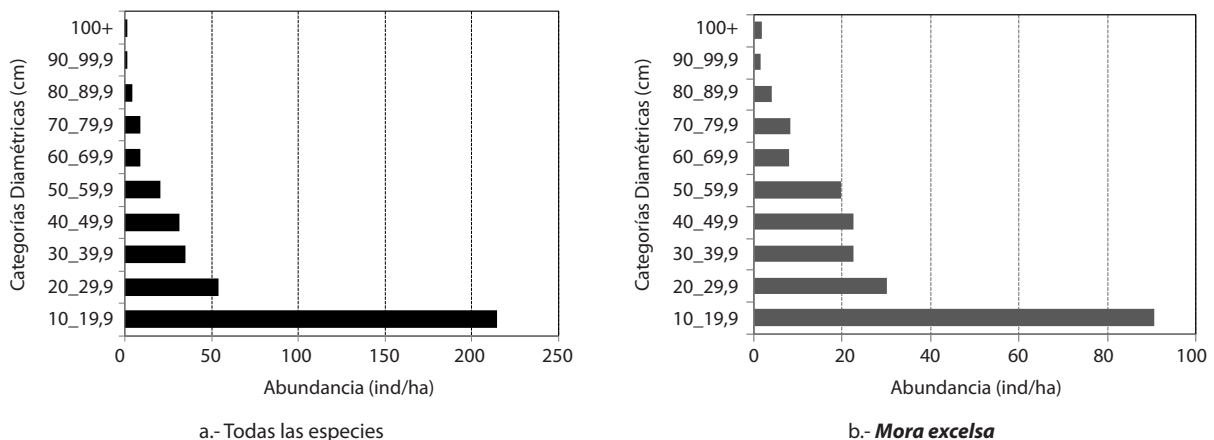
| Parc             | Prof   | CodColor | Mot | CodMot   | A  | L  | a  | pH  | P  | N   | CO  | C/N  | MO  | K    | Na  | Ca  | Mg  | Al  | H   | CICE | SAI | SB | Ca/Al | Fe  |
|------------------|--------|----------|-----|----------|----|----|----|-----|----|-----|-----|------|-----|------|-----|-----|-----|-----|-----|------|-----|----|-------|-----|
| bmc <sup>1</sup> | —      | —        | —   | —        | 35 | 12 | 53 | 3,6 | 7  | 0,1 | 1,3 | 14,1 | 2,2 | 0,05 | 0,1 | 0,2 | 0,2 | 0,7 | 0,7 | 2,0  | 38  | 31 | 0,3   | 498 |
| bml <sup>1</sup> | —      | —        | —   | —        | 41 | 22 | 37 | 4,1 | 6  | 0,1 | 1,2 | 16,9 | 2,1 | 0,08 | 0,3 | 0,3 | 0,2 | 0,9 | 0,3 | 2,0  | 46  | 41 | 0,3   | 125 |
| bv1              | 0_15   | 10YR5/3  |     |          | 10 | 43 | 47 | 3,4 | 12 | 0,1 | 1,2 | 10,7 | 2,1 | 0,08 | 0,2 | 0,4 | 0,4 | 0,7 | 0,4 | 2,3  | 32  | 51 | 0,6   | 31  |
| bv1              | 15_55  | 10YR5/3  | 20  | 2,5Y5/6  | 22 | 27 | 51 | 4,2 | 3  | 0,0 | 0,3 | 8,6  | 0,6 | 0,01 | 0,2 | 0,3 | 0,1 | 1,3 | 0,2 | 2,2  | 61  | 29 | 0,2   | 540 |
| bv1              | 55_130 | 2,5Y7/1  | 40  | 10YR5/6  | 22 | 21 | 57 | 4,4 | 5  | 0,0 | 0,2 | 7,3  | 0,3 | 0,04 | 0,2 | 0,3 | 0,5 | 0,8 | 0,2 | 2,0  | 38  | 53 | 0,4   | 106 |
| hc3              | 0_10   | 10YR4/3  |     |          | 22 | 13 | 65 | 3,5 | 10 | 0,2 | 2,3 | 14,6 | 3,9 | 0,04 | 0,3 | 0,7 | 0,2 | 1,0 | 0,6 | 2,8  | 35  | 43 | 0,7   | 822 |
| hc3              | 10_40  | 7,5YR5/6 |     |          | 46 | 15 | 39 | 3,9 | 2  | 0,1 | 1,0 | 12,5 | 1,7 | 0,00 | 0,2 | 0,3 | 0,5 | 0,4 | 0,4 | 1,9  | 21  | 57 | 0,8   | 201 |
| hc3              | 40_180 | 2,5YR4/4 | 20  | 7,5YR5/4 | 52 | 31 | 17 | 4,0 | 0  | 0,0 | 0,5 | 19,6 | 0,8 | 0,01 | 0,3 | 0,6 | 0,1 | 1,0 | 0,2 | 2,2  | 46  | 45 | 0,6   | 65  |

(Fuente: <sup>1</sup>Lozada, 2008). Abreviaturas y unidades: Parc (Parcela); Prof (Profundidad, cm); CodColor (Código del Color); Mot (Moteo,%); CodMot (Código de Color del Moteo); A (arcilla,%); L (limo,%); a (arena,%); P (Fósforo, ppm); N (Nitrógeno total,%); CO (Carbono Orgánico,%); C/N (Relación Carbono/Nitrógeno); MO (Materia Orgánica,%); K (Potasio); Na (Sodio); Ca (Calcio); Mg (Magnesio); Al (Aluminio intercambiable); H (Hidrógeno intercambiable); CICE (Capacidad de Intercambio Catiónico Efectiva); K, Na, Ca, Mg, Al, H y CICE (cmol/kg de suelo); SAI (Saturación por Aluminio, %); SB (Saturación de Bases, %); Ca/Al (Relación Calcio/Aluminio); Fe (Hierro, ppm).

concentraciones tóxicas. Los colores grises están vinculados a procesos de gleización, debido a la inundación o altos niveles freáticos que generan la pérdida de óxidos de Fe (Franco, 1988). Cornforth (1970) encontró que en los BM las raíces fisiológicamente activas se restringen a la capa de hojarasca y a un horizonte de suelo con profundidad entre 5 y 8 cm. Torti *et al.* (1997) señalan que esta especie forma micorrizas vesículo-arbusculares. Puede que esta simbiosis contribuya a contrarrestar el efecto del Al (Cardoso y Kuyper, 2006), pero deben desarrollarse investigaciones más puntuales sobre estos aspectos.

### 3.3 Potencial productivo de los bosques de mora

De acuerdo a la estructura diamétrica de todos los individuos levantados (Figura 2a), se observa una distribución piramidal que es típica de comunidades forestales tropicales maduras. Se puede observar que existen hasta 80 ind/ha con dap mayor a 40 cm. La figura 2b muestra la estructura diamétrica de *M. excelsa*. El comportamiento es similar, con una forma piramidal regular, lo cual indica que son poblaciones vigorosas, con una amplia base, sin dificultades para la regeneración y desarrollo. Hay un



**Figura 2.** Estructura diamétrica para los individuos con dap ≥ 10 cm.



cierto paralelismo entre esta estructura diamétrica y la de todas las especies (Figura 2a); esto se debe a que *M. excelsa* representa un 55% de la abundancia total en estas parcelas.

La cantidad de individuos con dap mayor a 40 cm es el doble de lo registrado en las colinas y lomas (Lozada *et al.*, 2007) y puede significar una alta probabilidad de éxito en el paso de los juveniles a las categorías diamétricas superiores. El porcentaje de individuos con dap mayor a 70 cm es 4,4%, lo cual es bastante superior al valor de 1-2% que se encuentra en bosques de tierra firme (Zent y Zent, 2004). Así mismo, el Índice Uhl-Murphy es 2,3, confirmando que estos bosques poseen una muy buena base poblacional con individuos juveniles que garantizan la restauración del ecosistema ante una perturbación (Uhl y Murphy, 1981).

Luego, se estima que la Mora tiene un alto poder de recuperación. Dicho en otras palabras: “donde se tumba Mora, crece Mora”. El cuadro 7 mues-

tra los datos de bosques de mora aprovechados; después de 6-9 años, estos bosques ya tienen 52 ind/ha de Mora y 62 ind/ha de *Alexa imperatricis*, *Catostemma commune* y *Protium decandrum* (dap  $\geq$  10 cm), que pueden constituir una buena base para su futura cosecha. Merece destacarse que *A. imperatricis* tiene una presencia ínfima en los bosques de mora ubicados en valle (parcelas bv1, Cuadro 2); pero en estos bosques de colinas bajas, tiene una presencia bien importante, parece tener un comportamiento de pionera tardía y con ello es favorecida por la intervención.

La madera de Mora es apta para construcciones pesadas de todo tipo, que incluyen puentes, pisos industriales y durmientes de ferrocarril (Bell, 1971). Sin embargo, debido a su dureza y dificultad para trabajar, las empresas concesionarias de Venezuela consideran que su valor comercial varía entre bajo y alto (Intecmaca, 1989; Aserradero Hermanos Hernández, 1992; Comafor, 1995). En

**Cuadro 7.** Abundancia y dominancia de especies comerciales, en bosques de mora, después del aprovechamiento (individuos con dap  $\geq$  10 cm).

| Edad (años) | Parcela  | Especie                   | Abundancia (ind/ha) | Dominancia (m <sup>2</sup> /ha) |
|-------------|----------|---------------------------|---------------------|---------------------------------|
| 6           | hc31     | <i>Mora excelsa</i>       | 58                  | 4,22                            |
|             |          | <i>Alexa imperatricis</i> | 13                  | 0,88                            |
|             |          | <i>Catostemma commune</i> | 20                  | 1,47                            |
|             |          | <i>Protium decandrum</i>  | 6                   | 0,28                            |
| 6           | hc32     | <i>Mora excelsa</i>       | 71                  | 5,08                            |
|             |          | <i>Alexa imperatricis</i> | 23                  | 1,52                            |
|             |          | <i>Catostemma commune</i> | 11                  | 0,34                            |
|             |          | <i>Protium decandrum</i>  | 4                   | 0,09                            |
| 6           | hc33     | <i>Mora excelsa</i>       | 19                  | 3,54                            |
|             |          | <i>Alexa imperatricis</i> | 63                  | 2,84                            |
|             |          | <i>Catostemma commune</i> | 6                   | 0,33                            |
|             |          | <i>Protium decandrum</i>  | 12                  | 0,19                            |
| 9           | hc14     | <i>Mora excelsa</i>       | 60                  | 6,46                            |
|             |          | <i>Alexa imperatricis</i> | 72                  | 2,90                            |
|             |          | <i>Catostemma commune</i> | 2                   | 0,19                            |
|             |          | <i>Protium decandrum</i>  | 14                  | 0,17                            |
| -           | PROMEDIO | <i>Mora excelsa</i>       | 52                  | 4,83                            |
|             |          | <i>Alexa imperatricis</i> | 43                  | 2,04                            |
|             |          | <i>Catostemma commune</i> | 10                  | 0,58                            |
|             |          | <i>Protium decandrum</i>  | 9                   | 0,18                            |
|             |          | TOTAL                     | 114                 | 7,63                            |

los bosques donde esa especie es dominante puede haber más de 20 ind/ha que superan un diámetro mínimo de cortabilidad (dmc) de 60 cm (Figura 3b). Esta tasa de explotación sería muy intensa (Sist *et al.*, 2003) y puede generar una sucesión vegetal dominada por especies pioneras, sin valor comercial, que retrasaría la recuperación de la Mora. Los BM aprovechados, que fueron evaluados, poseen un promedio de 7 tocones/ha.

Los BM aprovechados (6 a 9 años de edad) poseen un área basal mayor a 7 m<sup>2</sup>/ha en especies con valor comercial. Estos bosques aprovechados están en las partes bajas de las colinas, lejos de los cauces (donde la dominancia de Mora es mayor), porque las leyes prohíben el aprovechamiento en las zonas protectoras de los ríos. Ecológicamente, estos sitios presentan condiciones favorables para el establecimiento de otras especies con maderas valiosas como *Alexa imperatricis*, *Catostemma commune* y *Protium decandrum*. Finol (1992) indica que con la Mora podrían aplicarse métodos silviculturales basados en el manejo de la regeneración natural y mediante plantaciones en fajas de enriquecimiento. Pero, deberán realizarse las investigaciones correspondientes para determinar los ciclos de corta más apropiados para estos ecosistemas.

Por otra parte, la Mora presenta pudrición dentro del fuste. Esto fue reportado por Marshall (1939) en bosques de Trinidad y Tobago. De acuerdo a Bell (1971), en ese país se encuentra que están huecos 14% de los árboles de Mora (dap ≥ 40 cm). Molina y Lacruz (1987) evaluaron esa afección y la determinaron en 55% de los individuos (dap ≥ 40 cm), en el Lote Boscoso San Pedro, Venezuela. Holmquist (1990) indica que esta enfermedad se debe al hongo *Fulvifomes spadiceus* (Berk.) Holmquist, pero Raymundo (1993) encontró infección por *Phellinus melanoporus* (Mont.), *P. fastuosus* (Lév.) Singer y *Fomes durissimus* Lloyd. Es curioso que esta enfermedad afecte a tan pocos individuos en los países vecinos. De hecho, la Mora representó un 20% del volumen aprovechado en Trinidad a finales de la década de 1960 (Bell, 1971) y un 11% en Guyana en el período 1992-1994 (Hammond *et al.*, 1996). Tal vez por esta razón, aunque es una especie muy abundante, el aprovechamiento de la Mora tiene un promedio de apenas 770 m<sup>3</sup>/año en toda la Guayana Venezolana, en el período 2002-2007 (Minamb, 2005, 2006; Mppa, 2008).

Adicionalmente, es probable que la Mora permita un manejo silvo-pastoril ya que Hardy (1938, citado por Bell, 1971) reporta que la semilla tiene una composición química similar a algunos cereales, con unos contenidos apropiados de almidón, grasas, proteínas y cenizas, que le otorgan potencial como alimento para animales. Bell (1971) estimó una producción de 1.100 semillas/árbol/cosecha. Esta posibilidad debe ser evaluada con cuidado ya que Oatham y Jodham (2002) señalan que una toxina (lectina) impone un límite a la cantidad de semilla que un animal puede comer, por lo que hay una muy baja mortalidad en la regeneración de Mora en los bosques que ella domina.

#### 4. Conclusiones

Los bosques de mora forman comunidades casi puras, que coinciden con los llamados bosques oligárquicos o monodominantes; de hecho la diversidad es 2 en H', 11 en  $\alpha$  y apenas 40 especies/ha (dap ≥ 10 cm). Están presentes en condiciones de suelos oligotróficos y con saturación de humedad. Sin embargo, *M. excelsa* posee una extraordinaria capacidad de regeneración y alta tasa de crecimiento. En estos bosques se encontró un área basal total de hasta 30 m<sup>2</sup>/ha, pero *M. excelsa* posee un 34% del índice de importancia y esto es casi diez veces más alto que la segunda especie más importante. Los BM aprovechados de 6-9 años poseen más de 110 ind/ha (dap ≥ 10 cm) de especies comerciales. Por lo tanto, el aprovechamiento de estas comunidades puede ser sustentable, porque la intervención favorece el establecimiento de *M. excelsa* y de otras especies con demanda en el mercado (*Alexa imperatricis*, *Catostemma commune* y *Protium decandrum*). Sin embargo, deben desarrollarse investigaciones más detalladas para determinar el turno y el método silvicultural más apropiado.

#### 5. Agradecimientos

Se recibió un valioso apoyo logístico, durante los trabajos de campo, de las Empresas Comafor y Ase-radero Hermanos Hernández. La Organización Internacional de las Maderas Tropicales (Oimt, proyecto 094/04S) aportó los recursos financieros para la realización del estudio.

## 6. Referencias bibliográficas

- ASERRADERO HERMANOS HERNÁNDEZ. 1992. *Plan de Ordenación y Manejo Forestal. Unidad C-4 de la Reserva Forestal Imatata*. Upata, Venezuela. s/p
- BEARD, J. 1946. The Mora Forests of Trinidad, British West Indies. *Journal of Ecology* 33(2): 173-192.
- BELL, T. 1971. *Management of the Trinidad Mora forest with special reference to the Matura Forest Reserve*. Trinidad Government Print. Port of Spain, Trinidad and Tobago. 70 p.
- BOOM, B. 1986. A forest inventory in Amazonian Bolivia. *Biotropica* 18(4): 287-294.
- BROWN, S., A. GILLESPIE y A. LUGO. 1989. Biomass estimation methods for tropical forests with applications to forest inventory data. *Forest Science* 35: 881-902.
- CARDOSO, I. y T. KUYPER. 2006. Mycorrhizas and tropical soil fertility. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 116(1-2): 72-84.
- COMAFOR. 1995. *Plan de Ordenación y Manejo Forestal. Unidad C-3, Imatata*. Upata, Venezuela. 956 p.
- CORNFORTH, I. 1970. Leaf-Fall in a Tropical Rain Forest. *Journal of Applied Ecology* 7(3): 603-608.
- CURTIS, J. y R. MCINTOSH. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32: 476-496.
- DEZZEO, N. y H. FÖLSTER. 1994. Los suelos - Ecología de la altiplanicie de la Gran Sabana. *Scientia Guaianae* 4: 45-86.
- EWEL, J., A. MADRIZ y J. TOSI. 1976. *Zonas de Vida de Venezuela*. Ministerio de Agricultura y Cría, Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Caracas, Venezuela. 264 p.
- FANSHAWE, D. 1952. *The vegetation of British Guiana. A preliminary review*. Imperial Forestry Institute. Institute Paper No. 29. University of Oxford. Oxford, England. 96 p.
- FINOL, H. 1992. *Silvicultura de la Mora de Guayana (Mora gonggrijpiti)*. Instituto Forestal Venezolano. Mérida, Venezuela. 77 p.
- FÖLSTER, H., N. DEZZEO y J. PRIESS. 2001. Soil-vegetation relationship in base-deficient premontane moist forest-savanna mosaics of the Venezuelan Guayana. *Geoderma* 104: 95-113.
- FRANCO, W. 1988. Los suelos del Lote Boscoso San Pedro y Reservas Forestales Imatata, Guarapiche y Ticoporo. Trabajo de ascenso para la categoría de Profesor Titular. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 309 p.
- GENTRY, A. y C. DODSON. 1987. Contribution of non-trees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19(2): 149-156.
- HAMMOND, D., S. GOURLET-FLEURY, P. VAN DER HOUT, H. TER STEEGE y V. BROWN. 1996. A compilation of known Guianan timber trees and the significance of their dispersal mode, seed size and taxonomic affinity to tropical rain forest management. *Forest Ecology and Management* 83: 99-116.
- HOLMQUIST, O. 1990. La pudrición del duramen de los árboles en pie en Venezuela. El caso de la Mora de la Guayana. *Revista Forestal Venezolana* 34: 79-98.
- HUBER, O. 1995. Guayana Venezolana - Mapa de Vegetación. CVG - Edelca, Missouri Botanical Garden. Caracas. Escala 1:2.000.000.
- HUBER, O. 2005. Diversity of vegetation types in the Guayana Region: an overview. *Biologiske Skrifter Kongelige Danske Videnskabernes Selskab* 5: 169-188.
- INTECMACA. 1989. *Plan de Ordenación y Manejo Forestal de la Unidad N-5 de la Reserva Forestal Imatata*. Caracas, Venezuela. s/p.
- JORDAN, C. 1982. The nutrient balance of an Amazonian rain forest. *Ecology* 63: 647-654.
- LOZADA, J., J. GUEVARA, P. SORIANO y M. COSTA. 2007. Bosques de colinas y lomas, en la zona central de la Reserva Forestal Imatata, Venezuela. *Revista Forestal Latinoamericana* 22(2): 105-131.
- LOZADA, J. 2008. Sucesión vegetal en bosques aprovechados de la Reserva Forestal Caparo y Reserva Forestal Imatata, Venezuela. Tesis. Doctorado en Biología Vegetal. Universidad de Valencia. Valencia, España. 418 p.
- LOZADA, J., J. GUEVARA, P. SORIANO y M. COSTA. 2011a. The organismic and the continuous approaches applied to phytosociological relationships in a lowland neotropical forest, Venezuela. *Plant Biosystems* 145(Supp): 65-73.
- LOZADA, J., J. GUEVARA, C. HERNÁNDEZ, P. SORIANO y M. COSTA. 2011b. Los bosques de la zona central de la Reserva Forestal Imatata, Estado Bolívar, Venezuela. *BioLlania* 10: 47-62.
- MAGURRAN, A. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Croom and Helm. London, United Kingdom. 179 p.
- MARN-UCV. 2003. *Bases Técnicas para el Ordenamiento Territorial de la Reserva Forestal Imatata*. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 283 p.
- MARSHALL, R. 1939. *Silviculture of the trees of Trinidad and Tobago, British West Indies*. Oxford. London. 247 p.

- MINAMB. 2005. *Anuario estadísticas forestales. Años 2002/2003/2004*. Ministerio del Ambiente. Caracas, Venezuela. s/p.
- MINAMB. 2006. *Anuario estadísticas forestales. Año 2005*. Ministerio del Ambiente. Caracas, Venezuela. s/p.
- MOLINA, M. y R. LACRUZ. 1987. Estudio preliminar de defectos internos en Mora (*Mora gonggrijpii*). Unidad II del Lote Boscoso San Pedro. Trabajo especial de grado. Escuela de Ingeniería Forestal, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 81 p.
- MPPA. 2008. *Anuario estadísticas forestales. Año 2007*. Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. Caracas, Venezuela. s/p.
- OATHAM, M. y D. JODHAN. 2002. Is Mora taking over? Testing the limits to the invasive ability of *Mora excelsa* Benth. A pilot study. Living World. *Journal of The Trinidad and Tobago Field Naturalists' Club* 2002: 27-33. En línea: <http://ttfnc.org/liveworld/lw2002/2002p27oatham.pdf> [Consultado: 20/10/2011].
- PAGE, C. 2002. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Review of Paleobotany and Palynology* 119: 1-33.
- PETERS, C., M. BALICK, F. KAHN y A. ANDERSON. 1989. Oligarchic forests of economic plants in Amazonia: utilization and conservation of an important tropical resource. *Conservation Biology* 3(4): 341-349.
- PRANCE, G. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. *Brittonia* 31 (26-38).
- RAYMUNDO-MEZA, M. 1993. Pudrición del duramen de árboles en pie de especies de importancia comercial en la Reserva Forestal Imataca, Edo. Bolívar, Guayana Venezolana. Trabajo de grado. Maestría en Manejo de Bosques. Cefap, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 107 p.
- SIST, P., D. SHEIL, K. KARTAWINATA y H. PRIYADI. 2003. Reduced-impact logging in Indonesian Borneo: some results confirming the need for new silvicultural prescriptions. *Forest Ecology and Management* 179: 415-427.
- TER STEEGE, H. 1994. Flooding and drought tolerance in seeds and seedlings of two Mora species segregated along a soil hydrological gradient in the tropical rain forest of Guyana. *Oecologia* 100: 356-367.
- TER STEEGE, H., N. PITMAN y D. SABATIER. 2003. A spatial model of tree diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation* 12: 2255-2277.
- TORTI, S., P. COLEY y D. JANOS. 1997. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in two tropical monodominant trees. *Journal of Tropical Ecology* 13: 623-629.
- TORTI, S., P. COLEY y T. KURSAR. 2001. Causes and Consequences of Monodominance in Tropical Lowland Forests. *The American Naturalist* 157(2): 141-153.
- UHL, C. y M. MURPHY. 1981. Composition, structure and regeneration of a tierra firme forest in the Amazon Basin of Venezuela. *Tropical Ecology* 22: 219-237.
- VAN ANDEL, T. 2003. Floristic composition and diversity of three swamp forests in northwest Guyana. *Plant Ecology* 167: 293-317.
- VAN DER HEIJDEN, G., J. HEALEY y O. PHILLIPS. 2008. Infestation of trees by lianas in a tropical forest in Amazonian Peru. *Journal of Vegetation Science* 19: 747-756.
- ZENT, E. y S. ZENT. 2004. Floristic composition, structure, and diversity of four forest plots in the Sierra Maigualida, Venezuelan Guayana. *Biodiversity and Conservation* 13 (2453-2484).