

Los Climax de Vegetación en la América Tropical

J. S. BEARD

*Servicio Forestal Colonial,
Trinidad y Tobago*

Los estudios ecológicos de la vegetación en los trópicos americanos han sido pocos, como es de esperarse en un área en donde todavía está por efectuarse un considerable estudio florístico.

Sin embargo, tales investigaciones ecológicas son de gran necesidad, no solamente desde el punto de vista puramente científico, sino también como base de la selvicultura práctica. Teniendo esto en cuenta se ha traducido aquí el presente artículo. Mr. Beard presenta una introducción (tentativa) de los climax de formaciones de la América tropical basándose no solamente en sus propios estudios en las Antillas Menores y los vecinos países Centro y Suramericanos sino también en otros estudios ya publicados.

Confiamos en que este artículo sirva de ayuda para iniciar los estudios correlativos sobre la vegetación de Colombia. Si este artículo alcanza siquiera a unificar y simplificar el uso de los términos ecológicos, se habrá más que cumplido el fin que nos proponemos al traducirlo. Será él especialmente necesario entre los recolectores botánicos, que con la mayor frecuencia olvidan incluir en sus etiquetas del herbario la identificación apropiada de la formación a que pertenecen los especímenes recolectados. La inclusión de tales datos ayudará considerablemente en la acumulación de los datos ecológicos.

LOS CLIMAX DE VEGETACION EN LA AMERICA TROPICAL, apareció originalmente en la Revista ECOLOGY, volumen 25, Nº 2, de abril de 1944, pero el presente artículo no es una simple traducción sino una revisión ampliada del original, preparada especialmente para nuestra revista por Mr. Beard. La Dirección ha pensado que es de utilidad agregar un corto glosario de los términos ecológicos más importantes, que aparecen en este artículo, especialmente ya que estos términos son escasamente conocidos en el vocabulario científico de la lengua Española. (1) Para una discusión más completa de los términos ecológicos nos permitimos indicar al lector el glosario que trae el libro de Stanley A. Cain, "FOUNDATIONS OF PLANT GEOGRAPHY", publicado en 1944 por Harper Brothers, de Nueva York.

- (1) Este glosario fue preparado por el Dr. W. H. Hodge, quien ayudó además en la traducción del artículo. A él, así como al Dr. Gabriel Gutiérrez, co-traductor del artículo, la Dirección presenta sus más sinceros agradecimientos.

INTRODUCCION

Desde 1940 el autor ha tenido la oportunidad de dedicar una parte bastante considerable de su tiempo, al estudio de los problemas de la vegetación y del uso de la tierra, en las Islas de Trinidad y Tobago, de las Indias Occidentales. El fin perseguido era adquirir un conocimiento suficiente para la preparación de una relación comprensiva de los tipos de vegetación y de mapas exactos y detallados de la vegetación y de la utilización de las tierras, en una escala de 1 : 50.000. Pronto se advirtió que para obtener el mejor provecho de la parte del trabajo relacionado con los tipos de vegetación, su horizonte debería ser extendido más allá de los límites de Trinidad y Tobago y que debería hacerse un intento para relacionar los tipos de vegetación con los de otras partes del mundo. Había que escoger entonces, nombres apropiados, para las comunidades. Aun más, era deseable obtener un sistema de clasificación en donde encajara la vegetación local y mediante el cual se aclararan las relaciones de sucesión y otras relaciones mutuas de las comunidades. Ninguno de estos objetivos resultó fácil de lograr. Pasará algún tiempo antes de que se pueda reunir un cuadro ecológico mundial completo, particularmente uno que incluya los trópicos y mientras tanto la nomenclatura y la clasificación de la vegetación tropical estarán desgraciadamente, en una gran confusión. La mayoría de los numerosos investigadores que han trabajado en este campo durante los últimos treinta años, han encontrado, que los sistemas aceptados de clasificación, son inconvenientes para ser usados bajo sus condiciones locales, ya que han sido desarrollado para ser utilizados en otras circunstancias, —generalmente en las templadas—, y entonces cada uno de ellos ha tenido que construir su propio sistema. Todavía es dudoso que pueda esperarse algo mejor que esto. Aun, el tan valiente ejemplo de Burtt-Davy ('38) para correlacionar la nomenclatura y armonizar la clasificación de los tipos de vegetación leñosa tropical no ha tenido un éxito completo ni ha sido de general aceptación. El mayor obstáculo en intentos de esta clase es la dificultad en obtener datos comparativos adecuados. Induda-

blemente, que con la implantación de la técnica de Richard para la descripción fisiognómica incluyendo su diagrama del perfil, se ha dado un gran paso (Davis y Richards '33; Richards, '36; Richards, Tansley y Warr '39).

Después de estudiar la literatura se decidió que no sería posible, en la situación actual de los conocimientos al respecto, correlacionar la vegetación de Trinidad exactamente y en detalle con tipos del viejo mundo. Por esta razón no podría adoptarse sin reservas el sistema de Davy, puesto que está basado sobre descripciones Africanas y Asiáticas. Se decidió entonces, restringir el horizonte general a la América tropical solamente, aunque el proyecto quedaba contemplando todavía, dificultades considerables. La vegetación de los trópicos americanos ha recibido menos estudio aun que la del Africa y el Asia tropicales, de manera que son muy pocos los informes detallados y precisos existentes, y hay aun menor aproximación en el consenso general sobre los principios básicos. Esta relativa falta de atención que desde el punto de vista ecológico ha recibido la América tropical, es desafortunada en vista de las oportunidades excepcionales que ella presenta para el estudio de comunidades maduras, relativamente imperturbadas. Los trópicos americanos han carecido, durante millones de años, de las densas poblaciones animales tan abundantes en el Africa y aun hoy en día la colonización humana no ha hecho sino es-carbar los bordes de una vasta extensión selvática. En consecuencia, muchos problemas ecológicos son más fáciles de dilucidar, puesto que los factores bióticos son menos importantes. El autor cree que la clave del conocimiento de muchos tipos Africanos, particularmente aquellos en donde la quema y el pastoreo son factores actuales, puede estar en el estudio de las comunidades americanas.

Recientemente, Barbour ('42) ha hecho un intento para regularizar la nomenclatura de los tipos forestales en la América tropical, mediante un método muy similar al de Burtt-Davy. Sus divisiones son unicamente "tipos forestales primarios"; esto es, que constituyen los grupos más obvios y fácilmente reconocidos y de aquí que el sistema sea fácil de aplicar en el campo. La principal ob-

jeción que se le encontró en Trinidad consistió en que el trabajo ha progresado ya tanto, que pueden reconocerse algo más que tipos selváticos primarios. Se decidió pues, que la vegetación de Trinidad y Tobago quedaría mejor utilizada incluyéndola dentro de un sistema de clasificación más detallado que abarcara a toda la América tropical y que estuviera basado sobre la florística, la fisiognomía y el habitat, dando sin embargo un mayor énfasis a la fisiognomía. Las comunidades bióticas, como las concibe Phillips ('31) no podían ser tratadas en las condiciones actuales. No hay deseo alguno de desacreditar la solidez de los conceptos de Phillips, pero, tal como él mismo lo ha dicho, en las primeras fases del estudio la nomenclatura y la clasificación deben necesariamente basarse sobre las plantas.

Ningún intento para clasificar la vegetación tropical puede permitirse dejar de lado los trabajos de Schimper ('03), Warming ('09), Chipp (en Tansley y Chipp '26) y Champion ('36). La nomenclatura de los dos autores últimamente mencionados no debe ser aplicada actualmente a la América tropical, sin ejercitar un gran cuidado, pero Shimper y Warming intentaron un cuadro mundial y sería deseable seguirlos dondequiera que los hechos lo justifiquen. Estos cuatro trabajos fueron examinados de manera algo detallada por Burtt-Davy ('38) como base de su artículo. El que esto escribe también ha construido sobre la misma base y hasta donde ha sido posible ha seguido el método y la nomenclatura de Burtt-Davy, a quien se expresa el debido reconocimiento.

La clasificación comienza con grupos o asociaciones florísticos climax, dispuestos en formaciones sobre la base de la fisiognomía y las formaciones son luego agrupadas en series, de acuerdo con el habitat.

El autor solamente considera aquí comunidades climax. Estaría fuera del propósito del presente artículo una discusión sobre los asuntos teóricos relativos a la sucesión y naturaleza del climax. En pocas palabras, el autor ha clasificado como "climax" cualquier comunidad aparentemente estable, madura y completa y ha relegado al estado de "seral" cualquier comunidad que esté mani-

fiestamente, en un estado de cambio, desarrollo o transición. Como dicen Tansley y Chipp ('26. p. 7) "un tipo clímax es relativamente permanente bajo las condiciones dadas". Hay que admitir que es difícil dar una definición satisfactoria de clímax pero en la práctica existe poca confusión entre comunidades que son permanentes en términos de tiempo humano y las que han aparecido en áreas descubiertas y están en una evolución relativamente rápida. Esta concepción del clímax incluiría los "clímax desviados" (Godwin, '29) pero el autor ha excluido comunidades de esta clase y tratará únicamente con tipos de clímax "naturales".

GRUPOS FLORISTICOS

Si consideramos el caso hipotético de un trabajador de campo que comienza el reconocimiento de una vegetación en un área no estudiada de los trópicos, vemos que su primer paso será identificar los miembros más importantes de la flora y recoger datos sobre la abundancia relativa de las especies, mediante su enumeración en parcelas de muestra o en fajas transversales. Con estos datos estará en capacidad de definir cierto número de grupos florísticos distintos. De los registros de enumeración o de la observación en el campo se encontrará en la práctica que la composición florística varía de un punto a otro, pero que en una localidad puede permanecer relativamente constante sobre cierta área, grande o pequeña y que cuando ocurre un cambio, a menudo éste se puede hacer de una manera más o menos brusca. La definición real de un grupo florístico debe depender del trabajador del campo. El grupo será cualquier comunidad cuya composición permanezca bastante constante en un área dada, pero el tamaño del área escogida como unidad debe depender de circunstancias locales. Siempre que los cambios de habitat sean graduales, debe registrarse cierto número de tipos de transición (ecotones). El paso siguiente es la selección de una especie característica que por lo general estará entre las principales dominantes. Como término ecológico, "dominante" se refiere a aquellos miembros de la comunidad que ejercen una influencia controladora so-

bre los otros componentes y difiere del uso selvícola comunmente empleado para referirse a árboles cuyas copas tienen más de la mitad expuesta a la iluminación total. Los dos usos no coinciden necesariamente. Los dominantes ecológicos de una comunidad son los miembros de lestrato *cerrado* más alto — la capa de hierba en la sabana, o el piso inferior, el medio o el superior en la selva, de acuerdo con la estructura. Los dominantes que más abundan son generalmente seleccionados como especies características que vienen a dar el nombre al conjunto, pero esto no es una regla absoluta y cualquier especie común cuya presencia se considera característica, puede ser seleccionada.

Una vez delineados y denominados los grupos florísticos, es necesario determinar su lugar en la clasificación. Será claro, probablemente, que no todos los grupos tienen un rango igual. Algunos serán extremadamente pequeños y localizados y puede que resulten ser sub-tipos de grupos que cubren áreas más amplias. Para las comunidades climáticas parece deseable adoptar el sistema de Clements ('36) usando los términos *asociación*, *consociación*, *faciación*, *lociación*, *sociedad* y *clan*, aunque al aplicar estos términos al uso tropical pueden ser necesarias pequeñas modificaciones. El autor los aplica a comunidades climáticas, no en el sentido que les da Clements, sino en el suyo propio. El término *asociación* es el más conocido y el más ampliamente usado. Es empleado comunmente por ecólogos, en el trópico, para designar cualquier grupo florístico con el cual estén tratando u ocasionalmente, sin considerar si el grupo en cuestión es una asociación genuina o no. A esta clase pertenecen las "asociaciones" del presente autor, en las montañas de Trinidad ('42) y la "asociación" *Orbignya-Dialium-Virola*, de Stevenson, en Honduras Británica ('42). Aunque al desconocer el radio más amplio del grupo y los grupos aliados que están en estudio es imposible determinar si deben ser catalogados como asociaciones o no, la palabra sirve como una etiqueta temporal. Sin embargo, será probablemente preferible hablar al presente del "conjunto" *Licania ternatensis*—*Byrsonima spicata* y del "conjunto" *Orbignya-Dia-*

lium-Virola. Correctamente, el término "asociación" debe aplicarse al grupo más grande posible, que tenga dominantes estables, ya sea de la misma especie o de especies estrechamente relacionadas. Por ejemplo, en todas las Antillas Menores hay cierta zona en las selvas montañosas, dominada generalmente por *Dacryodes excelsa* Vahl. y diversas especies de *Sloanea*, y una zona en áreas secas cerca a la costa, dominada por *Bursera simaruba* (L.) Sarg., y varias especies de *Lonchocarpus*. Tales conjuntos pertenecen todos a la asociación *Dacryodes-Sloanea* o *Bursera-Lonchocarpus*. La composición varía localmente en las diferentes Islas, aun hasta el punto de desalojar los dominantes de la asociación (como dominantes, aunque todavía estarán presentes como asociados). El tipo local en cada isla debe ser considerado como una *faciación* y debe derivar su nombre de una especie que se vuelva localmente prominente; así, en Granada se puede hablar de la *faciación* *Licania ternatensis*, de la asociación *Dacryodes-Sloanea* y en San Vicente, de la *faciación* *Ormosia monosperma*. En los trópicos es difícil usar el término *consociación*, en el sentido que le da Clements, como un sub-grupo de la asociación, caracterizado por un solo dominante, siendo preferible adoptar el significado británico del término, que es aplicado a un grupo de rango equivalente a la asociación, en donde hay únicamente un dominante evidente. La *consociación* *Pterocarpus officinalis* es bien conocida en el Caribe: una selva de pantano compuesta casi exclusivamente de esta especie y hay *consociaciones* de *Clusia* en las zonas forestales nubladas de Trinidad y algunas de las Antillas Menores.

La *lociación* es una división de la *faciación* y se encuentra en áreas relativamente restringidas dentro de esta última, en donde debido a una ligera alteración de los factores del *habitat*, la composición florística es localmente variada. Es una fase localizada del conjunto local, que en sí es una fase del grupo mayor. Las *sociedades* son grupos de plantas todavía menores y el término se aplica más comunmente a *sociedades estratos* (p. e. Davis y Richards, '33) conjuntos de plantas características de ciertos niveles en la compleja *estratificación* de la selva

tropical. Así, tenemos sociedades de epifitas de sol y epifitas de sombra, formadas por bromeliáceas, orquídeas, aroideas, etc. etc. y sociedades terrestres que contienen pequeñas plantas leñosas y herbáceas, gramíneas, helechos, helechos membranosos (Hymenophyllaceae) y musgos. El *clan* es el grupo más pequeño de todos y se compone de un grupo de pocas yardas cuadradas de extensión dominadas por individuos de una sola especie. Los clanes están usualmente confinados a la capa del suelo e incluyen en los parches de Heliconia o de helechos encontrados en las selvas "húmedas" o las agregaciones de especies terrestres de Bromelia en tipos "secos". Las descripciones de sociedades y clanes sólo se encuentran en los trabajos ecológicos más detallados y hasta ahora muy poco se sabe de estas agrupaciones en la América tropical. Tienen sin embargo, un interés mayor que el meramente académico, porque el estudio de las sociedades de bromelias está adquiriendo prominencia en la lucha anti-malárica.

Hasta ahora se han hecho muy pocos esfuerzos para definir las comunidades florísticas como distintas de las "asociaciones", independientemente de su verdadero rango. Es de esperarse que el presente intento para clarificar la posición pueda traer como resultado una mayor atención a este punto, en el futuro. En general, se encontrará que una asociación auténtica tiene un radio más o menos considerable y que probablemente se saldrá de los límites de una isla o de una república. El conjunto estudiado en cualquier localidad es probablemente, cuando más, una faciación. La asociación manglera *Rhizophora Mangle* — *Avicenia nítida* — *Laguncularia racemosa* se extiende por todas las costas atlánticas de Africa y América. Los eriales pinosos de Florida son probablemente una misma asociación con los de Cuba, la Isla de los Pinos, Honduras y Yucatán y puede muy bien probar que las selvas pluviales (en el sentido estricto con que se define más adelante) de toda la región de la Guayana, deben considerarse como una asociación, que pudiera probablemente llamarse *Eschweillera-Licania*, con grupos casi puros de laureles y wallabas como las faciaciones de *Ocotea* y *Eperua*.

Clements restringe el uso de los términos anteriores a comunidades climáticas solamente y es de recomendarse

que sus términos apropiados sean aplicados también a comunidades serales en los trópicos.

GRUPOS FISIOGNOMICOS

La flora total de la unidad florística, la asociación, y la abundancia relativa de las especies que la componen, son una expresión de la acción de cierto complejo de factores ambientales (concisamente, un habitat local) sobre la flora total existente en la región. Es claro que el habitat local permanecerá esencialmente constante en toda la extensión de una asociación dada, porque cualquier cambio mayor del que se requiere para efectuar variaciones en subtipos de esta asociación conduce a la aparición de una asociación enteramente diferente. La flora de una asociación clímax se compone de las especies de plantas que, habitando la región geográfica, pueden crecer en *competencia* bajo las condiciones del habitat local, y su relativa abundancia está determinada por su grado relativo de acomodamiento bajo competencia, a aquellas condiciones. Una asociación exhibirá también estructura y forma de vida características; rasgos que como la flora son expresiones del ambiente. Se encontrará con frecuencia en los trópicos, que ciertas asociaciones de composición florística diferente, exhiben la misma estructura y forma de vida, debido a la acción de condiciones del habitat esencialmente semejantes, sobre una flora regional diferente, o en la misma región, a las ligeras alteraciones en el habitat local, que han afectado la composición florística pero no la fisiognomía. De acuerdo con la práctica moderna y especialmente con la recomendada para los trópicos por Richard, Tansley y Watt ('39) tales asociaciones pueden ser agrupadas en una unidad mayor, la formación, que es entonces una unidad fisiognómica con un habitat esencial y característico, así como la asociación es una unidad florística con un habitat local característico. Este concepto parece corresponder al uso inicial que del término hizo Grisebach (1838) y también es probablemente, en esencia, lo que intentó significar Warming en su definición ('09). No todas las "formaciones" de este orden que el autor describe adelante serían reconocidas por

Clements como formaciones clímax. Ciertos grupos entre ellas, serían considerados como sub-clímax. Autores ingleses considerarían algunas de las formaciones del autor como clímax climáticos, y otros, como clímax edáficos. Puesto que todas las asociaciones de que se compone la formación, son clímax según el criterio del autor (aparentemente maduras, estables y completas), la formación es así mismo una unidad clímax. Para grupos que contengan *associes* o grupos *serales*, tendría que desarrollarse (si fuere necesario o deseable) otro sistema de clasificación y nomenclatura.

La base fisiognómica de la clasificación llena todos los requisitos esenciales para el tratamiento de las formaciones tropicales. En primer lugar, la estructura y la forma vital son susceptibles de ser medidas con exactitud y anotadas en el campo y en segundo lugar, sobre la base de los tipos reales así anotados, pueden definirse matemáticamente la forma y la estructura de cualquier formación que se quiera. El primer paso es la descripción en el campo, de las comunidades: la estructura puede demostrarse mediante diagramas preparados con medidas reales; la forma vital puede expresarse matemáticamente en forma de porcentajes, de diversas maneras, por ejemplo, indicando que el 56 por ciento de los árboles que forman el piso superior de la selva, tiene hojas compuestas. Habiendo ya determinado la posición relativa dentro de la clasificación, de un conjunto de comunidades así descritas es posible definir con precisión, una formación que se llamase, digamos, "selva intermedia", por medio de un diagrama que mostrase la estructura típica y tabulando los datos para mostrar el porcentaje de abundancia de ciertas formas de vida. Una vez hecho esto un trabajador en cualquier otra parte de los trópicos puede determinar la estructura típica y la forma vital de cualquier comunidad en su área y decir fácilmente a qué grado corresponde con la formación así definida. Un rasgo esencial del estudio es el diagrama del perfil. Es este una representación exacta, hecha a escala, de una faja de selva que mide por lo común, 200 pies de largo por 25 de ancho, Esta faja es cuidadosamente seleccionada para que

muestre una estructura considerada como típica de la formación.

En conexión con el sistema de clasificación, hay que erigir un sistema de nomenclatura, puesto que los tipos reconocidos deben ser denominados. Al autor no le agrada la práctica aconsejada por muchos autores, de inventar nombres pseudo-latinos o griegos, para las comunidades de plantas. El fin es loable: establecer nombres internacionalmente comprensibles. A desemejanza de la taxonomía, sin embargo a la ecología vegetal no se le ha presentado todavía un sistema conveniente de nombres latinos, que siendo suficientemente expresivos no sean al mismo tiempo de embarazosa longitud o que siendo suficientemente concisos sean al mismo tiempo comprensibles. En ecología no hay la misma necesidad de nombres latinos, puesto que para las comunidades, rara vez existen nombres vernáculos precisos y el uso local puede conducir a la adopción de un nombre científicamente conveniente, en el idioma del país. Para la vegetación de la América tropical sería adecuado un sistema paralelo de nombres descriptivos sencillos, en Inglés, Español y Portugués y el autor se propone sugerir su nomenclatura en paralelo, en estos idiomas.

Una consideración importante al denominar las formaciones, es la deseabilidad, en cuanto sea posible, de perpetuar los nombres ya popularmente aceptados. Muchos términos Schimperianos, tales como selva pluvial y selva monsonica están ya asociados en el uso general a ciertos tipos definidos y no hay razón para que esto no se continúe, cualquiera que sea el sistema que se use para la clasificación de esos tipos. El autor no ve la urgencia de una nueva nomenclatura basada por consiguiente, en la fisiognomía, con el fin de seguir la clasificación así basada. Al seleccionar los nombres para las formaciones el autor ha procurado en primer lugar, aplicar términos de uso común. Algunos de ellos se refieren al habitat, otros a la fisiognomía, y otros, a ambos. Términos pertenecientes al Viejo Mundo han sido adoptados únicamente en donde se consideró con razonable certeza, que eran aplicables. Por otra parte, se sugieren términos al-

ternativos o paralelos. En cuanto ha sido posible, se ha procurado armonizar la nomenclatura y hacerla consistente, pero en ninguna parte es enteramente fisiognómica. La clasificación es, sin embargo fisiognómica, como lo demuestra la construcción de la clave analítica de la Tabla V. Incidentalmente, y sólo con el fin de lograr una mayor claridad, se han introducido en esta clave y en pocos lugares caracteres de habitat.

Teóricamente, es verdad, la formación como unidad fisiognómica debe llevar un nombre descriptivo de la fisiognomía, así como la asociación florística lleva un nombre florístico. No es deseable aplicar nombres florísticos a la formación como lo ha hecho Clements en Norte América. Una definición fundamental debe tratar del tipo general de forma vital —selva, matorral, pastizal—. En la mayoría de los casos serán también necesarias las definiciones secundarias y debe emplearse para ese fin el carácter secundario más patente de la fisiognomía, dando nombres tales como “selva decidua” y “espinar”. Como descripciones de forma vital pueden usarse legítimamente en este caso, términos tales como palma y cactus. Los nombres deben ser tan concisos como sea posible y deben constar de un número mínimo de palabras. En el caso de las formas Españolas y Portuguesas puede lograrse una simplificación útil, adoptando palabras convenientes, de uso común, tales como *espinar*, *caatinga* y *páramo*. La dificultad principal en esta nomenclatura se encuentra en relación con tantas clases diferentes de selvas siempre verdes. Sería posible diferenciarlas fisiognómicamente en “selvas siempreverdes altas, de tres pisos”, “selvas siempreverdes altas de dos pisos”, pero el resultado es engorroso. Adoptando en tales casos un término de uso popular, sea que se relacione al habitat o a la fisiognomía, de modo que tengamos “selva pluvial intermedia”, “selva de pantano”, etc., se obtendrá concisión y mayor claridad.

GRUPOS DE HABITAT

El autor encontró que agrupando aun más sus formaciones en unidades más altas, que a falta de un mejor

nombre se llamarán "series de formación", se obtenía un cuadro más claro de la posición relativa y de las relaciones de sucesión de las mismas. Este agrupamiento se hizo sobre la base del habitat. Las formaciones parecieron caer en conjunto y naturalmente dentro de ciertos grupos de tipos de habitat cercamente relacionados conteniendo, algunos de dichos grupos, formaciones "climáticas", y otros grupos, tipos "edáficos".

Toda vez que la florística y la fisiognomía han sido empleadas como bases para denominar y delimitar las asociaciones y formaciones respectivamente, el sistema de clasificación se completa y redondea mediante la introducción del habitat, a un tercer nivel. El cuadro se completa cotejando y escudriñando la información esencial bajo los tres encabezamientos: florística, fisiognomía y habitat, mediante los cuales, según el dictamen de Clements ('28: p. 127) puede seguirse y analizarse el desarrollo sucesivo de la formación. En realidad de verdad hoy en día en los trópicos el recoger datos exactos sobre el habitat, es con frecuencia difícil. Es esta una razón importante que explica el por qué, sistemas que emplean inicialmente el habitat, en la clasificación no han tenido éxito. Sin embargo, en este estado final de la disposición de formaciones en series, nos conciernen únicamente los asuntos generales del habitat, que son relativamente fácil de decir. Todo lo que puede necesitarse para los fines de la clasificación es una determinación de las influencias preponderantes en el ambiente, la cual en la mayoría de los casos puede hacerse fácilmente en el campo, si bien no es asunto únicamente, de determinar si predominan los factores climatéricos o los edáficos. Los trabajos modernos en la ciencia del suelo, en los trópicos, tienden más y más a demostrar que los efectos mutuos de todos los factores ambientales y la vegetación, están intrínsecamente interrelacionados: forman en realidad, un *ecosistema*, según la definición de Tansley ('35). Sería considerablemente ventajoso, de todos modos, que en los estudios tropicales, pudiera descartarse la idea de analizar el habitat en sus factores, para considerar más bien, el habitat local de cualquier comunidad dada, como un com-

plejo en forma de relaciones de humedad, ampliamente consideradas.

Hardy ('35: p. 6) al considerar las relaciones entre el suelo y los tipos de vegetación en Honduras Británica sacó en conclusión que el principal factor en determinar la distribución selvática en dicho país, es el factor agua, cuya magnitud depende, no sólo de la precipitación pluvial total y de su distribución entre estaciones húmedas y secas, sino también en los efectos de la topografía y del tipo de suelo, sobre la cantidad de agua disponible en este último. Como resultado de un trabajo más reciente, en el mismo país, Charter ('41: p. 5) expresa un punto de vista semejante y Hardy lo reitera en sus estudios de Trinidad ('36: p. 27). Warming, en su clásico trabajo ('09: p. 132) relievá la importancia del factor humedad en términos muy semejantes.

Las relaciones de humedad, en estos casos, deben ser ampliamente revisadas y deben incluir una consideración de la capacidad evaporadora del aire, además de la humedad del suelo. En las latitudes templadas el frío del invierno puede reducir considerablemente la disponibilidad de humedad del suelo para el crecimiento de las plantas. Si el suelo esta helado, la humedad es totalmente inaprovechable. Esta condición que se presenta en el invierno es conocida como una sequía fisiológica y los árboles característicos de esas latitudes son deciduos o esclerófilos, lo cual indica, la existencia de un mecanismo para la prevención del agotamiento de la humedad, temporalmente irremplazable. La vegetación tropical tiende a especializarse de una manera similar en respuesta a condiciones comparables. La vegetación más exuberante se encontrará únicamente en donde la humedad del suelo es constante y fácilmente disponible y en donde los vientos violentos o el aire extremadamente seco no son factores operativos. La reducción y la especialización comienzan a hacerse notorias en la vegetación en los casos en donde en regiones al abrigo del viento, la humedad disponible del suelo caé por debajo de los requisitos para el crecimiento óptimo (como en algunos suelos profundos, sueltos y arenosos) o en donde la humedad del suelo dispo-

nible es abundante pero los vientos fuertes son capaces de causar una evaporación excesiva (como en muchas localidades de la montaña). Un efecto aun más marcado puede observarse en donde existen a la vez vientos intensos y falta de humedad del suelo. En donde, por cualquier razón la disponibilidad de humedad del suelo es inadecuada para colmar las demandas de la transpiración, se puede decir que hay sequía sea real o fisiológica. En concepto del autor todas las variaciones fisiognómicas en la vegetación (distintas de las florísticas) pueden ser explicadas en términos de esta concepción de las relaciones de humedad.

Para los fines de la clasificación, por consiguiente, la consideración, del habitat de las formaciones se convierte de por sí en un asunto de humedad disponible. Podemos comenzar por imaginarnos un habitat mesofítico u óptimo en donde la disponibilidad de humedad y por ende todas las condiciones para el crecimiento de la planta son tan idealmente favorables, como pueden serlo en los trópicos. Para lograr esta condición la tierra debe estar por lo general bien drenada, el suelo debe ser profundo y permeable, la humedad debe estar disponible en cantidad suficiente durante todo el año y la localidad debe estar al abrigo de los fuertes vientos. No debe haber inundaciones ni sequías estacionales, la evaporación debe ser moderada y la escarcha desconocida. Tales condiciones favorecen, naturalmente, al tipo de vegetación más alto, más exuberante y más complejo de los trópicos Americanos, el óptimo vegetal, la selva pluvial. En ningún caso, es la selva pluvial tan común en los trópicos como popularmente se cree, porque estas condiciones ideales de crecimiento, son raras. Casi en todas partes hay una escasez de humedad, en alguna forma, en alguna extensión, o en algún período del año, que inhibe el desarrollo al tipo más alto de comunidad. Volviendo por consiguiente del óptimum, a los habitats en donde las condiciones son adversas, tenemos que estas pueden ser clasificadas en cinco categorías a saber:

- 1.—Terrenos bien drenados, con falta estacional de humedad disponible, debido a la mala distribución de la lluvia.

- 2.—Terrenos bien drenados con falta permanente de humedad disponible; la evaporación excede al abasto de humedad durante todo el año.
- 3.—Terrenos relativamente altos, expuestos y fríos: la evaporación excede a la humedad disponible debido a los vientos fuertes o a la humedad disponible inadecuada para reemplazar la evaporación debido a la baja temperatura, o a ambos.
- 4.—Tierras mal drenadas sujetas a inundaciones.
- 5.—Tierras mal drenadas sujetas alternativamente a inundaciones y sequías.

Esta clasificación es bastante comparable a la de Warming ('09). Está erigida sobre la misma base — la disponibilidad de agua del suelo — pero el autor cree que sus 6 categorías (incluyendo la selva pluvial óptima como una categoría), contienen cada una tipos de habitat relacionados, con mayor consistencia que los 6 grupos de clases ecológicas de Warming y presentan un cuadro más conveniente. La última categoría expuesta por el autor, (tierras mal drenadas sujetas alternativamente a inundaciones y sequías) no ha sido reconocida especialmente por Warming.

Puesto que los suelos alcalinos no se encuentran en los trópicos Americanos, no se necesita título para incluirlos. Aunque de vez en cuando se encuentran condiciones transitorias que engloban caracteres de dos o más de las divisiones anteriores, en un número sorprendentemente grande de casos, puede asignarse fácilmente un habitat a la categoría apropiada. En cada serie, las condiciones extremas se tornan tan adversas que el crecimiento terrestre de la planta cesa enteramente: Nos encontramos con un desierto, un helero, el mar abierto, o el agua abierta de un río, de un lago, de una laguna. Para cada categoría una fisiognomía distinta caracteriza el último punto de adversidad del habitat, en donde cesa el crecimiento de la planta y para cada una hay una serie de estructuras de transición entre el extremo adverso y el óptimo. Está, pues, uno en capacidad de arre-

glar las formaciones en cinco "Series de Formación" dentro de cada una de las cuales hay estructuras y formas vitales que expresan todos los grados de transición, del extremo adverso al óptimo, para un solo tipo mayor de habitat (tabla I).

Para las cinco series de formación, se sugieren los siguientes nombres:

- 1.—Formaciones Estacionales.
- 2.—Formaciones Siempreverdes secas.
- 3.—Formaciones de Montaña.
- 4.—Formaciones de Pantano.
- 5.—Formaciones de Lodazal o de Pantano Estacional.

Estas series son adicionales a la formación óptima única, la selva pluvial. Cada serie se compone de estados entre el óptimum y el extremo adverso y por ello la cabeza de cada serie se aproxima mucho al óptimum. La selva pluvial podría incluirse dentro de cada serie permanente y en algunos tratamientos de la regulación puede ser deseable el hacerlo. Las series pueden considerarse como irradiando del óptimum hacia afuera en forma semejante a los radios de una rueda o mejor en forma tridimensional como los radios emergentes del centro de una esfera. Es difícil sin embargo imaginar esta idea geoméricamente. Puesto que factores diferentes pueden a veces ser compensatorios o ejercer efectos similares sobre el crecimiento vegetativo, puede esperarse que las varias series de formación muestren ocasionalmente aproximaciones en la fisiognomía. Mejor dicho, las series de formaciones pueden no irradiar del óptimum (o converger a él) en líneas rectas, sino que pueden torcerse unas veces lejos y otras cerca de él; en realidad, puesto que todo termina en ausencia de la vegetación, podríamos concebirlas como reconvergiendo últimamente hacia el "pessimum".

DESCRIPCION DE LAS FORMACIONES

La formación óptima (Selva pluvial)

Tenemos un estudio fisiognómico excelente y detallado de la selva pluvial en la Guayana Británica, efectuado por Davis y Richards ('34), quienes describen

TABLA I Resumen de las formaciones

Formaciones y series de formación (1)	INGLES	PORTUGUES
1—Selva pluvial	Rain Forest	Mata pluvial
2—Formaciones estacionales.	Seasonal Formations	Formações estacionais.
Selva veranera siempre verde.	Evergreen seasonal Forest	Mata de verão sempreverde.
Selva veranera semi-decidual.	Semi-evergreen seasonal Forest	Mata de verão meio decidual.
Selva veranera decidua	Deciduous seasonal Forest	Mata de verão decidua.
Espinar	Thorn Woodland	Espínhal
Cardonal	Cactus scrub	Caatinga
Desierto.	Desert	Deserta.
3—Formaciones siempre verdes secas.	Dry Evergreen Formations	Formações sempreverdes.
Selva pluvial xerófila.	Xerophytic rain Forest	Mata pluvial xerófila.
Bosque de Playa	Littoral Woodland	Bosque de praia.
4—Formaciones de Montaña	Montane Formations	Formações de montanha.
Selva pluvial intermedia.	Lower montane rain Forest.	Mata pluvial intermedia
Selva nublada	Montane rain forest	Mata nublada.
Bosquete de Montaña	Montane thicket
Palmar de montaña, Macinal.	Palm brake	Mato de palmeiras
Bosque enano o Patamillito.	Elfin woodland, or Mossy woodland.	Bosque anão.
Pinar de Montaña	Mountain pine forest	Pinhal de montanha.
Bamboal	Bamboo brake.	Bambual
Páramo.	Paramo	Paramo
Tundra	Tundra	Tundra
5—Formaciones de Pantano	Swamp Formations	Formações de pantano
Selva de pantano	Swam forest	Mata de pantano
Palmar de pantano	Palm swamp	Pantano de palmeiras
Pantano herbáceo	Herbaceous swamp	Pantano herbáceo; campo de várzea.
Manglar	Mangrove woodland	Manqueiral.
6—Formaciones de lodazal o de pantano estacional	Marsh or Seasonal Swamp Formations	Formações de lagoa o de pantano estacional.
Selva de lodazal	Marsh forest	Mata de lagoa.
Bosque de lodazal	Marsh woodland.	Bosque de lagoa.
Palmar de lodazal, Morichal.	Palm marsh	Lagoa de palmeiras.
Sabana.	Savanna	Campo, campo firme

(1) El autor expresa su agradecimiento a los Señores O. del Arco y G. Rodríguez por su ayuda en la preparación de los equivalentes españoles, y Portugueses, respectivamente.

cinco asociaciones en esta formación. La selva es dispuesta en cuatro estratos de árboles: primero, una capa de árboles ocasionales, diseminados y considerablemente sobresalientes, que alcanzan de 40 a 60 mts. de altura (90 a 120 pies), que forman el dosel en cuatro asociaciones, pero sin formar capa cerrada en la "selva mixta, asociación ésta que parece tener tendencia hacia la selva veranera siempreverde. Cerca de los 24 y de los 14 metros (75 y 45 pies) se presentan estratos más bajos. La estructura se demuestra diagramáticamente en la figura N^o 1 (fotografía N^o 2). Los "árboles sobresalientes" no se presentan invariablemente y no son un rasgo esencial

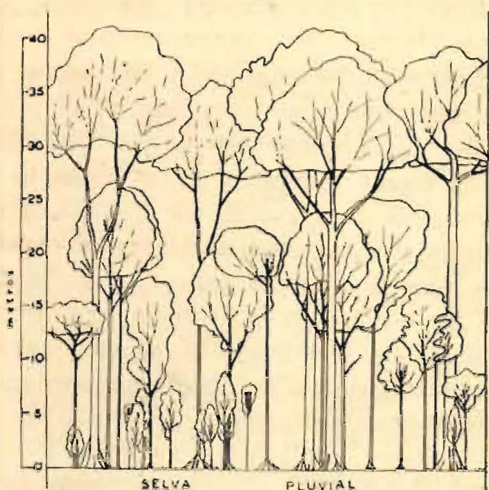


Fig. 1.—Diagrama del perfil de selva pluvial, de acuerdo con mensuras efectuadas en Mayaro, Trinidad. Nótese la gran altura de los dominantes y sus troncos largos y limpios y la disposición en tres estratos.

de la selva pluvial, faltando en la selva pluvial de la Guayana Francesa descrita por Benoist ('24) como caracterizando una capa de árboles de 30 a 40 metros de alto, un *étage dominé* de 10-25 mts. y *arbustes inferiores* a 10 mts. La verdadera selva pluvial dá siempre la impresión de las bóvedas de los pasillos de las catedrales. Los árboles dominantes tienen troncos largos, limpios, por lo común con 20 a 30 metros, del suelo a la primera

rama y copas relativamente limitadas: se presentan agrupados y estirados. Las lianas son de escasa importancia y las epifitas no crecen en la cercanía del suelo. La existencia de sostenes no es diagnóstica y pueden ser poco o bien desarrollados. Peculiaridades del crecimiento, tales como raíces zanconas, pneumatóforos, aguijones y espinas sólo rara vez están presentes, si acaso, y no tienen significación alguna. Las palmas pueden abundar o no, por lo general son sólo ocasionales y cuando no están maduras carecen de tallo. La selva puede contener unas pocas especies deciduas o parcialmente deciduas, pero para todos los fines e intentos es siempreverde (la adición del término "siempreverde" a la selva pluvial, preferida por algunos autores es por tanto redundante, puesto que no hay selva pluvial semi-siempreverde o decidua). Las hojas compuestas predominan en los pisos superiores, pero las hojas simples son comunes en el piso inferior. El tamaño de hoja predominante es el "mesofilo", que se describe en las clases de tamaño de las hojas, de Raunkiaer ('16). Se entiende que la anterior definición descriptiva de selva pluvial y otras de cualquier otra parte, que perforaciones, que siguen) se aplica a los trópicos americanos, pero nó necesariamente sirve para la fisiognomía de selva pluvial y otras de cualquier otra parte que pertenezcan a los mismos tipos de formación tal como las conciben Richards *et al*: ('39).

La selva pluvial está más bien menos extendida de lo que generalmente se supone, y lo que sucede es que hay muchos otros tipos de selvas siempreverdes, que están expuestos a ser llamados selvas pluviales en lenguaje popular. Quizás está más desarrollada en las Guayanas, del Orinoco al Amazonas, en una faja de 150 a 200 millas de la costa hacia el interior. Está comprendida en la cuenca del Amazonas, aunque la mayoría de las selvas de la Amazonia no son selvas pluviales. Algunas partes de las tierras bajas de América Central, Colombia y Ecuador tienen selvas pluviales y ocupan una zona restringida en algunas de las Antillas Menores.

Formaciones estacionales

El carácter predominante del habitat es la estación de sequía, esto es un período del año durante el cual la evaporación excede a la humedad disponible. Es además un hecho esencial que el suelo no debe inundarse o anegarse (excepto durante períodos muy cortos) durante la estación húmeda, pero debe ser bien drenado. Las formaciones estacionales se presentan generalmente en las tierras bajas pero pueden encontrarse en ciertas regiones montañosas. El término estacional es adoptado preferentemente al término monsoon de Shimper ya que el último es de origen asiático y aplicable a las selvas pertenecientes al mismo tipo de formación de las selvas estacionales neotropicales pero no son homólogas, siendo más altas y

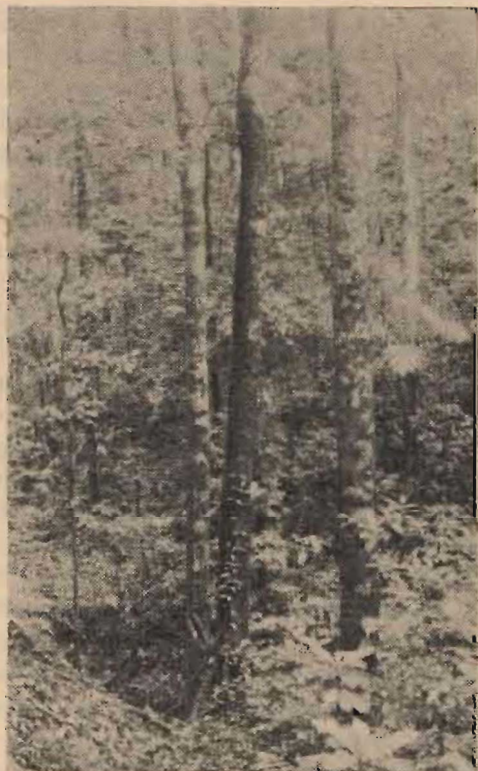


Fig. 2.—Selva pluvial en Rain Reserve, Grenada, B. W. I.

densas y de troncos mejor formados. Los tipos estacionales más xerofíticos también difieren significativamente de sus equivalentes asiáticos y africanos por su falta de cubierta de grama. "Formaciones deciduas" no podría ser adoptado como un término, puesto que los más xerofíticos son siempreverdes. Estas formaciones son típicamente la expresión de una precipitación estacional — en contraposición a una precipitación bien distribuída, que causa una desecación estacional del suelo y una humedad atmosférica más baja. La precipitación anual total es un número sin importancia en este caso: durante los meses de lluvia cae mucho exceso de humedad el cual se drena y por consiguiente no es utilizable por las plantas. — Una vez que la precipitación excede a la evaporación, pueden caer de 6 a 30 pulgadas en un mes sin afectar la vegetación, excepto tal vez bajo largos períodos, por erosión, lavado, etc. La cuestión típica se relaciona con el número de meses en el año en los cuales el exceso de evaporación sobre la precipitación conduce a la sequía. De acuerdo con Charter ('41: p. 3) este punto es alcanzado en la Honduras Británica con una caída mensual inferior a 4 pulgadas (100 mm.). Esto concuerda siempre con las observaciones del autor en las Indias Occidentales, en suelos de porosidad normal. Los suelos que tienen un drenaje interno excesivo muestran sequía a una precipitación pluvial mayor. La duración de la sequía estacional determina el grado de divergencia de la fisiognomía en la formación de las selvas pluviales. Tipos con sequías estacionales muy cortas muestran algunas de las características de las selvas pluviales. Sequías más y más largas hacen aumentar la pobreza de la flora y de la estatura y mayor especialización de las formas de vida. En la naturaleza debe existir un infinito número de graduaciones en las comunidades de las plantas, desde la selva pluvial hasta el tipo estacional extremo. Para una clasificación conveniente de las series podrán dividirse arbitrariamente en seis grados, de tal manera que entre ciertos límites pueda decirse que una comunidad pertenece a cierta formación. Para nombrar las formaciones estacionales, se ha propuesto delimitarlas de esta manera:



Fig. 3.—Diagramas de perfiles de formaciones estacionales. Selva veranera siempreverde medida en Arena, Trinidad; veranera semidecídua en Marac, Trinidad; decidua en Chaguaramas, Trinidad. Espinar y Cardonal, de descripciones y fotografías, Venezuela.

- 1—Selva Veranera Siempreverde
- 2—Selva Veranera Semi-decídua
- 3—Selva Veranera decidua
- 4—Espinar
- 5—Cardonal
- 6—Desierto.

En la figura 3 se muestran sus estructuras. Probablemente muy pocas comunidades estacionales pertenecen exactamente a uno de estos tipos, pero cada una debe corresponder más o menos cercanamente a uno.

1—*Selva Veranera Siempreverde*: (Fig. 4). Esta es una selva con tres estratos de árboles. El superior es una capa sumamente discontinua de árboles ocasionalmente emergentes que alcanzan 35 mts. (100 pies) y más. El estrato del medio es casi continuo, aunque de altura irregular, fluctuando entre 14 y 30 mts. (45-90 pies) formando el dosel. Hay un piso más bajo entre 3 y 10 metros (10-30 pies) El dosel es cerrado pero lo es menos que en la selva pluvial de tal manera que la luz penetra más profundamente entre los árboles. Hay árboles individuales que pueden alcanzar grandes tamaños, de 3 metros o más de diámetro, pero éstos son muy raros. La impresión general es de un inmenso árbol ocasional en medio de un crecimiento más pequeño, faltando el efec-

to, de columnas enfiladas de la selva pluvial. Los árboles grandes ramifican relativamente bajos y son raros los troncos limpios de más de 20 metros. Las copas de los árboles dominantes son grandes, esparcidas y redondas. Las lianas son medianamente abundantes y las epifitas son, más bien, bien desarrolladas. Llegando hasta 6 metros del suelo. Los sostenes pueden ser rasgos prominentes de los grandes emergentes. Las peculiaridades de crecimiento no están presentes en ningún grado. Las palmas son frecuentemente prominentes en el piso más bajo, con hojas pinnadas o abanicadas. La selva es predominantemente siempreverde, aunque un número de especies (cerca del 25%), muchas de las cuales pueden ser abundantes, entre los grandes árboles emergentes, son deciduos. Las especies que no salen sobre el piso del medio son todas siempreverdes. Las hojas compuestas predominan en los estratos emergente y medio, y las hojas simples en el estrato inferior. El tamaño de las hojas es abrumadoramente mesófilo. Las hojas maduras de la mayoría de las especies son delgadas y papiraceas, verde oscuras y brillantes por encima: las hojas nuevas son de rosadas a rojo-pardas, y colgantes. La vegetación terrestre es abundante. La flora es muy rica, con 80 o más especies de árboles por asociación.

2—*Selvas Veraneras Semi-decíduas*: Una selva de dos pisos (estratos de árboles) con un dosel más o menos cerrado (en la estación de las lluvias) formado por un piso superior entre 20-26 mts. (60-80 pies) y otro inferior entre 6 y 14 mts. (20-45 pies). Son muy raros los árboles que alcanzan un diámetro gigantesco, pero la mayoría de ellos cuando maduros alcanzan a tener un promedio de cerca de medio metro de diámetro. Se bifurcan o ramifican muy abajo y las copas son en forma de paraguas. Las lianas parecen alcanzar aquí su óptimum de desarrollo, estando las copas de los árboles más altos completamente cargadas de ellas. Las epifitas son relativamente escasas. Los sostenes de los grandes árboles pueden o no estar presentes. Existen unas pocas especies espinosas pero no hay rasgos importantes de crecimiento. Hay una falta notoria de helechos y musgos; las palmas

con hojas abanicadas son generalmente características en ambos pisos, y la *Guadua* bambú puede estar presente. Las especies confinadas al piso más bajo son también siempreverdes pero aquellas que llegan hasta el dosel son deciduas en su mayoría. Unas pocas son siempreverdes con hojas muy correosas, pero la mayor parte son *facul-*



Fig. 4.—Selva veranera siempreverde en Arena Reserve, Trinidad

tativamente deciduas, esto es, que el grado de caída de las hojas varía con la intensidad de la sequía. En un año húmedo la selva puede permanecer con todas sus hojas. En un año seco, las copas empiezan a despoblarse gradualmente y al finalizar un largo período de sequía el

dosel aparece prácticamente sin hojas por una distancia de varias millas. Las hojas jóvenes de los árboles siempreverdes son rojo brillantes o verde pálidas. Las especies deciduas tienen hojas suaves de un verde más pálido, raras veces brillantes por encima y sus hojas nuevas son verde más claro. Las hojas compuestas predominan en el piso superior, las simples en el inferior. El tamaño de las hojas es predominante mesófilo en el piso superior, pero hay cierta tendencia hacia la microfília en el inferior. Hay una capa arbustiva muy marcada de arbustos duros, leñosos, en su mayoría Myrtáceos, y la vegetación terrestre es escasa. La flora es medianamente rica con 50-80 especies de árboles por asociación.

3—*Selva Veranera Decidua*: (fig. 5). Es una selva con dos pisos, con el dosel formado por el estrato inferior entre 3 y 10 metros, y una capa superior de árboles dispersos que alcanzan hasta 20 metros. Hay muy pocos árboles gruesos, siendo medio metro el diámetro de mayor tamaño. Los tallos se bifurcan o ramifican abajo y tienden a ser inclinados o torcidos. Muchas especies del piso inferior tienden a tener un crecimiento agrupado. Las lianas y las epifitas arbóreas son raras. Los árboles no tienen soportes, las raíces zanconas no existen, pero hay algunas pocas especies espinosas de importancia. Los helechos y musgos faltan y por lo general las palmas no están representadas, aunque algunas veces abundan pequeñas palmas abanicadas (palmetas). Más de las dos terceras partes de los individuos que componen el piso superior son deciduos aunque aquellos que se encuentran confinados al piso bajo son casi todos siempreverdes. La deciduidad es aquí *obligada*: los árboles que pierden sus hojas lo hacen con regularidad infalible y completamente durante el tiempo seco. Las hojas compuestas y las simples casi igualmente distribuidas en el piso superior y las hojas simples predominan en el inferior. El piso inferior es ampliamente mesófilo, aun cuando contiene muchas especies micrófilas y estas dos clases de hojas están igualmente distribuidas en el piso superior. El tipo de hojas siempreverdes es micrófilo, verde oscuro, brillante y correo. El tipo de hojas deciduas es me-

sofilo, verde pálido, a menudo pubescente y raras veces brillante por encima, liso y flexible. En ambos casos las hojas jóvenes son verde pálidas. La vegetación terrestre es marcadamente escasa, estando el suelo generalmente desnudo, excepto en donde las sociedades de bromelias terrestres cubren el suelo a menudo en un gran número.



Fig. 5.—Selva veranera decidua en Tobago, B. W. I.

DEPARTAMENTO DE BIBLIOTECAS
Ciencias Agrícolas y Ciencias

La flora es pobre, con 30 a 50 especies de árboles por asociación.

4—*Espinar*: Un tipo achaparrado, variando de medianamente abierto hasta más o menos cerrado, con árboles espinosos de hojas duras, micrófilas y siempreverdes, de 3 a 10 metros de altura (10 a 30 pies). Las hojas muestran a menudo adaptaciones adicionales a la reduc-

ción en su tamaño para disminuir la transpiración. El suelo no está cubierto de hierba, la vegetación terrestre está prácticamente ausente, salvo raras bromeliáceas y algunas plantas suculentas. La mayoría de los árboles espinosos pertenecen a las Mimosaceae y Caesalpiniaceae. La flora de árboles es pobre, con 30 especies o menos.

5—*Cardonal*: (fig. 6). Vegetación abierta dominada por cactus columnares y nopales, con arbustos nudosos esparcidos, micro- o leptofilos, a menudo espinosos y bromeliáceas terrestres. Las características principales son la reducción extrema y la especialización de las hojas, las espinas, el poco crecimiento y el desarrollo del sistema de raíces desproporcionadamente grande. Muchas plantas desarrollan tejidos de almacenaje. La tierra no está cubierta de hierba y con frecuencia muestra el suelo desnudo.

6—*Desierto*: Es la vegetación empobrecida de las regiones muy áridas. Las plantas están considerablemente esparcidas y a menudo tienen un sistema de raíces muy desproporcionado y son por lo general pequeños arbustos espinosos, plantas suculentas y hierbas.

De los diagramas y las descripciones precedentes se deducirá que la serie de formaciones estacionales es una simplificación gradual de la estructura con reducción de la estratificación, pérdida gradual de estatura, reducción del tamaño de las hojas y especialización de las formas de vida.

La distribución de las selvas veraneras en la América tropical no puede delimitarse exactamente debido a la vaguedad de las descripciones fisiognómicas de la mayoría de los autores. La selva veranera siempreverde ha sido llamada generalmente "selva pluvial" y las "semi-deciduas", "selvas veraneras deciduas" "selvas del mon-són", o "selvas secas" respectivamente. Las selvas bajas de la Honduras Británica parece que incluyen tanto la selva veranera siempreverde como la selva veranera semi-decidua (Charter, '41) y las formaciones semi-deciduas y deciduas están representadas en Cuba (Bennett and Allison, '28). Todas estas tres selvas estacionales están abundantemente representadas en la Amazonia (Ducke,

'38), en Venezuela al rededor de los bordes de las cordilleras (Myers '33; Pittier, '39) y en Trinidad. Ocupan zonas restringidas en las Antillas. En cuanto a los espinares y a los cardonales sí existen informaciones más precisas. Estas formaciones se encuentran en todas las Antillas Mayores y en un grado muy restringido en las



Fig. 6.—Cardonal en la isla de Patos, Venezuela.

Antillas Menores; a lo largo de la costa norte de Venezuela y de las Islas que se encuentran cerca de ella (Pittier, '39) y el borde norte de los Llanos (Myers, '33); y en la Península de la Guajira en Colombia (Dugand, '42). Las *caatingas* del Brasil (Noronha, '38) pertenecen ampliamente a estas dos formaciones. El desierto

se encuentra notablemente en la Costa del Pacífico en el Perú.

Formaciones Siempreverdes Secas

Las formaciones siempreverdes secas son un poco raras, expresando un habitat en donde el abastecimiento de humedad no muestra fluctuaciones estacionales relativamente efectivas, sino más o menos permanentemente inadecuado —teniendo en consideración las condiciones climáticas particulares— para el crecimiento más exuberante. Este término se ha escogido por falta de uno mejor para expresar la idea de las formaciones esclerofilas siempreverdes en una forma popularmente aceptable. Rara vez se encuentra un régimen pluvial de este tipo, aun cuando Champion ('36) describe "selvas secas siempreverdes" en el sur de la India, que lo representan. El desarrollo de selvas secas siempreverdes y de bosques de igual condición se debe generalmente a grandes vientos y a suelos poco profundos, de un drenaje excesivamente libre, siendo así la humedad del suelo inadecuada para suplir la habilidad de evaporación del aire. La vegetación de las costas ventiscosas del mar es el miembro mejor de este grupo y será descrita como bosque de playa, usando el término de Schimper, aunque no es apropiado relacionarlo, como lo hace él, con la humedad telúrica.

Bosque de playa: (fig. 15) Se desarrolla a lo largo de las costas, encima del nivel más alto de la marea no estando sujeto a inundaciones. Está sin embargo sujeto al fuerte viento que transporta sal la cual se deposita en las hojas de las plantas. Típicamente la formación consiste en árboles bajos, nudosos o inclinados por el viento y arbustos que presentan sus copas al viento en la forma de cúpulas densas o de láminas planas que se presentan de filo. Las hojas son generalmente simples, carnosas, muy brillantes, cubiertas en la superficie superior por una gruesa cutícula la cual es apta para contrarrestar los efectos deshidratantes de la cubierta de sal, siendo una protección efectiva contra los poderosos vientos desecadores. El bosque de este tipo es universal en los tró-

picos de América. Ocasionalmente también se encuentran bosques de palmas altas de *Roystonea*.

El autor únicamente ha examinado otra comunidad en las Américas, que pertenece definitivamente a este grupo: un tipo de Tobago y las Islas Vírgenes que fue denominado Selva pluvial xerofítica (Beard, '44). Es probable que la asociación de *Mammea americana* — *Calophyllum antillanum* descrita por Gleason y Cook ('26) en Puerto Rico, pertenezca a esta o a una formación aliada y puede ser que las selvas de wallaba (*Euperua*) de la Guayana Británica (Davis & Richards, '34) hayan de considerarse como un tipo de selva seca siempreverde cercana al óptimum, en vista de los estudios comparativos hechos por Richards ('36) en Sarawak. La "campina" brasilera (Ducke, '38) puede pertenecer también a esta

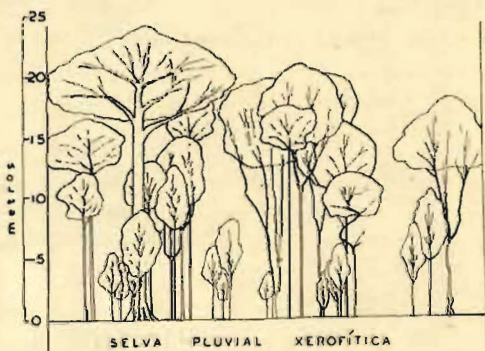


Fig. 7.—Diagrama del perfil de una selva pluvial xerofítica, medida en Rain Reserve, Tobago.

serie, y el matorral *muri* o *moeri-moeri* de las Guayanas. Es muy probable que cuando se hagan más trabajos descriptivos sobre la vegetación tropical Americana, se encuentren otras formaciones pertenecientes a esta serie.

Selva pluvial xerofítica: La formación de Tobago está caracterizada por dos estratos de árboles y está ilustrada en las figuras 7 y 8. Un dosel más o menos continuo está formado entre los 13 y los 20 metros (40-60 pies); debajo de éste los árboles pequeños no están dispuestos en capas definidas, pero encima del dosel se en-

DEPARTAMENTO DE BIBLIOTECAS
Trámites Agropedagógicos y Científicos

Sede Medellín

cuentran ocasionalmente grandes árboles solitarios que se levantan hasta 30 metros (90 pies) de altura. Los árboles emergentes se presentan a una rata promedia (aunque la distribución no es constante) de 10 por acre y alcanzan a 1.20 mts. de diámetro. Los restantes son cerca de 135 por acre, no excediendo los 30 cms. de diámetro, y aparecen delgados y estirados, como una plantación forestal joven. La selva es completamente siempreverde, predominantemente mesofila, sin plantas espinosas o succulentas. Cerca del 80 por ciento de los árboles emergentes individuales y 50 por ciento de los individuos en el piso inferior poseen algunas especializaciones de las hojas que parecen tener por objeto el de reducir la rata de transpiración. Cerca de la mitad de los árboles en el piso bajo dejan caer su corteza en forma de láminas. Las hojas compuestas están virtualmente ausentes. No hay capa de arbustos y la vegetación terrestre es muy esparcida.

Formaciones montañosas

Es de observación común que las diferentes zonas de vegetación se encuentran al ascender las montañas, Se ha encontrado que la vegetación cambia progresivamente con las altitudes más altas y caen en una serie de formaciones las cuales difieren de los tipos de las tierras bajas en los trópicos, aunque ellas tienden a semejarse grandemente a los tipos de tierras bajas de latitudes progresivamente más altas. Las selvas pluviales, veraneras y secas siempreverdes de las tierras bajas del trópico ascienden en las cordilleras montañosas, a menudo hasta muy lejos y a una considerable altitud. El significado que el autor le da a la palabra "montañoso" (montane), no es el mismo de la palabra "montaña" (mountain). Las formaciones montañosas son un grupo que expresa las condiciones peculiares a las cadenas de montañas y que están asociadas, en la mayoría de los casos, con montañas; pero en condiciones favorables cualquier otra formación podría ocurrir concebiblemente en los países montañosos. Si las montañas son altas y lo suficientemente extensas, a lo menos, siempre se alcanzará un punto en donde las condiciones montañosas peculiares llegan a ser dominantes.

El cambio puede sentirse al principio en la forma del aumento de precipitación, produciendo una selva exuberante cercana al óptimum. Más arriba, las condiciones se vuelven gradualmente más adversas. La estructura se reduce gradualmente, aparecen más y más formas de vida especializadas y la selva da origen a las praderas y éstas a tundras de musgos y líquenes.



Fig. 8.—Selva pluvial xerofítica en Tobago. Los arboles son en su mayoría pequeños y delgados. Al frente se ven dos con la corteza desprendida.

Puede reconocerse las siguientes series de formaciones montañosas:

- 1—Selva pluvial intermedia
- 2—Selva nublada o selva pluvial templada
- 3—Bosquete de montaña
- 4—Palmar de montaña
- 5—Bosque enano
- 6—Pinar de montaña

7—Bamboales

8—Páramo

9—Tundra

No todos estos tipos estarán representados en la misma montaña ni aparecerán en una altitud constante: lo último depende del carácter general de la tierra, determinado por la exposición relativa. Una montaña baja en una isla pequeña que sale abruptamente del nivel del mar, lleva tipos que únicamente se encuentran a una altitud mucho más alta en los Andes, y la misma formación puede aparecer a una diferente altitud en diferentes faldas de la misma montaña, dependiendo esto en gran parte de la dirección del viento.

Por lo general, las series de formación montañosas son un reflejo de las zonas de temperaturas sucesivas que se vuelven más frías del trópico hacia el Artico, como lo reconoció Schimper ('03). La siguiente es una correlación aproximada de las formaciones con sus zonas de temperatura correspondiente:

Zona caliente. Tropical. Selva pluvial intermedia.

Zona templada. Temperatura promedia 15°-20° C. Selva nublada, Palmar de montaña, Bosques enanos.

Zona fresca. Temperaturas algunas veces bajo 0° C. Pinar de montaña.

Zona fría. Temperatura generalmente bajo 0° C. Páramo Tundra.

Claramente, el factor temperatura no es de ninguna manera el único importante. La composición de la luz es diferente en las altitudes altas donde es posible que exista una proporción dañina de rayos ultra-violetas. La humedad también es un factor adverso. En la zona nublada ésta es generalmente tan alta que las plantas escasamente transpiran. La exposición al viento es ciertamente el factor más importante para considerar. Existe el aspecto mecánico, los suelos son generalmente superficiales en las lomas y los vientos tan fuertes que los árboles que crecen hasta cierto tamaño pueden ser desarraigados perpetuándose un tipo de selva bajo. La impresión del autor es, no obstante, que el efecto fisiológico del viento es más

importante que éste y es uno de los factores más importantes en el habitat de la montaña. En las formaciones montañosas el tipo de hoja predominante es reducido del compuesto al simple y el tamaño de las hojas a microfilo o más pequeño. Se ha encontrado que el tamaño de las hojas varía en el mismo árbol, habiendo hojas más largas abajo en donde están al abrigo, que en la copa donde están totalmente expuestas a la atmósfera. Muchas especies tienen especializaciones de las hojas que parecen servir para restringir la transpiración. En las montañas de Grenada, Indias Orientales Británicas, es más notorio que la selva pluvial intermedia, la selva nublada y bosques enanos alternan entre sí de acuerdo con la exposición hacia el viento prevaleciente. Las bajas de temperatura ejercen un efecto limitado sobre la vegetación debido a que es más y más difícil para las plantas tomar el agua del suelo y la rata de transpiración es tan limitada que únicamente las plantas especializadas para defenderse contra la excesiva evaporación, pueden subsistir. Se ha sugerido que el viento puede producir un efecto esencialmente similar en las altitudes más bajas por su capacidad en los días despejados para evaporar agua de las hojas más rápidamente de lo que la transpiración puede darla, llevando a la marchitez a las hojas que no están especializadas para restringir la evaporación excesiva. Probablemente en la mayoría de los casos los factores de temperatura y exposición están trabajando juntos.

La nomenclatura Shimperiana se ha retenido para ciertos tipos de bosque porque parecen tener considerable concordancia con ellos. Aquellos que prefieran títulos separados para las formaciones americanas, "selvas nubosas más bajas", selvas nubosas" y "bosques musgosos" se les recomienda como alternativas los de "selvas pluviales intermedias", "selvas nubladas" y "bosques enanos" respectivamente. Estas alternativas caerían en la nomenclatura española y también evitarían confusiones con las selvas pluviales propiamente dichas.

La figura 9 muestra estructuras típicas de parte de esta serie de formaciones, las cuales muestran reducción gradual de la estatura, simplificación de la estructura y especialización de las formas de vida.



Fig. 9.—Diagramas de perfiles de Formaciones de Montaña. Selva pluvial intermedia medida a 300 mts. de altura en Guanapo y Selva nublada a 800 mts. en Aripo, Trinidad. Bosquejo de Bosque enano, Aripo, Trinidad, a 1000 mts.

1.—*Selva pluvial intermedia*: Muchos autores han clasificado este tipo como una sub-formación de la selva pluviosa, para lo cual hay cierta justificación. La formación difiere de las selvas pluviales bajas principalmente en que los estratos de árboles están reducidos a dos: un dosel entre los 24 y 33 metros (70-100 pies) y un piso inferior de 3-16 metros (10-15) pies y en que las hojas son predominantes simples.

Esta es una formación considerablemente extendida en todas las Antillas (Beard, '42; Stehlé, '35, '38, '41; Gleason and Cook, '26) entre 260 y 800 metros (800-2500 pies). Parece estar presente en la Honduras Británica más arriba de 250 mts. (Charter, '41) lo cual indica probablemente condiciones iguales en la América Central, y en los Andes (Pittier, '39), aunque las descripciones aquí no son muy precisas.

2.—*Selva nublada*: (Fig. 10). Existen un número de sinónimos que son permisibles para esta formación. En una clasificación que trata de los trópicos únicamente "selva nublada" es tal vez mejor, pero en una revisión mundial, debe usarse el título "selva templada pluvial" puesto que esta formación se presenta en Nueva Zelandia, Chile, Formosa y otros lugares fuera de los trópicos. Otro título muy recomendable es "selva nubosa". La selva está en dos pisos cerrados, a 20 y 10 metros (60-30 pies) con una capa de arbustos formada principalmente por palmas enanas de hojas simples y helechos arborescentes. Los

árboles tienen copas grandes, ramificación baja, y están cargados con musgos y epifitas. Las hojas son simples, mesofilas, y cubiertas con epifilas. La asociación de este tipo de selvas con una capa de niebla en las montañas ha sido descrita gráficamente por Pittier ('39: p. 20), quien diseña su extensión a lo largo de los niveles más bajos de la *tierra templada* en los Andes de Venezuela de 700 a 2200 metros (2200-6800 pies). En las Antillas Menores, la extensión de altitud es de 800 a 1000 metros

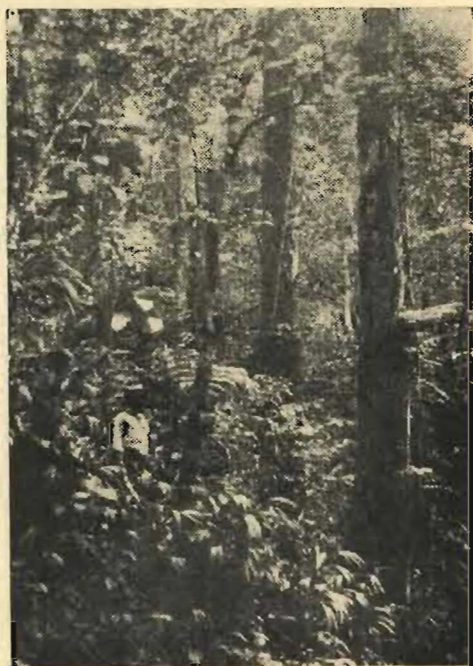


Fig. 10.—Selva pluvial intermedia en La Rain Reserve, Grenada, B. W. I., alrededor de 600 mts.

(Beard, '42; Stehlé, '35, '38, '41). La selva nublada descrita por Shreve en Jamaica ('14) incluye también bosques enanos, siendo la extensión de las dos, de 1500 a 2500 metros.

3—*Bosquete de montaña*: (Fig. 11). Esta formación toma la forma de un bosque espeso de árboles delgados, de 10 a 15 metros de altura. Tiene coronas pequeñas pero

están tan apretadas entre sí que dan una sombra densa y el bosque está formado de un solo dosel con la parte inferior muy abierta y sin vegetación arbustiva. El bosque está compuesto de árboles con hojas pequeñas y correosas, los árboles están algunas veces cubiertos de musgo. Los bosquetes de montaña ocurren en las Antillas sobre las

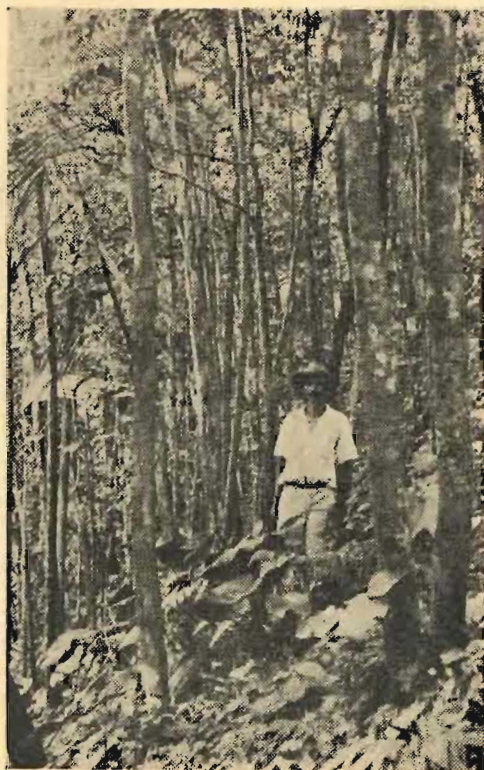


Fig. 11.—Bosquete de montaña en Sorcière Mountain, Isla de Santa Lucía, B. W. I. a 600 metros.

vertientes de las montañas y en los filos abiertos, generalmente a más de 600 metros sobre el nivel del mar.

4—*Palmar de montaña*: (Fig. 12). Las consociaciones de palmas en algunas localidades se encuentran sobre o en el mismo lugar de las formaciones precedentes; por ejemplo *Euterpe globosa* en Puerto Rico y las Antillas Menores

en lugares situados entre 300 y 1000 metros de elevación y *Ceroxylon Klopstockia* en Venezuela cerca de los 2000 metros (Pittier, '39). En las Antillas esta formación ocurre reemplazando los bosquetes de montaña en las pendientes de las montañas con pérdida del suelo expuesto

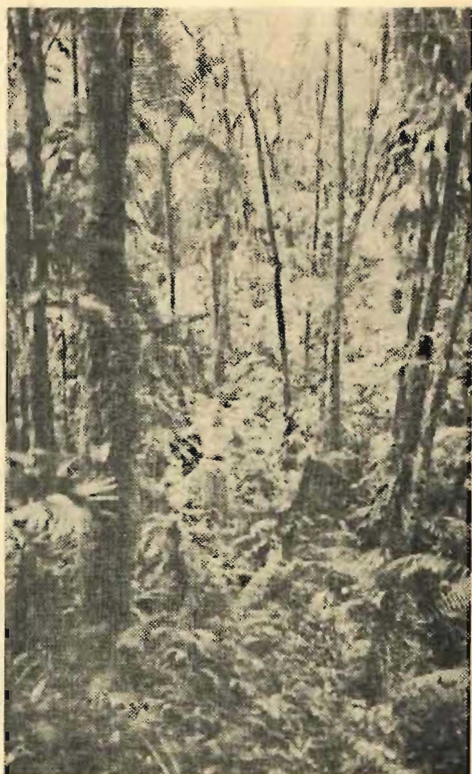


Fig. 12.—Palmar de Montaña, de *Euterpe globosa* Gaerth en St. Vincent, B. W. I., a unos 800 metros.

a fuertes vientos y será necesario considerarlo como un disturbio de clímax.

5—*Bosques enanos*. Esta es la formación que aparece en el límite superior del crecimiento de los árboles y que da origen en su borde superior al páramo abierto. Es un bosque denso pero con árboles de dosel abierto, achaparrados, de 2 a 10 metros de altura, retorcidos y con sus

DEPARTAMENTO DE BIBLIOTECAS
Ciencias Agrícolas y Cínicas

hojas gruesas, carnosas y muy reducidas en tamaño, llegando a ser muy a menudo simples escamas o agujas. Tienen ramas largas y serpenteantes que siguen la dirección del viento. Allí puede existir un piso bajo de formas especiales tales como palmas enanas, helechos arborescentes o *Puya*. El todo está cargado con musgos, líquenes y epifitas formándose una espesura completamente impene-

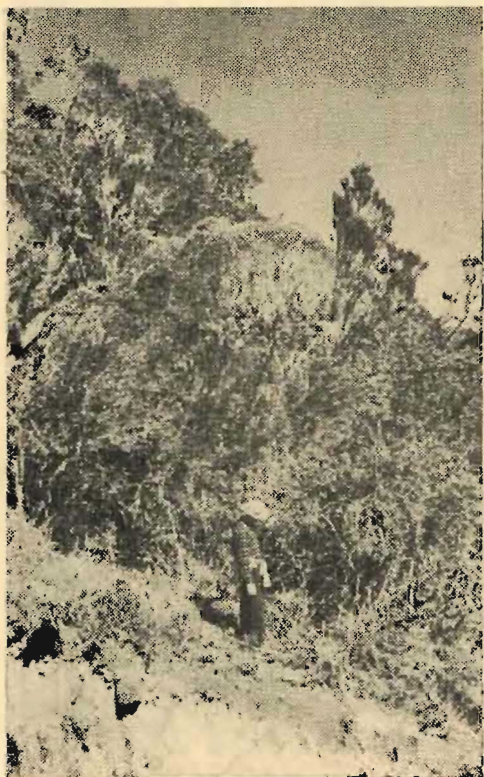


Fig. 13.—Paramillo en los andes de Mérida, Venezuela a 3000 metros.

trable. Esta formación se encuentra en los Andes debajo de los páramos, a cerca de 300 metros de altura. Una forma ligeramente típica, con especies muy hojosas, se encuentra en las cimas de las montañas de las Antillas.

6—*Pinar de montaña*. En la restringida porción de la América Tropical en donde se presentan los pinos, las

selvas más o menos puras de *Pinus* parecen ser el equivalente de varias de las formaciones de hojas amplias descritas arriba, aunque sus relaciones exactas con ellas no son bien claras hasta el presente. Re: Standley ('41) para Guatemala, Chardón ('41) para Hispaniola.

7—*Bamboales*. En ciertas partes de los Andes, los bambús del género *Chusquea* a menudo forman bosquecillos densos, casi puros, de 6 metros de altura, esparcidos en los paramillos, generalmente en las vertientes rocallosas o faldas con suelo delgado. La elevación es de cerca de 300 metros. Aquí no encuentra uno los bamboales tan bien desarrollados como en el Viejo Mundo.



Fig. 14.—Vegetación de Espeletias en el Páramo del Toro, Mérida, Venezuela, a 4000 metros

8—*Páramo*: (Fig. 14) El nombre español es preferible al de "sabanas alpinas", para distinguir la formación americana puramente tropical. A aquellos que prefieran el término inglés, se les sugiere el nombre de "Andine meadow". El páramo ha sido caracterizado por Pittier ('39, p. 16) como sigue: "A altitudes variables pero nunca más bajas de 1800 metros, el borde superior de la selva se va enanificando gradualmente y luego pasa a la formación de los páramos. En su contextura general,

páramo significa un desierto frío, barrido por vientos violentos. y no raras veces batido por tempestades de nieve y de granizo, las cuales pueden amenazar la vida de los viajeros. En nuestros Andes, aunque estas tormentas y sus riesgos no faltan, la expresión es aplicada a las partes más elevadas, casi enteramente exentas de vegetación leñosa y cubiertas principalmente con plantas sin tallos que tienen grandes sistemas radiculares y hojas coriáceas, dispuestas generalmente en rosetas basales y protegidas contra los riesgos del clima por medio de varias adaptaciones. En proporción a su tamaño, muchas de las plantas tienen flores grandes y vistosas, a tal punto que el *páramo* en la estación de la florescencia es comparable en cierto modo con cualquier sabana alpina”.



Fig. 15.—Bosque de playa en Tobago, B. W. I., modelado por el viento.

Los *páramos* ocurren en todas las montañas a altitudes entre 2.500 y 3000 metros. Varían notablemente en composición con la precipitación. Roraima y las grandes mesetas de las mesetas de la Guayana, llevan un tipo muy húmedo, reminiscente de un pantano templado. Un tipo seco desértico se encuentra en el Perú y se llama *Puna*. Los *páramos* de Espeletia que se encuentran en Ecuador, Colombia y Venezuela, son tal vez el tipo ideal.

Las variantes en las Antillas (Stehlé, '35, '38) son sabanas con *Lobelias* gigantescas y con las bromeliáceas terrestres *Pitcairnia* y *Guzmania*, pero es posible que estas sean comunidades serales.

9—*Tundra*. Pantanos de *Sphagnum* han sido descritos por Stehlé en las Antillas Francesas en las cimas de los picos más altos.

Formaciones pantanosas

Es bien sabido que únicamente las plantas especializadas pueden tener una subsistencia larga si el suelo en donde crecen está inundado. Un lugar anual o perennemente inundado por consiguiente desarrollará una vegetación especializada. El tipo de habitat en donde el suelo está anegado o inundado perpetuamente o es afectado únicamente durante una parte del año pero que nunca se vuelve completamente seco es lo que aquí se define como un "pantano". La diferenciación de las selvas plu-

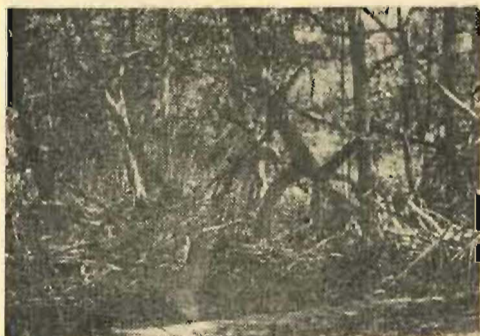


Fig. 16.—Manglares en la isla de Tobago, B. W. I. *Rhizophora mangle* con raíces zancas.

viales óptimas empieza cuando la inundación cubre el suelo por un corto período de tiempo anualmente. Períodos más largos de inundación conducen a una reducción de la fisiognomía, a la especialización de las formas de vida y a la pobreza de la flora. La selva se reduce a un crecimiento herbáceo alto, éste a una planta herbácea que flota en el agua y finalmente se llega al agua libre. Los siguientes estados en esta serie pueden señalarse como formaciones: (fig. 17)

DEPARTAMENTO DE BIBLIOTECAS
Ciencias Agrícolas y Cínicas

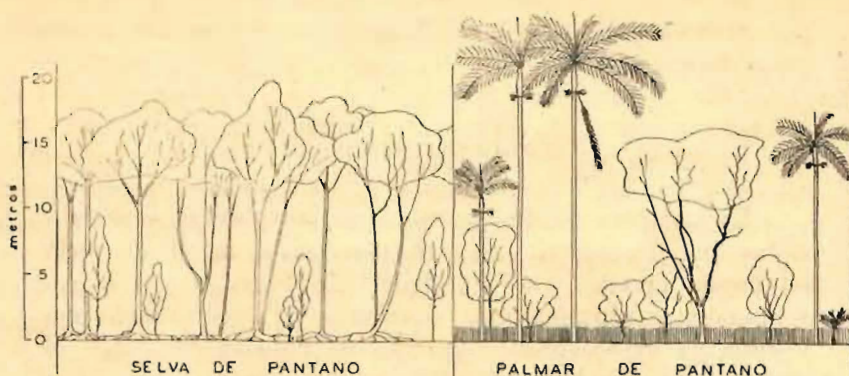


Fig. 17.—Diagramas de perfiles de formaciones de pantano. Selva de pantano, según mensuras hechas en Oropouche, Trinidad; Palmar de pantano, de una fotografía, Nariva Swamp, Trinidad.

A.—*Agua dulce*

1—Selva de pantano

2—Palmar de pantano

3—Pantano herbáceo, incluyendo pantanos con hierbas altas y sabanas pantanosas.

B.—*Agua salada*

1—Manglar

A.—*Agua dulce*

1—*Selva de pantano*: (fig. 18) Esta es generalmente una selva de un solo piso de árboles, un poco parecida a los manglares en su apariencia, de 20-30 metros de altura y más bien abierta por debajo. La tierra es anegadiza o cubierta con agua durante más de la mitad del año y los árboles muestran especializaciones en las raíces—sostenes sinuosos y trabados o raíces zanconas.—Según las circunstancias hay poca o ninguna vegetación terrestre. Las hojas son compuestas, mesófilas y no especializadas. La población tiene una tendencia a permanecer pura y los *Pterocarpus* son predominantes.

2—*Palmar de pantano*: La transición de la selva a la vegetación herbácea está señalada por una zona de

bosque arbustivo en el cual dominan las palmas (*Roystonea*, *Mauritia*, *Attalea*, *Oenocarpus*). Están asociados árboles esparcidos de la selva de pantano y parches de pantanos herbáceos.

3—*Pantanos herbáceos*: Fig. 19) El pantano herbáceo está más o menos anegado durante todo el año y el



Fig. 18.—Selva de pantano, de *Pterocarpus* cerca del río Oropouche, Trinidad.

agua tiene durante una parte del año de 0.30 a 1 metro de profundidad. Hay dos subdivisiones: pantano con hierbas altas y sabana pantanosa.

El pantano con hierbas altas es el menos inundado y se compone de hierbas gigantes, que crecen generalmente en grandes parches puros, como *Montrichardia*, *Gynerium* y *Cyperus* spp. Son rizomatosos. En su mejor crecimiento llegan a 4 metros de altura, pero aquel es más reducido en las aguas más profundas.



Las sabanas pantanosas están formadas por matas herbáceas que flotan en la superficie del agua la cual estacionalmente puede tener 2 metros de profundidad. Generalmente esta vegetación está formada por gramíneas pero también se pueden encontrar otras hierbas — *Nymphaea*, etc.



Fig. 19.—Pantano herbáceo alto, de *Cyperus giganteus* en el Nariva Swamp, Trinidad.

B.—*Agua salada*

1—*Manglar*: (fig. 16) Es demasiado bien conocido para que necesite una nueva definición. Es característico de las tierras pantanosas de las mareas, cubiertas con agua salada durante la marea alta. Los manglares no podrán sobrevivir en agua pura del mar o en el agua dulce de los ríos. Una característica muy importante de los manglares es su viviparidad. Algunos desarrollan raíces zancoas, otros pneumatóforos. Las hojas son sim-

ples, mesofilas y espesamente cutinizadas. En su mayor desarrollo, los manglares forman una selva cerrada de 25 metros de altura. A lo largo de la Costa Atlántica, los manglares son de una composición florística muy constante y también en las costas del Pacífico, pero las dos costas difieren entre sí.

La vegetación pantanosa está desarrollada principalmente en los deltas de los grandes ríos e incluye los *esteros* de los Llanos de Venezuela (Meyers, '39) y *varzeas* de la Amazonia (Ducke, '38).

Formaciones de Lodazal o formaciones de pantano estacional

Falta por considerar otra serie de formaciones, a saber: aquellas en las cuales el suelo está anegado o inundado estacionalmente y también estacionalmente desecado. Se ha sugerido que este tipo de habitat debe llamarse ecológicamente un "lodazal" para distinguirlo del "pantano", el cual aun cuando estacionalmente inundado nunca se seca completamente. Esta distinción entre los términos "lodazal" y "pantano" no existe, admisiblemente, en el uso popular: el autor sugiere establecer la distinción para su uso en los trabajos de ecología. Puede que se encuentre preferible adoptar "pantano estacional" en lugar de la palabra "lodazal" promovido por el autor, pero "lodazal" es más conciso. El habitat del lodazal implica una severa alternación de condiciones de humedad entre la inundación y la sequía fuerte y casi siempre está asociado con la dificultad del drenaje del subsuelo, bien sea debido a la presencia de la roca madre o de una capa impermeable de arcilla. Puesto que no hay percolación del agua, el suelo se inunda durante la estación lluviosa. En la estación seca la delgada capa superior en donde están confinadas las raíces se seca completa y rápidamente. La vegetación del lodazal por consiguiente requiere un régimen estacional de lluvias, pero se desarrollará en donde la distribución es tan ligeramente estacional que la vegetación de los suelos profundos es selva pluvial (como en Berbice en la Gua-



Fig. 20.—Diagramas de perfiles de formaciones de lodazal. Selva de lodazal medida en Long Stretch, Trinidad; bosque de lodazal, según Charter (41); Palmar de lodazal, de una fotografía de la sabana de Aripo, Trinidad.

yana Británica: (Martyn, '31). En los trópicos no hay ningún lugar de donde las lluvias carezcan por completo de periodicidad.

Se pueden distinguir cuatro formaciones de lodazal (fig. 20):

- 1—Selva de lodazal
- 2—Bosque de lodazal
- 3—Palmar de lodazal
- 4—Sabana

1—*Selva de lodazal*: (fig. 21) Una selva de dos pisos, con el dosel formado entre los 3 y 10 metros por un piso bajo, sobre el cual se encuentran esparcidos grandes árboles que llegan a cerca de 25 metros. Cincuenta por ciento de todos los árboles individuales y 75 por ciento de los que forman el piso bajo son palmas con hojas pinadas, *Manicaria*, *Jessenia* y *Euterpe*. Los árboles no alcanzan tamaños mayores de $\frac{1}{2}$ metro de diámetro. Epifitas estranguladoras (*Ficus* y *Clusia*) pueden ser comunes en los grandes árboles; por otra parte las lianas y las epifitas están pobremente representadas. Los árboles no tienen sostenes de ninguna clase pero muchos tienen raíces zanconas o pneumatóforos. La selva es completamente siempreverde, las hojas son simples, mesófilas y

con tendencia a ser correosas o cutinizadas. La vegetación terrestre esta compuesta en su mayor parte por planticas de palmas. La superficie de la tierra está como "hozada" (definición de Benett & Allison, '28).

2—*Bosque de lodazal*: Un bosque bajo y denso de árboles pequeños de sólo pocos centímetros de diámetro



DEPARTAMENTO DE BIBLIOTECAS
Ciencias Agrícolas y Ciencias



Sede Medellín

Fig. 21.—Selva de lodazal en Long Stretch, Trinidad. La mayoría de las palmas es *Jessenia oligocarpa* Gr. & Wendl.

pero a menudo con ramas más bien esparcidas. Algunas palmas también están presentes. La tierra lleva juncos (*Rynchospora*) y cortaderas (*Scleria*) y está "hozada".

3—*Palmar de lodazal*: (fig. 22) Este tipo se presenta principalmente como cinturones de franjas al rededor de las sabanas o como "islas" dentro de ellas. Las palmas de abanico (*Mauritia*, *Copernicia*, *Acoelorrhaphe*) sobre-



Fig. 22.—Morichal con *Marttia setigera* Gr. & Wendl. bordeando la sabana de Arpo, Trinidad.

salen sobre la espesura de arbustos, a menudo microfilos. La tierra tiene *Rynchospora* y *Scleria*.

4—*Sabana*: (fig. 23) Esta es una formación muy bien conocida. Originalmente un pastizal (*Andropogon*, *Cymbopogon*, *Sporobolus*) debe tomar la forma de pura grama (sabana abierta), pastizal con arbustos retorcidos esparcidos (vergel de sabana), con pinos (sabana de pi-

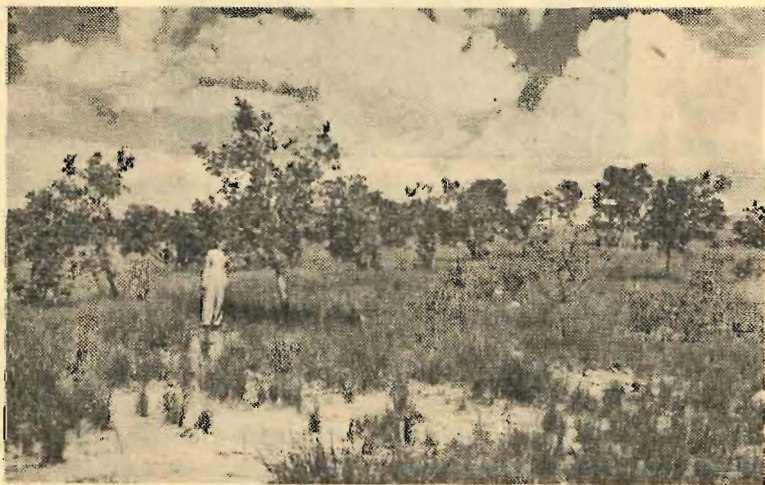


Fig. 23.—Una sabana típica al sur del Orinoco en Venezuela, camino de Upata a Guasipatí. Hierba gruesa cubierta por árboles de *Curatella americana*.

nos) o con palmas de abanico ocasionales (sabana de palmas). En las regiones de mucha lluvia, pequeños juncos compiten con los pastos. Los arbustos característicos son: *Curatella americana*, *Byrsonima* spp., *Bowdichia virgilioides* y *Anacardium occidentale*. Las palmas pertenecen a los géneros Copernicia, Acoelorrhaphe, Chrysophila. Las sabanas de pinos están confinadas al extremo norte donde los pinos están presentes y parecen muy equivalentes a los vergeles de sabana.

El grado de reducción y especialización de la vegetación está determinado por la severidad con que alternan los períodos de inundación y de sequía. En general las condiciones más severas son ocasionadas por un terreno a nivel que tiene por debajo, muy cerca a su superficie una capa impermeable y compacta de suelo arcilloso o "hardpan": Cuando estas condiciones del suelo están asociadas en un régimen muy periódico de lluvias, la vegetación se especializa o se reduce. Parece posible correlacionar esta serie de formaciones con encadenamientos de madurez de suelo y topografía (Bennett y Allison: '28, p. 70-71, Carter, '41, p. 26-30). Debe recalarse que las formaciones de esta serie están invariablemente asociadas en las condiciones particulares de humedad, caracterizadas. Los pastizales de la América tropical no son por consiguiente, directamente comparables con los del Africa, de los cuales difieren en fisiognomía, no menos que en habitat. Las sabanas de acacias de recia apariencia africana, se han desarrollado en las Indias Occidentales de la repetida quema de tipos secos de vegetación estacional, pero deben ser consideradas como un seral o como un clímax derivado. La quema ocurre en las sabanas de América pero el autor la considera como un efecto, más bien que como una causa. Ciertos tipos de sabanas africanas deben representar, indudablemente las mismas condiciones de habitat de las americanas y las semejan de una manera algo cercana. Se llama la atención sobre el intento de correlación entre las formaciones del autor y los tipos de vegetación de Africa, como los describe Shantz ('23) y que aparecen en la tabla III. La situación exacta de

los pastizales en la América tropical es un tópico demasiado amplio para discutirlo aquí.

La mayor parte del área de tierra baja, situada a lo largo del Amazonas tiene selvas de lodazal (Ducke, '38): a esta formación pertenecen también los "pantanos" de Haematoxylon, de Centro América, y la asociación Calophyllum-palme de Trinidad (Marshall, '34); y el pantano "truli" de la Guayana Británica (Davis, '29) está también, sin duda, relacionado con ella. "La serranía rota", de la Honduras Británica, es una selva de lodazal. (Charter, '41). Los morichales se presentan por doquier asociados con las sabanas, que están tremendamente diseminadas en la América Tropical y tienen una composición florística notablemente estable en toda su extensión, desde los áridos pinares de Florida hasta los campos del sur del Brasil. A la Sabana pertenecen la "serranía de robles", la "serranía de pinos" y el "pantano de pimientos" de la Honduras Británica y Yucatán (Charter, '41), las sabanas de Cuba y la Isla de los Pinos (Bennett y Allison, '28). Las sabanas de Trinidad (Marshall, '34; Meyers, '33), los grandes llanos del Orinoco (Meyers, '33), las sabanas de la faja costanera de la Guayana (Martyn, '31); Pülle, '06, '38) y del Rupunumi y Rio Branco y las Montañas de Pakaraima (Meyers, '36), los "campos firmes" del Brasil, (Ducke, '38) y las "caatingas" de Maranhao y Piauí en el Brasil, compuestas de palmeras, *Copernicia cerifera* (Noronha, '38).

Formaciones atípicas

La clasificación por medio de la fisiognomía en grupos de habitat, tal como se resume anteriormente, se encuentra con dos complicaciones mayores: la fisiognomía atípica debida a la pureza del lugar y la fisiognomía indeterminada debida a los tipos de habitat intermedios.

1—*Asociaciones de fisiognomía atípica*: La selva pura compuesta en gran parte por una sola especie de árbol, es por lo general extremadamente rara en los trópicos, pero por algunas circunstancias especiales, en modo alguno comprendidas hasta ahora, es regularmente común

en la Guayana. La dificultad de clasificar por medio de la estructura y la forma de vida una asociación de este tipo reside en la improbabilidad de que la fisiognomía impresa a la comunidad por la especie predominante sea la misma de selva mixta, en donde distintas especies pertenecen a formas de vida diferentes, aunque estas parecen convenir igualmente bien (o casi bien) al árbol, para que alcance éxito en el habitat dado. Aun más, en una selva pura todos los árboles al llegar a la madurez, tenderán a alcanzar la misma altura en tanto que una selva mixta estará formada por árboles que alcanzan varios tamaños y conducen por ello a una estructura menos regular. Las selvas puras de *Mora excelsa*, en Trinidad, por ejemplo, muestran la estructura de la selva pluvial aunque el habitat es el de una selva veranera siempreverde y lleva esta formación dondequiera que la *Mora* invasora no ha llegado aún. Las selvas de Dicymbe en el interior de la Guayana Británica (Davis y Richards, '34; Meyers, '36) son claramente *sui generis* y no pueden ser acomodadas directamente dentro de ningún, grupo fisiognómico general que esté basado en poblaciones mezcladas. Tales casos han de ser resueltos sobre la base de sus méritos, mediante el examen directo del habitat y de la flora. Posteriormente cuando se sepa más sobre tales comunidades puede ser posible delimitarlas como subtipos de formaciones definidas.

2—*Formaciones de fisiognomía intermedia*: Así como una asociación de plantas se sumerge por lo general gradualmente dentro de otra asociación, vecina, por una "faja de tensión" o "ecotone", en donde las especies de ambas asociaciones se enfrentan, así también la formación, posee sus "ecotones" en donde las estructuras y las formas de vida de las diferentes formaciones están entremezcladas. El examen de un área dada, por ejemplo, puede descubrir una fisiognomía intermedia entre la selva pluvial y la selva veranera siempreverde, aunque la asociación florística del área es distinta y no muestra rasgos de transición. Probablemente, es poco común que una comunidad que pertenezca a cualquier serie de formación, corresponda exactamente a una de sus formaciones de-

finidas, puesto que estas son únicamente estados artificialmente delimitados de una larga serie. Una vez que se haya reconocido este hecho, no se encontrará dificultad real alguna, para "colocar" los tipos. Un tipo de "ecotone" más bien complicado, es aquel en donde la comunidad se coloca en posición intermedia entre formaciones de diferentes series de formación. Este caso es extremadamente raro pero se presenta de pronto, debido a condiciones especiales. El autor ha encontrado una de ellas en las montañas de Trinidad, entre los 300 y 800 metros sobre afloramientos calizos donde hay muy poco suelo y el agua se percola inmediatamente por entre las rocas. La lluvia aquí, muestra fluctuaciones estacionales, pero es tan abundante aun en meses relativamente secos, que en los suelos que no son calizos, la formación es de selva pluvial intermedia. El excesivo drenaje de las calizas exagera las fluctuaciones estacionales, de la lluvia produciendo una estación seca bien definida; por otra parte, el área esta situada en la zona baja nublada que tiene una alta humedad y una condensación frecuente. En total, el tipo de selva muestra afinidades tanto de la selva pluvial intermedia como de la selva veranera semidecídua, y es en parte montañosa y en parte estacional. Tales casos no pueden sino clasificarse separadamente.

DATOS COMPARATIVOS

Con el fin de relacionar las formaciones de plantas aquí descritas, con los tipos mundiales, el autor ha compuesto unas tablas en donde se hace un ensayo de correlación con las nomenclaturas de Schimper (tabla II), Shantz (Tabla III) y Barbour (Tabla IV) Las formaciones climáticas de Schimper parecen corresponder en general a las series estacionales del autor, agregando la selva pluvial a la cabeza de las series, pero no en lo que se relaciona con los pastizales, que Schimper considera climáticos y relacionados con las condiciones estacionales. Al autor no le parece correcto este punto de vista. Las formaciones montañosas de Schimper corresponden a las del autor como corresponden también su litoral y

**TABLA II Correlación de las formaciones
con las de Schimper ('03)**

NOMENCLATURA DE SCHIMPER	CORRELACION	NOTAS
Formaciones climáticas		
Bosque (Woodland)		
Selva pluvial tropical	Selva pluvial	
Selva Monsón	Selvas veraneras siempre verdes y semidecíduas.	
Selva-sabana	Selva veranera decidua.	La hierba no es prominente en las formaciones americanas.
Espinar-selva	Espinar	
Pastizal		
Sabana (incluyendo la verdadera sabana, la estepa y la pradera).	Sabana (en parte)	Es difícil correlacionar con los tipos de pastizal de Schimper, debido a ser su concepto del habitat, radicalmente deficiente.
Desierto		
Desierto Tropical	Cardonal, desierto.	
Formaciones edáficas de bosques		
Selvas circundantes	Varios tipos estacionales.	Consideradas como pertenecientes a varias formaciones, generalmente selvas veraneras.
Selva de pantano de agua dulce.	Selva de pantano, palmar de pantano, selva de lodazal.	
Bosque de playa.	Bosque de playa	Falsamente relacionado por Schimper a la humedad térmica.
Manglar.	Manglar	
Formaciones montañosas		
Selva pluvial sub-tropical de la región montañosa inferior en los trópicos.		
Selva pluvial templada.	Montana o selva pluvial templada.	
Bosque enano	Bosque enano.	
Estepa alpina	Páramo.	
Desierto Alpino.	Tundra.	

los manglares. Las selvas de pantano de agua dulce, de Schimper, abarcarían una variedad de tipos de lodazales y pantanos. Los tipos siempreverdes secos son desconocidos a Schimper fuera del bosque del litoral.

TABLA III Ensayo de correlación de las formaciones neotropicales, con las del África Tropical, como las describe Shantz ('23)

TIPOS DE VEGETACION DE SHANTZ	CORRELACION	NOTAS
Selvas		
Selva manglar	Manglar	
Selva pluvial tropical	Selva pluvial y selva veranera siempreverde	Estos tipos corresponden más o menos bien.
Selva pluvial templada	Montaña (Montane) o selva pluvial templada	
Selva seca	Selva veranera decidua	
Selva espinosa.	Espinar	
Pastizales		
Sabana de hierba alta y árboles pequeños.		Climax desviado, inicialmente "selva pluvial tropical"?
Sabana de hierba con Acacias altas		Climax desviado, inicialmente "Selva seca"?
Desierto de Acacias con sabana de hierba		Climax desviado inicialmente "Selva espinar"?
Hierba de desierto		Climax desviado, inicialmente matorral y desierto?
Pastizal de montaña (Mountain)		Climax desviado, inicialmente "Selva pluvial templada"?
Pradera Alpina	Páramo	
Hierba de lodazal	Pantano herbáceo	
Desiertos		
Matorral de desierto.	Desierto.	

El autor encuentra más fácil hacer la correlación con los tipos africanos de Shantz ('23) que con los de Chipp (Tansley y Chipp, '26). Shantz omite mencionar los pantanos y lodazales litorales de agua dulce pero parece haber una correlación fácil con todos los tipos de selva de su lista. La mayoría de los tipos africanos de pastizales no se encuentran en la América Tropical, excepto en áreas limitadas de intensa intervención humana. El autor sugiere que quizás podría encontrarse que tales tipos Africanos sean climax desviados por el fuego y el pastoreo. Indudablemente hay sabanas dentro de los pastizales Africanos, quizás de un tipo de grama baja y en

**TABLA IV Correlación de nomenclatura con la
de Barbour ('42)**

TIPOS PRIMARIOS DE BARBOUR	CORRELACION
1—Selvas secas	Espinates, cardenales.
2—Selvas deciduas	Selvas veraneras semi-decidua y decidua.
3—Selvas pluviales	Selva pluvial, selva veranera siempreverde, Selva pluvial intermedia y selva xerofítica.
4—Selvas nubladas	Selva nublada, palmar de montaña, bosque enano.
5—Tipos especiales	
(1) Selvas manglares	Manglares
(2) Tipo de pinares de tierra baja.	Sabana (sub-formación)
(3) Tipos no forestales.	Páramo, Tundra, Pantano herbáceo, sabana.
(No puestos en lista)	Selva de pantano, palmar de pantano, selva de lodazal, bosque de lodazal, palmar de lodazal, bosque de playa.

manojos, que se encuentra relacionado a condiciones de humedad semejantes a las de América.

Las formaciones del autor, dadas en correlación con los tipos de Schimper y Shantz, pueden solamente, pertenecer al mismo tipo de formación. Se invita a los estudiantes de la vegetación africana a probar la validez de estas correlaciones, mediante la aplicación de la clave analítica de la tabla V.

SUMARIO

Mientras se efectuaba el estudio de la vegetación de Trinidad, se elaboró un sistema de clasificación con el fin de incluir todos los tipos de climax de vegetación, conocidos en la América Tropical.

Se propone en principio, reconocer los grupos florísticos a los cuales se aplica la nomenclatura de Clements ('36). Estos grupos florísticos o asociaciones, son luego clasificados en formaciones sobre la base de la estructura y la forma de vida, de acuerdo con las recomendaciones de Richards, Tansley y Watt ('39).

Las formaciones son finalmente agrupadas en series de formación, sobre la base del habitat.

Se dan descripciones detalladas de veinticuatro formaciones, apareciendo en la tabla I, un resumen de las mismas. En las tablas II, III y IV, se presentan ensayos de correlación con las nomenclaturas de Schimper, Shantz y Barbour. En la tabla V se presenta una clave analítica para el reconocimiento de las formaciones en el campo.

TABLA V.—Clave analítica para el reconocimiento de las formaciones en el campo.

- 1—Crecimiento herbáceo o no leñoso dominante:
 - 2—Principalmente musgos y líquenes. Una comunidad de las montañas altas *Tundra*
 - 2—Plantas alpinas, la mayoría de ellas sin tallo y con hojas coriáceas dispuestas en rosetas basales, muchas con flores vistosas. Una comunidad de las montañas altas *Páramo*
 - 2—Hierbas gigantes tales como *Montrichardia*, *Gynurium* y *Cyperus* spp. gregarias y hasta de 4 metros de altura, en sitios profundamente inundados.... *Pantanos herbáceos* (subformación pantanosa con hierba alta).
 - 2—Gramíneas dominantes o codominantes con pequeñas Ciperáceas:
 - 3—Las plantas forman un tejido flotante sobre aguas profundas *Pantanos herbáceos* (subformación sabana pantanosa)
 - 3—Plantas no flotantes, hierbas del tipo en manojos. Pueden estar presentes árboles, arbustos o palmetas *Sabana*
- 1—Palmas dominantes o presentes en números muy considerables:
 - 2—Palmas de 20 metros y más de altura, que emergen sobre el crecimiento leñoso o herbáceo:

3—Palmas de abanico sobre un espesamiento denso de arbustos o arbolillos de 5 a 10 metros de altura *Palmar de lodazal*

3—Palmas de abanico o pinnadas sobre un crecimiento inferior irregular, herbáceo o leñoso con arbolillos dispersos *Palmar de pantano*

2—Palmas no emergentes:

3—Selva baja de cerca de 10 metros de altura compuesta principalmente de palmas y con árboles no muy altos; el suelo con vegetación herbácea muy lozana, musgos y epifitas muy abundantes. Una comunidad montañosa.....
..... *Palmar de montaña*

3—Una selva con dos estratos de árboles, la superior de árboles dispersos que tienen de 25 a 30 metros, la inferior consiste principalmente de palmas y forman un dosel a los 10-15 metros. Una comunidad de tierras bajas.....
..... *Selva de lodazal*

1—Sotos de Bambú *Bamboal*

1—El crecimiento leñoso es dominante, las palmas y los bambús no se encuentran presentes en números considerables:

2—Crecimiento arbóreo de más de 10 metros de altura:

3—Especies deciduas presentes.. *Selvas veraneras*

4—Tres estratos de árboles; cerca de 1/3 de los individuos del estrato superior, deciduos *Selva veranera siempreverde*

4—Dos estratos de árboles, el superior cerrado y con 1/3 a 2/3 de los individuos deciduos *Selva veranera semidecidua*

4—Dos estratos de árboles, el superior abierto y con cerca de los 2/3 de los individuos deciduos *Selva veranera decidua*

- 3—Selvas completamente siempreverdes (o prácticamente así) :
- 4—Selva alta con grandes árboles que forman un dosel continuo a 20 metros o más sobre el suelo :
- 5—Tres o cuatro estratos de árboles, los dominantes de 40 metros o más de altura, hojas predominantemente compuestas...
..... *Selva pluvial*
- 5—Dos estratos de árboles, los dominantes de cerca de 30 metros de altura, hojas predominantemente simples
..... *Selva pluvial intermedia*
- 5—Dos estratos de árboles, los dominantes de cerca de 20 metros de altura, hojas simples; los musgos y los helechos arborescentes abundantes*Selva nublada*
- 4—Selva más baja sin dosel continuo o con un dosel formado a menos de 20 metros sobre el suelo :
- 5—Selva de pinos *Pinar de montaña*
- 5—Arboles de hojas anchas :
- 6—Dos estratos de árboles, el superior formado por árboles esparcidos, el inferior cerrado formando un dosel a unos 25 metros de altura
..... *Selva pluvial xerofítica*
- 6—Únicamente un estrato de árboles, algunas veces de 20 metros de altura, generalmente menos :
- 7—Raíces zanconas o pneumatóforos erectos presentes. Inundada por las mareas con agua salada
..... *Manglar*

- 7—Raíces con sostenes delgados y sinuosos y raíces zanconas y pneumatóforos en forma de rodillas presentes, o ambas cosas. Inundadas por agua dulce *Selva de pantano*
- 7—Sin peculiaridades en las raíces, tierra bien drenada *Bosquete de montaña*
- 2—Crecimiento de los árboles de menos de 10 metros de altura:
- 3—Especies predominantemente armadas o espinosas:
- 4—Bosques más o menos cerrados de árboles micrófilos y espinosos de 9-19 metros de altura *Espinar*
- 4—Vegetación abierta con abundancia de cactus columnares y nopales *Cardonal*
- 4—Crecimiento excesivamente esparcido con grandes parches de suelo limpios de vegetación *Desierto*
- 3—Especies armadas pocas o ausentes:
- 4—Vegetación marcadamente doblada por el viento:
- 5—Arboles cubiertos con una espesa capa de musgos y epifilas. Epifitas y trepadoras abundantes; una comunidad de las montañas altas *Bosque enano*
- 5—Los musgos son escasos, no hay epifilas, las epifitas y las trepadoras son muy raras; comunidad costanera *Bosque de playa*
- 4—Vegetación no marcadamente doblada por el viento:
- 5—Bosque denso o bosquete de arbolillos ramificados *Bosque de lodazal*

LITERATURA CITADA

Barbour, W. R.

- 1942.—Forest types of tropical America. Caribbean Forester 3: 137-150.

Beard, J. S.

- 1942.—Montane vegetation in the Antilles. Caribbean Forester 3: 61-74.

-
- 1944.—The natural vegetation of Tobago, B. W. I. Ecological Monog. 14. (In press.)

Bennett, H. H., and R. V. Allison.

- 1928.—The soils of Cuba. Trop. Plant Res. Found., Washington.

Bennoist, R.

- 1924.—La végétation de la Guayane Française. Bull. Soc. de France 71: 1169-77. (In French.)

Burtt-Davy, J.

- 1938.—The classification of tropical woody vegetation types. Imp. For. Institute paper N^o 13, Oxford, England.

Chardon, C. E.

- 1941.—Los pinares de la República Dominicana. Caribbean Forester 2: 120-131. (In Spanish with English summary).

Charter, C. F.

- 1941.—A reconnaissance survey of the soils of British Honduras. Govt. Printer, Trinidad, B. W. I.

Champion, H. G.

- 1936.—A preliminary survey of the forest types of India and Burma. Indian Forest Records (New Series). Silviculture 1, N^o 1, New Delhi.

Clements, F. E.

- 1928.—Plant succession and indicators (combined edition). H. W. Wilson Co., New York.
-

- 1936.—Nature and structure of the climax. *Journ. Ecology* **24**: 252-284.

Davis, T. A. W.

- 1929.—Some observations on the forests of the North West District. *Agr. Journ of British Guaiana* **2**: 157-166.

Davis, T. A. W., and P. W. Richards.

- 1933-34.—The vegetation of Moraballi Creek, British Guaiana. *Jour. Ecology* **21**: 350-384, and **22**: 106-155.

Ducke, A.

- 1938.—A Amazonia Brasileira. *Anais da primeira reuniao sulamericana de botânica, Río de Janeiro*. **1**: 275-287. (En portugués).

Dugand, A.

- 1942.—On the vegetation and plant resources of Colombia *Chronica Botanica* **7**.

Gleason, H. A., and M. T. Cook

- 1926.—Plant Ecology of Porto Rico. Vol 7 of the Scientific Study of Porto Rico and the Virgin Islands, N. Y. Acad. Sci.

Godwin, H.

- 1929.—The sub-climax and deflected succession. *Jour. Ecology* **17**: 144-147.

Hardy, F., D. W. Duthie and G. Rodríguez.

- 1936.—The cacao and forest soils of Trinidad: (B) south-central district. X of Studies in West-Indian soils. Govt. Printer, Trinidad.

Marshall, R. C.

- 1934.—Physiography and vegetation of Trinidad and Tobago. Oxford Forestry Memoir **17**, Univ. of Oxford, England.

Martyn, E. B.

- 1931.—A botanical survey of the Rupununi Dev. Co. 's Ranch at Waranama, Berbice River. Agr. Jour. of British Guaiana **4**: 18-25.

Meyers, J. G.

- 1933.—Notes on the vegetation of the Venezuelan Llanos. Jour. Ecology **21**: 335-349.

-
- 1936.—Savana and forest vegetation of the interior Guaiana Plateau. Jour. Ecology **24**: 162-184.

Noronha, H.

- 1938.—O Nordeste Brasileiro. Anais da primeira reuniao sul-americana de botânica, Río de Janeiro. **1**: 227-237 (en Portugués).

Phillips, J.

- 1931.—The biotic community. Jour. Ecology **19**: 1-23.

Pittier H.

- 1938.—Clasificación de los Bosques: Cartilla de selvicultura. Tipografía de la Nación, Caracas (en Español)

-
- 1939.—Suplemento a las Plantas Usuales de Venezuela. Editorial Elite, Caracas (en Español).

Pulle, A.

- 1906.—An enumeration of the vascular plants known from Surinam. Leiden.

-
- 1938.—Explorações Botánicas de Surinam. Anais da primeira reuniao sul-americana de botânica,

Río de Janeiro. 1: 239-248 (en inglés y portugués).

Raunkiaer, C.

1916.—Om bladstorelsens anvendelse i den biologiske plantegeografi. Bot. Tids. **33**: 225 (en Danés).

Richards, P. W.

1936.—Ecological observations on the rain forest of Mount Dulit, Sarawak. Jour Ecology **24**: 1-34.

Richards, P. W., A. G. Transley, and A. S. Watt.

1939.—The recording of structure, life-form and flora of tropical forest communities as a basis for their classification. Imp. for. Institute paper N^o 19, Oxford, England.

Schimper, A. F. W.

1903.—Plant geography upon a physiological basis. Oxford.

Shantz, H. L., and C. F. Marbut.

1923.—The vegetation and soils of Africa. American Geog. Soc. Research Series **13**: 1-242.

Shreve, F.

1914.—A montane rain forest. Carnegie Inst. Washington pub. 199.

Standley, P. C.

1941.—The forests of Guatemala. Tropical Woods **67**: 1-18.

Stehlé, H.

1935.—Essai d'écologie et de géographie botanique: Flore de la Guadeloupe. Basse-terre, Guadeloupe. (en francés).

1938.—Esquisse des associations végétales de la Martinique. Bull. Agr. Martinique, Fort-de-France. (en francés).

1941.—Conditiones éco-sociologiques et évolution des forests des Antilles françaises. *Caribbean Forester* 2: 154-159 (en francés con un sumario en inglés).

Stevenson, N. S.

1942.—Forest associations of British Honduras. *Caribbean Forester* 3: 164-171.

Tansley, A. G.

1935.—The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16: 284-307.

Tansley, A. G., and T. F. Chipp.

1926.—Aims and methods in the study of vegetation. Crown Agents, London.

Warming, E.

1909.—Oecology of plants. Oxford, England.

GLOSARIO

La mayor parte de las siguientes definiciones se han tomado o modificado del glosario que se encuentra en el libro "FOUNDATIONS OF PLANT GEOGRAPHY" por Stanley A. Cain.

Asociación: Comunidad climática correspondiente a la sub-división más grande de un clímax, biome, o formación. En sentido lato, cualquier comunidad estable.

Associes: Cualquier comunidad seral debajo de la asociación climática

Biome: Una comunidad climática mayor, compuesta de plantas y animales. Equivalente a clímax y formación.

Clan: El orden ecológico más pequeño, compuesto por un grupo pequeño de plantas de

- una sola especie que domina unos pocos metros cuadrados de tierra.
- Climático:* Pertenece al clima, especialmente con respecto a su influencia sobre los organismos.
- Climax:* La comunidad terminal de una serie que está en equilibrio dinámico con el clima predominante. Los climax mayores del mundo son equivalentes a formaciones y biomes. El término también se usa en conexión con cualquier sub-división, tal como una asociación climática.
- Comunidad:* Grupo organizado de plantas o animales, o ambos. El término es empleado cuando no es necesario o deseable usar una designación más específica tal como asociación, associates, etc.
- Competencia:* Lucha por la existencia que resulta cuando dos o más organismos tienen necesidades mayores al abastecimiento. La competencia es responsable, en gran parte, de la estructura característica del conjunto total de las plantas que viven en un área particular (este conjunto total de plantas se llama generalmente una *phytocoenosis*).
- Consociación:* (Uso Británico): Un grupo equivalente a la asociación pero en el cual sólo existe una especie claramente dominante.
- Dominante:* Una forma (una especie) que tiene un alto grado de dominancia o control sobre una comunidad de la cual es miembro.
- Ecotonia:* Región de transición entre dos comunidades, y que contiene especies características de ambas. Las ecotonías son angostas cuando las transiciones entre los tipos ambientales son repentinas (como en las regiones montañosas en donde hay rápidos cambios

altitudinales), y anchas cuando las condiciones de vida cambian gradualmente.

Edáfico: Pertenece al suelo, especialmente con respecto a sus influencias sobre el organismo; factores del suelo.

Faciación: Porción de una asociación caracterizada por una combinación particular de dominantes de la asociación, teniendo un área como base, relacionada a las diferencias climáticas dentro del tipo climático general que controla la asociación.

Fajas Transversales: Tipo de parcela utilizado en los estudios ecológicos para la enumeración de las especies y su relativa abundancia en un área dada.

Fisiognómico: Pertenece a la apariencia general o aspecto como un tipo de selva.

Florística: El estudio de la flora de un área en donde las plantas son consideradas como clases más bien que como comunidades componentes.

Formación: Equivalente a Biome y Clímax.

Forma de vida: La forma vegetativa de un organismo tal como un árbol, arbusto, liana, esclerófila de hojas anchas, etc. Sinónimo con forma de crecimiento.

Lociación: Una variante local de una asociación, que puede diferir del resto de la asociación o faciación con respecto a la dominancia, pero que está caracterizada por su propia sub-dominancia en los estratos inferiores de la comunidad; generalmente correlacionada con microclima.

- Microclima:* El ambiente climático de un área muy local tal como las vertientes norte o sur de una colina, o un espacio aun más pequeño.
- Seral:* Perteneciente a una sere.
- Sere:* Una sucesión; una serie de comunidades desde las primeras hasta la condición climática.
- Sociedad:* Un grupo de plantas intermedio entre la lociación y el clan; generalmente formado de grupos pequeños que incluyen varias especies. Los conjuntos de plantas característicos de ciertos niveles definidos en la estratificación de una selva tropical, han sido llamados *sociedades de estratos*.
- Sub-clímax:* Una asociacion que dura mucho debido a la interferencia de los factores edáficos o bióticos con una sucesión normal favorecida por el clima predominante.
- Sucesión:* El desarrollo de una sere; el reemplazo de una comunidad por otra.
- Sucesional:* Perteneciente a la sucesión.
- Vegetación:* Las plantas de un área consideradas en general o como comunidades, pero nunca taxonomicamente, como en florística.