



Acta Botánica Venezuelica

ISSN: 0084-5906

perezsi@gmail.com

Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr.

Tobías Lasser

Venezuela

Ramírez, Nelson; Hokche, Omaira; Briceño, Herbert  
Florística y grupos funcionales de plantas en comunidades herbáceo-arbustivas del sector Gran  
Sabana, estado Bolívar, Venezuela  
Acta Botánica Venezuelica, vol. 35, núm. 2, julio-diciembre, 2012, pp. 247-302  
Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser  
Caracas, Venezuela

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=86230266004>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica  
Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal  
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

## FLORÍSTICA Y GRUPOS FUNCIONALES DE PLANTAS EN COMUNIDADES HERBÁCEO-ARBUSTIVAS DEL SECTOR GRAN SABANA, ESTADO BOLÍVAR, VENEZUELA

Floristics and functional groups of plants on herbaceous-shrub communities  
of the Gran Sabana area, Bolívar State, Venezuela

Nelson RAMÍREZ<sup>1</sup>, Omaira HOKCHE<sup>2</sup> y Herbert BRICEÑO<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidad Central de Venezuela, Instituto de  
Biología Experimental, Centro de Botánica Tropical,  
Apartado 48312, Caracas 1041-A, VENEZUELA

<sup>2</sup>Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr.  
Tobías Lasser. Herbario Nacional de Venezuela,  
Apartado 2156, Caracas 1010-A, VENEZUELA

### RESUMEN

La composición florística, endemismo, formas de vida y tipos complementarios de nutrición, fueron estudiados en siete comunidades herbáceo-arbustivas, cinco naturales y dos perturbadas, todas en la cuenca alta del río Caroní, Parque Nacional Canaima, sector Gran Sabana, estado Bolívar, Venezuela. Se registró un total de 356 especies de plantas en siete comunidades. El mayor número de especies fue registrado en el arbustal de Mareman (N = 146), seguido por el matorral (N = 139), el arbustal de Liworiwo (N = 124), arbustal del Jardín (N = 113), el herbazal (N = 108), la sabana (N = 104) y por último, con el menor número de especies, en el barbecho (N = 56). El análisis de agrupamiento mostró dos grupos de comunidades de acuerdo a su composición florística: 1- comunidades naturales o poco alteradas, arbustales y herbazal, y 2- comunidades con cierto nivel de alteración o perturbación, matorral, barbecho y sabana. El número de comunidades donde crecen las especies de plantas depende del tipo de comunidad. El número de especies que solo están presentes en una comunidad fue mayor para la sabana y el matorral, similar para los arbustales y el herbazal, y menor para el barbecho. El número de formas de vida fue similar entre las comunidades estudiadas, pero las epifitas estaban ausentes en las comunidades herbáceas, sabana y barbecho, excepto en el herbazal. La proporción de hierbas perennes fue mayor que la de hierbas anuales en todas las comunidades, pero estas últimas estaban presentes en una proporción importante en la sabana, herbazal, barbecho y en el matorral. La forma de vida arbustiva sigue en número de especies y fue más abundante en los arbustales con una proporción significativa en el matorral. Las especies epifitas y hemiparásitas fueron importantes en los arbustales y en el matorral. Además, las especies insectívoras fueron mayor en el herbazal, en menor número en los arbustales, sólo dos en la comunidad de sabana y ausentes en las áreas alteradas. Estos resultados son discutidos en el contexto de la afinidad florística, especialización de especies a comunidades particulares, endemismo y ecología de las comunidades.

**Palabras clave:** Arbustal, barbecho, Canaima, endemismo, hemiparásitas, herbazal, insectívoras, matorral, nutrición complementaria, sabana

### ABSTRACT

Floristic composition, endemism, life forms frequency and alternative nutrition types

were studied in seven herbaceous-shrubby communities (four natural and three disturbed) in the upper basin of the Caroní River, Canaima National Park, Gran Sabana, Bolívar State, Venezuela. A total of 356 plant species were recorded in the seven communities. The number of plant species was higher in the Mareman shrubland ( $N = 146$ ), followed by the secondary forest, untitled ( $N = 139$ ), Liworiwo shrubland ( $N = 124$ ), Jardín shrubland ( $N = 113$ ), broad-leaved meadow ( $N = 108$ ), savanna ( $N = 104$ ), and secondary savanna, fallow ( $N = 56$ ). Results of cluster analysis showed two groups of communities according to floristic composition: 1- natural communities, shrublands and broad-leaved meadow, and 2- disturbed communities, secondary forest, untitled, secondary savanna, and fallow. The numbers of communities where plant species occur depend on the type of community. The number of plant species occurring only in one community was similar for shrublands and broad-leaved meadow. In contrast, the number of plant species occurring in one community was highest for secondary savanna and secondary forest and lowest for fallow. The number of life forms was similar for each community, except for herbaceous communities where epiphytes were absent (savanna, and fallow) except in the broad-leaved meadow. The proportion of perennial herbs was largest for all communities studied, followed by annual herbs; however, they occurred in an important proportion in the secondary savanna, broad-leaved meadow, fallow, and secondary forest. The shrubs represent the second most important life form and were most abundant in the shrublands and the secondary forest. The epiphytes, parasites and non-parasites species were more abundant in the shrublands and in the secondary forest, in a very low frequency in the broad-leaved meadow and absent in herbaceous communities (secondary savanna, and fallow). In addition, the abundance of insectivorous plants was largest in the broad-leaved meadow and absent in disturbed communities. These results are discussed in the context of floristic affinities, community specialization, endemism, and the ecology of the communities.

**Key words:** Broad-leaved meadow, Canaima, endemism, fallow, hemiparasites, insectivorous, secondary forest, secondary savanna, shrubland, supplementary nutrition

## INTRODUCCIÓN

Shmida & Wilson (1985) reconocen que los biogeógrafos aceptan varios factores que contribuyen a la riqueza biótica: 1- número total de especies, 2- número de taxa superiores (familias), 3- especies endémicas, 4- número de tipos de comunidades, y 5- número de formas de crecimiento o formas de vida. Estos factores pueden aportar información general, a diferentes niveles, sobre la biodiversidad de áreas ecológicamente complejas como el mosaico de vegetación de la cuenca alta del río Caroní (estado Bolívar), la cual presenta una amplia variedad de tipos de vegetación, entre las cuales pueden citarse bosques primarios, bosques secundarios, matorrales, arbustales, herbazales y una gran extensión de sabanas, además de la vegetación de los tepuyes (Huber 1986, 1994a, b; Berry *et al.* 1995; Duno de Stefano *et al.* 2009). La riqueza de plantas vasculares en la región de Guayana ha sido estimada en aproximadamente 10 300 especies (Berry *et al.* 1995; Duno de Stefano *et al.* 2009). Sin embargo, estudios sobre las relaciones florísticas de áreas específicas de la Alta Guayana venezolana son escasos. Estos estudios aportan información importante sobre la riqueza de especies en comu-

nidades particulares, así como la especialización a comunidades y el significado de la diversidad de tipos de vegetación en la presencia de especies endémicas. Además, la caracterización florística comparada permite detectar asociaciones o ensamblajes de especies en las comunidades, lo que puede contribuir con la caracterización de la vegetación desde el punto de vista florístico (Beard 1944).

Con frecuencia las descripciones de las comunidades citan los grupos taxonómicamente más importantes sin hacer referencia a que estos grupos son abundantes en número de especies o en número de individuos en las comunidades. Sin embargo, una o pocas especies de un determinado taxón pueden diferir ampliamente de la composición florística en términos de los grupos taxonómicos más numerosos. Por ejemplo, Huber (1994a, b, c) reconoce un conjunto característico de familias autóctonas en la flora de los arbustales mesotérmicos de la Alta Guayana venezolana como las Theaceae, Ochnaceae, Ixonanthaceae, Malpighiaceae, etc. No obstante, un estudio detallado sobre la composición florística de un arbustal de la región mostró que las familias de plantas más abundantes, con mayor número de géneros y especies, eran Asteraceae, Cyperaceae, Poaceae, Rubiaceae, Melastomataceae y Orchidaceae (Ramírez *et al.* 1988). El ejemplo anterior revela la necesidad de evaluaciones sistemáticas de la composición florística de las comunidades a fin de establecer los grupos taxonómicos más abundantes, así como también establecer las comunidades donde crecen especies endémicas, frecuentemente descritas por tres factores primarios: área geográfica, amplitud ecológica y aislamiento (Kruckeberg & Rabinowitz 1985). Las especies endémicas son particularmente abundantes en la región biogeográfica de Guayana por la compleja topografía (Duno de Stefano *et al.* 2009), siendo ejemplos de esto el caso de los arbustales y herbazales de la Gran Sabana. Basado en esto, la composición florística aporta información sobre los grupos de especies que conforman las comunidades, así como también, la presencia de especies exclusivas del área de la Alta Guayana venezolana y su relación con hábitats particulares. En este contexto, Huber (1989) señala que arbustales, sabanas y herbazales de esta área muestran ciertas conexiones florísticas y ecológicas, sin embargo, los niveles de similitudes florísticas entre estas comunidades son desconocidos. Las afinidades florísticas de comunidades que ocupan un espacio geográfico común pueden revelar evidencias sobre la identidad y exclusividad florística de las comunidades, así como el papel que ha desempeñado la diversidad de hábitats o comunidades en los posibles patrones de especiación.

Otro elemento asociado con la riqueza de especies es la diversidad de formas de vida. Las comunidades son frecuentemente definidas sobre la base de la estructura de la vegetación, la cual está determinada por la forma de vida dominante como, por ejemplo, bosque por árboles y arbustales por arbustos. La forma de vida dominante puede reflejar la forma de vida más abundante en términos del número de especies, aunque esto no necesariamente representa una regla. De hecho, la composición florística y la estructura de un arbustal esclerófilo siempreverde mostró que el número de especies de hierbas perennes era dominante en

contraposición con los arbustos los cuales fueron las formas de vida con mayor número de individuos (Ramírez *et al.* 1988). Por otra parte, las adaptaciones particulares de ciertos grupos estructurales como formas complementarias o alternativas de nutrición y parasitismo representan características asociadas con las propiedades físicas y ambientales de las comunidades. La presencia y la abundancia de especies de plantas con formas especiales de crecimiento o nutrición contribuyen a definir las comunidades bajo parámetros de bondades y limitaciones del medio donde se desarrollan las comunidades.

El objetivo del presente estudio fue evaluar la composición florística y los grupos funcionales presentes en siete comunidades herbáceo-arbustivas de la cuenca alta del río Caroní. Las afinidades florísticas y las características numéricas de los grupos funcionales presentes en estas comunidades fueron comparadas y evaluadas estadísticamente a fin de determinar similitudes y diferencias entre comunidades. Por último, se examina la especialización de especies de plantas a crecer en comunidades específicas, así como la identificación de especies endémicas y su asociación con comunidades naturales o comunidades de origen secundario.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

Se evaluaron diferentes comunidades vegetales ubicadas en el Parque Nacional Canaima, sector Gran Sabana, al sudeste del estado Bolívar, cuenca alta del río Caroní. Esta área corresponde a la Provincia de Guayana Central (Huber 1994c). Los suelos de las localidades de estudio se desarrollan sobre rocas metamórficas de la Formación Roraima (Barreat 1984; Schubert *et al.* 1986). El clima de las tierras altas de Guayana es isotérmico, con variaciones en los niveles de precipitación a lo largo del año lo que ha permitido definirlo como biestacional húmedo con un período menos húmedo de tres meses (Ramírez *et al.* 1988) igual o mayor que 60 mm por lo que no se alcanza en promedio un déficit de humedad para la vegetación (Huber 1995). La temperatura media anual es de 20,6°C y la precipitación puede variar entre 1815,4 y 3400,3 mm con una media anual de 2428,4 mm (Ramírez *et al.* 1988).

La vegetación de la cuenca alta del río Caroní incluye una gran variedad de comunidades naturales y otras de origen antrópico (Hernández 1994; Hernández & Folster 1994; Huber 1994a, b; Huber & Fölster 1994). En el presente estudio fueron evaluadas florísticamente siete comunidades herbáceo-arbustivas. Las comunidades analizadas pueden diferenciarse en tres tipos de acuerdo a las perturbaciones: 1- áreas sin perturbación evidente, como en los casos de los arbustales y herbazales, 2- áreas con modificaciones claras debido al efecto de la perturbación y en proceso de transformación en otro tipo de comunidad, como el matorral y el barbecho que representan estados de sucesión secundaria de bosque y sabana, respectivamente, y 3- comunidades con perturbaciones (quemadas) periódicas y algunas perturbaciones menores de modificación mecánica del sustrato, como las sabanas.

La vegetación de los arbustales estudiados corresponde a arbustales mesotérmicos (Huber 1986, 1994a; Ramírez *et al.* 1988). Este tipo de comunidad se desarrolla sobre sustratos de afloramientos rocosos y de arenisca con arenas blancas (Huber 1994a). Los suelos de los arbustales son pobres, con baja capacidad de retención de agua, marcadamente ácidos, carecen de arcilla y están prácticamente compuestos por cuarzo, con niveles muy bajos de hierro y aluminio (Dezzeo & Fölster 1994). Los arbustales mesotérmicos están dominados por arbustos, acompañados por frútices, hierbas y pocas especies de árboles (Huber 1986, 1994a; Ramírez *et al.* 1988). Tres arbustales fueron seleccionados de modo que incluyeran diferencias en la estructura, paisaje y tipo de comunidades vecinas. De acuerdo con lo anterior, las localidades seleccionadas fueron: 1- el arbustal de Mareman, cuyo nombre corresponde a su ubicación en las adyacencias de la quebrada de Mareman (Mareman-parú), en la carretera Fuerte Luepa - Santa Elena de Uairén. Este arbustal está ubicado en una pendiente que termina en el bosque de galería de la quebrada de Mareman, el resto del arbustal está rodeado por sabanas con elementos arbustivos dispersos. El arbustal de Mareman presenta ciertos signos de perturbación por acción de maquinaria pesada. 2- El arbustal de Liworiwo, cuyo nombre corresponde con la cercanía a la población indígena de Liworiwo, ubicado en la carretera Fuerte Luepa - Kavanayen en el desvío hacia dicha población. Este arbustal presenta una pendiente ligera con una extensa terraza de poca inclinación en la parte superior de la pendiente donde crecen arbustos y árboles. La parte más baja de la pendiente termina en un herbazal degradado por quemas periódicas interrumpido por la carretera que ha ocasionado una fuerte erosión del suelo. En el extremo opuesto, el arbustal se extiende hasta el río Apongua. 3- El arbustal del Jardín, localmente llamado Guame-pe, ubicado en la carretera Fuerte Luepa - Kavanayen, fue reevaluado en su composición florística debido a que este censo sólo incluyó tres períodos de colección (Ramírez *et al.* 1988). Este arbustal presenta una pendiente que termina en un herbazal en el área principal de estudio, sin embargo, el arbustal se extiende por un área mucho mayor hasta la localidad de Chivatón.

Los herbazales están desarrollados sobre turbas, suelos caracterizados por la saturación permanente de agua (Huber 1994b). Los suelos de los herbazales son muy parecidos a los de los arbustales, la principal diferencia es de índole hidrológica por la falta de drenaje vertical y por la fuerte acumulación de humus, lo cual produce una capa de turba (Huber 1994b). El herbazal estudiado está localizado en el km 793 de la carretera Fuerte Luepa - Santa Elena de Uairén y está dominado por especies herbáceas latifoliadas. Además de la notable humedad del suelo, este herbazal está atravesado por numerosos riachuelos, y con frecuencia se observan elementos arbustivos de bajo porte, por lo que parece corresponder con un herbazal arbustivo de acuerdo a Huber (1994b). Destaca la presencia de pequeños afloramientos rocosos y/o arenosos en las áreas más altas del herbazal, donde se encuentran especies típicas de los arbustales. La comunidad de herbazal seleccionada abarcaba un área extensa y representativa de estas comunidades tanto en extensión como en el variado relieve.

La composición florística de cuatro áreas de sabanas sobre suelos francos, estudiadas en los alrededores de la Estación Científica de Parupa previamente publicadas (Ramírez *et al.* 2007) fueron incluidas como una comunidad debido a que las variaciones entre áreas de sabana fueron anteriormente discutidas. Estas áreas han sido quemadas durante muchos años, principalmente después de la ocupación por los indígenas Pemones. En general, la vegetación de sabana está caracterizada por un estrato de gramíneas y otras hierbas. Sin embargo, un análisis más detallado reveló la presencia de cuatro estratos en los cuales se distribuyen las estructuras reproductivas de las especies de plantas (Ramírez 2007). Las características de las áreas de sabana estudiadas fueron las siguientes: 1- sabana de Torón, ubicada sobre colina con una ligera pendiente y sustrato rocoso, 2- sabana de Liworiwo, ubicada sobre colina con una fuerte pendiente y sustrato rocoso, 3- sabana del Aeropuerto, sobre suelo arenoso, y 4- sabana de la Misión, sobre sustrato arenoso, la cual difiere de la anterior por la alta frecuencia de fuego y antiguas perturbaciones por la cercanía del primer campamento de monjes colonos. Además, todas las áreas incluyeron pequeños parches de perturbación mecánica: agujeros, cavidades y/o pequeños montículos de diferentes tamaños, localizados en las áreas planas de todas las áreas censadas.

Un matorral ubicado en la parte posterior de la Estación Científica de Parupa en las cercanías del río Aponguao, confluencia con el río Parupa, fue censado florísticamente. Esta comunidad es producto de la tala de árboles y de la quema, de aquí que se considera como una comunidad secundaria, denominada matorral o vegetación de transición (Hernández & Fölster 1994). A diferencia de muchos de los matorrales en el área de estudio, este sitio no ha sido periódicamente perturbado, dada su cercanía a la Estación Científica de Parupa. El suelo del matorral es similar al de bosques ribereños o bosques de galería, los cuales se desarrollan sobre planicies aluviales (Huber 1986; Hernández 1994) y corresponde con suelos arcillosos (Dezzeo & Fölster 1994). Este matorral está conformado principalmente por especies arbustivas y herbáceas y, en menor proporción, por especies de árboles de bajo porte que invaden desde los bosques aledaños.

Una comunidad de barbecho, terreno que fue cultivado y permanece abandonado, ubicada cerca de la Estación Científica de Parupa fue evaluada florísticamente. Los suelos, aunque no caracterizados rigurosamente, corresponden en apariencia a los de la sabana que lo circunda (obs. pers.). Este barbecho representa un área de sabana, presumiblemente originada de un bosque degradado, el cual fue usado para cultivos y posteriormente abandonado. En éste persisten los montículos de tierra que forman canales para el riego, movimientos de tierras típicas de áreas de cultivos.

### **Estudio florístico**

Las colecciones de muestras botánicas fueron realizadas en un total de 24 visitas de campo durante ocho años desde 1992 hasta 1999, y luego fueron complementadas con observaciones de campo efectuadas los siguientes años al 2000.



Las visitas incluyeron recolección de muestras botánicas durante todos los meses del año. La metodología incluyó colecciones botánicas sucesivas de especies diferentes no recolectadas previamente en áreas de 2 a 3 hectáreas aproximadamente. Los especímenes recolectados fueron identificados por especialistas nacionales y extranjeros, y depositados en el Herbario Nacional de Venezuela (VEN), en otros herbarios de Venezuela (MY, PORT) y del extranjero (MO). Las especies de plantas fueron organizadas de acuerdo a los grandes grupos taxonómicos (helechos, gimnospermas, dicotiledóneas y monocotiledóneas) y por familias siguiendo el tratamiento utilizado en la Flora de la Guayana Venezolana (Steyermark *et al.* 1995-2005). El número de especies por familia y el número de especies por género fue establecido para cada comunidad y para el total de especies presentes en todas las áreas de estudio, así como su importancia relativa (número de especies y géneros por familia). Además, la condición endémica de las especies fue determinada de acuerdo a la información publicada en diferentes volúmenes de la Flora de la Guayana Venezolana (Steyermark *et al.* 1995-2005) y en el Nuevo Catálogo de la Flora Vascular de Venezuela (Hokche *et al.* 2008).

### **Similaridad florística**

La similaridad florística entre todos los pares de comunidades fue calculada usando el índice de Jaccard (Legendre & Legendre 1983):

$$CC = C/(A+B+C),$$

donde C es el número de especies comunes, A es el número de especies presentes solo en la comunidad A, y B es el número de especies presentes solo en la comunidad B. Adicionalmente, la similitud florística de todas las comunidades fue determinada por un análisis de agrupamiento (Legendre & Legendre 1983) que se describe más adelante.

### **Clasificación de los grupos funcionales**

Formas de vida, sustrato, nutrición y endemismo: Las especies de plantas fueron clasificadas de acuerdo con la forma de vida en cinco categorías considerando la consistencia del tallo, ramificación, altura y longevidad: 1- árboles, plantas con fuste no ramificado cercano al suelo, mayores de 5 m; 2- arbustos, plantas leñosas con tallo ramificado cercano al suelo con una altura menor de 5 m; 3- lianas, plantas leñosas o al menos con tallos ligeramente leñosos de altura variable pero siempre perennes; 4- hierbas perennes, plantas herbáceas y sufrutíces; 5- hierbas anuales, plantas herbáceas las cuales incluyen algunas trepadoras volubles de vida corta. La condición anual de estas especies fue establecida en un mínimo de 10 individuos por especie, los cuales fueron observados en tres años diferentes en parcelas permanentes. Aquellas especies en donde más del 80% de los individuos murieron en forma sincronizada durante un intervalo de un año, fueron considerados de vida corta o anual. Además, esta información fue corroborada mediante revisión bibliográfica.

Las plantas también fueron clasificadas en dos categorías de acuerdo con el



tipo de sustrato donde crecen: 1- plantas terrestres, cuyas raíces anclan a la planta directamente en el suelo, y 2- plantas epífitas, las cuales tienen como soporte otra planta. Esta última categoría incluye las verdaderas epífitas, que no obtienen agua ni nutrientes del organismo que lo soporta, y plantas parásitas y hemiparásitas, las cuales obtienen agua y nutrientes de la planta hospedera. Además, las especies fueron clasificadas en tres categorías de acuerdo a la presencia de modos complementarios de nutrición: 1- plantas que obtienen los nutrientes exclusivamente del suelo; 2- plantas insectívoras, las cuales pueden obtener nutrientes de insectos y protozoarios; y 3- parásitas y hemiparásitas, aquellas nutricionalmente dependientes de una planta huésped, la cual frecuentemente usan como soporte. La información sobre la forma de nutrición de las plantas fue obtenida de la Flora de la Guayana Venezolana (Steyermark *et al.* 1995-2005).

Especialización a comunidades: El número de comunidades donde crece cada especie de planta fue determinado para cada comunidad estudiada (localidad en el caso de los arbustales). Esta información permite establecer si las especies se desarrollan en uno o más tipos de comunidades. De manera similar, el número de comunidades donde crece cada especie de planta fue determinado de acuerdo a la forma de vida, tipo de nutrición, tipo de sustrato, y endemismo, lo cual permitió evaluar si estos atributos están relacionados con los niveles de especialización de las especies.

Para establecer si las especies de árboles, arbustos, trepadoras y sufrutices que crecen en las comunidades bajo estudio, variaban en su forma de vida cuando crecían en comunidades diferentes de la misma área geográfica, se compararon las formas de vida de las especies registradas en las comunidades estudiadas y las formas de vida de las mismas especies reportada en comunidades diferentes de la región (ej. bosques) reportada en la Flora de la Guayana Venezolana (Steyermark *et al.* 1995-2005). Esta comparación permitió establecer la variación fenotípica en las especies que crecen en las comunidades estudiadas, y consecuentemente si las formas de vida que presentan las especies son exclusivas de estos tipos de comunidades.

### **Análisis de diversidad**

La diversidad de especies fue establecida a tres niveles: 1- diversidad gamma (S), el número de especies registradas en todas las comunidades evaluadas, 2- diversidad alfa ( $\alpha$ ), el número de especies presentes en cada comunidad, y 3- diversidad beta ( $\beta$ ), definida como la diversidad entre comunidades, que representa el grado de reemplazo de especies (Whittaker 1972), la cual constituye una medición distinta porque está basada en proporciones o diferencias (Magurran 1988), expresadas en índices o coeficientes. En el presente estudio,  $\beta$  fue estimada de acuerdo con Whittaker (1972):  $\beta = S / (\bar{X} \text{ diversidad } \alpha - 1)$ .

La diversidad de géneros y la diversidad de familias en cada comunidad y para todas las comunidades examinadas fueron calculadas usando el índice de diversidad de Shannon-Weaver (H), de acuerdo a la fórmula:

$$H = \sum_{i=1}^S p_i - \ln(p_i)$$

donde S es el número de géneros y familias registradas en cada comunidad respectivamente, y  $p_i$  es la proporción de especies pertenecientes al género  $i$  y a la familia  $i$  respectivamente.

De manera similar, la diversidad de formas de vida, la de tipos de sustratos donde crecen las especies y la diversidad de formas alternativas de nutrición fueron estimadas para todas las comunidades examinadas usando el índice de diversidad de Shannon-Weaver (H). En este caso, S representa el número de formas de vida, número de formas de nutrición y número de tipos de sustratos que presentan las plantas en cada comunidad respectivamente, y  $p_i$  es la proporción de especies pertenecientes a cada una de las formas de vida, de formas de nutrición y tipos de sustratos respectivamente. En todos los casos, los índices de diversidad (H) fueron comparados estadísticamente dentro de cada categoría usando la prueba t de Student de acuerdo al procedimiento de Magurran (1988).

### **Análisis estadístico**

Para establecer el grado de dependencia entre forma de vida, tipo de sustrato donde crecen las especies, tipo de nutrición y endemismo, y entre estas variables y el tipo de comunidad, así como también entre el número de comunidades donde crecen las especies y cada una de estas variables fue usado un análisis de frecuencias log-lineal de dos factores (StatSoft 2007). Los valores de interacción fueron estimados para cada par de variables. Estos análisis fueron realizados considerando que en ambos casos menos del 20% de las celdas tenían valores de frecuencias esperadas bajos o valores de cero (Maruscuilo & Levin 1983). Para establecer las celdas que contribuyen en mayor medida a la significancia de la prueba de dependencia se realizó un análisis de residuales (frecuencia observada menos frecuencia esperada), para cada celda del análisis de dos factores, y los residuales estandarizados fueron evaluados en su significancia. Este análisis aporta información sobre los valores de aquellas celdas que se desvían significativamente de los valores esperados (Legendre & Legendre 1983).

Con la finalidad de establecer la relación florística de las comunidades, éstas fueron clasificadas de acuerdo a la presencia (1) o ausencia (0) de las especies, usando un análisis de agrupamiento. La hipótesis fue que comunidades fisionómicamente similares están florísticamente relacionadas. La agrupación de las comunidades fue medida por el método de unión completa, donde la distancia entre dos grupos es determinada por la mayor distancia entre cualquiera de dos de los grupos en los diferentes grupos, y las distancias (o disimilaridades) entre objetos fueron distancias euclidianas cuando forman los grupos (StatSoft 2007). Los resultados del análisis de agrupamiento fueron expresados en un dendrograma jerárquico.

## RESULTADOS

### Composición florística

Se registró un total de 356 especies de plantas (diversidad gamma) en las siete comunidades evaluadas (Anexo 1). Con relación a la diversidad alfa, el mayor número de especies fue registrado en el arbustal de Mareman, seguido por el del matorral, el arbustal de Liworiwo, arbustal del Jardín, herbazal, sabana y por último, el menor número de especies se registró en el barbecho (Tabla 1). Sin embargo, de acuerdo al índice de diversidad beta, la variación entre comunidades fue relativamente baja ( $\beta = 3,15$ ), es decir, el nivel de recambio de especies entre comunidades es bajo.

La distribución de las especies de acuerdo a los grandes grupos taxonómicos mostró que las dicotiledóneas representan más del 60% del total de las especies recolectadas y para casi cada una de las comunidades examinadas (Tabla 1). En la sabana y en el herbazal la proporción de dicotiledóneas presenta valores cercanos al 50% de las especies, siendo las monocotiledóneas el grupo codominante en estas comunidades. Sólo una especie de gimnosperma (*Gnetum camporum*) está presente en el arbustal de Mareman y la distribución de los helechos no mostró diferencias importantes entre las siete comunidades evaluadas (Tabla 1). Las familias más abundantes, de acuerdo al número de especies recolectadas, fueron Melastomataceae (30 especies), Asteraceae (28), Poaceae (28), Cyperaceae (26) y Orchidaceae (21) (Anexo 1). Otras familias con más de diez especies fueron Rubiaceae, Xyridaceae y Clusiaceae. De acuerdo al tipo de comunidad destaca que las Melastomataceae representan la familia con el mayor número de especies en el matorral, herbazal y en los tres arbustales. En contraste, Asteraceae y Poaceae son las familias más numerosas en el barbecho y además, son las más abundantes en el matorral después de Melastomataceae (Anexo 1). La familia Poaceae es la más numerosa en la comunidad de sabana, seguida por Asteraceae y Cyperaceae. En el herbazal y en los tres arbustales, Orchidaceae representó la segunda familia en término de número de especies después de Melastomataceae; además, las Cyperaceae siguieron en número de especies para el herbazal y para el arbustal de Mareman (Anexo 1). Otra familia dominante en el herbazal fue Xyridaceae.

La diversidad de géneros estimada por el índice de diversidad de Shannon-Weaver resultó estadísticamente diferente entre la mayoría de las comunidades comparadas, excepto entre algunos arbustales y entre arbustales y matorral (Tabla 1). Los mayores valores de diversidad de géneros fueron encontrados en los tres arbustales y en el matorral, y el menor valor en la comunidad de barbecho (Tabla 1). Con relación a los índices de diversidad de familias para las comunidades, la mayoría de las comparaciones también resultó estadísticamente diferente, aunque ciertos índices no fueron significativos para algunas de las comparaciones entre arbustales, herbazal y matorral (Tabla 1). La diversidad de familias fue mayor para los arbustales de Mareman y Liworiwo, y menor para el barbecho y la sabana (Tabla 1).

**Tabla 1.** Diversidad florística, grupos taxonómicos e índices de diversidad de familias y géneros para siete comunidades de la Alta Guayana venezolana

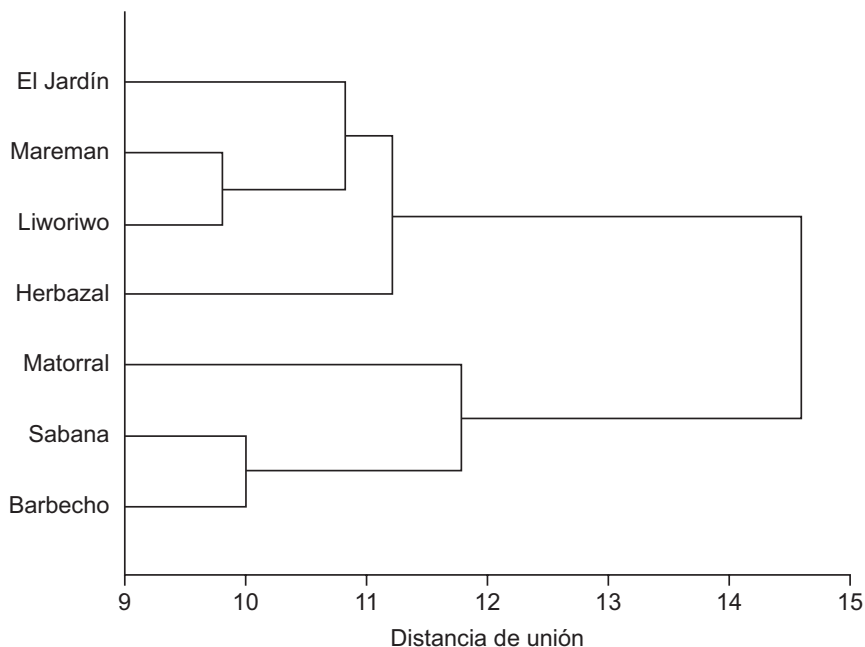
| Comunidades       | Diversidad Alfa<br>(N° spp.) | Dicotiledóneas |            | Monocotiledóneas |          | Gimnospermas |          | Helechos |       | Familias |      | Diversidad (H) <sup>1</sup> |      | Géneros |      | Diversidad (H) <sup>2</sup> |
|-------------------|------------------------------|----------------|------------|------------------|----------|--------------|----------|----------|-------|----------|------|-----------------------------|------|---------|------|-----------------------------|
|                   |                              | N (%)          | N (%)      | N (%)            | N (%)    | N (%)        | N (%)    | N (%)    | N (%) | N        | N    | Diversidad (H) <sup>1</sup> | N    | N       | N    |                             |
| Arbustal Mareman  | 146                          | 98 (67,1)      | 42 (28,8)  | 1 (0,7)          | 5 (3,4)  | 0 (0,0)      | 3 (2,4)  | 54       | 3,54  | 106      | 4,52 | 106                         | 4,52 | 106     | 4,52 | 4,52                        |
| Arbustal Liworiwo | 124                          | 79 (63,7)      | 42 (33,9)  | 0 (0,0)          | 3 (2,4)  | 0 (0,0)      | 2 (1,8)  | 48       | 3,54  | 92       | 4,37 | 92                          | 4,37 | 92      | 4,37 | 4,37                        |
| Arbustal Jardín   | 113                          | 70 (61,9)      | 41 (36,3)  | 0 (0,0)          | 3 (2,7)  | 0 (0,0)      | 3 (2,7)  | 39       | 3,26  | 87       | 4,37 | 87                          | 4,37 | 87      | 4,37 | 4,37                        |
| Herbazal          | 108                          | 52 (48,2)      | 53 (49,1)  | 0 (0,0)          | 7 (6,7)  | 0 (0,0)      | 5 (3,6)  | 30       | 2,80  | 67       | 3,99 | 67                          | 3,99 | 67      | 3,99 | 3,99                        |
| Sabana            | 104                          | 53 (51,0)      | 44 (42,3)  | 0 (0,0)          | 5 (3,6)  | 0 (0,0)      | 2 (3,6)  | 40       | 3,16  | 97       | 4,40 | 97                          | 4,40 | 97      | 4,40 | 4,40                        |
| Matorral          | 139                          | 108 (77,7)     | 26 (18,7)  | 0 (0,0)          | 2 (3,6)  | 0 (0,0)      | 12 (3,4) | 73       | 3,67  | 196      | 4,87 | 196                         | 4,87 | 196     | 4,87 | 4,87                        |
| Barbecho          | 56                           | 35 (62,5)      | 19 (33,9)  | 0 (0,0)          | 2 (3,6)  | 0 (0,0)      | 2 (3,6)  | 20       | 2,46  | 47       | 3,77 | 47                          | 3,77 | 47      | 3,77 | 3,77                        |
| TOTAL             | 356                          | 232 (65,1)     | 111 (31,2) | 1 (0,3)          | 12 (3,4) | 1 (0,3)      | 12 (3,4) | 73       | 3,67  | 196      | 4,87 | 196                         | 4,87 | 196     | 4,87 | 4,87                        |

1 La comparación estadística entre pares de valores de diversidad resultaron significativas en todos los casos para un valor mínimo de  $p < 0,013881$ , excepto para las comparaciones entre Jardín-Herbazal, Jardín-Matorral, Herbazal-Matorral y Liworiwo-Mareman.

2 La comparación estadística entre pares de valores de diversidad resultaron significativas en todos los casos para un valor mínimo de  $p < 0,03080$ , excepto para las comparaciones entre Jardín-Liworiwo, Jardín-Matorral y Matorral-Liworiwo.

### Similaridad florística

Los resultados del análisis de agrupamiento muestran que existen dos grandes grupos de comunidades de acuerdo a su composición florística (Fig. 1) y cuya afinidad parece indicar su condición natural: 1- comunidades naturales o poco alteradas, arbustales y herbazal, y 2- comunidades con cierto nivel de alteración o perturbación, matorral, barbecho y sabana. Más específicamente, los tres arbustales presentaron mayor afinidad florística entre sí que con el herbazal; los arbustales de Mareman y Liworiwo mostraron mayor afinidad entre sí que con el arbustal del Jardín (Fig. 1). En el segundo grupo, la sabana y el barbecho mostraron mayor afinidad florística entre sí que con el matorral (Fig. 1).



**Fig. 1.** Dendrograma de las comunidades de acuerdo a su composición florística (presencia-ausencia de las especies de plantas).

Los mayores valores de similitud entre pares de comunidades fueron encontrados entre los tres arbustales (Tabla 2), los cuales también mostraron altos niveles de similitud con la comunidad del herbazal, tal como se evidencia en la Fig. 1. La afinidad florística de los arbustales con el herbazal decrece desde la comparación Mareman-Herbazal a Jardín-Herbazal (Tabla 2). Por otra parte, el herbazal presentó un valor relativamente alto de similaridad con la sabana, y comparable

a los registrados con los arbustales. La sabana, el matorral y el barbecho mostraron menores valores de similaridad con los arbustales; sin embargo, la sabana y el matorral exhibieron cierta afinidad florística con el arbustal de Mareman (Tabla 2). El matorral y el barbecho presentaron también bajos valores de similaridad con el herbazal (Tabla 2). La similitud florística entre sabana, matorral y barbecho mostró valores parecidos, e inferiores a los encontrados entre los arbustales, pero superiores a los reportados entre estas comunidades y los arbustales.

**Tabla 2.** Valores del índice de similaridad de Jaccard de acuerdo a la composición florística de siete comunidades herbáceo-arbustivas de la Alta Guayana venezolana.

|                   | Arbustal<br>Mareman | Arbustal<br>Liworiwo | Arbustal<br>Jardín | Herbazal | Sabana | Matorral |
|-------------------|---------------------|----------------------|--------------------|----------|--------|----------|
| Arbustal Liworiwo | 0,48                |                      |                    |          |        |          |
| Arbustal Jardín   | 0,38                | 0,39                 |                    |          |        |          |
| Herbazal          | 0,34                | 0,33                 | 0,29               |          |        |          |
| Sabana            | 0,21                | 0,12                 | 0,12               | 0,36     |        |          |
| Matorral          | 0,20                | 0,10                 | 0,13               | 0,13     | 0,27   |          |
| Barbecho          | 0,12                | 0,06                 | 0,10               | 0,11     | 0,23   | 0,23     |

### Grupos funcionales y endemismo

La relación entre formas de vida, tipos de sustrato, formas de nutrición y endemismo independientemente del tipo de comunidad reveló que la mayoría de las especies estudiadas son terrestres, no endémicas y predominantemente de alimentación autótrofa, siendo las formas de vida más numerosas las hierbas perennes, seguidas por arbustos, hierbas anuales y árboles (Tabla 3). El análisis de dependencia entre pares de variables mostró que la forma de vida de las plantas está significativamente asociada con el tipo de sustrato: el sustrato epífita sólo se encontró en hierbas perennes, y el tipo de nutrición insectívoro sólo se observó en hierbas perennes (endémicas y no endémicas) y hierbas anuales no endémicas, siendo la frecuencia de plantas insectívoras-hierbas anuales estadísticamente significativa (Tabla 4). La condición de endemismo fue encontrada en árboles, arbustos, trepadoras y hierbas perennes terrestres, y las especies parásitas son principalmente epífitas no endémicas (Tabla 3). Los resultados significativos del análisis de dependencia entre tipo de sustrato y nutrición de las plantas también mostró residuales significativos y negativos para plantas epífitas autótrofas y plantas parásitas terrestres (Tabla 4), lo cual indica que ambas combinaciones son realmente infrecuentes en la muestra estudiada. Por el contrario, la relación plantas epífitas parásitas fue positiva y estadísticamente significativa (Tabla 4).

**Tabla 3.** Frecuencias de especies de acuerdo a la forma de vida, tipo de sustrato, endemismo y tipo de nutrición para 356 especies de plantas registradas en siete comunidades herbáceo-arbustivas en la Gran Sabana.

| Forma de vida     | Tipo de sustrato | Endemismo | Tipo de nutrición   |                       |                      | Número total de especies |
|-------------------|------------------|-----------|---------------------|-----------------------|----------------------|--------------------------|
|                   |                  |           | Autótrofas<br>N (%) | Insectívoras<br>N (%) | Parasíticas<br>N (%) |                          |
| Árboles           | T                | NE        | 24 (6,7)            | 0 (0,0)               | 0 (0,0)              | 24 (6,7)                 |
|                   | T                | E         | 2 (0,6)             | 0 (0,0)               | 0 (0,0)              | 2 (0,6)                  |
| Arbustos          | T                | NE        | 69 (19,4)           | 0 (0,0)               | 0 (0,0)              | 69 (19,4)                |
|                   | T                | E         | 7 (1,9)             | 0 (0,0)               | 0 (0,0)              | 7 (1,9)                  |
| Trepadoras        | T                | NE        | 15 (4,2)            | 0 (0,0)               | 0 (0,0)              | 15 (4,2)                 |
|                   | T                | E         | 2 (0,6)             | 0 (0,0)               | 0 (0,0)              | 2 (0,6)                  |
| Hierbas perennes* | T                | NE        | 160 (44,9)          | 5 (1,4)               | 1 (0,3)              | 166 (46,6)               |
|                   | T                | E         | 8 (2,2)             | 2 (0,6)               | 0 (0,0)              | 10 (2,8)                 |
|                   | Ep               | NE        | 2 (0,6)             | 0 (0,0)               | 11 (3,1)             | 13 (3,7)                 |
|                   | Ep               | E         | 0 (0,0)             | 0 (0,0)               | 0 (0,0)              | 0 (0,0)                  |
| Hierbas anuales   | T                | NE        | 42 (11,8)           | 6 (1,7)               | 0 (0,0)              | 48 (13,5)                |
|                   | T                | E         | 0 (0,0)             | 0 (0,0)               | 0 (0,0)              | 0 (0,0)                  |

\*La condición de epífita fue considerada sólo para hierbas perennes por ser la única forma de vida que crece sobre otras plantas.

T = terrestre, Ep = epífita, NE = no endémica, E = endémica

**Tabla 4.** Resultados de los análisis de dependencia de especies de acuerdo al tipo de comunidad, forma de vida, tipo de nutrición, endemismo y tipo de sustrato donde crecen las plantas registradas en siete comunidades de la Alta Guayana venezolana.

| Variable                | gl | Pearson $\chi^2$<br>( $P < 0,05$ ) | Análisis de residuos*<br>$P < 0,05$ |
|-------------------------|----|------------------------------------|-------------------------------------|
| Forma de vida*Sustrato  | 4  | 11,9 (0,01794)                     | **                                  |
| Forma de vida*Endemismo | 4  | 5,8 (n.s.)                         | -                                   |
| Forma de vida*Nutrición | 8  | 26,2 (0,00097)                     | +(Ha-I)                             |
| Sustrato*Endemismo      | 1  | 0,8 (n.s.)                         | -                                   |
| Sustrato*Nutrición      | 2  | 273,4 (0,00000)                    | -(E-A); -(P-T); +(E-P)              |
| Endemismo*Nutrición     | 2  | 2,9 (n.s.)                         | -                                   |
| Comunidad*Forma de vida | 24 | 96,3 (0,00000)                     | +(M-Ar); +(M-Tr)                    |
| Comunidad*Sustrato      | 6  | 14,5 (0,02433)                     | **                                  |
| Comunidad*Endemismo     | 6  | 14,8 (0,02182)                     | **                                  |
| Comunidad*Nutrición     | 12 | 24,9 (0,01501)                     | **                                  |

\*Mínimo nivel de significancia. El signo previo al paréntesis indica el valor de la dirección de la dependencia. \*\*No hay residuos significativos, gl = grados de libertad.

E = epífita, A = autótrofa, P = parásita, T = terrestre, Ha = hierba anual, I = insectívora, M = matorral, Ar = árbol, Tr = trepadora.



### Grupos funcionales y tipos de comunidad

La distribución de frecuencia de las formas de vida, tipo de sustrato, formas de nutrición y endemismo de acuerdo al tipo de comunidad se muestra en la Tabla 5. El número de cada forma de vida es dependiente del tipo de comunidad (Tabla 4). Las especies de árboles fueron significativamente más abundantes en el matorral, seguido por valores intermedios en los arbustales y con una muy baja frecuencia en las comunidades predominantemente herbáceas (herbazal, sabana y barbecho). La riqueza de especies arbustivas fue mayor en los tres arbustales, seguida por el matorral, herbazal y barbecho y con la menor frecuencia en la comunidad de sabana (Tabla 5). Las especies trepadoras fueron más abundantes en el matorral, siendo esta relación estadísticamente significativa (Tabla 4). En las otras comunidades la riqueza de especies trepadoras fue comparativamente menor (Tabla 5). Las hierbas perennes están presentes en frecuencias similares en los tres arbustales, sin embargo, los mayores porcentajes de hierbas perennes fueron encontrados en las comunidades predominantemente herbáceas: herbazal, sabana y barbecho, y el menor porcentaje en el matorral (Tabla 5). Similarmente, las hierbas anuales fueron más abundantes en el herbazal, sabana, barbecho y matorral, y los menores porcentajes se encontraron en los tres arbustales (Tabla 5).

La relación entre el tipo de sustrato y comunidad resultó estadísticamente significativa (Tabla 4). La mayoría de las especies presentes en las comunidades estudiadas presentaron una fijación terrestre (Tabla 5). La frecuencia de especies epífitas fue aproximadamente del 5% para los arbustales de Mareman y Liworiwo y para el matorral, con valores muy bajos en el arbustal del Jardín y herbazal, y ausentes en las comunidades herbáceas de sabana y barbecho (Tabla 5).

La relación entre el endemismo y el tipo de comunidad resultó estadísticamente significativa (Tabla 4). La proporción de especies endémicas presentes en las comunidades examinadas florísticamente reveló que el mayor porcentaje de especies endémicas se observó en el arbustal del Jardín, seguido por la comunidad de sabana, arbustales de Mareman y Liworiwo, y herbazal; se encontró muy baja frecuencia en el matorral y ausencia de especies endémicas en el barbecho (Tabla 5).

La relación entre el tipo de nutrición y el tipo de comunidad fue estadísticamente significativa (Tabla 4). El mayor número y porcentaje de especies insectívoras fue encontrado en el herbazal, seguido por los arbustales, una baja frecuencia en la sabana y ausentes en las comunidades secundarias: barbecho y matorral (Tabla 5). Las especies parásitas fueron más abundantes en los arbustales de Mareman y Liworiwo, y en el matorral; bajos valores se encontraron en el herbazal y arbustal del Jardín, y ausencia de parásitas en la sabana y barbecho.

### Diversidad de grupos funcionales en las comunidades

La diversidad de formas de vida, tipos de sustrato y formas de nutrición estimada por el índice de diversidad de Shannon-Weaver resultaron estadísticamente diferentes entre la mayoría de las comunidades comparadas (Tabla 6). La mayor diversidad de formas de vida fue encontrada en el matorral y la menor en el área de

**Tabla 5.** Distribución de frecuencia de las especies de plantas de siete comunidades con relación a la forma de vida, tipo de sustrato, endemismo y tipos de nutrición.

| Variables          | Tipo de comunidad         |                            |                          |                   |                 |                   |                   |
|--------------------|---------------------------|----------------------------|--------------------------|-------------------|-----------------|-------------------|-------------------|
|                    | Arbustal Mareman<br>N (%) | Arbustal Liworiwo<br>N (%) | Arbustal Jardín<br>N (%) | Herbazal<br>N (%) | Sabana<br>N (%) | Matorral<br>N (%) | Barbecho<br>N (%) |
| Formas de vida     |                           |                            |                          |                   |                 |                   |                   |
| Árbol              | 11 (7,5)                  | 5 (4,0)                    | 7 (6,2)                  | 1 (0,9)           | 1 (0,9)         | 17 (12,2)         | 1 (1,8)           |
| Arbusto            | 40 (27,4)                 | 40 (32,3)                  | 34 (30,1)                | 14 (12,9)         | 8 (7,7)         | 24 (17,3)         | 7 (12,5)          |
| Trepadora          | 5 (3,4)                   | 1 (0,8)                    | 3 (2,6)                  | 3 (2,8)           | 4 (3,8)         | 14 (10,1)         | 1 (1,8)           |
| Hierba perenne     | 80 (54,8)                 | 66 (53,2)                  | 66 (58,4)                | 72 (66,7)         | 76 (73,1)       | 65 (46,8)         | 39 (69,6)         |
| Hierba anual       | 10 (6,8)                  | 12 (9,7)                   | 3 (2,6)                  | 18 (16,7)         | 15 (14,4)       | 19 (13,7)         | 8 (14,3)          |
| Tipos de sustratos |                           |                            |                          |                   |                 |                   |                   |
| Terrestre          | 138 (94,5)                | 118 (95,2)                 | 112 (99,1)               | 107 (99,1)        | 104 (100,0)     | 133 (95,7)        | 56 (100,0)        |
| Epífito            | 8 (5,5)                   | 6 (4,8)                    | 1 (0,9)                  | 1 (0,9)           | 0 (0,0)         | 6 (4,3)           | 0 (0,0)           |
| Endemismo          |                           |                            |                          |                   |                 |                   |                   |
| Endémica           | 6 (4,1)                   | 5 (4,0)                    | 9 (8,0)                  | 4 (3,7)           | 6 (5,8)         | 1 (0,7)           | 0 (0,0)           |
| No endémica        | 140 (95,9)                | 119 (96,0)                 | 104 (92,0)               | 104 (96,3)        | 98 (94,2)       | 138 (99,7)        | 56 (100,0)        |
| Tipos de nutrición |                           |                            |                          |                   |                 |                   |                   |
| Autótrofa          | 133 (91,1)                | 114 (91,9)                 | 108 (95,6)               | 98 (90,7)         | 102 (98,1)      | 133 (95,7)        | 100 (100,0)       |
| Insectívora        | 6 (4,1)                   | 6 (4,8)                    | 4 (3,5)                  | 8 (7,4)           | 2 (1,9)         | 0 (0,0)           | 0 (0,0)           |
| Parásita           | 7 (4,8)                   | 4 (3,2)                    | 1 (0,9)                  | 2 (1,9)           | 0 (0,0)         | 6 (4,3)           | 0 (0,0)           |

sabana. La mayor diversidad de tipos de sustrato fue encontrada en los arbustales de Mareman y Liworiwo y ausencia de esta variable en la sabana y barbecho (Tabla 6). La mayor diversidad de los tipos de nutrición fue encontrada en los arbustales de Mareman y Liworiwo, y herbazal, seguida por el arbustal del Jardín y matorral; los menores valores fueron observados en el barbecho y la sabana (Tabla 6).

**Tabla 6.** Valores de diversidad de Shannon-Weaver de formas de vida, tipos de hábito y tipos de nutrición de las especies de plantas presentes en siete comunidades herbáceo-arbustivas.

| Comunidades           | Diversidad de formas de vida<br>H <sup>1</sup> | Diversidad de tipos de sustratos<br>H <sup>2</sup> | Diversidad de tipos de nutrición<br>H <sup>3</sup> |
|-----------------------|--|--|--|
| Arbustal Mareman (M)  | 1,18   | 0,21   | 0,36   |
| Arbustal Liworiwo (L) | 1,09   | 0,19   | 0,33   |
| Arbustal Jardín (J)   | 1,04   | 0,05   | 0,20   |
| Herbazal (H)          | 0,98   | 0,05   | 0,35   |
| Sabana (S)            | 0,87 <sup>b</sup>                              | 0,00 <sup>c</sup>                                  | 0,09 <sup>e</sup>                                  |
| Matorral (Ma)         | 1,42 <sup>a</sup>                              | 0,18   | 0,18   |
| Barbecho (B)          | 0,93   | 0,00   | 0,00 <sup>d</sup>                                  |

<sup>1</sup> = Resultados estadísticos entre formas de vida: <sup>a</sup> (Ma > B, H, J, L, M; mínimo valor de  $p < 0,0091$ ); <sup>b</sup> (S < M, Ma; mínimo valor de  $p < 0,01461$ ). <sup>2</sup> = Resultados estadísticos entre tipos de sustratos: <sup>c</sup> (S < L, M; mínimo valor de  $p < 0,02779$ ). <sup>3</sup> = Resultados estadísticos entre tipos de nutrición: <sup>d</sup> (B < H, J, L, M, Ma; mínimo valor de  $p < 0,04439$ ); <sup>e</sup> (S < H, L, M; mínimo valor de  $p < 0,04884$ ).

### Especialización a comunidades

El número de comunidades donde se desarrollan las especies de plantas depende del tipo de comunidad ( $gl = 36$ ;  $\chi^2 = 76,8$ ;  $p < 0,00009$ ). La frecuencia de especies presentes en una sola comunidad fue mayor para el matorral, seguida de la sabana, barbecho y herbazal. Valores ligeramente inferiores a estas últimas comunidades fueron encontrados para los arbustales (Tabla 7). El número de especies que crecen en dos, tres y cuatro comunidades fue mayor que el número de especies que crecen en una comunidad para los arbustales y herbazal, pero esta tendencia difirió para el matorral, donde el número de especies tiende a disminuir con el incremento en el número de comunidades (Tabla 7). En la sabana, el número de especies presentes en más de una comunidad decreció pero no en forma gradual, y para el barbecho, el número de comunidades donde están estas especies incrementó hasta tres y luego decreció progresivamente (Tabla 7). Es importante destacar que sólo ocho especies estaban presentes en las siete comunidades evaluadas.

**Tabla 7.** Relación entre especies presentes en comunidades y número de comunidades donde ocurren.

| Número de comunidades | Especies por comunidad |                   |                 |           |           |           |           |
|-----------------------|------------------------|-------------------|-----------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
|                       | Arbustal Mareman       | Arbustal Liworiwo | Arbustal Jardín | Herbazal  | Sabana    | Matorral  | Barbecho  |
|                       | N (%)                  | N (%)             | N (%)           | N (%)     | N (%)     | N (%)     | N (%)     |
| 1                     | 13 (8,9)               | 17 (13,7)         | 15 (13,3)       | 18 (16,7) | 28 (26,9) | 50 (36,0) | 11 (19,6) |
| 2                     | 30 (20,6)              | 26 (20,9)         | 22 (19,5)       | 16 (14,8) | 15 (14,4) | 31 (22,3) | 12 (21,4) |
| 3                     | 50 (34,2)              | 37 (29,8)         | 33 (29,2)       | 26 (24,1) | 28 (26,9) | 27 (19,4) | 15 (26,8) |
| 4                     | 26 (17,8)              | 24 (19,3)         | 22 (19,5)       | 24 (22,2) | 9 (8,7)   | 8 (5,8)   | 3 (5,4)   |
| 5                     | 16 (10,0)              | 10 (8,1)          | 10 (8,8)        | 13 (12,0) | 13 (12,5) | 13 (9,4)  | 5 (8,9)   |
| 6                     | 3 (2,1)                | 2 (1,6)           | 3 (2,6)         | 3 (2,8)   | 3 (2,9)   | 2 (1,4)   | 2 (3,6)   |
| 7                     | 8 (5,5)                | 8 (6,4)           | 8 (7,1)         | 8 (7,4)   | 8 (7,7)   | 8 (5,8)   | 8 (14,3)  |

### **Especialización de grupos funcionales y endemismo**

La distribución de frecuencia de tipos de sustrato donde crecen, formas de nutrición y la condición de endemismo con relación al número de comunidades donde crecen las especies se muestra en la Tabla 8. Se observó que las plantas epífitas tienden a crecer en una o dos comunidades, aunque un bajo porcentaje estaba presente hasta en cuatro comunidades. De manera similar, las especies endémicas crecen preferentemente en una o dos comunidades. Aunque las especies insectívoras y parásitas se encontraron en mayor proporción en una comunidad, algunas especies de estas categorías presentan una distribución menos restringida, de cuatro a cinco comunidades (Tabla 8).

### **Variación fenotípica de las formas de vida**

La variación del hábito de las especies leñosas y subleñosas de acuerdo al tipo de comunidad donde crecen mostró que los árboles presentes en las comunidades examinadas no exhibieron variación fenotípica con relación a la forma de vida que estas especies tienen en otros tipos de vegetación diferentes en el área de la Gran Sabana (Tabla 9). Las especies trepadoras mostraron bajo nivel de variación, donde sólo el 1,4% de las especies trepadoras presentaron forma arbustiva en comunidades diferentes a las estudiadas. En contraste, más del 40% de los arbustos tienen hábito arbóreo en otras comunidades, lo cual es notorio para los arbustos que crecen en los arbustales y en las áreas perturbadas (Tabla 9). Similarmente, el 43% de los sufrutices presentaron un hábito arbustivo en otros tipos de comunidades en la Gran Sabana, siendo esta variación mucho mayor en el caso de sufrutices que crecen en los arbustales y el herbazal (Tabla 9).

**Tabla 8.** Relación entre especies con diferentes características y número de comunidades donde aparecen.

| Número de comunidades | Tipo de sustrato   |                  | Condición endemismo |                      | Tipo de nutrición  |                      |                     |
|-----------------------|--------------------|------------------|---------------------|----------------------|--------------------|----------------------|---------------------|
|                       | Terrestre<br>N (%) | Epifito<br>N (%) | Endémica<br>N (%)   | No endémica<br>N (%) | Autótrofa<br>N (%) | Insectívora<br>N (%) | Parasítica<br>N (%) |
| 1                     | 145 (40,7)         | 7 (1,9)          | 14 (3,9)            | 138 (38,7)           | 138 (38,7)         | 7 (1,9)              | 7 (1,9)             |
| 2                     | 72 (20,2)          | 4 (1,1)          | 6 (1,7)             | 70 (19,6)            | 71 (19,9)          | 2 (0,6)              | 3 (0,8)             |
| 3                     | 71 (19,9)          | 1 (0,3)          | 0 (0,0)             | 72 (20,2)            | 69 (19,4)          | 2 (0,6)              | 1 (0,3)             |
| 4                     | 28 (7,9)           | 1 (0,3)          | 0 (0,0)             | 29 (8,2)             | 27 (7,6)           | 1 (0,3)              | 1 (0,3)             |
| 5                     | 16 (4,5)           | 0 (0,0)          | 1 (0,3)             | 15 (4,2)             | 15 (4,2)           | 1 (0,3)              | 0 (0,0)             |
| 6                     | 3 (0,8)            | 0 (0,0)          | 0 (0,0)             | 3 (0,8)              | 3 (0,8)            | 0 (0,0)              | 0 (0,0)             |
| 7                     | 8 (2,2)            | 0 (0,0)          | 0 (0,0)             | 8 (2,2)              | 8 (2,2)            | 0 (0,0)              | 0 (0,0)             |
| Total                 | 343 (96,3)         | 13 (3,6)         | 21 (5,9)            | 335 (94,1)           | 331 (92,9)         | 13 (3,6)             | 12 (3,4)            |

**Tabla 9.** Variación de las formas de vida leñosas y subleñosas encontradas en las comunidades estudiadas con relación a la forma de vida reportada en otras comunidades, principalmente boscosas.

| Forma de vida     | Número total<br>de especies | Forma de vida en otras comunidades |           |            |            |
|-------------------|-----------------------------|------------------------------------|-----------|------------|------------|
|                   |                             | Árboles                            | Arbustos  | Trepadoras | Sufrutices |
|                   |                             | N (%)                              | N (%)     | N (%)      | N (%)      |
| Árboles           |                             |                                    |           |            |            |
| Arbustales        | 17                          | 17 (100,0)                         | 0 (0,0)   | 0 (0,0)    | 0 (0,0)    |
| Herbazal          | 1                           | 1 (100,0)                          | 0 (0,0)   | 0 (0,0)    | 0 (0,0)    |
| Áreas perturbadas | 17                          | 17 (100,0)                         | 0 (0,0)   | 0(0,0)     | 0 (0,0)    |
| Sabana            | 1                           | 1 (100,0)                          | 0 (0,0)   | 0 (0,0)    | 0 (0,0)    |
| Total             | 26                          | 26 (100,0)                         | 0 (0,0)   | 0 (0,0)    | 0 (0,0)    |
| Arbustos          |                             |                                    |           |            |            |
| Arbustales        | 60                          | 28 (46,7)                          | 32 (53,3) | 0 (0,0)    | 0 (0,0)    |
| Herbazal          | 14                          | 4 (28,6)                           | 10 (71,4) | 0 (0,0)    | 0 (0,0)    |
| Áreas perturbadas | 25                          | 10 (40,0)                          | 15 (60,0) | 0 (0,0)    | 0 (0,0)    |
| Sabana            | 8                           | 2 (25,0)                           | 6 (75,0)  | 0 (0,0)    | 0 (0,0)    |
| Total             | 76                          | 32 (42,1)                          | 44 (57,9) | 0 (0,0)    | 0 (0,0)    |
| Trepadoras        |                             |                                    |           |            |            |
| Arbustales        | 8                           | 0 (0,0)                            | 1 (12,5)  | 7 (87,5)   | 0 (0,0)    |
| Herbazal          | 3                           | 0 (0,0)                            | 1 (33,3)  | 2 (66,7)   | 0 (0,0)    |
| Áreas perturbadas | 13                          | 0 (0,0)                            | 0 (0,0)   | 13 (100,0) | 0 (0,0)    |
| Sabana            | 4                           | 0 (0,0)                            | 0 (0,0)   | 4 (100,0)  | 0 (0,0)    |
| Total             | 16                          | 0 (0,0)                            | 1 (1,4)   | 15 (93,6)  | 0 (0,0)    |
| Sufrutices        |                             |                                    |           |            |            |
| Arbustales        | 32                          | 0 (0,0)                            | 18 (56,1) | 1 (3,1)    | 23 (71,8)  |
| Herbazal          | 16                          | 0 (0,0)                            | 8 (50,0)  | 0 (0,0)    | 8 (50,0)   |
| Áreas perturbadas | 31                          | 0 (0,0)                            | 12 (38,7) | 0 (0,0)    | 19 (61,3)  |
| Sabana            | 26                          | 1 (3,8)                            | 10 (38,5) | 0 (0,0)    | 15 (57,7)  |
| Total             | 58                          | 1 (1,7)                            | 25 (43,1) | 1 (1,7)    | 31 (53,5)  |

Los porcentajes fueron calculados de acuerdo al total de especies de cada fila. El número total de cada forma de vida es inferior a la suma de los valores de las comunidades porque cada especie de planta puede aparecer en diferentes comunidades.

## DISCUSIÓN

### Composición florística

El alto número de especies de plantas registradas en las siete comunidades puede ser relacionado con la heterogeneidad del paisaje o diversidad de hábitats, reconocido para explicar la alta diversidad del área (Duno de Stefano *et al.* 2009) y, en general, para grandes áreas de vegetación (Shmida & Wilson 1985). Sin embargo, la variación en el número de especies entre comunidades, estimada como diversi-

dad beta, fue relativamente baja ( $\beta = 3,15$ ), es decir, el nivel de recambio de especies entre comunidades es bajo, lo que sugiere una relativa uniformidad con relación al número de especies presentes en estas comunidades. Por lo tanto, la alta diversidad de especies es solo parcialmente explicada por la diversidad de comunidades.

En general, la riqueza de especies decreció desde comunidades arbustivas naturales a comunidades herbáceas naturales, seguido por comunidades de origen antrópico, siendo la única excepción el matorral, con una riqueza comparable a los arbustales. La riqueza de especies registrada en los arbustales es superior a la reportada previamente en este tipo de comunidad (Ramírez *et al.* 1988). De acuerdo a lo anterior, los arbustales de la cuenca alta del río Caroní en la Gran Sabana parecen exhibir una riqueza de especies relativamente baja, como fue indicado por Huber (1994a), en comparación con otros arbustales de otras latitudes (Specht 1979), aunque mayor que los arbustales mediterráneos sobre suelos muy pobres (Ojeda *et al.* 1995, 2000). El número de especies registrado en matorrales o áreas transicionales es considerado menor que el número de especies reportado en los bosques primarios y secundarios (Hernández & Fölster 1994). No obstante, esta tendencia debe ser considerada con cautela debido a que el censo florístico de los bosques sólo considera especies arbustivas y arbóreas con un mínimo de clases de diámetro, y las especies herbáceas contribuyen con más del 50% de la riqueza de especies del matorral estudiado. Resultados sobre la composición florística en la vegetación de los Altos Llanos Centrales venezolanos mostraron que el número de especies en pequeños bosquecillos era menor a la riqueza de especies en áreas ecotonales, lo cual fue asociado con la combinación de especies del bosque y de la sabana (Ramírez 2003). De manera similar, la riqueza de especies relativamente alta en los matorrales puede ser asociada a que éstos incluyen, además de las especies colonizadoras de los matorrales, especies de bosque y sabana. De hecho, Hernández & Fölster (1994) señalan que los matorrales incluyen especies de bosques primarios y sabanas. La alta diversidad florística en áreas transicionales en muchos casos es explicada por efecto de masa y por equivalentes ecológicos (Shmida & Wilson 1985), es decir, el establecimiento de especies en sitios donde no pueden automantenerse (efecto de masa) y la coexistencia de especies con hábitats y nichos idénticos (equivalentes ecológicos).

La menor riqueza de especies en la sabana y barbecho con relación a las otras comunidades estudiadas parece estar relacionada con la dominancia de especies herbáceas y por el efecto de la alteración antrópica, particularmente en el barbecho. Huber (1994b) señala que las sabanas abiertas o lisas tienen un número discreto de especies. Sin embargo, las áreas de sabana examinadas (Ramírez *et al.* 2007) presentan un número importante de especies, comparable a herbazales y arbustales, lo cual puede ser asociado con la heterogeneidad de sustratos, perturbaciones y diferencias topográficas que promueven alta riqueza de especies en las áreas de sabana. El barbecho, caracterizado por la menor riqueza de especies, corresponde a lo esperado para comunidades en sucesión secundaria (Drury & Nisbet 1973) en la cual la perturbación causa una drástica disminución de la biodiversidad.



### **Diversidad taxonómica**

De acuerdo al tipo de comunidad destaca que las Melastomataceae representan la familia con el mayor número de especies en el matorral, herbazal y en los tres arbustales. Las familias con mayor número de especies en los arbustales concuerdan con las encontradas en el primer registro realizado en el arbustal del Jardín (Ramírez *et al.* 1988). En contraste, Asteraceae y Poaceae son las más numerosas en el barbecho, las cuales representan las familias más abundantes después de Melastomataceae en el matorral. La familia Poaceae es la más numerosa en la comunidad de sabana, seguida por Asteraceae y Cyperaceae, lo cual concuerda con lo reseñado por Huber (1994b) y Medina (2002) para sabanas abiertas. En el herbazal y en los tres arbustales, Orchidaceae representa la segunda familia en término de número de especies después de Melastomataceae; además, las Cyperaceae siguen en número de especies para el herbazal y para el arbustal de Mareman. Otra familia dominante en el herbazal es Xyridaceae. Sin embargo, algunas de las familias representativas citadas para los herbazales, Rapateaceae y Eriocaulaceae (Huber 1986), contrastan con las más abundantes del herbazal estudiado. De acuerdo a lo anterior, existe una tendencia entre la riqueza de algunas familias de plantas y ciertas comunidades.

El número de categorías taxonómicas superiores puede contribuir con la riqueza biótica (Shmida & Wilson 1985). En este sentido, el alto número de familias de plantas registrado en las siete comunidades estudiadas parece contribuir con la riqueza total de especies. Similarmente, la comparación de la diversidad taxonómica entre comunidades mostró que la diversidad de familias fue mayor en los arbustales de Mareman y Liworiwo, y menor en el barbecho y la sabana, y que las comunidades con mayor número de familias de plantas tienden a tener mayor número de especies, lo que indica que la riqueza de especies está asociada con la riqueza de familias de plantas. Sin embargo, la diversidad de familias tiende a ser menor cuando están presentes familias con un elevado número de especies como en el caso de la sabana con muchas especies de Poaceae, Asteraceae, Cyperaceae y Melastomataceae que representan más del 55% de las especies (Ramírez *et al.* 2007), y en el matorral con un elevado número de especies (60 de 139 especies) de Melastomataceae, Asteraceae, Poaceae y Rubiaceae (lo que representa el 43%). De acuerdo a lo anterior, el índice de diversidad de Shannon-Weaver a nivel de familia representa, además de la riqueza de familias, la variedad de grupos taxonómicos y de aquí la diversidad morfológica de las especies en las comunidades. Por el contrario, la diversidad de géneros se aproxima al número de especies presentes en las comunidades, los cuales fueron mayores en los tres arbustales y matorral, y el menor en el barbecho y sabana.

### **Similaridad florística**

El análisis de agrupamiento mostró que existen dos grandes grupos de comunidades de acuerdo a su composición florística. Tal afinidad florística parece indicar la condición de perturbación antrópica en la cual destacan comunidades

naturales o poco alteradas, arbustales y herbazal, y comunidades con cierto nivel de alteración o perturbación, matorral, barbecho y sabana. Los mayores valores de similitud florística encontrados entre los tres arbustales también mostraron altos valores con la comunidad de herbazal. En tal sentido, Huber (1994a) señala que pueden observarse variaciones significativas en la composición florística de los arbustales. De acuerdo a la similitud florística entre arbustales, estas tres comunidades están muy relacionadas. Si bien la combinación de especies en cada arbustal puede ser única, algunas especies comunes en los arbustales estudiados y en otros (N. Ramírez, obs. pers.) pueden ser consideradas como especies indicadoras o típicas de estas comunidades (arbustos: *Ilex retusa*, *Gongylolepis benthamiana*, *Digomphia laurifolia*, *Notopora schomburgkii*, *Vaccinium euryanthum*, *Ouratea articulata*, *Humiria balsamifera*, *Bonnetia sessilis*, *Euphronia guianensis*, *Poecklandia retusa*, y hierbas: *Philodendron callosum*, *Siphanthera cordifolia*, *Stomatochaeta condensata*, *Mandevilla benthamii*, *Sobralia elisabethae* y *Perama galioides*, entre otras). Muchas de estas especies mostraron altos valores de abundancia en el arbustal del Jardín (Ramírez *et al.* 1988) y en los arbustales estudiados (obs. pers.). Con base a lo anterior, los arbustales pueden ser denotados como asociaciones de especies de acuerdo a la definición de Beard (1944): cualquier grupo florístico independientemente si el grupo de especies es una asociación genuina o no. De acuerdo a este concepto, los arbustales representan asociaciones genuinas en las cuales parece haber un grupo de especies comunes, acompañado de otras especies no necesariamente comunes entre los arbustales.

Los valores de similaridad de los arbustales mostraron una alta afinidad florística con los herbazales, lo cual indica que muchas de las especies de estas comunidades se entremezclan en un mosaico que puede ser difuso. De hecho, reportes previos indican la presencia de especies arbustivas en los herbazales, tal es el caso de los herbazales arbustivos (Huber 1989, 1994a). Además, algunas especies endémicas de herbazales arbustivos de la región suroriental (Huber 1994a), también están presentes en los arbustales estudiados, lo cual corrobora la propuesta de Huber (1989) sobre las conexiones florísticas entre arbustales y herbazales de la Alta Guayana venezolana. Sin embargo, herbazales y arbustales difieren de acuerdo a su estructura y en lo relativo a las formas de vida.

El segundo grupo de comunidades afines, sabana, matorral y barbecho, representan comunidades con algún nivel de alteración o perturbación. La afinidad florística entre estas comunidades parece estar asociada a la presencia de una matriz gramínea tanto el matorral como el barbecho con muchas especies de la sabana. Estas comunidades mostraron valores aproximadamente iguales de similaridad florística, pero más bajos que los observados entre arbustales y herbazal. Probablemente la alteración de estas comunidades, diferentes orígenes y diferentes sustratos edáficos promueven bajos niveles de similaridad florística, aunado a la condición sucesional de algunas de estas comunidades como el matorral. La sabana y el matorral mostraron cierta afinidad florística con el arbustal de Mareman y la sabana mostró valores de similaridad relativamente altos con el herbazal. Estos

resultados sugieren que el área de sabana no es completamente diferente desde el punto de vista florístico de los herbazales y arbustales, lo que pone nuevamente en evidencia las conexiones florísticas entre arbustales, herbazales y sabanas en esta región (Huber 1989). Sin embargo, la afinidad florística puede variar dependiendo de cada comparación particular. La afinidad florística entre áreas de sabana con arbustales y herbazales responde a la forma de intergradación que se produce entre estas comunidades: el herbazal estudiado mostró una invasión de especies de sabana en algunas áreas altas debido al deterioro del herbazal, y el arbustal de Mareman no presentó un borde definido con la sabana circundante. En este caso, los arbustos se entremezclan con la sabana o la sabana invade al arbustal, donde los arbustos aparecen dispersos en una matriz de sabana en los bordes difusos del arbustal.

### **Formas de vida y comunidades**

Árboles, arbustos, trepadoras, hierbas perennes y hierbas anuales estaban presentes en todas las comunidades estudiadas, sin embargo, se encontró que la proporción de especies en cada categoría depende del tipo de comunidad. El alto número de clases de formas de vida por comunidad es considerado como un factor que contribuye con la riqueza biótica del área (Shmida & Wilson 1985), tal como parece ocurrir con la riqueza de especies en las comunidades estudiadas. Las variaciones en la riqueza de especies pueden estar influenciadas por la abundancia de cada forma de vida en las comunidades. De hecho, la diversidad de formas de vida, evaluada por el índice de diversidad de Shannon-Weaver, mostró valores contrastantes entre las comunidades estudiadas: mayor en el matorral y menor en el área de sabana, lo cual está básicamente determinado por una distribución más homogénea de las cinco formas de vida en el matorral y por la sesgada abundancia de formas de vida herbácea en la sabana.

Las hierbas perennes estaban presentes en frecuencias similares en los tres arbustales, sin embargo, los mayores porcentajes fueron encontrados en las comunidades predominantemente herbáceas: herbazal, sabana y barbecho, y el menor porcentaje en el matorral, lo que destaca la importancia del componente herbáceo en todas las comunidades estudiadas. De aquí que la riqueza de especies en estas comunidades está fuertemente influenciada por el número de especies herbáceas, tal como es considerado por Lunt (1990). Cabe resaltar que aunque la definición de los arbustales está designada por la dominancia ecológica, mayor contribución con la fitomasa foliar que mantiene el funcionamiento de la comunidad (Huber 1994a), las especies dominantes de los arbustales son las hierbas, principalmente perennes, así como en la sabana, comunidades típicamente herbáceas, lo que concuerda con lo señalado por Huber (1994a) y Medina (2002).

Las hierbas anuales fueron menos frecuentes que las hierbas perennes, aunque se encontraron en una proporción importante en la sabana, herbazal, barbecho y en el matorral. De acuerdo a Sarmiento & Monasterio (1983), las hierbas anuales son comunes en sitios secos y están bien representadas en áreas alteradas. La alta proporción de especies anuales en áreas perturbadas podría estar asociada

al efecto de perturbación. La teoría de la historia de vida, estrategias r-K, sugiere que altos niveles de perturbación seleccionan especies de vida corta (MacArthur & Wilson 1967; Drury & Nisbet 1973). La alta proporción de especies anuales en la comunidad de sabana también podría ser relacionada con perturbaciones frecuentes como las quemadas periódicas y movimientos de tierra (Ramírez *et al.* 2007). Sin embargo, el porcentaje de especies anuales en estas comunidades alteradas parece indicar estados sucesionales avanzados (barbecho y matorral) o equilibrios dinámicos con las perturbaciones periódicas (sabanas), ya que el número de hierbas anuales es menor al esperado: las primeras etapas de colonización después de una fuerte perturbación están representadas por muchas especies anuales (Drury & Nisbet 1973; Finegan 1984; Halpern 1989) o malezas (Baker 1974). La relación especies anuales y perturbación no explica la riqueza de especies anuales en el herbazal. Aparentemente, la presencia de un número importante de especies anuales en el herbazal puede ser explicada por la condición no leñosa de la mayoría de las especies en esta comunidad y por la estrecha asociación de la humedad del suelo y plantas de porte muy pequeño (por ejemplo, Lentibulariaceae). El régimen de humedad en los suelos de los herbazales, el cual cambia entre períodos climáticos, podría estar asociado con la longevidad de las plantas de manera similar que en áreas con climas marcadamente estacionales.

Los arbustos representan la forma de vida que sigue en número de especies después de las hierbas; éstos fueron más abundantes en los arbustales, aunque una proporción importante está presente en el matorral; además, los arbustos fueron menos abundantes en el herbazal y menor en la sabana. Dichas frecuencias concuerdan con lo indicado por Huber (1994a, b) para arbustales y herbazales de la región. La riqueza de especies leñosas, principalmente arbustos, es superior en los arbustales de la Gran Sabana comparada con los valores reportados para arbustales de Chile y del Mediterráneo (Ojeda *et al.* 2000), y el porcentaje de especies arbustivas en Fimbos de la región del Cabo, Sur África (Ojeda *et al.* 2001) es similar al de los arbustales estudiados. Esta comparación permite destacar que la riqueza de especies arbustivas en los arbustales de la Gran Sabana converge en la riqueza señalada para arbustales de la región del Cabo con suelos muy pobres, pero difiere en la abundancia de las otras formas de vida.

El mayor número de árboles y trepadoras fue encontrado en el matorral. Las trepadoras tienden a ser escasas en los arbustales, lo cual concuerda con lo señalado para los arbustales de la región (Huber 1986). La baja proporción de especies trepadoras en los arbustales puede ser relacionada con la estructura de la vegetación. El número de lianas incrementa con el diámetro de los árboles que trepan (Pérez-Salicrup & de Meijere 2005). Los arbustales no tienen altura adecuada ni buen soporte para el desarrollo y crecimiento de especies trepadoras. De acuerdo con lo anterior, las pocas especies trepadoras presentes en los arbustales (por ejemplo, *Passiflora sclerophylla*), tienden a ser plantas con un hábito intermedio entre trepador y rastrero. Por el contrario, la presencia de cierta proporción de especies trepadoras en el matorral puede ser asociada a que éstos tienen una altura

mayor y de aquí un mejor soporte para el desarrollo y crecimiento de especies trepadoras. Además, muchas de las trepadoras de los matorrales son especies de bosque y su forma de desarrollo en los matorrales también combina la condición rastrera con la trepadora durante el período de colonización.

### **Epífitas y comunidades**

La mayoría de las especies en las comunidades estudiadas presentaron una fijación terrestre. La frecuencia de especies epífitas fue aproximadamente del 5% para los arbustales de Mareman y Liworiwo, el matorral, y ausentes en las comunidades básicamente herbáceas: sabana y barbecho. La diversidad de tipos de fijación al sustrato también aportó resultados similares. La mayor frecuencia de epífitas en comunidades con alto número de especies leñosas, árboles y arbustos, concuerda con lo esperado. La ausencia de epífitas (no parásitas) en comunidades herbáceas puede ser explicada porque estas comunidades no aportan el sustrato adecuado para el desarrollo de epífitas. Huber (1986, 1994a) indica que epífitas fanerógamas (no parásitas) son muy escasas en los arbustales, lo cual concuerda con los resultados obtenidos en el presente estudio. La riqueza de epífitas no parásitas en bosques secos es mayor (3,8-5,0%) en bosques secos neotropicales (Medina 1995; López & Ramírez 2004) que en las comunidades examinadas. Sin embargo, los bosques montanos de la Gran Sabana, ubicados en la misma área geográfica de las comunidades estudiadas, poseen una gran variedad de epífitas (Huber 1986, 1994c). El número de especies epífitas puede estar limitado por la estructura de los arbustales y matorrales; es decir, bajo número de especies leñosas, bajo porte y con amplios espacios abiertos, de modo que las epífitas están tan expuestas como el follaje de los arbustos. De acuerdo con lo anterior, el número de especies epífitas vasculares no parásitas puede estar limitado por las condiciones de exposición que pueden ser consideradas extremas en cuanto al viento y radiación. En condiciones boscosas, muchas de las especies epífitas no parásitas están ubicadas en el interior de la copa de los árboles y arbustos y, por lo tanto, parecen tener menor exposición al viento y radiación directa (López & Ramírez 2004).

### **Tipos de nutrición complementaria o alternativa**

Otro aspecto que destaca en la composición florística de las comunidades examinadas es la presencia de plantas con sistemas de nutrición complementarios: hemiparasitismo e insectivoría. La frecuencia de plantas hemiparásitas fue comparativamente mayor en los arbustales (excepto en el Jardín) y en el matorral con respecto a las otras comunidades estudiadas. De manera similar, la diversidad de los tipos de nutrición, estimada por el índice de diversidad de Shannon-Weaver, fue mayor en los arbustales de Mareman y Liworiwo, y en el herbazal, seguida por el arbustal del Jardín y matorral; y los menores valores en el barbecho y la sabana. La mayor diversidad asociada a comunidades con especies de plantas hemiparásitas puede ser análoga al mantenimiento de la riqueza de especies por el efecto de parásitos y herbívoros (Janzen 1970). Es decir, las plantas hemipará-

sitas pueden tener un papel regulador de las poblaciones de arbustos que permite una mayor diversidad de plantas. Además, la ubicación vertical de las especies hemiparásitas puede contribuir con la organización y compactación de mayor número de especies en estas comunidades. Las variaciones en el número de especies hemiparásitas entre comunidades leñosas-arbustivas pueden ser explicadas por la abundancia de especies leñosas: el número de especies hemiparásitas tiende a incrementar con el aumento del número de especies leñosas, lo cual es reseñado por Dean *et al.* (1994) quienes indican que epífitas parásitas no están relacionadas con la forma de crecimiento del hospedero, excepto que las parásitas no se desarrollan sobre hierbas ni plantas anuales. Sin embargo, dos especies de plantas parásitas fueron registradas en el herbazal (*Cassytha filiformis* y *Thesium tepuiense*), las cuales parasitan especies herbáceas, una interrelación que promueve el uso de un recurso infrecuentemente utilizado por especies de plantas parásitas y que trae como consecuencia el incremento de la riqueza de especies en la comunidad.

La proporción de hemiparásitas en los arbustales y en el matorral estudiado de la Gran Sabana puede ser considerada comparativamente alta. La proporción de hemiparásitas en bosques deciduos neotropicales varía de 0,6 a 1,6% (Medina 1995), de 0,05 a 1,2% en comunidades de Sur África (Dean *et al.* 1994), 1,4% en la vegetación de los Llanos Centrales venezolanos (Ramírez 2003) y 2,6% en un bosque deciduo secundario (López & Ramírez 2004). Aunque los dos primeros reportes corresponden a una escala mucho mayor que la de los resultados obtenidos en la presente investigación, aparentemente, la relación entre especies de plantas y especies parásitas es mayor en las comunidades arbustivas y matorral de la Gran Sabana, lo cual podría ser asociado a que las hemiparásitas son más abundantes en formaciones vegetales que se desarrollan en ambientes húmedos comparadas con formaciones secas (Medina 1995). En contraste, suelos pobres en nutrientes no soportan muchas especies de plantas parásitas (Dean *et al.* 1994). Esta última tendencia no parece ocurrir entre las comunidades evaluadas: el número de especies hemiparásitas no difiere entre arbustales y el matorral, comunidades con diferentes tipos de suelos (más pobres en los arbustales que el matorral). Además, las especies hemiparásitas fueron más frecuentes en el área de transición bosque-área perturbada en un bosque deciduo secundario, lo cual es atribuido a los requerimientos de luz (López & Ramírez 2004). Una explicación alternativa al número de especies hemiparásitas en los arbustales y el matorral es la relación con el síndrome de dispersión por aves de todas las especies hemiparásitas estudiadas ya que la ornitocoria especializada en especies parásitas garantiza sitios seguros para las semillas (Reid 1991).

### **Plantas insectívoras**

El número de especies insectívoras fue mayor en el herbazal, menor en los arbustales, sólo se encontraron dos en la comunidad de sabana y ausentes en las áreas alteradas. La abundancia de especies insectívoras es frecuentemente asociada con la pobreza del suelo, principalmente deficiencia de nitrógeno (Givnish *et*

al. 1984). Los suelos de los arbustales son pobres, con baja capacidad de retención de agua, marcadamente ácidos, carecen de arcilla y están prácticamente compuestos por cuarzo, con niveles muy bajos de hierro y aluminio (Dezzeo & Fölster 1994). La principal diferencia de los suelos de los arbustales con relación a los suelos de los herbazales es de índole hidrológica, por la falta de drenaje vertical y por la fuerte acumulación de humus (Dezzeo & Fölster 1994), lo cual podría explicar la incidencia de especies insectívoras en estas comunidades. Sin embargo, otros autores (Benzing 2000; Alcalá & Domínguez 2003) señalan un modelo en el cual las especies insectívoras son dependientes del compromiso entre luz, humedad y disponibilidad de presas. Los dos primeros parámetros podrían ser también atribuidos a los ambientes del herbazal y de los arbustales donde la disponibilidad de luz y humedad no parecen limitantes. Por otra parte, la mayor proporción de especies insectívoras en el herbazal también puede ser asociada con el número de especies de Lentibulariaceae, familia casi exclusivamente insectívora que crece principalmente en áreas anegadas, lo cual sugiere que la alta frecuencia de plantas insectívoras en el herbazal tiene un componente taxonómico importante.

### **Especialización a comunidades**

Bazzaz (1991) ha señalado que los requerimientos particulares de las especies determinan la especialización a comunidades. En este estudio el número de comunidades donde crecen las especies de plantas depende del tipo de comunidad. En general, el número de especies que sólo están presentes en una comunidad es similar para los arbustales y el herbazal, y fue menor al encontrado para la sabana, matorral y barbecho. Sin embargo, 45 especies crecen exclusivamente en los tres arbustales, lo que destaca que cada una de estas comunidades presenta especies exclusivas. La presencia de especies en sólo una comunidad puede estar relacionada con: 1- limitaciones en los mecanismos de dispersión de semillas entre comunidades similares, y 2- endemismo. La dispersión de las semillas entre comunidades puede ser un factor determinante en la especialización de hábitats de las especies. Arbustales y herbazales representan comunidades insulares de la Alta Guayana venezolana, lo que limita la dispersión de semillas entre estas comunidades (López & Ramírez 1998). En contraste, para comunidades no necesariamente con limitaciones de aislamiento para la dispersión, el número de especies presentes en una comunidad fue mayor para la sabana y el matorral, y menor para el barbecho. Entre las especies presentes sólo en el barbecho se encontraron malezas como *Sida linifolia*, *Hyptis suaveolens*, *Lantana camara*, típicas de sabanas de tierras bajas llaneras (Ramírez 2003) con un desarrollo marginal, las cuales probablemente fueron introducidas durante la creación del cultivo. El mayor número de especies exclusivas a la sabana y el matorral evidencia que no sólo las comunidades naturales en la Gran Sabana presentan especificidad de hábitats y que especies especializadas pueden estar presentes en comunidades alteradas o parcialmente alteradas. Aunque muchas de las especies de la sabana están en los matorrales y que la invasión de la sabana por el bosque en la Gran Sabana es posi-



ble excluyendo el fuego, en sitios cercanos al bosque (Fölster 1986), un alto nivel de exclusividad de especies fue encontrado en cada una de estas comunidades.

Las condiciones epífitas, endémicas, insectívoras y parásitas en las plantas estudiadas mostraron una marcada tendencia a la especialización de comunidades. Las variaciones en tipos de sustrato y tipos adicionales de nutrición están relacionadas con la especialización de hábitats: mayores niveles de especialización para plantas epífitas, parásitas, insectívoras y endémicas. La especialización de estos grupos de plantas puede o no ser un atributo parcial o totalmente coincidente en las especies. Por ejemplo, las especies insectívoras son altamente frecuentes en hierbas perennes no endémicas, y las especies parásitas son principalmente epífitas pero no son endémicas. Aparentemente, cada uno de estos atributos parece condicionar la especialización a determinada comunidad de forma independiente, o que la posesión de uno de estos atributos induce a la especialización de hábitats.

### Endemismo

Las especies endémicas mostraron el mayor nivel de especialización, lo cual concuerda con el aislamiento reconocido para muchas especies endémicas (Krugkeberg & Rabinowitz 1985). En este sentido, la condición endémica podría estar relacionada con la especialización de hábitats, la cual puede estar limitada por la presencia de comunidades específicas para su crecimiento y desarrollo. De hecho, mayor endemismo fue encontrado en comunidades naturales, y fue muy bajo o ausente en comunidades secundarias. Sin embargo, la comunidad de sabana mostró un número comparable de especies endémicas, lo cual puede ser asociado a que las sabanas, tales como algunas sabanas amazónicas, son consideradas centros de especiación (Huber 1982).

La alta incidencia de especies endémicas reportadas en la Guayana venezolana es asociada con la heterogeneidad ambiental (Steyermark 1979; Duno de Stefano *et al.* 2009). La presencia de algunas especies en una comunidad puede obedecer a que estas especies son endémicas del área, como por ejemplo, *Ochthocosmus attenuatus* y *Pagameopsis galioides*, especies que sólo fueron censadas en el arbustal de Mareman y en el arbustal del Jardín respectivamente, y cuya distribución está restringida a arbustales en el área de la Gran Sabana. Estos ejemplos parecen ilustrar casos de diferenciación y evolución de especies en comunidades particulares de la Alta Guayana venezolana, probablemente de origen reciente. Las extremas condiciones de pobreza edáfica y la insularidad de los arbustales pueden haber actuado como fuerza selectiva para el endemismo, como ha sido sugerido para las situaciones similares de las caatingas amazónicas (Anderson 1981). De hecho, la selección diferencial de hábitats por las especies de plantas sigue patrones de diferenciación y especiación en términos evolutivos (Bazzaz 1991). Otras especies frecuentes en arbustales (*Clusia pusilla*) y herbazales (*Heliamphora heterodoxa* y *Trimezia fosteriana*) también son consideradas endémicas (Steyermark 1979, 1982). Es probable que algunas especies hayan evolucionado sobre suelos oligotróficos bajo condiciones húmedas tropicales, tal como lo

sugieren Klinge & Medina (1979) para caatingas y campinas amazónicas, y Huber (1982) para sabanas amazónicas. Además, un patrón común de los aspectos biológicos del endemismo son el endemismo edáfico y la asociación con formas de vida arbustivas en los Finbos africanos y brezales mediterráneos (Ojeda *et al.* 2001). La notable presencia de especies especializadas a ciertas comunidades, incluyendo especies endémicas, representa un factor adicional que contribuye con la riqueza de especies en las comunidades estudiadas.

### Variación fenotípica

Bazzaz (1991) propone que debido a la inmovilidad de las plantas, éstas han evolucionado con un alto potencial de aclimatación y plasticidad fenotípica para compensar la variabilidad ambiental. Las especies que crecen en más de una de las comunidades evaluadas pueden mostrar dos patrones diferentes: algunas especies varían notablemente en su forma de vida y otras no. La variación del hábito de las especies leñosas y subleñosas mostró que los árboles no exhibieron variación fenotípica con relación a la forma de vida y sólo una pequeña fracción de trepadoras fue encontrada como arbustos. En contraste, más del 40% de los arbustos de los arbustales y matorral tenían hábito arbóreo en otras comunidades y aproximadamente el 43% de los sufrutices de los arbustales y herbazal presentó hábito arbustivo en otras comunidades. Entre las especies que mantienen su forma de vida independientemente del tipo de comunidad se pueden citar a *Clusia schomburgkiana*, *Chaetocarpus schomburgkianus* y *Myrsine coriacea*, las cuales crecen en bosques, matorrales y en algunos arbustales como formas arbóreas, lo cual indica que la variación genotípica permite el desarrollo en diferentes condiciones ambientales, sin modificaciones del fenotipo del hábito. En contraste, otras especies varían en su porte y forma de vida de acuerdo a la comunidad donde crecen. Estas variaciones son particularmente evidentes en algunas especies de los arbustales como *Humiria balsamifera*, *Ochtocosmus roraimae*, *Dicymbe fraterna* y *Vantanea minor* que crecen en bosques con un porte arbóreo (Hernández & Fölster 1994), pero en los arbustales estas especies son arbustos no mayores de dos metros, y pueden ser hasta formas muy pequeñas y profundamente ramificadas en la base (*Humiria balsamifera*). Otro caso notable es el de *Byrsonima crassifolia*, especie arbustiva de hasta 3-5 m de alto con un tallo único, la cual crece de forma postrada no mayor a 20 cm en las sabanas pedregosas de cierta pendiente. Estos ejemplos denotan gran variación genotípica y fenotípica en algunas de las especies lo cual permite explicar en parte la presencia de las especies en más de un tipo de comunidad debido a su amplia variabilidad genética y plasticidad fenotípica. La composición florística de las comunidades herbáceo-arbustivas de la Gran Sabana está formada por un grupo de especies con alta variación fenotípica que permite la colonización de comunidades con condiciones diferentes y forma parte de los elementos dominantes en estas comunidades. El otro grupo, representado por más del 60%, pertenece a especies con un hábito relativamente invariable y propio de estas comunidades, lo que le confiere identidad discreta a estos tipos de

vegetación, permanente en el tiempo, como en el caso de los arbustales. En contraste, en las comunidades sucesionales como el matorral, las especies están altamente adaptadas a una condición temporal que ocupan durante un determinado período hasta que cambian las condiciones que permiten su desarrollo.

## CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en esta investigación permiten señalar que existe cierta asociación entre grupos taxonómicos y la riqueza de especies con las características ecológicas de las comunidades analizadas; asimismo, los grupos funcionales de las especies estudiadas en la Gran Sabana están relacionados con el tipo de comunidad y composición florística.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a tres árbitros anónimos por sus comentarios y sugerencias que mejoraron el manuscrito. Gracias a Alfredo Lezama y Gabriel Picón de la Autoridad Gran Sabana, CVG, y a Fundacite Guayana por el apoyo logístico y financiero para el desarrollo de la presente investigación. En especial agradecemos a N. Vera (†), R. Mogollón, M. Márquez, R. Machuca, a todo el personal de la Estación Científica de Parupa por su colaboración y ayuda en el trabajo de campo. Gracias a las autoridades en la sistemática de plantas superiores por la identificación de los especímenes botánicos: M. Ramia, P.E. Berry, J.J. Wurdack, P.J.M. Maas, C. Sastre, G. Carnevali, V. Badillo, J. Luteyn, S. Tillett, R. Kral, G. Morillo, C.M. Taylor, W.R. Anderson, V. Badillo, C.E. Benítez de Rojas, S. Nozawa y J. Grande.

## BIBLIOGRAFÍA

- Alcalá, R.E. & C.A. Domínguez. 2003. Patterns of prey capture and prey availability among populations of the carnivorous plant *Pinguicula moranensis* (Lentibulariaceae) along an environmental gradient. *Amer. J. Bot.* 90: 1341-1348.
- Anderson, A.B. 1981. White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica* 13: 199-210.
- Baker, H.G. 1974. The evolution of weeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 1-24.
- Barreat, F. 1984. El ambiente geomorfológico. In: C. Galán (ed.). *La protección de la cuenca del río Caroní*, pp. 45. CVG. Electrificación del río Caroní. Editorial Arte, Caracas.
- Bazzaz, F.A. 1991. Habitat selection in plants. *Amer. Nat.* 137: 116-130.
- Berry, P.E., O. Huber & B.K. Holst. 1995. Floristic analysis and phytogeography. In: J.A. Steyermark, P.E. Berry & B.K. Holst (eds.). *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 1: Introduction, pp. 161-191. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.

- Beard, J.S. 1944. Climax vegetation in tropical America. *Ecology* 25: 127-158.
- Benzing, D.H. 2000. Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press, New York.
- Dean, W.R.J., J.J. Midgley & W.D. Stock. 1994. The distribution of mistletoes in South Africa: patterns of species richness and host choice. *J. Biogeog.* 21: 503-510.
- Dezzeo, N. & H. Fölster. 1994. Los suelos. In: N. Dezzeo (ed.). Ecología de la altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana). *Scientia Guaianae* 4: 45-78.
- Drury, W.H. & I.C.T. Nisbet. 1973. Succession. *Arnold Arbor. J.* 54: 331-368.
- Duno de Stefano, R., F. Stauffer, R. Riina, O. Huber, G. Aymard, O. Hokche, P.E. Berry & W. Meier. 2009. Assessment of vascular plant diversity and endemism in Venezuela. *Candollea* 64: 203-212.
- Finegan, B. 1984. Forest succession. *Nature* 311: 109-114.
- Fölster, H. 1986. Forest-savanna dynamics and desertification processes in the Gran Sabana. *Interciencia* 11: 311-316.
- Givnish, T.J., E.L. Burkhardt, R.E. Happel & J.D. Weintraub. 1984. Carnivory in the bromeliad *Brocchinia reducta*, with a cost/benefit model for the general restriction of carnivorous plants to sunny, moist, nutrient-poor habitats. *Amer. Nat.* 124: 479-497.
- Halpern, C.B. 1989. Early successional patterns of forest species: interactions of life history traits and disturbance. *Ecology* 70: 704-720.
- Hernández, L. 1994. Bosques. In: N. Dezzeo (ed.). Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana). *Scientia Guaianae* 4: 80-94.
- Hernández, L. & H. Fölster. 1994. Vegetación de transición. In: N. Dezzeo (ed.). Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana). *Scientia Guaianae* 4: 118-144.
- Hokche, O., P.E. Berry & O. Huber (eds.). 2008. *Nuevo Catálogo de la Flora Vascular de Venezuela*. Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser, Caracas.
- Huber, O. 1982. Significance of savanna vegetation in the Amazon territory of Venezuela. In: G.T. Prance (ed.). *Biological diversification in the Tropics*, pp. 221-244. Proceedings of the Fifth International Symposium of the Association for Tropical Biology. Columbia University Press, New York.
- Huber, O. 1986. La vegetación de la cuenca del río Caroní. *Interciencia* 11: 301-310.
- Huber, O. 1989. Shrublands of the Venezuelan Guayana. In: L.B. Holm-Nielsen, I.C. Nielsen & H. Balslev (eds.). *Tropical Forests*, pp. 271-285. Academic Press, Harcourt Brace Jovanovich, Publishers, London.
- Huber, O. 1994a. Arbustales. In: N. Dezzeo (ed.). Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana). *Scientia Guaianae* 4: 95-105.

- Huber, O. 1994b. Sabanas y herbazales de la Gran Sabana. In: N. Dezzeo (ed.). Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana). *Scientia Guaianae* 4: 106-114.
- Huber, O. 1994c. Recent advances in the phytogeography of the Guayana Region, South America. *Mem. Soc. Biogéogr.* (3ème série). 4: 53-63.
- Huber, O. 1995. Geographical and physical features. In: J.A. Steyermark, P.E. Berry & B.K. Holst (eds.), *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 1: Introduction, pp. 1-61. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Huber O. & H. Fölster. 1994. Introducción. In: N. Dezzeo (ed.). Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana). *Scientia Guaianae* 4: 79-80.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Amer. Nat.* 104: 501-528.
- Klinge, H. & E. Medina. 1979. Río Negro Caatingas and Campinas, Amazonas states of Venezuela and Brasil. In: R.L. Specht (ed.). *Ecosystems of the world. 9A. Heathlands and related shrublands*, pp. 483-488. Descriptive studies. Elsevier, Amsterdam.
- Kruckeberg, A.R. & D. Rabinowitz. 1985. Biological aspects of endemism in higher plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 447-479.
- Legendre, L. & P. Legendre. 1983. *Numerical ecology*. Elsevier. Amsterdam.
- López, M. & N. Ramírez. 1998. Síndromes de dispersión de diásporas de una comunidad arbustiva de la Guayana venezolana. *Ecotropicos* 11: 15-32.
- López, M. & N. Ramírez. 2004. Composición florística y abundancia de las especies en un remanente de bosque deciduo secundario. *Acta Biol. Venez.* 24: 29-71.
- Lunt, I. 1990. Species-area curves and growth-form spectra for some herb-rich woodlands in western Victoria, Australia. *Australian J. Ecol.* 15: 155-161.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Marrugan, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press. New Jersey.
- Maruscuilo, L.A. & J.R. Levin. 1983. *Multivariate statistics in the social sciences*. Books/Cole, Monterrey, California.
- Medina, E. 1995. Diversity of life forms of higher plants in neotropical dry forests. In: S.H. Bullock, H.A. Mooney & E. Medina (eds.). *Seasonal dry forests*, pp. 221-242. Cambridge University Press, Cambridge.
- Medina, E. 2002. Tropical savannas. In: H.A. Mooney & J.G. Canadell (eds.). *Encyclopedia of Global Environmental Changes*, pp. 586-592. Vol. 2: The Earth System: Biological and ecological dimensions of global environmental change. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester.
- Ojeda, F., J. Arroyo & T. Marañón. 1995. Biodiversity components and conservation of Mediterranean Heathlands in Southern Spain. *Biol. Cons.* 72: 61-72.

- Ojeda, F., T. Marañón & J. Arroyo. 2000. Plant diversity patterns in the Aljibe Mountains (S. Spain): a comprehensive account. *Biodivers. & Conservation* 9: 1323-1343.
- Ojeda, F., M.T. Simmons, J. Arroyo, T. Marañón & R.M. Cowling. 2001. Biodiversity in South African fynbos and Mediterranean heathland. *J. Veg. Sci.* 12: 867-874.
- Pérez-Salicrú, D.R. & W. de Meijere. 2005. Number of lianas per tree and number of trees climbing by lianas at Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 37: 153-156.
- Ramírez, N. 2003. Diversidad de especies y estructura de la vegetación de una comunidad de sabana en los Altos Llanos Centrales Venezolanos. *Acta Biol. Venez.* 23(1): 47-76.
- Ramírez, N. 2007. Estructura de la vegetación de áreas de sabana montana en la Alta Guayana Venezolana. *Acta Biol. Venez.* 27: 67-87.
- Ramírez, N., N. Dezzio & N. Chacón. 2007. Floristic composition, plant species abundance, and soil properties of montane savanna in the Gran Sabana, Venezuela. *Flora* 202: 316-327.
- Ramírez, N., C. Gil, M. López, O. Hokche & Y. Brito. 1988. Caracterización florística y estructural de una comunidad arbustiva en la Alta Guayana Venezolana (Gran Sabana, Edo. Bolívar). *Acta Ci. Venez.* 39: 457-469.
- Reid, N. 1991. Coevolution of mistletoes and frugivorous birds? *Australian J. Ecol.* 16: 457-469.
- Sarmiento, G. & M. Monasterio. 1983. Life forms and phenology. In: F. Bourliere (ed.), *Ecosystems of the world: tropical savannas*, pp. 79-108. Elsevier, Amsterdam.
- Schubert, C., H.O. Briceño & P. Fritz. 1986. Paleoenvironmental aspects of the Caroni-Paragua river basin (Southeastern Venezuela). *Interciencia* 11: 278-289.
- Shmida, A. & M.V. Wilson. 1985. Biological determinants of species diversity. *J. Biogeogr.* 12: 1-20.
- Specht, R.L. 1979. Heathland and related shrublands of the world. In: R.L. Specht (ed.), *Ecosystems of the World. 9A. Heathlands and related shrublands*. Descriptive studies. Elsevier, Amsterdam.
- StatSoft, Inc. 2007. STATISTICA. (Data analysis software system). Versión 8.0. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com)
- Steyermark, J.A. 1979. Plant refuge and dispersal centres in Venezuela: their relict and endemic element. In: K. Larsen & L.B. Holm-Nielsen (eds.), *Tropical Botany*, pp. 185-221. Academic Press, London.
- Steyermark, J.A. 1982. Relationships of some Venezuelan forest refuges with lowland tropical flora. In: G.T. Prance (ed.), *Biological diversification in the tropics*, pp. 182-220. Columbia University Press, New York.

- Steyermark, J.A., P.E. Berry & B.K. Holst (eds.). 1995-2005. Flora of the Venezuelan Guayana. Vols. 1-9. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, Timber Press. Oregon.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.



**Anexo 1.** Grupos taxonómicos, comunidades donde crecen y características funcionales de las especies.

| Familia<br>Especie  | Comunidades | Forma de vida | Sustrato  | Endemismo   | Tipo de<br>nutrición |
|---|-------------|---------------|-----------|-------------|----------------------|
| <i>Acanthaceae</i>  |             |               |           |             |                      |
| <i>Justicia guianensis</i> (N.E. Br.) Wassh.                          | Ma          | HP            | Terrestre | No endémica | Autótrofa            |
| <i>Anacardiaceae</i>  |             |               |           |             |                      |
| <i>Anacardium occidentale</i> L.                                      | Ma          | S             | Ídem      | Ídem        | Ídem                 |
| <i>Apocynaceae</i>  |             |               |           |             |                      |
| <i>Galactophora schomburgkiana</i> Woodson var. <i>schomburgkiana</i> | JL          | S             | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Mandevilla bentharii</i> (A. DC.) K. Schum.                        | JMLMaHS     | HP            | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |
| <i>M. gracilis</i> (Kunth) J.F. Morales                               | MaS         | T             | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Aquifoliaceae</i>  |             |               |           |             |                      |
| <i>Ilex danielis</i> Killip & Cuatrec.                                | MMa         | A             | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |
| <i>I. polita</i> Steyerf.   | JL          | S             | Íd.       | Endémica    | Íd.                  |
| <i>I. retusa</i> Klotzsch ex Reissek                                  | JML         | S             | Íd.       | No endémica | Íd.                  |
| <i>I. subrotundifolia</i> Steyerf.                                    | J           | S             | Íd.       | Endémica    | Íd.                  |
| <i>Araceae</i>  |             |               |           |             |                      |
| <i>Philodendron callosum</i> Krause subsp. <i>callosum</i>            | JML         | HP            | Íd.       | No endémica |                      |
| <i>Asclepiadaceae</i>   |             |               |           |             |                      |
| <i>Blepharodon pictum</i> (Vahl) W.D. Stevens                         | MaHS        | T             | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |
| <i>B. ulei</i> Schltr.  | LMaH        | T             | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Diassa</i> aff. <i>bolivarensis</i> (R.W. Holm) Morillo            | MaS         | HP            | Íd.       | Endémica    | Íd.                  |
| <i>D. tatei</i> Gleason & Moldenke                                    | JML         | HP            | Íd.       | No endémica | Íd.                  |
| <i>Metastelma hirrellum</i> (Oliv.) Liede                             | MMaS        | T             | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |

## Anexo 1. Continuación.

| Familia<br>Especie   | Comunidades | Forma de vida | Sustrato | Endemismo   | Tipo de<br>nutrición |
|--|-------------|---------------|----------|-------------|----------------------|
| <b>Asteraceae</b>  |             |               |          |             |                      |
| <i>Achyrocline satureioides</i> (Lam.) DC.   | MaB         | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Ageratum conyzoides</i> Cav. var. <i>latifolia</i> (Cav.) M.F. Johnson                  | Ma          | HA            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Austroaupatorium inulaefolium</i> (Kunth) R.M. King & H. Rob.                           | MaB         | S             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Ayapana amygdalina</i> (Lam.) R.M. King & H. Rob.                                       | MaSB        | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Baccharis leptoccephala</i> DC.   | MaSB        | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Bidens pilosa</i> L.  | Ma          | HA            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Calea alchitoides</i> S.F. Blake  | Ma          | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>C. divaricata</i> Benth.  | M           | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>C. lucidivenia</i> Gleason & S.F. Blake var. <i>cardonae</i> (Maguire & Wurdack) Pruski | JLMaH       | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>C. nana</i> Maguire   | S           | HP            | Íd.      | Endémica    | Íd.                  |
| <i>C. oliveri</i> H.L. Rob. & Grenm.   | S           | HP            | Íd.      | No endémica | Íd.                  |
| <i>Centratherum punctatum</i> Cass. var. <i>punctatum</i>                                  | Ma          | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Chaptalia integerrima</i> (Vell.) Burkart   | B           | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Chromolaena laevigata</i> (Lam.) R.M. King & H. Rob.                                    | JMMaSB      | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>C. thurii</i> (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob.   | JSB         | HA            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist   | B           | HA            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Elephantopus mollis</i> Kunth   | B           | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Erechtites hieracifolius</i> (L.) Raf. ex DC.   | R           | HA            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Gongyolopsis benthamiana</i> R.H. Schomb.   | JML         | S             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |

Anexo 1. Continuación.

| Familia<br>Especie  | Comunidades | Forma de vida | Sustrato  | Endemismo | Tipo de<br>nutrición |
|---|-------------|---------------|-----------|-----------|----------------------|
| <i>Ichthyothere terminalis</i> (Spreng.) S.F. Blake       | Ma          | HP            | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Lepidaploa bolivarensis</i> (V.M. Badillo) H. Rob.     | JM          | HP            | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| <i>L. erhetifolia</i> (Benth.) H. Rob.                    | S           | HP            | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| <i>L. gracilis</i> (Kunth) H. Rob.                        | MaS         | HA            | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| <i>L. salzmannii</i> (DC.) H. Rob.                        | MaSB        | HP            | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Mikania micrantha</i> Kunth                            | Ma          | HA            | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| <i>M. psilostachya</i> DC.                                | JMa         | T             | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Stomatochaeta condensata</i> (Baker) Maguire & Wurdack | JMLH        | S             | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Trichogonia campestris</i> C. Gardn.                   | MaSB        | HP            | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| Bignoniaceae  |             |               |           |           |                      |
| <i>Digomphia laurifolia</i> Benth.                        | JMLH        | S             | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| Bonnetiaceae  |             |               |           |           |                      |
| <i>Bonnetia sessilis</i> Benth.                           | JMLH        | S             | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| Bromeliaceae  |             |               |           |           |                      |
| <i>Brocchinia acuminata</i> L.B. Sm.                      | J           | HP            | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| <i>B. reducta</i> Baker                                   | JMLH        | HP            | Íd.       | Íd.       | Insectívora          |
| <i>B. steyermarkii</i> L.B. Sm.                           | H           | HP            | Íd.       | Íd.       | Autótrofa            |
| <i>Catopsis berteroniana</i> (Schult. f.) Mez             | ML          | HP            | Epífito   | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Lindmania guianensis</i> (Beer) Mez                    | JMLH        | HP            | Terrestre | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Pitcairnia brittoniana</i> Mez                         | Ma          | HP            | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Tillandsia flexuosa</i> Sw.                            | L           | HP            | Epífito   | Íd.       | Íd.                  |

## Anexo 1. Continuación.

| Familia<br>Especie  | Comunidades | Forma de vida | Sustrato  | Endemismo | Tipo de<br>nutrición |
|---|-------------|---------------|-----------|-----------|----------------------|
| Burmanniaceae   |             |               |           |           |                      |
| <i>Burmannia bicolor</i> Mart.  | MH          | HA            | Terrestre | Íd.       | Íd.                  |
| Burseraceae   |             |               |           |           |                      |
| <i>Dacryodes roraimensis</i> Cuatrec.   | MLMa        | A             | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| Caesalpinaceae  |             |               |           |           |                      |
| <i>Chamaecrista desvauxii</i> (Collad.) Killip var. <i>mollissima</i> (Benth.) H.S. | MLS         | HP            | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| Irwin & Barneby   |             |               |           |           |                      |
| <i>C. ramosa</i> (Vogel) H.S. Irwin & Barneby                                       | L           | HP            | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Dicymbe fraterna</i> Cowan   | L           | S             | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| Campanulaceae   |             |               |           |           |                      |
| <i>Centropogon cornutus</i> (L.) Druce  | Ma          | HA            | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Lobelia fastigiata</i> Kunth   | S           | HA            | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| Chrysobalanaceae  |             |               |           |           |                      |
| <i>Hirtella scabra</i> Benth.   | L           | S             | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| Clusiaceae  |             |               |           |           |                      |
| <i>Clusia</i> (grupo sessilis) sp.  | L           | A             | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| <i>C. aff. brachystyla</i> Maguire  | M           | S             | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| <i>C. amabilis</i> Maguire  | L           | S             | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| <i>C. columnaris</i> Engl.  | Ma          | A             | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| <i>C. crassifolia</i> Planch. & Triana  | MH          | S             | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |
| <i>C. fockeana</i> Miq.   | ML          | A             | Íd.       | Íd.       | Íd.                  |

## Anexo 1. Continuación.

| Familia<br>Especie  | Comunidades | Forma de vida | Sustrato | Endemismo | Tipo de<br>nutrición |
|---|-------------|---------------|----------|-----------|----------------------|
| <i>C. grandiflora</i> Splitg.   | JMa         | A             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>C. huberi</i> Pipoly   | M           | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>C. pusilla</i> Steyer. subsp. <i>pusilla</i>   | JMH         | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>C. schomburgkiana</i> (Planch. & Triana) Benth. ex Engl.                                   | MMa         | A             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Mahurea exstipulata</i> Benth. subsp. <i>exstipulata</i>                                   | Ma          | A             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Choisy   | JMaS        | A             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| Cyatheaceae   |             |               |          |           |                      |
| <i>Cyathea villosa</i> Willd.   | S           | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| Cyperaceae  |             |               |          |           |                      |
| <i>Bulbostylis confertifera</i> (Kunth) C.B. Clarke   | S           | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>B. junceiformis</i> (Kunth) C.B. Clarke  | JML         | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>B. juncooides</i> (Vahl) Kük. ex Osten   | B           | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>B. lanata</i> (Kunth) Lindm.   | MSB         | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>B. paradoxa</i> (Spreng.) Lindm.   | S           | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Cephalocarpus rigidus</i> Gilly ex Gleason & Killip  | JM          | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Cyperus aggregatus</i> (Willd.) Endl.  | Ma          | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Hypolytrum longifolium</i> (L.C. Rich.) Nees subsp. <i>nicaraguense</i> (Liebm.) T. Koyama | H           | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>H. pulchrum</i> (Rudge) Pfeiff.  | MMaHSB      | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Logenocarpus rigidus</i> (Kunth) Nees subsp. <i>rigidus</i>                                | JMLMaHSB    | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Mapania tepuiana</i> (Steyer.) T. Koyama   | MLH         | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |

## Anexo 1. Continuación.

| Familia<br>Especie  | Comunidades | Forma de vida | Sustrato | Endemismo | Tipo de<br>nutrición |
|---|-------------|---------------|----------|-----------|----------------------|
| <i>Rhynchospora barbata</i> (Vahl) Kunth                  | JMLMaHSB    | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>R. caracasana</i> (Kunth) Boeck.                       | JMLS        | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>R. cephalotes</i> (L.) Vahl                            | Ma          | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>R. curvula</i> Griseb.                                 | S           | HA            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>R. exaltata</i> Kunth                                  | J           | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>R. filiformis</i> Vahl                                 | H           | HA            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>R. globosa</i> (Kunth) Roem. & Schult.                 | MHS         | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>R. marisculus</i> Nees                                 | H           | HA            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>R. mexicana</i> (Liebm.) Steud.                        | S           | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>R. pilosa</i> (Kunth) Boeck.                           | JMLHS       | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>R. rigosa</i> (Vahl) Gale                              | MaSB        | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>R. tenuis</i> Link                                     | MB          | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>R. velutina</i> (Kunth) Boeck.                         | S           | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Scleria cyperina</i> Kunth                             | JMMaHSB     | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>S. distans</i> Poir.                                   | S           | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| Cyrtaceae   |             |               |          |           |                      |
| <i>Cyrtilla racemiflora</i> L.                            | JMLH        | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| Dennstaedtiaceae  |             |               |          |           |                      |
| <i>Lindsaea stricta</i> (Sw.) Dryand. var. <i>stricta</i> | MaHS        | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Pteridium arachnoideum</i> (Kaulf.) Maxon              | JMLMaB      | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |

## Anexo 1. Continuación.

| Familia<br>Especie   | Comunidades | Forma de vida | Sustrato | Endemismo   | Tipo de<br>nutrición |
|--|-------------|---------------|----------|-------------|----------------------|
| <b>Droseraceae</b>   |             |               |          |             |                      |
| <i>Drosera arenicola</i> Steyer.   | H           | HP            | Íd.      | Endémica    | Insectívora          |
| <i>D. felix</i> Steyer. & L.B. Sm.   | JMLHS       | HP            | Íd.      | Endémica    | Íd.                  |
| <i>D. rotundifolia</i> (Klotzsch ex Diels) Maguire & J.R. Laundon  | JH          | HP            | Íd.      | No endémica | Íd.                  |
| <b>Ericaceae</b>   |             |               |          |             |                      |
| <i>Bejaria sprucei</i> Meisn.  | JMLMa       | S             | Íd.      | Íd.         | Autótrofa            |
| <i>Notopora schomburgkii</i> Hook f.   | JML         | S             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Orthaea merumensis</i> Maguire, Steyer. & Luteyn  | M           | S             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Vaccinium euryanthum</i> A.C. Sm.   | JML         | S             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>V. puberulum</i> Klotzsch ex Meisn. var. <i>subcrenulatum</i> (Klotzsch ex Meisn.)<br>Maguire, Steyer. & Luteyn | JL          | S             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>V. puberulum</i> Klotzsch ex Meisn. <i>sensu lato</i>   | ML          | S             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <b>Eriocaulaceae</b>   |             |               |          |             |                      |
| <i>Leiothrix flavescens</i> (Bong.) Ruhland var. <i>flavescens</i>   | H           | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Paepalanthus dichotomus</i> Klotzsch var. <i>dichotomus</i>   | MLH         | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Syngonanthus gracilis</i> (Bong.) Ruhland   | J           | HA            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>S. longipes</i> Gleason   | H           | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>S. pakaraimensis</i> Moldenke var. <i>pakaraimensis</i>   | JML         | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>S. xeranthemoides</i> (Bong.) Ruhland   | JMLH        | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>S. aff. simplex</i> (Miq.) Ruhland  | H           | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |

## Anexo 1. Continuación.

| Familia<br>Especie   | Comunidades | Forma de vida | Sustrato | Endemismo | Tipo de<br>nutrición |
|--|-------------|---------------|----------|-----------|----------------------|
| Erythroxylaceae  |             |               |          |           |                      |
| <i>Erythroxylum citrifolium</i> A. St.-Hil.                        | Ma          | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| Euphorbiaceae  |             |               |          |           |                      |
| <i>Chaetocarpus schomburgkianus</i> (Kuntze) Pax & K. Hoffm.       | MR          | A             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Phyllanthus majus</i> Steyer.                                   | JH          | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>P. stipulatus</i> (Raf.) G.L. Webster                           | MaB         | HA            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| Euphroniaceae  |             |               |          |           |                      |
| <i>Euphronia guianensis</i> (R.H. Schomb.) Hallier f.              | JML         | A             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| Fabaceae   |             |               |          |           |                      |
| <i>Dalbergia monetaria</i> L. f.                                   | Ma          | A             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Taralea cordata</i> Ducke var. <i>rigida</i> (Schery) H.C. Lima | ML          | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| Gentianaceae   |             |               |          |           |                      |
| <i>Chelonanthus angustifolius</i> (Kunth) Gilg.                    | MLHS        | HA            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>C. purpurascens</i> (Aubl.) L. Struwe, S. Nilsson & V.A. Albert | MMaS        | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Coutoubea reflexa</i> Benth.                                    | MHS         | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Curtia tenuifolia</i> (Aubl.) Knobl.                            | LMaHS       | HA            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Iribachia nemorosa</i> (Willd. ex Roem. & Schult.) Merr.        | JMH         | HA            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Tetrapollinia caerulea</i> (Aubl.) Maguire & B.M. Boom          | MLH         | HA            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| Gleicheniaceae   |             |               |          |           |                      |
| <i>Dicranopteris flexuosa</i> (Schrad.) Underw.                    | MMaS        | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |



Anexo 1. Continuación.

| Familia<br>Especie                                      | Comunidades | Forma de vida | Sustrato  | Endemismo   | Tipo de<br>nutrición |
|---|-------------|---------------|-----------|-------------|----------------------|
| Gnetaceae   |             |               |           |             |                      |
| <i>Gnetum camporum</i> (Markgr.) D.W. Stev. & T. Zanoni | M           | T             | Íd.       | Endémica    | Íd.                  |
| Humiriaceae   |             |               |           |             |                      |
| <i>Humiria balsamifera</i> Aubl.                        | JMLH        | S             | Íd.       | No endémica | Íd.                  |
| <i>Yantanea minor</i> Benth.                            | L           | S             | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |
| Hymenophyllaceae  |             |               |           |             |                      |
| <i>Trichomanes cellulosum</i> Klotzsch                  | S           | HP            | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |
| Iridaceae   |             |               |           |             |                      |
| <i>Sisyrinchium vaginatum</i> Spreng.                   | Ma          | HA            | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Trimezia fosteriana</i> Steyer.                      | JH          | HP            | Íd.       | Endémica    | Íd.                  |
| Ixonanthaceae   |             |               |           |             |                      |
| <i>Ochthocosmus attenuatus</i> Steyer. & Luteyn         | M           | Ar            | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |
| <i>O. longipedicellatus</i> Steyer. & Luteyn            | MLH         | S             | Íd.       | No endémica | Íd.                  |
| <i>O. roraimae</i> Benth. var. <i>roraimae</i>          | L           | S             | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |
| Lamiaceae   |             |               |           |             |                      |
| <i>Hyptis laticola</i> Epling                           | Ma          | HP            | Íd.       | Íd.         |                      |
| <i>H. suaveolens</i> (L.) Poit.                         | B           | HA            | Íd.       | Íd.         |                      |
| Lauraceae   |             |               |           |             |                      |
| <i>Cassytha filiformis</i> L.                           | MLH         | HP            | Epífito   | Íd.         | Parásita             |
| <i>Ocotea dhuidensis</i> Moldenke                       | J           | Ar            | Terrestre | Endémica    | Autótrofa            |

## Anexo 1. Continuación.

| Familia<br>Especie  | Comunidades | Forma de vida | Sustrato  | Endemismo   | Tipo de<br>nutrición |
|---|-------------|---------------|-----------|-------------|----------------------|
| Lentibulariaceae  |             |               |           |             |                      |
| <i>Gentlisea filiformis</i> A. St.-Hil.                       | M           | HP            | Terrestre | No endémica | Insectívora          |
| <i>G. repens</i> Benj.  | H           | HA            | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Utricularia amethystina</i> Salzm. ex A. St.-Hil. & Girard | S           | HA            | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |
| <i>U. hispida</i> Lam.  | H           | HP            | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |
| <i>U. junccea</i> Vahl  | MLH         | HA            | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |
| <i>U. longeciliata</i> DC.                                    | MLH         | HA            | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |
| <i>U. subulata</i> L.   | ML          | HA            | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |
| <i>U. tenuissima</i> Tutin                                    | L           | HA            | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |
| Loganiaceae   |             |               |           |             |                      |
| <i>Bonyunia minor</i> N.E. Br.                                | MLS         | S             | Íd.       | Íd.         | Autótrofa            |
| Loranthaceae  |             |               |           |             |                      |
| <i>Phthirusa stelis</i> (L.) Kuijt                            | JMLMa       | HP            | Epífita   | Íd.         | Parásita             |
| <i>Sruthanthus gracilis</i> (Gleason) Steyer. & Maguire       | MMa         | HP            | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |
| <i>S. syringifolius</i> (Mart.) Eichler                       | MMa         | HP            | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Sruthanthus</i> sp.  | L           | HP            | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Tripodanthus acutifolius</i> (Ruiz & Pav.) Tiegh.          | L           | HP            | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |
| Lycopodiaceae   |             |               |           |             |                      |
| <i>Huperzia recurvifolia</i> Rolleri                          | ML          | HP            | Terrestre | Íd.         | Autótrofa            |
| <i>Lycopodiella camporum</i> B.Ollg. & P. G. Windisch         | S           | HP            | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |
| <i>L. cernua</i> (L.) Pic.                                    | MaHSB       | HP            | Íd.       | Íd.         | Íd.                  |

## Anexo 1. Continuación.

| Familia   | Comunidades | Forma de vida | Sustrato | Endemismo | Tipo de nutrición |
|---|-------------|---------------|----------|-----------|-------------------|
| Especie   |             |               |          |           |                   |
| <i>Lycopodium clavatum</i> L.   | HS          | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.               |
| <i>L. reflexum</i> Lam.   | JM          | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.               |
| Malpighiaceae   |             |               |          |           |                   |
| <i>Banisteriopsis martiniana</i> (A. Juss.) Cuatrec. var. <i>martiniana</i> | Ma          | T             | Íd.      | Íd.       | Íd.               |
| <i>B. pulcherrima</i> (Sandwith) B. Gates                                   | Ma          | T             | Íd.      | Íd.       | Íd.               |
| <i>Byrsonima concinna</i> Benth.  | MMa         | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.               |
| <i>B. crassifolia</i> (L.) Kunth  | JMMaS       | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.               |
| <i>B. verbascifolia</i> (L.) DC.  | MSB         | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.               |
| <i>Tetrapterys pusilla</i> Steyerl.   | JLH         | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.               |
| <i>T. rhodopteron</i> Oliv.   | Ma          | T             | Íd.      | Íd.       | Íd.               |
| <i>T. styloptera</i> A. Juss.   | Ma          | T             | Íd.      | Íd.       | Íd.               |
| Malvaceae   |             |               |          |           |                   |
| <i>Sida linifolia</i> Juss. ex Cav.   | B           | HA            | Íd.      | Íd.       | Íd.               |
| Melastomataceae   |             |               |          |           |                   |
| <i>Aciotis acuminifolia</i> (Mart. ex DC.) Triana                           | Ma          | HA            | Íd.      | Íd.       | Íd.               |
| <i>Clidemia capitata</i> Benth.   | JML         | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.               |
| <i>C. capitellata</i> (Bonpl.) D. Don                                       | JMaB        | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.               |
| <i>C. octona</i> (Bonpl.) L.O. Williams subsp. <i>guayanensis</i> Wurdack   | v           | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.               |
| <i>C. pustulata</i> DC.   | MMaS        | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.               |
| <i>C. pycnaster</i> Tutin subsp. <i>pycnaster</i>                           | MLH         | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.               |
| <i>C. sericea</i> D. Don  | MMaSB       | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.               |

## Anexo 1. Continuación.

| Familia<br>Especie   | Comunidades | Forma de vida | Sustrato | Endemismo | Tipo de<br>nutrición |
|--|-------------|---------------|----------|-----------|----------------------|
| <i>Comolia microphylla</i> Benth.                          | JMLMaH      | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Desmoscelis villosa</i> (Aubl.) Naudin                  | S           | HA            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Henriettea granulata</i> O. Berg ex Triana              | Ma          | A             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Macairea lasiophylla</i> (Benth.) Wurdack               | MHS         | HA            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>M. pachyphylla</i> Benth.                               | J           | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>M. parvifolia</i> Benth.                                | JL          | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Marcetia taxifolia</i> (A. St.-Hil.) DC.                | JNLMaHSB    | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Meriania sclerophylla</i> (Naudin) Triana               | JMH         | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>M. urceolata</i> Triana                                 | MH          | A             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Miconia alata</i> (Aubl.) DC.                           | MaSB        | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>M. albicans</i> (Sw.) Triana                            | MaB         | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>M. aplostachya</i> (Bonpl.) DC.                         | Ma          | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>M. ciliata</i> (Rich.) DC.                              | JMLMaH      | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>M. ibaguensis</i> (Bonpl.) Triana                       | Ma          | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>M. phaeophylla</i> Triana                               | JMMa        | A             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>M. rubiginosa</i> (Bonpl.) DC.                          | MMa         | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>M. rufescens</i> (Aubl.) DC.                            | MaSB        | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>M. stenostachya</i> DC.                                 | MMaB        | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Microlicia benthamiana</i> Triana & Cogn.               | JLH         | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Siphanthera cordifolia</i> (Benth.) Gleason             | JMLMaHSB    | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Tibouchina fraterna</i> N.E. Br. subsp. <i>fraterna</i> | JMLH        | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |

## Anexo 1. Continuación.

| Familia<br>Especie  | Comunidades | Forma de vida | Sustrato | Endemismo   | Tipo de<br>nutrición |
|---|-------------|---------------|----------|-------------|----------------------|
| <i>Tococa guianensis</i> Aubl.  | JMMa        | S             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>T. nitens</i> (Benth.) Triana  | JMLH        | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| Mimosaceae  |             |               |          |             |                      |
| <i>Abarema ferruginea</i> (Benth.) Pittier  | M           | A             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>A. jupunba</i> (Willd.) Britton & Killip var. <i>trapezifolia</i> (Vahl) Barneby & J.W. Grimes | Ma          | A             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Calliandra pakaraimensis</i> R.S. Cowan  | L           | S             | Íd.      | Endémica    | Íd.                  |
| <i>Mimosa pudica</i> L. var. <i>tetrandra</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) DC.                      | B           | HA            | Íd.      | No endémica | Íd.                  |
| Myrsinaceae   |             |               |          |             |                      |
| <i>Cybianthus crotonoides</i> (R.M. Schomb. ex Mez) G. Agostini                                   | S           | S             | Íd.      | Endémica    | Íd.                  |
| <i>C. duidae</i> (Gleason & Moldenke) G. Agostini   | ML          | S             | Íd.      | No endémica | Íd.                  |
| <i>C. quelchii</i> (N.E. Br.) G. Agostini   | J           | S             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult. subsp. <i>coriacea</i>                    | JMa         | A             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| Myrtaceae   |             |               |          |             |                      |
| <i>Calycolpus goetheanus</i> (DC.) O. Berg  | Ma          | A             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Eugenia protenta</i> McVaugh   | Ma          | S             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>E. puniceifolia</i> (Kunth) DC.  | Ma          | S             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Myrcia albidotomentosa</i> (Amshoff) McVaugh   | JML         | S             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>M. magnoliifolia</i> DC.   | Ma          | A             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>M. sylvatica</i> (G. Mey.) DC.   | MLMa        | S             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Psidium guineense</i> Sw.  | MaB         | A             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |

## Anexo 1. Continuación.

| Familia<br>Especie   | Comunidades | Forma de vida | Sustrato | Endemismo | Tipo de<br>nutrición |
|--|-------------|---------------|----------|-----------|----------------------|
| <i>P. lariooteteanum</i> Cambess.                              | S           | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| NARTHECIACEAE  |             |               |          |           |                      |
| <i>Nietneria paniculata</i> Steyerl.                           | LH          | HP            | Íd.      | Íd.       |                      |
| Ochnaceae  |             |               |          |           |                      |
| <i>Ouratea articulata</i> Sastre                               | JML         | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Poecilandra pumila</i> Steyerl.                             | LH          | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>P. retusa</i> Tul.  | JML         | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Sauvagesia amoena</i> Ule                                   | S           | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>S. angustifolia</i> Ule                                     | JL          | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>S. erecta</i> L. subsp. <i>erecta</i> var. <i>erecta</i>    | MaB         | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>S. fruticosa</i> Mart. & Zucc.                              | JM          | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>S. guianensis</i> (Eichler) Sastre subsp. <i>guianensis</i> | H           | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>S. rubiginosa</i> A. St.-Hil.                               | L           | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| Onagraceae   |             |               |          |           |                      |
| <i>Ludwigia erecta</i> (L.) Hara                               | Ma          | HA            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>L. octovalvis</i> (Jacq.) Raven                             | Ma          | HA            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| Orchidaceae  |             |               |          |           |                      |
| <i>Catasetum discolor</i> (Lindl.) Lindl.                      | JMLH        | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Cleistes moritzii</i> (Rchb. f.) Garay & Dunst.             | MLMa        | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>C. rosea</i> Lindl.   | MLHS        | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>C. triflora</i> (C. Schweinf.) Carnevali & I. Ramírez       | J           | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |

## Anexo 1. Continuación.

| Familia<br>Especie   | Comunidades | Forma de vida | Sustrato | Endemismo   | Tipo de<br>nutrición |
|--|-------------|---------------|----------|-------------|----------------------|
| <i>C. unifoliata</i> (C. Schweinf.) Carnevali & Ramírez                      | H           | HP            | Íd.      | Endémica    | Íd.                  |
| <i>Cyrtopodium parviflorum</i> Lindl.  | S           | HP            | Íd.      | No endémica | Íd.                  |
| <i>Echinosepala arenicola</i> (Carnevali & I. Ramírez) Carnevali & G. Romero | J           | HP            | Íd.      | Endémica    | Íd.                  |
| <i>Epidendrum dendrobioides</i> Thunb.                                       | H           | HP            | Íd.      | No endémica | Íd.                  |
| <i>E. ibaguense</i> Kunth  | JMMaHS      | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>E. orchidiflorum</i> Salzm. ex Lindl.                                     | JML         | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>E. secundum</i> Jacq.   | JMLHSB      | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>E. tumuc-humactense</i> (Veyret) Carnevali & G.A. Romero                  | JMLH        | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>E. duckei</i> Huber   | JML         | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>E. subrepens</i> Hoehne   | H           | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Eriopsis biloba</i> Lindl.  | JMLH        | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Habenaria mesodactyla</i> Griseb.   | MLMaHS      | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>H. schomburgkii</i> Lindl.  | MHS         | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Koellensteinia tricolor</i> (Lindl.) Rehb. f.                             | JH          | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Maxillaria auyantepeuiensis</i> Foldats                                   | J           | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Scaphyglottis bidentata</i> (Lindl.) Dressler                             | ML          | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Sobralia elisabethae</i> R.H. Schomb.                                     | JML         | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| Passifloraceae   |             |               |          |             |                      |
| <i>Passiflora auriculata</i> Kunth   | JMaB        | T             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>P. misera</i> Kunth   | Ma          | T             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>P. sclerophylla</i> Harms   | JMH         | T             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |

## Anexo 1. Continuación.

| Familia<br>Especie  | Comunidades | Forma de vida | Sustrato | Endemismo   | Tipo de<br>nutrición |
|---|-------------|---------------|----------|-------------|----------------------|
| Poaceae   |             |               |          |             |                      |
| <i>Andropogon bicornis</i> L.                                   | MaB         | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>A. selloanus</i> (Hack.) Hack.                               | S           | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Aristida recurvata</i> Kunth                                 | HSB         | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>A. torta</i> (Nees) Kunth                                    | MaS         | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Axonopus anceps</i> (Mez) Hitchc.                            | JMLMaHSB    | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>A. canescens</i> (Nees ex Trin.) Pilg.                       | MaS         | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>A. fissifolius</i> (Raddi) Kuhlms.                           | S           | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>A. flabelliformis</i> Swallen                                | MLRHS       | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Axonopus</i> sp. C (Flora of the Venezuelan Guayana, Vol. 8) | S           | HP            | Íd.      | Endémica    | Íd.                  |
| <i>Dichanthelium sphaerocarpon</i> (Elliot) Gould               | J           | HP            | Íd.      | No endémica | Íd.                  |
| <i>Echinoalaena inflexa</i> (Poir.) Chase                       | JMLMaHSB    | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Mesosetum rotboelliioides</i> (Kunth) Hitchc.                | HS          | HA            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Panicum chnoodes</i> Trin.                                   | L           | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>P. cyanescens</i> Nees ex Trin.                              | MMaHSB      | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>P. micranthum</i> Kunth                                      | MaS         | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>P. nervosum</i> Lam.   | JS          | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>P. pilosum</i> Sw.   | Ma          | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>P. rudgei</i> Roem & Schult.                                 | MaB         | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>P. stenodes</i> Griseb.                                      | S           | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Paspalum lanciflorum</i> Trin.                               | MHSB        | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |



## Anexo 1. Continuación.

| Familia<br>Especie   | Comunidades | Forma de vida | Sustrato | Endemismo | Tipo de<br>nutrición |
|--|-------------|---------------|----------|-----------|----------------------|
| <i>P. stellatum</i> Humb. & Bonpl. ex Flügge                   | J           | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Raddiella esenbeckii</i> (Steud.) C.E. Calderón & Soderstr. | MaS         | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Schizachyrium sanguineum</i> (Retz.) Alston                 | HSB         | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>S. tenerum</i> Nees   | S           | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Sporobolus cubensis</i> Hitchc.                             | MaS         | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Thrasya trinitensis</i> Mez                                 | S           | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Trachypogon spicatus</i> (L. f.) Kuntze                     | JMLMaHSB    | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Urochloa decumbens</i> (Stapf) R.D. Webster                 | MaB         | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| Polygalaceae   |             |               |          |           |                      |
| <i>Polygala adenophora</i> DC.                                 | S           | HA            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>P. appressa</i> Benth.                                      | MLMaHS      | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>P. glochidiata</i> Kunth var. <i>glochidiata</i>            | MaHS        | HA            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>P. hygrophila</i> Kunth                                     | S           | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>P. longicaulis</i> Kunth                                    | MMaHS       | HA            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>P. paniculata</i> L.  | SB          | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>P. timoutou</i> Aubl.                                       | MaS         | HA            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>P. violacea</i> Aubl.                                       | Ma          | HP            | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| <i>Securidaca paniculata</i> Rich.                             | Ma          | T             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |
| Polygonaceae   |             |               |          |           |                      |
| <i>Coccoloba schomburgkii</i> Meisn.                           | JMLH        | S             | Íd.      | Íd.       | Íd.                  |

## Anexo 1. Continuación.

| Familia<br>Especie   | Comunidades | Forma de vida | Sustrato | Endemismo   | Tipo de<br>nutrición |
|--|-------------|---------------|----------|-------------|----------------------|
| Polypodiaceae  |             |               |          |             |                      |
| <i>Microgramma lycopodioides</i> (L.) Copel.                                   | Ma          | T             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| Proteaceae   |             |               |          |             |                      |
| <i>Panopsis sessilifolia</i> Rich.   | Ma          | A             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Roupala miniina</i> Steyer.   | S           | HP            | Íd.      | Endémica    | Íd.                  |
| <i>R. montana</i> Aubl.  | M           | A             | Íd.      | No endémica | Íd.                  |
| Rapateaceae  |             |               |          |             |                      |
| <i>Saxofridericia regalis</i> R.H. Schomb.                                     | J           | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Sieglepis angustata</i> Gleason   | JMLH        | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>S. ptaritepuensis</i> Steyer.   | JLH         | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| Rubiaceae  |             |               |          |             |                      |
| <i>Borreria capitata</i> (Ruiz & Pav.) DC. var. <i>tenella</i> (Kunth) Steyer. | JMaS        | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>B. latifolia</i> (Aubl.) K. Schum.  | Ma          | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>B. verticillata</i> (L.) G. Mey.  | B           | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Chalephophyllum guianense</i> Hook. f.                                      | JMLH        | S             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Coccocypselum hirsutum</i> Bartl. ex DC.                                    | Ma          | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Declieuxia fruticosa</i> (Willd. ex Roem. & Schult.) Kuntze                 | JMMaSB      | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Pagamea capitata</i> Benth. subsp. <i>capitata</i>                          | ML          | S             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Pagameopsis garryoides</i> (Standl.) Steyer.                                | J           | HP            | Íd.      | Endémica    | Íd.                  |
| <i>Palicourea crocea</i> (Sw.) Roem. & Schult.                                 | Ma          | S             | Íd.      | No endémica | Íd.                  |
| <i>Perama dichotoma</i> Poepp. var. <i>dichotoma</i>                           | LH          | HA            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |

## Anexo 1. Continuación.

| Familia<br>Especie   | Comunidades | Forma de vida | Sustrato | Endemismo   | Tipo de<br>nutrición |
|--|-------------|---------------|----------|-------------|----------------------|
| <i>P. galioides</i> (Kunth) Poir.  | JMLMaHSB    | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Psychotria hoffmannseggiana</i> (Willd. ex Roem. & Schult.) Müll. Arg.                | Ma          | S             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>P. polycephala</i> Benth.   | MLMa        | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Remijia densiflora</i> Benth. subsp. <i>stenopetala</i> (Standl. & Steyerf.) Steyerf. | JL          | S             | Íd.      | Endémica    | Íd.                  |
| <i>Sabicea velutina</i> Benth. var. <i>velutina</i>                                      | MMaS        | T             | Íd.      | No endémica | Íd.                  |
| <i>Sipanea galioides</i> Wernham   | JMLMaHS     | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| Santalaceae  |             |               |          |             |                      |
| <i>Thesium tepuiense</i> Steyerf.  | H           | HP            | Íd.      | Íd.         | Parásita             |
| Sapotaceae   |             |               |          |             |                      |
| <i>Etiaecoloma schomburgkiana</i> (Miq.) Baill.  | ML          | S             | Íd.      | Íd.         | Autótrofa            |
| Sapindaceae  |             |               |          |             |                      |
| <i>Matayba opaca</i> Radlk.  | JL          | A             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| Sarraceniaceae   |             |               |          |             |                      |
| <i>Heliamphora heterodoxa</i> Steyerf. var. <i>heterodoxa</i>                            | J           | HP            | Íd.      | Íd.         | Insectívora          |
| Schizaceae   |             |               |          |             |                      |
| <i>Actinostachys pennula</i> (Sw.) Hook.   | ML          | HP            | Íd.      | Íd.         | Autótrofa            |
| Scrophulariaceae   |             |               |          |             |                      |
| <i>Buchnera palustris</i> (Aubl.) Spreng.  | MLMaHS      | HA            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Scoparia dulcis</i> L.  | Ma          | HA            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| Smilacaceae  |             |               |          |             |                      |
| <i>Smilax pittieriana</i> Steyerf.   | M           | T             | Íd.      | Endémica    | Íd.                  |

## Anexo 1. Continuación.

| Familia<br>Especie   | Comunidades | Forma de vida | Sustrato | Endemismo   | Tipo de<br>nutrición |
|--|-------------|---------------|----------|-------------|----------------------|
| Solanaceae   |             |               |          |             |                      |
| <i>Melananthus ulei</i> Carvalho                           | M           | HP            | Íd.      | No endémica | Íd.                  |
| <i>Solanum campaniforme</i> Roem. & Schult.                | MaS         | S             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>S. stramonifolium</i> Jacq.                             | MaB         | HA            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Solanum</i> (sec. Maurella) sp.                         | Ma          | HA            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| Sterculiaceae  |             |               |          |             |                      |
| <i>Waltheria indica</i> L.                                 | B           | HA            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| Styracaceae  |             |               |          |             |                      |
| <i>Syrax wurdackiorum</i> Steyerl.                         | JM          | S             | Íd.      | Endémica    | Íd.                  |
| Temstroemiaceae  |             |               |          |             |                      |
| <i>Temstroemia crassifolia</i> Benth.                      | JML         | S             | Íd.      | No endémica | Íd.                  |
| <i>T. pungens</i> Gleason                                  | JML         | S             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>T. retusifolia</i> Kobuski                              | ML          | S             | Íd.      | Endémica    | Íd.                  |
| Velloziaceae   |             |               |          |             |                      |
| <i>Vellozia tubiflora</i> (A. Rich.) Kunth                 | LS          | HP            | Íd.      | No endémica | Íd.                  |
| Verbenaceae  |             |               |          |             |                      |
| <i>Aegiphila integrifolia</i> (Jacq.) Jacq. ex B.D. Jacks. | Ma          | S             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Lantana camara</i> L.                                   | B           | S             | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| <i>Stachytarpheta sprucei</i> Moldenke                     | B           | HP            | Íd.      | Íd.         | Íd.                  |
| Viscaceae  |             |               |          |             |                      |
| <i>Dendrophthora elliptica</i> (Gardner) Krug & Urb.       | MMa         | HP            | Epífito  | Íd.         | Parásita             |

## Anexo 1. Continuación.

| Familia   | Comunidades | Forma de vida | Sustrato  | Endemismo | Tipo de nutrición |
|---|-------------|---------------|-----------|-----------|-------------------|
| Especie   |             |               |           |           |                   |
| <i>Phoradendron crassifolium</i> (Pohl ex DC.) Eichler                  | M           | HP            | Epífito   | Íd.       | Parásita          |
| <i>P. piperoides</i> (Kunth) Trel.                                      | Ma          | HP            | Íd.       | Íd.       | Íd.               |
| <i>P. semivenosum</i> Rizzini var. <i>semivenosum</i>                   | M           | HP            | Íd.       | Íd.       | Íd.               |
| <i>P. strongyloclados</i> Eichler                                       | Ma          | HP            | Íd.       | Íd.       | Íd.               |
| Xyridaceae  |             |               |           |           |                   |
| <i>Abolboda acaulis</i> Maguire var. <i>acaulis</i>                     | JMLH        | HP            | Terrestre | Íd.       | Autótrofa         |
| <i>A. macrostachya</i> Spruce ex Malme var. <i>robustior</i> Steyererm. | JH          | HP            | Íd.       | Íd.       | Íd.               |
| <i>Orectanthe sceptrum</i> (Oliv. ex Thum) Maguire                      | H           | HP            | Íd.       | Íd.       | Íd.               |
| <i>Xyris bicephala</i> Gleason  | JH          | HP            | Íd.       | Íd.       | Íd.               |
| <i>X. fallax</i> Malme  | H           | HP            | Íd.       | Íd.       | Íd.               |
| <i>X. guianensis</i> Steud.   | LH          | HA            | Íd.       | Íd.       | Íd.               |
| <i>X. hymenachne</i> Mart.  | L           | HP            | Íd.       | Íd.       | Íd.               |
| <i>X. involucrata</i> Nees  | JLH         | HP            | Íd.       | Íd.       | Íd.               |
| <i>X. roraimae</i> Malme  | H           | HP            | Íd.       | Íd.       | Íd.               |
| <i>X. setigera</i> Oliv. ex Thum  | JMLHS       | HP            | Íd.       | Íd.       | Íd.               |
| <i>X. seubertii</i> Nilsson   | ML          | HP            | Íd.       | Íd.       | Íd.               |
| <i>X. surinamensis</i> Spreng.  | L           | HP            | Íd.       | Íd.       | Íd.               |
| <i>X. tenella</i> Kunth   | L           | HA            | Íd.       | Íd.       | Íd.               |
| <i>X. uleana</i> Malme var. <i>uleana</i>                               | LH          | HA            | Íd.       | Íd.       | Íd.               |

J = Jardín, M = Mareman, L = Liworiwo, Ma = Matorral, H = Herbazal, S = Sabana, B = Barbecho  
 HA = hierba anual, HP = hierba perenne, S = arbusto, A = árbol, T = trepadora