

DIVERSIDAD DE GRUPOS FUNCIONALES DE PLANTAS DEL DOSEL DE UN BOSQUE HÚMEDO TROPICAL DEL ALTO ORINOCO, ESTADO AMAZONAS, VENEZUELA

PLANT FUNCTIONAL GROUP DIVERSITY ON A CANOPY OF A TROPICAL HUMID FOREST OF THE UPPER ORINOCO, AMAZONAS STATE, VENEZUELA

José Ibrahim Hernández-Rosas

*Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela,
Apartado Postal 21201, Caracas, Venezuela.
E-mail: epifitajh@usa.net*

RESUMEN

En las cercanías del caño Surumoni, alto Orinoco, 3°10'24" Latitud Norte y 65°40'30" Longitud Oeste, dentro de la Reserva de Biosfera Casiquiare-Alto Orinoco, fue seleccionada un área experimental para los estudios de Ecología del Dosel de un Bosque Amazónico, donde fue instalada por convenios internacionales (Austria - Venezuela), una grúa de construcción que permite el acceso directo al dosel de un área de 1,5 ha de bosque. El presente es un estudio de la florula de las comunidades de plantas del dosel en relación con los requerimientos de las especies involucradas, así como las estrategias utilizadas en su espacio ecológico. El dosel se encuentra ocupado por diversos "grupos funcionales" con relaciones aparentemente directas con el aclaramiento temporal del bosque. En el estrato emergente del bosque existe una ausencia total de los epífitos vasculares. La mayor concentración de plantas epífitas vasculares está relacionada con el forofito *Eschweilera* sp. (Lecythidaceae). Las epífitas vasculares se presentan con dos patrones de distribución como grupos funcionales: a. Aquellas que se encuentran principalmente como individuos o colonias en árboles pertenecientes al estrato superior, con perímetro a la altura del pecho mayor a 80 cm. En estos se han cuantificado 32 especies de epífitas vasculares de las familias: Orquidaceae, Bromeliaceae, Piperaceae, Araceae, Gesneriaceae, Aspleniaceae, Vittariaceae, Polypodiaceae, Hymenophyllaceae. b. Las que se encuentran en árboles del estrato superior, medio o inferior, cuyos perímetros a la altura del pecho sean menores a 30 cm. En estos las plantas epífitas vasculares se encuentran relacionadas con especies de hormigas conformando los nidos o jardines de hormigas. La mayor abundancia de los jardines se observa hacia el extremo noreste del área de trabajo, a menos de 20 m. de altura del suelo.

Palabras clave: Epífitas vasculares, diversidad, dosel, bosque húmedo, Amazonas.

ABSTRACT

Under international agreements (Austria-Venezuela), a construction crane was installed for Canopy Ecology studies in an experimental area selected near the Surumoni stream, Upper Orinoco, 3°10'24" N, 65°40'30" W, in the Casiquiare-Upper Orinoco Biosphere Reserve. The crane allows direct access to the canopy in a 1.5 ha area of forest. Floristic composition of the canopy plant communities was studied in connection with species requirements, as well as their strategies used in its ecological space. Various "functional groups" were found in the canopy with apparently direct relationship to the temporary clearings of the forest. Vascular epiphytes were completely absent in the emergent stratum of the forest. The largest concentration of vascular epiphytes was related to the phorophyte *Eschweilera* sp. (Lecythidaceae). Vascular epiphytes presented two distribution patterns as functional groups: a. Mainly individuals or colonies found in the superior stratum, on trees with perimeter greater than 80 cm at 1.5 m above the ground. In this group, 32 species of vascular epiphytes were listed of the families: Orquidaceae, Bromeliaceae, Piperaceae, Araceae, Gesneriaceae, Aspleniaceae, Vittariaceae, Polypodiaceae, and Hymenophyllaceae. b. Individuals found in the superior, middle or inferior strata on trees with perimeters smaller to 30 cm at 1.5 m above the ground. In this group, the vascular epiphytes are related to mutualistic ant species giving rise to nests or ant gardens. The highest abundance of ant gardens was observed in the northeast sector of the crane area, less than 20 m above the forest floor.

Key Words: Vascular epiphytes, diversity, canopy, humid forest, Amazonas.

INTRODUCCIÓN

En la explotación de los recursos naturales de la Amazonia, las áreas de bosques son sometidas generalmente a una fuerte actividad antrópica sin tomar en cuenta la vulnerabilidad de la biodiversidad que progresivamente se ha visto disminuida, con las consecuentes respuestas estructurales y funcionales de estos sistemas forestales.

Si consideramos las comunidades que se desarrollan en el dosel de los bosques, resulta de gran importancia poner en evidencia la vulnerabilidad de este hipervolumen al depender e interactuar con todo el sistema.

Los bosques en general se caracterizan por presentar estructuras arquitectónicas complejas, con la presencia de una gran diversidad de formas de vida y crecimiento, que les confiere una gran variabilidad.

La constancia en un buen suministro de radiación, temperaturas elevadas y constantes, y altas precipitaciones o disponibilidad de agua, determinan muy pocas limitaciones climáticas que favorecen aún más un elevado desarrollo estructural (Jacobs 1988).

Las condiciones de alta humedad durante todo el año y la temperatura promedio entre 15-20 °C dependiendo de la altitud, determinan una alta diversidad y parecen favorecer la ocupación de gran parte del espacio aéreo disponible. Esta situación es especialmente notable por la abundancia de epífitas que crecen en este compartimiento del bosque, estando aún lejos de un conocimiento completo de los mecanismos que permiten a todas las especies epífitas, la densa ocupación de cada espacio en varios estratos del bosque (Erwin 1988).

Entre las epífitas podemos encontrar no vasculares como líquenes, musgos y hepáticas, y vasculares como Pteridophytas (Psilotophyta, Lycopodiophyta, Equisetophyta y Polipodiophyta), Fanerógamas Monocotiledóneas (Bromeliaceae, Orchidaceae y Araceae) y Fanerógamas Dicotiledóneas (Cactaceae, Gesneriaceae, Piperaceae, Rubiaceae, Asclepiadaceae, Ericaceae y Melastomataceae) (Richards 1952). Otras plantas no epífitas del dosel, pueden estar representadas por las familias Clusiaceae, Araceae, Loranthaceae, Viscaceae, entre otras (Lowman y Nadkarni 1995). Tanto la distribución vertical como la horizontal, expresión visible de la organización de las especies en las comunidades, facilita la coexistencia de un alto número de especies y son el producto de la evolución de las comunidades. El origen de esta

distribución no está claro todavía, como tampoco el problema de la evolución de los taxas en tiempos geológicos y en consecuencia, el origen de la diversidad (Golley 1983).

Estudios hechos en varios bosques tropicales parecen indicar que la distribución de las plantas del dosel esta influenciada por varios factores: climáticos, bióticos y referentes al sustrato (Hernández-Rosas 1998).

La distribución de las plantas vasculares a varios niveles dentro del bosque parece ser el resultado de un balance entre los requerimientos de luz y suministro de agua, debido al gradiente vertical de estos elementos dentro del bosque (Medina 1990).

Muchos aspectos de la morfología, fisiología e historia de vida contribuyen a su eficiencia en la recolección y mantenimiento de nutrientes transportados por el aire (Benzing 1989, 1990); además debido a su localización a lo largo de la ruta de los flujos de nutrientes, las epífitas pueden ser los participantes más importantes en el almacenamiento y movimiento de los elementos minerales dentro del ecosistema forestal (Nadkarni 1984). La dispersión de los propágulos por viento, hormigas y aves, así como la propagación vegetativa, pueden jugar un papel importante en la ocupación del dosel dependiendo de la arquitectura del mismo (Madison 1977, Huber 1986, Yeaton y Gladstone 1982, Márquez y Hernández-Rosas 1995).

Según Johansson (1974) y Benzing (1990), puede existir especificidad del epífito por un determinado portador, determinado por algunas características del forofito (hábito de crecimiento y edad) y de la corteza del mismo (estructura, relieve, porosidad y la composición química). También los exudados de la corteza y las características del sustrato formado por el depósito de humus y la capa de epífitas no vasculares, parecen influir en la distribución de las epífitas vasculares.

El presente es un estudio de la flórula de plantas vasculares del dosel en relación a los requerimientos ecológicos de las especies involucradas, poniendo especial atención a las estrategias utilizadas como grupos funcionales en su espacio ecológico.

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio del presente trabajo se encuentra ubicada dentro de la Reserva de Biosfera del Alto Orinoco-Casiquiare en las proximidades del caño Surumoni, Venezuela, estado Amazonas cercano a la comunidad indígena La Esmeralda,

capital del Municipio Alto Orinoco, sus coordenadas cartográficas son: 3° 10' 24" latitud Norte, 65° 40' 30" longitud Oeste, a una altura de 120 m sobre el nivel del mar (Figura 1).

El macroclima en el área es macrotérmico y ombrófilo, con una temperatura media anual entre 27 y 28 °C aproximadamente, y precipitación total anual entre 2600 y 2800 mm, distribuidos casi uniformemente a lo largo de todo el año (Coomes y Grubb 1996).

Hernández-Rosas (1998) realizó determinaciones con el evaporímetro de Piche (Chang 1977) a lo largo de la parcela experimental, desde el extremo sur cercano al Caño Surumoni hacia el extremo norte, en una transecta de 200 m. Dicho autor observó que la evapotranspiración acumulada tiende a aumentar a medida que transcurre el día, y que dicho incremento es superior en el extremo norte (Duida) del área experimental. Estas diferencias en la evaporación posiblemente están determinadas por las diferencias en la presión de vapor de agua del aire a medida que nos alejamos de la fuente constante de agua como es el caño Surumoni, por lo que podríamos esperar variaciones en la humedad del aire más marcadas en el extremo norte de la parcela de estudio.

La proximidad del caño Surumoni determina que el nivel freático se mantenga a muy poca profundidad (aprox. 100 cm), por lo que en la parcela experimental se podría esperar un aumento gradual en el nivel freático y en la cantidad de agua disponible desde el extremo Norte (Duida) hacia el Sur (Surumoni).

El tipo de vegetación se corresponde con un bosque alto (preponderancia del estrato arbóreo con una altura mayor a los 20 m) y siempre-verde (más del 75% de los árboles conservan el follaje durante el período de "sequía").

Según su posición orográfica se encuentra en tierra baja (altitud menor a 200 msnm), inundable estacionalmente, durante la época de máxima precipitación, bordeando el curso del río Surumoni como un bosque ripariano.

La inundación de este bosque durante el período de mayor precipitación aparentemente se debe al represamiento y desborde de las aguas del caño Surumoni, por el incremento del nivel de base del Río Orinoco. Por otro lado, el extremo sur de la parcela se encuentra disectado por cárcavas que funcionan como ejes de drenaje naturales del agua que es colectada por la superficie que ocupa el bosque de la margen este del río.

Estas diferencias en la condición de

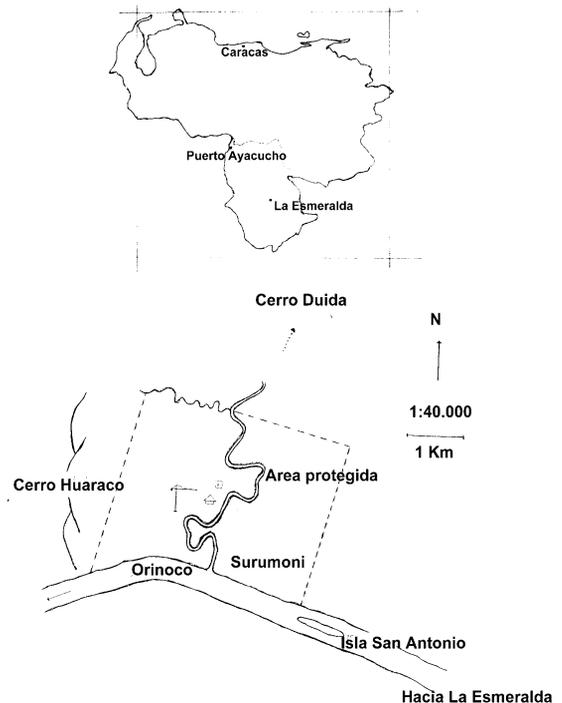


Figura 1. Localización geográfica del área de estudio.

inundación permiten la división de la parcela en dos áreas, denominadas: "inundada" y "tierra firme". El área "inundada" comprende desde los 0 a 40 m en el eje X de la parcela (antes de alcanzar el riel de la grúa), y el área de "tierra firme" entre los 40 y 200 m hacia el norte.

MATERIALES Y MÉTODOS

Acceso al dosel

El establecimiento de grúas de construcción en el bosque como la pieza central en el acceso al dosel permite realizar repetidos muestreos en un espacio tridimensional, con mayor control de las observaciones y experimentación completa en el espacio del dosel del bosque (Parker *et al* 1992). El grado de perturbación a la comunidad del dosel es mínimo o inexistente con este método.

Desde el año 1995 se instaló una grúa de este tipo en Venezuela, Edo. Amazonas, Alto Río Orinoco, cercano a la comunidad de La Esmeralda. Esta es un área de estudio piloto conocida como Proyecto Surumoni, en la cual la Academia de Ciencias de Austria y el Gobierno Nacional y Regional desarrollan un programa de investigación multi-disciplinario.

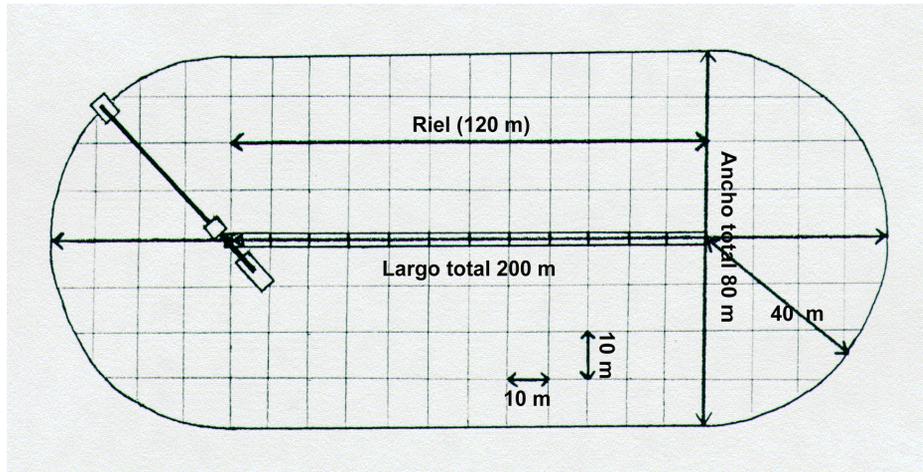


Figura 2. Representación esquemática del área de trabajo de la grúa.

En el presente trabajo se utilizará el área en donde el dosel del bosque es accesible, por las características de la grúa. Las dimensiones de la grúa son: alto máximo: 40,5 m, largo del brazo: 40 m, y largo del riel: 120 m, dando un área de muestreo aproximada de 15.000 m². Dicha área ha sido subdividida en 50 parcelas de 10 x 10 m² (Figura 2).

Inventario florístico

A fin de obtener un inventario de las especies vegetales presentes en el área de estudio, los investigadores de la contraparte nacional involucrados en el Proyecto Surumoni, realizan colecciones botánicas controladas en dicho sector, con su posterior preservación e identificación, según recomendaciones del Herbario Nacional de Venezuela (VEN).

Debido a las restricciones en este trabajo se utilizarán métodos alternos (indirectos) de colección, como el registro de especies con la toma de fotografías, películas de vídeo e imágenes digitales con escáner fotográfico. Estas colecciones de imágenes son contrastadas con los especímenes botánicos colectados por otros investigadores a fin de identificar tanto los individuos epífitos como los portadores.

La identificación del material botánico se realizó utilizando claves taxonómicas, asesoramiento de expertos y comparación directa con los especímenes que se encuentran depositados en los diferentes herbarios del país, tratando de llegar en la identificación hasta el nivel específico, cuando sea posible. En las muestras que solamente presenten caracteres vegetativos la identificación

a nivel de género puede ser la más precisa. En esta identificación se utilizan las referencias para las diferentes familias que se encuentran en la Flora de Venezuela (Foldats 1969, Smith 1971, Steyermark 1984, Toledo 1982, Vareschi 1969) y en la Flora de La Guayana Venezolana (Steyermark et al. 1995).

En el caso de los portadores, solo se consideran aquellos que actúen como soporte real de otros grupos de plantas que se encuentren en el dosel. Estos fueron ubicados en un sistema de coordenadas cartesianas. En este sistema de coordenadas el eje Y lo conforma una transecta de 80 m de longitud cuyo origen es el extremo sureste del área de interés de la grúa. El eje X está representado por una transecta que recorre la máxima longitud del área de estudio y que la divide en dos mitades iguales siguiendo el riel de movimiento de la grúa en dirección sur-norte (Figura 2).

Presencia de plantas del dosel

En algunos casos, la presencia limitada y el gran tamaño de las epífitas hacen posible contarlas como plantas individuales o grupos de plantas. Sin embargo, las plantas simpódicas, con su propagación vegetativa presentan un problema especial. Estas plantas en la mayoría de los casos forman una densa masa de rizomas y tallos mezclados con plantas inmaduras, lo cual hace muy difícil determinar el número de individuos que están presentes.

Sanford (1968) dio una posible solución al problema de la exactitud en la enumeración de individuos epífitos, utilizando el concepto de "stand" en dichos conteos. Un "stand" se refiere a la

Tabla 1. Especies trepadoras y hemi-parásitas sobre árboles representantes del bosque de Surumoni, Edo. Amazonas, Venezuela. *Color desarrollado por la solución del Kauko.

Grupo	Sección (Altura)	Familia	Especie	Color: Metabolismo*
Trepadoras	I/II(0-15 m)	Araceae	<i>Philodendron venezuelense</i>	Amarillo-naranja. C3.
	II(12 m)	Araceae	<i>Philodendron hylaeae</i>	Amarillo.C3.
	II(5 m)	Araceae	<i>Heteropsis spruceana</i>	Amarillo-naranja.C3.
			<i>Rhodospatha venosa</i>	Amarillo-naranja.C3.
	II(12 m)	Dilleniaceae	<i>Dolioscarpus dentatus</i>	Amarillo.C3.
	II(8 m)	Gnetaceae	<i>Gnetum sp.</i>	Amarillo.C3.
	V(25-28 m)	Apocynaceae	<i>Mandevilla sp.</i>	Naranja-rojo.Facult.
	V(25-27 m)	Bignoniaceae	<i>Mansoa verrucifera</i>	Naranja.C3.
	V(26 m)	Caesalpinaceae	<i>Dioclea elliptica</i>	Naranja-rojo.Facult.
	Clusiaceae	No identificada	Rojo.CAM.	
Hemi-parásitas	V(25-29 m)	Loranthaceae	<i>Phthirusa pyrifolia</i>	Rojo-violeta.CAM.
		Viscaceae	<i>Phoradendron crassifolia</i>	Violeta.CAM.

colección de tallos individuales y/o plantas espacialmente separadas de otro grupo de la misma especie por un área del árbol desprovista de individuos u ocupada por otra especie. En el caso de que el área sea ocupada por una mezcla de más de una especie, un "stand" es contado para cada una de las especies presentes. Además se determinan las dimensiones características del "stand", y se cuenta el número de individuos, relacionando luego estas dos variables.

Las trepadoras y hemi-parásitas serán observadas en función de la altura sobre el portador (sección), en donde se encuentra la mayor densidad foliar y órganos reproductivos. Las secciones de los portadores por rango de altura consideradas son: I= 0-5m, II= 5-15m, III= 15-20m, IV=20-25, V= 25-30m.

El levantamiento florístico según el método de transectas de las comunidad de plantas vasculares presente en cada portador (Márquez y Hernández-Rosas 1995) se realizará tomando las siguientes observaciones:

- Nombre y número del forofito ocupado
- Familias y especies de plantas vasculares del dosel presentes
- Número de individuos de cada especie presente
- Cobertura total y relativa de las especies sobre el forofito
- Habito: Herbáceo, leñoso.
- Grupo Funcional (relaciones entre características de las especies de plantas del dosel)
- Tipo Fotosintético, mediante el método del Kauko (Sesták *et al.* 1971).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Sinusias de especies trepadoras y hemi-parásitas

Las especies trepadoras ubicadas a diferentes alturas (secciones), sobre árboles pertenecientes al dosel (según Johansson 1974), se observan en la Tabla 1, así como también se hace referencia a la presencia de especies hemi-parásitas arbustivas (sensu Benzing 1990) de las familias Loranthaceae y Viscaceae, sobre las copas de dichos árboles.

En esta se destaca la presencia de dos grupos principales de trepadoras: unas situadas en las secciones más bajas de los árboles (secciones I y II) y otras ubicadas hacia las partes más externas (sección V).

El primer grupo está constituido por especies tolerantes a la sombra (de hoja ancha y de color verde oscuro), y con baja capacidad trepadora (por ejemplo, *Philodendron hylaeae*, *Philodendron venezuelense*, *Heteropsis spruceana*, *Dolioscarpus dentatus*, *Gnetum sp.*), que necesitan de una conexión muy cercana al suelo para proveerse de los nutrientes necesarios (Putz y Mooney 1991).

El segundo grupo está conformado por especies que necesitan de luz para establecerse, y con rápido poder de ocupación del espacio disponible, formando densas agrupaciones (ejemplos, *Mandevilla sp.*, *Mansoa verrucifera*, entre otras).

Además, los grupos más densos de trepadoras (con mayor número de especies y de individuos por especie) están situados hacia las zonas que presentan claros grandes en el bosque, tal y como lo reporta Kelly (1985).

GRUPOS FUNCIONALES DE PLANTAS DEL DOSEL

Tabla 2. Listado de especies epífitas y hemiepífitas vasculares del bosque de Surumoni, Edo. Amazonas, Venezuela.
*Color desarrollado por la solución del Kauko.

División	Familia	Especie	Hábito - Estrategia	Color: Metabolismo*
Magnoliophyta: (Monocotiledoneas)	Araceae	<i>Anthurium gracile</i>	Epífita - Nido – Velamen	Amarillo-naranja.C3.
		<i>Anthurium trinerve</i>	Epífita - Nido – Velamen	Amarillo-naranja.C3.
		<i>Philodendron fragrantissimum</i>	Hemi-epífita	Amarillo.C3.
		<i>Philodendron melinonii</i>	Hemi-epífita	Amarillo C3
	Bromeliaceae	<i>Aechmea tillandsioides</i>	Epífita - Nido – Tanque	Rojo-violeta.CAM.
		<i>Aechmea setigera</i>	Epífita - Nido – Tanque	Rojo-violeta. CAM.
		<i>Tillandsia paraensis</i>	Epífita - Atmosférica	Violeta. CAM.
	Orchidaceae	<i>Cattleya violacea</i>	Epífita – Pseudobulbo	Rojo.CAM.
		<i>Caularthron bicornutum</i>	Epífita – Pseudobulbo	Rojo.CAM.
		<i>Epidendrum sculptum</i>	Epífita – Pseudobulbo	Rojo.CAM.
		<i>Epidendrum secundum</i>	Epífita – Velamen	Amarillo-naranja.C3.
		<i>Epidendrum sp.</i>	Epífita – Velamen	Naranja.C3.
		<i>Maxillaria discolor</i>	Epífita – Pseudobulbo	Rojo.CAM.
		<i>Maxillaria crassifolia</i>	Epífita – Pseudobulbo	Rojo.CAM.
		<i>Octomeria lancipetala</i>	Epífita – Velamen	Naranja-rojo.CAM.
		<i>Pleurothallis fockei</i>	Epífita – Cesta	Rojo-Violeta.CAM.
		<i>Pleurothallis lanceana</i>	Epífita – Velamen	Rojo.CAM.
		<i>Pleurothallis sp.</i>	Epífita – Cesta	Rojo.CAM.
		<i>Polystachya amazonica</i>	Epífita – Velamen	Amarillo-naranjaC3.
		<i>Trigonidium obtusum</i>	Epífita – Pseudobulbo	Amarillo.C3.
<i>Catasetum discolor</i>		Epífita – Pseudobulbo	Naranja-rojo.Facult.	
<i>Brssavola martiana</i>		Epífita – Pseudobulbo	Nranja-rojo. Facult.	
<i>Plantula no identificada 1</i>		Epífita – Velamen	Naranja.C3.	
<i>Plántula no identificada 2</i>	Epífita – Velamen	Naranja.C3.		
Magnoliophyta (Dicotiledoneas)	Cactaceae	<i>Epiphyllum phyllanthus</i>	Epífita – Cesta	Violeta.CAM.
	Clusiaceae	<i>Clusia rosea</i>	Hemi-epífita	Rojo-violeta.CAM.
	Gesneriaceae	<i>Codonanthe calcarata</i>	Epífita – Nido – Trepadora	Rojo.CAM.
		<i>Codonanthe crassifolia</i>	Epífita – Trepadora	Rojo-violeta.CAM.
Piperaceae	<i>Peperomia rotundifolia</i>	Epífita – Nido – Trepadora	Rojo-violeta.CAM.	
Pteridophyta	Aspleniaceae	<i>Asplenium serratum</i>	Epífita – Cesta	Amarillo.C3.
	Hymenophyllaceae	<i>Trichomanes tuerckheimii</i>	Hemi-epífita	Amarillo.C3.
	Polypodiaceae	<i>Microgramma baldwinii</i>	Epífita – Trepadora	Rojo-violeta.CAM.
		<i>Microgramma megalophylla</i>	Epífita – Trepadora	Amarillo.C3.
		<i>Microgramma tecta</i>	Epífita – Trepadora	Rojo.CAM.
		<i>Polypodium decumanum</i>	Epífita – Cesta	Naranja.C3.
	Vittariaceae	<i>Hecistopteris pumila</i>	Epífita – Cesta	Amarillo.C3.
<i>Vittaria lineata</i>		Epífita - Velamen	Amarillo-naranja.C3.	

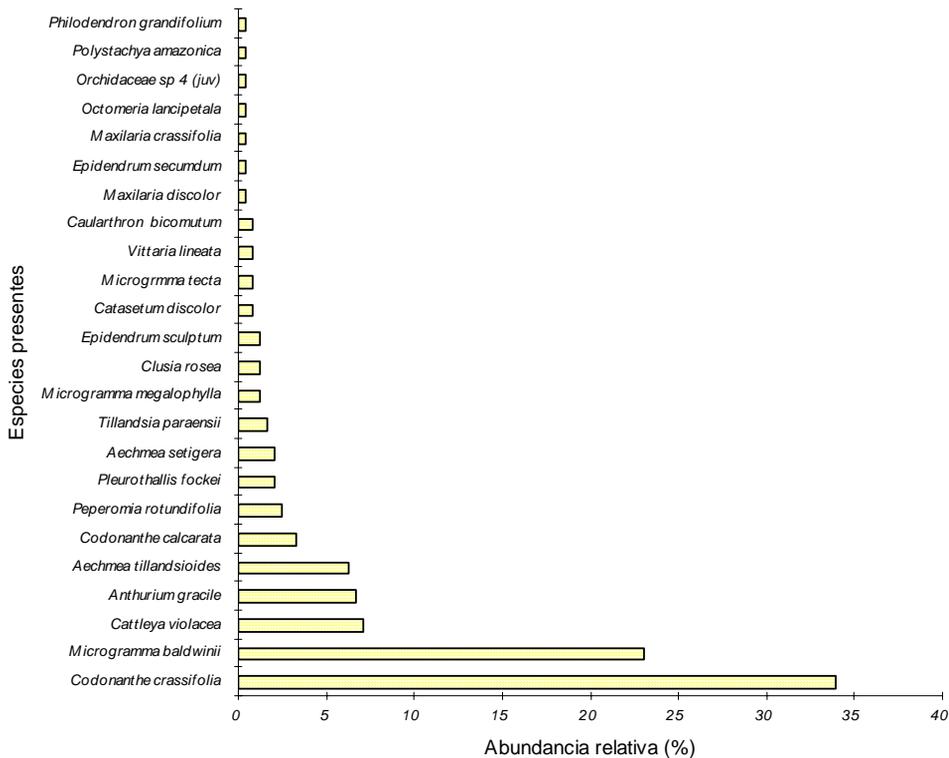


Figura 3. Abundancia relativa de grupos de especies epífitas del dosel del bosque de Surumoni, Venezuela.

Por otra parte, en los estratos medio e inferior del bosque se encuentran la mayoría de las especies trepadoras presentes en el estrato superior, además de algunas nuevas, tales como: *Paullinia cupana* (Sapindaceae), y especies de las familias Guttiferae, Dioscoreaceae, Cucurbitaceae, y helechos trepadores en alturas bajas: *Metaxya rostrata* (Metaxyaceae), entre otros. Estas especies parecen estar más restringidas en cuanto a la altura que pueden alcanzar, llegando a un máximo de 15 m.

Las especies catalogadas como hemi-parásitas son plantas fotosintéticamente activas, MAC, que invaden por medio de raíces haustoriales el xilema del árbol donde se desarrollan, a fin de obtener agua y nutrientes en cantidad suficiente (Barlow 1986). La mayoría de ellas presentan mayores porcentajes de germinación bajo alta relación rojo/rojo lejano, y toleran condiciones de sequía durante su establecimiento (Benzing 1990). Por lo tanto, dichas características se relacionan con la ocupación de las secciones más expuestas de los forofitos (sección V)(Reid *et al.* 1995).

Epífitas y hemiepífitas vasculares

En la Tabla 2 se muestra el listado de especies epífitas vasculares encontradas en el dosel del

bosque de Surumoni, agrupadas por familia. En el estrato superior de la parcela de estudio están representados un total de 243 grupos de individuos epífitos, pertenecientes a 37 especies de epífitas vasculares, agrupadas en por lo menos 25 géneros, representantes de 11 familias.

A diferencia de los resultados de Johansson (1974), Ingram *et al.* (1996) y Freiberg (1996), en los cinco individuos que conforman el estrato emergente del área experimental del bosque de Surumoni, no se encontraron epífitas ni hemi-epífitas expuestas o soportadas por estos portadores. Las familias con mayor número de especies en el estrato superior del bosque están incluidas dentro de las cinco familias de angiospermas más ricas en especies, que se corresponden con: Orchidaceae (17 especies), Bromeliaceae (3 especies), Araceae (4 especies y varias trepadoras), y los helechos (no angiospermas) con 8 especies. Este tipo de composición ha sido observado por varios autores (Johansson 1974, Kress 1989, Benzing 1990, Bogh 1992, Ingram *et al.* 1996).

De las especies de epífitas y hemiepífitas encontradas, menos del 50% aparentemente poseen metabolismo MAC, determinado por la coloración rojo-violeta de la solución de bicarbonato y los

indicadores rojo cresol y azul de timol. En la literatura no existe información acerca de la proporción de las plantas superiores del dosel con metabolismo MAC con relación a las C3 para una comunidad forestal particular. Por lo tanto, resulta muy importante señalar que si consideramos que el bosque del caño Suromoni es un bosque lluvioso tropical de tierras bajas, con una alta variabilidad de la humedad y disponibilidad de agua (Hernández-Rosas 1998), es de esperar que el desarrollo del epifitismo podría ser una respuesta acompañada por la expresión extrema de la conservación del agua, como es el metabolismo MAC (Benzing 1989).

La familia Orchidaceae es aproximadamente seis veces más rica en especies de epífitas en este bosque que la Bromeliaceae, segunda en epífitas. Esta relación es comparable a la encontrada por Ingram *et al.* (1996) en un bosque nublado de Costa Rica. Una característica importante dentro de la familia Orchidaceae es el bajo número de especies del género *Pleurothallis* (3), en comparación con el total de especies de orquídeas (17) a baja altura sobre el nivel del mar. Este hecho ha sido reportado por ter Steege y Cornelissen (1989), Bogh (1992) e Ingram *et al.* (1996) quienes explican que una diferencia encontrada entre la flora epífita neotropical a baja y alta altitud es la preponderancia de especies *Pleurothallidinae* a elevadas altitudes.

Adicionalmente, se obtuvo que el mayor porcentaje de especies epífitas corresponde a plantas Monocotiledóneas (68%), existiendo solamente cuatro especies de Dicotiledóneas: *Codonanthe calcarata*, *Codonanthe crassifolia*, *Peperomia rotundifolia*, y *Clusia rosea*. Dicha distribución ha sido reportada por Johansson, (1974) en Nigeria, Ingram *et al.* (1996) en Costa Rica, y Zapfack *et al.* (1996) en Camerún, entre otros.

La especie *Clusia rosea* es considerada en el trabajo como hemiepífita aunque durante los muestreos realizados no se observó que tuviera conexión alguna con el suelo. Este género ha sido reportado como hemiepífita primaria no estranguladora (*sensu* Benzing 1990).

En cuanto a la abundancia de pteridofitas epífitas, se observó que solamente constituyen un 16% de la flora epífita en el estrato superior del bosque. Sin embargo, el número de representantes aumenta considerablemente en el estrato medio e inferior del bosque, donde se presentan la mayoría de los helechos trepadores y/o epífitos a bajas alturas, pues al parecer este grupo está mejor adaptada a condiciones de sombreado y humedad constantes en el aire (Andrade y Nobel 1997).

Zapfack *et al.* (1996) observaron que el porcentaje de Pteridofitas en relación al total de la flora epífita de otros bosques tropicales (Nigeria y Malasia), alcanzaba valores entre 18 y 27%. Dichos valores son mayores que los obtenidos en el estrato superior del bosque de Surumoni. Sin embargo, si se toman en cuenta las especies de los estratos medio e inferior, dicho porcentaje podría aumentar hasta el 23%.

Excluyendo a la especie *Clusia rosea*, el resto de las dicotiledóneas epífitas y obviamente todas las monocotiledóneas y pteridofitas, son individuos herbáceos. Se ha propuesto que el hábito leñoso no se ve favorecido en bosques donde el suministro hídrico en el aire no sea continuo (Benzing 1990). Tal es el caso del bosque de Surumoni, más aún en el estrato superior del mismo, en donde a lo largo del día pueden haber variaciones del 50% en la humedad relativa del aire durante la época seca. De allí, que todas las especies epífitas vasculares menos una (hemiepífita), posean hábito herbáceo.

La mayor proporción de individuos se concentra en dos especies (*Codonanthe crassifolia* y *Microgramma baldwinii*) (Figura 3). Dichas especies se caracterizan por presentar hábito trepador muy desarrollado (aunque no se observó conexión alguna con el suelo, por ende, son catalogadas como epífitas verdaderas). Esta forma de propagación vegetativa al parecer presenta ventajas para la dispersión de los individuos (Raventos y Silva 1995).

Según la mayoría de los autores, el dosel del bosque tropical lluvioso es un hábitat que presenta para sus especies ocupantes, en especial para las epífitas vasculares, una alta deficiencia de nutrientes esenciales (Benzing 1989; 1990). Siendo este el caso, cabría esperarse que la propagación vegetativa (característica de epífitas trepadoras) sea más ventajosa, y produzca una mayor abundancia de individuos, en comparación con la reproducción sexual (más costosa, y con menor probabilidad de éxito).

Por otro lado, la familia mejor representada en número de especies (Orchidaceae), constituye solamente el 15% del total de individuos epífitos en el estrato arboreo superior, 12% en el estrato medio y 4% en el inferior. En cuanto a su distribución, se observa la dominancia de la especie *Cattleya violacea*, mientras que las demás especies de orquídeas están representadas entre un 0,5 y 2% en el total de individuos epífitos vasculares. En este caso, la reproducción sexual, para la mayoría de las orquídeas involucra una estrategia de polinización específica y costosa (Ackerman 1985 en Goh y Kluge 1989, Murren y Ellison 1996), que confiere

menos ventajas para explotar el dosel por parte de semillas y plántulas, muy sensibles a las deficiencias hídricas de los soportes donde se establecen (Benzing 1990).

La cuarta especie de mayor abundancia relativa, *Anthurium gracile* (Araceae), representa menos de un 10% del total de individuos, pero está relativamente bien representada en el estrato superior, en comparación con las otras epífitas de abundancia menor al 10%. Para esta especie, la mayoría de los individuos se presentan en asociación con hormigas (conformando nidos o jardines de hormigas). Serían estos animales los responsables de conferirle ventajas post-dispersión a las semillas, mejorando posiblemente las condiciones para su crecimiento (Davidson y Epstein 1989, Benzing 1990).

Esta asociación mirmecofílica también se observó en las especies *Aechmea tillandsioides* y *Codonanthe calcarata*, quinta y sexta en abundancia relativa, respectivamente. En general, estas tres especies con asociación mirmecofílica presentan abundancias similares en el estrato superior del bosque. En el estrato medio e inferior del bosque la abundancia relativa de *A. gracile* y *C. calcarata* es mayor de 70%, todas en asociaciones con hormigas.

Las demás especies presentan abundancias menores o iguales al 4%, ya que están restringidas en abundancia por factores como estrategia de dispersión, tolerancia a condiciones microclimáticas extremas (radiación y humedad principalmente), entre otras.

Entre las epífitas representadas en el estrato arbóreo medio del dosel, se observan las mismas especies que en el estrato superior, junto a un conjunto de especies restringidas en su distribución dentro del dosel. Entre estas destacan: *Pleurothallis lanceana*, *Polypodium decumanum* ("rabo de araguato"), *Philodendron melinonii* y *Epiphyllum phyllanthus* (Cactaceae). Se observa una disminución en el número de especies de la familia Orchidaceae, limitándose su establecimiento en este estrato, al parecer por deficiencias en la cantidad y calidad de la radiación incidente.

Cabe destacar, en este estrato, la presencia de una especie de Cactaceae epífita, *Epiphyllum phyllanthus* ("dama de noche"), cuyo intervalo de altura oscila entre los 8 y 20 m, y por lo general se encuentra en zonas no expuestas. El tipo de metabolismo fotosintético representativo de esta especie (MAC) le permitiría la ocupación de zonas más expuestas a la radiación solar y al déficit hídrico

dentro del estrato superior. Sin embargo, esta especie se puede observar ocupando áreas donde las condiciones microclimáticas no son tan drásticas, lo que podría relacionarse con mecanismos de polinización y dispersión de semillas (Andrade y Nobel 1997).

El componente dominante por excelencia (en cuanto a abundancia) de la flora epífita vascular en el estrato medio e inferior del bosque es la especie *Anthurium gracile*, la cual se observa casi siempre en asociación con nidos de hormigas. Dichas asociaciones pueden involucrar la presencia de otras especies epífitas, en la mayoría de los casos, *Codonanthe calcarata* (cuya frecuencia de aparición en nidos en el estrato superior es baja), *Aechmea tillandsioides*, y en menor proporción *Microgramma megalophylla*, *Dicranoglossum furcatum*, *Epiphyllum phyllanthus* y *Peperomia rotundifolia*. En estas asociaciones mirmecofílicas, los géneros de hormigas *Crematogaster* sp. y *Camponotus* sp., entre otros (Cedeño, comunicación personal), están presentes con individuos en diferente estado de desarrollo.

Aparte de la gran variabilidad de estas asociaciones, parece existir una relación de dominancia por parte de las especies de epífitas vasculares, en donde del total de "jardines de hormigas" contados, más del 60%, presentan dos especies: *Anthurium gracile* (Ag) y *Codonanthe calcarata* (Cc), que se encuentran como especies epífitas en 75% de las observaciones (Kleinfeldt 1978).

Aechmea tillandsioides (At) es la otra especie de epífita vascular que se encuentra en asociaciones con hormigas con una importancia relativamente alta (15%). El resto de las especies observadas en estas asociaciones difícilmente alcanzan una importancia relativa del 3%.

Algunas de las especies de plantas vasculares se encuentran estructurando el nido como única especie de planta. Entre ellas *Peperomia rotundifolia* (Pr), solitaria como especie, pero con un gran número de individuos, y en el extremo opuesto *Clusia rosea* aparece en estas asociaciones acompañada de otras tres especies de epífitas vasculares.

En la Figura 4 podemos observar que la especie epífita vascular que presenta la mayor importancia relativa como especie solitaria en las asociaciones es *Anthurium gracile* (Ag), con más del 60%. Este hecho podría deberse a las características de su biología reproductiva, ya que la dispersión de sus semillas es llevada a cabo por

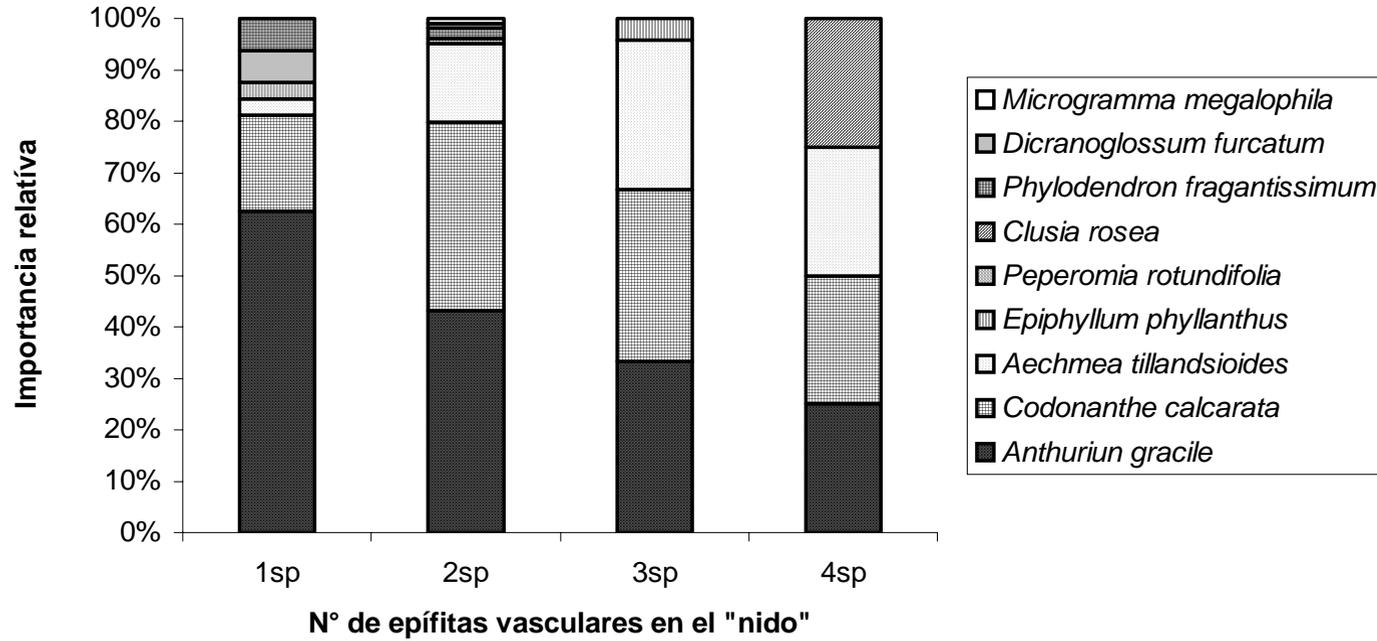


Figura 4. Importancia relativa de las especies de hemi-epífitas y epífitas vasculares según el número de especies que comparten o no el "nido".

aves depredadoras de los atractivos y succulentos frutos que ella posee, lo que permitiría que la especie alcance sitios de anclaje como pionera. Posteriormente las hormigas asociadas construyen el posible "jardín", favoreciendo el establecimiento de otras epífitas vasculares.

Por la importancia que representan las asociaciones mirmecofílicas en estos estratos, es importante señalar para las mismas las posibles variaciones temporales - estacionales dentro del bosque, que se observaron en diferentes períodos de tiempo.

Durante la época de menor precipitación (Diciembre - Enero) se pudo observar el abatimiento de los "jardines" por completo, encontrándoseles en un número no menor de 30 sobre la superficie del suelo. Aquellos que fueron detectados aún sobre los portadores mostraban poca estructuración, sin cartón, con traslado de los huevos y pupas por parte de los adultos de las hormigas y con evidente estrés hídrico de las epífitas vasculares. En los meses de mayor precipitación (Septiembre - Noviembre), se determinó aparentemente una fase de estructuración con la actividad de las hormigas dirigida a la conformación del cartón que recubre los mismos, la presencia de cianobacterias fijadoras de nitrógeno (Mérida, com. personal) y en general un buen estado fisiológico de las epífitas vasculares. Para este momento buena parte de las plantas epífitas vasculares se encuentran en alguna fase reproductiva.

Sobre el mayor número de individuos de los estratos medio e inferior que se observan hacia el extremo norte de la parcela de estudio, existe la mayor densidad de asociaciones de plantas y hormigas ("grupo funcional nidos"), lo que probablemente sea un indicador del aprovechamiento de las condiciones que se generan en este rango de alturas en el dosel, con variaciones estacionales y/o diarias menos extremas que en la superficie del mismo.

El mantenimiento del suministro de buena parte del agua y de los nutrientes para las plantas epífitas vasculares en estas asociaciones, dependerá del sustrato que se conforma a nivel del sistema radical de las mismas, y en cuya formación juegan un papel importante diferentes procesos, que involucran a todos los organismos presentes.

Hernández-Rosas (1998), determinó algunas características composicionales del sustrato que las acompaña, así como también del sustrato edáfico del bosque. La mayor disponibilidad de nutrientes que aparentemente poseen los sustratos en los

jardines - nidos, con relación a la del suelo superficial del bosque, posiblemente es determinada por el alto porcentaje de materia orgánica, que contribuye con buena parte de la Capacidad de Intercambio Catiónico.

Para Nadkarni (1986), la menor densidad de mesofauna en estos sustratos determina tasas de descomposición menores, mientras que Paoletti *et al.* (en Benzing 1990), dicen que las propiedades electronegativas de los suelos orgánicos a pH cercanos a la neutralidad determinan una mayor abundancia de iones poco disponibles.

Esta condición contrastante, que se expresa en cambios a lo largo del año en las condiciones microclimáticas, sugiere que las variaciones que posiblemente presentan los sustratos aéreos (por ende la mayor fertilidad aparente de los mismos), son de mayor magnitud que las del suelo del bosque. Al existir una mayor variabilidad en el contenido de humedad de los sustratos aéreos (Bohlman *et al.* 1995, Coxson y Nadkarni 1995), la movilidad y disponibilidad de los recursos de estos sustratos se verán fuertemente limitados.

Bajo estas condiciones, las plantas vasculares epífitas pueden presentar estrategias alternativas, siempre y cuando se mantengan sobre el portador. Particularmente aquellas plantas en asociaciones mirmecofílicas que aparentemente permanecen sin superficie foliar asimilatoria, pero reteniendo sustrato sin cartón con sus raíces hasta un nuevo período de menor evapotranspiración en donde estos organismos recuperan sus condiciones fisiológicas.

GRUPOS FUNCIONALES Y SU DISTRIBUCIÓN

Las especies fueron clasificadas en grupos funcionales del dosel, según su hábito - estrategia, determinados en función de sus características morfológicas, anatómicas y de crecimiento (Tabla 2). Un primer nivel categórico dentro de estos grupos, nos permite diferenciar a las especies en: Epífitas (E), Trepadoras (Tr), Hemiepífitas (HE) y Hemiparásitas (HP). Dentro del grupo de las epífitas encontramos dos formas diferentes: las epífitas "solitarias" y las epífitas jardines - nidos (N). En ambas formas las especies se pueden presentar con diferentes hábitos - estrategias como: Tanque (Ta), Trepadora (Tr), Cesta (C) o Velamen (V). Las epífitas solitarias las encontramos además como Atmosféricas (At) o con Pseudobulbos (Ps).

Debemos señalar que la mayor proporción de todos los grupos se encuentra concentrada en un

solo portador del dosel en el área experimental (*Eschweilera* sp. Lecythydaceae), y en particular el grupo de las Epífitas - Trepadoras presenta más de la mitad de los individuos en el mismo árbol soporte. En este mismo portador encontramos el grupo funcional de menor número de individuos, Epífitas - Atmosféricas. Según Mori y Lepsch-Cunha (1995) y Hernández-Rosas (1998), en esta familia se presenta un tipo de corteza que favorece el anclaje y establecimiento de epífitas.

Entre las epífitas, las asociadas a jardines y/o nidos de hormigas representan al grupo funcional de mayor importancia en el dosel del bosque, en particular para los estratos bajo y medio. Las epífitas "solitarias" son las de mayor importancia para el estrato superior.

En la Figura 5 se presenta el espectro de los grupos funcionales de plantas del dosel, en el que podemos observar que el hábito trepador en los diferentes grupos es el más importante.

Los grupos muestran distribuciones diferentes a lo largo del gradiente ecológico de amortiguación de los cambios de humedad relativa en el aire, la cual incrementa desde la zona norte de la parcela,

hacia el sur de la misma, cercano al caño Surumoni (Figura 6).

Se observa un primer conjunto de especies epífitas solitarias o en colonias (parches) de ella misma, cuya distribución se concentra hacia la sub-parcela a. Entre ellas se encuentra representado el grupo funcional Epífitas - Pseudobulbos (E-Ps), con la mayoría de las especies de la familia Orchidaceae (entre ellas *Cattleya violacea*, que presenta una gran abundancia de individuos en la sub-parcela a, siendo notable su ausencia en el resto del área).

Microgramma baldwinii, *Microgramma tecta*, *Codonanthe crassifolia* y *Peperomia rotundifolia*, son algunas de las Epífitas - Trepadoras (E-Tr) con una mayor abundancia relativa en este extremo del área experimental. *Tillandsia paraensis* como único representante de las Epífitas - Atmosféricas (E-At) presenta todos sus individuos en esta sub-parcela en un solo portador. Dichas especies al parecer necesitan de una menor variabilidad de la humedad del aire para su establecimiento y supervivencia, sin embargo, este no es el único factor responsable de esta distribución.

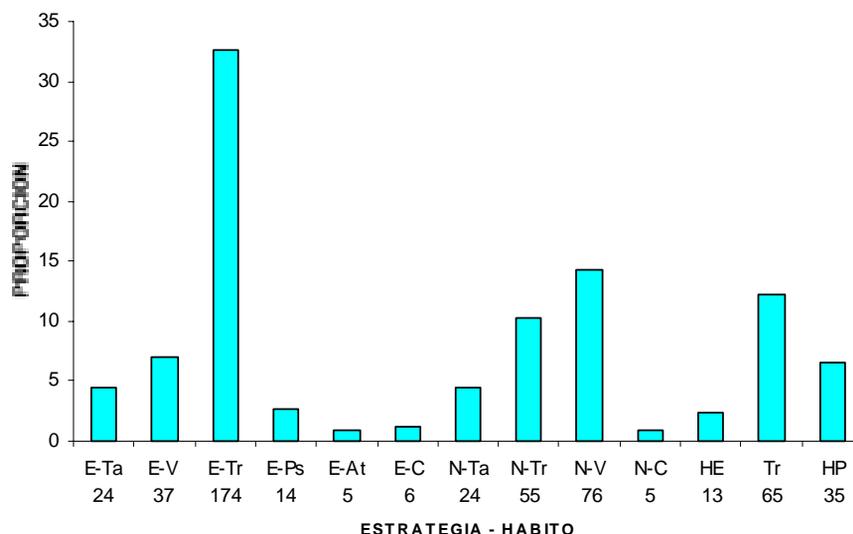


Figura 5. Espectro de Grupos Funcionales presentes en el dosel del bosque del Surumoni. (E-Ta: Epífita-Tanque, E-V: Epífita-Velamen, E-Tr: Epífita-Trepadora, E-Ps: Epífita-speudobulbo, E-At: Epífita-Atmosferica, E-C: Epífita-Cesta, N-Ta: Nido-Tanque, N-Tr: Nido-Trepadora, N-V: Nido-Velamen, N-C: Nido-Cesta, He: Hemiepífita, Tr: Trepadora, Hp: Hemiparásita. El número que aparece debajo de la clave representa el número de stand cuantificados)

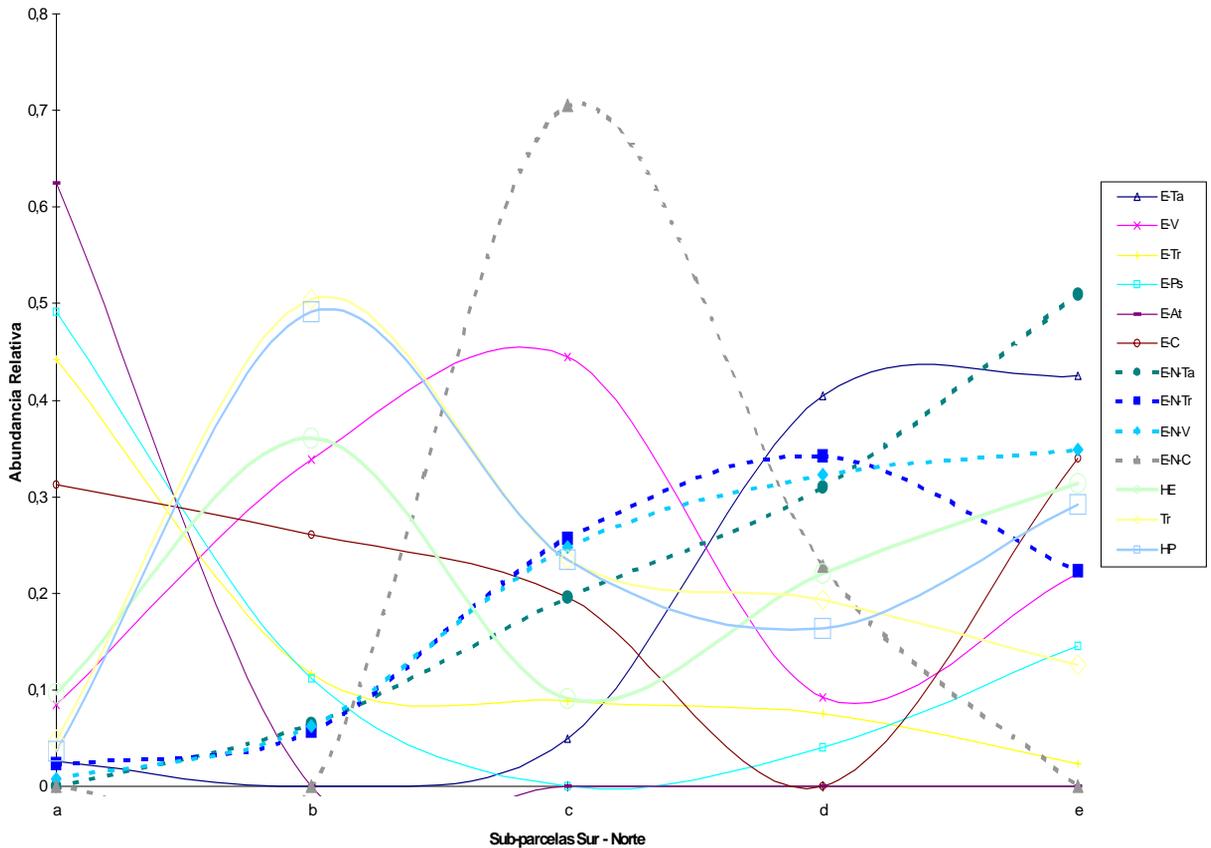


Figura 6. Distribución de las abundancias relativas de los grupos funcionales en las cinco sub-parcelas: a(0-40 m), b(40-80 m), c(80-120 m), d(120-160 m), e(160-200 m).

Los grupos funcionales de Epífitas - Velamen (E-V: *Vittaria lineata*, *Octomeria lancipetala*, *Pleurothallis lanceana*, *Epidendrum secundum*) y Epífitas - Cesta (E-C: *Polypodium decumanum*, *Epiphyllum phyllanthus*, *Pleurothallis fockei*) presentan una amplia distribución horizontal en el área experimental. Ello supone un mayor intervalo de tolerancia a los cambios en humedad relativa que se presentan a lo largo del gradiente.

El segundo conjunto está integrado por los grupos funcionales de plantas del dosel que establecen contacto con el suelo en alguna fase de su desarrollo. Estos son: Hemiepífitas (HE), Trepadoras (Tr) y Hemiparásitas (HP).

Los máximos valores de abundancia relativa se observan en las sub-parcelas b y e, donde se presenta la mayor proporción del área experimental con grandes claros en el dosel, lo que podría representar una mayor variabilidad microclimática, además muchas de las especies de los dos últimos grupos

se encuentran expuestos en el dosel del bosque.

Las especies del género *Aechmea* se presentan "solitarias" como Epífita - Tanque (según Pittendrigh 1948, en Smith 1989), en donde el depósito de agua acumulada entre las bases de las hojas les permite un suministro más o menos continuo del líquido y de nutrientes, que pueden ser más variables en el extremo norte del gradiente ecológico.

El último grupo de especies está constituido por aquellas epífitas que se pueden encontrar con una clara relación en jardines y/o nidos de hormigas. *Anthurium gracile*, desarrolla un complejo velamen que incrementa la superficie de absorción a nivel de las raíces, y es la especie más importante del grupo Epífita - Nido - Velamen. *Codonanthe calcarata* representa al grupo de las Epífitas - Nido - Trepadora. Ambas especies presentan distribuciones similares con mayor abundancia en las sub-parcelas d y e, donde la humedad relativa del aire es menor. *Aechmea tillandsioides* y *Aechmea setigera*

conforman el grupo de las Epífitas - Nido - Tanque, con sus características particulares.

Es de hacer notar que todas las especies de estos tres grupos funcionales se presentan en diferentes proporciones en la asociación mirmecofílica, lo que al parecer les permite tolerar la mayor sequía del ambiente. De hecho, se ha observado una mayor abundancia de asociaciones hormigas-epífitas en la zona norte de la parcela.

En sentido horizontal (S - N) a lo largo de la parcela, y siguiendo un gradiente decreciente de variabilidad en la humedad relativa del aire, se pueden encontrar especies epífitas adaptadas a las condiciones de humedad promedio en el ambiente, diferenciándose hacia la zona sur de la parcela especies menos tolerantes al déficit hídrico del aire, y hacia la zona norte especies más tolerantes al mismo.

CONCLUSIONES

El sistema de la grúa ubicada en el bosque de Surumoni, como pieza central de acceso a los hábitats del dosel del bosque colonizados por especies de plantas vasculares, es una herramienta que permite alcanzar con un mínimo esfuerzo una de las fuentes de mayor variabilidad física y biológica para la investigación y observación.

La sinusia de trepadoras con 10 especies diferenciadas se pueden dividir en dos grupos, aquellas que ocupan las secciones más bajas del portador y las restringidas a mayores alturas dependiendo de la morfología y fisiología particular de cada especie. En el caso de las hemi-parásitas (2 especies), todas se encuentran restringidas a máxima exposición.

El dosel del bosque presenta 37 especies epífitas y hemiepífitas, representantes de por lo menos 11 familias. Sin embargo, la mayor abundancia de individuos se encuentra entre dos especies Epífitas - Trepadoras (*Codonanthe crassifolia* y *Microgramma baldwinii*).

Verticalmente es más frecuente la presencia de epífitas en asociaciones mirmecofílicas (Epífita - Nido) en los estratos medio e inferior del bosque con substratos aéreos, mientras que en los estratos más expuestos del dosel existe la dominancia de otros grupos de plantas sin estas asociaciones ni sus substratos.

En el estrato superior la presencia de plantas en el dosel, con algunas excepciones proporcionadas por los "jardines - nidos" reportados, se caracteriza por la ausencia de substratos en los puntos de soporte de las plantas vasculares, lo que determina

posiblemente la presencia de otro mecanismo - estrategia (Grupo Funcional) en cada una de estas plantas que le permiten tolerar las variaciones en su micro - hábitat.

La menor variabilidad aparente del ambiente microclimático en los estratos medio e inferior del bosque, propicia la presencia de las asociaciones mirmecofílicas, en donde la conformación de un substrato aéreo puede favorecer el establecimiento y mantenimiento de estas asociaciones, aún bajo la gran variabilidad mesoclimática observada en el área experimental.

La distribución horizontal de las especies del dosel como grupos - funcionales aparentemente se encuentra determinada por la oferta de sitios de anclaje requeridos por cada grupo, relacionados con algunas características del bosque como: aclaramiento temporal, diferencias en el ambiente hídrico estacional, dispersión de los portadores, entre otros.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado gracias al financiamiento del CONICIT, S1-96000544. A las Dras. Aragua Cedeño y Tatiana Mérida por sus amenas discusiones.

LITERATURA CITADA

- ANDRADE, J. L. y P.S. NOBEL. 1997. Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in a lowland neotropical forest. *Biotropica* 28(3): 261-270.
- BARLOW, B.A. 1986. Mistletoes. Pp: 137-143, *in*: Wallace, H.R (ed.): *The Ecology of the Forest and Woodlands of South Australia*. Government Printer, South Australia.
- BENZING, D.H. 1989. The mineral nutrition of epiphytes. Pp: 167-199, *in*: Luttge, U. (eds.). *Vascular plants as epiphytes. Evolution and ecophysiology*. Springer-Verlag. Berlín.
- BENZING, D.H. 1990. *Vascular epiphytes. General biology and related biota*. Cambridge University Press, New York.
- BOGH, A. 1992. Composition and distribution of the vascular epiphyte flora of an Ecuadorian montane rain forest. *Selbyana* 13: 25 - 34.
- BOHLMAN, S., T. MATELSON y N.M. NADKARNI. 1995. Moisture and temperature patterns of dead organic matter in the canopy and soils on the forest floor of a montane cloud forest, Costa Rica. *Biotropica* 27:13-19.
- CHANG, CHI-YUN. 1977. *Climate and Agriculture. An ecological survey*. Aldine Publishing Company. Chicago.
- COOMES, D.A. y P.J. GRUBB. 1996. Amazonian caatinga and related communities at La Esmeralda, Venezuela: forest structure, physiognomy and floristics, and control

- by soil factors. *Vegetatio* 122:167-191.
- COXSON, D.S. y NADKARNI, N.M. 1995. Ecological roles of epiphytes in nutrient cycles of forest ecosystems. Pp: 495-543, *in*: Lowman, M.D. y Nadkarni, N.M. (eds.). *Forest Canopies*. Academic Press, London.
- DAVIDSON, D.W. y W.W. EPSTEIN. 1989. Epiphytic associations with ants. Pp:200-233, *in*: Lüttge, U. (ed.). *Vascular plants as epiphytes. Evolution and ecophysiology*. Springer-Verlag, Berlin.
- ERWIN, T. L. 1988. The tropical forest canopy. The heart of biotic diversity. Pp: 123-129, *in*: Wilson, E. O. (ed.). *Biodiversity*. National Academic Press, Washington, D.C.
- FOLDATS, E. 1969. Orchidaceae. Flora de Venezuela. Volumen 15. Tomos 1-2-3-4. Instituto Botánico, Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas.
- FREIBERG, M. 1996. Spatial distribution of vascular epiphytes on three emergent canopy trees in French Guiana. *Biotrópica* 28(3):345-355.
- GOH, C. J. y M. KLUGE. 1989. Gas exchange and water relations in epiphytic orchids. Pp: 139 - 166. *in*: Lüttge, U. (ed.). *Vascular plants as epiphytes. Evolution and ecophysiology*. Springer-Verlag, Berlin.
- GOLLEY, F.B. 1983. Tropical rain forest. Ecosystems, structure and function. Elsevier Scientific Publishing Company, New York.
- HERNÁNDEZ-ROSAS, J.I. 1998. Diversidad y Estructura de las comunidades de epífitas del bosque siempre-verde tropical. Informe Final al CONICIT. 90p.
- HUBER, O. (ed.) 1986. La selva nublada de Rancho Grande. Parque Nacional "Henri Pittier". Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- INGRAM, S. W., K. FERRELL, K. INGRAM y N.M. NADKARNI. 1996. Floristic composition of vascular epiphytes in a neotropical cloud forest, Monteverde, Costa Rica. *Selbyana* 17: 88-103.
- JACOBS, M. 1988. The tropical rain forest. Springer-Verlag, Berlin.
- JOHANSSON, D.R. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeogr. Suecica* 59:1-136.
- KELLY, D.L. 1985. Epiphytes and climbers of a Jamaican rain forest: vertical distribution, life forms and life histories. *Journal of Biogeography* 12:233-241.
- KLEINFELDT, S. E. 1978. Ant-gardens: the interaction of *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae) and *Crematogaster longispina* (Formicidae). *Ecology* 59(3):449-456.
- KRESS, W. J. 1989. The systematic distribution of vascular epiphytes. Pp: 234-261, *in*: Lüttge, U. (ed.). *Vascular plants as epiphytes. Evolution and ecophysiology*. Springer-Verlag, Berlín.
- LOWMAN, M.D. y N.M. NADKARNI (eds.). 1995. *Forest Canopies*. Academic Press, London.
- Madison, M. 1977. Vascular epiphytes. Their systematics, occurrence and salient features. *Selbyana* 5: 209-213.
- MÁRQUEZ, M. y J.I. HERNÁNDEZ-ROSAS. 1995. Métodos de muestreo fisionómico y florístico en comunidades de epífitas vasculares superiores. XII Congreso Venezolano de Botánica, Ciudad Bolívar.
- MEDINA, E. 1990. Eco-fisiología y evolución de las Bromeliaceae. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias*. Córdoba 59:71-100.
- MORI, S. A. y N. LEPSCH-CUNHA. 1995. The Lecythidaceae of a Central Amazonian moist forest. *Memories of the New York Botanical Garden* 75: 1-55.
- MURREN, C. y A.M. ELLISON. 1996. Effects of habitat, plant size and floral display on male and female reproductive success of the neotropical orchid *Brassavola nodosa*. *Biotropica* 28(1):30-41.
- NADKARNI, N.M. 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest. *Biotropica* 16:249-256.
- NADKARNI, N.M. 1986. The nutritional effects of epiphytes on host trees with special reference to alteration of precipitation chemistry. *Selbyana* 9:44-51.
- PARKER, G.G., A.P. SMITH y K.P. HOGAN. 1992. Access to the upper forest canopy with a large tower crane. *Bioscience* 42:664-670.
- PUTZ, F.E. y MOONEY, H.A. (eds.). 1991. *The Biology of Vines*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- RAVENTOS, J. y J. SILVA. 1995. Competition effects and responses to variable numbers of neighbours in two tropical savanna grasses in Venezuela. *Journal of tropical Ecology* 11: 39-52.
- REID, N., M. STAFFORD SMITH y Z. YAN. 1995. Ecology and Population Biology of Mistletoes. Pp: 285-310, *in*: Lowman, M.D. y Nadkarni, N.M. (eds.). *Forest Canopies*. Academic Press, London.
- RICHARDS, P.W. 1952. *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- SANFORD, W.W. 1968. Distribution of epiphytic orchids in semi-deciduous tropical forest in Southern Nigeria. *Journal of Ecology* 56:697-705.
- SESTÁK, Z., J. CATSKÝ y P.G. JARVIS. 1971. Plant photosynthetic production. *Manual of methods*. Dr W. Junk N.V. Publishers, The Hague.
- SMITH, J. A. C. 1989. Epiphytic bromeliads. Pp:109-138, *in*: Lüttge, U. (ed.). *Vascular plants as epiphytes. Evolution and ecophysiology*. Springer-Verlag. Berlin.
- SMITH, L.B. 1971. Bromeliaceae. Flora de Venezuela. Volumen 12. Tomo 1. Instituto Botánico, Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas.
- STEYERMARK, J. A. 1984. Piperaceae. Flora de Venezuela. Volumen 2. Tomo 2. Instituto Botánico, Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas.
- STEYERMARK, J. A., P.E. BERRY y B.K. HOLST. (ed.). 1995. Flora of the Venezuelan Guayana. Volúmenes 2-3-4. Missouri Botanical Garden. Timber Press, St. Louis.
- TER STEEGE, H. y J.H.C. CORNELISSEN. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21: 331-339.
- TOLEDO, R. C. 1982. Loranthaceae. Flora de Venezuela 4(2): 7-316.
- VARESCI, V. 1969. Helechos. Flora de Venezuela. Volumen 1. Tomos 1-2. Instituto Botánico, Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas.

YEATON, R. y D. GLADSTONE. 1982. The pattern of colonization of epiphytes on Calabash trees (*Crescentia alata* H.B.K.) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Biotropica* 14 (2):137-140.

ZAPFACK, L., A.B. NKONGMENECK, J.F. VILLIERS y M. LOWMAN. 1996. The importance of pteridophytes in the epiphytic flora of some phorophytes of the Cameroonian semi-deciduous rain forest. *Selbyana* 17: 76-81.

Recibido: junio de 1998; aceptado: julio de 1999