

TIPOS DE RUTAS FOTOSINTÉTICAS EN COMUNIDADES HERBÁCEO-ARBUSTIVAS DE LA ALTA GUAYANA VENEZOLANA

Nelson Ramírez y Herbert Briceño*

Universidad Central de Venezuela, Instituto de Biología Experimental, Centro de
Botánica Tropical, Aptado. 48312, Caracas 1041-A, Venezuela.

*nramirez220252@gmail.com.

RESUMEN

La distribución de frecuencia de los grupos fisiológicos funcionales C₃, C₄ y CAM, así como su relación con las formas de vida, tipo de sustrato donde crecen las plantas, modos complementarios de nutrición y endemismo fueron estudiadas en siete comunidades herbáceo-arbustivas, cinco naturales y dos perturbadas, de la cuenca alta del río Caroní, Parque Nacional Canaima, sector Gran Sabana, estado Bolívar, Venezuela. Las especies C₃ representaron el tipo de ruta fotosintética más frecuente en todas las formas de vida. Las especies C₄ fueron más frecuentes entre las hierbas perennes y muy poco frecuentes entre las hierbas anuales. Las especies CAM ocurrieron en baja frecuencia en árboles, trepadoras y hierbas perennes. Las especies autótrofas presentaron los tres tipos de rutas fotosintéticas, mientras que las especies parasitas e insectívoras fueron C₃. Las especies no endémicas presentaron todos los tipos de rutas fotosintéticas, mientras solo una especie endémica presentó metabolismo C₄. El porcentaje de especies C₄ fue 75% para Poaceae y 46% para Cyperaceae. Más del 70% de las especies de plantas correspondió al metabolismo C₃ en todas las comunidades. En los arbustales, el herbazal y el rastrojo fueron encontrados los mayores porcentajes de especies con metabolismo C₃, lo que puede superar el 90% de las especies, mientras que el porcentaje de especies C₃ fue menor en el barbecho y la sabana. El porcentaje de especies CAM fue bajo y similar en todas las comunidades estudiadas. La frecuencia de especies C₄ mostró la mayor variación entre comunidades: menor en los arbustales y matorral y mayor en las comunidades de sabana y barbecho. Estos resultados son discutidos en el contexto de los factores medioambientales que influyen la presencia de los tipos de rutas fotosintéticas en las comunidades estudiadas.

Palabras clave: arbustal, barbecho, C₃, C₄, CAM, comunidad, Gran Sabana, grupos funcionales, formas de vida, sabana.

Photosynthetic pathway types in herbaceous-shrub communities in the Venezuelan Guayana highlands

Abstract

Frequency distribution of the C₃, C₄ and CAM physiological functional groups, as well as their relation with plant life forms, substrates where plants grow, complementary modes of nutrition and endemism were studied in seven herbaceous-shrub communities (four natural and three disturbed) in the upper basin of the Caroní River, Canaima National Park, Gran Sabana, Bolívar State, Venezuela. The C₃ species represented the more common photosynthetic type in all life forms. The C₄ species were more frequent among perennial herbs and very infrequent among annual herbs. The CAM species occurred in low frequency in trees, vines and perennial grasses. Autotrophic species had all three types of photosynthetic routes, while parasitic and insectivorous species were C₃. The non-endemic species showed all photosynthetic pathway types, while only one endemic species was C₄. The percentage of C₄ species was 75% for Poaceae and 46% for Cyperaceae. More than 70% of the

Recibido: junio 2015

Aceptado: noviembre 2015

plant species were C₃ in all communities. In the shrublands and secondary forest the highest percentages of C₃ species were found, which can exceed 90% of the species, while the percentage of C₃ species was lower in the fallow and savanna. The percentage of CAM species was low and similar in all the communities studied. The frequency of C₄ species showed the greatest variation among communities: the lowest frequency in the shrublands and secondary forest and the highest frequency in the savanna and fallow. These results are discussed in the context of environmental factors influencing the occurrence of the photosynthetic pathway types in the communities studied.

Keywords: Shrubland, fallow, C₃, C₄, CAM, community, Gran Sabana, functional group, life form, savanna.

INTRODUCCIÓN

La clasificación de las especies de plantas en tipos funcionales ha recibido mucha atención porque provee la unión lógica entre estrategias de la historia de vida y estrategias fisiológicas a nivel de las especies de plantas, así como los procesos ecológicos a nivel de ecosistema (Paruelo y Lauenroth, 1996; Tilman *y col.*, 1997; Wang *y col.*, 2006). De hecho, las formas de vida de las plantas son indicadores robustos de los grupos funcionales relacionados con el flujo de agua y carbono en ecosistemas boreales (Brooks, 1997).

Muchos de los trabajos realizados sobre grupos funcionales evalúan principalmente la forma de vida de las plantas como el carácter principal asociado al funcionamiento de las plantas. Sin embargo, muchos otros atributos pueden ser considerados grupos funcionales (Martínez-Ramos, 2008) y además, muchos atributos pueden relacionar a las plantas con funciones particulares. De acuerdo a lo anterior, la diversidad funcional, definida como el número de grupos funcionales presentes en un área determinada (Tilman *y col.*, 1997) representa el conjunto de grupos funcionales presentes en cada comunidad. Por ejemplo, en las comunidades herbáceo-arbustivas de la Gran Sabana, Ramírez *y col.* (2012) reconocen varios grupos funcionales con base a: (1) tipo de sustrato donde crecen (terrestres y epifitas) y (2) presencia de modos complementarios de nutrición (nutrición exclusivamente del suelo, plantas insectívoras y parásitas y hemiparásitas). Si consideramos que los distintos caracteres pueden representar grupos funcionales, entonces, cada especie puede pertenecer a diferentes grupos funcionales de acuerdo al carácter considerado. Un ejemplo es reportado para las especies de las comunidades herbáceo-arbustivas de la Gran Sabana, donde las plantas epifitas y plantas insectívoras solo se encuentran presentes en hierbas perennes (Ramírez *y col.*, 2012). De manera similar, las formas de vida no están igualmente distribuidas entre las diferentes rutas fotosintéticas. Las especies C₄ se corresponden solo con tres tipos de formas de vida: graminoides, arbustos siempre verdes y especies anuales, y la distribución de especies CAM de acuerdo a la forma de vida es similar al reportado para especies C₄ (Ehleringer, 1995).

Además de las relaciones entre los atributos de los grupos funcionales, la incidencia de cada grupo funcional está asociada al tipo de comunidad de acuerdo al clima y tipo de suelo (Martínez-Ramos, 2008). En otras palabras, los grupos funcionales son dependientes del tipo de comunidad. Por ejemplo, las formas herbáceas son dominantes en comunidades de sabana y las formas arbustivas en arbustales (Ramírez *y col.*, 2012). Además, las formas de vida pueden ser usadas para integrar las respuestas fisiológicas, ecológicas y geofísicas (Brooks *y col.*, 1997). Entre las respuestas fisiológicas encontramos los diferentes tipos de rutas fotosintéticas (C₃, C₄ y CAM), los cuales están íntimamente relacionados con las formas de vida de las plantas (Medina, 1995; Ehleringer, 1995; Wang, 2005). De allí que la frecuencia de las formas de vida influencia la frecuencia de las diferentes rutas fotosintéticas a nivel de las comunidades. Por lo tanto, la frecuencia de tipos de rutas fotosintéticas al nivel comunitario puede ser considerada como un indicador de las características ecológicas de la comunidad en cuanto a factores físicos y biológicos. Por ejemplo, las altas temperaturas y baja concentración de CO₂ favorecen la existencia de especies C₄ (Ehleringer *y col.*, 1997) y la relativa alta proporción de especies C₃ está probablemente asociada con la alta humedad de los sitios de colección de las especies (Medina *y col.*, 1999).

Con base en lo anterior, el presente trabajo caracteriza las rutas fotosintéticas (C₃, C₄ y CAM) y establece la relación con los grupos funcionales recientemente reportados para las comunidades herbáceo-arbustivas en la Alta Guayana Venezolana (Ramírez *y col.*, 2012). Específicamente, se plantea por una parte examinar si existe relación entre formas de vida, tipo de sustrato donde crecen las plantas, modos complementarios de nutrición, el endemismo y la ruta fotosintética. Por otra parte, se analiza la incidencia de los tipos de ruta fotosintética de acuerdo a la diversidad florística y complejidad estructural de las comunidades y su relación con la condición sucesional de las comunidades.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio. El área de estudio comprendió diferentes comunidades vegetales ubicadas en el Parque Nacional Canaima, sector Gran Sabana, al sudeste del estado Bolívar, cuenca alta del río Caroní, tal como es descrito por Ramírez *y col.* (2012). 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 *y col.*, 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 *y col.*, 1988) igual que o mayor de 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 mm (Ramírez *y col.* 1988).

La vegetación de la cuenca alta del río Caroní incluye una gran variedad de comunidades naturales y otras de origen antrópico (Huber y Fölster 1994; Hernández, 1994; Huber, 1994a; b; Hernández y Folster, 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 descritas por Ramírez *y col.*, (2012): (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, tales 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, tales como las sabanas.

La vegetación de los arbustales estudiados corresponde a arbustales mesotérmicos (Huber, 1986, 1994a; Ramírez *y col.*, 1988; Ramírez *y col.*, 2012). 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 contenidos muy bajos de hierro y aluminio (Dezseo y Fölster, 1994). Los arbustales mesotérmicos están dominados por arbustos, acompañados por frútices, hierbas y pocas especies de árboles (Huber, 1986, 1994a; Ramírez *y col.*, 1988). Se seleccionaron tres arbustales de modo que incluyeran diferencias en la estructura, paisaje y tipo de comunidades vecinas: (1) el arbustal de Mareman, cuyo nombre corresponde a su ubicación en las adyacencias de la quebrada de Mareman (Mareman-paru), 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 quemadas periódicas interrumpido por la carretera, lo que ha ocasionado una fuerte erosión del suelo. En el extremo opuesto, el arbustal se extiende hasta el río Aponguao. (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 un censo previo (Ramírez *y col.*, 1988) solo incluyó tres periodos de colección. 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, siendo la principal diferencia 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 93 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 a 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 (Ramírez *y col.*, 2012).

La composición florística de cuatro áreas de sabanas sobre suelos francos, estudiadas en los alrededores de la Estación Científica de Parupa (Ramírez *y col.*, 2007), fueron consideradas como una comunidad debido a que las variaciones entre áreas de sabana fueron previamente 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 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 Apongua, confluencia con el río Parupa, fue censado florísticamente. Esta comunidad es producto de la tala de

árboles y de la quema, de allí que es considerada una comunidad secundaria, denominada matorral o vegetación de transición (Hernández y 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 (Dezseo y 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 (Ramírez *y col.*, 2012).

Se incluyó una comunidad de barbecho, terreno que fue cultivado y permanece abandonado, ubicado cerca de la Estación Científica de Parupa. Los suelos, aunque no rigurosamente caracterizados, 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, que fue usada para cultivos y posteriormente abandonada. En el barbecho persisten los montículos de tierra que forman canales para el riego, movimientos de tierras típicas de áreas de cultivos (Ramírez *y col.*, 2012).

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 durante los siguientes años hasta 2000 (Ramírez *y col.*, 2012). Las visitas incluyeron colecciones de muestras botánicas durante todos los meses del año. La metodología incluyó colecciones botánicas sucesivas de especies diferentes no colectadas previamente en áreas de 2 a 3 hectáreas aproximadamente. Los especímenes colectados fueron identificados por especialistas nacionales y extranjeros, y depositados en el Herbario Nacional de Venezuela (VEN), en otros herbarios de Venezuela [Herbario Facultad de Agronomía, UCV (MY) Herbario UNELLEZ-Guanare (PORT)] y del extranjero [Missouri Botanical Garden (MO)]. Las especies de plantas fueron organizadas de acuerdo a los grandes grupos taxonómicos (Helechos, Gimnospermas, Dicotiledóneas y Monocotiledóneas) y por familias siguiendo la nomenclatura de Tropicos.org (<http://tropicos.org/>). La condición endémica de las especies fue determinada de acuerdo a la metodología descrita por Ramírez *y col.* (2012).

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. Las categorías corresponden a las asignadas a las especies por Ramírez *y col.*, (2012): (1) árboles, plantas con fuste no ramificado cerca del suelo, mayores de 5 m; (2) arbustos, plantas leñosas con tallo ramificado cerca del 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 sufrutices, y (5) hierbas anuales, plantas herbáceas que 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. 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 epifitas, las cuales tienen como soporte otra planta. Esta última categoría incluye las verdaderas epifitas, que no obtienen agua ni nutrientes del organismo que las 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 hospedera, 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 (Steyrmark *y col.*, 1995-2005). La clasificación de las plantas de acuerdo al tipo de sustrato y la presencia de modos complementarios de nutrición corresponden con lo reportado por Ramírez *y col.* (2012).

Tipos de rutas fotosintéticas. Las especies de plantas fueron clasificadas en tres diferentes rutas fotosintéticas: C₃, C₄ y CAM. Inicialmente realizamos una exhaustiva revisión bibliográfica para determinar si las especies bajo estudio presentaban reportes. Nuestra principal fuente de información fue un estudio reciente sobre los metabolismos de carbono de especies de plantas pertenecientes a las comunidades herbáceas-arbustivas de la Gran Sabana (Ramírez y Herrera, datos sin publicar). Para las especies no reportadas en este estudio, el tipo de ruta fotosintética fue asignado a cada especie de planta usando reportes bibliográficos de uno o más de los siguientes criterios: taxonómico, anatomía foliar, estudios experimentales y composición isotópica de carbono.

En el caso del criterio taxonómico cada familia de planta fue clasificada de acuerdo al tipo de ruta fotosintética usando información publicada (Downton, 1975; Szarek y Ting, 1977; Kluge y Ting, 1978; Winter y Smith, 1996; Smith y Winter, 1996; Ehleringer *y col.*, 1997; Sayed, 2001; Edwards *y col.*, 2004). De acuerdo con estos trabajos recopilatorios, las familias de plantas fueron catalogadas como: (1) familias que solo tienen

especies C₃ (por ejemplo, Fabaceae, Lauraceae, Ericaceae, Erythroxylaceae, Malpighiaceae, Myrsinaceae, Myrtaceae); (2) familias sin reportes sobre tipos de ruta fotosintética (por ejemplo, Pentaphragmaceae); (3) familias que tienen especies CAM y especies C₃ (por ejemplo, Bromeliaceae, Asclepiadaceae, Asteraceae; Kluge y Ting, 1978); (4) familias que tienen especies C₃ y especies C₄ (por ejemplo, Poaceae, Cyperaceae, Amaranthaceae, Nyctaginaceae, Asteraceae; Downton, 1975; Edwards *y col.*, 2004); (5) familias con especies C₃, C₄ y CAM (por ejemplo, Euphorbiaceae; Batanouny *y col.*, 1991) y familias que tienen especies con rutas fotosintéticas intermedias tales como C₃/CAM (por ejemplo, Clusiaceae; Lüttge, 1996), C₃/C₄ (por ejemplo, Poaceae; Hattersley 1986; Hydrocharitaceae; Beer y Wetzell, 1982) y C₄/CAM (por ejemplo, Portulacaceae; Kraybill y Martin, 1996). Posteriormente, el tipo de ruta fotosintética fue establecido al nivel de especie, cuando había reportes en la literatura (ver anexo 1).

En el caso del criterio anatómico, la anatomía foliar representa uno de los atributos usados para la identificación de plantas C₄ asociado con el arreglo tipo “Kranz” (Laetsch, 1974; Baskin y Baskin, 1981), en la cual los haces vasculares están rodeados por células clorenquimáticas de paredes gruesas con almidón. Además del patrón indicado, también fueron considerados diferentes tipos de anatomía Kranz en el presente análisis (Soros y Dengler, 2001; Muhaidat *y col.*, 2007). El análisis anatómico del mesófilo de la hoja permitió la caracterización de especies C₄ en familias donde este tipo de metabolismo de carbono ocurría.

El valor de composición isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) permite distinguir la ruta fotosintética de las especies de plantas de acuerdo a los siguientes rangos: las plantas C₄ tienen valores de -7 a -15 ‰, las plantas CAM de -10 a -22 ‰ y las plantas C₃ de -20 a -35 ‰ (Ehleringer y Osmond, 1994). De acuerdo a lo anterior, las especies C₄ están claramente diferenciadas de las especies C₃. Sin embargo, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ solo permiten diferenciar a las especies CAM de las especies C₃ y C₄ cuando este valor corresponde con el intervalo no superpuesto (-15 y -20 ‰) de los intervalos descritos para especies C₃ y C₄ (Ehleringer y Osmond, 1994). Cuando los valores de $\delta^{13}\text{C}$ solapaban el intervalo de las especies C₄ (entre -10 y -15 ‰) o el de especies C₃ (entre -20 y -22 ‰ y valores más bajos, ver Pierce *y col.* 2002), la presencia de especies CAM fue examinada usando criterios taxonómicos y anatómicos, incluyendo la presencia de succulencia (Szarek y Ting, 1977) y la presencia de especies C₄ fue determinada por la presencia de anatomía Kranz.

El efecto filogenético. Debido a que las rutas fotosintéticas de especies CAM y C₄ han evolucionado independientemente muchas veces en diferentes familias de plantas vasculares (Osmond 1978; Ehleringer *y col.*, 1997; Sage, 2004; Borland *y col.*, 2011), incluyendo múltiples orígenes en la misma familia (Kluge y Ting, 1978; Crayn *y col.*, 2004), el análisis de

contraste filogenético no fue realizado. El efecto de los grupos taxonómicos sobre la frecuencia de las diferentes rutas fotosintéticas fue cuantificado como el porcentaje pertenecientes a cada tipo de metabolismo de carbono.

Análisis estadístico. Para establecer el grado de dependencia entre el tipo de comunidad y el tipo de ruta fotosintética 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 dado que menos del 20% de las celdas tenían valores de frecuencias esperadas bajos o valores de cero (Maruscuilo y 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 y Legendre, 1983).

RESULTADOS

La actualización de la lista de especies por familia de planta, así como la información publicada por Ramírez *y col.* (2012) relativa a la comunidad donde crecen las plantas, forma de vida, tipo de sustrato donde crecen las plantas, modos complementarios de nutrición, la condición de endemismo y el tipo de metabolismo de carbono están en el Anexo 1. Además, la fuente bibliográfica por la cual se determinó el tipo de metabolismo de carbono se indica con números cuyas referencias están al final del Anexo 1.

Grupos funcionales. La relación entre formas de vida, tipo de sustrato donde crecen las plantas, modos complementarios de nutrición, el endemismo y la ruta fotosintética está en la Tabla 1. La relación entre tipos de ruta fotosintética y formas de vida mostró que las plantas C₃ representan la ruta fotosintética más frecuente en todas las formas de vida. Además, la ruta fotosintética C₄ destacó por la presencia significativa en hierbas perennes y en muy baja frecuencia para hierbas anuales. El CAM ocurrió en baja frecuencia en árboles, trepadoras y hierbas perennes. La relación entre tipo de sustrato y ruta fotosintética mostró que las especies terrestres presentaron los diferentes tipos de rutas fotosintéticas, mientras que las especies epífitas fueron principalmente C₃ y solo una especie presentó CAM (*Tillandsia flexuosa*). La relación entre el tipo de ruta fotosintética y tipo complementario de nutrición reveló que solo las especies autótrofas presentan los tres tipos de rutas fotosintéticas, mientras que las especies parásitas e insectívoras son especies C₃ en las comunidades examinadas. Cuando examinamos la relación entre endemismo y rutas fotosintéticas encontramos que las especies no endémicas presentaron todos los tipos de rutas fotosintéticas, mientras

que la condición endémica de las especies estuvo asociada principalmente con el metabolismo C₃; solo una especie endémica presentó metabolismo C₄ (*Axonopus* sp. C; Steyermark *y col.* 1995-2005).

Tabla 1. Número (N) y porcentaje (%) de los tipos de rutas fotosintéticas de acuerdo a la forma de vida, tipo de sustrato, endemismo y tipos de nutrición de 352 especies de plantas presentes en siete comunidades herbáceo-arbustivas de la Alta Guayana Venezolana.

Variables	Ruta Fotosintética		
	C ₃ N(%)	C ₄ N(%)	CAM N(%)
Formas de Vida			
Árbol	25(96.2)	0(0.0)	1(3.8)
Arbusto	73(100.0)	0(0.0)	0(0.0)
Trepadora	16(94.1)	0(0.0)	1(5.9)
Hierbas perenne	152(80.8)	31(16.6)	5(2.6)
Hierba anual	46(95.8)	2(4.2)	0(0.0)
Tipos de Sustratos			
Terrestre	300(88.5)	33(9.7)	6(1.8)
Epifito	12(92.3)	0(0.0)	1(7.7)
Endemismo			
Endémica	20(95.2)	1(4.8)	0(0.0)
No endémica	292(88.2)	32(9.7)	7(2.1)
Tipos de Nutrición			
Autótrofa	286(87.7)	33(10.1)	7(2.2)
Insectívora	13(100.0)	0(0.0)	0(0.0)
Parasita	12(100.0)	0(0.0)	0(0.0)

Frecuencia de los tipos de rutas fotosintéticas a nivel taxonómico. Para el total de especies colectadas en las siete comunidades herbáceo-arbustiva en la Gran Sabana, la abundancia de especies CAM fue de 14% para la familia Bromeliaceae y de 19% para la familia Orchidaceae. El porcentaje de especies C₄ fue 75% para la familia Poaceae y 46% para la familia Cyperaceae.

Frecuencia de los tipos de rutas fotosintéticas a nivel comunitario. La distribución de frecuencia de los tipos de rutas fotosintéticas presentes en las plantas de siete comunidades herbáceo-arbustivas está en la tabla 2. Más del 70% de las especies de plantas corresponden al metabolismo C₃ en todas las comunidades. En los arbustales, el herbazal y el rastrojo se encontraron los mayores porcentajes de especies con metabolismo C₃, lo que puede superar el 90% de las especies, mientras que el porcentaje de especies C₃ fue menor en el barbecho y la sabana (Tabla 2). Por otra parte, el porcentaje de especies CAM, así como la relación de especies CAM/C₃, fue bajo y similar en todas las comunidades estudiadas. El porcentaje de especies C₄ mostró los mayores niveles de variación entre las comunidades estudiadas: los menores porcentajes de especies C₄ fueron encontrados en los arbustales y el mayor valor fue encontrado en la comunidad de sabana, seguido por el barbecho. El porcentaje de especies C₄ en el herbazal y rastrojo fueron ligeramente superiores al de los arbustales. Estos resultados corresponden con los valores de la relación de

especies C₄/C₃ calculada para las comunidades estudiadas: mayor para sabana, seguida por el barbecho, rastrojo, herbazal y menor para los arbustales.

Tabla 2. Número y frecuencia (%) de los tipos de rutas fotosintéticas presentes en las siete comunidades de la Alta Guayana Venezolana.

Comunidad	Ruta Fotosintética			Relación CAM/C ₃
	C ₃ N(%)	C ₄ N(%)	CAM N(%)	
Arbustal Mareman	133(92.4)	7(4.9)	4(2.8)	0.03
Arbustal Liworiwo	113(91.9)	6(4.9)	4(3.2)	0.04
Arbustal Jardín	104(92.0)	6(5.3)	3(2.7)	0.03
Herbazal	96(89.7)	8(7.5)	3(2.8)	0.03
Sabana	76(73.8)	24(23.3)*	3(2.9)	0.04
Matorral	123(89.1)	12(8.7)	3(2.2)	0.02
Barbecho	44(80.0)	10(18.2)	1(1.8)	0.02

• Análisis de residuales estadísticamente significativo a P < 0.01 (ver métodos)

DISCUSIÓN

Los grupos funcionales representan la unión lógica entre estrategias de la historia de vida y estrategias fisiológicas a nivel de las especies de plantas, así como los procesos ecológicos a nivel de ecosistema (Paruelo y Lauenroth, 1996; Tilman *y col.*, 1997; Wang *y col.*, 2006). La mayoría de las especies evaluadas en las comunidades herbáceo-arbustivas en el sector Gran Sabana son terrestres, no endémicas y de nutrición predominantemente autótrofa, siendo las formas de vida más numerosas las hierbas perennes, seguidas por arbustos, hierbas anuales y árboles (Ramírez *y col.*, 2012). Además, la relación entre la forma de vida y el tipo de sustrato demostró que el sustrato sobre plantas (epífita) y el tipo de nutrición insectívoro sólo se encontraron en hierbas perennes (Ramírez *y col.*, 2012). Con la excepción de una hierba perenne epífita CAM, los grupos funcionales, tipo de sustrato, y nutrición corresponden a especies C₃. Solo las especies autótrofas terrestres presentan los tres tipos de rutas fotosintéticas (C₃, C₄ y CAM), mientras que las especies parásitas e insectívoras son especies C₃. La ruta fotosintética C₄ destacó por la presencia significativa en hierbas perennes en las comunidades examinadas en la Gran Sabana. De acuerdo a lo anterior, la presencia de especies CAM y C₄ en hierbas perennes puede estar asociada con el incremento de la diversidad funcional en este grupo de plantas, así como de las funciones fisiológicas. En este contexto, la diversidad de formas de vida, tipo de sustrato y tipos alternativos de nutrición son menores en las comunidades dominadas por especies herbáceas comparada con comunidades arbustivas (Ramírez *y col.*, 2012). La presencia de los tres tipos de rutas fotosintéticas en hierbas perennes contribuye a incrementar la diversidad funcional en las comunidades herbáceas, lo

cual puede estar relacionado con la alta diversidad de especies encontradas en estas comunidades por la adaptación de estas especies a diferentes condiciones ambientales.

Las relaciones entre los grupos funcionales presentes en la muestra examinada revelan que los atributos especiales de ciertos grupos funcionales como plantas parásitas y plantas insectívoras y la ruta fotosintética C_4 ocurren en diferentes especies o con muy bajo niveles de superposición. Esta particularidad podría estar asociada con la diversidad funcional presente en cada comunidad y el consecuente funcionamiento de las especies y comunidades

La distribución de frecuencia de los tipos de ruta fotosintética presentes en las plantas de siete comunidades herbáceo-arbustivas reveló que más del 70% de las especies corresponden al metabolismo C_3 en todas las comunidades. En los arbustales, el herbazal y el matorral más del 90% de las especies presentaron metabolismo C_3 , mientras que el porcentaje fue menor en el barbecho y la sabana. Por su parte, el porcentaje de especies CAM fue muy bajo y similar en todas las comunidades estudiadas.

Las formas de vida de las plantas pueden ser importantes en la incidencia de especies CAM en las comunidades. Las especies CAM han sido reportadas principalmente en formas de vida herbáceas, arbustivas y anuales (Ehleringer, 1995). Las especies CAM ocurrieron en árboles, trepadoras y hierbas perennes, siendo las hierbas perennes las que presentaron el mayor número de especies CAM, principalmente de la familia Orchidaceae. La mayor proporción de hierbas perennes CAM principalmente terrestres sugiere que la abundancia de especies CAM está asociada a la abundancia de hierbas perennes en todas las comunidades estudiadas (Ramírez *y col.*, 2012). Por lo tanto, la abundancia de especies CAM es independiente de las variaciones registradas en la frecuencia de las formas de vida entre las comunidades herbáceo-arbustivas de la Gran Sabana. El uso de metabolismo fotosintético CAM está relacionado con la disponibilidad de agua y luz (Ricalde *y col.*, 2010). La baja frecuencia de especies CAM en las comunidades herbáceo-arbustivas de la Gran Sabana puede ser asociada principalmente con las condiciones no estresantes, sin déficit de humedad para la vegetación (Huber, 1995). Sin embargo, también se encuentra una baja frecuencia de especies CAM en comunidades con condiciones climáticas contrastantes, tales como los desiertos con climas extremos (Winter y Troughton 1978; Zeigler *y col.*, 1981) y los bosques subtropicales (Ehleringer *y col.*, 1987), aunque la proporción de especies CAM puede ser relativamente alto en dunas costeras y bosques deciduos tropicales (Ricalde *y col.*, 2010). Aunque el bajo número de especies CAM puede ser asociado con las condiciones climáticas no estresantes de las comunidades estudiadas, los diferentes estudios evidencian que la presencia de especies CAM a nivel comunitario no está necesariamente relacionada con las condiciones climáticas. La estructura de las

comunidades parece afectar la presencia de especies CAM. Una alta proporción de especies CAM se encuentra frecuentemente en epifitas de comunidades boscosas húmedas (p. ej. Zotz, 2004; Wester *y col.*, 2011). En este sentido, la estructura de las comunidades herbáceo-arbustivas de la Gran Sabana con un bajo número de especies epifitas no parásitas ($n=2$; Ramírez *y col.*, 2012) podría también restringir la presencia de especies CAM en las comunidades estudiadas.

El porcentaje de especies C_4 mostró los mayores niveles de variación entre las comunidades estudiadas: menores porcentajes de especies C_4 en los arbustales y el mayor valor en la comunidad de sabana, seguido por el barbecho. Estudios previos donde se evalúa la frecuencia de metabolismos de carbono de todas las especies muestran que valores superiores al 90% de especies C_3 pueden ocurrir en un bosque templado de Illinois (Basinger y Robertson, 1997), una pradera mixta de Canadá (Wang *y col.*, 2006), y un bosque monzónico subtropical (Ehleringer *y col.*, 1987). Los valores altos de frecuencia para especies C_3 se han asociado a bajas temperaturas (Chazdon, 1978), elevada altitud (Chazdon, 1978; Tieszen *y col.*, 1979; Rundel, 1980), hábitats sombreados (Klink y Joly, 1989; Basinger y Robertson, 1997), baja concentración de oxígeno atmosférico (Chazdon, 1978) y bajo estrés hídrico (Chazdon, 1978; Medina, 2002). Los altos valores en la frecuencia de especies C_3 para las comunidades estudiadas pueden ser asociados en parte con el clima isotérmico, biestacional húmedo y sin déficit de humedad presente en las tierras Altas de la Guayana Venezolana. Sin embargo las variaciones encontradas en la frecuencia de especies C_3 y C_4 en las comunidades estudiadas parecen también estar relacionadas con la estructura de la comunidad, frecuencia de formas de vida (y otros grupos funcionales), disponibilidad de agua en el suelo, grado de perturbación y abundancia de ciertos grupos taxonómicos.

Las comunidades con un mayor desarrollo estructural, tales como los arbustales y el matorral, mostraron el mayor número de especies C_3 , aunque casi el 90% de las especies presentes en el herbazal, el cual está conformado por una vegetación predominantemente herbácea (Ramírez *y col.*, 2012), corresponden a ruta fotosintética C_3 . En contraste, las más bajas frecuencias de especies C_3 (70-80%) y las mayores frecuencias de especies C_4 fueron encontradas en las comunidades de sabana y barbecho, las cuales corresponden con vegetación predominantemente herbácea (Ramírez *y col.*, 2012).

La importancia de la estructura de la comunidad sobre la frecuencia de las especies C_3 y C_4 está asociada con la abundancia de las formas de vida, debido a que éstas están íntimamente relacionadas con la ruta fotosintética de las plantas (Medina, 1995; Ehleringer, 1995; Wang, 2005). Estudios previos han demostrado que las formas de vida no están igualmente distribuidas entre las diferentes rutas fotosintéticas. Las

especies C₄ se encuentran esencialmente solo en tres tipos de formas de vida: graminoides, arbustos siempre verdes y especies anuales (Ehleringer, 1995). En las comunidades herbáceo-arbustivas de la Gran Sabana, las plantas C₃ representan el tipo de ruta fotosintética más frecuente en todas las formas de vida, en donde el número de cada forma de vida es dependiente del tipo de comunidad (Ramírez *y col.*, 2012). Si consideramos que las especies leñosas son predominantemente C₃, entonces la abundancia de este tipo fotosintético estará influenciada por la abundancia de arbustos en los arbustales y el matorral. Por el contrario, la existencia de formas de vida herbáceas con valores superiores al 70% de las especies en la sabana y barbecho (Ramírez *y col.*, 2012) está relacionada con la menor frecuencia de especies C₃ y la frecuencia comparativamente elevada de especies C₄ en estas comunidades y para el total de especies estudiadas.

La ruta fotosintética C₄ ocurrió en hierbas perennes y en muy baja frecuencia para hierbas anuales para el total de especies presentes en las comunidades herbáceo-arbustivas de la Gran Sabana. Más del 18 % y 20% de las especies del barbecho y de la sabana, respectivamente, son C₄, lo que parece estar relacionado inicialmente con la exposición ambiental de la vegetación herbácea. Además, la abundancia de especies C₄ en las comunidades de barbecho y sabana concuerda con observaciones previas de que las especies de gramíneas C₄ son más abundantes en hábitats abiertos y las especies C₃ son más abundantes en hábitats sombreados (Klink y Joly, 1989).

La frecuencia de especies C₄ fue inferior a lo esperado para sabanas estacionales, lo cual puede estar relacionado con la baja estacionalidad climática del sector Gran Sabana. Las sabanas tropicales son ecosistemas caracterizados por una cubierta continua de hierbas perennes heliófilas casi exclusivamente C₄ que muestran una clara estacionalidad relacionada con el déficit hídrico (Medina, 2002). Por lo tanto, la alta proporción de especies C₃ ha sido asociada con la alta humedad de los sitios de colección de las especies (Medina *y col.*, 1999). La humedad ambiental parece desempeñar un rol determinante en la frecuencia de especies C₄ en comunidades predominantemente herbáceas. De allí que comunidades con características similares en su estructura puedan presentar proporciones contrastantes de especies C₄.

La frecuencia de especies C₄ fue muy baja (7.5%) para la comunidad predominantemente herbácea del herbazal. La diferencia en la frecuencia de especies C₄ entre las comunidades de sabana y herbazal puede ser asociada a cuatro factores generales:

(1) Disponibilidad de agua en el suelo. La alta y permanente disponibilidad de agua en el herbazal con suelos de turbas, caracterizadas por la saturación permanente de agua (Huber, 1994b), promueve la alta

incidencia de especies C₃, así como especies insectívoras, y reduce el número de especies con alternativas fisiológicas tales como el metabolismo C₄, de mayor valor adaptativo en condiciones de déficit hídrico. Los suelos de la sabana, por el contrario, carecen de contenido orgánico, con alto contenido de arena y bajo contenido de arcilla (Ramírez *y col.*, 2007), lo que indica baja capacidad de retención de agua y la rápida pérdida del agua de lluvia. Bajo tales circunstancias, las especies C₄ son favorecidas por sus atributos fisiológicos asociados con la resistencia a pérdida de agua.

(2) La abundancia de ciertos grupos taxonómicos. Las familias dominantes en el herbazal fueron Melastomataceae, Orchidaceae, Cyperaceae y Xyridaceae (Ramírez *y col.*, 2012), en las cuales el metabolismo C₄ es raro o aun inexistente. Por su lado, las familias de plantas más abundantes en la sabana y en el barbecho fueron Poaceae y Cyperaceae (Ramírez *y col.*, 2007; Ramírez *y col.*, 2012), grupos taxonómicos asociados con la riqueza de especies C₄. Por lo tanto es de esperar que en el barbecho y la sabana la abundancia de especies C₄ esté en parte determinado por el número de especies pertenecientes a estas familias.

(3) La altitud. La abundancia de Poaceae y Cyperaceae sobre la frecuencia de especies C₄ en las comunidades puede variar de acuerdo a la altitud. La mayoría de las Poaceae son C₄ a baja altitud, mientras que la mayoría de las especies son C₃ a elevada altitud (Chazdon, 1978; Tieszen *y col.*, 1979; Rundel, 1980; Miranda *y col.*, 1997; Medina *y col.* 1999). En comunidades de sabanas de tierras bajas del norte de Brasil aproximadamente el 60% de las especies de gramíneas fueron del tipo C₄, mientras que el 40% pertenecen a especies C₃ (Medina *y col.*, 1999). Las comunidades de sabana y barbecho se encuentran en la gama de elevada altitud (Ramírez *y col.*, 2007) y el porcentaje de especies C₄ fue 75% para la familia Poaceae y 46% para la familia Cyperaceae, valores superiores a los encontrados para áreas de baja altitud. Probablemente, los factores edáficos, la breve estacionalidad climática y la perturbación han contribuido con el alto número de especies C₄ a este nivel altitudinal. La principal consecuencia del alto número de especies de las familias Poaceae y Cyperaceae en las comunidades de sabana y barbecho fue la relativamente alta proporción de especies C₄ en estas comunidades. Sin embargo, la proporción de especies C₄ es relativamente baja cuando consideramos el número total de especies. Este tipo de análisis donde se considera el mayor número de especies de la vegetación revela la situación real de las comunidades, así como las estrategias generales de toda la flora.

(4) Las perturbaciones ambientales. La sabana y el barbecho son comunidades con perturbaciones (Ramírez *y col.*, 2012), lo cual podría estar asociado con la introducción de especies invasoras, muchas de estas especies C₄. Las perturbaciones parecen estar relacionadas con la abundancia de especies C₄, mientras que la estabilidad en las comunidades puede estar relacionada con la presencia de especies C₃. De

hecho, se ha sugerido que la relativa estabilidad de las praderas mixtas de Canadá puede conducir a menor número de especies C_4 porque la relativa estabilidad reduce la introducción de malezas (Paruelo y Lauenroth, 1996).

En conclusión, la consideración de grupos funcionales fisiológicos (C_3 , C_4 y CAM) en el análisis de los grupos funcionales presentes en siete comunidades herbáceo-arbustivas en la Gran Sabana aportó nuevos elementos para la comprensión de la organización y estructura de estas comunidades. Los atributos especiales, tales como el carácter de parásitas, insectívoras y ruta fotosintética C_4 , ocurren en diferentes especies o con muy bajo niveles de superposición. El análisis al nivel de comunidad de la frecuencia de las diferentes rutas fotosintéticas mostró que las especies C_3 representan el grupo más numeroso y las CAM el grupo menos numeroso y con una frecuencia similar en todas las comunidades. Por el contrario, la frecuencia de especies C_4 exhibió variaciones relacionadas con la estructura, forma de vida, disponibilidad de agua en el suelo, perturbación y grupos taxonómicos dominantes (Poaceae) en las comunidades.

LITERATURA CITADA

- Barreat, F. 1984. El ambiente geomorfológico. En: *La protección de la cuenca del río Caroní* (C. Galán, Ed.). CVG. Electrificación del río Caroní. Editorial Arte, Caracas. Pp: 45.
- Basinger, M.A. y P.A. Robertson. 1997. Vascular flora of an old-growth forest remnant in the Ozark Hills of Southern Illinois - updated results. *Transactions of the Illinois State Academy of Science* 90: 1-20.
- Baskin, J.M. y C.C. Baskin. 1981. Photosynthetic pathway indicated by leaf anatomy in 14 summer annuals of Cedar Glades. *Photosynthetica* 15: 205-209.
- Batanouny, K.H., W. Stichler y H. Ziegler. 1991. Photosynthetic pathways and ecological distribution of *Euphorbia* species in Egypt. *Oecologia* 87: 565-569.
- Beer, S. y R.G. Wetzel. 1982. Photosynthetic carbon fixation pathways in *Zostera marina* and three Florida seagrasses. *Aquatic Bot.* 13: 141-146.
- Borland, A.M., B.A. Barrera-Zambrano, J. Ceusters y K. Shorrocks. 2011. The photosynthetic plasticity of crassulacean acid metabolism: an evolutionary innovation for sustainable productivity in a changing world. *New Phytol.* 191: 619-633.
- Brooks, J.R., L.B. Flanagan, N. Buchmann & J.R. Ehleringer. 1997. Carbon isotope composition of boreal plants: functional grouping of life forms. *Oecologia* 110: 301-311.
- Chazdon, R.L. 1978. Ecological aspects of the distribution of C_4 grasses in selected habitats of Costa Rica. *Biotropica* 10: 265-269.
- Crayn, D.M., K. Winter y A.C. Smith. 2004. Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit in the neotropical family Bromeliaceae. *PNAS* 101: 3703-3708.
- Dezseo, N. y H. Fölster. 1994. Los suelos. En: *Ecología de la altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana)* (N. Dezseo, Ed.). *Scientia Guaianae* 4: 45-78.

- Downton, W.J.S. 1975. The occurrence of C₄ photosynthesis among plants. *Photosynthetica* 9: 96-105.
- Edwards, G.E., V.R. Franceschi y E. V. Voznesenskaya. 2004. Single-cell C₄ photosynthesis versus the dual-cell (Kranz) paradigm. *Ann. Rev. Pl. Biol.* 55: 173-196.
- Ehleringer, J. R. 1995. Variation in gas exchange characteristics among desert plants. En: *Ecophysiology and photosynthesis* (E.D. Schulze y M. M. Galdwell, Eds.). Springer, Berlin, Germany, pp: 361-392.
- Ehleringer, J.R. y C.B. Osmond. 1994. Stable isotopes. En: *Plant physiological ecology* (R.W. Pearcy, J.R. Ehleringer, H.A. Mooney y P.W. Rundel, Eds.). Chapman & Hall, London, pp:281-297.
- Ehleringer, J.R., T.E. Cerling y B.R. Helliker. 1997. C₄ photosynthesis, atmospheric CO₂, and climate. *Oecologia* 112: 285-299.
- Ehleringer, J. R., Z. F. Lin, C. B. Field, G. C. Sun y C. Y. Kuo. 1987. Leaf carbon isotope ratios of plants from a subtropical monsoon forest. *Oecologia* 72: 109-114.
- Hattersley, P.W. 1986. Variation in photosynthetic pathway. En: *Grass systematic and Evolution* (T. R. Soderstrom, K.W. Hilu, C.S. Campbell, y M.E. Barkworth, Eds.). Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. USA. Pp:49-64.
- Hernández, L. 1994. Bosques. En: N. Dezzeo (ed.). *Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana)*. *Scientia Guaianae* 4: 80-94.
- Hernández, L. y H. Fölster. 1994. Vegetación de transición. En: N. Dezzeo (ed.). *Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana)*. *Scientia Guaianae* 4: 118-144.
- Huber, O. 1986. La vegetación de la cuenca del río Caroní. *Interciencia* 11: 301-310.
- Huber, O. 1994a. Arbustales. En: 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. En: 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 En: *Flora of the Venezuelan Guayana*. (J.A. Steyermark, P.E. Berry y B.K. Holst, Eds.). Missouri Botanical Garden Press, St. Louis. Vol. 1: Introduction, pp:1-99.
- Huber O. y H. Fölster. 1994. Introducción. En: *Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana)*. (N. Dezzeo, Ed.). *Scientia Guaianae* 4: 79-80.
- Klink, C.A. y C.A. Joly. 1989. Identification and distribution of C₃ and C₄ grasses in open and shaded habitats in São Paulo State, Brazil. *Biotropica* 21: 30-34.
- Kluge, M. y I.P. Ting. 1978. Taxonomy and geographical distribution of CAM plants. En: *Crassulacean Acid Metabolism* (M. Kluge e I.P. Ting, Eds.). Ecological Studies 30. Springer Berlin. Pp:5-28.
- Kraybill, A.A. y C.E. Martin. 1996. Crassulacean acid metabolism in three species of the C₄ genus *Portulaca*. *Inter. J. Pl. Sci.* 157: 103-109.
- Laetsch, W.M. 1974. The C₄ syndrome: a structural analysis. *Ann. Rev. P. Phys.* 25: 27-52.
- Legendre, L. y P. Legendre. 1983. *Numerical ecology*. Elsevier. Amsterdam.
- Lüttge, U. 1996. *Clusia*: Plasticity and diversity in the genus of C₃/CAM intermediate tropical trees. En: *Crassulacean Acid Metabolism, Biochemistry, ecophysiology and evolution*. (K. Winter y J.A.C. Smith, Eds.). Springer-Verlag, Berlin. Ecological Studies 114, pp: 296-311.
- Martínez-Ramos, M. 2008. Grupos funcionales. En: *Capital Natural de México. Conocimiento Actual de la Biodiversidad*. 1: 365-412. Canabio, México.

- Maruscuilo, L.A. y 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. En: *Seasonal dry forests*. (S.H. Bullock, A.H. Mooney, E. Medina, Eds.), Cambridge University Press, 221-242. Cambridge, England.
- Medina, E., L.A. Martinelli, E. Barbosa y R.L. Victoria. 1999. Natural abundance of $\delta^{13}\text{C}$ in tropical grasses from the INPA, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia, herbarium. *Rev. Bras. Bot.* 22: 43-51.
- Medina, E. 2002. Tropical savannas. En: *The Earth System: Biological and Ecological Dimensions of Global Environmental Change*. (H.A. Mooney y J.G. Canadell, Eds.), Encyclopedia of Global Environmental Change. 2: 586-592. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester.
- Miranda, A. C., H. S. Miranda, J. Lloyd, J. Grace, R. F. Francey, J. A. McIntyre, P. Meir, P. Riggan, R. Lockwood y J. Brass. 1997. Fluxes of carbon, water and energy over Brazilian cerrado: an analysis using eddy covariance and stable isotopes. *Pl. Cell Env.* 20: 315-328.
- Muhaidat, R., R.F. Sage y N.G. Dengler. 2007. Diversity of Kranz anatomy and biochemistry in C_4 Eudicots. *Amer. J. Bot.* 94: 362-381.
- Osmond, C.B. 1978. Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. *Ann. Rev. Pl. Phys.* 29: 379-414.
- Paruelo, J.M. y W.K. Lauenroth. 1996. Relative abundance of plant functional types in grassland and shrubland of North America. *Ecol. Applic.* 6: 1212-1224.
- Pierce, S., K. Winter y H. Griffiths. 2002. Carbon isotope ratio and the extent to daily CAM use by Bromeliaceae. *New Phytol.* 156: 75-83.
- 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. y A. Herrera. Reproductive efficiency and photosynthetic pathway in seed plants. (en evaluación).
- Ramírez, N., N. Dezzio y 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., O. Hokche y H. Briceño. 2012. Florística y grupos funcionales de plantas en comunidades herbáceo-arbustivas del sector Gran Sabana, Estado Bolívar, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 35: 247-302.
- Ramírez, N., C. Gil, M. López, O. Hokche y Y. Brito. 1988. Caracterización florística y estructural de una comunidad arbustiva en la Alta Guayana Venezolana (Gran Sabana, Edo. Bolívar). *Acta Cien. Venez* 39: 457-469.
- Ricalde, M.F., J.L. Andrade, R. Durán, J.M. Dupuy, J.L. Simá, R. Us-Santamaría y L.S. Santiago. 2010. Environmental regulation of carbon isotope composition and crassulacean acid metabolism in three plant communities along a water availability gradient. *Oecologia* 164: 871-880.
- Rundel, P.W. 1980. The ecological distribution of C_4 and C_3 grasses in the Hawaiian Islands. *Oecologia* 45: 345-359.
- Sage, R.F. 2004. The evolution of C_4 photosynthesis. *New Phytol.* 161: 341-370.
- Sayed, O.H. 2001. Crassulacean acid Metabolism 1975-2000, a check list. *Photosynthetica* 39: 339-352.
- Schubert, C., H.O. Briceño y P. Fritz. 1986. Paleoenvironmental aspects of the Caroní-Paragua river basin (Southeastern Venezuela). *Interciencia* 11: 278-289.
- Smith, J.A.C. y K. Winter. 1996. Taxonomic distribution of Crassulacean acid metabolism. En: *Crassulacean Acid Metabolism Biochemistry, Ecophysiology and Evolution*. (K. Winter y J. A.C. Smith, Eds.). Ecological Studies 114: 427- 436. Springer-Verlag, Berlin.

- Soros, C.L. y N.G. Dengler. 2001. Ontogenetic derivation and cell differentiation in photosynthetic tissues of C₃ and C₄ Cyperaceae. *Amer. J. Bot.* 88: 992-1005.
- StatSoft, Inc. 2007. STATISTICA. (Data analysis software system). Versión 8.0. www.statsoft.com
- Steyermark, J.A., P.E. Berry y B.K. Holst (Eds.). 1995–2005. *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vols. 1–9. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis; Timber Press. Oregon.
- Szarek, S.R. y I.P. Ting. 1977. The occurrence of Crassulacean acid metabolism among plants. *Photosynthetica* 11: 330-342.
- Tieszen, L.L., M.M. Senyimba, S.K. Imbamba y J.H. Troughton. 1979. The distribution of C₃ and C₄ grasses and carbon isotope discrimination along an altitudinal and moisture gradient in Kenya. *Oecologia* 37: 337-350.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie y E. Siemann. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300-1302.
- Wang, R.Z. 2005. C₃ and C₄ photosynthetic pathways and life form for native species from agro-forestry region, Northeastern China. *Photosynthetica* 43: 535-549.
- Wang, R.Z., X.Q. Liu y Y. Bai. 2006. Photosynthetic and morphological functional types for native species from mixed prairie in Southern Saskatchewan, Canada. *Photosynthetica* 44: 17-25.
- Wester, S., G. Mendieta-Leiva, L. Nauheimer, W. Wanek, H. Kreft y G. Zotz. 2011. Physiological diversity and biogeography of vascular epiphytes at Río Changuinola, Panama. *Flora* 206: 66-79.
- Winter, K. y J. H. Troughton. 1978. Photosynthetic pathways in plant of coastal and inland habitats of Israel and the Sinai. *Flora* 167: 1-34.
- Winter, K. y J.A.C. Smith. 1996. An introduction to Crassulacean acid metabolism. En: *Biochemical principles and ecological diversity. Crassulacean Acid Metabolism Biochemistry, ecophysiology and evolution*. (K. Winter y J.A.C. Smith, Eds.), Ecological Studies 114: 1-13. Springer-Verlag, Berlin.
- Zeigler, H., K. H. Batanouny, N. Sankhla, O. P. Vyas y W. Stichler. 1981. The photosynthetic pathway types of some desert plants from India, Saudi Arabia, Egypt, and Iraq. *Oecologia* 48: 93-99.
- Zotz, G. 2004. How prevalent is crassulacean acid metabolism among vascular epiphytes? *Oecologia* 138: 184-192.

Anexo 1

FAMILIA	Comunidades (a)	Forma de Vida (b)	Sustrato (c)	Endémicas (d)	Nutricion (e)	Metabolismo de Carbono	Reporte a nivel de especie	Reporte a nivel de genero
ACANTHACEAE								
<i>Justicia guianensis</i> (N.E. Br.) Wassh.	R	HP	Terr	NE	A	C ₃		12;18;46;54
ANACARDIACEAE								
<i>Anacardium occidentale</i> L.	R	S	Terr	NE	A	C ₃	31	18;37;51;67
APOCYNACEAE								
<i>Blepharodon pictum</i> (Vahl) W.D. Stevens	R H S	T	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Blepharodon ulei</i> Schltr.	L R H	T	Terr	NE	A	CAM	46	
<i>Ditassa</i> aff. <i>bolivarensis</i> (R.W. Holm) Morillo	R S	HP	Terr	E	A	C ₃	46	
<i>Ditassa tatei</i> Gleason & Moldenke	J M L	HP	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Galactophora schomburgkiana</i> Woodson var. <i>schomburgkiana</i>	J L	S	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Mandevilla benthamii</i> (A. DC.) K. Schum.	J M L R H S	HP	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Mandevilla gracilis</i> (Kunth) J.F. Morales	R S	T	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Metastelma hirtella</i> (Oliv.) Liede	M R S	T	Terr	NE	A	C ₃	46	
AQUIFILIACEAE								
<i>Ilex danielis</i> Killip & Cuatrec.	M R	A	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Ilex polita</i> Steyerem.	J L	S	Terr	E	A	C ₃	46	
<i>Ilex retusa</i> Klotzsch ex Reissek	J M L	S	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Ilex subrotundifolia</i> Steyerem.	J	S	Terr	E	A	C ₃	46	
ARACEAE								
<i>Philodendron callosum</i> Krause subsp. <i>callosum</i>	J M L	HP	Terr	NE		C ₃	46	
ASTERACEAE								
<i>Achyrocline satuireioides</i> (Lam.) DC.	R B	HP	Terr	NE	A	C ₃	46	

<i>Ageratum conyzoides</i> Cav. var. <i>latifolia</i> (Cav.) M.F. Johnson	R	HA	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Austroeuatorium inulaefolium</i> (Kunth) R.M. King & H. Rob.	R B	S	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Ayapana amygdalina</i> (Lam.) R.M. King & H. Rob.	R S B	HP	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Baccharis leptoccephala</i> DC.	R S B	HP	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Bidens pilosa</i> L.	R	HA	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Calea alchihoides</i> S.F. Blake	R	HP	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Calea divaricata</i> Benth.	M	HP	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Calea lucidivenia</i> Gleason & S.F. Blake var. <i>cardonae</i> (Maguire & Wurdack) Pruski	J L R H	HP	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Calea nana</i> Maguire	S	HP	Terr	E	A	C ₃	46	
<i>Calea oliveri</i> H.L. Rob. & Grenm.	S	HP	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Centratherum punctatum</i> Cass. var. <i>punctatum</i>	R	HP	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Chaptalia integerrima</i> (Vell.) Burkart	B	HP	Terr	NE	A	C ₃	54	
<i>Chromolaena laevigata</i> (Lam.) R.M. King & H. Rob.	J M R S B	HP	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Chromolaena thurii</i> (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob.	J S B	HA	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist	B	HA	Terr	NE	A	C ₃	32;54	58
<i>Elephantopus mollis</i> Kunth	B	HP	Terr	NE	A	C ₃	2	
<i>Erechtites hieracifolius</i> (L.) Raf. ex DC.	R	HA	Terr	NE	A	C ₃	2	
<i>Gongylolepis benthamiana</i> R.H. Schomb.	J M L	S	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Ichthyothere terminalis</i> (Spreng) S.F. Blake	R	HP	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Lepidaploa bolivariensis</i> (V.M. Badillo) H. Rob.	J M	HP	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Lepidaploa erhetifolia</i> (Benth.) H. Rob.	S	HP	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Lepidaploa gracilis</i> (Kunth) H. Rob.	R S	HA	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Lepidaploa salzmännii</i> (DC.) H. Rob.	R S B	HP	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Mikania micrantha</i> Kunth	R	TA	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Mikania psilostachya</i> DC.	J R	T	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Stomatochaeta condensata</i> (Baker) Maguire & Wurdack	J M L H	S	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Trichogonia campestris</i> C. Gardn.	R S B	HP	Terr	NE	A	ND		

BIGNONIACEAE							
<i>Digomphia laurifolia</i> Benth.	J M L H		S	Terr	NE	A	C ₃ 46
BONNETIACEAE							
<i>Bonnetia sessilis</i> Benth.	J M L H		S	Terr	NE	A	C ₃ 17
BROMELIACEAE							
<i>Brocchinia acuminata</i> L.B. Sm.	J	HP		Terr	NE	A	C ₃ 47
<i>Brocchinia reducta</i> Baker	J M L H						C ₃ 45
<i>Brocchinia steyermarkii</i> L.B. Sm.	H	HP		Terr	NE	A	C ₃ 46
<i>Catopsis berteroniana</i> (Schult. f.) Mez	M L	HP		Epi	NE	A	C ₃ 22
<i>Lindmania guianensis</i> (Beer) Mez	J M L H						C ₃ 46
<i>Pitcairnia brittoniana</i> Mez	R	HP		Terr	NE	A	C ₃ 8;33;34;45; 47;61
<i>Tillandsia flexuosa</i> Sw.	L	HP		Epi	NE	A	CAM 35
BURMANNIACEAE							
<i>Burmannia bicolor</i> Mart.	M H	HA		Terr	NE	A	C ₃ 46
BURSERACEAE							
<i>Dacryodes roraimensis</i> Cuatrec.	M L R		A	Terr	NE	A	C ₃ 3;42
CALOPHYLLACEAE							
<i>Mahurea exstipulata</i> Benth. subsp. <i>exstipulata</i>	R	A		Terr	NE	A	C ₃ 46
CAMPANULACEAE							
<i>Centropogon comutus</i> (L.) Druce	R	HA		Terr	NE	A	C ₃ 46
<i>Lobelia fastigiata</i> Kunth	S	HA		Terr	NE	A	C ₃ 13;28
CHRYSOBALANACEAE							
<i>Hirtella scabra</i> Benth.	L	S		Terr	NE	A	C ₃ 50;51;56
CLUSIACEAE							
<i>Clusia</i> (grupo <i>sessilis</i>) sp.	L	A		Terr	NE	A	C ₃ 46
<i>Clusia</i> aff. <i>brachystyla</i> Maguire	M	S		Terr	NE	A	C ₃ 95
<i>Clusia amabilis</i> Maguire	L	S		Terr	NE	A	ND
<i>Clusia columnaris</i> Engl.	R	A		Terr	NE	A	C ₃ 46
<i>Clusia crassifolia</i> Planch. & Triana	M H	S		Terr	NE	A	ND
<i>Clusia fockeana</i> Miq.	M L	A		Terr	NE	A	C ₃ 46
<i>Clusia grandiflora</i> Splitg.	J R	A		Terr	NE	A	C ₃ 46
<i>Clusia huberi</i> Pipoly	M	S		Terr	NE	A	ND
<i>Clusia pusilla</i> Steyererm. subsp. <i>pusilla</i>	J M H	S		Terr	NE	A	C ₃ 46
<i>Clusia schomburgkiana</i> (Planch. & Triana) Benth. ex Engl.	M R	A		Terr	NE	A	CAM 46

CYATHEACEAE							
<i>Cyathia villosa</i> Willd.	S	HP	Terr	NE	A	C ₃	13;18;61
CYPERACEAE							
<i>Bulbostylis conifera</i> (Kunth) C.B. Clarke	S	HP	Terr	NE	A	C ₄	46
<i>Bulbostylis juncoformis</i> (Kunth) C.B. Clarke	J M L	HP	Terr	NE	A	C ₄	4
<i>Bulbostylis juncooides</i> (Vahl) Kük. ex Osten	B	HP	Terr	NE	A	C ₄	4
<i>Bulbostylis lanata</i> (Kunth) Lindm.	M S B	HP	Terr	NE	A	C ₄	46
<i>Bulbostylis paradoxa</i> (Spreng.) Lindm.	S	HP	Terr	NE	A	C ₄	46
<i>Cephalocarpus rigidus</i> Gilly ex Gleason & Killip	J M	HP	Terr	NE	A	C ₃	4
<i>Cyperus aggregatus</i> (Willd.) Endl.	R	HP	Terr	NE	A	C ₄	46
<i>Hypolytrum longifolium</i> (L.C. Rich.) Nees subsp. <i>nicaraguense</i> (Liebm.) T. Koyama	H	HP	Terr	NE	A	C ₃	51
<i>Hypolytrum pulchrum</i> (Rudge) Pfeiff.	M R H S B	HP	Terr	NE	A	C ₃	51
<i>Lagenocarpus rigidus</i> (Kunth) Nees subsp. <i>rigidus</i>	J M L R H S B	HP	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Mapania tepuiana</i> (Steyerm.) T. Koyama	M L H	HP	Terr	NE	A	C ₃	4;52
<i>Rhynchospora barbata</i> (Vahl) Kunth	J M L R H S B	HP	Terr	NE	A	C ₄	46
<i>Rhynchospora caracasana</i> (Kunth) Boeck.	J M L S	HP	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Rhynchospora cephalotes</i> (L.) Vahl	R	HP	Terr	NE	A	C ₃	4
<i>Rhynchospora curvula</i> Griseb.	S	HA	Terr	NE	A	C ₄	46
<i>Rhynchospora exaltata</i> Kunth	J	HP	Terr	NE	A	C ₄	46
<i>Rhynchospora filiformis</i> Vahl.	H	HA	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Rhynchospora globosa</i> (Kunth) Roem. & Schult.	M H S	HP	Terr	NE	A	C ₄	46
<i>Rhynchospora marisculus</i> Nees	H	HA	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Rhynchospora mexicana</i> (Liebm.) Steud.	S	HP	Terr	NE	A	C ₄	46
<i>Rhynchospora pilosa</i> (Kunth) Boeck.	J M	HP	Terr	NE	A	C ₃	46

	L							
	H							
	S							
	R					C ₃		
<i>Rhynchospora rugosa</i> (Vahl) Gale	S							
	B	HP	Terr	NE	A			46
<i>Rhynchospora tenuis</i> Link	M					C ₃		
	B	HP	Terr	NE	A			46
<i>Rhynchospora velutina</i> (Kunth) Boeck.	S	HP	Terr	NE	A	C ₄		46
	J					C ₃		
	M							
	R							
<i>Scleria cyperina</i> Kunth	H							
	S							
	B	HP	Terr	NE	A			46
<i>Scleria distans</i> Poir.	S	HP	Terr	NE	A	C ₃		46
CYRILLACEAE								
	J							
	M							
	L							
<i>Cyrilla racemiflora</i> L.	H	HP	Terr	NE	A	C ₃		46
DENNSTAEDTIACEAE								
	R							
	H							
<i>Lindsaea stricta</i> (Sw.) Dryand. var. <i>stricta</i>	S	HP	Terr	NE	A	C ₃ *		
	J					C ₃		
	M							
<i>Pteridium arachnoideum</i> (Kaulf.) Maxon	L							
	R							
	B	HP	Terr	NE	A			16
DROSERACEAE								
						C ₃		
<i>Drosera arenicola</i> Steyerem.	H	HP	Terr	E	I	C ₃		5;46;48
	J					C ₃		
	M							
<i>Drosera felix</i> Steyerem. & L.B. Sm.	L							
	H	HP	Terr	E	I			46
<i>Drosera roraimae</i> (Klotzsch ex Diels) Maguire & J.R. Laundon	J					C ₃		
	H	HP	Terr	NE	I			46
ERICACEAE								
						C ₃		
	J					C ₃		
<i>Bejaria sprucei</i> Meisn.	M							
	L	S	Terr	NE	A			46
	R							
<i>Notopora schomburgkii</i> Hook f.	J					C ₃		
	M							
	L	S	Terr	NE	A			46
<i>Orthaea merumensis</i> Maguire, Steyerem. & Luteyn	M	S	Terr	NE	A	C ₃ *		
	J					C ₃		
<i>Vaccinium euryanthum</i> A.C. Sm.	M							
	L	S	Terr	NE	A			46
<i>Vaccinium puberulum</i> Klotzsch ex Meisn. var. <i>subcrenulatum</i> (Klotzsch ex Meisn.) Maguire, Steyerem. & Luteyn	J					C ₃		
	L	S	Terr	NE	A			46
<i>Vaccinium puberulum</i> Klotzsch ex Meisn. sensu lato	M					C ₃		
	L	S	Terr	NE	A			46

ERIOCAULACEAE							C ₃	
<i>Leiostrix flavescens</i> (Bong.) Ruhland var. <i>flavescens</i>	H	HP	Terr	NE	A		46	
<i>Paepalanthus dichotomus</i> Klotzsch var. <i>dichotomus</i>	M L H					C ₃	46	
<i>Syngonanthus gracilis</i> (Bong.) Ruhland	J	HA	Terr	NE	A		46	
<i>Syngonanthus longipes</i> Gleason	H	HP	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Syngonanthus pakaraimensis</i> Moldenke var. <i>pakaraimensis</i>	J M L	HP	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Syngonanthus xeranthemoides</i> (Bong.) Ruhland	J M L H	HP	Terr	NE	A		46	
<i>Syngonanthus</i> aff. <i>simplex</i> (Miq.) Ruhland	H	HP	Terr	NE	A	C ₃	46	
ERYTHROXYLACEAE							C ₃	
<i>Erythroxylum citrifolium</i> A. St.-Hil.	R	S	Terr	NE	A	C ₃	46	
EUPHORBIACEAE							C ₃	
<i>Chaetocarpus schomburgkianus</i> (Kuntze) Pax & K. Hoffm.	M R	A	Terr	NE	A	C ₃	46 18	
EUPHRONIACEAE							C ₃	
<i>Euphronia guianensis</i> (R.H. Schomb.) Hallier f.	J M L	A	Terr	NE	A		46	
FABACEAE							C ₃	
<i>Abarema ferruginea</i> (Benth.) Pittier	M	A	Terr	NE	A	C ₃	3;10	
<i>Abarema jupunba</i> (Willd.) Britton & Killip var. <i>trapezifolia</i> (Vahl) Barneby & J.W. Grimes	R	A	Terr	NE	A		3 13	
<i>Calliandra pakaraimensis</i> R.S. Cowan	L	S	Terr	E	A	C ₃	37;65	
<i>Chamaecrista desvauxii</i> (Collad.) Killip var. <i>mollissima</i> (Benth.) H.S. Irwin & Barneby	M L S	HP	Terr	NE	A	C ₃	51	
<i>Chamaecrista ramosa</i> (Vogel) H.S. Irwin & Barneby	L	HP	Terr	NE	A		50	
<i>Dalbergia monetaria</i> L. f.	R	A	Terr	NE	A	C ₃	7;22;30;43	
<i>Dicymbe fraterna</i> Cowan	L	S	Terr	NE	A	C ₃ *		
<i>Mimosa pudica</i> L. var. <i>tetrandra</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) DC.	B	HA	Terr	NE	A	C ₃	38;54;58	
<i>Taralea cordata</i> Ducke var. <i>rigida</i> (Schery) H.C. Lima	M L	S	Terr	NE	A	C ₃	60	
GENTIANACEAE							C ₃	
<i>Chelonanthus angustifolius</i> (Kunth) Gilg.	M L H S	HA	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Chelonanthus purpurascens</i> (Aubl.) L. Struwe, S. Nilsson & V.A. Albert	M R S	HP	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Coutoubea reflexa</i> Benth.	M H S	HP	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Curtia tenuifolia</i> (Aubl.) Knobl.	L R H	HA	Terr	NE	A	C ₃	46	

	S							
<i>Irbachia nemorosa</i> (Willd. ex Roem. & Schult.) Merr.	J M H		HA	Terr	NE	A		46
<i>Tetrapollinia caerulescens</i> (Aubl.) Maguire & B.M. Boom	M L H		HA	Terr	NE	A		46
GLEICHENIACEAE								
<i>Dicranopteris flexuosa</i> (Schrad.) Underw.	M R S		HP	Terr	NE	A		13
GNETACEAE								
<i>Gnetum camporum</i> (Markgr.) D.W. Stev. & T. Zanoni	M	T		Terr	E	A		46
HUMIRIACEAE								
<i>Humiria balsamifera</i> Aubl.	J M L H		S	Terr	NE	A		46
<i>Vantanea minor</i> Benth.	L	S		Terr	NE	A		3
HYMENOPHYLLACEAE								
<i>Trichomanes cellulolum</i> Klotzsch	S	HP		Terr	NE	A		23
HYPERICACEAE								
<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Choisy	J R S		A	Terr	NE	A		46
IRIDACEAE								
<i>Sisyrinchium vaginatum</i> Spreng.	R	HA		Terr	NE	A		46
<i>Trimezia fosteriana</i> Steyerem.	J H		HP	Terr	E	A		46
IXONANTHACEAE								
<i>Ochthocosmus attenuatus</i> Steyerem. & Luteyn	M	A		Terr	E	A		46
<i>Ochthocosmus longipedicellathus</i> Steyerem. & Luteyn	M L H		S	Terr	NE	A		46
<i>Ochthocosmus roraimae</i> Benth. var. <i>roraimae</i>	L	S		Terr	NE	A		46
LAMIACEAE								
<i>Aegiphila integrifolia</i> (Jacq.) Jacq. ex B.D. Jacks.	R	S		Terr	NE	A		46
<i>Hyptis laticola</i> Epling	R	HP		Terr	NE	A		18;38;46; 48;54
<i>Hyptis suaveolens</i> (L.) Poit.	B	HA		Terr	NE	A		46
LAURACEAE								
<i>Cassytha filiformis</i> L.	M L H		HP	Epi	NE	P		66
<i>Ocotea duidensis</i> Moldenke	J	A		Terr	E	A		46
LENTIBULAREACEAE								
<i>Genlisea filiformis</i> A. St.-Hil.	M	HP		Terr	NE	I		C ₃ *
<i>Genlisea repens</i> Benj.	H	HA		Terr	NE	I		C ₃ *
<i>Utricularia amethystina</i> Salzm. ex A. St.-Hil. & Girard	S	HA		Terr	NE	I		6;48
<i>Utricularia hispida</i> Lam.	H	HP		Terr	NE	I		48 6
<i>Utricularia juncea</i> Vahl	M L H		HA	Terr	NE	I		6;48

<i>Utricularia longeciliata</i> DC.	M L H						C ₃	
		HA	Terr	NE	I			6;48
<i>Utricularia subulata</i> L.	M L	HA	Terr	NE	I		C ₃	6;48
<i>Utricularia tenuissima</i> Tutin	L	HA	Terr	NE	I		C ₃	6;48
LOGANIACEAE								C ₃
<i>Bonyunia minor</i> N.E. Br.	M L S						C ₃	
		S	Terr	NE	A			46
LORANTHACEAE								C ₃
<i>Phthirusa stelis</i> (L.) Kuijt	J M L R						C ₃	
		HP	Epi	NE	P			46
<i>Struthanthus gracilis</i> (Gleason) Steyerl. & Maguire	M R	HP	Epi	NE	P		C ₃	46
<i>Struthanthus</i> sp.	L	HP	Epi	NE	P		C ₃	46
<i>Struthanthus syringifolius</i> (Mart.) Eichler	M R	HP	Epi	NE	P		C ₃	46
<i>Tripodanthus acutifolius</i> (Ruiz & Pav.) Tiegh.	L	HP	Epi	NE	P		C ₃	46
LYCOPODIACEAE								C ₃
<i>Huperzia recurvifolia</i> Rolleri	M L	HP	Terr	NE	A		C ₃	64;68
<i>Lycopodiella camporum</i> B. Ollg. & P. G. Windisch	S	HP	Terr	NE	A		C ₃	24
<i>Lycopodiella cernua</i> (L.) Pic.	R H S B						C ₃	
		HP	Terr	NE	A			24
<i>Lycopodium clavatum</i> L.	H S	HP	Terr	NE	A		C ₃	18
<i>Lycopodium reflexum</i> Lam.	J M	HP	Terr	NE	A		C ₃	18
MALPHIGHIACEAE								
<i>Banisteriopsis martiniana</i> (A. Juss.) Cuatrec. var. <i>martiniana</i>	R	T	Terr	NE	A		C ₃ *	
<i>Banisteriopsis pulcherrima</i> (Sandwith) B. Gates	R	T	Terr	NE	A		C ₃ *	
<i>Byrsonima concinna</i> Benth.	M R						C ₃	46
		S	Terr	NE	A			
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	J M R S						C ₃	17;50;51
		S	Terr	NE	A			
<i>Byrsonima verbascifolia</i> (L.) DC.	M S B	HP	Terr	NE	A		C ₃	46
<i>Tetrapteryx pusilla</i> Steyerl.	J L H						C ₃	
		S	Terr	NE	A			46
<i>Tetrapteryx rhoipteron</i> Oliv.	R	T	Terr	NE	A		C ₃	11;46
<i>Tetrapteryx styloptera</i> A. Juss.	R	T	Terr	NE	A		C ₃	46
MALVACEAE								C ₃
<i>Sida linifolia</i> Juss. ex Cav.	B	HA	Terr	NE	A		C ₃	46
<i>Waltheria indica</i> L.	B	HA	Terr	NE	A		C ₃	46
MELASTOMATACEAE								C ₃

<i>Aciotis acuminifolia</i> (Mart. ex DC.) Triana	R	HA	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Clidemia capitata</i> Benth.	J M L	S	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Clidemia capitellata</i> (Bonpl.) D. Don	J R B	S	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Clidemia octona</i> (Bonpl.) L.O. Williams subsp. <i>guayanensis</i> Wurdack	R	S	Terr	NE	A	C ₃	19;38;41; 46
<i>Clidemia pustulata</i> DC.	M R S	S	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Clidemia pycnaster</i> Tutin subsp. <i>pycnaster</i>	M L H	HP	Terr	NE	A	C ₃	18;19;38; 46
<i>Clidemia sericea</i> D. Don	M R S B	HP	Terr	NE	A	C ₃	41
<i>Comolia microphylla</i> Benth.	J M L R H	HP	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Desmoscelis villosa</i> (Aubl.) Naudin	S	HA	Terr	NE	A	C ₃ *	
<i>Henriettea granulata</i> O. Berg ex Triana	R	A	Terr	NE	A	C ₃ *	
<i>Macairea lasiophylla</i> (Benth.) Wurdack	M H S	HA	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Macairea pachyphylla</i> Benth.	J	S	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Macairea parvifolia</i> Benth.	JL	S	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Marcetia taxifolia</i> (A. St.-Hil.) DC.	J N L R H S B	HP	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Meriania sclerophylla</i> (Naudin) Triana	J M H	S	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Meriania urceolata</i> Triana	M H	A	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Miconia alata</i> (Aubl.) DC.	R S B	S	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana	R B	S	Terr	NE	A	C ₃	29;37;5 0;51
<i>Miconia aplostachya</i> (Bonpl.) DC.	R	S	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Miconia ciliata</i> (Rich.) DC.	J M L R H	HP	Terr	NE	A	C ₃	15
<i>Miconia ibaguensis</i> (Bonpl.) Triana	R	S	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Miconia phaeophylla</i> Triana	J	A	Terr	NE	A	C ₃	46

	M								
	R								
<i>Miconia rubiginosa</i> (Bonpl.) DC.	M							C ₃	
	R	S	Terr	NE	A				46
<i>Miconia rufescens</i> (Aubl.) DC.	R							C ₃	
	S								
	B	S	Terr	NE	A				46
<i>Miconia stenostachya</i> DC.	M								
	R								
	B	S	Terr	NE	A				11;14;15; 19;29;30; 38;41;43; 46;49;51;61
<i>Microlicia benthamiana</i> Triana & Cogn.	J							C ₃	
	L								
	H	HP	Terr	NE	A				46
<i>Siphanthera cordifolia</i> (Benth.) Gleason	J							C ₃	
	M								
	L								
	R								
	H								
	S								
	B	HP	Terr	NE	A				46
<i>Tibouchina fraterna</i> N.E. Br. subsp. <i>fraterna</i>	J							C ₃	
	M								
	L								
	H	S	Terr	NE	A				46
<i>Tococa guianensis</i> Aubl.	J							C ₃	
	M								
	R	S	Terr	NE	A				38;41
<i>Tococa nitens</i> (Benth.) Triana	J							C ₃	
	M								
	L								
	H	HP	Terr	NE	A				46
MYRTACEAE									
<i>Calycolpus goetheanus</i> (DC.) O. Berg								C ₃	
	R	A	Terr	NE	A				46
<i>Eugenia protenta</i> McVaugh	R	S	Terr	NE	A			C ₃	46
<i>Eugenia puniceifolia</i> (Kunth) DC.	R	S	Terr	NE	A			C ₃	46
<i>Myrcia albidotomentosa</i> (Amshoff) McVaugh	J							C ₃	
	M								
	L	S	Terr	NE	A				46
<i>Myrcia magnoliifolia</i> DC.	R	A	Terr	NE	A			C ₃	46
<i>Myrcia sylvatica</i> (G. Mey.) DC.	M							C ₃	
	L								
	R	S	Terr	NE	A				50
<i>Psidium guineense</i> Sw.	R							C ₃	
	B	A	Terr	NE	A				20;40
<i>Psidium laruottearum</i> Cambess.	S	S	Terr	NE	A			C ₃	20;40
NARTHECIACEAE									
<i>Nietneria paniculata</i> Steyererm.	L							C ₃	
	H	HP	Terr	NE	A				46
OCHNACEAE									
<i>Ouratea articulata</i> Sastre	J							C ₃	
	M								
	L	S	Terr	NE	A				46
<i>Poecilandra pumila</i> Steyererm.	L							C ₃	
	H	S	Terr	NE	A				46
<i>Poecilandra retusa</i> Tul.	J							C ₃	
	M								
	L	S	Terr	NE	A				46

<i>Sauvagesia amoena</i> Ule	S	HP	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Sauvagesia angustifolia</i> Ule	J L	HP	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Sauvagesia erecta</i> L. subsp. <i>erecta</i> var. <i>erecta</i>	R B	HP	Terr	NE	A	C ₃	46;48
<i>Sauvagesia fruticosa</i> Mart. & Zucc.	J M	HP	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Sauvagesia guianensis</i> (Eichler) Sastre subsp. <i>guianensis</i>	H	HP	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Sauvagesia rubiginosa</i> A. St.-Hil.	L	HP	Terr	NE	A	C ₃	46
ONAGRACEAE						C ₃	
<i>Ludwigia erecta</i> (L.) Hara	R	HA	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) Raven	R	HA	Terr	NE	A	C ₃	46
ORCHIDACEAE						C ₃	
<i>Catasetum discolor</i> (Lindl.) Lindl.	J M L H	HP	Terr	NE	A		46
<i>Cleistes moritzii</i> (Rchb. f.) Garay & Dunst.	M L R	HP	Terr	NE	A	C ₃	55
<i>Cleistes rosea</i> Lindl.	M L H S	HP	Terr	NE	A	C ₃	55
<i>Cleistes triflora</i> (C. Schweinf.) Carnevali & I. Ramirez	J	HP	Terr	NE	A	C ₃	55
<i>Cleistes unifoliata</i> (C. Schweinf.) Carnevali & Ramirez	H	HP	Terr	E	A		55
<i>Cyrtopodium parviflorum</i> Lindl.	S	HP	Terr	NE	A	CAM	57
<i>Echinosepala arenicola</i> (Carnevali & I. Ramirez) Carnevali & G. Romero	J	HP	Terr	E	A	C ₃	55
<i>Epidendrum dendrobioides</i> Thunb.	H	HP	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Epidendrum ibaguense</i> Kunth	J M R H S	HP	Terr	NE	A	CAM	46
<i>Epidendrum orchidiflorum</i> Salzm. ex Lindl.	J M L	HP	Terr	NE	A	CAM	46
<i>Epidendrum secundum</i> Jacq.	J M L H S B	HP	Terr	NE	A	CAM	46
<i>Epidendrum tumuc-humaciense</i> (Veyret) Carnevali & G.A. Romero	J M L H	HP	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Epistephium duckei</i> Huber	J M L	HP	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Epistephium subrepens</i> Hoehne	H	HP	Terr	NE	A	C ₃	46;55
<i>Eriopsis biloba</i> Lindl.	J M L H	HP	Terr	NE	A	C ₃	46

	M						C ₃	
<i>Habenaria mesodactyla</i> Griseb.	L							
	R							
	S	HP	Terr	NE	A			46;55
	M						C ₃	
<i>Habenaria schomburgkii</i> Lindl.	H							
	S	HP	Terr	NE	A			46
<i>Koellensteinia tricolor</i> (Lindl.) Rchb. f.	J						C ₃	
	H	HP	Terr	NE	A			46
<i>Maxillaria auyantepuiensis</i> Foldats	J	HP	Terr	NE	A		C ₃	55;68
<i>Scaphyglottis bidentata</i> (Lindl.) Dressler	M						C ₃	
	L	HP	Terr	NE	A			55 68
	J						C ₃	
<i>Sobralia elizabethae</i> R.H. Schomb.	M							
	L	HP	Terr	NE	A			46
OROBANCHACEAE							C ₃	
	M						C ₃	
<i>Buchnera palustris</i> (Aubl.) Spreng.	L							
	R							
	H							
	S	HA	Terr	NE	A			46
PASSIFLORACEAE							C ₃	
	J						C ₃	
<i>Passiflora auriculata</i> Kunth	R							
	B	T	Terr	NE	A			46
<i>Passiflora misera</i> Kunth	R	T	Terr	NE	A		C ₃	25;46;54; 58
<i>Passiflora sclerophylla</i> Harms	J						C ₃	
	M							
	H	T	Terr	NE	A			46
PENTAPHYLACEAE							C ₃	
	J						C ₃	
<i>Temstroemia crassifolia</i> Benth.	M							
	L	S	Terr	NE	A			46
<i>Temstroemia pungens</i> Gleason	J						C ₃	
	M							
	L	S	Terr	NE	A			46
<i>Temstroemia retusifolia</i> Kobuski	M						C ₃	
	L	S	Terr	E	A			46
PHYLLANTHACEAE							C ₃	
	J						C ₃	
<i>Phyllanthus majus</i> Steyerm.	H	S	Terr	NE	A			46
<i>Phyllanthus stipulatus</i> (Raf.) G.L. Webster	R						C ₃	
	B	HA	Terr	NE	A			46
PLANTAGINACEAE							C ₃	
<i>Scoparia dulcis</i> L.	R	HA	Terr	NE	A		C ₃	46
POACEAE							C ₄	
<i>Andropogon bicornis</i> L.	R							
	B	HP	Terr	NE	A			36
<i>Andropogon selloanus</i> (Hack.) Hack.	S	HP	Terr	NE	A		C ₄	36;38
<i>Aristida recurvata</i> Kunth	H						C ₄	
	S							
	B	HP	Terr	NE	A			46
<i>Aristida torta</i> (Nees) Kunth	R						C ₄	
	S	HP	Terr	NE	A			36
<i>Axonopus anceps</i> (Mez) Hitchc.	J						C ₄	
	M	HP	Terr	NE	A			46

	L						
	R						
	H						
	S						
	B						
<i>Axonopus canescens</i> (Nees ex Trin.) Pilg.	R					C ₄	
	S	HP	Terr	NE	A		36
<i>Axonopus fissifolius</i> (Raddi) Kuhlm.	S	HP	Terr	NE	A	C ₄	36
	M					C ₄	
	L						
<i>Axonopus flaveliiformis</i> Sw.	R						
	H						
	S	HP	Terr	NE	A		36
<i>Axonopus</i> sp. C (Flora of the Venezuelan Guayana, Vol. 8)	S	HP	Terr	E	A	C ₄	46
<i>Dichantherium sphaerocarpon</i> (Elliot) Gould	J	HP	Terr	NE	A	C ₃	2;59
	J					C ₃	
	M						
	L						
<i>Echinolaena inflexa</i> (Poir.) Chase	R						
	H						
	S						
	B	HP	Terr	NE	A		36;37
<i>Mesosetum rottboellioides</i> (Kunth) Hitchc.	H	HA	Terr	NE	A	C ₄	46
<i>Panicum chnoodes</i> Trin.	L	HP	Terr	NE	A	C ₄	1
	M					C ₃	
	R						
<i>Panicum cyanescens</i> Nees es Trin.	H						
	S						
	B	HP	Terr	NE	A		46
<i>Panicum micranthum</i> Kunth	R					C ₃	
	S	HP	Terr	NE	A		36
<i>Panicum nervosum</i> Lam.	J					C ₃	
	S	HP	Terr	NE	A		36
<i>Panicum pilosum</i> Sw.	R	HP	Terr	NE	A	C ₃	26
<i>Panicum rudgei</i> Roem & Schult.	R					C ₄	
	B	HP	Terr	NE	A		36
<i>Panicum stenodes</i> Griseb.	S	HP	Terr	NE	A	C ₄	36
	M						
	H						
<i>Paspalum lanciflorum</i> Trin.	S						
	B	HP	Terr	NE	A	C ₃	51
<i>Paspalum stellatum</i> Humb. & Bonpl. ex Flüggé	J	HP	Terr	NE	A	C ₄	36;37
<i>Raddiella esenbeckii</i> (Steud.) C.E. Calderón & Soderstr.	R					C ₄	
	S	HP	Terr	NE	A		46
<i>Schizachyrium sanguineum</i> (Retz.) Alston	H					C ₄	
	S						
	B	HP	Terr	NE	A		46
<i>Schizachyrium tenerum</i> Nees	S	HP	Terr	NE	A	C ₄	46
<i>Sporobolus cubensis</i> Hitchc.	RS	HP	Terr	NE	A	C ₄	44
<i>Thrasya trinitensis</i> Mez	S	HP	Terr	NE	A	C ₄	46
	J					C ₄	
	M						
<i>Trachypogon spicatus</i> (L. f.) Kuntze	L						36;50;5
	R						
	H	HP	Terr	NE	A		1

	S							
	B							
<i>Urochloa decumbens</i> (Stapf) R.D. Webster	R B	HP	Terr	NE	A	C ₄	36	
POLYGALACEAE								
<i>Polygala adenophora</i> DC.	S	HA	Terr	NE	A	C ₃	48	
	M					C ₃		
<i>Polygala appressa</i> Benth.	L R H S	HP	Terr	NE	A		46	
<i>Polygala glochidiata</i> Kunth var. <i>glochidiata</i>	R H S	HA	Terr	NE	A	C ₃		25;46;48; 53;62
<i>Polygala hygrophila</i> Kunth	S	HP	Terr	NE	A	C ₃		25;46;48; 53;62
	M					C ₃		
<i>Polygala longicaulis</i> H.B.K.	R H S	HA	Terr	NE	A		46	
<i>Polygala paniculata</i> L.	S	HP	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Polygala timoutou</i> Aubl.	R S	HA	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Polygala violacea</i> Aubl.	R	HP	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Securidaca paniculata</i> Rich.	R	T	Terr	NE	A	C ₃	46	
						C ₃		
POLYGONACEAE								
						C ₃		
<i>Coccoloba schomburgkii</i> Meisn.	J M L H	S	Terr	NE	A		46	
POLYPODIACEAE								
<i>Microgramma lycopodioides</i> (L.) Copel.	R	T	Terr	NE	A	C ₃	63;68	
PRIMULACEAE								
<i>Cybianthus crotonoides</i> (R.M. Schomb. ex Mez) G. Agostini	S	S	Terr	E	A	C ₃	46	
<i>Cybianthus duidae</i> (Gleason & Moldenke) G. Agostini	M L	S	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Cybianthus quelchii</i> (N.E. Br.) G. Agostini	J	S	Terr	NE	A	C ₃	46	
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult. subsp. <i>coriacea</i>	J R	A	Terr	NE	A	C ₃	46	
PROTEACEAE								
<i>Panopsis sessilifolia</i> Rich.	R	A	Terr	NE	A	C ₃ *		
<i>Roupala minima</i> Steyerm.	S	HP	Terr	E	A	C ₃	46	
<i>Roupala montana</i> Aubl.	M	A	Terr	NE	A	C ₃	46	
RAPATEACEAE								
<i>Saxofridericia regalis</i> R.H. Schomb.	J	HP	Terr	NE	A	C ₃	9	
	J					C ₃		
<i>Stegolepis angustata</i> Gleason	M L H	HP	Terr	NE	A		46	
	J					C ₃		
<i>Stegolepis ptaritepuiensis</i> Steyerm.	L H	HP	Terr	NE	A		46	
RUBIACEAE								

<i>Borreria capitata</i> (Ruiz & Pav.) DC. var. <i>tenella</i> (Kunth) Steyerem.	J R S						C ₃	
		HP	Terr	NE	A			46
<i>Borreria latifolia</i> (Aubl.) K. Schum.	R	HP	Terr	NE	A		C ₃	18;46;54
<i>Borreria verticillata</i> (L.) G. Mey.	B	HP	Terr	NE	A		C ₃	46
	J M L						C ₃	
<i>Chalepophyllum guianense</i> Hook. f.	H	S	Terr	NE	A			46
<i>Coccocypselum hirsutum</i> Bartl. ex DC.	R	HP	Terr	NE	A		C ₃ *	
	J M R S						C ₃	
<i>Declieuxia fruticosa</i> (Willd. ex Roem. & Schult.) Kuntze	B	HP	Terr	NE	A			46
<i>Pagamea capitata</i> Benth. subsp. <i>capitata</i>	M L	S	Terr	NE	A		C ₃	46
<i>Pagameopsis garryoides</i> (Standl.) Steyerem.	J	HP	Terr	E	A		C ₃ *	
<i>Palicourea crocea</i> (Sw.) Roem. & Schult.	R	S	Terr	NE	A		C ₃	46
<i>Perama dichotoma</i> Poepp. var. <i>dichotoma</i>	L H	HA	Terr	NE	A		C ₃	46
	J M L						C ₃	
<i>Perama galioides</i> (Kunth) Poir.	R H S B	HP	Terr	NE	A			46
<i>Psychotria hoffmannseggiana</i> (Willd. ex Roem. & Schult.) Müll.Arg.	R	S	Terr	NE	A		C ₃	50
	M L						C ₃	
<i>Psychotria polycephala</i> Benth.	R	HP	Terr	NE	A			46
<i>Remijia densiflora</i> Benth. subsp. <i>stenopetala</i> (Standl. & Steyerem.) Steyerem.	J L	S	Terr	E	A		C ₃	46
<i>Sabicea velutina</i> Benth. var. <i>velutina</i>	M R S	T	Terr	NE	A		C ₃	46
	J M R H S						C ₃	
<i>Sipanea galioides</i> Wernham	S	HP	Terr	NE	A			46
SANTALACEAE							C ₃	
<i>Dendrophthora elliptica</i> (Gardner) Krug & Urb.	M R	HP	Epi	NE	P		C ₃	39
<i>Phoradendron crassifolium</i> (Pohl ex DC.) Eichler	M	HP	Epi	NE	P		C ₃	30
<i>Phoradendron piperoides</i> (Kunth) Trel.	R	HP	Epi	NE	P		C ₃	12;30,46
<i>Phoradendron semivenosum</i> Rizzini var. <i>semivenosum</i>	M	HP	Epi	NE	P		C ₃	46
<i>Phoradendron strongyloclados</i> Eichler	R	HP	Epi	NE	P		C ₃	12;30,46

<i>Thesium tepuiense</i> Steyerem.	H	HP	Terr	NE	P	C ₃	46
SAPINDACEAE							C ₃
<i>Matayba opaca</i> Radlk.	J L	A	Terr	NE	A	C ₃	46
SAPOTACEAE							C ₃
<i>Elaeoloma schomburgkiana</i> (Miq.) Baill.	M L	S	Terr	NE	A	C ₃	46
SARRACENIACEAE							
<i>Heliamphora heterodoxa</i> Steyerem. var. <i>heterodoxa</i>	J	HP	Terr	NE	I	C ₃	46
SCHIZAEACEAE							
<i>Actinostachys pennula</i> (Sw.) Hook.	M L	HP	Terr	NE	A	C ₃ *	
SMLACACEAE							
<i>Smilax pittieriana</i> Steyerem.	M	T	Terr	E	A	C ₃	46
SOLANACEAE							
<i>Melananthus ulei</i> Carvalho	M	HP	Terr	NE	A	C ₃ *	
<i>Solanum campaniforme</i> Roem. & Schult.	R S	S	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Solanum stramonifolium</i> Jacq.	R B	HA	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Solanum</i> (sec. <i>Maurella</i>) sp.	R	HA	Terr	NE	A	C ₃	46
STYRACACEAE							C ₃
<i>Styrax wurdackiorum</i> Steyerem.	J M	S	Terr	E	A	C ₃	46
VELLOZIACEAE							C ₃
<i>Vellozia tubiflora</i> (A. Rich.) Kunth	L S	HP	Terr	NE	A	C ₃	46
VERBENACEAE							C ₃
<i>Lantana camara</i> L.	B	S	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Stachytarpheta sprucei</i> Moldenke	B	HP	Terr	NE	A	C ₃	27;46
XYRIDACEAE							C ₃
<i>Abolboda acaulis</i> Maguire <i>acaulis</i>	J M L H	HP	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Abolboda macrostachya</i> Spruce ex Malme var. <i>robustior</i> Steyerem.	J H	HP	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Orectanthe sceptrum</i> (Oliv. ex Thurn) Maguire	H	HP	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Xyris bicephala</i> Gleason	J H	HP	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Xyris fallax</i> Malme	H	HP	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Xyris guianensis</i> Steud.	L H	HA	Terr	NE	A	C ₃	6,18;46
<i>Xyris hymenachne</i> Mart.	L	HP	Terr	NE	A	C ₃	6,18;46
<i>Xyris involucrata</i> Nees	J L H	HP	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Xyris rorimae</i> Malme	H	HP	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Xyris setigera</i> Oliv. ex Thurn	J M L H S	HP	Terr	NE	A	C ₃	46
<i>Xyris seubertii</i> Nilsson	M L	HP	Terr	NE	A	C ₃	6,18;46

<i>Xyris surinamensis</i> Spreng.	L	HP	Terr	NE	A	C ₃	6,18;46
<i>Xyris tenella</i> Kunth	L	HA	Terr	NE	A	C ₃	6,18;46
<i>Xyris uleana</i> Malme var. <i>uleana</i>	L					C ₃	
	H	HA	Terr	NE	A		46

(a) Comunidades: J= Arbustal Jardín, M= Arbustal Mareman, L= Arbustal Liwirivo, H= Herbazal, B= Berbecho, R= Rastrojo, S= Sabana

(b) Formas de Vida: A= Arbol, S= Arbusto, T= Trepadora, HP= Hierba perenne, HA= Hierba anual

(c) Terr = Terrestre; Epi = Epifitas.

(d) E = Endémica; NE = No endémica.

(e) Nutrición: A= Autotrofica, I= Insectívora, P = Parasita

*= Especies sin reportes pertenecientes a familia de plantas con solo especies C₃

ND = No disponible (grupo de plantas donde más de un tipo de ruta fotosintética puede ocurrir).

- Amaya, A. 2001. Anatomía foliar del género *Panicum* L. (Poaceae: Paniceae) en Venezuela. Tesis Licenciatura. Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela.
- Basinger, M.A. y P.A. Robertson. 1997. Vascular flora of an old-growth forest remnant in the Ozark Hill of Southern Illinois - updated results. *Transactions of the Illinois State Academy of Science* 90: 1-20.
- Bonal, D., D. Sabatier, P. Montpied, D. Tremeaux y J.M. Guehl. 2000. Interspecific variability of 13C among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration. *Oecologia* 124: 454-468
- Bruhl, J.J. y K.L. Wilson. 2007. Towards a Comprehensive Survey of C₃ and C₄ Photosynthetic Pathways in Cyperaceae. *Aliso* 23: 99-148.
- Bruzzese, B.M. R. Bowler, H.B. Massicotte y A.L. Fredeen. 2010. Photosynthetic light response in tree carnivorous plant species: *Drosera rotundifolia*, *D. capensis* and *Sarracenia leucophylla*. *Photosynthetica* 48: 103-109.
- Buso-Junior, A.A. 2010. Dinámica ambiental holocénica (vegetação, clima e nível relativo marinho) baseada em estudos interdisciplinares de alta resolução, no litoral norte do estado do Espírito Santo. Tese Mestrado. Universidades de São Paulo, Brazil.
- Cernusac, L.A., K. Winter, C. Martínez, E. Correa, J. Aranda, M. García, C. Jaramillo, y B.L. Turner. 2011. Responses of legume versus non-legume tropical tree seedlings to elevated CO₂ concentration. *Plant Physiology* 157: 372-385.
- Crayn, D.M., K. Winter y A.C. Smith. 2004. Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit in the neotropical family Bromeliaceae. *PNAS* 101: 3703-3708.
- Crayn, D.M., A.J.C. Smith y K. Winter. 2001. Carbon-isotope ratios and photosynthetic pathways in Neotropical family Rapateaceae. *Plant Biology* 3: 569-576.
- Diefendorf, A.F., K.E. Mueller, S.L. Wing, P.L. Koch y K.H. Freeman. 2010. Global patterns in leaf 13C discrimination and implications for studies of past and future climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 5738-5743.
- Domingues, T.F., L.A. Martinelli y J.R. Ehleringer. 2007. Ecophysiological traits of plant functional groups in forest and pasture ecosystems from eastern Amazonia, Brazil. *Plant Ecology* 193: 101-112.
- Ehleringer, J.R. y T.A. Cooper. 1988. Correlations between carbon isotope ratio and microhabitat in desert plants. *Oecologia* 76: 562-566.
- Ehleringer, J.R., Z.F. Lin, C.B. Field, G.C. Sun y C.Y. Kuo. 1987. Leaf carbon isotope ratios of plants from a subtropical monsoon forest. *Oecologia* 72: 109-114.
- Fariña, J.M., S. Salazar, K.P. Wallen, J.D. Witman y J.C. Ellis. 2003. Nutrient exchanges between marine and terrestrial ecosystems: the case of the Galapagos sea lion *Zalophus wollebaecki*. *Journal of Animal Ecology* 72: 873-887.
- Fortini, L.B., S.S. Mulkey, D.J. Zarin, S.S. Vasconcelos y C. jr. de Carvalho. 2003. Drought constrains on leaf exchange by *Miconia ciliata* (Melastomataceae) in the understory of an eastern Amazonian regrowth forest stand. *American Journal of Botany* 90: 1064-1070.
- Franks P.J. y G.D. Farquhar. 1999. A relationship between humidity response, growth form and photosynthetic operating point in C₃ plants. *Plant, Cell and Environment* 22: 1337-1349.
- Goldstein, G., F. Rada, P. Rundel, A. Azócar, y A. Orozco. 1989. Gas exchange and water relations of evergreen and deciduous tropical savanna trees. *Annales des Sciences Forestières* 46 (supp): 448-453.

- 18- González, C., L.M. Dupont, H. Behling, y G. Wefer. 2008. Neotropical vegetation response to rapid climate changes during the last glacial: Palynological evidence from the Cariaco Basin. *Quaternary Research* 69: 217-230.
- 19- Gottsberger, R.A. 2002. Productivity of a tropical montane forest in Panama. Doctoral thesis. University of Wien, Germany.
- 20-Grein, M., A. Toth-Nebelsick y V. Wilde. 2010. Carbon isotope composition of middle Eocene leaves from the Messel Pit, Germany. *Paleodiversity* 3: 1-7.
- 21- Griffiths, H. y A.C. Smith. 1983. Photosynthetic pathways in the Bromeliaceae of Trinidad: relations between life-forms, habitat preference and the occurrence of CAM. *Oecologia* 60: 176-184.
- 22-Harlow, B.A., J.D. Marshall y A.P. Robinson. 2006. A multi-species comparison of $\delta^{13}\text{C}$ from whole wood, extractive-free wood and holocellulose. *Tree Physiology* 26: 767-774.
- 23-Johnson, G.N., F.J. Rumsey, A.D. Headley y E. Sheffield. 2000. Adaptation to extreme low light in the fern *Trichomanes speciosum*. *New Phytologist* 148: 423-431.
- 24-Kao, W-Y. 1997. Contribution of *Miscanthus transmorrisonensis* to soil organic carbon in a mountain grassland: estimated from stable carbon isotope ratio. *Botanical Bulletin of Academic Sinica* 38: 45-48.
- 25-Keserauskis, M.M. 2007. Trophic status of a small mammal assemblage on cape canaveral air force station with an emphasis on *Peromyscus polionotus niveiventris* (Southeastern beach mouse). Thesis of Master of Science. University of Central Florida, Orlando, Florida, USA.
- 26-Klink, C.A. y C. A. Joly. 1989. Identification and distribution of C_3 and C_4 grasses in open and shaded habitats in São Paulo State, Brazil. *Biotropica* 21: 30-34.
- 27-Körner, C., G.D. Farquhar y S.C. Wong. 1991. Carbon isotope discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends. *Oecologia* 88: 30-40.
- 28-Körner, C., G.D. Farquhar y Z. Roksandi. 1998. A global survey of carbon isotope discrimination in plants from high altitude. *Oecologia* 74: 623-632.
- 29-Lenza de Oliveira, E. 2005. Fenología, demografía foliar e características foliares de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito no Distrito Federal e suas relações com as condições climáticas. Tese (Doutorado) Universidad de Brasília, Brazil.
- 30-Lüttge, U., M. Haridasan, G.W. Fernandes, E.A. de Mattos, P. Trimborn, A.C. Franco, L.S. Caldas y H. Zeigler. 1998. Photosynthesis of mistletoes in relation to their hosts at various sites in tropical Brazil. *Trees* 12: 167-174
- 31-Magnusson, W.E., M. Carmozina de Araújo, R. Cintra, A.P. Lima, L.A. Martinelli, T.M. Sanaïotti, H.L. Vasconcelos y R.L. Victoria. 1999. Contributions of C_3 and C_4 plants to higher levels in an Amazonian savanna. *Oecologia* 119: 91-96.
- 32-Manea, A. y M.R. Leishman. 2011. Competitive interactions between native and invasive exotic plant species are altered under elevated carbon dioxide. *Oecologia* 165: 735-744.
- 33-Martin, C.E. 1994. Physiological ecology of the Bromeliaceae. *The Botanical Review* 60:1-82.
- 34-McWilliams, E.L. 1970. Comparative rates of dark CO_2 uptake and acidification in the Bromeliaceae, Orchidaceae, and Euphorbiaceae. *Botanical Gazette* 131: 285-290.
- 35-Medina, E., E. Olivares, M. Diaz y N. van der Merwe. 1986. Metabolismo ácido de Crassulaceas en bosques húmedos tropicales. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 27: 56-67.
- 36-Medina, E., L.A. Martinelli, E. Barbosa y R.L. Victoria. 1999. Natural abundance of $\delta^{13}\text{C}$ in tropical grasses from the INPA, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia, herbarium. *Revista Brasileira de Botânica* 22: 43-51.
- 37-Miranda, A.C., H.S. Miranda, J. Lloyd, J. Grace, R.F. Francey, J.A. Mcintyre, P. Meir, P. Riggan, R. Lockwood y J. Brass. 1997. Fluxes of carbon, water and energy over Brazilian cerrado: an analysis using eddy covariance and stable isotopes. *Plant, Cell and Environment* 20: 315-328.
- 38-Moré de Lima, C. 2008. Dinâmica de vegetação e inferências climáticas no quaternário Tardio na região de Ilha de Marajó (PA), empregando os isótopos do carbono (^{12}C , ^{13}C , ^{14}C) da matéria orgânica de solos e sedimentos. Tese Mestrado. Universidades de São Paulo, Brazil.
- 39-Nadkarni, N.M., M.C. Merwin y J. Nieder. 2001. Forest canopies, plant diversity. *Encyclopedia of Biodiversity* 3: 27-40.
- 40-Nava, A.D., I. Ramírez-Ramírez, C.B. Peña-Valdivia, G. Díaz-Villaseñor y V.A. González-Hernández. 2009. Características del intercambio de gases en hojas de guayabo (*Psidium guajaba* L.). *Revista Chapingo Serie Horticultura* 15: 119-126.

- 41-Ocampo, G. y F. Almeda. 2013. Do Melastomataceae perform CAM photosynthesis? A survey of neotropical species using carbon isotope ratios. *Journal of Tropical Ecology* 29: 265-269.
- 42-Oelze, O.M., J.S Head, M.M. Robbins, M. Richards y C. Boesch. 2013. Niche differentiation and dietary seasonality among sympatric gorillas and chimpanzees in Loango National Park (Gabon) revealed by stable isotope analysis. *Journal of Human Evolution* 64: 1-12.
- 43-Peixoto, M. de M. 2007. Variações sazonais no metabolismo de carbono e relações hídricas em espécies lenhosas do cerrado de diferentes grupos funcionais. Tese (Mestre), Universidade de Brasília, Brazil.
- 44-Peterson, P.M., K. Romaschenko y G. Johnson. 2010. A classification of the Chloridoideae (Poaceae) based on multi-gene phylogenetic trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55: 580-598.
- 45-Pierce, S., K. Winter y H. Griffiths. 2002. Carbon isotope ratio and the extent of daily CAM use by Bromeliaceae. *New Phytologist* 156: 75-83.
- 46-Ramirez, N. y A. Herrera. Reproductive efficiency and photosynthetic pathway in seed plants. (en proceso de publicacion).
- 47-Reinert, F.C., A.M. Russo y L.O. Salles. 2003. The evolution of CAM in the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Biological Journal of Linnean Society* 80: 261-268.
- 48-Renard, D., J.J. Birk, B. Glaser, J. Iriarte, G. Grisard, J. Karl y D. McKey. 2012. Origin of mound-field landscapes: a multi-proxy approach combining contemporary vegetation, carbon stable isotope and phytoliths. *Plant soil* 351: 337-353.
- 49-Rossatto, D.R., W.A. Hoffmann, L. de C. Ramos-Silva, M. Haridasan, L.S.L. Sternberg y A.C. Franco. 2013. Seasonal variation in leaf traits between congeneric savanna and forest trees in Central Brazil: Implications for forest expansion into savanna. *Trees* 27:1139-1150.
- 50-Sanaïotti, T.M. 1996. The woody flora and soils of seven Brazilian Amazonian dry savanna areas. PhD thesis. University of Stirling, Scotland
- 51-Sanaïotti, T.M., L.A., Martinelli, R.L. Victoria, S.E. Trumbore y P.B. Camargo. 2002. Past Vegetation Changes in Amazon Savannas Determined Using Carbon Isotopes of Soil Organic Matter. *Biotropica* 34: 2-16.
- 52-Sage, R.F. 2003. The evolution of C₄ photosynthesis. *New Phytologist* 161: 341-370.
- 53-Shankla, N., H. Ziegler, O.P. Vyas, W. Stichler y P. Ziegler. 1975. Eco-physiological studies on Indian Arid Zone Plants. *Oecologia* 21: 123-129.
- 54-Silva, L.C.R., M.A. Giorgis, M. Anand, L. Enrico, N. Pérez-Harguindeguy, V. Falczuk, L.L. Tieszen y M. Cabido. 2001. Evidence of shift in C₄ species range in central Argentina during the late holocene. *Plant Soil* 349: 261-279.
- 55-Silvera, K., L.S. Santiago, J.C. Cushman y K. Winter. 2010. The incidence of crassulacean acid metabolism in Orchidaceae derived from carbon isotope ratios: a checklist of the flora of Panama and Costa Rica. *Botanical Journal of the Linnean Society* 163: 194-222.
- 56-Sternberg, L.D.S.L., S.S. Mulkey y S.J. Wright. 1989. Ecological interpretation of leaf carbon isotope ratios: influence of respired carbon dioxide. *Ecology* 70: 1317-1324.
- 57-Szarek, S.R. y I.P. Ting. 1977. The occurrence of Crassulacean acid metabolism among plants. *Photosynthetica* 11: 330-342.
- 58-Szpak, P., C.D. White, F. J. Longstaffe, J.F. Millaire y V.F. Vásquez-Sánchez. 2013. Carbon and nitrogen isotopic survey of Northern Peruvian Plants: Baselines for paleodietary and paleoecological studies. *Plos One* 8(1): e53763. doi:10.1371/journal.pone0053763
- 59-Taylor, S.H., S.P. Hulme, M. Rees, B.S. Ripley, F.I. Woodward y C.P. Osborne. 2010. Ecophysiological traits in C₃ and C₄ grasses: a phylogenetically controlled screening experiment. *New Phytologist* 185: 780-791.
- 60-Teixeira, L.M. 2011. Variáveis ecofisiológicas do tronco como indicadores de sustentabilidade da floresta tropical manejada seletivamente. Tese (Doutorado) Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas, Brasil.
- 61-von Fisher, J.C. y L.L. Tieszen. 1995. Carbon isotope characterization of vegetation and soil organic matter in subtropical forest in Luquillo, Puerto Rico. *Biotropica* 27: 138-148.
- 62-Wang, R.Z. 2005. C₃ and C₄ photosynthetic pathways and life form types for native species from agro-forestry region, Northeastern China. *Photosynthetica* 43: 535-549.
- 63-Watkins Jr., J.E., P.W. Rundel y C.L. Cardelús. 2007. The influence of life form on carbon and nitrogen relationships in tropical rainforest ferns. *Oecologia* 153: 225-232.

- 64-Wester, S., G. Mendieta-Leiva, L. Nauheimer, W. Wanek, H. Kreft y G. Zotz. 2011. Physiological diversity and biogeography of vascular epiphytes at Rio Changuinola, Panama. *Flora* 206: 66-79.
- 65-Wolf, B.O. y C. Martínez del Río. 2003. How important are columnar cacti as sources of water and nutrients for desert consumers? A review. *Isotopes in Environmental and Health Studies* 39: 53-67.
- 66-Ziegler, H. 1995. Deuterium content in organic material of hosts and their parasites. In E. D. Schulze and M. M. Caldwell [eds.], *Ecophysiology of Photosynthesis*, 393-408. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Germany
- 67-Zeigler, H., K.H. Batanouny, N. Sankhla, O.P. Vyas y W. Stichler. 1981. The photosynthetic pathway types of some desert plants from India, Saudi Arabia, Egypt, and Iraq. 1981. *Oecologia* 48: 93-99.
- 68-Zotz, G. 2004. How prevalent is crassulacean acid metabolism among vascular epiphytes? *Oecologia* 138: 184-192.