

# ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN DE ÁREAS DE SABANA MONTANA EN LA ALTA GUAYANA VENEZOLANA

## VEGETATION STRUCTURE IN AREAS OF MONTANE SAVANNAH IN THE VENEZUELAN GRAN SABANA PLATEAU

*Nelson Ramírez*

Instituto de Biología Experimental, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela.

### RESUMEN

La estructura de la vegetación fue evaluada en tres diferentes áreas de sabanas montanas al norte de la Gran Sabana, Estado Bolívar, Venezuela. El estudio se realizó en sabanas de colina, sabanas planas y en el área perturbada (originada por perturbación edáfica), esta última agrupó parches de sabana con perturbación edáfica variable. La disposición vertical, disposición horizontal, especialización a áreas particulares de sabana y la abundancia de las especies fueron los atributos evaluados de la estructura de vegetación. El número de especies que crecen preferentemente en distintas áreas de sabana varía estadísticamente entre áreas de sabana. La fracción de especies que crece solo en la sabana plana y sabana de colina es menor a la fracción de especies que crecen preferentemente en la sabana perturbada. El número de áreas de sabanas en las cuales están presentes las especies relativas a la forma de vida muestra que las especies arbustivas, frutices y lianas tienden a ocurrir en uno o dos de las áreas de sabana. Aproximadamente un tercio de las hierbas perennes crecen en cada una de las tres áreas de sabana y más del 50% de las hierbas anuales crecen en una sola área de sabana. Por otra parte, plantas con disposición regular y contagiosa ocurren en un mayor número promedio de áreas de sabana que las especies con disposición al azar. Un total de cuatro estratos verticales del área reproductiva ocupada por las especies de plantas fueron estadísticamente establecidos en la vegetación de sabana: A(1.01-1.86m), B(0.49-1.01), C(0.25-0.49) y D(0-0.25). La proporción y número de especies por estrato decrece con el incremento en la altura: a menor altura un mayor número de especies disponen su follaje reproductivo que a mayor altura. La mayoría de las especies de la sabana tienen una distribución agregada, seguida de la distribución al azar y solo una especie se distribuye en forma regular para el total de las especies estudiadas. La distribución horizontal de las especies de plantas está asociada al tipo de sabana: la mayoría de las especies tienen una distribución agregada en todas las áreas de sabana, aunque en las áreas de sabanas de colina y planas, la segunda categoría más importante está representada por especies con disposición regular, y en la sabana perturbada fue la disposición al azar. Además la disposición horizontal de las áreas de sabana varía de áreas particulares a la comunidad. Estos resultados son discutidos con relación a la abundancia de las especies de plantas y las características de la vegetación de sabana en la planicie de la Gran Sabana.

### SUMMARY

Vegetation structure was evaluated in three savanna areas with different slope located to north of the Gran Sabana Plateau, Bolívar State, Venezuela. The study areas were flat savanna, slope savanna and disturbed savanna, which grouped patches with variable edaphic disturbances. Vegetation structure was evaluated according vertical distribution, horizontal distribution, plant species abundance, and plant species specialization to particular types of savanna. Plant species number growing preferentially in different areas of savanna varies statistically. The proportion of plant species in flat and slope savanna alone respectively was lower than the proportion of plant species in disturbed areas alone. The number of savanna areas where occur plant species relative to life form showed that shrubs, suffruticoses, and lianas tend to occur in one or two savanna areas. Approximately one third of perennial herbs growth in each one of the three savanna areas and more than 50% of annual herbs growth in only one of the savanna areas. According to horizontal distribution, the average number of savanna areas where growth plant species was higher for plant species with regular and clumped distribution than plant species distributed at random. Four strata of the vertical distribution of reproductive structures were established statistically using multivariate methods: A(1.01-1.86m), B(0.49-1.01), C(0.25-0.49) and D(0-0.25). The number of plant species per stratum decreased with the increment in height: more plant species have their reproductive at the lowest heights than at highest heights. Most of the plant species have clumped distribution, followed by random distribution and only one plant species is distributed regularly in the total area studied. The horizontal distribution of plant species is associated with the savanna type: most of the plant species have clumped distribution in all savanna areas, however, in flat and slope savanna, regular distribution was the second most abundant category; and random distribution in the disturbed savanna. Plant species distribution also changes from particular areas of savanna to the community. These results are discussed with relation to the abundance of plant species and the characteristics of savanna vegetation in the Gran Sabana Plateau.

**Palabras clave:** Estructura de la vegetación, sabana, disposición, especialización de habitat, formas de vida, Venezuela

**Key Words:** Vegetation structure, savanna, vertical disposition, horizontal disposition, habitat specialization, Life form, Venezuela.

### INTRODUCCIÓN

La vegetación de sabana ocupa una extensa área en Sur América, la cual incluye la vegetación de

cerrado (Sarmiento y Monasterio 1975, Medina 1980). En general, la fisonomía de la vegetación de sabana varía desde pastizales hasta formaciones boscosas (Sarmiento & Monasterio 1975, Coutinho

1978, Eiten 1994) con una gran diversidad de plantas debido a variaciones climáticas y tipos de suelo (Ratter *et al.* 1996). En Venezuela, la vegetación de sabana incluye una importante extensión en el centro y sur del país y ha sido objeto de numerosas investigaciones (Velásquez 1965, Walter 1969, Foldats y Rutkis 1965, 1969, San José y Fariñas 1971, 1983, 1991, Blydenstein 1962, San José *et al.* 1978, Sánchez 1987, Borges y Wikander 1994, Ramírez 2003, Ramírez, Dezzeo y Chacón 2007).

La Gran Sabana ha sido considerada como una de las principales regiones de sabana tropical en América del Sur (Sarmiento y Monasterio 1975). El clima de la región previo a 5.000-6.000 años antes del presente era árido o semiárido, con predominio de gramíneas, y que el clima húmedo actual ha permanecido relativamente constante durante los últimos 1.000-1.500 años antes del presente (Rull, 1991). La existencia de áreas de sabana con plantas especializadas o endémicas sugiere un origen antiguo, no antropogénico, de ciertos tipos de sabanas en la Gran Sabana (Huber, 1995). Parece ser que el núcleo original de sabanas en la región era muy reducido, y que su expansión ha sido consecuencia del incremento del impacto humano después de la ocupación de la región por parte de los indígenas Pemón (Huber, 1990). En la actualidad, la expansión de la sabana a expensas del bosque original es evidenciada por la presencia de extensas superficies de sabanas gramíneas, helechales y matorrales con restos de grandes árboles muertos y quemados. En este contexto, el fuego representa el factor desencadenante de la transformación de bosques en sabanas en la región, pero que el proceso de sabanización en sí es un proceso intrínseco, relacionado con condiciones químicas limitantes de los suelos (Ramírez, Dezzeo y Chacón 2007), que permiten un enraizamiento muy superficial de las plantas y causan baja estabilidad y resiliencia en la vegetación, incrementando su vulnerabilidad ante el fuego (Fölster, 1986; Dezzeo, 1990).

Las sabanas abiertas están ampliamente distribuidas a lo largo de la Gran Sabana y se caracterizan por la ausencia casi total de elementos leñosos, lo cual ha sido considerado como la mayor diferencia entre esas sabanas y las

sabanas estacionales de las tierras bajas (Huber, 1986). Las características fisonómicas y florísticas generales de las sabanas abiertas fueron descritas por Huber (1986; 1994; 1995). A pesar de las numerosas investigaciones realizadas, estudios sobre la estructura de la vegetación y la existencia de especificidad de hábitats por parte de las especies de plantas pueden contribuir al conocimiento de la vegetación de sabana. Las especies tienden a evolucionar a la diferenciación de hábitats, lo cual permite a muchas especies coexistir en una comunidad (Whittaker 1965). De hecho, la diversidad de especies puede ser causada y mantenida por la diversidad de hábitats (Shmida y Wilson 1985). De aquí la necesidad de evaluar en forma comparativa la especificidad de ambientes por parte de las especies de plantas.

Otro aspecto poco explorado en la vegetación de sabana es la disposición vertical y horizontal de las especies. La caracterización de la disposición horizontal y vertical de las especies de sabana puede contribuir al entendimiento de la organización de este tipo de vegetación. La presencia de franjas verticales representa el acomodo de las especies en el espacio vertical lo cual contribuye con la riqueza de especies (Horn 1974). Además, los patrones de disposición vertical y horizontal pueden ser dependientes y variar de acuerdo al tipo de hábitat (Brunig, 1983), lo cual representan atributos relacionados con la riqueza de especies, heterogeneidad ambiental y la estructura de la vegetación.

Aún cuando las sabanas abiertas son las que están mas ampliamente distribuidas en la Gran Sabana, particularmente en el sector norte, información detallada sobre las características ecológicas de este tipo de comunidad es limitada (Ramírez Dezzeo y Chacón 2007). De acuerdo a lo anterior, el objetivo principal de este trabajo fue caracterizar la estructura de áreas de sabanas abiertas en el norte de la Gran Sabana con topografías y grado de perturbación variable. Específicamente, este trabajo evalúa las características estructurales de la vegetación por tipos de ambientes, los cuales difieren de acuerdo a su topografía, suelos que varían en cuanto a la proporción de partículas pedregosas y de acuerdo a su abundancia de las especies (Ramírez Dezzeo y Chacón 2007).

Además analiza la especialización de las especies de plantas a ambientes particulares de la sabana, así como con relación a la forma de vida de las plantas.

## MÉTODOS

**Área de estudio.** Esta investigación fue realizada en la altiplanicie de la Gran Sabana, ubicada en el Parque Nacional Canaima, al sureste de Venezuela. Esa región forma parte de la cuenca alta del Río Caroní, y está localizada a una altitud que varía entre 800-1.500 m.s.n.m. El material parental consiste en areniscas cuarcitas del Grupo Roraima, un ensamblaje de Formaciones Precámbricas con edades radiométricas que varían entre 1.600-1.700 millones de años (Schubert et al., 1986).

La Gran Sabana pertenece a la Provincia Guayana Central de la Región Guayana (Huber, 1994), y su vegetación potencial ha sido definida como bosque montano siempreverde (Huber, 1995). Como resultado de la degradación de los bosques, la cobertura vegetal actual en la región se presenta como un mosaico complejo compuesto de diferentes tipos de vegetación, entre los cuales dominan la sabana y la vegetación arbustiva, mientras que los bosques se presentan en su mayor parte como fragmentos dispersos, limitados en extensión (Fölster, 1992; Dezzeo, 1994).

El área específica de estudio esta ubicada en el sector norte de la Gran Sabana, aproximadamente a 32 km al oeste del Fuerte Luepa, a una altitud cercana a 1.200 m s.n.m. El clima es biestacional húmedo con un periodo seco de tres meses, durante el cual la precipitación mensual es inferior a 100 mm (Ramírez et al., 1988). La precipitación media interanual varía entre 1.815 y 3.400 mm, y la temperatura presenta poca variabilidad durante el año, entre 19,9 y 21,4 °C.

El estudio se realizó en cinco áreas de sabana ubicadas en los alrededores de la Estación Científica de Parupa. En su aspecto general, la vegetación de sabana en esas áreas está representada por un único y aparente estrato graminoide. Los suelos son extremadamente pobres en nutrientes y poco profundos, los cuales

no muestran diferencias importantes en cuanto a su composición química entre cuatro áreas examinadas; la principal diferencia entre los suelos estudiados estuvo relacionada con el tamaño de las partículas (Ramírez Dezzeo y Chacón 2007). Las áreas de sabana escogidas abarcaron una superficie aproximada de tres hectáreas cada una, con características generales diferentes entre sí, a fin de evaluar tanta heterogeneidad como fuera posible. Las características de las sabanas estudiadas son las siguientes:

- 1- Sabana Torón: sabana de colina, situada cercana al desvío hacia Torón, en la vía Fuerte Luepa-Kavanayén. Esta sabana se caracteriza por su relieve inclinado, sustrato pedregoso y cierto grado de perturbación antrópica, que incluye movimientos de tierra. Además, es notoria la presencia de algunas especies herbáceas y arbustivas de los arbustales.
- 2- Sabana Liworiwo: sabana de colina, situada cercana al desvío a Liworiwo, en la vía Fuerte Luepa- Kavanayén. Esta sabana se caracteriza por su relieve en loma, con mayor pendiente que la sabana de Torón, sustrato pedregoso y perturbación básicamente por quemas. Además, esta área de sabana se caracteriza por presentar un notable espaciamiento entre las plantas que la conforman.
- 3- Sabana Aeropuerto: sabana situada en los alrededores del aeropuerto de la Estación Científica de Parupa. Esta sabana se caracteriza por su apariencia natural, relieve plano, sustrato arenoso y cobertura densa.
- 4- Sabana Misión: sabana situada cerca de las ruinas de la antigua Misión, en la vía Fuerte Luepa-Kavanayén. Esta sabana ha estado sometida a quemas periódicas y se caracteriza por presentar un relieve plano y por estar asociada a muchas áreas con movimientos de tierra.
- 5- Área perturbada: bajo esta denominación se agrupan los pequeños parches que presentaron evidente perturbación edáfica causada por movimientos de tierra (huecos, cavidades o montículos de diferentes tamaños), y que se encontraron dispersos en las cuatro áreas de sabana antes mencionadas. En esos parches destacan arbustos sobre el paisaje de sabana uniestrata. Posteriormente las cinco áreas de sabana fueron agrupadas en tres categorías: sabana plana, sabana de colina y sabana perturbada.

**Análisis de la vegetación.** Formas de Vida. Las formas de vida de las plantas fueron establecidas de acuerdo a Ramírez, Dezzeo y Chacón (2007) basado en el hábito, longevidad, lignificación, altura y tipo de ramificación: hierbas anuales, hierbas perennes, frútices (caracterizados por su condición herbácea-leñosa o semileñosa), arbustos (plantas con tallos leñosos y ramificados en la base, de dos a cuatro metros de alto) y trepadoras o rastreras (caracterizadas por trepar sobre las especies herbáceas). Además las especies fueron clasificadas de acuerdo al largo del ciclo de vida en corto (hierbas anuales) y largo (especies perennes (ver Ramírez, Dezzeo y Chacón 2007 para más detalles).

**Abundancia de las Especies.** En cada una de las áreas de estudio, la abundancia de las especies se determinó cuantificando el número de individuos por especie en 25 parcelas de un metro cuadrado cada una (Ramírez, Dezzeo & Chacón 2007). Dichas parcelas fueron seleccionadas al azar y se demarcaron en forma circular, a fin de reducir el efecto borde de parcelas cuadradas (Kershaw, 1975). En el área perturbada las parcelas fueron seleccionadas intencionalmente, debido a que esa área agrupó los parches perturbados que estaban presentes en cada una de las cuatro áreas de sabana uniestrata consideradas. En cada área de estudio se determinó el número total de especies y el número total de individuos.

**Distribución vertical.** El arreglo vertical o estratificación de las especies fue analizado de acuerdo al área vertical en la cual se distribuyen las estructuras reproductivas de las especies de plantas, de aquí que los criterios de capas o bandas representan el espacio aéreo vertical reproductivo de las especies. Este criterio define un estrato como una franja de especies cuyas copas varían en altura entre ciertos límites (Richards, 1952). La deleitación de franjas horizontales corresponde con la definición de estratificación de especies, agregación de las alturas de especies en estado maduro independientemente de su presencia (i.e. Sawyer y Lindsey 1971). La disposición vertical del espacio reproductivo de cada especie de plantas fue establecida midiendo la altura del espacio aéreo reproductivo de 5 a 10 individuos durante el periodo de floración de cada especie de planta. En

el caso de los helechos, fue considerado el espacio vertical reproductivo de las frondes. El espacio reproductivo fue medido en su altura inferior y altura superior, entre las cuales se distribuye verticalmente el follaje reproductivo de las especies (Ramírez *et al.* 1988). Estas medidas fueron realizadas usando una vara con cinta métrica incorporada con una altura de tres metros.

La metodología empleada para establecer los estratos de la vegetación fue la utilizada por Ramírez (2003). Para cada especie se determinó la altura mínima, altura máxima y el promedio de todas las medidas máximas y mínimas. La afinidad espacial del área reproductiva ocupada por las especies de plantas fue inicialmente establecida por un análisis de agrupamiento, usando el método de Ward, cuyas distancias de unión de los grupos es expresada como distancias Euclidianas (StatSoft, 2001). Las especies clasificadas en grupos por este método, fueron nuevamente evaluadas por un análisis discriminante (StatSoft, 2001) para establecer si los grupos previamente establecidos diferían estadísticamente. Posteriormente, se realizó un análisis de varianza entre niveles de altura, usando los valores limítrofes entre franjas de altura establecidas, es decir, valores superiores de un nivel y los valores inferiores de inmediato nivel superior fueron considerados como variables de una categoría, esto para cada grupo de datos vecinos entre niveles de altura. Este último análisis permite verificar si las áreas limítrofes entre franjas de altura representan límites estadísticamente distintos.

**Distribución horizontal.** La disposición horizontal de las especies fue estimada en cada área de sabana y para la comunidad. El método utilizado para determinar el arreglo horizontal de las especies fue el cociente varianza/media ( $S^2/X$ ), estimado en base a la frecuencia promedio observada en las parcelas y su varianza asociada. Si el cociente ( $S^2/X$ ) era igual a 1 ( $S^2=X$ ) entonces las especies se disponen al azar; un cociente menor que 1 ( $S^2<X$ ) indica una disposición regular o uniforme, y un cociente mayor que 1 ( $S^2>X$ ) indica una disposición contagiosa o agregada. Los valores del cociente  $S^2/X$  fueron sometidos a la prueba de significancia en la que se compara la diferencia entre el cociente varianza-media observado y esperado (Blackman 1942).

**Distribución de las especies en áreas de sabana.**

Cada especie de planta fue asociada a uno o más tipos de sabana de acuerdo a su presencia. Posteriormente, usando la prueba de Chi cuadrado se determinó si existía relación entre diferentes áreas de sabanas y el número de áreas de sabanas en las cuales estaban presentes las especies de plantas. De forma similar se determinó si existía relación entre diferentes formas de vida y el número de áreas de sabana en las cuales estaban presentes las especies de plantas. La especificidad de hábitats de las especies de plantas también fue establecida como el número de hábitat en donde ocurre cada especie de planta relacionado a la forma de vida, largo del ciclo de vida, disposición horizontal y niveles de altura.

**Estadística.** Para establecer el grado de dependencia y la interacción entre las variables (forma de vida, hábitat, disposición horizontal, disposición vertical y número de áreas de sabana donde crecen las especies) fue usado un análisis de frecuencias log-lineal de dos factores (StatSoft 2001). Los valores de interacción fueron estimados para cada par de variables. La prueba de dependencia de forma de vida con relación a la disposición horizontal, disposición vertical y número de áreas de sabana donde crecen las especies no fueron realizadas debido a que más del 20% de las celdas tenían valores de frecuencias esperadas bajos o valores de cero (Maruscuilo y Levin, 1983). En el caso de la comparación entre disposición vertical y disposición horizontal fue excluida la disposición regular, esto con la finalidad de ajustar la distribución de los datos a los requerimientos de la prueba estadística. 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 (Lagendre y Lagendre 1983). La variación en el número de especies con disposición al azar, contagiosa y regular en cada tipo de sabana con relación al número de especies con estos mismos atributos en la comunidad fue establecida

comparando cada par de valores observados con los valores esperados con iguales expectativas, usando la prueba de Chi cuadrado (Sokal y Rohlf., 1998).

La especialización de las especies de plantas a cada tipo de ambiente relativo a: tipo de sabana (o número de ambientes donde crecen las especies), forma de vida, largo del ciclo de vida, disposición horizontal y niveles de altura fue establecido comparando los valores promedios del número de áreas en las cuales ocurrían las especies, usando un análisis de varianza de una sola vía. Los valores fueron transformados previo al análisis por la raíz cuadrada de 1+ el valor del dato. La abundancia de las especies fue comparada entre formas de vida, largo del ciclo de vida, disposición horizontal y niveles de altura respectivamente. El número de individuos presentes en 125 m<sup>2</sup> censados relativo a cada categoría fue transformado previo al análisis estadístico por la raíz cuadrada del valor de abundancia. La abundancia de las especies de plantas por unidad de área presentes en las tres áreas de sabana relativa a la disposición horizontal y niveles de altura de las especies fueron comparados usando una ANOVA de dos vías (Sokal & Rohlf, 1998). En este caso, los datos fueron transformados previo a los análisis usando la transformación raíz cuadrada de 1 + el valor de abundancia. En todos los análisis de varianza fueron realizados la comparación de medias por en análisis a posteriori (LSD).

**RESULTADOS**

La información acerca distribución horizontal y distribución vertical de las especies de plantas están en el Anexo I, el cual incluye los valores máximos, mínimos y promedios de altura donde cada especie de planta distribuyen su follaje reproductivo, así como la disposición horizontal de cada especie de planta en cada uno de los tres tipos de ambiente de sabana montana.

**Estratificación de la vegetación.** Un total de cuatro estratos del área reproductiva ocupada por las especies de plantas fueron establecidos por el análisis de agrupamiento. Los resultados del análisis discriminante confirmaron la clasificación del análisis de agrupamiento, donde el 100% de las

especies fueron clasificados correctamente. Mas aun, el análisis discriminante resultó estadísticamente significativo ( $F_{(9,243)} = 54.48$ ;  $P < 0.000000$ ), y todas las distancias de Mahalanobis entre estratos verticales resultaron

estadísticamente diferentes (Tabla 1). Ambos resultados indican que las especies tienden a formar grupos en lo relativo al espacio vertical donde disponen su follaje reproductivo.

**Tabla 1.** Distancias de Mahalanobis entre los niveles de altura de las especies clasificadas por el análisis de agrupamiento (variable dependiente) y las variables independientes (altura promedio, altura máxima y altura mínima para cada especie). Distancias cuadráticas de Mahalanobis (diagonal superior), valores de  $F_{(3,100)}$  y probabilidad asociada (diagonal inferior) entre niveles de altura de la vegetación de sabana de la Gran Sabana.

|              | Nivel de Altura (m) |                 |                 |              |
|--------------|---------------------|-----------------|-----------------|--------------|
|              | D(0-0.25)           | C(0.25-0.49)    | B(0.49-1.01)    | A(1.01-1.86) |
| D(0-0.25)    | --                  | 3.19            | 20.71           | 122.79       |
| C(0.25-0.49) | 16.97(0.00000)      | --              | 7.64            | 87.35        |
| B(0.49-1.01) | 99.90(0.00000)      | 31.02(0.00000)  | --              | 45.04        |
| A(1.01-1.86) | 348.04(0.00000)     | 223.13(0.00000) | 109.70(0.00000) | --           |

La verificación de los límites entre las franjas de altura también resultaron estadísticamente diferentes ( $F_{(4,207)} = 387.53$ ,  $P = 0$ ). Los valores limítrofes entre las franjas de altura establecidas, es decir, valores superiores de un nivel y los valores inferiores de inmediato nivel superior representan en promedio niveles estadísticamente diferentes con relación a las otras franjas de altura (Tabla 2). Los valores promedios calculados con las medidas máximas y mínimas de las especies pertenecientes a el nivel superior (A) e inferior (D)

respectivamente representan valores inferiores o superiores de los que pueden tener algunas especies en estos estratos. Por ejemplo, en el estrato superior (A) el máximo valor de altura fue de 300 cm para *Vismia guianensis* y en el estrato inferior (D), la mínima altura fue cero, a nivel del suelo para el helecho *Trichomanes cellulolum* (Anexo 1). Estos valores son mayores o menores que los respectivos valores promedios (Tabla 2). De acuerdo a lo anterior, el límite inferior del perfil debe ser cero y el límite superior debe ser 300 cm.

**Tabla 2.** Valores promedio de niveles de altura contiguos (en centímetros) y desviación estándar (DS) estimados con los valores máximos y mínimos entre niveles de altura. Todas las comparaciones a posteriori resultaron estadísticamente significativas a  $P < 0.000000$  en el análisis a posteriori.

| Niveles de Altura       | X ± DS          |
|-------------------------|-----------------|
| A(superior)             | 185.83 ± 46.21* |
| A(inferior)-B(superior) | 100.69 ± 15.77  |
| B(inferior)-C(superior) | 48.61 ± 13.34   |
| C(inferior)-D(superior) | 24.56 ± 9.42    |
| D(inferior)             | 12.89 ± 5.72*   |

\* valores promedios calculados con las medidas máximas y mínimas de las especies pertenecientes a el nivel superior y al nivel inferior respectivamente.

**Forma de vida y niveles de altura.** La proporción y número de especies por estrato decrece con el incremento en la altura: a menor altura un mayor número de especies disponen su follaje reproductivo que a mayor altura (Tabla 3). Variaciones en este patrón fueron encontradas para algunas formas de vida. La mayoría de los arbustos están distribuidos en el cuarto intervalo o franja de altura y la mayoría de las lianas tienen su follaje

reproductivo en el tercer nivel de altura (Tabla 3). En contraste, la mayoría de las especies herbáceas son mas frecuentes en el nivel mas bajo, la cual decrece con la altura (Tabla 3). Los frutices son mas abundantes en el segundo nivel de altura, aunque también ocurren en una proporción importante en el primer y tercer nivel (Tabla 3).

**Hábitat y niveles de altura.** La distribución

vertical de las especies de plantas no está estadísticamente asociada al tipo de ambiente de sabana ( $\chi^2 = 8.12$ ,  $gl = 6$ , n.s.). Este análisis de frecuencia permite señalar que el número de especies decrece ligeramente con el incremento en

la altura en la sabana plana y perturbada (Tabla 4). El contraste, la sabana de colina exhibió una distribución de especies por altura en la cual el 50% distribuyen su follaje reproductivo en la segunda franja de altura (Tabla 4).

**Tabla 3.** Número y porcentaje de especies por formas de vida relativo al número de sabanas en las cuales ocurrían las especies, distribución horizontal y distribución vertical de las especies.

| Atributos de la Vegetación    | Forma de Vida |               |                 |                       |                      | Total N(%) |
|-------------------------------|---------------|---------------|-----------------|-----------------------|----------------------|------------|
|                               | Arbustos N(%) | Frutices N(%) | Trepadoras N(%) | Hierbas perennes N(%) | Hierbas anuales N(%) |            |
| <b>Número de Sabanas</b>      |               |               |                 |                       |                      |            |
| 1                             | 10(76.92)     | 14(82.35)     | 5(100.00)       | 18(42.86)             | 16(55.17)            | 63(59.43)  |
| 2                             | 3(23.08)      | 2(11.76)      | 0(0.00)         | 10(23.81)             | 9(31.03)             | 24(22.64)  |
| 3                             | 0(0.00)       | 1(5.88)       | 0(0.00)         | 14(33.33)             | 4(13.79)             | 19(17.92)  |
| <b>Disposición Horizontal</b> |               |               |                 |                       |                      |            |
| Azar                          | 7(53.85)      | 12(70.59)     | 3(60.00)        | 14(33.33)             | 10(34.48)            | 46(43.40)  |
| Agregada                      | 6(46.15)      | 5(29.41)      | 2(40.00)        | 28(66.67)             | 16(55.17)            | 57(53.77)  |
| Regular                       | 0(0.00)       | 0(0.00)       | 0(0.00)         | 0(0.00)               | 3(10.34)             | 3(2.83)    |
| <b>Niveles de Altura (m)</b>  |               |               |                 |                       |                      |            |
| D(0-0.25)                     | 0(0.00)       | 5(29.41)      | 0(0.00)         | 18(42.86)             | 19(65.52)            | 42(39.62)  |
| C(0.25-0.49)                  | 0(0.00)       | 7(41.18)      | 1(20.00)        | 15(35.71)             | 5(17.24)             | 28(26.42)  |
| B(0.49-1.01)                  | 3(23.08)      | 5(29.41)      | 4(80.00)        | 8(19.05)              | 4(13.79)             | 24(22.64)  |
| A(1.01-1.86)                  | 10(76.92)     | 0(0.00)       | 0(0.00)         | 1(2.38)               | 1(3.45)              | 12(11.32)  |

**Tabla 4.** Número y frecuencia de especies por área de sabana relativo al tipo de disposición horizontal y distribución vertical del follaje reproductivo. El número total de especies es mayor al reportado para el área estudiada debido a que algunas especies de plantas están presentes en más de un área de sabana.

| Atributo de la Vegetación     | Tipo de sabana |             |                 |
|-------------------------------|----------------|-------------|-----------------|
|                               | Plana N(%)     | Colina N(%) | Perturbada N(%) |
| <b>Disposición Horizontal</b> |                |             |                 |
| Azar                          | 5(7.94)        | 2(6.25)     | 35(47.95)       |
| Contagiosa                    | 33(52.38)+     | 18(56.25)   | 37(50.68)       |
| Regular                       | 25(39.68)-     | 12(37.50)   | 1(1.37)         |
| <b>Niveles de Altura (m)</b>  |                |             |                 |
| D(0-0.25)                     | 33(52.38)      | 9(28.13)    | 27(36.99)       |
| C(0.25-0.49)                  | 18(28.57)      | 16(50.00)   | 18(24.66)       |
| B(0.49-1.01)                  | 9(14.29)       | 6(18.75)    | 16(21.92)       |
| A(1.01-1.86)                  | 3(4.76)        | 1(3.13)     | 12(16.44)       |

+ y - = indican residuales positivos y negativos estadísticamente significativos a  $P < 0.01$ .

**Distribución horizontal.** La mayoría de las especies tienen una distribución agregada, seguida de la distribución al azar y solo una especie se distribuye en forma regular para el total de las especies estudiadas (Tabla 3). Una situación

similar fue encontrada para hierbas anuales y perennes (Tabla 3). Por el contrario, frutices, arbustos y lianas presentaron una mayor proporción de especies con disposición al azar. Entre estas formas de vida, el número y la

proporción de arbustos con disposición agregada es similar a los valores reportados para los arbustos con disposición al azar (Tabla 3).

**Hábitat y distribución horizontal.** La distribución horizontal de las especies de plantas esta significativamente asociado al tipo de sabana ( $2 = 51.31$ ,  $gl = 4$ ,  $P < 0.000000$ ). Aunque la mayoría de las especies tienen una distribución agregada en todas las áreas de sabana (Tabla 4), en la sabana perturbada un alto porcentaje de especies tienen también distribución al azar (Tabla 4). En contraste, en las áreas de sabanas de colina y planas, la segunda categoría más importante está representada por especies con disposición regular (Tabla 4). El análisis de residuales permite destacar que la disposición contagiosa está significativamente asociada con las especies de la sabana plana, y que el alto número de especies con disposición regular en esta área de sabana es un evento inusual o no esperado (residual negativo).

La relación entre la disposición horizontal de las

especies en áreas particulares de sabana y en el total de la comunidad de sabana de la Gran Sabana está en tabla 5. En general el número de especies con disposición contagiosa incrementa desde áreas particulares de sabana con relación al total de la comunidad, sin embargo, estos cambios no son estadísticamente significativos (Tabla 5). En el caso de las especies con disposición al azar, el número de especies incrementa de las áreas de sabana plana y sabana de colina a la comunidad respectivamente, aunque este incremento fue solo estadísticamente significativo para la comparación sabana plana-comunidad de sabana (Tabla 5). La proporción de especies con disposición al azar fue mayor en el área de sabana perturbada que en la comunidad de sabana, pero esta diferencia no fue estadísticamente significativa (Tabla 5). El número de especies con disposición regular decrece significativamente desde las áreas de sabana plana y sabana de colina a la comunidad (Tabla 5). En la sabana perturbada no fueron observados cambios significativos en el número de especies con disposición regular con relación a la comunidad (Tabla 5).

Tabla 5. Variación en la disposición horizontal de las especies entre áreas de sabana y la comunidad. Resultados estadísticos de las comparaciones entre frecuencias observadas y una distribución homogénea para cada caso.

|                                       | Disposición horizontal |                     |                  |
|---------------------------------------|------------------------|---------------------|------------------|
|                                       | Azar<br>N (%)          | Contagiosa<br>N (%) | Regular<br>N (%) |
| Sabana plana                          | 2(3.33)                | 33(55.00)           | 25(41.67)        |
| Comunidad                             | 17(28.33)              | 40(66.67)           | 3(5.00)          |
| Estadístico: $gl = 1$ , $\chi^2$ (P=) | 6.89(0.0087)           | 0.35 (n.s.)         | 10.22(0.0014)    |
| Sabana de Colina                      | 1(3.13)                | 18(56.25)           | 13(40.63)        |
| Comunidad                             | 6(18.75)               | 26(81.25)           | 0(0.00)          |
| Estadístico: $gl = 1$ , $\chi^2$ (P=) | 1.93 (n.s.)            | 0.76(n.s.)          | 8.55(0.0035)     |
| Sabana perturbada                     | 36(47.37)              | 40(52.63)           | 0(0.00)          |
| Comunidad                             | 26(34.21)              | 47(61.84)           | 3(3.95)          |
| Estadístico: $gl = 1$ , $\chi^2$ (P=) | 0.81(n.s.)             | 0.28(n.s.)          | 1.88 (n.s.)      |

**Distribución horizontal y niveles de altura.** La distribución vertical y niveles de altura de las especies no están estadísticamente asociados ( $2 = 0.46$ ,  $gl = 3$ , n.s.). En este análisis estadístico, para el cual fue excluida la disposición regular, la independencia entre ambas variables puede ser

visualizada en el patrón decreciente en el número de especies y valores similares de frecuencias por clases de altura desde menores a mayores niveles de altura, tanto para especies con disposición al azar como agregada (Tabla 6).



**Tabla 6.** Número y frecuencia de 106 especies de plantas de acuerdo a la distribución horizontal y disposición vertical.

|                       | Distribución horizontal |                  |                 |
|-----------------------|-------------------------|------------------|-----------------|
|                       | Azar<br>N(%)            | Agregada<br>N(%) | Regular<br>N(%) |
| Niveles de Altura (m) |                         |                  |                 |
| D (0-0.25)            | 18(39.1)                | 22(38.6)         | 2(66.7)         |
| C(0.25-0.49)          | 11(23.9)                | 16(28.1)         | 1(33.3)         |
| B(0.49-1.01)          | 12(26.1)                | 12(21.1)         | 0(0.0)          |
| A(1.01-1.86)          | 5(10.9)                 | 7(12.3)          | 0(0.0)          |

**La abundancia de las especies.** El número promedio de plantas presentes en 125 m<sup>2</sup> varía significativamente de acuerdo a la forma de vida y disposición horizontal de las especies (Tabla 7). En el primer caso, las hierbas perennes tienen un valor promedio estadísticamente mayor que las otras formas de vida (Tabla 7). En el segundo caso,

plantas con una disposición contagiosa mostraron un valor promedio de abundancia estadísticamente mayor que las otras formas de disposición horizontal (Tabla 7). La abundancia de las especies no difirió estadísticamente de acuerdo al largo del ciclo de vida ni de acuerdo a niveles de altura (Tabla 7).

**Tabla 7.** Valores promedios y resultados estadísticos de la abundancia de las especies de plantas registradas en 125 metros cuadrados relativo a la forma de vida, disposición horizontal y disposición vertical.

|                               | Número de plantas en 125m <sup>2</sup><br>X(DS)* |
|-------------------------------|--|
| <b>Forma de vida</b>          |  |
| Arbustos                      | 3.00(3.27) <sup>a</sup>                          |
| Trepadoras                    | 2.20(2.17) <sup>b</sup>                          |
| Frutices                      | 4.76(10.44) <sup>c</sup>                         |
| Hierbas perennes              | 61.19(98.41) <sup>a,b,c,d</sup>                  |
| Hierbas anuales               | 18.83(57.75) <sup>d</sup>                        |
| Estadístico                   | F <sub>(4,101)</sub> = 5.71 (P=0.000348)         |
| <b>Largo ciclo de vida</b>    |  |
| Largo                         | 35.14(77.93)                                     |
| Corto                         | 18.66(57.80)                                     |
| Estadístico                   | F <sub>(1,104)</sub> = 1.31 (n.s.)               |
| <b>Disposición horizontal</b> |  |
| Azar                          | 1.11(0.43) <sup>a</sup>                          |
| Contagiosa                    | 55.91(92.78) <sup>a,b</sup>                      |
| Regular                       | 3.00(1.00) <sup>b</sup>                          |
| Estadístico                   | F <sub>(2,103)</sub> = 21.66 (P= 0.000000)       |
| <b>Niveles de altura (m)</b>  |  |
| D(0-0.25)                     | 33.61(64.81)                                     |
| C(0.25-0.49)                  | 37.25(61.69)                                     |
| B(0.49-1.01)                  | 28.45(108.94)                                    |
| A(1.01-1.86)                  | 9.08(22.76)                                      |
| Estadístico                   | F <sub>(3,102)</sub> = 1.04 (n.s.)               |

\* Igual superíndices indica diferencias estadísticamente significativas en el análisis a posteriori: P< 0.02 entre formas de vidas; P< 0.000000 entre tipos de disposición horizontal.

La abundancia de las especies varía estadísticamente de acuerdo al tipo de sabana y la disposición horizontal de las especies (Tabla 8). Es decir, la interacción entre disposición horizontal y el tipo de sabana producen variaciones estadísticamente significativas en la abundancia de las especies. Los componentes usados en este

modelo tienen efectos diferentes. Los resultados de la interacción tipo de sabana-disposición horizontal muestran que el número promedio de plantas por unidad de área es mayor para plantas dispuestas azarosamente seguidas por plantas dispuestas contagiosamente en la sabana de colina. En las áreas de sabana plana y sabana perturbada

los mayores valores de abundancia por especie de planta fueron encontrados para especies con disposición contagiosa (Tabla 8).

La abundancia de las especies no varía estadísticamente de acuerdo al tipo de sabana y

niveles de altura (Tabla 8). Sin embargo, destaca que en la sabana plana las especies más abundantes están distribuidas en el tercer nivel de altura, en contraste, la mayor abundancia en las áreas de sabana de colina y perturbada están en el primer nivel de altura (Tabla 8).

**Tabla 8.** Valores promedios del número de plantas presentes en cada tipo de sabana y resultados de los análisis de varianza de dos vías relativo al tipo de disposición horizontal y distribución vertical del follaje reproductivo respectivamente

| Atributo de la Vegetación          | Tipo de sabana                  |                                   |                                    |
|------------------------------------|---------------------------------|-----------------------------------|------------------------------------|
|                                    | Plana/m <sup>2</sup><br>X(DS)   | Colina/m <sup>2</sup><br>X(DS)    | Perturbada/m <sup>2</sup><br>X(DS) |
| <b>Disposición Horizontal</b>      |                                 |                                   |                                    |
| Azar                               | 0.67(1.27) <sup>e</sup>         | 5.74(5.51) <sup>a,e,f,g,h,i</sup> | 0.07(0.09) <sup>ab,c,d</sup>       |
| Contagiosa                         | 2.51(3.44) <sup>d,i,k,n,p</sup> | 2.47(2.93) <sup>c,j,m,o</sup>     | 1.13(3.06) <sup>b,h,l,o,p</sup>    |
| Regular                            | 0.05(0.11) <sup>g,l,m,n</sup>   | 0.04(0.02) <sup>f,j,k</sup>       | 0.88(-)                            |
| $F_{(4,159)} = 2.54$ (P= 0.041696) |                                 |                                   |                                    |
| <b>Niveles de Altura (m)</b>       |                                 |                                   |                                    |
| D(0-0.25)                          | 1.32(2.46)                      | 2.17(3.02)                        | 1.16(3.48)                         |
| C(0.25-0.49)                       | 1.22(1.89)                      | 1.54(2.60)                        | 0.26(0.35)                         |
| B(0.49-1.01)                       | 2.11(5.11)                      | 1.71(3.89)                        | 0.49(1.31)                         |
| A(1.01-1.86)                       | 1.00(1.68)                      | 1.84(-)                           | 0.10(0.09)                         |
| $F_{(6,156)} = 0.23$ (n.s.)        |                                 |                                   |                                    |

Superíndices iguales indican diferencias estadísticamente significativas en el análisis a posteriori (P < 0.046702)

**Especialización a hábitats de las especies de plantas.** La relación entre el tipo de sabana y el número de áreas de sabana donde crecen las especies es estadísticamente significativa ( $gl=4$ ,  $\chi^2 = 15.11$ , P=0.004474).

En general, el porcentaje de especies que crecen preferentemente en distintas áreas de sabana varía entre áreas de sabana (Tabla 9). La fracción de especies que crece solo en la sabana plana y sabana de colina es menor a la fracción de especies que crecen preferentemente en la sabana perturbada (Tabla 9). En el caso de la sabana plana, la proporción de especies que crecen en uno dos y tres áreas de sabana es similar (Tabla 9). El número promedio de tipos de sabanas donde crecen las especies corrobora los valores de frecuencia donde el número promedio de áreas de sabana donde crecen las especies es significativamente mayor para la sabana de colina comparado con las áreas de sabana plana y perturbada (Tabla 10). Por el contrario, la fracción de especies que crecen en los tres tipos de sabanas es mayor en la sabana de colina (Tabla 9); es decir que más de la mitad de las especies presentes en la sabana de colina están presentes en todas las áreas de sabana.

**Especialización y los atributos de la vegetación .**

El número de áreas de sabanas en los cuales están presentes las especies relativas a la forma de vida muestra que las especies arbustivas, frutices y lianas tienden a ocurrir en uno o dos de las áreas de sabana (Tabla 3). El número de áreas de sabana donde crecen las especies herbáceas decrece desde uno a tres áreas de sabana. Las hierbas anuales que crecen en una sola área de sabana son superior al 50%. Aproximadamente un tercio de las hierbas perennes crecen en las tres áreas de sabana (Tabla 3), lo cual representa el mayor valor observado en esta categoría. El número promedio de sabanas donde crecen las especies de plantas relativo a la forma de vida fue estadísticamente mayor para las hierbas perennes comparada con los arbustos, frutices y trepadoras. En este caso el promedio de áreas de sabana donde crecen las hierbas perennes no difiere de las hierbas anuales en el análisis a posteriori (Tabla 10). El número promedio de áreas de sabana donde crecen las especies relativo al largo del ciclo de vida de las plantas no difiere entre plantas de vida corta y plantas de vida larga (Tabla 10).

**Tabla 9.** Relación entre tipo de sabana y el número de sabanas donde ocurren las especies de plantas.

| Número de sabanas | Tipo de sabana |                |                    |
|-------------------|----------------|----------------|--------------------|
|                   | Plana<br>N(%)  | Colina<br>N(%) | Perturbada<br>N(%) |
| 1                 | 21(33.33)      | 8(25.00)       | 33(45.21)          |
| 2                 | 24(38.10)      | 5(15.63)       | 23(31.51)          |
| 3                 | 18(28.57)      | 19(59.38)      | 17(23.29)          |

**Tabla 10.** Valores promedios y resultados estadísticos del número de tipos de sabanas donde crecen las especies relativo a la forma de vida, largo del ciclo de vida, disposición horizontal y disposición vertical.

|                               | Número de áreas de sabana<br>X(DS)* |
|-------------------------------|-------------------------------------|
| <b>Tipo de Sabana</b>         |                                     |
| Plana                         | 1.95(0.79) <sup>a</sup>             |
| Colina                        | 2.34(0.86) <sup>a,b</sup>           |
| Perturbada                    | 1.78(0.80) <sup>b</sup>             |
| Estadístico                   | $F_{(2,165)} = 5.06$ (P=0.007376)   |
| <b>Forma de vida</b>          |                                     |
| Arbustos                      | 1.23(0.44) <sup>a</sup>             |
| Trepadoras                    | 1.00(0.00) <sup>b</sup>             |
| Frutices                      | 1.23(0.56) <sup>c</sup>             |
| Hierbas perennes              | 1.90(0.88) <sup>a,b,c</sup>         |
| Hierbas anuales               | 1.58(0.73)                          |
| Estadístico                   | $F_{(4,101)} = 4.52$ (P=0.002098)   |
| <b>Largo ciclo de vida</b>    |                                     |
| Largo                         | 1.59(0.79)                          |
| Corto                         | 1.55(0.74)                          |
| Estadístico                   | $F_{(1,104)} = 0.53$ (n.s.)         |
| <b>Disposición horizontal</b> |                                     |
| Azar                          | 1.06(0.32) <sup>a,b</sup>           |
| Contagiosa                    | 1.98(0.81) <sup>a</sup>             |
| Regular                       | 2.00(0.00) <sup>b</sup>             |
| Estadístico                   | $F_{(2,103)} = 28.69$ (P= 0.000000) |
| <b>Niveles de altura (m)</b>  |                                     |
| D(0-0.25)                     | 1.62(0.76)                          |
| C(0.25-0.49)                  | 1.86(0.93)                          |
| B(0.49-1.01)                  | 1.33(0.56)                          |
| A(1.01-1.86)                  | 1.33(0.65)                          |
| Estadístico                   | $F_{(3,102)} = 2.39$ (n.s.)         |

\* Igual superíndices indica diferencias estadísticamente significativas en el análisis a posteriori:  $P < 0.036777$  entre tipos de sabana,  $P < 0.00977$  entre formas de vidas;  $P < 0.00866$  entre tipos de disposición horizontal.

Con relación a la disposición horizontal de las especies; plantas con disposición regular y contagiosa ocurren en un mayor número promedio de áreas de sabana que las especies con disposición al azar (Tabla 10). El número promedio de áreas de sabana donde crecen las especies de plantas no varía estadísticamente de acuerdo a los niveles de altura (Tabla 10).

## DISCUSIÓN

La estructura de la vegetación de sabana montana en la planicie de la Gran Sabana muestra

variaciones de acuerdo a las características específicas de cada uno de los ambientes examinados en el presente estudio. En este contexto, la heterogeneidad de ambientes de sabana dada por la topografía y grado de perturbación edáfica influyen la estructura de la vegetación en términos de disposición espacial, especificidad de ambiente y abundancia de las especies.

**Especialización a hábitats.** Uno de los factores que determina el número de especies en una comunidad es la heterogeneidad de la comunidad y

la consecuente especialización de las especies a hábitats particulares (Ramírez, 2003). La especialización a hábitats significa que una especie se desarrolla mejor en un determinado parche de una localidad (Bazzaz, 1991). La especialización a determinados hábitats por parte de las especies de plantas debe ser evaluada con relación a la presencia de las especies en muchos de los hábitats, número de especies especializadas a determinado hábitat y el tipo de hábitat. La mayor proporción de especies que crecen preferentemente en áreas particulares de sabana indica que estos hábitats tienen características particulares que promueven la especialización: mayor especialización en la sabana perturbada, menor especialización en la sabana de colina y niveles de especialización similares para las especies de la sabana plana.

La frecuencia de especies por forma de vida mostró tendencias diferentes con relación al número de áreas de sabanas donde crecen las especies para el cual el número y porcentaje de arbustos, hierbas anuales y frutices decrecen desde uno a tres hábitats. El patrón decreciente en el número de hábitats ocupados por cada forma de vida, así como la totalidad de especies trepadoras asociadas solo a un tipo de sabana, indica la tendencia de estas formas de vida a la especialización, resultado que concuerda con un análisis similar en los Altos Llanos Venezolanos (Ramírez, 2003) y otro estudio en un bosque deciduo secundario (López y Ramírez en prensa). En contraste, las hierbas perennes mostraron un patrón diferente, donde un tercio de estas especies están presentes en cada uno de los tres tipos de sabanas. Los menores niveles de especialización por parte de las hierbas perennes también están relacionados con el mayor número de individuos de esta forma de vida en las áreas de sabana montana. Además, los menores niveles de especialización también podrían estar influenciadas por la eficiencia reproductiva de las especies. Las hierbas perennes mostraron los mayores valores promedios de eficiencia reproductiva en la comunidad de sabana (Ramírez, 2005). La menor especialización a áreas de sabana por parte de las hierbas perennes es también corroborado por el mayor número promedio de áreas de sabanas ocupadas por esta forma de vida. Este patrón indica que una alta proporción de

hierbas perennes no tienen preferencia por áreas de sabanas específicas con implicaciones sobre la especialización de las especies de plantas a áreas específicas de sabana. Por otra parte, este patrón sugiere que estas hierbas perennes comunes a las tres áreas de sabana representan el conjunto de especies que conforman la matriz de especies comunes en los diferentes ambientes de sabana de la comunidad de sabana de la Gran Sabana.

Además de lo señalado, la sabana perturbada con la menor frecuencia de hierbas perennes y alta frecuencia de hierbas anuales (Ramírez, Dezzio y Chacón, 2007) mostró la mayor especificidad de las especies en cuanto al promedio de áreas de sabana donde crecen. El área de sabana perturbada representa un hábitat con perturbaciones del suelo, que promueven la abundancia de especies de vida corta especializadas a estas condiciones (Ramírez, 2003). De hecho, las perturbaciones juegan un papel importante en estructurar el mosaico de parches en las comunidades (King, 1977; Grubb 1977; Pickett, 1980; Tilman, 1982). En contraste, las áreas de sabanas en colina exhibieron el mayor promedio de áreas de sabanas donde crecen las especies de plantas, lo que sugiere un menor nivel de especialización en las especies que crecen en este tipo de sabana. Otro factor relacionado con la especialización es la disposición horizontal de las especies. Las plantas con disposición al azar mostraron un mayor nivel de especialización, lo cual sugiere que lo azaroso de su disposición horizontal puede responder a factores de selectividad de hábitats por parte de estas especies de plantas.

**Disposición horizontal.** La distribución horizontal de las especies puede depender de muchos factores como topografía, tipo de suelo, entre otros (Bourgeron, 1983). A nivel de la comunidad de sabana de la Gran sabana, la mayoría de las especies tienen una distribución agregada, seguida por especies con distribución al azar y solo tres especies presentaron distribución regular. La alta proporción de especies con distribución agregada en la sabana montana coincide con lo reportado para muchas especies de plantas (Hubbell, 1979, Sakai y Oden 1983, San José *et al.* 1991, Durigan *et al.* 2002), inclusive para especies estudiadas en áreas de sabanas de tierras bajas (San

José *et al.* 1991, Ramírez, 2003). Una disposición contagiosa ha sido asociada con patrones de dispersión y regeneración a corta distancia que favorece la disposición agregada de los individuos de la población y también con la distribución agregada de los recursos (Ricklefs y Miller, 2000).

En el presente estudio, la disposición horizontal de las especies también está relacionada con la abundancia de las especies, así como también la abundancia de las especies está afectada por la interacción entre el tipo de sabana-disposición horizontal. La mayor abundancia de las especies con disposición agregada muestra que altos valores de abundancia promueven disposición contagiosa, en contraste, especies con disposición al azar están asociados con bajos valores de abundancia. Sin embargo, este patrón varía de acuerdo al ambiente de sabana. En áreas de sabana plana y sabana perturbada, las especies más abundantes tienen una disposición contagiosa. En contraste, los más altos valores de abundancia están asociados a especies con disposición al azar en el área de sabana de colina. Las dos tendencias opuestas en la disposición horizontal para especies con altos valores de abundancia evidencian la importancia del tipo de ambiente de sabana en determinar la disposición horizontal de las especies.

Por otra parte, la alta proporción de especies con disposición al azar en el área de sabana perturbada está primariamente asociada con la forma de vida de las especies y al tipo de ambiente de sabana. La distribución al azar de especies fruticasas y arbustivas, las formas de vida más abundante en el área de sabana perturbada, en la cual la disposición al azar es la más frecuente. La distribución horizontal de los parches perturbados, probablemente al azar, determina la distribución al azar de algunas especies asociadas a estas áreas de perturbación edáfica. Por el contrario, la proporción de especies pertenecientes a cada tipo de disposición horizontal es similar entre la sabana plana y la sabana de colina. Esta última comparación y las variaciones observadas para las áreas de sabanas perturbadas, sugieren que la distribución de frecuencia de las especies con diferentes tipos de disposición horizontal es similar entre áreas de sabana plana y sabana de

colina y que la perturbación edáfica parece influenciar variaciones en el patrón de disposición horizontal observado en las áreas de sabana plana y sabana de colina.

La comparación en la disposición de las especies en áreas particulares y en la muestra total de la comunidad permite destacar que las especies de plantas varían en su disposición horizontal entre hábitats y de acuerdo a la escala. El número de especies con disposición al azar incrementa desde áreas particulares de sabana a la comunidad, excepto para el caso de la sabana perturbada, lo cual refuerza la idea que la disposición al azar de muchas de las especies puede estar influenciado por la posible disposición azarosa de los parches con perturbación edáfica. El número de especies con disposición contagiosa solo varía ligeramente cuando es considerada a nivel del paisaje de la vegetación de sabana de la Gran Sabana. Por el contrario, la proporción de especies con disposición regular disminuye desde áreas de sabana a la comunidad, lo cual ilustra que la disposición regular de las especies representa una forma de arreglo horizontal que ocurre en áreas particulares a una escala local, probablemente relacionado con los patrones de dispersión de semillas y regeneración de las especies. Por el contrario, la alta frecuencia de especies con disposición regular a nivel de áreas particulares y la baja frecuencia de especies con arreglo regular a nivel de la comunidad indican que la disposición regular solo es importante a pequeña escala, a nivel de áreas particulares. La disposición horizontal en áreas particulares puede ser relacionado con la interacción de las especies, mientras que la disposición a nivel de la comunidad puede ser relacionado con variables ambientales como topografía y perturbación edáfica. Las variaciones en la disposición horizontal entre áreas particulares y la comunidad de sabana ilustra la heterogeneidad de condiciones ambientales que modulan la disposición espacial de las especies a diferentes escalas en la comunidad de sabana de la Gran Sabana.

**Estratificación .** La definición de sabanas abiertas indica que este tipo de vegetación consiste de un estrato herbáceo más o menos continuo, formado principalmente por hierbas perennes

graminiformes de 1.0 a 1.5 m de altura (Huber, 1994). En el presente estudio se estableció que en la sabana montana dominada por especies herbáceas existen cuatro franjas verticales en las cuales se distribuyen las estructuras reproductivas de las especies de plantas. La distribución del número de especies decrece con el incremento en la altura en la sabana montana, lo cual concuerda con una evaluación similar en la sabana de los Altos Llanos Centrales Venezolanos (Ramírez, 2003). Sin embargo, esta última está representada por un mosaico de hábitats que incluye bosques y áreas perturbadas. La distribución decreciente en el número de especies con la altura en áreas de sabanas fisonómicamente contrastantes probablemente está relacionada con la condición de hábitats predominantemente abiertos, donde las plantas herbáceas no están limitadas lumínicamente. Además, ambas comunidades de sabana están dominadas por especies herbáceas (Ramírez 2003, Ramírez, Dezzio y Chacón, 2007). En muchos estudios se considera que la forma de vida de las especies representan una medida aproximada de la ubicación de las especies en el perfil vertical de la vegetación (i. e. Hussain *et al.* 1994, Parker y Brown, 2000), lo cual concuerda con los resultados obtenidos para la vegetación de la comunidad de sabana montana estudiada. Los arbustos están distribuidos a mayores alturas y las especies herbáceas están preferentemente distribuidas por debajo de 1.0m. Además, la estratificación de la vegetación está asociada con el tipo de sabana. Brunig (1983) señala que el número de posibles estratos aumenta con la altura del bosque y la riqueza de especies, lo cual concuerda con la mayor riqueza de especies en la sabana perturbada (Ramírez, Dezzio y Chacón, 2007). La presencia de un estrato superior está principalmente relacionada con el área perturbada, en la cual crecen la mayoría de las especies arbustivas, especies principalmente colonizadoras (Ramírez, Dezzio y Chacón, 2007). De acuerdo a lo anterior, el cuarto nivel de altura en la sabana montana está principalmente relacionado con la alteración del hábitat, que promueve la colonización de especies con características de hábito diferente a las especies propias de la sabana gramíneas. Estos resultados destacan que la estratificación de la vegetación puede ser considerada como un atributo inherente al tipo de

sabana. La combinación de las formas de vida y su relación con el tipo de sabana contribuyen al establecimiento de estratos en áreas particulares de sabana y en la comunidad.

El origen de la estratificación involucra la interacción de muchos factores (Smith, 1973). La estratificación depende de factores ambientales y biológicos, incluyendo competencia inter- e intra-específica (Bourgeron, 1983). Entre los factores ambientales puede ser considerada la variación presente en los tipos de sabanas, los cuales se diferencian por el número de estratos y la abundancia de especies en cada uno de ellos, así como la relación entre la distribución horizontal y vertical. En primer lugar destaca que la sabana en pendiente tiene el mayor número de especies en el segundo nivel de altura, lo cual contrasta con las sabanas plana y perturbada donde el mayor número de especies distribuyen su follaje reproductivo en el primer nivel de altura. Esta diferencia puede estar asociada a que el número de especies anuales en la sabana de colina es mucho menor que en los otros tipos de sabana (Ramírez, Dezzio y Chacón, 2007), unido a que las hierbas anuales ocupan principalmente el primer nivel de altura. Por otra parte, Brunig (1983) indica que los patrones de arquitectura vertical, horizontal y sus variaciones son interdependientes y están afectadas por los mismos factores y procesos. Además, Bourgeron (1983) indica que la organización vertical y horizontal de las especies facilita la coexistencia de alto número de especies. Sin embargo, la distribución horizontal y la distribución vertical son independientes para la comunidad de sabana montana, lo cual contrasta con los resultados encontrados en la vegetación de los Altos Llanos Centrales Venezolanos (Ramírez, 2003). El patrón decreciente en el número de especies con la altura para todas las formas de disposición horizontal explica la independencia de ambas variables en la sabana montana de la Gran Sabana, lo que probablemente puede estar asociado a la menor complejidad de la vegetación de la sabana montana.

La coexistencia de árboles y gramíneas es explicada por la estructura de la sabana típica, en la cual la competencia por recursos es reducida por la diferenciación en la distribución de las raíces en el

suelo (Medina, 2002). Análogamente, la caracterización estadística de estratos o franjas de las estructuras reproductivas establecidos en el presente trabajo, sugiere como en el caso de las sabana de los Altos Llanos Centrales Venezolanos (Ramírez, 2003), que los estratos están definidos, entre otros, por aspectos relacionados con la reproducción de las plantas que involucra interacciones de la vegetación con polinizadores y dispersores de semillas. Los polinizadores y dispersores pueden estar organizados verticalmente, atributo considerado como un mecanismo que incrementa la especificidad y evita competencia entre especies de plantas (Smith, 1973, Ramírez, 1993). En otras palabras, las franjas verticales proveen vías de desplazamiento para depredadores, polinizadores y dispersores (Smith 1973), lo cual también parece ocurrir en la vegetación de sabana abierta, a pesar de la corta distancia entre niveles de altura.

### Conclusiones

La vegetación de sabana en el sector norte de la Gran Sabana se caracteriza por una alta proporción de especies específicas a hábitats particulares y una alta proporción de especies tienen una disposición

horizontal agregada y al azar. Por otra parte, la vegetación de sabana distribuye su follaje reproductivo en cuatro niveles de altura o estratos, los cuales son descritos con base a criterios estadísticos. La abundancia de las especies mostró diferencias significativas de acuerdo a la forma de vida de las especies y disposición horizontal. Altos valores de abundancia están asociados con disposición contagiosa y bajos valores de abundancia están asociados con disposición al azar a nivel de la comunidad de sabana. Sin embargo, la relación de abundancia y disposición horizontal varía de acuerdo la topografía y grado de perturbación del área de sabana.

### AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por FUNDACITE GUAYANA. Agradecemos a Alfredo Lezama y Gabriel Picón de la Autoridad Gran Sabana, CVG, y a todo el personal de la Estación Científica de Parupa, en especial a la Ing. Milagros Marqués y a Rubén Machuca. A las siguientes autoridades en la sistemática por su cortesía en la identificación de los especímenes botánicos: M. Ramia, P. E. Berry, R. Kral, G. Carnevali, J. J. Wurdack, G. Morillo, C. Sastre, C. M. Taylor, W. R. Anderson, V. Badillo, C. E. Benitez de Rojas, P. J. Maas, S. Nozawa y J. Grande.

---

### LITERATURA CITADA

---

*Bazzaz, F. A.*

1991. Habitat selection in plants. *Amer. Nat.* 137: 116-130.

*Blackman, G. E.*

1942. Statistical and ecological studies in the distribution of species in plant communities. I. Dispersion as a factor in the study of changes in plant population. *Ann. Missouri Bot. Gard.* N.S.G. 351-370.

*Blydenstein, J.*

1962. La sabana de *Trachypogon* del Alto Llano. *Bol. Soc. Venezol. Cienc. Nat.* 102: 139-206.

*Borges, F. y T. Wikander.*

1994. Estudio de la población de especies

leñosas en la Estación Biológica de los Llanos y de la influencia de algunas especies en el proceso. *Bol. Soc. Venezol. Cienc. Nat.* 148: 457-476.

*Bourgeron, P. S.*

1983. Spatial aspects of vegetation structure. in: F. B. Goley (ed.). *Tropical rain forest ecosystems: structure and function.* Elsevier Scientific, Amsterdam. Pp. 29-47.

*Brunig, E. F.*

1983. Vegetation structure and growth. in: F. B. Goley (de.). *Tropical rain forest ecosystems: structure and function.* Elsevier Scientific, Amsterdam. Pp. 49-75.

- Coutinho, L. M.*  
1978. O conceito de cerrado. *Rev. Brasileira Bot.* 1: 17-23.
- Dezseo, N.*  
1990. Bodeneigenschaften und Nährstoffvorratsentwicklung in autchthon degradierenden Wäldern SO-Venezuelas. *Göttinger Beiträge zur Land- und Forstwirtschaft in den Tropen und Subtropen*, Heft 53. Erich Goltze GmbH & Co.KG. 104 p.
- Dezseo, N.*  
1994. Introducción. En: Ecología de la altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana). I. Investigaciones sobre la dinámica bosque-sabana en el sector S-E: Subcuencas de los Ríos Yuruaní, Arabopó y Alto Kukenán (N. Dezseo ed.). *Scientia Guianae* 4: 1-4.
- Durigan, G., D. L. Lopez-Nishikawa, E. Rocha, E. R. Da Silva, F. M. Pulitano, L. B. Regalado, M. A. Carvalhaes, P. A. Paranguá y E. L. Ranieri.*  
2002. Caracteriçãõ de dois estratos da vegetaçãõ em uma área de cerrado no Municipio de Brotas, SP, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 16: 251-262.
- Eiten, G.*  
1994. Vegetaçãõ do Cerrado. In: M. N. Pinto (de.). *Cerrado, Caracterizaçãõ, Ocupaçãõ e Perspectivas*. Editora Universidade de Brasília, Brasília. Pp. 17-73.
- Foldats, E. y E. Rutkis.*  
1965. Influencia mecánica del suelo sobre la fisonomía de algunas sabanas del Llano Venezolano. *Bol. Soc. Venezol. Cienc. Nat.* 108: 355-392.
- Foldats, E. y E. Rutkis.*  
1969. Suelo y agua como factores determinantes en la selección de algunas especies de árboles que en forma aislada acompañan nuestros pastizales. *Bol. Soc. Venezol. Cienc. Nat.* 115/116: 9-30
- Fölster, H.*  
1986. Forest-savanna dynamics and desertification processes in the Gran Sabana. *Interciencia* 11: 311-316.
- Fölster, H.*  
1992. Holocene autochthonous forest degradation in southeast Venezuela. In: Goldammer, J. G. (ed.), *Tropical forests in transition*, pp. 25-44. Birkhäuser-Verlag, Berlin, Germany.
- Grubb, P. J.*  
1977. The maintenance of species richness in plant community: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52: 107-145.
- Horn, H. S.*  
1974. The ecology of secondary succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 25-37.
- Hubbell, S. P.*  
1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1303.
- Huber, O.*  
1986. La vegetación de la cuenca del Río Caroní. *Interciencia* 11: 301-310.
- Huber, O.*  
1994. Sabanas y herbazales de la Gran Sabana. En: Ecología de la altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana). I. Investigaciones sobre la dinámica bosque-sabana en el sector S-E: Subcuencas de los Ríos Yuruaní, Arabopó y Alto Kukenán (N. Dezseo ed.). *Scientia Guianae* 4: 106-115.
- Huber, O.*  
1995. Vegetation. En: Steyermark, J. A., Berry, P. & Holst, B. (eds.), *Flora of the Venezuelan Guayana*, Volume 1. Introduction. Missouri Botanical Garden. USA. 97-160 pp.
- Husaain, F., M. Ahmed, G. Shaheen y M. J. Durrant.*  
1994. Phytosociology of the vanishing tropical deciduous forest in district Swawi, Pakistan. II. Ordination. *Pakistan J. Bot.* 26: 149-160.



- Kershaw, K. A.*  
1975. *Quantitative and dynamic plant ecology*. William Clowes & Sons, Limited, London. 308 pp.
- Legendre, L. y P. Legendre*  
1983. *Numerical ecology*. Elsevier. Amsterdam. 419 pp.
- Maruscuilo, L. A. y J. R. Levin.*  
1983. *Multivariate statistics in the social sciences*. Books/Cole, Monterrey, California. 703 pp.
- Medina, E.*  
1980. Ecology of tropical American Savanna: an Ecophysiological approach. in: *Human Ecology in Savanna Environments*. D. R. Harris (ed.). Academic Press Inc. London, Ltd. 297-319 pp.
- Medina E.*  
2002. Tropical savanna. in; *The Earth system: Biological and ecological dimensions of global environmental change*, H. M. Mooney & J. G. Canadell (eds.). *Eccyclopedia of Global Environmental Change*, T. Munn Editor-in-Chief. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, 586-592pp.
- Parker, G. G. y M. J. Brown,*  
2000. Forest canopy stratification - is it useful? *Am. Nat.* 155: 473-484.
- Pickett, S. T. A.*  
1980. Non-equilibrium coexistence of plants. *Bull. Torrey Bot. Club.* 107: 238-248.
- Ramírez, N.*  
1993. Estratificación de los sistemas de polinización en un arbustal de la Guayana Venezolana. *Rev. Biol. Trop.* 41: 471-481.
- Ramírez, N.*  
2005. Eficiencia reproductiva de especies de sabana en la Alta Guayana Venezolana. *Mem. Inst. Biol. Exp.* 4: 181-184.
- Ramírez, N. C. Gil, M. López, O. Hokche y Y. Brito.*  
1988. Caracterización florística y estructural de una comunidad arbustiva en la Guayana Venezolana (Gran Sabana, Edo. Bolívar). *Acta Cient. Venezolana.* 39: 457-469.
- Ramírez N., N. Dezzeo y N. Chacón.*  
2007. Floristic composition, plant species abundance, and soil properties of montane savannas in the Gran Sabana, Venezuela. *Flora* 202:316-327.
- Ratter, J. A., S. Bridgewater, R. Atkison y J. F. Ribeiro.*  
1996. Analysis of the floristic composition of the Brazilian Cerrado vegetation II. comparison of the woody vegetation of 98 areas. *Edinburg J. Bot.* 53: 153-180.
- Richards, P. W.*  
1952. *The tropical rain forest*. 2da Edición. Cambridge University Press, Cambridge. 450 pp.
- Ricklefs, R.E. y G.L. Miller.*  
2000. *Ecology*. Fourth Edition, W. H. Freeman and Company, New York 822 pp.
- Rukll, V.*  
1991. Contribución a la paleoecología de Pantepui y la Gran Sabana (Guayana Venezolana): clima, biogeografía y ecología. *Scientia Guaianae* Volume 2: xxii + 133 pp.
- Sakai A. K. y N. L. Oden.*  
1983. Spatial patterns of sex expresion in silver maple (*Acer sacccharinum* L.): Morisita's index and spatial autocorrelation. *Am. Nat.* 122: 489-508.
- San José, J. J. y M. R. Fariñas.*  
1971. Estudios sobre los cambios de la vegetación protegida de la quema y el pastoreo en la Estación Biológica de los Llanos. *Bol. Soc. Venezol. Cienc. Nat.* 119/120: 1-153.
- San José, J. J. y M. R. Fariñas.*  
1983. Changes in tree density and species composition in a protected *Trachypogon* savanna, Venezuela. *Ecology* 64: 447-453.

- San José, J. J. y M. R. Fariñas.*  
1991. Temporal changes in the structure of a *Trachypogon* savanna protected for 25 years. *Acta Ecol.* 12: 237-247.
- San José, J. J., M. R. Fariñas y E. Ravinovich.*  
1978. Análisis cuantitativo de la vegetación arbórea de la Estación Biológica de los Llanos. Mapas de disposición, frecuencia y densidad. *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat.* 135: 5-147.
- Sánchez, P. V.*  
1987. Clasificación y ordenación de la vegetación de la comunidad herbácea de la Estación Biológica de los Llanos, Calabozo, Estado Guárico. *Bol. Soc. Venezol. Cienc. Nat.* 144: 33-72.
- Sarmiento, G. y M. Monasterio.*  
1975. A critical consideration of the environmental conditions associated with the occurrence of savanna ecosystems in tropical America. in : *Tropical Ecological Systems*, F. B. Golley & E. Medina (eds.). Springer-Verlag, New York. 223-250 p.
- Sawyer, J. O. y A. A. Lindsey.*  
1971. Vegetation of the life zones in Costa Rica. *Ind. Acad. Sci. Monogr.* 2: 1-214.
- Schubert, C., H. Briceño y P. Fritz.*  
1986. Paleoenvironmental aspects of the Caroní-Paraguá river basin (Southeastern Venezuela). *Interciencia* 11: 278-289.
- Shmida, A. y M. V. Wilson.*  
1985. Biological determinants of species diversity. *J. Biog.* 12: 1-20.
- Sokal, R. y F. Rohlf.*  
1998. *Biometry*. Third Edition. W. H. Freeman and Company, New York. 887 p.
- StatSoft Inc.*  
2001. *STATISTICA for Windows* (Computer program manual) Tulsa, OK. 148 pp.
- Tilman, D.*  
1982. *Resource competition and community structure*. Monographs in population Biology. Princeton University Press. Princeton, NJ. 296 p.
- Velásquez, J.*  
1965. Estudio fitosociológico acerca de los pastizales de las sabanas de Calabozo, Estado Guárico. *Bol. Soc. Venezol. Cienc. Nat.* 109: 59-101.
- Walter, H.*  
1969. El problema de la sabana. *Bol. Soc. Venezol. Cienc. Nat.* 115/116: 124-144.
- Whittaker, R. H.*  
1965. Dominance and diversity in land communities. *Science* 17: 250-260.

**Anexo 1.** Disposición horizontal de las especies de acuerdo al área de sabana y para la comunidad total, rango y valores promedio de la altura y estrato para un total de 106 especies de plantas de la comunidad de sabana de la Gran Sabana.

| FAMILIA<br>Especie                   | Disposicion horizontal |              |                   |                     | Altura plantas (cm) |        |          | Estrato <sup>1</sup> |
|--------------------------------------|------------------------|--------------|-------------------|---------------------|---------------------|--------|----------|----------------------|
|                                      | Sabana en colina       | Sabana plana | Sabana perturbada | Comunidad de sabana | Maxima              | Minima | Promedio |                      |
| ACANTHACEAE                          |                        |              |                   |                     |                     |        |          |                      |
| <i>Justicia guianensis</i>           |                        |              | Azar              | Agregada            | 100                 | 40     | 70       | B                    |
| APOCYNACEAE                          |                        |              |                   |                     |                     |        |          |                      |
| <i>Mandevilla benthamii</i>          | Regular                |              |                   | Agregada            | 70                  | 10     | 40       | C                    |
| <i>Mandevilla leptophylla</i>        |                        |              | Agregada          | Agregada            | 100                 | 18     | 59       | B                    |
| ASCLEPIADACEAE                       |                        |              |                   |                     |                     |        |          |                      |
| <i>Blepharodon nitidus</i>           |                        |              | Azar              | Azar                | 100                 | 20     | 60       | B                    |
| <i>Metastelma hirtella</i>           |                        |              | Agregada          | Agregada            | 100                 | 50     | 75       | B                    |
| <i>Ditassa bolivarensis</i>          |                        | Regular      |                   | Azar                | 100                 | 50     | 75       | B                    |
| ASTERACEAE                           |                        |              |                   |                     |                     |        |          |                      |
| <i>Austroeupatorium inulaefolium</i> |                        |              | Azar              | Azar                | 230                 | 120    | 177      | A                    |
| <i>Ayapana amygdalina</i>            |                        |              | Azar              | Azar                | 50                  | 18     | 32.6     | C                    |
| <i>Baccharis leptoccephala</i>       |                        |              | Azar              | Azar                | 100                 | 40     | 70       | B                    |
| <i>Calea nana</i>                    | Regular                |              |                   | Azar                | 55                  | 40     | 50       | C                    |
| <i>Calea oliveri</i>                 |                        |              | Azar              | Azar                | 70                  | 30     | 50       | C                    |
| <i>Chromolaena laevigata</i>         |                        | Regular      | Azar              | Agregada            | 200                 | 100    | 150      | A                    |
| <i>Chromolaena thunii</i>            |                        |              | Agregada          | Agregada            | 200                 | 150    | 175      | A                    |
| <i>Lepidaploa ehretifolia</i>        |                        |              | Agregada          | Agregada            | 200                 | 150    | 175      | A                    |
| <i>Lepidaploa gracilis</i>           |                        |              | Agregada          | Agregada            | 200                 | 100    | 150      | A                    |
| <i>Trichogonia campestris</i>        |                        |              | Azar              | Azar                | 30                  | 25     | 27.5     | D                    |
| <i>Vernonia miersiana</i>            |                        |              | Azar              | Azar                | 30                  | 15     | 22.5     | D                    |
| CAESALPINIACEAE                      |                        |              |                   |                     |                     |        |          |                      |
| <i>Chamaecrista devauxii</i>         |                        |              | Azar              | Azar                | 40                  | 20     | 30       | D                    |
| CAMPANULACEAE                        |                        |              |                   |                     |                     |        |          |                      |
| <i>Lobelia fastigiata</i>            |                        | Regular      |                   | Azar                | 45                  | 40     | 42.5     | C                    |
| CLUSIACEAE                           |                        |              |                   |                     |                     |        |          |                      |
| <i>Vismia guianensis</i>             |                        |              | Azar              | Agregada            | 300                 | 100    | 200      | A                    |
| CYATHEACEAE                          |                        |              |                   |                     |                     |        |          |                      |
| <i>Cyathea villosa</i>               |                        |              | Azar              | Azar                | 30                  | 20     | 25       | D                    |
| CYPERACEAE                           |                        |              |                   |                     |                     |        |          |                      |
| <i>Bulbostylis conifera</i>          | Agregada               | Agregada     | Agregada          | Agregada            | 30                  | 15     | 22.5     | D                    |
| <i>Bulbostylis lanata</i>            |                        | Agregada     |                   | Agregada            | 40                  | 30     | 35       | C                    |
| <i>Bulbostylis paradoxa</i>          | Agregada               | Agregada     | Agregada          | Agregada            | 10                  | 8      | 9        | D                    |
| <i>Hypolytrum pulchrum</i>           | Agregada               | Agregada     | Agregada          | Agregada            | 70                  | 25     | 47.5     | C                    |
| <i>Lagenocarpus rigidus</i>          | Agregada               | Agregada     | Azar              | Agregada            | 150                 | 100    | 125      | A                    |
| <i>Rhynchospora caracasana</i>       | Agregada               | Agregada     | Agregada          | Agregada            | 30                  | 15     | 22.5     | D                    |
| <i>Rhynchospora curvula</i>          |                        | Agregada     | Agregada          | Agregada            | 8                   | 5      | 6.5      | D                    |
| <i>Rhynchospora globosa</i>          | Regular                | Agregada     |                   | Agregada            | 100                 | 50     | 75       | B                    |
| <i>Rhynchospora mexicana</i>         | Agregada               | Agregada     |                   | Agregada            | 40                  | 20     | 30       | D                    |
| <i>Rhynchospora pilosa</i>           | Regular                |              |                   | Agregada            | 25                  | 15     | 20       | D                    |
| <i>Rhynchospora rugosa</i>           |                        | Agregada     | Agregada          | Agregada            | 100                 | 40     | 70       | B                    |
| <i>Rhynchospora velutina</i>         | Regular                | Agregada     | Agregada          | Agregada            | 25                  | 15     | 20       | D                    |
| <i>Scleria cyperina</i>              | Agregada               | Agregada     | Agregada          | Agregada            | 50                  | 40     | 45       | C                    |
| <i>Scleria distans</i>               | Regular                |              | Agregada          | Agregada            | 35                  | 32.5   | 33.75    | C                    |
| DENNSTAEDTIACEAE                     |                        |              |                   |                     |                     |        |          |                      |
| <i>Lindsaea stricta</i>              |                        | Regular      | Agregada          | Agregada            | 35                  | 20     | 27.5     | D                    |
| DROSERACEAE                          |                        |              |                   |                     |                     |        |          |                      |
| <i>Drosera felix</i>                 |                        | Agregada     |                   | Agregada            | 3                   | 1.5    | 2.5      | D                    |
| GENTIANACEAE                         |                        |              |                   |                     |                     |        |          |                      |
| <i>Coutoubea reflexa</i>             |                        |              | Azar              | Azar                | 31                  | 20     | 25.5     | D                    |
| <i>Curtia tenuifolia</i>             |                        | Regular      |                   | Agregada            | 20                  | 12     | 16       | D                    |

|                                   |          |          |          |          |     |     |       |   |
|-----------------------------------|----------|----------|----------|----------|-----|-----|-------|---|
| <i>Irlbachia alata</i>            |          | Regular  | Agregada | Regular  | 50  | 30  | 40    | C |
| <i>Irlbachia purpuracens</i>      |          |          | Azar     | Azar     | 50  | 10  | 30    | C |
| <i>Irlbachia caerulescens</i>     |          | Regular  |          | Azar     | 15  | 14  | 14.5  | D |
| GLEICHENIACEAE                    |          |          |          |          |     |     |       |   |
| <i>Dicranopteris flexuosa</i>     |          | Agregada | Agregada | Agregada | 50  | 20  | 35    | C |
| HYMENOPHYLLACEAE                  |          |          |          |          |     |     |       |   |
| <i>Trichomanes cellulolum</i>     |          |          | Azar     | Azar     | 2   | 0   | 1     | D |
| LENTIBULARIACEAE                  |          |          |          |          |     |     |       |   |
| <i>Utricularia amethystina</i>    |          | Azar     | Agregada | Agregada | 15  | 10  | 12.5  | D |
| LOGANIACEAE                       |          |          |          |          |     |     |       |   |
| <i>Bonyunia minor</i>             |          | Regular  | Azar     | Azar     | 150 | 100 | 125   | A |
| LYCOPODIACEAE                     |          |          |          |          |     |     |       |   |
| <i>Lycopodiella camporum</i>      |          |          | Azar     | Azar     | 100 | 40  | 70    | B |
| <i>Lycopodiella cernua</i>        |          | Regular  |          | Azar     | 20  | 5   | 12.5  | D |
| <i>Lycopodium clavatum</i>        |          |          | Azar     | Azar     | 15  | 5   | 10    | D |
| MALPIGHIACEAE                     |          |          |          |          |     |     |       |   |
| <i>Byrsonima crassifolia</i>      | Agregada |          | Azar     | Agregada | 100 | 20  | 60    | B |
| <i>Byrsonima verbascifolia</i>    | Agregada |          |          | Agregada | 40  | 20  | 30    | D |
| MELASTOMATACEAE                   |          |          |          |          |     |     |       |   |
| <i>Clidemia pustulata</i>         |          |          | Azar     | Azar     | 120 | 80  | 100   | B |
| <i>Clidemia sericea</i>           |          | Regular  | Azar     | Agregada | 100 | 60  | 80    | B |
| <i>Desmocellis villosa</i>        |          |          | Agregada | Agregada | 90  | 50  | 60    | B |
| <i>Macairea lasiophylla</i>       |          | Agregada | Agregada | Agregada | 30  | 14  | 22    | D |
| <i>Marcetia taxifolia</i>         |          |          | Agregada | Agregada | 150 | 100 | 125   | A |
| <i>Miconia alata</i>              |          |          | Azar     | Azar     | 150 | 75  | 112.5 | A |
| <i>Miconia rufescens</i>          |          |          | Azar     | Azar     | 150 | 100 | 125   | A |
| <i>Microlicia benthamiana</i>     |          | Regular  |          | Azar     | 100 | 40  | 70    | B |
| <i>Siphanthera cordifolia</i>     |          | Agregada |          | Agregada | 30  | 15  | 22.5  | D |
| MYRTACEAE                         |          |          |          |          |     |     |       |   |
| <i>Psidium larnotteanum</i>       |          |          | Azar     | Azar     | 100 | 50  | 75    | B |
| OCHNACEAE                         |          |          |          |          |     |     |       |   |
| <i>Sauvagesia amoena</i>          |          | Regular  |          | Azar     | 35  | 15  | 25    | D |
| ORCHIDACEAE                       |          |          |          |          |     |     |       |   |
| <i>Cleistis rosea</i>             |          | Regular  |          | Azar     | 35  | 15  | 25    | D |
| <i>Cyrtopodium parviflorum</i>    |          | Regular  |          | Azar     | 70  | 50  | 60    | B |
| <i>Epidendrum ibaguense</i>       |          | Regular  | Azar     | Azar     | 60  | 30  | 41    | C |
| <i>Epidendrum secundum</i>        |          |          | Azar     | Azar     | 50  | 30  | 40    | C |
| <i>Habenaria mesodactyla</i>      |          | Regular  |          | Azar     | 23  | 11  | 17    | D |
| <i>Habenaria schomburgkii</i>     |          | Regular  |          | Azar     | 20  | 15  | 17.5  | D |
| POACEAE                           |          |          |          |          |     |     |       |   |
| <i>Andropogon selloanus</i>       |          |          | Agregada | Agregada | 80  | 40  | 60    | B |
| <i>Aristida recurvata</i>         | Agregada | Regular  | Azar     | Agregada | 50  | 20  | 35    | C |
| <i>Aristida torta</i>             | Agregada | Agregada | Agregada | Agregada | 50  | 20  | 35    | C |
| <i>Axonopus anceps</i>            |          | Agregada | Agregada | Agregada | 100 | 80  | 90    | B |
| <i>Axonopus canescens</i>         | Agregada | Agregada | Agregada | Agregada | 45  | 20  | 32.5  | C |
| <i>Axonopus fissifolius</i>       | Regular  | Regular  | Agregada | Agregada | 25  | 10  | 44    | D |
| <i>Axonopus flabelliformis</i>    | Regular  |          |          | Azar     | 70  | 50  | 60    | B |
| <i>Axonopus sp.</i>               | Agregada | Agregada | Agregada | Agregada | 50  | 25  | 37.5  | C |
| <i>Echinolaena inflexa</i>        | Regular  | Agregada | Agregada | Agregada | 60  | 30  | 45    | C |
| <i>Mesosetum rottboelliioides</i> | Agregada | Agregada | Agregada | Agregada | 35  | 20  | 27.5  | D |
| <i>Panicum cyanescens</i>         |          | Agregada |          | Agregada | 50  | 20  | 35    | C |
| <i>Panicum micranthum</i>         |          | Agregada | Agregada | Agregada | 20  | 15  | 17.5  | D |
| <i>Panicum nervosum</i>           | Regular  |          |          | Azar     | 100 | 50  | 75    | B |
| <i>Panicum stenodes</i>           |          | Agregada | Azar     | Agregada | 20  | 10  | 15    | D |
| <i>Paspalum lanciflorum</i>       | Agregada | Agregada | Agregada | Agregada | 60  | 20  | 40    | C |
| <i>Raddiella esembeckii</i>       | Agregada | Agregada | Agregada | Agregada | 10  | 7   | 8.5   | D |
| <i>Schizachyrium sanguineum</i>   |          | Agregada | Agregada | Agregada | 100 | 40  | 60    | B |
| <i>Schizachyrium tenerum</i>      |          |          | Agregada | Agregada | 40  | 28  | 34    | C |
| <i>Sporobolus cubensis</i>        | Agregada |          | Azar     | Agregada | 40  | 20  | 30    | D |

|                             |          |          |          |          |     |     |      |   |
|-----------------------------|----------|----------|----------|----------|-----|-----|------|---|
| <i>Thrasya trinitensis</i>  |          | Regular  |          | Azar     | 30  | 20  | 25   | D |
| <i>Trachypogon plumosum</i> | Azar     | Agregada | Agregada | Agregada | 100 | 20  | 60   | B |
| POLYGALACEAE                |          |          |          |          |     |     |      |   |
| <i>Polygala adenophora</i>  |          | Regular  | Agregada | Regular  | 18  | 10  | 14   | D |
| <i>Polygala appressa</i>    |          |          |          | Azar     | 20  | 10  | 15   | D |
| <i>Polygala glochidiata</i> |          | Regular  |          | Azar     | 25  | 10  | 17.5 | D |
| <i>Polygala higraphila</i>  |          | Regular  |          | Azar     | 30  | 10  | 20   | D |
| <i>Polygala longicaulis</i> |          | Agregada | Agregada | Agregada | 30  | 10  | 20   | D |
| <i>Polygala paniculata</i>  |          |          | Azar     | Azar     | 20  | 10  | 15   | D |
| <i>Polygala timotou</i>     |          | Regular  | Azar     | Regular  | 10  | 8   | 9    | D |
| PROTEACEAE                  |          |          |          |          |     |     |      |   |
| <i>Roupala minima</i>       |          | Regular  |          | Azar     | 100 | 50  | 75   | B |
| RUBIACEAE                   |          |          |          |          |     |     |      |   |
| <i>Borreria capitata</i>    |          |          |          | Azar     | 100 | 25  | 62.5 | B |
| <i>Declieuxia fruticosa</i> | Agregada | Agregada | Agregada | Agregada | 50  | 20  | 35   | C |
| <i>Perama galioides</i>     |          | Agregada | Agregada | Agregada | 16  | 6   | 11   | D |
| <i>Sabicea velutina</i>     |          |          |          | Azar     | 60  | 20  | 40   | C |
| <i>Sipanea galioides</i>    | Agregada |          | Agregada | Agregada | 50  | 15  | 32.5 | C |
| SCROPHULARIACEAE            |          |          |          |          |     |     |      |   |
| <i>Buchnera pallustris</i>  | Regular  | Azar     | Azar     | Azar     | 55  | 40  | 50   | C |
| SOLANACEAE                  |          |          |          |          |     |     |      |   |
| <i>Solanum campaniforme</i> |          |          |          | Azar     | 150 | 100 | 125  | A |
| VELLOZIACEAE                |          |          |          |          |     |     |      |   |
| <i>Vellozia tubiflora</i>   | Regular  |          |          | Azar     | 50  | 20  | 35   | C |
| XYRIDACEAE                  |          |          |          |          |     |     |      |   |
| <i>Xyris setigera</i>       |          | Regular  |          | Azar     | 60  | 20  | 40   | C |

1: A (1.01-1.86 cm); B(0.49-1.01cm); C(0.25-0.49cm), D(0-0.25cm)