

**ESTRUCTURA DE LAS SINUSIAS DE PLANTAS DEL DOSEL EN UN PORTADOR
(*ESCHWEILERA PARVIFLORA*, LECYTHIDACEAE) DEL BOSQUE HÚMEDO
TROPICAL DEL ALTO ORINOCO, ESTADO AMAZONAS, VENEZUELA.**

**CANOPY PLANTS SINUSIAS STRUCTURE IN A PHOROPHYTE (*ESCHWEILERA
PARVIFLORA*, LECYTHIDACEAE) OF A TROPICAL HUMID FOREST OF THE UPPER
ORINOCO, AMAZONAS STATE, VENEZUELA.**

José I. Hernández-Rosas y Mónica Carlsen.

*Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Apartado 21021
Caracas, Venezuela. Fax:58(0)212.662.7091. E-mail: jhernan@strix.ciens.ucv.ve*

RESUMEN

Una grúa - torre instalada por un acuerdo austríaco-venezolano en un bosque húmedo tropical cerca del caño Surumoni, Alto Orinoco, 3° 10' 24" N y 65° 40' 30" O, permite el acceso directo al dosel. Se seleccionó un área experimental para estudios de ecología del dosel dentro de la sección del bosque de 1,5 ha que es accesible por la grúa. Se determinó la distribución de plantas soportadas por el portador *Eschweilera parviflora* (Lecythidaceae) en relación con los requerimientos de las especies, las causas y efectos probables para la aparición y abundancia de las especies, y las estrategias utilizadas en este espacio ecológico. Las principales características que definen al portador son su ramificación horizontal y compleja, una corteza rugosa y porosa estriada, y un sustrato poco conformado en los sitios de anclaje. Fuera del área experimental se detectaron portadores con las mismas características separados por grandes distancias pero siempre en las áreas bajas del bosque con tendencia a la inundación por influencia del río.

Palabras clave: Epifitas vasculares, *Eschweilera parviflora*, diversidad, estructura, dosel, Amazonas, Venezuela.

ABSTRACT

A tower crane installed by Austrian Academy of Sciences in a tropical humid forest near Surumoni river, Upper Orinoco, 3° 10' 24" N and 65° 40' 30" W, allows direct access to the canopy. An experimental area was marked out for canopy ecology studies within the 1.5 ha crane-accessible section of the forest. The distribution of plants supported by the phorophyte *Eschweilera parviflora* (Lecythidaceae) was determined in relation to species requirements, probable causes or effects for species occurrence and abundance, and strategies used in this ecological space. Horizontal and complex branching, a rugose and striated porous bark, and poorly consolidated substrate in the anchoring sites are the defining characteristics of this phorophyte. Outside the experimental area, individuals of the phorophyte species were detected with similar characteristics at relatively large distances from each other but always in the lowest, flood-prone, riverine areas of the forest.

Key words: Vascular epiphytes, *Eschweilera parviflora*, diversity, structure, canopy, Amazonas, Venezuela

INTRODUCCIÓN

Por su riqueza natural, las áreas de bosques son sometidas generalmente a una fuerte actividad antrópica sin tomar en cuenta la alta biodiversidad que progresivamente se ha visto disminuida.

Si consideramos las comunidades que se desarrollan en el dosel de los bosques, resulta de gran importancia poner en evidencia su vulnerabilidad

al depender e interactuar con todo el sistema.

En los bosques tropicales, tanto la temperatura como la radiación incidente elevada y constante y la alta precipitación o disponibilidad de agua, determinan condiciones macroclimáticas que favorecen un elevado desarrollo estructural.

Las condiciones de alta humedad durante todo el año y la temperatura promedio moderada dependiendo de la altitud, determinan una alta

diversidad y parecen favorecer la ocupación de gran parte del espacio aéreo disponible. Sin embargo, el conocimiento completo de los mecanismos que utilizan todas las especies del dosel, para ocupar densamente cada espacio en varios estratos del bosque aún está lejos (Erwin 1988).

Entre las especies del dosel podemos encontrar plantas no vasculares como líquenes, musgos y hepáticas, y vasculares como pteridophytas (Psilotophyta, Lycopodiophyta, Equisetophyta, Polypodiophyta), fanerógamas monocotiledóneas (Bromeliaceae, Orchidaceae, Araceae) y fanerógamas dicotiledóneas (Cactaceae, Gesneriaceae, Piperaceae, Rubiaceae, Asclepiadaceae, Ericaceae, Melastomataceae) (Richards 1996).

Hernández-Rosas (1998, 1999) encuentra cinco "grupos funcionales" de plantas superiores en el dosel del bosque de tierras bajas del río Surumoni, Alto Orinoco. Estos grupos los denomina: Epifitas solitarias, Epifitas en nidos, Trepadoras, Hemiparásitas y Hemiepifita. En todos los casos cada "Grupo funcional" se comporta como una sinusia de plantas donde la misma está constituida por especies pertenecientes a un biotipo determinado de exigencias ecológicas uniformes (Font Quer 1985).

Tanto la distribución vertical como la horizontal, expresión visible de la organización de las especies en las comunidades, facilita la coexistencia de un alto número de especies y son el producto de su evolución. El origen de esta distribución no está claro todavía, como tampoco el problema de la evolución de los taxos en tiempos geológicos y en consecuencia, el origen de la diversidad (Golley 1983).

Estudios hechos en varios bosques tropicales tales como: Sierra Nevada y Sierra de Macuira en Colombia (Sugden y Robins 1979); Monte Nimba en Africa (Johansson 1974); Parque Nacional Santa Rosa en Costa Rica (Yeaton y Gladstone 1982), Rancho Grande (Huber 1986), La Montaña (Kelly *et al.* 1994), bosque amazónico de San Carlos de Río Negro (Klinge *et al.* 1977), catinga amazónica de La Esmeralda (Coomes y Grubb 1996) y bosque ripariano amazónico de tierras bajas del Surumoni (Hernández-Rosas 1998, 1999, 2000) en Venezuela; parecen indicar que la distribución de las plantas del dosel está influenciada por tres tipos de factores: climáticos, bióticos y edáficos referentes al sustrato de las plantas.

La distribución de las epifitas vasculares en

varios niveles dentro del bosque parece ser el resultado de un balance entre los requerimientos de luz y al suministro de agua, debido al gradiente vertical de estos elementos dentro del bosque (Medina 1986,1990).

La mayoría de las especies del dosel poseen metabolismo C3; pero un grupo significativo de las pteridophytas, Orchidaceae, Bromeliaceae y todas las Cactaceae estudiadas hasta el momento, presentan metabolismo ácido de crasuláceas (Griffiths 1989, Kluge *et al.* 1989, Benzing 1990), encontrándose en las áreas de mayor exposición del dosel.

El patrón de distribución espacial sobre los forofitos depende: de la especie del portador, su posición, edad, condición y/o de la presencia de otras plantas del dosel. Sugden y Robins (1979) afirman que las epifitas son más abundantes en aquellos portadores muy ramificados hacia todos los ángulos, con ramas horizontales y grandes copas. En los otros grupos funcionales de plantas del dosel esto no está claro.

La propagación vegetativa determina una distribución contagiosa que puede ser un factor importante para el establecimiento y propagación de la especie, teniendo que generalmente cada epifita se tiene a sí misma como su propio vecino (Yeaton y Gladstone 1982, Hernández-Rosas 1998).

Según Johansson (1974) y Benzing (1981, 1990), puede existir especificidad del epifito por un determinado portador, determinada por algunas características del forofito (hábito de crecimiento y edad) y de la corteza del mismo (estructura, relieve, porosidad y composición química). También los exudados de la corteza y las características del sustrato formado por el depósito de humus y la capa de epifitas no vasculares, parecen influir en la distribución de las vasculares. En los Grupos funcionales de Hemiepifitas, Hemiparásitas y Trepadoras no está reportada especificidad alguna por el soporte y/o huésped.

El presente es un estudio cuantitativo de la distribución de las plantas del dosel, soportadas por la especie de portador *Eschweilera parviflora* (Lecythidaceae), en relación con los requerimientos de las especies involucradas y sus posibles efectos en la presencia y abundancia de las mismas, así como las estrategias utilizadas en su espacio ecológico.

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio del presente trabajo se encuentra a 120 m snm, dentro de la Reserva de Biosfera Alto Orinoco 3° 10' 24" N, 65° 40' 30" O, ubicada en las proximidades del caño Surumoni, Alto Río Orinoco, cercano a la comunidad indígena La Esmeralda, capital del Departamento San Fernando de Atabapo, estado Amazonas, Venezuela (Hernández-Rosas 1999, 2000, 2001).

MATERIALES Y MÉTODOS

Acceso al dosel del portador seleccionado.

Mediante el uso de una grúa de construcción de altura máxima de 40,5 m, con un brazo de 40 m de longitud, con movimiento horizontal sobre un riel de 120 m de largo (Hernández-Rosas 1998, 1999, 2000, 2001), se realizaron los muestreos de la vegetación presente en el dosel del portador N° 21 *Eschweilera parviflora* (Lecythidaceae), que se encuentra en el extremo más cercano al caño Surumoni al sur oeste del área experimental, en donde el dosel del bosque es accesible a este mecanismo.

Ocurrencia de plantas del dosel.

El levantamiento de la distribución de epifitas se realizó estableciendo transectas verticales y horizontales estratificadas, sobre las cuales se contó y se estimó la cobertura de las plantas del dosel en secciones de ramas y troncos de los portadores.

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

Sanford (1968, en Johansson 1974) dio una posible solución al problema de la exactitud en la enumeración de individuos epifitos utilizando el término "rodal" ("stand") en dichos conteos.

Un "rodal" se refiere a la colección de tallos individuales y/o plantas espacialmente separadas de otro grupo de la misma especie por un área del árbol desprovista de individuos u ocupada por otra especie; en el caso de que el área sea ocupada por una mezcla de más de una especie, un "muestreador" es contado para cada una de las

especies presentes (Sanford 1968 en Johansson 1974).

El método consiste en colocar una cinta métrica siguiendo las torceduras y curvas que se presenten en la rama o troncos a examinar. Esta rama o tronco es luego representada como si fuera una línea recta (Johansson 1974, 1975).

Las transectas horizontales se colocaron a lo largo de las ramas de la copa del árbol portador, ya que es allí donde ocurren la mayoría de los cambios microambientales (Johansson 1974, 1975). Las transectas verticales recorren el forofito de arriba a abajo, desde la copa hasta el nivel del suelo.

Desde el punto de ramificación, donde la rama es relativamente gruesa hasta el extremo más joven de la misma, la transecta cubre cada vez menos área. Este hecho debe ser considerado al observar los resultados obtenidos con las transectas. Este error puede ser corregido si se mide el perímetro de la rama en cada segmento de la transecta, y se calcula un área promedio para dicho segmento, suponiendo que cada segmento de rama es un cilindro regular (Freiberg 1996).

Utilizando este método se establecieron los siguientes atributos para cada individuo epifito sobre el portador:

- Nombre de la Familia, género y especie de la planta vascular presente en el dosel (Hernández-Rosas 1998, 1999)
- Número de individuos de cada especie presente
- Cobertura total y relativa de las especies sobre el forofito
- Altura a la cual se encuentra el individuo sobre el forofito
- Cobertura del individuo en la transecta
- Circunferencia (perímetro) de la rama en el punto de unión de la epifita al soporte (Johansson 1978).

Se determinaron los valores de Índice de Valor de Importancia (I.V.I), según Cox (1980), pero sólo se consideró dos parámetros, obteniendo $I.V.I.200 = \text{Cobertura (dominancia) relativa} + \text{Frecuencia relativa}$. También se determinó los valores promedio y desviación estándar de la circunferencia del soporte para cada especie epifita. Según Johansson (1978) las ventajas de utilizar una medida del perímetro del soporte, incluyen la facilidad y la rapidez para usarla en el campo; puede ser utilizada cuando sólo una parte del árbol portador está disponible; se puede usar en estudios de una sola especie o de interrelación entre varias; y se pueden comparar resultados entre diferentes portadores.



Figura 1. Aspecto general del forofito *Eschweilera parviflora*, (árbol N° 21) Lecythidaceae.

Con la finalidad de evaluar la existencia de patrones de distribución de las plantas del dosel sobre el portador, se pueden establecer "zonas" mediante estratos de diferentes alturas (por ejemplo: cada 2 m (Brown 1990) o cada 4 m (Kelly 1985)), las cuales inevitablemente fallan en correspondencia con las "zonas" naturales de condiciones ambientales debido a la naturaleza desigual del dosel (Johansson 1974, 1975). Johansson (1975) divide la distribución de las epifitas en el portador en nueve patrones principales, que difieren entre sí por la "preferencia" de una especie epifita por una determinada sección del forofito y/o varias de ellas.

Con la subdivisión del forofito según el modelo presentado en la Figura 3, se diferencian biotopos que representan unidades ecológicas con una flora epifita característica (Brown 1990). Con este criterio se establecieron cinco secciones o biotopos. Las Secciones I (0 - 4 m de altura) y II (4 - 15 m de altura) se encuentran relacionadas directamente con el fuste principal del portador. La Sección III (16 - 21 m de altura y 10 cm. de diámetro) es la porción con mayor diámetro de las ramas principales del portador incluyendo la bifurcación y la fracción del tronco. La Sección IV, rodea la



Figura 2. Corteza de forofito N° 21.

anterior e incluye la fracción del portador que forma la copa del árbol hasta una altura máxima de 25 m. Toda la superficie de la copa del portador, siendo la más expuesta y cubriendo las anteriores se encuentra la Sección V (desde 25 m de altura)

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El árbol identificado con el número 21 en la parcela de estudio presenta el patrón más complejo de distribución de las especies de plantas del dosel sobre un forofito del bosque estudiado (Hernández-Rosas 2001). Dicho individuo, pertenece a la especie *Eschweilera parviflora*, de la familia Lecythidaceae (Figura 1), (Hernández-Rosas 1998, 1999, 2000, 2001).

Este forofito con mayor abundancia de plantas del dosel, principalmente epifitas vasculares, en el área experimental (Hernández-Rosas 1998, 1999), posee una corteza con una apariencia muy rugosa, y con fisuras profundas, producto de una alta acumulación de fibras (Mori y Lepsch-Cunha 1995) (Figura 2).

Este tipo de corteza al parecer favorece en gran medida, el anclaje y establecimiento de epifitas vasculares, ya que las fisuras proveen un microclima adecuado para la germinación de semillas y esporas, y a la vez previenen la caída de plántulas en crecimiento (Olivares 1986).

Los grupos funcionales (sinusias) de plantas del dosel que en el se encuentran ocupando diferentes secciones muestran una diferencia estructural importante. Es importante hacer notar la ausencia de especies del grupo funcional hemiparásitas arbustivas (Benzing 1990) de las

Tabla 1. Especies trepadoras presentes en el portador N° 21, *Eschweilera parviflora*, del bosque de Surumoni, estado Amazonas, Venezuela. Se indica la altura mínima y el rango de altura a la cual se observa la Mayor Densidad Foliar (M.D.F.) y la sección del portador donde se encuentre.

Sección	Altura mínima M.D.F. (m)	Rango de Altura M.D.F. (m)	Familia	Especie
I/II	0	0 - 15	Araceae	<i>Philodendron venezuelense</i>
II	5	5 - 6	Araceae	<i>Heteropsis spruceana</i> <i>Rhodopatha venosa</i>
II	8	8 - 9	Gnetaceae	<i>Gnetum sp.</i>
II	12	12 - 13	Araceae	<i>Philodendron hylaeae</i>
II	12	12 - 13	Dilleniaceae	<i>Dolioscarpus dentatus</i>
V	25	25 - 27	Bignoniaceae	<i>Mansoa verrucifera</i>

familias Loranthaceae y Viscaceae, presentes en las copas de otros árboles portadores del dosel (Hernández-Rosas 1998, 1999).

En la Tabla 1 se observan las especies trepadoras ubicadas sobre este portador por sección (Johansson 1974). Se destaca la presencia de dos subgrupos del grupo funcional trepadoras en el bosque húmedo de tierras bajas del Surumoni (Hernández-Rosas 1999, 2001), unas situadas en las secciones más bajas de los árboles (secciones I y II) y otras ubicadas hacia las más externas (sección V).

El primer subgrupo está constituido por especies tolerantes a la sombra (de hoja ancha y de color verde oscuro), y con baja capacidad trepadora (por ejemplo, *Philodendron venezuelense*, *Heteropsis spruceana*, *Dolioscarpus dentatus*, *Gnetum sp.*), estas requieren de una conexión muy cercana al suelo para proveerse de los nutrientes necesarios. Estas especies parecen estar más restringidas en cuanto a la altura que pueden alcanzar, llegando a un máximo de 15 m.

El segundo subgrupo está conformado por especies que necesitan de la luz para establecerse y con rápido poder de ocupación del espacio disponible, formando densas agrupaciones

(*Mansoa verrucifera*).

En este portador se evidencia claramente la gran abundancia de individuos de especies epifitas. Como señalan Yeaton y Gladstone (1982) y Zimmerman y Olmsted (1992), en forofitos más grandes se encuentra un mayor número de especies epifitas debido a que existe un aumento en el área de ramas, y un mayor tiempo disponible para la colonización de ellas.

En la Figura 3 se muestra un esquema de la disposición de las ramas (entre 17 y 27,50 m de altura) del forofito N° 21, *Eschweilera parviflora*, y la ubicación de cada uno de los grupos de epifitas encontrados sobre éste. Además se muestra la subdivisión del árbol en secciones, siguiendo el método descrito por Johansson (1974, 1975). Se observó un total de 8 especies epifitas y hemiepifitas, pertenecientes a 5 familias, en aproximadamente 130 grupos, a todo lo largo y ancho del forofito en alturas comprendidas entre los 17 y 27,50 m.

En general, se observa una mayor abundancia de las especies *Codonanthe crassifolia* y *Microgramma baldwinii*, en segundo término se encuentra *Cattleya violacea*, y por último, un conjunto de especies de baja abundancia de individuos, y más o menos restringidas a secciones

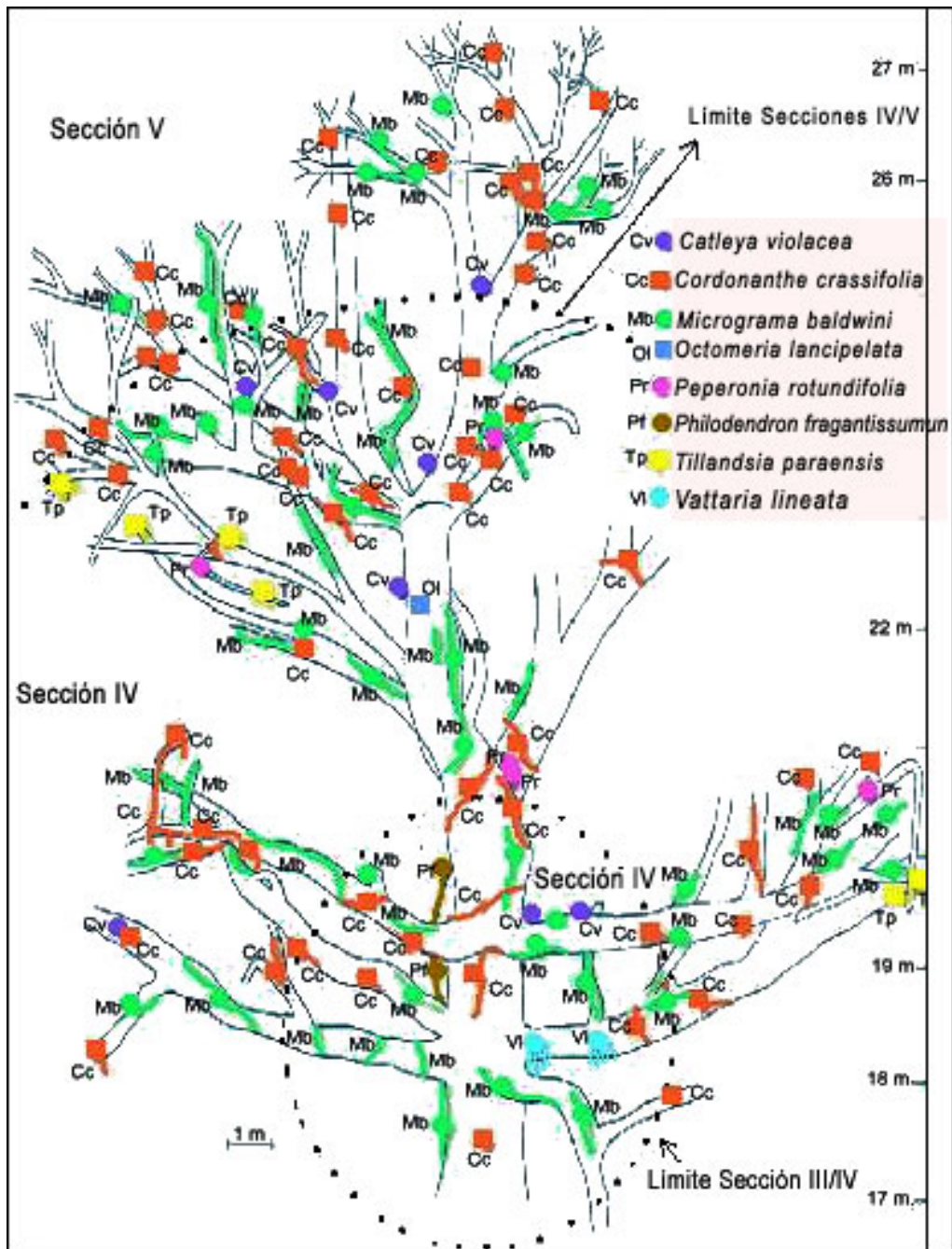


Figura 3. Representación esquemática del forofito N° 21, *Eschweilera parviflora*, mostrando la composición de su flora vascular soportada, bosque de Surumoni, estado Amazonas, Venezuela. Las líneas punteadas representan las zonas de contacto entre las tres secciones superiores del portador (III, IV y V).

particulares en el forofito, por ejemplo, *Peperomia rotundifolia* y *Tillandsia paraensis* (sección IV), *Philodendron venezuelense* y *Vittaria lineata* (sección III).

En el cuadrante superior derecho de la Figura

3, no se representa una gran masa de individuos trepadores, que se encuentran entre los 24 y 27 m de altura en el portador (Sección V), la cual impide la observación de la ramificación, y la verificación de la presencia de otro grupo funcional como las

Tabla 2. Índice de valor de importancia (I.V.I. 200) para las especies representadas en las secciones superiores del forofito *Eschweilera parviflora*.

Familia	Especie	I.V.I sección III	I.V.I. Sección IV	I.V.I. Sección V
Vittariaceae	<i>Vittaria lineata</i>	13,96		
Araceae	<i>Philodendron fragrantissimum</i>	9,30		
Bromeliaceae	<i>Tillandsia paraensis</i>		17,28	
Piperaceae	<i>Peperomia rotundifolia</i>		9,69	
Orchidaceae	<i>Epidendrum secundum</i>		1,88	
Orchidaceae	<i>Cattleya violacea</i>	15,28	14,62	
Gesneriaceae	<i>Codonanthe crassifolia</i>	85,72	75,19	138,18
Polypodiaceae	<i>Microgramma baldwinii</i>	75,74	81,33	61,82

epifitas vasculares. En las secciones I y II del forofito correspondientes al tronco, solo se encontraron trepadoras.

Con los datos se obtuvieron los índices de valor de importancia (I.V.I.200) para cada especie por sección del portador, como se muestran en la Tabla 2. Dos especies, *Codonanthe crassifolia* y *Microgramma baldwinii*, ambas trepadoras, se encuentran localizadas en todas las secciones del forofito y con muy alto I.V.I.200 (gran número de "rodal"). Sin embargo, *C. crassifolia* sobrepasa en importancia a *M. baldwinii*. Ambas especies debido a su hábito trepador, pueden alcanzar cualquiera de las secciones, sin embargo, se observa que los valores máximos de I.V.I. 200 de cada una se presentan en secciones diferentes.

Codonanthe crassifolia tiene el doble de importancia que *Microgramma baldwinii*, en la sección más expuesta (sección V), ya que el Metabolismo Ácido de Crasuláceas (MAC) no facultativo de la primera (Hernández-Rosas 1999) parece favorecerla. Las plantas epifitas solitarias *C. violacea* y *T. paraense* también con Metabolismo Ácido de Crasuláceas no facultativo no logran alcanzar niveles de dominancia importantes, debido posiblemente a una pobre propagación vegetativa (no trepadoras) y a una

limitada reproducción sexual impuesta por la alta variabilidad del ambiente en las zonas mas expuestas y variables. En las Secciones III y IV, donde las condiciones son menos variables debido a la protección que ofrece la sección V mas expuesta, encontramos a las especies trepadoras con similar importancia.

Se observa que la especie *Cattleya violacea* (no trepadora) presenta importancia similar en las secciones III y IV, pero no llega a ocupar la sección V, quizás debido a la mayor exposición de su área foliar (100 cm²) respecto a las otras especies de plantas epifitas expuestas del dosel.

Dos especies restringidas a la sección III, y tres en la sección IV, se presentan siempre en menor importancia con respecto a las otras localizadas en la misma sección. Al parecer el microclima, la estrategia funcional de epifita solitaria - atmosférica y su menor área foliar (4,5 cm²) le permite a *Tillandsia paraensis* alcanzar I.V.I.200 significativos en la sección IV, que aunque no es extremadamente expuesta ambientalmente como sección (Benzing 1990), presenta fluctuaciones importantes en la humedad relativa del aire principalmente (Hernández-Rosas 1998).

En general si consideramos a este portador de la especie *Eschweilera parviflora*, sus

características condicionan la presencia de una mayor proporción de micrositos apropiados para el establecimiento de especies de plantas del dosel, entre las que destacan:

- La presencia de una corteza rugosa y con fisuras profundas que permiten el anclaje de los propágulos de epifitas.

- El inicio de la ramificación de este portador a una altura en el cual las condiciones microclimáticas son más favorables para el establecimiento de plantas del dosel.

- Una mayor horizontalidad de las ramas, que impide en gran medida la caída de plántulas en crecimiento.

- Al parecer una mayor edad relativa (en comparación con otros individuos de la misma especie) que le permite estar más tiempo expuesto a la "lluvia" de propágulos.

- Su ubicación más cercana al caño Surumoni, el cual puede actuar como agente amortiguador de las fluctuaciones microclimáticas, en especial en las disminuciones de humedad relativa en el aire.

Según los "Grupos Funcionales" de plantas del dosel, obtenidos en este mismo bosque por Hernández-Rosas (1998,1999), es en este portador donde se presentan representantes de cada uno de ellos a excepción de las hemiparásitas, con la dominancia del grupo epifita - trepador. Por otro lado *Tillandsia paraensis* del grupo funcional de las epifitas - atmosférica, solo se encuentra sobre este portador en el área experimental.

Es de hacer notar la ausencia en este forofito de las especies *Aechmea tillandsioides*, *Anthurium gracile* y *Codonanthe calcarata*, representadas con abundancia significativa en la parcela, pero concentradas hacia la zona norte de la misma, así como también una mayor presencia de asociaciones mirmecofílicas, ausentes en *Eschweilera parviflora*.

En general, las tres secciones superiores del forofito, pueden resumirse según sus características (Johansson 1974, Kelly 1985, Bogh 1992) en dos áreas claramente diferenciables:

Sección intermedia (incluye secciones III y IV): representada por la parte superior del tronco y ramas principales (soportes medio - grueso), con sinusias de epifitas ricas en especies de alta diversidad en cuanto a tamaño y formas de vida, compuesta principalmente por orquídeas y helechos; individuos de apariencia xeromórfica, con adaptaciones a condiciones microclimáticas fluctuantes.

Sección exterior (sección V): compuesta de ramificaciones secundarias y terciarias, de diámetro delgado (soporte fino), con sinusias de epifitas de menor riqueza de especies; con muy poca presencia de orquídeas, limitada por condiciones microclimáticas extremas de alta radiación y déficit hídrico.

En otros bosques tropicales ubicados tanto en América como en África (Grubb *et al* 1963, en Ecuador, Johansson 1974, 1975, en Nigeria, Benzing 1989 y Freiberg 1996, en Guayana Francesa; entre otros) han reportado la presencia de portadores con una alta diversidad y densidad de plantas soportadas por él, sin mostrar especificidad alguna. Muchos de ellos se refieren a individuos pertenecientes al estrato emergente o al superior, pero que presentan como condición común, una de las mayores edades relativas entre los portadores reales de cada uno de los bosques (Jhonson y Awan 1972, Connel y Lowman 1989, Benzing 1995).

En general para el bosque lluvioso tropical de tierras bajas, la sinusia o "Grupo Funcional" de mayor importancia, las epifitas vasculares, presenta una dominancia en número de especies y de individuos de la familia Orchidaceae. Esta tendencia en cuanto al número de especies se pudo observar también en el bosque de Surumoni, no así con respecto al número de individuos. La presencia de helechos es de menor importancia comparada con la familia Orchidaceae; sin embargo, estos llegan a ser el elemento principal en las secciones más bajas de los portadores, tal como se evidenció en el bosque de Surumoni.

Connel y Lowman (1989) y Benzing (1995) obtuvieron mayor porcentaje de individuos monocotiledóneas que dicotiledóneas, pues el hábito herbáceo se ve favorecido en hábitats donde el suministro hídrico en el aire no es tan constante (en comparación con un bosque nublado). En el portador N° 21 y en todo el bosque de Surumoni, el mayor porcentaje de individuos lo presentan especies dicotiledóneas (*Codonanthe calcarata*, *Codonanthe crassifolia*), las cuales presentan hábito herbáceo o leñoso no desarrollado.

Se encontró diferencias entre las composiciones florísticas de las sinusias de plantas soportadas por el portador N° 21 del bosque de Surumoni y las que se encuentran sobre otros portadores en diferentes bosques, como las reportadas por Grubb *et al* (1963) en Ecuador, Sudgen y Robins (1979) en Colombia, Olivares (1986) en Venezuela, Brown (1990) en Argentina,

Ingram *et al.* (1996) en Costa Rica.

Una de las diferencias iniciales es la mayor abundancia de especies e individuos epifitos vasculares que se presentan en los bosques nublados en comparación con lo determinado en los bosques de tierras bajas (Surumoni), debido posiblemente a que la presencia continua de una capa de nubes mantiene las condiciones de humedad relativa del aire, disminuyendo en gran medida el déficit de saturación de agua a la que están expuestas las epifitas (Medina 1986, 1990). Al parecer también por esta razón se reporta una mayor abundancia de pteridofitas en bosques nublados.

CONCLUSIONES.

El forofito *Eschweilera parviflora* (Lecythidaceae), aparentemente presenta un conjunto de características que favorecen el establecimiento de epifitas vasculares en mayor proporción con respecto a los otros portadores. La presencia de una corteza rugosa y/o con estrías favorece la ocupación de este individuo.

Se determinaron dos secciones particulares sobre el portador, una media de alta diversidad y una externa mucho menos diversa, cada una de ellas posee un conjunto de características arquitecturales, microclimáticas y composición de especies e individuos epifitos en particular, claramente diferentes.

Las sinusias de trepadoras se pueden dividir en dos estratos, aquellas que ocupan las secciones más bajas del portador y las restringidas a mayores alturas; dependiendo de la morfología y fisiología particular de cada especie.

El "Grupo Funcional" o sinusia epifitas es el más importante en el dosel de este portador, en el cual se encontró un total de 8 especies epifitas, representantes de por lo menos 5 familias. A pesar del bajo número de individuos, la mayor abundancia se encuentra entre dos especies, *Codonanthe crassifolia* (dicotiledónea) y *Microgramma baldwinii* (pterodófito), a diferencia de la dominancia de monocotiledóneas en portadores de los bosques nublados. El mayor número de individuos y especies epifitas se obtuvo en alturas y secciones medias del forofito.

Las distintas especies ocupan intervalos de distribución vertical diferentes, pero en general los intervalos de ocupación se corresponden con el conjunto de características morfológicas, ecológicas

y funcionales de cada especie.

Este portador se caracterizó por la ausencia de sustratos en los puntos de soporte de las plantas vasculares, lo que determina posiblemente la presencia de otro mecanismo - estrategia en cada una de estas plantas que le permiten tolerar las variaciones en su micro - hábitat.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado gracias al financiamiento del CONICIT, S1-96000544.

LITERATURA CITADA

- BENZING, D.H. 1981. Bark surfaces and the origin and maintenance of diversity among angiosperm epiphytes: a hypothesis. *Selbyana* 5: 248-255.
- BENZING, D.H. 1989. The mineral nutrition of epiphytes. Pp. 167-199, *in* Lüttge, U. (ed.): *Vascular plants as epiphytes. Evolution and ecophysiology.* Springer Verlag, Berlín.
- BENZING, D.H. 1990. *Vascular epiphytes. General biology and related biota.* Cambridge University Press, New York.
- BENZING, D.H. 1995. The physical mosaic and plant variety in forest canopies. *Selbyana* 16(2):159-168.
- BOGH, A. 1992. Composition and distribution of the vascular epiphyte flora of an Ecuadorian montane rain forest. *Selbyana* 13: 25-34.
- BROWN, A.D. 1990. El epifitismo en las selvas montañas del Parque Nacional "El Rey", Argentina: Composición florística y patrón de distribución. *Revista de Biología Tropical* 38(2A): 155-166.
- CONNEL, J.H. y M.D. LOWMAN. 1989. Low-diversity tropical rain forest: some possible mechanisms for their existence. *American Naturalist* 134(1): 88-119.
- COOMES, D.A. y P.J. GRUBB. 1996. Amazonian caatinga and related communities at La Esmeralda, Venezuela: forest structure, physiognomy and floristic, and control by soil factors. *Vegetatio* 122: 167-191.
- COX, G.W. 1980. *Laboratory manual of General Ecology.* Willian C. Brown Company, Dubuque.
- ERWIN, T.L. 1988. The tropical forest canopy. The heart of biotic diversity. Pp. 123-129, *in* Wilson, E.O. (ed.): *Biodiversity.* National Academic Press, Washington.
- FREIBERG, M. 1996. Spatial distribution of vascular epiphytes on three emergent canopy trees in French Guiana. *Biotropica* 28(3): 345-355.
- FONT QUER, P. 1985. *Diccionario de Botánica.* Editorial Labor, Barcelona.
- GOLLEY, F.B. 1983. *Tropical rain forest. Ecosystems, structure and function.* Elsevier Scientific Publishing Company, New York.
- GRIFFITHS, H. 1989. Carbon dioxide concentrating

- mechanisms and the evolution of CAM in vascular epiphytes. Pp. 42-86, *in* Lüttge, U. (ed.): Vascular plants as epiphytes. Evolution and ecophysiology. Springer Verlag, Berlin.
- GRUBB, P., J. LLOYD, T.D. PENNINGTON y T.C. WHITMORE. 1963. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. I: The forest structure, physiognomy and floristic. *Journal of Ecology* 51: 567 - 601.
- HERNÁNDEZ-ROSAS, J.I. 1998. Diversidad y estructura de las comunidades de epifitas del bosque siempre-verde tropical. Informe final al CONICIT, 90 pp.
- HERNÁNDEZ-ROSAS, J.I. 1999. Diversidad de grupos funcionales de plantas del dosel de un Bosque Húmedo Tropical del Alto Orinoco, Edo. Amazonas, Venezuela. *Ecotropicos* 12(1): 33-46.
- HERNÁNDEZ-ROSAS, J.I. 2000. Patrones de distribución de las epifitas vasculares y arquitectura de los forofitos de un bosque húmedo tropical del alto Orinoco, Edo. Amazonas, Venezuela. *Acta Biológica Venezolana* 20(3): 41-58.
- HERNÁNDEZ-ROSAS, J.I. 2001. Ocupación de los portadores por epifitas vasculares en un bosque húmedo tropical del Alto Orinoco, Edo. Amazonas, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 52: 301-312.
- HUBER, O. (ed.) 1986. La selva nublada de Rancho Grande. Parque Nacional "Henri Pittier". Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- INGRAM, S.W., K. FERRELL-INGRAM y N.M. NADKARNI. 1996. Floristic composition of vascular epiphytes in a neotropical cloud forest, Monteverde, Costa Rica. *Selbyana* 17: 88-103.
- JOHANSSON, D.R. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica* 59: 1-136.
- JOHANSSON, D.R. 1975. Ecology of epiphytic orchids in West African rain forest. *American Orchid Society Bulletin* 44: 125-136.
- JOHANSSON, D.R. 1978. A method to register the distribution of epiphytes on the host tree. *American Orchid Society Bulletin*. 47: 901-904.
- JOHNSON, A. y B. AWAN. 1972. The distribution of epiphytes on *Fragraea fragrans* and *Swietenia macrophylla*. *Malayan Forestry*. 35: 5-12.
- KELLY, D.L. 1985. Epiphytes and climbers of a Jamaican rain forest: vertical distribution, life forms and life histories. *Journal of Biogeography*. 12: 233-241.
- KELLY, D.L., E.V.J. TANNER, E.D. NIC LUGHADHA y V. KAPOS. 1994. Floristic and biogeography of a rain forest in the Venezuelan Andes. *Journal of Biogeography*. 21: 421-440.
- KLINGE, H., E. MEDINA y R. HERRERA. 1977. Studies on ecology of Amazons Caatinga forest in Southern Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 28: 270-276.
- KLUGE, M., P.N. AVADHANI y C.J. GOH. 1989. Gas exchange and water relations in epiphytic tropical ferns. Pp. 87-108, *in* Lüttge, U. (ed.): Vascular plants as epiphytes. Evolution and ecophysiology. Springer Verlag, Berlin.
- MEDINA, E. 1986. Forest, savannas and montane tropical environments. Pp. 140-168, *in* Barker, N.R. y S.P. Long (eds): Photosynthesis in contrasting environments. Elsevier Scientific Publishing Company, New York.
- MEDINA, E. 1990. Eco-fisiología y evolución de las Bromeliaceae. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias Córdoba* 59: 71-100.
- MORI, S.A. y N. LEPSCH-CUNHA. 1995. The Lecythidaceae of a Central Amazonian moist forest. *Memories of the New York Botanical Garden* 75: 1-55.
- OLIVARES, M.E. 1986. Composición florística y distribución de epifitas en un árbol del estrato superior *Schoenobiblos daphnoides* Mart. Thymelaeaceae en Paso Portachuelo, Parque Nacional Henri Pittier. Trabajo Especial de Grado. Escuela de Biología. U.C.V. Caracas.
- RICHARDS, P.W. 1996. *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press. Cambridge.
- SUGDEN, A. y R. ROBINS. 1979. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian cloud forest. I. The distribution of the epiphytic flora. *Biotropica* 11(3): 173-188.
- YEATON, R. y D. GLADSTONE. 1982. The pattern of colonization of epiphytes on Calabash trees (*Crescentia alata* H.B.K.) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Biotropica* 14(2): 137-140.
- ZIMMERMANN, J.K. y I.C. OLMSTED. 1992. Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (Tintal) in Mexico. *Biotropica* 24(3):402-407.

Recibido 02 noviembre 2001; revisado 17 septiembre 2002; aceptado 10 marzo 2003