

**DIVERSIDAD DE ESPECIES Y ESTRUCTURA DE LA VEGETACION DE
UNA COMUNIDAD DE SABANA EN LOS ALTOS LLANOS CENTRALES
VENEZOLANOS**

**SPECIES DIVERSITY AND VEGETATION STRUCTURE OF A SAVANNA
COMMUNITY IN THE HIGH CENTRAL LLANOS OF VENEZUELA**

Nelson Ramírez

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

RESUMEN

En la vegetación de los Altos Llanos Centrales Venezolanos se evaluó la estructura de la vegetación, abundancia de especies, disposición vertical, disposición horizontal con relación a la riqueza y diversidad de plantas, así como la especialización de las especies de plantas a hábitats particulares y su relación con la forma de vida de las plantas y las consecuencias en los patrones de regeneración de las especies de plantas. Se registró un total de 220 especies de plantas en una muestra de 4.000 metros cuadrados censados (100 m² en cada hábitat), la cual incluyó 60 familias (59 angiospermas y una familia de helechos). El número de especies presentes en uno o dos hábitats fue mayor que el número de especies presentes en tres hábitats entre formas de vida, excepto para epifitas. El número de especies fue mayor en la transición bosque-sabana y en la sabana que en el bosque y el área perturbada. La similitud florística entre los cuatro hábitats considerados mostró un patrón decreciente desde hábitats estructuralmente similares a hábitats estructuralmente diferentes. El mayor valor del índice de diversidad fue encontrado para la comunidad y los valores del índice de equidad no variaron notablemente entre las áreas estudiadas. La distribución de frecuencia de las formas de vida destacan la abundancia de especies anuales, seguidas de hierbas perennes, y en frecuencias similares ocurrieron árboles, arbustos y lianas. La relación entre formas de vida y hábitats resultó estadísticamente significativa: las especies leñosas son más abundantes en el bosque y las especies herbáceas en el área perturbada. Un total de cuatro franjas verticales del área reproductiva ocupada por las especies de plantas fue establecido usando métodos multivariados: en el área perturbada solo hay dos franjas verticales, en la sabana presenta básicamente tres franjas, el bosque y la transición bosque sabana presentaron a las especies distribuidas en los cuatro niveles. La mayoría de las especies de plantas están distribuidas de forma agregada, seguido por una baja proporción de especies con disposición al azar y solo una especie con disposición regular, sin embargo, el número de especies con disposición al azar disminuye desde hábitats a la comunidad. De un total de 89 especies leñosas registradas, el 73,03% presentaron regeneración natural. El número de especies leñosas con disposición al azar tienden a disminuir desde juveniles a adultas, mientras que el número de especies con disposición contagiosa incrementa desde juveniles a adultos. Estos resultados son discutidos con relación a la dinámica de la vegetación de los Altos Llanos Centrales Venezolanos.

ABSTRACT

This research evaluates vegetation structure, abundance, horizontal and vertical distribution related to plant species richness, habitat specialization and their relationship to plant life forms and plant recruitment in the Venezuelan Central Plains. A total of 220 plant species was recorded in a 4,000 m² area, which included 60 families: 59 angiosperms and one fern family. The number of plant species was higher in the forest-savanna transition and savanna than in the forest and disturbed area. Floristic similarities between habitats showed a decreasing pattern from habitats structurally similar to habitats structurally different or distant habitats. The largest diversity index was found for the community, and the indexes of equitability did not vary between the four habitats studied. Species frequency according to life form was greater for annual and perennial herbs than lianas, trees, shrubs, and epiphytes. Frequency distribution of plant species according to the number of habitats where they occurred was similar according to life forms, except for epiphytes: the number of plant species growing mainly in one and two habitats was larger than the number of plant species growing in three habitats. Life form was statistically associated with habitat: woody species were abundant in the forest and herbaceous species in disturbed areas. Four strata of the vertical distribution of reproductive structures were established using multivariate methods: two strata in the disturbed areas, three strata in the savanna, and four strata in the transition forest-savanna and forest. Most of the plant species have clumped distribution, followed by a low number of species with random distribution and only one plant species is distributed regularly. However, the number of plant species with random distribution decrease from habitats to the community. From 89 woody species examined, 73, 03% exhibited natural recruitment. The number of woody species distributed randomly tend to decrease from juvenile to adult plants, while the number of plant species with clumped distribution increase from juvenile to adult plants. These results are discussed with relation to the dynamic of the vegetation the Venezuelan Central Plain.

Palabras clave: Diversidad, riqueza, sabana, hábitat, forma de vida, disposición horizontal, estratificación, regeneración, Venezuela.

Keywords: Diversity, richness, savanna, habitat, life form, horizontal distribution, stratification, recruitment, Venezuela.

INTRODUCCION

La vegetación de sabana ocupa una extensa área en Sur América, incluyendo la vegetación de cerrado (Sarmiento y Monasterio, 1975; Medina, 1980). En ambos casos, la fisonomía de la vegetación varía desde pastizales hasta formaciones boscosas (Sarmiento y 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). La vegetación de los Llanos Centrales es de sabana y está caracterizada por un típico pastizal interrumpido por agrupaciones arbóreas de diferen-

tes tamaños (Walter, 1969; Sarmiento y Monasterio, 1975; San José y Fariñas, 1971, 1983, 1991). Se ha relacionado la fisonomía de la vegetación de las sabanas venezolanas con muchos factores, tales como suelo, clima y fuego (Walter, 1969; Foldats y Rutkis 1965, 1969; Sarmiento y Monasterio, 1975; Medina y Silva, 1990; Sarmiento y Silva, 1997). El suelo representa un factor determinante del tipo de vegetación por la presencia de una coraza laterítica cercana a la superficie (Santamaría y Bonazzi, 1963, 1964; Foldats y Rutkis, 1965, 1969; San José y Fariñas, 1983, 1991; Sánchez, 1987). La marcada estacionalidad del clima, con un periodo de sequía y otro lluvioso, también puede influenciar el grado de desarrollo de la vegetación (Sarmiento y Monasterio, 1975). Por otra parte, el fuego puede afectar la estructura de la vegetación limitando el desarrollo de especies arbóreas y en consecuencia el desarrollo de bosques (Walter, 1969; Sarmiento y Monasterio, 1975; San José y Fariñas, 1971, 1983, 1991; Sarmiento y Silva, 1997).

A pesar de las numerosas investigaciones realizadas en la vegetación de los Llanos Centrales Venezolanos, nuevos estudios sobre la organización y estructura de la vegetación relacionados con la riqueza y diversidad de plantas pueden contribuir al conocimiento de la vegetación de sabana. Es bien conocido que la heterogeneidad edáfica produce un mosaico de tipos de vegetación en los Altos Llanos Centrales Venezolanos (Velásquez 1965, San José y Fariñas 1983, 1991, Sánchez 1987). Sin embargo, cabe preguntar ¿existe especificidad de hábitats por parte de las especies de plantas? Las especies tienden a evolucionar a la diferenciación de hábitats, lo cual permite a muchas especies coexistir en una comunidad (Whittaker 1965). En este sentido, se desconoce cuales especies están asociadas específicamente a determinado hábitat (por ejemplo sabana o bosque) y como afecta la especificidad de las especies de plantas a la riqueza y diversidad local de especies. 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 riqueza y diversidad de especies entre hábitats, así como con otras áreas con fisonomía similar como los cerrados de Brasil (Andrade *et al.*, 2002, Batalha y Mantovani, 2001, Durigan *et al.*, 2002, Eiten 1994, Felfili *et al.*, 2002, Goodland 1971, Ratter *et al.*, 1996).

Otro aspecto poco explorado en la vegetación de los Altos Llanos Centrales de Venezuela es la disposición vertical y horizontal de las especies y su relación con los patrones de regeneración natural. El conocimiento de estos patrones puede contribuir al entendimiento de la organización de este tipo de vegetación. Aunque la disposición horizontal y su relación con los patrones de regeneración de las especies han sido previamente evaluadas en la Estación Biológica de Los Llanos (San José *et al.*, 1991), la estratificación vertical de las especies de plantas ha recibido poca atención. La disposición horizontal representa un elemento adicional en el conocimiento de la estructura de la vegetación. De hecho, 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 interdependientes y variar de acuerdo al tipo de hábitat (Brunig 1983), y en consecuencia pueden afectar la diversidad biológica.

De acuerdo a lo anterior, este trabajo tiene como objetivo general describir la estructura de la vegetación de los Altos Llanos Centrales Venezolanos. Específicamente, este trabajo evalúa las características de la vegetación por hábitats y de acuerdo a la abundancia, distribución horizontal y distribución vertical de las especies. Además, se analiza la especialización de las especies de plantas a hábitats particulares, su forma de vida y los patrones de regeneración de las especies leñosas. Por otra parte, se estima la riqueza, diversidad y equidad en hábitats con diferente estructura y a nivel de la comunidad.

METODOS

Área de estudio

El trabajo de campo se realizó en la Estación Biológica de los Llanos de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales (EBLL), localizada aproximadamente a 12 Km al SE de Calabozo, Estado Guárico, Venezuela (8°56' N; 67°25' W). El área de estudio está constituida por una sabana dominada por *Trachypogon*. El suelo es ácido y con una baja capacidad de intercambio cationico (San José y Garcia-Miragaya 1979). De acuerdo con Santamaría y Bonazzi (1963, 1964), los principales factores operacionales de la sabana son la presencia de un suelo excesivamente seco y una coraza laterítica cercana a la superficie. El clima es marcadamente estacional, con una estación lluviosa desde mayo a noviembre y una estación de sequía desde diciembre hasta abril (Walter y Medina 1971, Sarmiento y Monasterio 1968). La precipitación anual varía entre 800 y 1839 mm, y la temperatura media anual es de 27°C, según el registro climatológico de 25 años.

El área de estudio fue protegida del fuego y pastoreo por 25 años antes de la fecha del presente estudio (1985-1986). Según San José y Fariñas (1983, 1991), después de 25 años de protección la sabana de la Estación Biológica de los Llanos cambió gradualmente desde una sabana abierta a una sabana arbustiva. En esos dos estudios se evidenciaría la existencia de estados secuenciales de sucesión. La vegetación parece mostrar cambios desde áreas alteradas a la vegetación de bosque, cuando las propiedades del suelo así lo permiten.

Las 250 hectáreas de la Estación Biológica de los Llanos incluyen un mosaico heterogéneo de tipos de vegetación producidas por la variedad de suelos y por la actividad antrópica. De acuerdo a la estructura de la vegetación y grado de perturbación se puede reconocer al menos cuatro hábitats diferentes:

1. **Bosque.** Agrupaciones de árboles que interrumpen la sabana gramínea. Su extensión es variable y localmente se les llama "matas" (Aristeguieta, 1966; Blydenstein 1962). Están compuestas por parches discontinuos de árboles con un estrato de hierbas y arbustos (San José y Fariñas, 1983).

2. **Ecotono.** Borde del bosque o vegetación de transición entre el bosque y la sabana que se mantiene fuera del borde de las copas de los árboles que delimitan un cinturón ecotonal (Blydenstein, 1962; San José *et al.*, 1978),

3. **Vegetación de sabana.** Matriz continua de gramíneas y ciperáceas, dominada por *Trachypogon* spp. y *Axonopus* spp., con árboles dispersos de porte bajo.

4. **Vegetación secundaria o áreas perturbadas.** Se originan en sabanas o bosques adyacentes y muestran una vegetación herbácea, dominada por especies de plantas pioneras distribuidas en áreas de pastoreo y áreas de alteración continua por el mantenimiento de cortafuegos.

Formas de vida

De acuerdo a la forma de vida, se clasificó a las especies vegetales en seis categorías de acuerdo a la consistencia del tallo, ramificación, altura y longevidad: árboles (plantas leñosas con fuste no ramificado cerca del suelo y altura mayor de 5 m), arbustos (plantas leñosas con tallo ramificado cercano al suelo con una altura menor de 5 m), lianas (plantas leñosas o al menos con tallos ligeramente leñosos de altura variable pero siempre perennes), epifitas (plantas que crecen sobre árboles y/o arbustos, incluyendo hemiparásitas y no parásitas), hierbas perennes (plantas herbáceas y sufrutices) y hierbas anuales (incluyendo algunas trepadoras volubles de vida corta). La condición anual de estas especies fue establecida en un mínimo de 10 indivi-

duos por especies, los cuales fueron observados en tres años diferentes en parcelas permanentes (Ramírez, 2002). Aquellas especies en donde más del 80% de los individuos murieron en forma sincronizada durante un intervalo de un año, fueron considerados de vida corta o anual.

La abundancia de las especies

Se registró la abundancia de las especies de plantas en una extensión de 4.000 m² en la Estación Biológica de los Llanos (1.000 m² en cada hábitat) durante los periodos lluviosos de los años 1985 y 1986. Andrade *et al.*, (2002) demostraron la efectividad de este muestreo en los cerrados de Brasil. Se censaron diez parcelas de 100 m² (10 m X 10 m) ubicadas al azar en cada uno de los hábitats previamente descritos, excepto en el área de transición bosque-sabana en la cual las parcelas de 100 m² fueron rectangulares (5m x 20 m). Estas parcelas se ubicaron en los bordes de las áreas boscosas debido a que estas áreas de transición bosque-sabana son naturalmente angostas. Cada parcela se dividió en cuatro áreas de 25 m² y se incluyeron diez parcelas de 1 m² en cada área de 25 m². En las parcelas de 100 m² se censaron las especies de árboles; los arbustos y lianas se contaron en las parcelas de 25 m², y las hierbas anuales y perennes, plántulas y juveniles pequeños de árboles, arbustos y lianas se contaron en las parcelas de 1 m². En el caso de plantas herbáceas con propagación vegetativa, como muchas gramíneas y ciperáceas, la delimitación de diferentes individuos por parcelas se estableció verificando la posible conexión superficial o subterránea. La abundancia de plántulas y juveniles de plantas leñosas permitió establecer cuales especies presentaban regeneración natural.

Distribución horizontal

El método utilizado para determinar el arreglo horizontal de las especies fue el cociente varianza/media, estimado con base en la frecuencia promedio observada en las parcelas y su varianza asociada. Un cociente igual a 1 (varianza igual a la media) indica que las especies se disponen al azar; un cociente menor que 1 (varianza menor que la media) indica una disposición regular o uniforme y un cociente mayor que 1 (varianza mayor que la

media) indica una disposición contagiosa o agregada. Los valores del cociente varianza/media se sometieron a una prueba de significación en la que se compara la diferencia entre el cociente varianza-media observado y el esperado (Blackman, 1942). La disposición horizontal de las especies se estimó en cada hábitat y en la comunidad total en el caso de las plantas adultas y juveniles.

Distribución vertical

Se analizó el arreglo vertical o estratificación de las especies 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 delimitación de franjas horizontales corresponde a la definición de estratificación de especies, agregación de las alturas de especies en estado maduro independientemente de su abundancia (i.e. Sawyer y Lindsey, 1971). Es importante aclarar que la estratificación del espacio reproductivo coincide en la mayoría de las especies con la disposición del follaje, sin embargo, en las especies con inflorescencias escaposas el área reproductiva está espacialmente separada del follaje de la planta. La disposición vertical del espacio reproductivo de cada especie se estableció midiendo la altura del espacio aéreo reproductivo de 5 a 10 individuos por especie durante el respectivo periodo de floración. Se midió el intervalo de alturas (mínima y máxima) del espacio reproductivo, entre las cuales se distribuyen verticalmente los órganos reproductivos de las especies (Ramírez *et al.*, 1988). Estas medidas se hicieron usando una vara recta graduada en cm para las especies entre 0-3 m de altura y el método tradicional del clinómetro en los árboles de especies de mayor altura.

En cada especie se determinó la altura mínima, altura máxima y el promedio de 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 se expresan como distancias euclidianas (StatSoft, 2001). Las especies

clasificadas en grupos por este método, se evaluaron nuevamente por un análisis discriminante para establecer si los grupos previamente establecidos diferían estadísticamente (StatSoft, 2001).

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 del nivel inmediato superior fueron considerados como variables de una categoría, esto para cada grupo de datos (especies de plantas) vecinos entre niveles de altura. Este último análisis permite verificar si las áreas limítrofes entre franjas de altura representan límites estadísticamente distintos.

Similitud florística

La similitud florística entre todos los pares de hábitats fue calculada usando el índice de Jaccard:

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

donde A es el número de especies exclusivas del hábitat A, B es el número de especies exclusivas del hábitat B y C es el número de especies comunes. Además, la similitud entre hábitats se determinó de acuerdo a la abundancia de las especies (Digby y Kempton, 1987) usando un análisis de factor, con el método de extracción de componentes principales (StatSoft, 2001). Los resultados son presentados como un gráfico bidimensional de los dos primeros factores.

Riqueza, diversidad y equidad

En cada hábitat y para el total de la comunidad se calculó la riqueza (número total de especies en el área muestreada), la diversidad y la equidad. Para el cálculo de la diversidad y equidad, la abundancia de las especies herbáceas, determinada en un total de 400 m², fue cambiada por la abundancia equivalente a 1000 m², la cual corresponde al área evaluada para las especies leñosas. La diversidad fue calculada usando el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H), de acuerdo a la fórmula:

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

donde S es el número de especies registradas y p_i es la proporción de individuos pertenecientes a la especie i . Los valores de H se compararon estadísticamente usando la prueba de t de student de acuerdo al procedimiento de Magurran (1988).

La equidad, la cual refleja la abundancia relativa de las especies, el grado en el cual las especies comparten dominancia, se calculó como $E = H/\ln S$ (Magurran, 1988), donde S es el número de especies de plantas y H es el índice de diversidad de Shannon-Wiener.

Preferencia de hábitats

La preferencia de hábitat por parte de las especies de plantas se estableció usando los valores de abundancias de las especies en cada hábitat. Para comparar estadísticamente el número de plantas entre hábitats, se usó la prueba de χ^2 con igual expectativa (Snedecor y Cochran, 1978). Las pruebas se hicieron con cada especie de planta entre todos los pares de hábitats posibles. Cada especie de planta fue asociada a uno o más hábitats dependiendo de los resultados de la prueba estadística. Si una especie mostraba diferencias significativas en la abundancia entre dos hábitats comparados con respecto a la hipótesis de iguales frecuencias, entonces la especie se asigna al hábitat donde tenía mayor abundancia. Por el contrario, cuando no mostraba diferencias estadísticamente significativas, se aceptaba que la especie no mostraba preferencia entre los dos hábitats comparados. De los resultados de todas las comparaciones se estableció la preferencia de las especies por determinados hábitats. La preferencia de hábitats de plantas epífitas no fue determinada y ésta fue estimada por la preferencia de hábitats de los árboles hospederos.

Análisis de datos

Para establecer el grado de dependencia y la interacción entre las variables (forma de vida, hábitat, disposición horizontal y disposición vertical) se usó un análisis de frecuencias log-lineal de dos o tres factores (StatSoft, 2001). Si el análisis de tres factores no era significativo, entonces se evaluaba la significación del efecto de dos factores. Se estimaron los niveles de interacción para cada par de variables. La prueba de dependencia entre dis-

posición vertical y forma de vida no se hizo debido a que más del 20% de las celdas tenían valores de frecuencias esperadas muy bajos o cero (Maruscillo y Levin, 1983). Para ajustar mejor la distribución de los datos a los requerimientos de la prueba estadística, en la comparación entre forma de vida y disposición horizontal se excluyó la disposición regular y en la comparación entre forma de vida y disposición vertical se excluyó la forma de vida epífitas. Para establecer las celdas que contribuyen en mayor medida a la significancia de la prueba de dependencia se realizó un análisis de residuos (frecuencia observada menos frecuencia esperada), para cada celda del análisis de dos factores y luego se evaluó la significación de los residuos estandarizados. Este análisis aporta información sobre los valores de aquellas celdas que se desvían significativamente de los valores esperados (Legendre y Legendre, 1983).

RESULTADOS

La información acerca la forma de vida, abundancia, preferencia de hábitat, distribución horizontal y distribución vertical de las especies leñosas se ofrece en el Anexo I y los datos de especies herbáceas en el Anexo II. Se registró un total de 220 especies de plantas en la muestra de 4.000 metros cuadrados censados, incluyendo 60 familias (59 angiospermas y una familia de helecho). Las familias más numerosas fueron Fabaceae ($N=30$; 13.6%), Poaceae ($N=18$; 8.2%), Caesalpiniaceae ($N=12$; 5.5%), Asteraceae ($N=10$; 4.6%) y Mimosaceae ($N=9$; 4.1%).

Riqueza, diversidad, equidad y abundancia

El número de especies de plantas varió desde 75 en el área perturbada hasta 149 en el área de transición bosque-sabana (Tabla 1). El número de especies presentes fue mayor en la transición bosque-sabana y en la sabana que el bosque y el área perturbada. La riqueza, diversidad y equidad mostraron diferentes tendencias para los hábitats y la comunidad (Tabla 1). Como era esperado, el mayor valor del índice de diversidad correspondió a la comunidad total (Tabla 1). Los valores de diversidad fueron estadísticamente diferentes entre los hábitats comparados, excepto entre el bosque y la transición

Tabla 1. Riqueza, preferencia de hábitats, índices de diversidad y equidad, y abundancia total para los cuatro hábitats y para el total de la comunidad estudiada.

	Riqueza ¹ N	Preferencia de hábitat N(%)	Especializadas a un hábitat N(%)	Diversidad ² H	Equidad E	Nº individuos ³
Bosque	98	52(53.1)	12(12.2)	3.26 ^a	0.71	3622
Transición bosque-sabana	149	128(85.9)	17(11.4)	3.20 ^a	0.64	30866
Sabana	125	73(58.4)	13(10.4)	2.52	0.52	42156
Área Perturbada	75	61(81.3)	33(44.0)	2.99	0.68	45105
Total Comunidad	220	————	75(34.1)	3.50	0.65	121753

(¹) Valores de riqueza por hábitat se refiere al número total de especies presentes en cada hábitat independientemente de su abundancia. (²) Igual superíndice indica que no hay diferencia estadística entre los índices. (³) Número de individuos en 1000m² para cada hábitat y en 4000m² para la comunidad.

bosque-sabana (Tabla 1). Estos últimos mostraron mayores valores de los índices que la sabana y el área perturbada (Tabla 1). Los valores del índice de equidad no variaron notablemente entre las áreas estudiadas, sin embargo, los mayores valores se registraron en hábitats contrastantes (bosque y área perturbada) y el menor valor se encontró en la sabana (Tabla 1).

Abundancia de las especies

En comparación con los otros hábitats y la comunidad total, el número de plantas por unidad de área fue menor en el bosque (Tabla 1). La sabana y el área perturbada mostraron valores similares y el menor valor se observó en el área de transición bosque-sabana (Tabla 1).

La abundancia de las especies de acuerdo a la forma de vida y hábitat denota que en las especies leñosas los arbustos representan la forma de vida más abundante, seguida por las especies arbóreas y por último las lianas, con los menores valores de

abundancia (Anexo I). Las especies arbóreas mas abundantes fueron *Cochlospermum vitifolium* y *Curatella americana* en la transición bosque-sabana y en la sabana; en el bosque y la transición bosque-sabana dominaron *Xylopia aromatica* y *Conarus venezuelensis*. Las especies arbustivas mas abundantes fueron *Eugenia biflora*, *Erytroxylum orinocence*, *Randia hebecarpa*, y *Allophyllus racemosus*, todas en el área de transición bosque-sabana (Anexo I). Las especies trepadoras mas abundantes fueron *Smilax cumanensis*, *Wulffia stenoglossa* y *Marsdenia xerophylica* en la transición bosque-sabana y *Abrus precatorius* en la transición bosque-sabana y el bosque (Anexo I). El número de individuos por unidad de área fue mucho mayor en especies herbáceas que en especies leñosas (ver anexos I y II). Algunas especies anuales mostraron mayores valores de abundancia que especies herbáceas perennes (Anexo II). Las hierbas anuales mas abundantes fueron *Borreria latifolia* en la transición bosque-sabana; *Diodia apiculata*, *Paspalum convexum* y *Paspalum multicaule* en el área perturbada; *Praxelis*

pauciflorum en la sabana e *Hyptis suaveolens* en el área de transición bosque-sabana, sabana y área perturbada (Anexo II). Las hierbas perennes más abundantes fueron *Elephantopus mollis*, *Axonopus canescens* en el área de transición bosque-sabana y sabana; *Lasiacis anomala* en el área de transición bosque-sabana y *Trachypogon plumosus* en la sabana (Anexo II).

Formas de vida

En la distribución de frecuencias de las formas de vida destaca la abundancia de especies anuales, (N=70; 31.8%) seguida por hierbas perennes (N=57; 25.9%), mientras que las especies leñosas,

árboles, arbustos y lianas presentaron frecuencias similares (Tabla 2). En cuanto a plantas epífitas, solo se censaron cuatro especies (Tabla 2).

Disposición horizontal

La mayoría de las especies de plantas están distribuidas de forma agregada, con una baja proporción de especies con disposición al azar y solo una especie con disposición regular (Tabla 2).

Estratificación de la vegetación

El análisis de agrupamiento permitió establecer cuatro estratos del área reproductiva ocupada por

Tabla 2. Número y porcentaje de especies por forma de vida según el número de hábitats en cuales estaba presente y hábitats preferidos por la abundancia de cada especie, distribución horizontal y distribución vertical del follaje reproductivo

	FORMA DE VIDA						Total
	Árbol	Arbusto	Liana	Hierba perenne	Hierba anual	Epífita	
	N(%)	N(%)	N(%)	N(%)	N(%)	N(%)	
NUMERO DE HÁBITATS PRESENTES							
1	11(36.7)	11(42.3)	5(15.2)	18(31.6)	30(42.9)	0(0.0)	75(34.1)
2	7(23.3)	8(30.8)	18(54.6)	23(40.4)	16(22.9)	2(50.0)	74(33.6)
3	12(40.0)	7(26.9)	10(30.3)	13(22.8)	16(22.9)	2(50.0)	60(27.3)
4	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	3(5.2)	8(11.3)	0(0.0)	11(5.0)
NÚMERO DE HÁBITATS PREFERIDOS							
1	17(56.6)	15(57.7)	18(54.6)	35(61.4)	50(71.4)	0(0.0)	135(61.4)
2	13(43.3)	10(38.5)	13(39.4)	21(36.8)	17(24.3)	3(75.0)	77(35.0)
3	0(0.0)	1(3.8)	2(6.1)	1(1.8)	3(4.3)	1(25.0)	8(3.6)
Total	30(13.6)	26(11.8)	33(15.0)	57(25.9)	70(31.8)	4(1.8)	220
DISTRIBUCIÓN							
Azar	10(33.3)*	4(15.4)	9(27.3)	0(0.0)	2(2.9)	0(0.0)	25(11.4)
Agregada	20(66.7)	22(84.6)	24(72.7)	56(98.3)	68(97.1)	4(100)	194(88.2)
Regular	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	1(1.7)	0(0.0)	0(0.0)	1(0.4)
NIVELES DE ALTURA							
0-0.57m	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	40(70.2)	52(74.3)	0(0.0)	92(41.8)
0.57-1.5m	0(0.0)	22(84.6)	8(24.2)	16(28.1)	17(24.3)	0(0.0)	63(28.6)
1.5-4m	20(66.7)	4(15.4)	24(72.7)	1(1.7)	1(1.4)	3(75.0)	53(24.1)
4-23m	10(33.3)	0(0.0)	1(3.1)	0(0.0)	0(0.0)	1(25.0)	12(5.5)

(*) Análisis de residuos significativo a $P < 0.01$

las especies de plantas. Los resultados del análisis discriminante confirmaron la clasificación del análisis de agrupamiento, mediante el cual se clasificó correctamente un 86.3% de las especies. Diversos cambios en la clasificación originada por el análisis de agrupamiento no incrementaron la proporción de especies clasificadas correctamente, por lo cual se mantuvo el resultado original del análisis de agrupamiento. Mas aún, el análisis discriminante resultó estadísticamente significativo ($F_{(9,520)} = 89.9$; $P = 0.000000$) y las distancias de Mahalanobis entre estratos verticales resultaron estadísticamente diferentes (Tabla 3). Ambos resultados indican que las especies tienden a formar grupos en lo relativo al espacio vertical donde disponen su follaje reproductivo.

Los límites entre las franjas de altura también fueron estadísticamente diferentes ($F_{(4,434)} = 635.83$; $P = 0$). 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 (Tabla 4).

Forma de vida y número de hábitat

El porcentaje de especies que crecen preferentemente en un hábitat determinado con relación al número total de especies presentes en ese hábitat

fue muy variable (Tabla 1). La fracción de especies que crecen preferentemente en el bosque es similar a la encontrada en la sabana, pero ambos valores son menores que la fracción de especies que crecen preferentemente en la transición bosque-sabana y en el área perturbada (Tabla 1). Por el contrario, la fracción de especies que crecen sólo en un tipo de hábitat fue mucho mayor en el área perturbada en relación con los demás hábitats (bosque, transición bosque-sabana y sabana, Tabla 1). El número de especies que sólo crecen en un hábitat representa aproximadamente un tercio del total de especies presentes a nivel de la comunidad total (Tabla 1).

Con respecto a la forma de vida, las especies leñosas (árboles, arbustos y lianas) ocupan de uno a tres hábitats y las especies herbáceas se encuentran hasta en cuatro (Tabla 2). Igualmente, las distintas formas de vida se distribuyeron en forma distinta con relación al número de hábitat (Tabla 2). Sin embargo, el número de especies presentes en un solo hábitat es similar al encontrado en dos hábitats, y a la vez superior al número de especies presentes en tres y cuatro hábitats (Tabla 2).

El número de hábitats estadísticamente establecidos y ocupados por las distintas especies de plantas es independiente de la forma de vida ($\chi^2 = 16.68$;

Tabla 3. Distancias de Mahalanobis entre los niveles de altura de las especies clasificadas por el análisis de agrupamiento (variable dependiente) y las variables dependientes (altura promedio, altura máxima y altura mínima para cada especie), Distancias cuadráticas de Mahalanobis (diagonal superior), valores de $F_{(3,214)}$ y probabilidad asociada (diagonal inferior) entre niveles de altura de la vegetación de los Llanos Centrales venezolanos.

	Nivel de altura			
	D (0-0.57m)	C(0.57-1.5m)	B(1.5-4m)	A(4-23m)
D	—	1.63	12.97	124.97
C	19.79(0.00000)	—	5.47	100-64
B	141.80(0.00000)	51.07(0.00000)	—	62.54
A	404.37(0.00000)	310.51(0.00000)	187.51(0,00000)	—

gl = 10; P = 0.0818). La distribución de frecuencias de las especies de plantas de acuerdo al número de hábitats preferidos fue muy similar entre formas de vida, excepto las epifitas (Tabla 2). El número de especies presentes en uno o dos hábitats fue mayor que el número de especies presentes en tres hábitats. El 61.4% de las especies estaban presentes en un solo hábitat y pocas especies se registraron en tres hábitats (Tabla 2). Comparando cualitativamente el número de especies presentes y el número de especies que crecen preferentemente en un solo tipo de hábitat (últimas columnas de presencia y preferencia de hábitats, Tabla 2), muestra que el número de especies asociadas estadísticamente a un hábitat determinado es mucho mayor que el número de especies allí presentes. Asimismo, el número de especies asociadas estadísticamente a dos hábitats es similar al número de especies presentes y en contraste, el número de especies asociadas estadísticamente a tres hábitats es mucho menor que el número de especies presentes. No se encontraron especies estadísticamente asociadas a cuatro hábitats (Tabla 2).

Hábitat y forma de vida

La asociación entre forma de vida y tipo de hábitat fue estadísticamente significativa ($\chi^2 = 153.92$;

Tabla 4. 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<0.05

Niveles	X ± DS
A(superior)	2300*
A(inferior)-B(superior)	397.05±147.89
B(inferior)-C(superior)	150.39 ± 68.23
C(inferior)-D(superior)	56.65 ± 23.25
D(inferior)	0.5*

* valores máximos y mínimos encontrados entre las especies del nivel superior y el nivel inferior respectivamente.

gl = 15; P < 0.0000001). El bosque está dominado por árboles y en una menor proporción por arbustos y lianas (Tabla 5). En la transición bosque-sabana, las lianas y hierbas perennes fueron las más abundantes, seguidas por hierbas anuales, arbustos y árboles (Tabla 5). La vegetación de sabana esta marcadamente dominada por hierbas perennes y anuales, con solo pocas especies de otras formas de vida (Tabla 5). El área perturbada esta principalmente dominada por hierbas anuales y en menor frecuencia por hierbas perennes (Tabla 5). Los análisis de residuos muestran que los árboles y las hierbas anuales están estadísticamente asociados al bosque y al área perturbada respectivamente (Tabla 5).

Forma de vida y distribución horizontal

La forma de vida de las plantas esta significativamente asociada a la distribución horizontal de las especies ($\chi^2 = 33.47$; gl = 5; P < 0.000003). La mayoría de las especies tienen una distribución agregada, seguida de la distribución al azar y solo una especie se distribuye en forma regular (Tabla 2). Sin embargo, el análisis de residuos indica que un número importante de especies arbóreas están distribuidas al azar. En contraste, casi todas las especies herbáceas están dispuestas de forma agregada (Tabla 2).

Forma de vida y altura de las plantas

La distribución de las alturas de las especies depende de su forma de vida ($\chi^2 = 225.0$; gl = 12; P = 0.000000). Los árboles y las epifitas están distribuidos a alturas mayores de 1.5 m, mientras que las especies herbáceas están principalmente distribuidas en estratos inferiores (Tabla 2). La mayoría de los arbustos ocupan el segundo intervalo o franja de altura y la mayoría de las lianas tienen su follaje reproductivo en el tercer intervalo (Tabla 2).

Hábitat y niveles de altura

La distribución vertical de las especies de plantas esta significativamente asociada al tipo de hábitat ($\chi^2 = 105.93$; gl = 9; P < 0.0000001). Este análisis de frecuencias muestra que en el área perturbada solo se presentan las dos franjas inferiores de distribución de las especies y que la sabana

Tabla 5. Número y frecuencia de especies por hábitat de acuerdo a la forma de vida, distribución horizontal y distribución vertical del follaje reproductivo. El número de especies es mayor que el total debido a que algunas especies de plantas están presentes en más de un hábitat.

	Tipo de hábitat			
	Bosque N(%)	Transición N(%)	Sabana N(%)	Área perturbada N(%)
FORMA DE VIDA				
Árboles	22(42.3)*	15(11.7)	7(9.6)	0(0.0)
Arbustos	12(23.1)	22(17.2)	3(4.1)	1(1.6)
Lianas	12(23.1)	30(23.4)	8(11.0)	0(0.0)
Epifitas	2(3.8)	4(3.1)	3(4.1)	0(0.0)
Hierbas perennes	4(7.7)	32(25.0)	30(41.1)	14(23.0)
Hierbas anuales	0(0.0)	25(19.5)	22(30.1)	46(75.4)*
Total	52(16.6)	128(40.7)	73(23.3)	61(19.4)
DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL				
Azar	15(28.9)*	11(8.6)	6(8.2)	0(0.0)
Agregada	37(71.2)	116(90.6)	66(90.4)	61(100.0)
Regular	0(0.0)	1(0.8)	1(1.4)	0(0.0)
NIVELES DE ALTURA				
0-0.57m	3(5.8)	34(26.6)	36(49.3)	48(78.7)*
0.57-1.5m	13(25.0)	47(36.7)	22(30.2)	13(21.3)
1.5-4m	27(51.9)	42(32.8)*	13(17.8)	0(0.0)
4-23m	9(17.3)*	5(3.9)	2(2.7)	0(0.0)

(*) = Análisis de residuos $P < 0.05$, * = Análisis de residuos $P < 0.001$

presenta básicamente tres franjas, con solo dos especies que exponen su follaje reproductivo a más de cuatro metros de altura (Tabla 5). El análisis de residuos permite revelar la relación entre las franjas de altura y cada tipo de hábitat: la cuarta franja está particularmente representada en el bosque, mientras que la tercera franja destaca en el área de transición bosque-sabana (Tabla 5). En contraste, la primera franja está significativamente asociada al área perturbada (Tabla 5).

Hábitat y distribución horizontal

La distribución horizontal de las especies de plantas está significativamente asociada al tipo de hábitat ($\chi^2 = 27.44$; $gl = 6$; $P = 0.00012$). Aunque la mayoría de las especies tienen una distribución agregada en todos los hábitats (Tabla 5), el análisis de residuos establece que la distribución horizontal

al azar está significativamente asociada al hábitat de bosque (Tabla 5).

La relación entre la disposición horizontal de las especies en los distintos hábitats y en la comunidad de los Altos Llanos Centrales venezolanos se resume en la Tabla 6. En general, el número de especies con disposición al azar es mayor en los distintos hábitats que en la comunidad total. Por el contrario, el número de especies con disposición contagiosa es similar o menor en los hábitats que en la comunidad (Tabla 6). Estas tendencias están sustentadas por la asociación significativa entre la disposición horizontal de las especies en la comunidad y la disposición horizontal de las especies en el bosque ($\chi^2 = 41.68$; $gl = 2$; $P < 0.000001$), en el área de transición bosque-sabana ($\chi^2 = 180.11$; $gl = 2$; $P = 0.000000$) y en la sabana ($\chi^2 = 104.11$; $gl = 2$; $P = 0.000000$).

Tabla 6. Variación en la disposición horizontal de las especies en y entre hábitats (Comunidad).

	Disposición horizontal		
	Azar	Contagiosa	Regular
Bosque	22	28	1
Comunidad	15	36	0
Transición bosque			
-sabana	20	104	2
Comunidad	11	114	1
Sabana	10	64	0
Comunidad	6	67	1
Área perturbada	1	62	0
Comunidad	0	63	0

Distribución vertical y niveles de altura

La distribución vertical y niveles de altura están estadísticamente asociados ($\chi^2 = 9.03$; $gl = 3$; $P = 0.028806$). El número de especies con una distribución agregada disminuye gradualmente con la altura de la planta, mientras que las especies con una distribución al azar están presentes mayormente en la primera y tercera franjas de altura (Tabla 7).

Similitud florística

Según el coeficiente de Jaccard, la similitud florística entre los cuatro hábitats estudiados mostró un patrón decreciente desde hábitats estructuralmente similares a hábitats estructuralmente diferentes (Tabla 8). La similitud florística del bosque con los otros hábitats aumenta desde el área perturbada hasta el área de transición bosque-sabana y la del área perturbada con los otros hábitats incrementa desde el bosque hasta la sabana (Tabla 8). En general, los mayores niveles de similitud florística se encontraron entre el bosque y el área de transición bosque-sabana y entre el área de transición bosque-sabana y la sabana (Tabla 8).

Los resultados de la clasificación de los hábitats de acuerdo a las especies y su abundancia están resumidos en la Figura 1. El eje horizontal explica un 51% de la varianza total y el eje vertical explica un 25%. En la figura se observa que el área de

Tabla 7. Número y frecuencia de 220 especies de plantas de acuerdo a la distribución horizontal y distribución vertical.

	Distribución horizontal		
	Azar N (%)	Agregada N(%)	Regular N(%)
Niveles de altura			
0-0.57m	10(40.0)	82(42.3)	0(0.0)
0.57-1.5m	2(8.0)	60(30.9)	1(100.0)
1.5-4m	11(44.0)	42(21.6)	0(0.0)
4-23m	2(8.0)	10(5.2)	0(0.0)

Tabla 8. Similitud florística entre hábitats expresado por el coeficiente de Jaccard.

	Hábitat		
	Bosque	Transición	Sabana
Bosque	-		
Transición	0.72	-	
Sabana	0.68	0.72	-
Área Perturbada	0.19	0.35	0.45

transición bosque-sabana y el área de sabana son muy similares y están separados del bosque y del área perturbada (Figura 1). El bosque y el área perturbada están separados tanto en el eje horizontal como en el vertical de la representación bidimensional, lo cual indica diferencias en composición florística y en abundancia.

Regeneración natural y disposición horizontal

De un total de 89 especies leñosas registradas, el 73.03% presentaron regeneración natural (Tabla 9). De acuerdo al área evaluada, la regeneración en árboles fue ligeramente inferior a la de las especies arbustivas y trepadoras (Tabla 9). El número de especies leñosas con disposición al azar tienden a disminuir desde juveniles a adultas, mientras que el número de especies con disposición contagiosa incrementa desde juveniles a adultos. Esta tendencia es particularmente notoria en las especies arbóreas (Tabla 9).

Tabla 9. Patrones de regeneración de especies leñosas de acuerdo a su distribución horizontal.

	Disposición horizontal		spp. con regeneración/ total de especies (%) ¹
	Azar	Contagiosa	
Árboles			20/30 (66.67)
Juveniles	10	10	
Adultos	2	18	
Arbustos			20/26 (76.92)
Juveniles	1	19	
Adultos	1	19	
Lianas			25/33 (75.75)
Juveniles	5	20	
Adultos	6	19	
Total especies leñosas			65/89 (73.03)
Juveniles	16	49	
Adultos	9	56	

¹ Los porcentajes de especies con regeneración son referidos al total de especies de acuerdo a la forma de vida y al total de especies leñosas respectivamente.

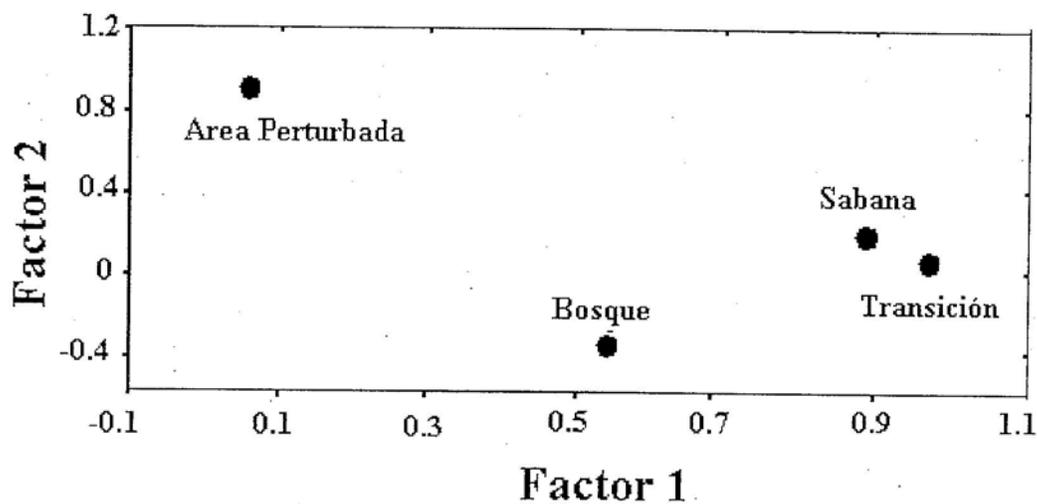


Figura 1. Representación bidimensional del análisis de factor para los hábitats de la Estación Biológica de los Llanos de acuerdo a la abundancia de las especies de plantas.

DISCUSIÓN

Riqueza, diversidad y equidad

En la Estación Biológica Los Llanos se encontró un total de 220 especies de plantas distribuidas en 60 familias (59 angiospermas y una familia de helecho). Este registro representa una fracción importante de la flórmula del área reportada por Aristeguieta (1966), 68 familias y 288 especies. El número total de familias de plantas registrado en áreas de Cerrado es ligeramente superior ($N=69$, Batalha y Mantovani, 2001) o inferior al de la EBLL ($N=49$ spp., Weiser y Pires de Godoy 2001). Las familias con más especies en la EBLL fueron Fabaceae, Poaceae, Caesalpinaceae, Mimosaceae y Asteraceae, las cuales coinciden con las familias más diversas de los cerrados de Brasil (Batalha y Mantovani, 2001; Lara-Weiser y Pires de Godoy, 2001; Weiser y Pires de Godoy, 2001). Sin embargo, esta afinidad florística a escala de familia no se mantiene en el nivel de especie. El número total de especies colectadas en la EBLL difiere de otros reportes de tipos de vegetación similar y de acuerdo al área censada. El número total de especies en la EBLL es inferior al registrado en 1225 ha. de tres tipos de cerrados del Sureste de Brasil ($N=360$ spp., Batalha y Mantovani, 2001), pero superior al registrado en una hectárea ($N=141$ spp., Lara-Weiser y Pires de Godoy, 2001).

Uno de los factores que determina el número de especies en una comunidad es su heterogeneidad y la consecuente especialización de las especies en hábitats particulares. La especialización en determinados hábitats significa que una especie se desarrolla mejor en un determinado parche de una localidad (Bazzaz, 1991). Este es el origen de la importancia de la especialización a hábitats como factor determinante de la diversidad de especies en la vegetación de los Altos Llanos Centrales Venezolanos. La especialización a determinados hábitats por parte de las especies de plantas debe ser evaluada en relación con la presencia de las especies en muchos de los hábitats, número de especies especializadas en determinado hábitat y el tipo de hábitat. En este contexto, tres aspectos destacan en la vegetación de la EBLL: (1) muchas de estas especies se presentan a bajas densidades en mu-

chos hábitats, lo cual incrementa la riqueza en hábitats; (2) la preferencia por parte de las especies de plantas hacia determinados hábitats parece representar las condiciones óptimas para su desarrollo, y (3) la mayor proporción de especies que crecen preferentemente en el área de transición bosque-sabana y área perturbada, indica que estos hábitats presentan características particulares que promueven la especialización. El área perturbada representa un hábitat donde se producen permanentes alteraciones del suelo. Las áreas perturbadas promueven la abundancia de especies de vida corta especializadas a estos hábitats. 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, el área de transición bosque-sabana, el denominado cinturón pirófilo (Blydenstein, 1962, San José *et al.*, 1978), constituye un hábitat con condiciones intermedias del bosque y la sabana, lo cual parece favorecer el desarrollo de especies con requerimientos diferentes a los de ambos hábitats.

De acuerdo a lo anterior, la alta riqueza en la comunidad de los Altos Llanos Centrales venezolanos se puede explicar por la hipótesis de la heterogeneidad ambiental (MacArthur, 1965; Ricklefs, 1977). En esta hipótesis, un alto nivel de heterogeneidad del suelo, microclima, nivel de agua u otro factor ambiental clave crea condiciones para la coexistencia de un gran número de especies en la misma comunidad. En los Altos Llanos Centrales Venezolanos, una alta proporción de especies se mantiene por la heterogeneidad de la vegetación, dado que cada hábitat contribuye a la riqueza total de especies de la comunidad con especies que crecen preferentemente en estos hábitats. Además, la comunidad, el área de transición bosque-sabana y la sabana con el mayor número de especies, tienen todas las formas de vida registradas en el área de estudio, lo cual es reconocido como uno de los factores que contribuyen a la riqueza biótica (Shmida y Wilson, 1985). El mayor número de especies entre los cuatro hábitats se encontró en el área de transición bosque-sabana, lo cual puede explicarse porque este hábitat alberga muchas especies de plantas de bosque (54.4%) y de sabana (56.4%). Las zonas de ecotono contienen componentes herbáceos y leñosos (Batalha y Mantovani, 2001) y además, en áreas de transición se presenta

una mayor riqueza de especies porque combina la diversidad de hábitats y el establecimiento de especies que no pueden mantenerse permanentemente en estos sitios (Shmida y Wilson, 1985).

Los mayores valores de los índices de diversidad corresponden al bosque, área de transición bosque-sabana y a la comunidad total y los menores valores de los índices de diversidad se encontraron en la sabana y el área perturbada. Estos resultados no mantienen una relación directa con el número de especies ni con los valores de equidad en todos los casos. De acuerdo a Emlen (1977), deben coincidir altos valores del número de especies de plantas y alta equidad. Sin embargo, altos valores del número de especies están asociados con los menores valores de los índices de equidad en el área de transición bosque-sabana, sabana y para toda la comunidad. Los mayores valores de los índices de equidad se encontraron en hábitats contrastantes: bosque y área perturbada, lo cual está en primer lugar asociado con el menor número de especies en ambos hábitats. Además, estos resultados aparentemente contradictorios pueden ser explicados por la relación entre el índice de diversidad y número de individuos en cada hábitat. En el bosque, una alta equidad está relacionada con alta diversidad y bajo número de individuos, y en el área perturbada con baja diversidad y alto número de individuos. Altos valores de diversidad pueden ser atribuidos al bajo número de individuos por especie de planta y de aquí que cada especie contribuye proporcionalmente al valor del índice; además, esta condición minimiza fuertes relaciones de dominancia en el bosque. En contraste, altos valores de diversidad en el área perturbada puede ser atribuida a la dominancia de muchas especies y a la baja representatividad de especies subordinadas. En este contexto, cabe destacar que la diversidad de especies está afectada por la riqueza de especies subordinadas (Whittaker, 1965), por lo tanto, la combinación de muchas especies de plantas con altos valores de abundancia promueve altos índices de diversidad.

Hábitats y sucesión

Varios estudios sobre la dinámica de la vegetación de sabana en los Altos Llanos Centrales venezolanos indican la presencia de cambios desde

sabanas a vegetación leñosa en áreas protegidas de las actividades humanas (San José y Fariñas, 1971, 1983, 1991; Borges y Wikander, 1994). En la Estación Biológica Los Llanos, en ausencia de fuego y donde la coraza laterítica esta interrumpida o es muy profunda, la vegetación cambia gradualmente desde una sabana abierta hasta una comunidad arbórea densa (San José y Fariñas, 1983, 1991; Sarmiento y Silva, 1997). Dada la presencia de tales procesos, en este estudio se evidencia que la heterogeneidad de la vegetación se debe a una sucesión sucesional desde áreas perturbadas a comunidades arbóreas. La persistencia de la comunidad, expresada como constancia en la abundancia absoluta o en la presencia o ausencia de especies en el tiempo, se puede estudiar comparando la similitud entre todas las combinaciones de los pares de especies censadas (Rahel, 1990). La similitud según los índices de presencia y ausencia debería ser alta si el ensamblaje de especies cambia poco con el tiempo, pero sería lo contrario si varía estocásticamente o se encuentra en un proceso de sucesión (Rahel, 1990). La similitud florística decrece desde hábitats estructuralmente similares a hábitats estructuralmente diferentes. En la EBLL, la disminución en la similitud florística entre el bosque y el área perturbada fue similar a la encontrada entre comunidades de cerrados con fisonomía contrastante (Batalha y Mantovani, 2001). Además, los índices de similitud florística calculados en áreas protegidas por 25 años en relación con los calculados al inicio del periodo de protección, indican que la similitud de especies herbáceas y leñosas decrece hasta la estabilidad (San José y Fariñas, 1991). De acuerdo a lo anterior, altos valores de similitud florística entre el bosque y la transición bosque-sabana en la vegetación de los Altos Llanos Centrales de Venezuela sugiere pocos cambios en el tiempo entre estos dos hábitats y bajos valores de similitud del bosque y la sabana con el área perturbada indican grandes cambios en la composición de especies durante los procesos sucesionales, lo que confirma la relación entre la similitud florística y el grado de desarrollo de la vegetación o sucesión.

Por otra parte, en una sucesión que no está sujeta a perturbaciones crónicas la diversidad en la condición clímax debe ser más baja que los estados precedentes, mientras que la diversidad en el estado clímax puede aumentar por pequeñas perturba-

ciones (Horn, 1974). Un área sin perturbaciones crónicas recientes, como el bosque de la EBLL, exhibió un menor número de especies de plantas que las áreas de sabana y transición bosque-sabana, lo que sugiere una condición de mayor organización y complejidad. Sin embargo, este resultado contrasta con el patrón sugerido por Whittaker (1970), en el cual la diversidad de especies aumenta desde estados sucesionales tempranos a comunidades tardías. En contraste, el menor número de especies registrado en el área perturbada concuerda con la baja diversidad esperada en estados sucesionales tempranos (Drury y Nisbet, 1973). Además, coincide con la tendencia general encontrada en los índices de diversidad en el área de la EBLL, donde la diversidad y la riqueza de la vegetación arbórea aumentaron en un periodo de protección de 25 años de estudio (San José y Fariñas, 1991) y por otra parte concuerda con aquellos reportados en áreas densas de cerrado (Andrade *et al.*, 2002) y cerrado *sensu stricto* (Felfili *et al.*, 2002; Durigan *et al.*, 2002). En contraste, la alta equidad en el área perturbada difiere de lo esperado para estados sucesionales tempranos (Emlen, 1977), aunque el bosque presentó, como podía esperarse, altos valores del índice de equidad.

Abundancia de las especies y clasificación de hábitats

Las especies más abundantes registradas en el presente estudio coinciden en gran parte con reportes previos en la misma localidad (San José y Fariñas, 1983; Borges y Wikander, 1994). Las diferencias en la abundancia de las especies probablemente responden a que las áreas evaluadas en la presente investigación difieren de las áreas evaluadas por San José y Fariñas (1983) y por Borges y Wikander (1994), las cuales son parcelas con mucho tiempo bajo protección y estudio. Las diferencias encontradas sugieren que la heterogeneidad de la vegetación es mayor a la reportada por los autores mencionados y que especies como *Xylopia aromatica* y *Conarus venezuelensis* son componentes arbóreos importantes en la vegetación de bosque y de transición bosque-sabana de los Llanos Centrales Venezolanos. Por otra parte, Velásquez (1965) reporta a *Trachypogon plumosus* y *Bulbostylis conifera* como las especies dominantes en pastizales de la EBLL, lo cual coincide con lo

reportado en la presente investigación y además, *Praxelis pauciflorum* y *Axonopus canescens* son también especies abundantes en el área de sabana. Entre las especies herbáceas asociadas a la transición bosque-sabana, destacan especies como *Borreria latifolia* y *Lasiacis anomala*. Los arbustos (*Eugenia biflora*, *Erythroxylum orinocence*, *Randia hebecarpa*, y *Allophylus racemosus*) y trepadoras (*Smilax cumanensis*, *Wulffia stenoglossa* y *Marsdenia xerophylica*) también representan formas biológicas importantes en el bosque y en el área de transición bosque-sabana.

Los resultados de la clasificación de los hábitats de acuerdo a las especies y su abundancia muestran que el área de transición bosque-sabana y el área de sabana son muy similares y están separados del bosque y del área perturbada. De aquí que la abundancia de especies determina un patrón de similitud entre hábitats parecido al obtenido usando presencia-ausencia de especies. De acuerdo a ambos resultados de similitud el área perturbada puede ser considerada como una comunidad diferente. Más aun si consideramos que el bosque, el área de transición bosque-sabana y la sabana son hábitats naturales o representan estadios tardíos de sucesión, pero el área perturbada tiene un origen antrópico reciente y recurrente. Sin embargo caracterizar el área perturbada como una comunidad diferente requiere de un estudio más detallado.

Formas de vida

La distribución de frecuencias de las formas de vida varía de acuerdo al tipo de comunidad vegetal. Por ejemplo, en los bosques húmedos tropicales maduros predominan especies leñosas (Brunig, 1983), mientras que en las comunidades herbáceas predominan las hierbas y en comunidades arbustivas las formas dominantes son hierbas perennes y arbustos (Ramírez *et al.*, 1988). El número de especies de hierbas decrece y el número de especies de árboles aumenta desde cerrados densos a cerrados abiertos en Brasil (Goodland, 1971). En los hábitats estudiados en este trabajo se tienen resultados similares. La relación entre formas de vida y hábitats mostró que las especies leñosas son más abundantes en el bosque y las especies herbáceas son más abundantes en el área perturbada y sabana, mientras que en el área de transición

bosque-sabana, el número de especies herbáceas es ligeramente inferior al número de especies leñosas. Las variaciones observadas concuerdan con la complejidad del hábitat, también observada entre cerrados abiertos y cerrados boscosos del Brasil (Batalha y Mantovani, 2001). En la distribución de frecuencias de las formas de vida se destaca la abundancia de especies anuales seguida por hierbas perennes. Las especies leñosas (árboles, arbustos y lianas) presentaron frecuencias similares, lo cual está de acuerdo con lo reportado según la flórua del área estudiada (Aristeguieta, 1966). Así, la vegetación de la EBLL está caracterizada por una mayor proporción de especies herbáceas que leñosas, aproximadamente 1.4:1 herbáceas/ leñosas. Otros valores en comunidades afines son similares a éstos: Batalha y Mantovani (2001), reportan una proporción 2:1 y Weiser y Pires de Godoy (2001), un valor de 1:1 en comunidades afines.

Sarmiento y Monasterio (1983) señalan que las lianas leñosas son escasas en áreas de sabana. Sin embargo, las lianas representan un grupo importante en la vegetación de la EBLL. En general, la abundancia de lianas está correlacionada con el número y diámetro de árboles (Pérez-Salicrup y Meijere, 2005). El mayor número de lianas encontradas en la transición bosque-sabana podría deberse a que este hábitat parece favorecer el desarrollo e implantación de especies trepadoras, probablemente por la presencia de especies arbóreas, profundidad de los suelos cercanos a los bosques y la exposición a la luz en un amplio intervalo vertical. Por otra parte, las formas de vida con menor número de especies fueron las hemiparásitas y las epifitas, lo cual podría responder a la marcada biestacionalidad del clima local. En comunidades similares como el cerrado en Brasil no se encontraron especies vasculares parásitas ni hemiparásitas (Weiser y Pires de Godoy, 2001). La baja frecuencia de ambos grupos (1.8%) concuerda con lo observado en bosques secos (Medina, 1995). La escasez o ausencia de epifitas se ha asociado con la abundancia de precipitaciones y se ha encontrado que las hemiparásitas y epifitas C3 son más abundantes en formaciones vegetales húmedas que en formaciones secas (Medina, 1995). En contraste, la abundancia de hemiparásitas es alta en sabanas ricas en nutrientes (Dean *et al.*, 1994). La pobreza de los suelos registrada en los Altos Llanos Centrales Ve-

nezolanos (Medina, 1980; Medina y Silva, 1990) podría también limitar la abundancia de estas especies en la vegetación de la EBLL.

De 220 especies de plantas registradas, 70 (31.8%) son hierbas anuales, valor superior al reportado en otras áreas de sabana (Sarmiento y Monasterio, 1983). De acuerdo con Sarmiento y Monasterio (1983), las hierbas anuales son muy frecuentes en áreas perturbadas. En estos sitios, la frecuencia e intensidad de la perturbación puede afectar la estructura de las formas de crecimiento de una comunidad (Whittaker y Levin, 1977). De acuerdo a la teoría de historias de vida, altos niveles de perturbación favorecen la presencia de especies de vida corta (MacArthur, 1967; Drury y Nisbet, 1973). De hecho, aproximadamente el 50% de estas especies crecen en el área perturbada en la EBLL. Los estados sucesionales tempranos son por definición efímeros, mientras que la condición clímax permanece relativamente inalterada por varias generaciones, por lo cual las especies sucesionales tempranas raras veces pueden reproducirse localmente (Horn, 1974). En diversos sitios de la EBLL hay perturbaciones frecuentes producto del mantenimiento de cortafuegos y el pastoreo en la periferia de la estación, lo cual promueve la permanencia de especies efímeras, especializadas en este tipo de hábitat en los Llanos Venezolanos.

Westoby (1980), sugiere que el régimen de precipitación favorece el desarrollo de una flora con especies anuales. La abundancia de especies anuales se puede explicar por la relativa regularidad de la estación lluviosa (Ish-Shalom-Gordon, 1993). En Los Llanos venezolanos la importancia de las especies anuales aumenta en sitios más secos (Sarmiento y Monasterio, 1983). En general, el porcentaje de especies anuales tiende a aumentar con la disminución en los niveles de precipitación entre comunidades contrastantes. Como ejemplos, tenemos el arbustal esclerófilo siempreverde con clima superhúmedo (4.4%; Ramírez *et al.*, 1988), los Llanos Centrales Venezolanos con clima estacional (31.8%; este estudio) y la zona árida de Israel (55.8%; Ish-Shalom-Gordon, 1993). Sin embargo, esta tendencia debe ser examinada con mayor detalle y profundidad a fin de poder establecer su generalidad.

Disposición horizontal

La distribución horizontal de las especies depende de muchos factores como la topografía y el tipo de suelo, entre otros (Bourgeron, 1983). En la EBLL la mayoría de las especies tiene una distribución agregada, seguida por distribución al azar y sólo una especie con distribución regular. En general, la alta proporción de especies con distribución agregada coincide con lo que se encuentra en muchas otras especies de plantas (Hubbell, 1979; Sakai y Oden, 1983; Durigan, *et al.*, 2002). Sin embargo, la proporción de especies con disposición al azar y regular encontrada en la EBLL difiere de otros estudios (San José *et al.*, 1991) y de especies de un cerrado del Brasil (Durigan *et al.*, 2002). Una distribución al azar puede explicarse como un resultado de perturbaciones catastróficas (Armesto *et al.*, 1986), pero de acuerdo con la información recopilada esto no ocurre en la EBLL. La distribución al azar de especies arbóreas probablemente está asociada con los patrones de regeneración, los cuales a su vez están limitados a los parches de bosque que se desarrollan sobre suelos profundos (Foldats y Rutkis, 1965, 1969; San José y Fariñas, 1983, 1991; Medina y Silva, 1990). De aquí que la distribución horizontal de los parches, probablemente azarosa, determina la distribución al azar de algunas especies leñosas de la comunidad llanera. En este sentido, el número de especies con disposición al azar es menor en los diversos hábitats que en la comunidad. Por el contrario, el número de especies con disposición contagiosa incrementa o no cambia notablemente cuando se considera a nivel del paisaje de los Llanos Altos. Estos resultados responden al mosaico heterogéneo de condiciones edáficas que parecen condicionar la distribución de las especies en el área estudiada (Santamaría y Bonazzi, 1963, 1964; Foldats y Rutkis, 1965, 1969).

Igualmente, el número de especies leñosas con disposición al azar tienden a disminuir desde juveniles a adultos en todas las especies leñosas, mientras que el número de especies de arbustos y lianas con disposición contagiosa es similar en adultos y juveniles, lo cual coincide con los resultados de San José *et al.*, (1991) en la EBLL. En contraste, para árboles, el número de especies con juveniles dispuestos agregadamente incrementa en

estado adulto. La distribución al azar de juveniles en algunas especies leñosas puede estar asociada a factores tales como la condición azarosa del proceso de dispersión de semillas. Además, la supervivencia de las semillas y el resultante establecimiento de las plántulas es muy variable (McCanny y Cavers, 1987; Nathan *et al.*, 2000; Nathan y Casagrandi, 2004). El cambio de una disposición al azar de juveniles a una disposición agregada en estado adulto, probablemente resulta porque las plántulas inician su desarrollo en un amplio intervalo de condiciones y su desarrollo como adulto dependerá de otros factores como profundidad del suelo y espacio para completar su desarrollo, entre otros. San José *et al.*, (1991), indican que la heterogeneidad física y química de los suelos parece determinar la configuración de sitios disponibles para generar una disposición agregada y les dan poca importancia a los patrones de dispersión. La dispersión de semillas parece estar condicionada por la disponibilidad de sitios adecuados para el desarrollo y establecimiento de plántula en la EBLL. Por ejemplo, la regeneración de *Copaifera pubiflora* sólo ocurre en las áreas de bosque o en pequeñas agrupaciones de árboles. Ramírez y Arroyo (1982), encontraron que la regeneración a larga distancia depende de la presencia de grupos de árboles y la distancia relativa a la fuente de semillas. Asimismo, la condición agregada en juveniles y adultos de especies leñosas puede darse porque frecuentemente las especies leñosas producen una gran regeneración cercana a las plantas progenitoras (Harper, 1977; Willson, 1983). Este patrón también se presenta en *Copaifera pubiflora* en la EBLL (Ramírez y Arroyo, 1982), donde la depredación de semillas no afecta la regeneración cercana a la planta progenitora (Ramírez y Arroyo, 1987), lo cual difiere de lo señalado por San José *et al.*, (1991). Otra alternativa plausible que explica la disposición agregada es el rebrote vegetativo ocasionado por daños físicos y quemadas (San José *et al.*, 1991; Durigan *et al.*, 2002).

Estratificación

El uso de métodos estadísticos para la delimitación de estratos es un método común en estudios fisiológicos y de ecosistemas (i. e. Hollinger, 1989). La combinación de métodos estadísticos, multivariados y univariados, fue exitosa para el estableci-

miento de franjas horizontales en la vegetación de los Altos Llanos Centrales de Venezuela. Sin embargo, el método que define un estrato como una franja de especies cuyas copas varían en altura entre ciertos límites (Richards, 1952) (en este estudio, área vertical en la cual se distribuyen las estructuras reproductivas de las especies de plantas), permitió establecer niveles de altura o franjas estadísticamente distintas. Parker y Brown (2000), rechazan la validez del método de copas de especies agrupadas por clases de altura. Sin embargo, este método se usó en forma conceptual: sólo se usa el espacio aéreo vertical reproductivo de cada especie de planta en combinación con métodos estadísticos y sin ninguna subjetividad, ya que los niveles de altura se establecen por las afinidades entre las especies evaluadas.

En muchos estudios se considera que la forma de vida de las especies representa 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 EBLL en cuanto los árboles y las epifitas están distribuidos a mayores alturas y las especies herbáceas están preferentemente distribuidas por debajo de 1,5 m. Por otra parte, la estratificación de la vegetación está asociada con el tipo de hábitat. Brunig (1983), señala que el número de posibles estratos aumenta con la altura del bosque y la riqueza de especies. Los hábitats menos estructurados, sabana y área perturbada, están restringidas a los menores niveles de altura, mientras que el bosque posee una mayor abundancia de especies de mayor altura. El área de transición bosque-sabana presenta abundantes especies de los primeros tres niveles de altura, lo cual parece evidenciar una diferenciación en estratos al hacerse más compleja la estructura de la vegetación (Whittaker, 1970). Estos resultados destacan que la estratificación de la vegetación puede considerarse como un atributo inherente a su condición estructural y que la combinación de las formas de vida contribuye al establecimiento de estratos en hábitats y en la comunidad.

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 hábitats, 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. Brunig (1983), indica que los patrones de arquitectura vertical, horizontal y sus variaciones son interdependientes y están afectadas por los mismos factores y procesos. Las especies de plantas con una distribución agregada están representadas en todos los niveles de altura, mientras que las especies con una distribución al azar están mejor representadas en la primera y tercera franja de altura. Por lo tanto, la estructura de los hábitats de la comunidad de los Altos Llanos Centrales también está afectada por la interacción entre la distribución horizontal y la distribución vertical. En definitiva, la organización vertical y horizontal de las especies facilita la coexistencia de un alto número de especies (Bourgeron, 1983). Por otra parte, el origen de la estratificación involucra la interacción de muchos factores (Smith, 1973). La definición estadística de estratos o franjas de las estructuras reproductivas establecidos en el presente trabajo, sugiere que los estratos están definidos, entre otros factores, por aspectos relacionados con la reproducción de las plantas, la cual involucra interacciones de la vegetación con polinizadores y dispersores de semillas. Los polinizadores y dispersores pueden estar organizados verticalmente, lo cual es 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).

Regeneración

Aproximadamente un tercio de las especies leñosas registradas presentaron regeneración natural. Este resultado no niega la regeneración de las otras especies, pero indica que aquellas especies en las cuales no fueron registradas plántulas ni juveniles tienen baja tasa de regeneración. Probablemente, la baja densidad de árboles limita la regeneración por una relativamente baja producción de semillas. La producción de semillas puede estar limitada por la baja densidad poblacional (Konin, 1993; Duncan *et al.*, 2004) debido al entrecruzamiento obligado de muchas especies arbóreas (i.e. Bawa, 1974). Otro aspecto importante es que la dispersión de semillas

puede estar afectada por la fauna depauperada en el área de estudio. Además, la regeneración de árboles depende de su capacidad para competir con las raíces de gramíneas durante los estados tempranos de desarrollo y de alcanzar las capas más profundas del suelo que garantiza la disponibilidad de agua durante el periodo seco de las sabanas, así como por el fuego (Medina y Silva, 1990). La limitación de hábitats, como los pequeños bosques o matas con suelos profundos (Santamaría y Bonazzi, 1963, 1964; Foldats y Rutkis 1965, 1969; San José y Fariñas, 1983, 1991) en los cuales crecen principalmente las especies leñosas (Foldats y Rutkis, 1965, 1969; San José y Fariñas, 1983, 1991) podría influenciar la capacidad de regeneración natural. Un análisis más detallado sobre los patrones de regeneración con relación a la abundancia de individuos adultos y eficiencia reproductiva podría evidenciar el efecto de estas variables en la regeneración natural de las especies leñosas de los Llanos Venezolanos.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a A. Geraldí, M. López, J. L. Pérez, I. Bastidas y a Y. Brito por la asistencia en el trabajo de campo. Este trabajo fue parcialmente financiado por el Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico (CDCH) de la Universidad Central de Venezuela proyecto N° 03.10.2483.91. Muchas gracias a H. Briceño por su apoyo en el trabajo de campo y en el procesamiento de datos. Muchas gracias a L. Cárdenas, L. Aristeguieta, A. Krapovickas, R. Liesner, R. S. Cowan (†), J. Steyermark (†), M. M. Arbo, L. Anderson, G. Morillo, C. Benitez, R. M. Harley, V. M. Badillo, R. Barneby, H. Moldenke (†), C. L. Cristóbal, F. Ayala, G. Pedralli, F. González, G. Davidse, G. Prance, G. Agostini (†), P. Berry, P. Ravena, B. Holst, M. J. Huft, D. F. Austin, G. L. Webster, M. Ramia, W. Meijer, T. Croat, S. Ferrucci, J. S. Miller, C. M. Taylor, F. Zuluaga, R. Kral, y G. C. Tucker por la identificación de las especies de plantas.

LITERATURA CITADA

ANDRADE, L. A. Z., J. M. FELFILI Y L. VIOLATTI

2002. Fitossociología de una área de cerrado denso no recor-IBGE, Brasília-DF. *Acta Bot. Brasílica*, 16: 225-240.

ARISTEGUIETA, L.

1966. Flórua de la Estación Biológica de los Llanos. *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat.*, 110: 228-307.

ARMESTO, J.J., D. MITCHELL Y C. VILLAGRAN

1986. A comparison of spatial pattern of trees in some tropical and temperate forest. *Biotropica*, 18: 1-11.

BATALHA, M. A. Y W. MANTOVANI

2001. Floristic composition of the cerrado in the Pé-de-Gigante reserve (Santa Rita do Passa Quatro, Southeastern Brazil). *Acta Bot. Bras.*, 15: 289-304.

BAWA, K. S.

1974. Breeding system of tree species of a lowland tropical community. *Evolution*, 28: 85-92.

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. Venezolana 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. Venezolana Cienc. Nat.*, 148: 457-476.

BOURGERON, P. S.

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

BRUNIG, E. F.

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

COUTINHO, L. M.

1978. O conceito de cerrado. *Rev. Brasileira Bot.*, 1: 17-23.

DEAN, W. R. J., J. J. MIDGLEY Y W. D. STOCK

1994. The distribution of Mistletoes in South Africa: patterns of species richness and host choice. *J. Biog.*, 21: 503-510.

DIGBY P. G. N.Y.R. A. KEMPTON

1987. Multivariate analysis of ecological communities. Population and community biology series. Chapman & Hall, London.

DRURY W. H. Y I. C. T. NISBET.

1973. Succession. *J. Arnold Arboretum* 54: 331-368.

- DUNCAN, D. H., A. B. NICOTRA, J. T. WOOD Y A. A. CUNNINGHAM
2004. Plant isolation reduces outcross pollen receipt in a partially self-compatible herb. *J. Ecol.*, 92: 977-985.
- DURIGAN, G., D. L. LOPES-NISHIKAWA, E. ROCHA, E. R. DA SILVA, F. M. PULITANO, L. B. REGALADO, M. A. CARVALHAES, P. A. PARANAGUÁ Y E. L. RANIERI
2002. Caracterização de dois estratos da vegetação em uma área de cerrado no Município de Brotas, SP, Brasil. *Acta Bot. Bras.*, 16: 251-262.
- EITEN, G.
1994. Vegetação do Cerrado. Pp. 17-73. En: M. N. Pinto (de.). *Cerrado, Caracterização, Ocupação e Perspectivas*. Editora Universidade de Brasília, Brasília.
- EMLEN J. M.
1977. *Ecology: an evolutionary approach*. Addison-Wesley Publishing Company, Inc., Phillippines
- FELFILI, J. M., P. E. NOGUEIRA, M. C. DA SILVA JÚNIOR, B. S. MARIMON Y W. B. CARVALHO-DELITTI
2002. Composição florística e fitossociologia do cerrado sentido restricto no Município de Água Boa-MT. *Acta Bot. Brasilica*, 16: 103-112.
- FOLDATS, E. Y E. RUTKIS
1965. Influencia mecánica del suelo sobre la fisonomía de algunas sabanas del Llano Venezolano. *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat.*, 108: 355-392.
1969. Suelo y agua como factores determinantes en la selección de algunas especies de árboles que en forma aislada acompañan nuestros pastizales. *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat.* 115/116: 9-30
- FOSTER, R. B.
1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. En: E. G. Leigh, A. S. Rand, and D. M. Windsor (Eds.). *The ecology of a tropical forest*. pp 151-172. Smithsonian Inst. Press, Washington, D.C.
- FRIEDEL, M. H., D. J. NELSON, A. D. SPARROW, J. E. KINLOCH, Y R. MACONOCHIE
1993. What induces Central Australian arid zone trees and shrubs to flower and fruit ? *Australian J. Bot.*, 41: 307-319.
- GOODLAND R.
1971. A physiognomic analysis of the "cerrado" vegetation of Central Brasil. *J. Ecol.*, 59: 412-419.
- GRUBB, P. J.
1977. The maintenance of species richness in plant community: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.*, 52: 107-145.
- HARPER, J. L.
1977. *Population biology of plants*. Academic Press. London.
- HARPER, J. L., P. A. LANDRAGIN Y J. W. LUDWIG
1955. The influence of environment on seed and seedling mortality. II. The pathogenic potential of the soil. *New Phytol.* 54: 119-131.
- HOLLINGER D. Y.
1989. Canopy organization and foliage photosynthetic capacity in a broad-leaved evergreen montane forest. *Functional Ecol.*, 3: 53-62.
- HORN, H. S.
1974. The ecology of secondary succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* ??: 25-37.
- HUBBELL, S. P.
1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, 203: 1299-1303.
- HUSSAIN, 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.
- KONIN, W. E.
1993. Sex and the single mustard: population density and pollinator behavior affect seed set. *Ecology*, 74: 2145-2160.
- ISH-SHALOM-GORDON, N.
1993. Floristic composition and floral phenology of the Mediterranean batha of Ariel, Samaria. *Vegetatio*, 109: 191-200.
- LARA-WEISER V. Y S. A. PIRES DE GODOY
2001. Florística em um hectare de cerrado sensu stricto na arie-cerrado Péde-Gigante, Santa Rita do Passa Quatro, SP. *Acta Bot. Brasilica*, 15: 201-212.
- LEGENDRE, L. Y P. LEGENDRE
Numerical ecology. Elsevier. Amsterdam.
- MACARTHUR, R. H.
1965. Patterns of species diversity. *Biol. Rev.*, 40: 410-533.
- MAGURRAN, A. E.
1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- MARUSCUILO, L. A. Y J. R. LEVIN
1983. *Multivariate statistics in the social sciences*. Books/Cole, Monterrey, California.
- MCCANNY, S. J. Y P. B. CAVERS
1987. The escape hypothesis: a test involving a temperate annual grass. *Oikos*, 49: 67-76.
- MEDINA, E.
1995. Diversity of life forms of higher plants in neotropical dry forest. En: S. H. Bullock, H. A. Mooney & E. Medina (eds.). *Seasonally dry tropical forest*. pp. 221-242. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- MEDINA, E.
1980. Ecology of tropical American Savanna: an ecophysiological approach. En: Human Ecology in Savanna Environments. D. R. Harris (ed.). Pp. 297-319. Academic Press Inc. London, Ltd.
- MEDINA, E. Y J. F. SILVA
1990. Savannas of Northern South america: a steady state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrient availability. *J. Biog.*, 17: 403-413.

NATHAN, R. Y R. CASAGRANDE

2004. A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Connell and beyond. *J. Ecol.*, 92: 733-746.

NATHAN, R., G. KATUL, H. S. HORN, T. S. THOMAS, R. OREN Y R. AVISSAR

2002. Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature*, 418: 409-413.

PARKER, G. G. Y M. J. BROWN

2000. Forest canopy stratification-is it useful? *Am. Nat.*, 155: 473-484.

PÉREZ-SALÍCRUP, D. R. Y W. DE MEIJERE

2005. Number of lianas per trees and number of trees climbed by lianas at Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica*, 37: 153-156.

PICKETT, S. T. A.

1980. Non-equilibrium coexistence of plants. *Bull. Torrey Bot. Club*, 107: 238-248.

RAHEL F. J.

1990. The hierarchical nature of community persistence: a problem of scale. *Amer. Nat.*, 136: 328-344.

RAMÍREZ, N.

1993. Estratificación de los sistemas de polinización en un arbustal de la Guayana Venezolana. *Rev. Biol. Trop.*, 41: 471-481.

RAMÍREZ, N.

2002. Reproductive phenology, life-forms, and habitats of the Venezuelan Central Plain. *Amer. J. Bot.*, 89: 836-842.

RAMÍREZ, N. Y M. K. ARROYO

1982. Mecanismos de dispersión y dinámica de regeneración en *Copaifera pubiflora* Benth. (Caesalpinioideae) en los Altos Llanos Centrales de Venezuela. *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat.*, 140: 291-311.

1987. Variación espacial y temporal en la depredación de semillas de *Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae) en Venezuela. *Biotropica*, 19: 32-39.

RAMÍREZ, N. C. GIL, M. LOPEZ, 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.

RATTER, J. A., S. BRIDGEWATER, R. ATKINSON 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*. 2d Ed. Cambridge University Press, Cambridge.

RICKLEFS, R. E.

1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *Am. Nat.*, 111: 376-381.

SAKAI A. K. Y N. L. ODEN

1983. Spatial patterns of sex expression 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. Venezolana Cienc. Nat.*, 119/120: 1-153.

1983. Changes in tree density and species composition in a protected *Trachypogon* savanna, Venezuela. *Ecology*, 64: 447-453.

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. RABINOVICH

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.

SAN JOSÉ, J. J. Y J. GARCÍA-MIRAGAYA

1979. Contenido de nutrientes en el suelo y la fitomasa de comunidades de la sabana de *Trachypogon*, Calabozo, Venezuela. *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat.*, 136: 113-122.

SAN JOSÉ, J. J., M. R. FARIÑAS Y J. ROSALES

1991. Spatial patterns of trees and structuring factor in a *Trachypogon* savanna of the Orinoco Llanos. *Biotropica*, 23: 114-123.

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. Venezolana Cienc. Nat.*, 144: 33-72.

SANTAMARÍA, F. Y A. BONAZZI

1963. Factores edáficos que contribuyen a la creación de un ambiente xerofítico en el Alto Llano de Venezuela. El arrecife. *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat.*, 106: 9-17.

1964. Estudio sobre la permeabilidad del arrecife. *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat.*, 107: 175-186.

SARMIENTO, G. Y M. MONASTERIO

1968. Corte ecológico de Estado Guárico. *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat.*, 113/114: 83-160.

1975. A critical consideration of the environmental conditions associated with the occurrence of savanna ecosystems in tropical America. En: *Tropical Ecological Systems*, F. B. Golley & E. Medina (eds.), pp 223-250. Springer-Verlag, New York.

1983. Life forms and phenology. En: F. Bourliere (de.) *Ecosystems of the world tropical savannas*. Pp. 79-108. Elsevier, Amsterdam.

SARMIENTO, G. Y J. F. SILVA

1997. Un modelo de estados y transiciones de la sabana estacional de los llanos Venezolanos. *Ecotropicos*, 10: 51-64.

- SAWYER, J. O. Y A. A. LINDSEY
1971. Vegetation of the life zones in Costa Rica. *Ind. Acad. Sci. Monogr.*, 2: 1-214.
- SHMIDA, A. Y M. V. WILSON
1985. Biological determinants of species diversity. *J. Biog.*, 12: 1-20.
- SMITH A. P.
1973. Stratification of temperate and tropical forests. *Amer. Nat.* 107: 671-682.
- SNEDECOR, G. W. Y W. G. COCHRAN
1978. *Statistical methods*. Sixth edition. The Iowa State University Press. Ames, Iowa.
- SOKAL, R. Y F. ROHLF
1969. *Biometry*. W. H. Freeman, San Francisco. California.
- TILMAN, D.
1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- VELÁSQUEZ, J.
1965. Estudio fitosociológico acerca de los pastizales de las sabanas de Calabozo, Estado Guárico. *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat.*, 109: 59-101.
- WALTER, H.
1969. El problema de la sabana. *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat.*, 115/116: 124-144.
- WALTER, H. Y E. MEDINA
1971. Caracterización climática de Venezuela sobre la base de climadiagramas de estaciones particulares. *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat.*, 119/120: 212-240.
- WATT, A. S.
1947. Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.*, 35: 1-22.
- WEISER, V. DE L. Y S. A. PIRES DE GODOY
2001. Florística em um hectare de cerrado *sensu stricto* na arie-cerrado Pé-de-Gigante, Santa Rita do Passa Quatro, SP. *Acta Bot. Bras.*, 15: 201-212.
- WESTOBY, M.
1980. Element of a theory of vegetation dynamic in arid rangeland. *Israel J. Bot.*, 28: 169-194.
- WHITTAKER, R. H.
1965. Dominance and diversity in land communities. *Science*, 17: 250-260.
- WHITTAKER, R. H.
1970. *Communities and ecosystems*. MacMillan, New York, 162pp.
- WHITTAKER, R. H. Y S. A. LEVIN
1977. The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theor. Pop. Biol.*, 12: 117-139.
- WILLSON, M. F.
1983. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio*, 107/108: 261-280.

Anexo 1. Valores de abundancia por hábitat y para la muestra total, preferencia de hábitat, disposición horizontal y disposición vertical de especies leñosas y epifitas de la Estación Biológica de los Llanos. El área para plantas adultas fue de 1000 m² por hábitat y el área para juveniles fue de 4000 m² por hábitat.

Especies	Hábitat ¹	Adultos				Juveniles				Total	Disposición ²	Estrato ³	
		Bosque	Transición	Sabana	Perturbado	Bosque	Transición	Sabana	Perturbado				
													N
ARBOLES													
<i>Acacia glomerosa</i>	B	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	A
<i>Bauhinia unguolata</i>	B;T	5	3	0	0	6	6	0	0	0	0	0	B
<i>Bowdichia virgilioides</i>	T;S	2	18	13	0	28	33	13	0	47	47	0	C
<i>Byrsonima crassifolia</i>	B;T;S	14	21	26	0	6	51	13	0	42	42	0	C
<i>Cassia moschata</i>	B;T	10	6	1	0	6	17	0	0	6	6	0	C
<i>Centrolobium paraense</i>	B	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	A
<i>Cereus hexagonus</i>	B	9	1	0	0	17	10	3	0	20	20	0	B
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	T;S	12	100	110	0	28	222	173	20	389	389	0	C
<i>Conarus venezuelensis</i>	B;T	38	29	1	0	66	67	363	0	2329	2329	0	C
<i>Copaifera pubiflora</i>	B	35	10	1	0	1967	46	32	0	100	100	0	A
<i>Coutarea hexandra</i>	B	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	A
<i>Curatella americana</i>	T;S	8	32	38	0	56	77	52	10	177	177	0	B
<i>Genipa americana</i>	B;T	23	21	3	0	72	46	154	0	254	254	0	B
<i>Godmania macrocarpa</i>	T;S	0	11	16	0	61	27	51	0	112	112	0	C
<i>Guapira pecurero</i>	B;T	30	21	1	0	83	52	79	0	168	168	0	C
<i>Hymenaea courbaril</i>	B	5	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	B
<i>Jacaranda obtusifolia</i>	T;S	0	8	6	0	6	14	13	0	25	25	0	A
<i>Lonchocarpus hedyosmus</i>	B	5	1	1	0	0	7	3	0	3	3	0	C
<i>Luhia candida</i>	B	3	0	0	0	6	3	0	0	6	6	0	A
<i>Lycania pyrifolia</i>	B	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	A
<i>Mimosa tenuiflora</i>	S	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	A
<i>Platimiscium pinnatum</i>	T	1	5	1	0	17	7	0	0	19	19	0	C
<i>Protium heptaphyllum</i>	B	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	A
<i>Pterocarpus acapulcensis</i>	B	10	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	C
<i>Spondias mombim</i>	B	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	A
<i>Subpilocereus repandus</i>	T	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	B
<i>Vitex capitata</i>	T	1	5	0	0	6	6	10	0	10	10	0	C
<i>Vochysia venezuelana</i>	B	10	1	0	0	6	11	0	0	6	6	0	A
<i>Xanthoxylum caribaeum</i>	B;T	5	4	0	0	6	9	3	0	9	9	0	B
<i>Xylopia aromatica</i>	B;T	33	43	10	0	128	86	112	38	278	278	0	C
ARBUSTOS													
<i>Aegiphila integrifolia</i>	B;T	7	4	0	0	22	11	35	0	57	57	0	C
<i>Aegiphila mollis</i>	B;T	4	3	0	0	0	7	0	0	0	0	0	C
<i>Aegiphila parviflora</i>	T	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	C
<i>Allophylus racemosus</i>	B;T	60	76	2	0	339	138	244	2	585	585	0	C
<i>Annona jahanii</i>	B;T	24	24	0	0	33	48	6	0	40	40	0	B
<i>Bactris guineensis</i>	B	7	0	0	0	22	7	3	0	25	25	0	C
<i>Casearea hirsuta</i>	B	31	2	0	0	22	34	44	0	67	67	0	C
<i>Casearea mollis</i>	B;T	40	30	0	0	122	70	143	0	265	265	0	C
<i>Casearea sylvestris</i>	S	0	0	7	0	0	7	0	0	0	0	0	C

Especies	Hábitat ¹	Adultos				Juveniles				Total	Disposición ²	Estrato ³
		Bosque		Sabana		Bosque		Sabana				
		N	N	N	N	N	N	N	N			
<i>Cesrum alternifolium</i>	T	0	16	3	19	239	346	21	0	606	C	B
<i>Cordia curassavica</i>	T,S	0	30	40	70	0	89	68	115	272	C	C
<i>Cordia polycephala</i>	B;T,S	27	15	17	59	11	105	8	0	124	C	C
<i>Cordia toqueve</i>	B;T	34	42	1	76	94	41	2	0	138	C	C
<i>Eryroxylum orinocense</i>	B;T	118	201	9	328	1033	1683	74	5	2795	C	C
<i>Eugenia biflora</i>	B;T	271	336	2	609	1478	994	25	0	2497	C	C
<i>Guetardia divaricata</i>	T	0	11	0	11	306	314	8	0	628	C	B
<i>Helicteres guazumaefolia</i>	T	0	3	0	3	0	0	0	0	0	A	C
<i>Lantana camara</i>	T	13	51	12	76	11	89	28	15	143	C	C
<i>Pithecellobium tortum</i>	T	0	1	0	1	0	3	0	0	3	A	C
<i>Psidium guineense</i>	T	0	7	0	7	17	3	0	0	20	C	B
<i>Psidium salutare</i>	T	0	2	0	2	6	13	0	0	18	C	C
<i>Randia formosa</i>	T	0	39	0	39	28	16	0	0	44	C	C
<i>Randia hebecarpa</i>	B;T	47	98	1	145	639	216	34	0	889	C	C
<i>Senna pendula</i>	T	0	1	0	1	0	0	0	0	0	A	C
<i>Solanum bicolor</i>	D	0	0	0	0	0	0	0	25	25	C	C
<i>Triumpheta semitriloba</i>	T	0	9	1	10	6	22	0	0	28	C	C
LIANAS												
<i>Abrus precatorius</i>	B;T	19	15	0	34	222	210	2	0	434	C	B
<i>Aristolochia pannonoides</i>	B;T	4	3	0	7	56	13	0	0	68	C	B
<i>Arrabidaea mollissima</i>	B;T	4	2	1	7	11	89	21	0	121	A	A
<i>Arrabidaea oxycarpa</i>	T	0	2	0	2	0	0	0	0	0	C	B
<i>Arrabidaea pubescens</i>	B;T	4	3	0	7	0	0	0	0	0	C	B
<i>Banisteriopsis acapulcensis</i>	T	0	3	1	4	0	6	0	0	6	A	B
<i>Banisteriopsis muricata</i>	T	0	3	0	3	0	10	0	0	16	A	B
<i>Blepharodon mucronatum</i>	B;T,S	2	2	2	6	11	0	8	0	20	A	B
<i>Cayaponia racemosa</i>	T	2	8	1	11	0	3	0	0	3	C	B
<i>Cissampelos pereira</i>	B	13	2	0	16	39	0	0	0	39	C	B
<i>Cissus alata</i>	T	2	8	1	11	6	3	0	0	9	C	B
<i>Cissus erosa</i>	T;S	0	1	1	2	0	0	0	0	0	A	C
<i>Combretum fruticosum</i>	T	4	5	0	9	6	0	0	0	6	C	B
<i>Dioscorea pilosiuscula</i>	T;S	0	3	4	7	0	3	2	0	5	C	B
<i>Gouania polygama</i>	B;T	4	3	0	7	0	0	0	0	0	C	B
<i>Ipomoea sericophylla</i>	T;S	0	2	2	4	0	6	4	0	11	C	C
<i>Lygodium venustum</i>	T;S	0	1	1	2	6	6	0	0	12	A	C
<i>Machaerium moritzianum</i>	B;T	9	8	1	18	39	38	6	0	83	A	B
<i>Macroceps urceolata</i>	T;S	0	2	2	3	0	0	0	0	0	C	C
<i>Marsdenia xerophylla</i>	T	5	24	6	35	72	76	21	0	170	C	B
<i>Matelea maritima</i>	T	0	1	0	1	0	0	0	0	0	A	C
<i>Mimosa sensitiva</i>	T	0	5	1	6	0	3	4	0	7	C	C
<i>Operculina triquetra</i>	S	0	0	1	1	0	0	0	0	0	A	B
<i>Passiflora pulchella</i>	B;T	4	3	0	7	17	10	2	0	28	A	B
<i>Passiflora serrulata</i>	B;T	9	11	1	21	11	3	0	0	14	C	B
<i>Philodendron hederacium</i>	B	7	1	0	7	22	0	0	0	22	C	B

Especies	Hábitat ¹	Adultos						Juveniles						Estrato ³											
		Bosque		Transición		Sabana		Perturbado		Total		Bosque			Transición		Sabana		Perturbado		Total		Disposición ²		
		N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N		N	N	N	N	N	N	N	N			
<i>Pleonotoma clematis</i>	T	3	11	4	0	18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	C	B	
<i>Rhynchosia melanocarpa</i>	T	0	5	1	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	C	C	
<i>Securidaca coriacea</i>	T	9	30	1	0	39	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	C	B	
<i>Serjania atrolineata</i>	B;T;S	11	8	7	0	26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	C	B	
<i>Smilax cumanensis</i>	T	11	49	0	0	60	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	C	B	
<i>Tournefortia maculata</i>	T	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	C	B	
<i>Wulffia stenoglossa</i>	T	0	44	4	0	48	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	C	B	
HEMPARASITAS-EPIFITAS																									
<i>Oncidium cebolleta</i>	B;T																							C	A
<i>Orythanthus alvolutus</i>	T;S																							C	B
<i>Phihirusa adunca orinocence</i>	B;T;S																							C	B
<i>Psittacanthus collum cygni</i>	T;S																							C	B

(¹) B: bosque, T: transición bosque-sabana, S: sabana, P: área perturbada; (²) A: Azar, C: contagiosa; (³) A: 4-23 metros, B: 1,5-4 metros, C: 0,57-1,5 metros, D= 0-0,57 metros

Anexo 2. Valores de abundancia de las especies en 400m² por hábitat y para la muestra total (1600m²), preferencia de hábitat, disposición horizontal y disposición vertical de especies herbáceas de la Estación Biológica de los Llanos.

Especies	Habitat ¹	Bosque	Transición	Sabana	Perturbado	Total	Disposición ²	E strato ³
		N	N	N	N	N		
HIERBAS ANUALES								
<i>Aeschynomene brasiliiana</i>	S;P	0	35	106	315	456	C	D
<i>Aeschynomene rudis</i>	P	0	0	0	30	30	C	D
<i>Aeschynomene villosa</i>	P	0	0	0	30	30	C	D
<i>Aristida pittieri</i>	P	0	0	0	35	35	C	D
<i>Axonopus fissifolius</i>	P	0	0	0	105	105	C	D
<i>Bidens pilosa</i>	T;S;P	0	54	23	170	247	C	D
<i>Borreria latifolia</i>	T;S	150	3108	6095	100	9453	C	D
<i>Calopogonium mucunoides</i>	T;S	28	521	622	30	1201	C	C
<i>Chamaecrista diphylla</i>	T	11	44	0	0	56	C	D
<i>Chamaecrista kunthiana</i>	S;P	0	0	11	35	46	C	D
<i>Chamaecrista nictitans</i>	T;P	0	38	6	60	104	C	D
<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	T	0	263	17	50	330	C	D
<i>Chamaecrista serpens</i>	P	0	0	0	25	25	C	D
<i>Chamaesyce hyssopifolia</i>	S;P	1	0	6	10	17	C	D
<i>Crotalaria stipularia</i>	P	0	0	0	285	285	C	D
<i>Croton hirtus</i>	T	11	44	0	0	56	C	D
<i>Croton lobatus</i>	P	0	0	0	25	25	C	D
<i>Croton trinitatis</i>	P	0	0	0	25	25	C	D
<i>Cuphea micrantha</i>	P	0	3	2	325	330	C	D
<i>Dalechampia affinis</i>	T;S	0	13	11	0	23	C	C
<i>Desmodium barbatum</i>	S	0	321	804	195	1320	C	D
<i>Diodia apiculata</i>	P	0	263	506	3990	4759	C	D
<i>Fimbristylis annua</i>	P	0	0	0	20	20	C	D
<i>Galactea striata</i>	P	6	10	4	45	64	C	C
<i>Hyptis mutabilis</i>	T	0	95	0	0	95	C	C
<i>Hyptis suaveolens</i>	T;S;P	17	340	442	1915	2714	C	C
<i>Indigofera hirsuta</i>	P	0	0	0	90	90	C	D
<i>Ipomoea minutiflora</i>	T;S	6	13	23	0	42	C	D
<i>Jacquemontia pentantha</i>	T	0	29	0	0	29	C	C
<i>Jacquemontia tannifolia</i>	P	0	0	0	15	15	C	D
<i>Leonotis nepetifolia</i>	T	22	41	0	0	63	C	C
<i>Macroptilium longepedunculatum</i>	T;S;P	0	13	14	14	41	C	C
<i>Marsypianthes chamaedrys</i>	P	44	6	17	205	273	C	D
<i>Melochia parvifolia</i>	T;P	0	22	0	35	57	C	D
<i>Mesosetum chaseae</i>	P	0	0	0	1645	1645	C	D
<i>Mesosetum pittierii</i>	P	0	0	0	10	10	C	D
<i>Mimosa camporum</i>	P	0	0	28	885	913	C	D
<i>Mimosa debilis</i>	S;P	0	0	42	150	192	C	C
<i>Mimosa pudica</i>	T	0	10	0	0	10	C	C
<i>Mimosa xanthocentra</i>	T	6	244	19	28	297	C	C
<i>Panicum hirticaule</i>	T;P	0	22	0	35	57	C	C
<i>Panicum hispidifolium</i>	P	0	22	53	185	260	C	D
<i>Paspalum convexum</i>	P	0	0	0	1740	1740	C	D
<i>Paspalum melanospermum</i>	T;S	6	13	23	0	42	C	D
<i>Paspalum multicaule</i>	P	0	0	0	1760	1760	C	D
<i>Pelteia trinervis</i>	S;P	0	0	28	60	88	C	C
<i>Pennisetum microstachyum</i>	P	0	0	0	15	15	C	C

Especies	Habitat ¹	Bosque	Transición	Sabana	Perturbado	Total	Disposición ²	Estrato ³
	N	N	N	N	N			
<i>Pennisetum setosum</i>	P	0	0	0	15	15	C	C
<i>Phyllanthus minutulus</i>	P	0	6	28	165	199	C	D
<i>Polygala galioides</i>	T	6	16	4	0	26	C	D
<i>Polygala longicaulis</i>	P	0	0	0	145	145	C	D
<i>Praxelis pauciflora</i>	S	0	819	3077	145	4041	C	D
<i>Richardia scabra</i>	P	10	0	0	75	85	C	D
<i>Scoparia dulcis</i>	S;P	0	0	6	15	21	C	D
<i>Sebastiania corniculata</i>	T	0	51	8	0	59	C	D
<i>Sida linifolia</i>	P	0	0	78	465	543	C	D
<i>Sida tuberculata</i>	P	0	0	0	15	15	C	D
<i>Sida viarum</i>	P	0	0	0	330	330	C	D
<i>Spermacoce prostrata</i>	P	0	0	0	75	75	C	D
<i>Spigelia anthelmia</i>	S;P	0	2	30	51	83	C	D
<i>Spiracantha cornifolia</i>	S	0	6	19	0	25	A	D
<i>Stylosanthes hamata</i>	T	0	19	0	0	19	C	D
<i>Stylosanthes humilis</i>	P	0	0	0	615	615	C	D
<i>Teramnus uncinatus</i>	S	0	0	205	0	205	C	D
<i>Turnera ulmifolia intermedia</i>	P	0	0	0	15	15	C	D
<i>Verbesina caracasana</i>	T	0	19	0	0	19	C	C
<i>Vernonia brasiliiana</i>	S	0	0	21	0	21	A	B
<i>Vernonia remotiflora</i>	S;P	6	35	356	335	932	C	D
<i>Waltheria indica</i>	P	10	0	0	75	85	C	C
<i>Zornia diphylla</i>	S;P	0	0	11	35	46	C	D
HIERBAS PERENNES								
<i>Amasonia campestris</i>	T;S	4	48	36	8	96	C	D
<i>Andropogon fastigiatus</i>	P	0	0	0	35	35	C	C
<i>Axonopus canescens</i>	T;S	28	543	947	21	1539	C	C
<i>Borreria capitata</i>	P	0	0	0	30	30	C	D
<i>Bromelia crysantha</i>	B	17	0	0	0	17	C	C
<i>Bulbostylis junciformis</i>	P	0	0	0	87	87	C	D
<i>Bulbostylis capilaris</i>	S	0	19	163	0	182	C	D
<i>Bulbostylis conifera</i>	S	0	0	87	0	87	C	D
<i>Caladium bicolor</i>	B;T	6	8	0	0	12	C	D
<i>Centrosema pubescens</i>	T;S	0	29	23	0	52	C	C
<i>Chamaecrista cultrifolia</i>	T;S	0	25	42	0	68	R	D
<i>Chamaecrista flexuosa</i>	S	0	0	28	0	28	C	D
<i>Chromolaena ivaifolia</i>	T;S	8	79	135	17	240	C	C
<i>Chromolaena odorata</i>	T;S	7	200	359	0	566	C	B
<i>Cipura paludosa</i>	S	0	0	28	0	28	C	D
<i>Cissampelos ovalifolia</i>	P	0	0	4	60	64	C	D
<i>Clitoria guianensis</i>	S	0	0	28	0	28	C	D
<i>Cranularia annua</i>	T	0	22	4	0	26	C	C
<i>Cypella linearis</i>	S	0	0	28	0	28	C	D
<i>Cyperus diffusus</i>	T;S	0	29	23	0	52	C	D
<i>Cyperus odoratus</i>	P	0	0	4	60	64	C	D
<i>Desmodium affine</i>	T	16	181	17	0	214	C	D
<i>Desmodium canum</i>	T;S	5	124	59	0	188	C	D
<i>Dorstenia brasiliensis</i>	B;T	406	235	11	0	651	C	D
<i>Elephantopus mollis</i>	T;S	50	1168	698	0	1917	C	D
<i>Eriosema rufum</i>	S	0	3	100	8	111	C	C
<i>Eriosema simplicifolium</i>	P	0	0	0	80	80	C	D

Especies	Habitat ¹	Bosque	Transición	Sabana	Perturbado	Total	Disposición ²	Estrato ³
		N	N	N	N	N		
<i>Evolvulus filiper</i>	T;S	0	29	23	0	52	C	D
<i>Galactea jussiana</i>	T;S	0	38	28	0	66	C	D
<i>Habenaria repens</i>	T	11	39	0	0	50	C	D
<i>Hibanthus calciolaria</i>	S	0	0	23	3	26	C	D
<i>Hyparrenia rufa</i>	T;S	2	29	36	0	67	C	C
<i>Indigofera lespedezoides</i>	T;S	0	89	91	0	180	C	D
<i>Indigofera pascuorum</i>	P	0	0	0	25	25	C	D
<i>Ipomoea trifida</i>	T;P	0	22	0	25	47	C	C
<i>Lantana achyranthifolia</i>	T;S	0	13	19	0	32	C	C
<i>Lasiacis anomala</i>	T	28	1140	42	0	1210	C	C
<i>Maranta arundinacea</i>	T	0	22	4	0	26	C	D
<i>Mimosa tomentosa</i>	T;S	0	19	11	0	30	C	D
<i>Momordica charantia</i>	P	0	0	0	35	35	C	C
<i>Oeceoclades maculata</i>	B;T	17	6	0	0	23	C	D
<i>Pavonia cancelata</i>	T;S;P	0	57	23	45	125	C	D
<i>Pseudabutilon spicatum</i>	T	11	25	0	0	37	C	C
<i>Rhynchospora nervosa</i>	T	11	162	6	0	179	C	D
<i>Ruellia geminiflora</i>	P	0	0	0	25	25	C	D
<i>Sacoila lanceolata</i>	S	0	0	13	0	13	C	D
<i>Schizachyrium microstachyum</i>	T	0	22	4	0	26	C	D
<i>Schwenckia americana</i>	S	0	0	13	0	13	C	D
<i>Scleria melaleuca</i>	T	6	35	4	0	45	C	D
<i>Scleria verticillata</i>	P	0	0	0	30	30	C	D
<i>Setaria geniculata</i>	T;S	0	38	28	0	66	C	D
<i>Sida agregata</i>	T;S	0	130	70	0	200	C	C
<i>Sida ciliaris</i>	P	0	0	0	30	30	C	D
<i>Sida glomerata</i>	P	0	22	6	105	134	C	D
<i>Torulinium odoratum</i>	P	0	0	0	25	25	C	D
<i>Trachypogon plumosus</i>	S	44	229	703	0	976	C	C
<i>Wissadula periplocifolia</i>	T	2	63	0	0	65	C	C

¹ B = bosque, T= transición bosque-sabana, S = sabana, P= área perturbada

² A= Azar, C= contagiosa

³ A= 4-23metros, B= 1.5-4metros, C= 0.57-1.5metros, D= 0-0.57metros