

**PATRONES DE DISTRIBUCION DE LAS EPIFITAS VASCULARES Y
ARQUITECTURA DE LOS FOROFITOS DE UN BOSQUE HUMEDO TROPICAL
DEL ALTO ORINOCO, EDO. AMAZONAS, VENEZUELA.**

**VASCULAR EPIPHYTIC DISTRIBUTIONAL PATTERNS AND ARCHITECTURE
OF THE PHOROPHYTES IN A TROPICAL WET FOREST IN THE UPPER
ORINOCO, AMAZONAS STATE, VENEZUELA**

José I. Hernández-Rosas

Escuela de Biología. Facultad de Ciencias. U.C.V. Apto Correos 21201. Tel.:02-605.12.68. FAX: 02-662.70.91. Correo-E: epifitajh@usa.net Caracas. Venezuela.

RESUMEN:

En las cercanías del río Surumoni, Alto Orinoco, dentro de la Reserva de Biosfera Alto Orinoco, fue seleccionada un área experimental, donde fue instalada por convenios internacionales (Austria - Venezuela), una grúa de construcción que permite el acceso directo al dosel de un área de 1,5 ha de bosque. La distribución espacial de las comunidades de epifitas vasculares y la abundancia de las mismas, presenta diferentes relaciones con las características arquitectónicas de los portadores. Entre las características evaluadas se encuentran: altura sobre el forofito, diámetro e inclinación del soporte, posición sobre el mismo. Las especies epifitas ocupan intervalos de distribución vertical diferentes, dependiendo de la característica arquitectónica evaluada, pero en general se presentan dos tipos de intervalos: amplio y restringido. Se observaron patrones de incremento en el número de especies epifitas con respecto al diámetro del soporte; y de disminución con respecto a la verticalidad del mismo, y a la posición en la rama (desde arriba hacia abajo). Así como máximos en el número de especies epifitas en alturas y secciones medias del forofito. En el estrato superior del bosque, la presencia de sitios de anclaje como las bifurcaciones y ramas poco inclinadas en los grandes árboles, favorecen el establecimiento de muchos de los grupos de epifitas vasculares.

ABSTRACT

In the proximities of the Surumoni stream, Upper Orinoco, inside the High Orinoco Biosphere Reserve, an experimental area was selected, where it was installed for international agreements (Austria-Venezuela), a construction crane that allows the direct access to the canopy of 1,5 ha. of forest. The space distribution of the communities of vascular epiphytes and the abundance of the same ones, present different relationships with the architectural characteristics of the phorophytes. Some of the evaluated characteristics are: height on the phorophyte, diameter and inclination of the support, position on the same. The epiphytes species occupies intervals of different vertical distribution depending on the evaluated architectural characteristic, but in general two types of intervals plows presented: wide and restricted. Increment patterns were observed in the number of species epiphytes with regard to the diameter of the support; and of decrease with regard to the uprightness of the same one, and with to the position in the branch. As well as maxima in the number of species epiphytes in heights and sections stockings of the phorophyte. In the superior stratum of the forest, the presence of anchorage places like the bifurcations and branches little bowed in the big trees, they favor the establishment of many of the groups of vascular epiphytes.

Palabras clave: Epifitas Vasculares, Estructura del Bosque, Arquitectura del forofito, Amazonas.

Keywords: Vascular Epiphytes, Forest Structure, Phorophyte Architecture, Amazonas.

INTRODUCCIÓN.

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

Los bosques en general se caracterizan por presentar estructuras complejas, con la presencia de una gran diversidad de formas de vida y crecimiento, que les confiere una gran variabilidad en el hábitat. Particularmente si consideramos las comunidades que se desarrollan en el dosel de los bosques, resulta de gran importancia poner en evidencia la vulnerabilidad de este hipervolumen al depender e interactuar con todo el sistema.

Si consideramos los bosques ubicados latitudinalmente en el trópico, la constancia en un buen suministro de radiación, temperaturas elevadas y constantes, y altas precipitaciones o disponibilidad de agua, determinan muy pocas limitaciones climáticas que favorecen aún más un elevado desarrollo estructural. Las condiciones de alta humedad durante todo el año y la temperatura promedio moderada entre 15-20 °C dependiendo de la altitud, determinan una alta diversidad y parecen favorecer la ocupación de gran parte del espacio aéreo disponible. Esta situación es especialmente notable por la abundancia de epifitas que crecen en este compartimiento del bosque, estando aún lejos de un conocimiento completo de los mecanismos que permiten a todas las especies epifitas, la densa ocupación de cada espacio en varios estratos del bosque (Erwin, 1988).

Entre las epifitas podemos encontrar no vasculares como líquenes, musgos y hepáticas, y vasculares como Pteridophytas (Psilotophyta, Lycopodiophyta, Equisetophyta, Polipodiophyta), Fanerógamas Monocotiledóneas (Bromeliaceae, Orquíidaceae, Araceae) y Fanerógamas Dicotiledóneas (Cactaceae, Gesneriaceae, Piperaceae, Rubiaceae, Asclepiadaceae, Ericaceae, Melastomataceae) (Richards, 1996). Estudios hechos en varios bosques, parecen indicar que la dis-

tribución de las epifitas esta influenciada por tres tipos de factores: climáticos, bióticos y referentes al sustrato. La distribución de las epifitas vasculares a varios niveles dentro del bosque, parece ser el resultado de un balance entre los requerimientos de luz y suministro de agua, debido al gradiente vertical de estos elementos dentro del bosque (Sandford, 1968; Medina, 1986; 1990).

Hernández-Rosas (1998, 1999), estudia la diversidad y complejidad estructural de las comunidades de plantas del dosel de un bosque húmedo tropical, alto siempre-verde, de tierras bajas, inundable estacionalmente del Alto Orinoco, determinando que la distribución de los grupos funcionales de las plantas del dosel presentan diferentes patrones verticales. Dentro del dosel del bosque se consideran especies con un amplio intervalo de distribución, aquellas que se encuentran en más de la mitad de las categorías de la variable a evaluar.

El patrón de distribución espacial sobre los forofitos depende: de la especie del forofito, su posición, edad, condición y/o de la presencia de otras epifitas. Sugden & Robins (1979) afirman que las epifitas son más abundantes en aquellos portadores muy ramificados hacia todos los ángulos, con ramas horizontales y grandes copas.

La dispersión de los propágulos por viento, hormigas y aves, así como la propagación vegetativa, pueden jugar un papel importante en la ocupación del dosel dependiendo de la arquitectura del mismo (Madison, 1977; Huber, 1986, Yeaton y Gladstone, 1982; Márquez y Hernández-Rosas, 1995).

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

El presente es un estudio cuantitativo de la distribución espacial de las epifitas vasculares con re-

lación a las diferentes características arquitecturales de los forofitos y sus posibles efectos sobre la presencia y abundancia de las epifitas.

MATERIALES Y METODOS

Area de Estudio. El área de estudio del presente trabajo se encuentra a 120 m sobre el nivel del mar, ubicada en las proximidades del caño Surumoni, Venezuela, Estado Amazonas, Alto Río

Orinoco, cercano a la comunidad indígena La Esmeralda, capital del Departamento Atabapo. Sus coordenadas cartográficas son: 3° 10' 24" latitud Norte, 65° 40' 30" longitud Oeste. (Figura 1).

Hernández-Rosas (1998, 1999) reporta las características macroclimáticas y microclimáticas del área de estudio, en donde se presenta un período de menor precipitación, con una importante disminución del nivel de base del río Orinoco.

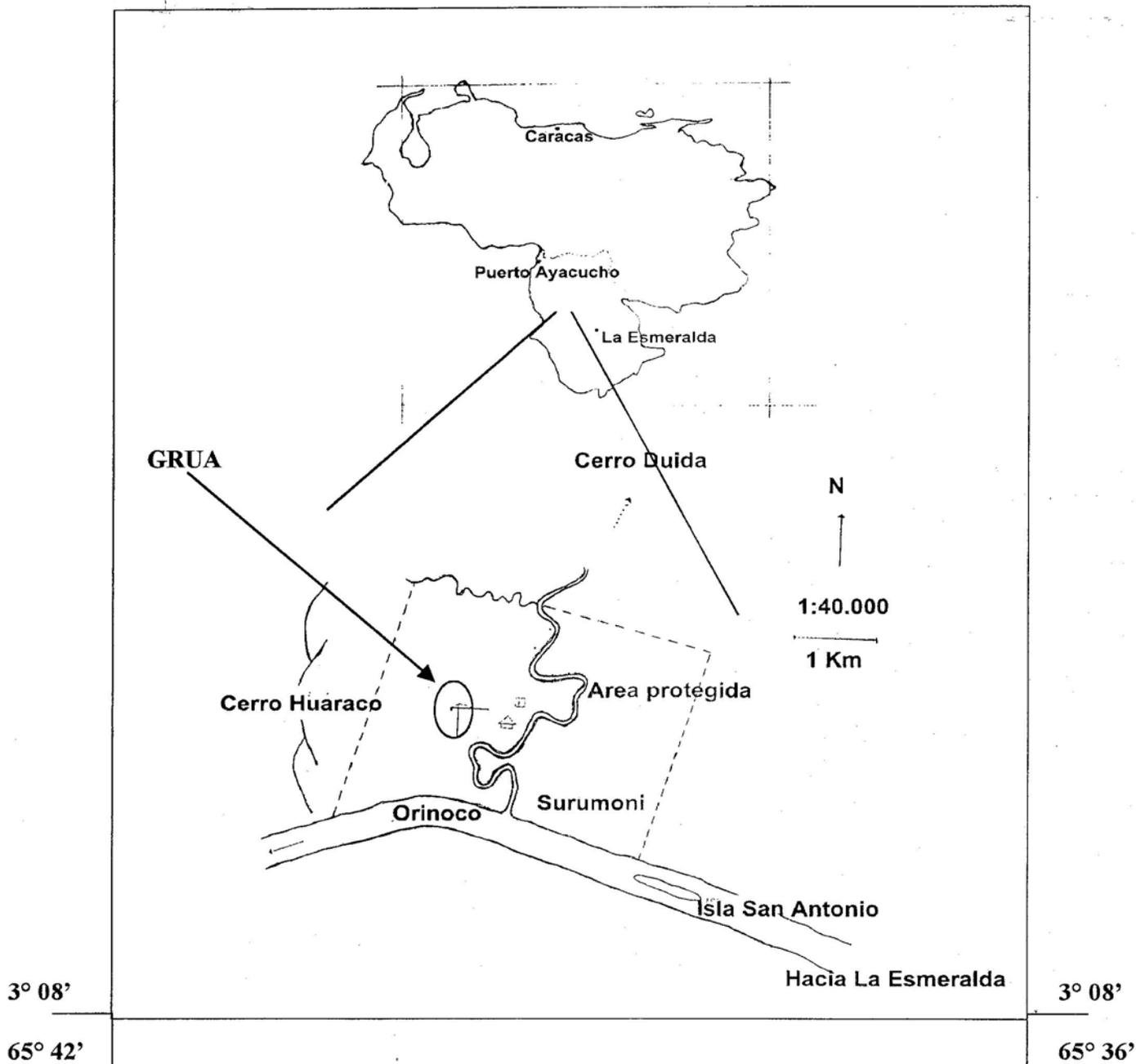


Figura 1. Localización geográfica del área de estudio.

En esta área se encuentra un bosque secundario de cuatro estratos, dominado por *Goupia glabra*, máximo exponente del estrato superior (30 m de altura), interrumpido por un estrato emergente dominado por especies de los géneros *Vochysia* sp y *Qualea* sp, con individuos de *Eschweleira* sp dispersos a lo largo de cursos de agua estacionales. Según Richards (1996) se trata de un bosque secundario dominado por *Goupia glabra*.

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

Desde el año 1995, se instaló una grúa de este tipo en Venezuela, Edo. Amazonas, Alto Río Orinoco, cercano a la comunidad de La Esmeralda; en un área de estudio piloto conocido como Proyecto Surumoni, dentro de la Reserva de Biosfera Alto Orinoco, en la cual la Academia de Ciencias de Austria y el Gobierno Nacional y Regional desarrollan un programa de investigación multidisciplinario con la participación de varios investigadores.

En el presente trabajo se utilizará el área en donde el dosel del bosque es accesible, por las características de la grúa. Las dimensiones de la grúa son: alto máximo: 40.5 m, largo del brazo: 40 m, y largo del riel: 120 m; dando un área de muestreo aproximada de 15.000 m². Dicha área ha sido subdividida en 50 parcelas de 10 x 10 m² (Figura 2).

Los muestreos se realizaron entre el año 1997 y 1998, en tres lapsos de tiempo dentro del período de transición de mínima a máxima lluvia (noviembre - marzo).

Así mismo, la información aquí reportada, proviene de la evaluación de las características de la totalidad de los individuos de las poblaciones de especies de epifitas en hectárea y media (1.5 ha) de área experimental, por lo que las diferencias obtenidas son poblacionales y estadísticamente significativas si así son indicadas.

Portadores y Plantas del Dosel. Todos los portadores fueron ubicados en un sistema de coordenadas cartesianas (Hernández-Rosas, 1998). En este sistema de coordenadas el eje Y lo conforma una transecta de 80 m de longitud cuyo origen es el extremo sur-este del área de interés de la grúa. El eje X está representado por una transecta que recorre la máxima longitud del área de estudio y que la divide

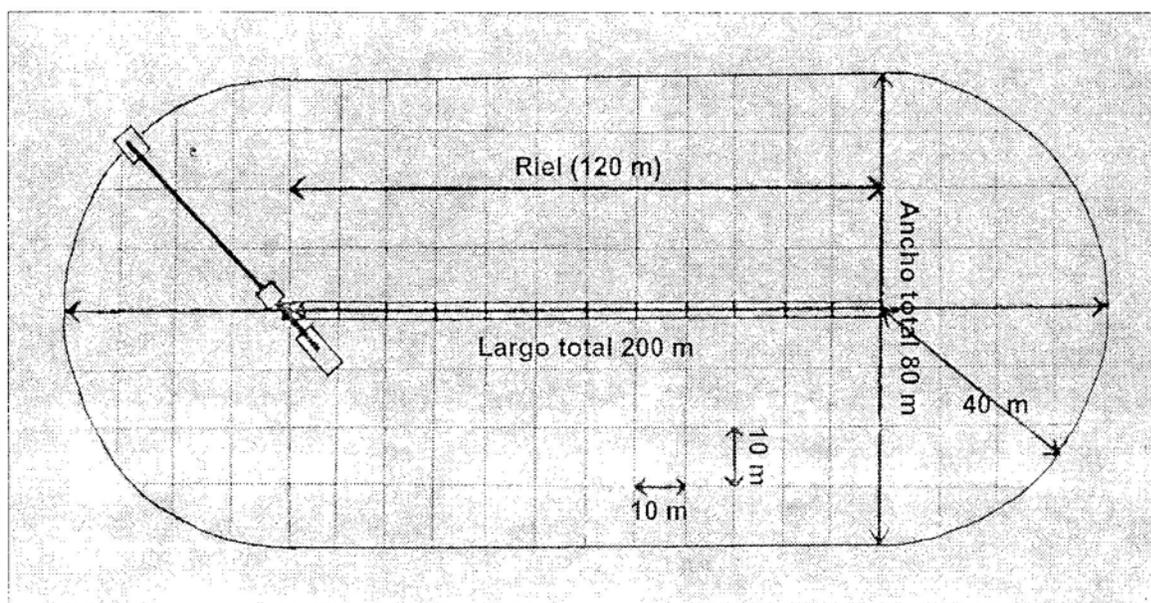


Figura 2. Representación esquemática del área de trabajo de la grúa.

en dos mitades iguales siguiendo el riel de movimiento de la grúa en dirección sur-norte (Figura 2).

A cada uno de los portadores potenciales ubicados en la parcela se les determinó utilizando el método de transectas (Johansson, 1974; 1975; Márquez y Hernández-Rosas, 1995), los siguientes parámetros para cada individuo epifito sobre el portador:

- Nombre específico de la epiquita, considerando el listado e identificación taxonómica de las especies de epifitas reportadas por Hernández-Rosas (1998, 1999).

- Abundancia y Cobertura total y relativa de las especies sobre el forofito, basado en la unidad mínima de muestreo *stand* (Johanson, 1974).

- Hábito: herbáceo, leñoso.

- Altura a la cual se encuentra el individuo sobre el forofito.

- Angulo de inclinación de la rama (Yeaton y Gladstone, 1982).

- Orientación de la rama, con ayuda de una brújula.

- Distancia horizontal desde la bifurcación de la rama hasta el individuo epifito (Freiberg, 1996).

- Posición en la rama: arriba, de lado, abajo (Yeaton y Gladstone, 1982).

- Cobertura del individuo en la transecta.

- Circunferencia de la rama en el punto de unión de la epiquita al soporte (Johansson, 1978).

Los resultados obtenidos pueden servir para verificar relaciones encontradas entre el diámetro del soporte y la abundancia de epifitas (Freiberg, 1996; Johansson, 1978) y se pueden establecer relaciones entre cada una de las variables a medir y la distribución de las epifitas (Freiberg, 1996).

Las posibles relaciones entre la altura de los forofitos y el número de especies epifitas (Johansson, 1974; Yeaton y Gladstone, 1982; Kelly, 1985; Brown, 1990; Gottsberger y Morawetz, 1993); entre el diámetro a la altura del pecho, la edad del forofito y el número de especies epifitas (Benett, 1986); la edad relativa (Gottsberger y Morawetz, 1993) y el número de especies epifitas; o el radio de la copa y el número de especies epifitas (relación especie-área) según Yeaton y Gladstone (1982).

Patrones de distribución sobre los portadores. Los patrones de distribución pueden ser evaluados estableciendo "zonas" mediante estratos de diferentes alturas (por ejemplo: cada 2 m (Brown, 1990) o cada 4 m (Kelly, 1985) que inevitablemente fallan en correspondencia con las "zonas naturales de condiciones ambientales debido a la naturaleza desigual del dosel. (Johansson, 1974; 1975).

Sin embargo, es frecuente observar que en la parte media de las ramas la composición de la flora epiquita es diferente a la encontrada tanto en la base de la rama, como en la sección más externa. Esta distribución irregular de las epifitas se ha observado en árboles de distintas alturas. Las ramas, pueden entonces ser divididas en tres secciones de igual tamaño (Johansson, 1974).

El tronco es dividido en una pequeña sección, cercana al suelo, y una sección considerablemente más grande que incluye el resto del tronco hacia arriba hasta la primera ramificación. Esta división está basada en las diferencias fácilmente observables entre la flora epiquita en la base del tronco y la que ocurre en la parte superior de este (Johansson, 1974).

Con la subdivisión del forofito se diferenciarán biotopos que representan unidades ecológicas con una flora epiquita característica (Brown, 1990). Johansson (1975) divide la distribución de las epifitas en el portador en nueve patrones principales, que difieren entre sí por la "preferencia" de una especie epiquita por una determinada sección del forofito y/o varias de ellas.

También se puede corroborar la relaciones entre la distribución espacial en el dosel y el tamaño del soporte sobre el cual se desarrollan las epifitas vasculares (Johansson, 1978; Zimmerman y Olmsted, 1992). Las epifitas vasculares frecuentemente tienen preferencias por diferentes lugares sobre el tallo y ramas de varios tamaños en el dosel.

RESULTADOS Y DISCUSION

Se puso especial atención a los aspectos mecánicos (arquitectónicas, Freiberg, 1996) de los soportes utilizados por las epifitas, a fin de explicar posibles patrones de distribución espacial

(Johansson, 1975) de las especies epifitas a lo largo de gradientes en las copas de los árboles, ya que se ha observado que la arquitectura de los árboles y estructura del dosel influyen de manera significativa en el microclima del interior del bosque (Parker, 1995).

Las principales características arquitectónicas evaluadas en los forofitos y de importancia para las especies epifitas vasculares según Johansson (1975, 1978) y Freiberg (1996) se presentan a continuación sin orden establecido.

Altura en el forofito. En la Figura 3 se muestra como el número de especies epifitas ocupantes de los forofitos pertenecientes al estrato superior del bosque de Surumoni aumenta con el incremento en altura, hasta llegar a un nivel intermedio, luego del cual, cualquier incremento en altura dentro del forofito conlleva a una disminución en el número de especies epifitas.

El máximo de riqueza de especies epifitas se encuentra a niveles de altura intermedios. Este es

un patrón generalizado en la mayoría de los forofitos, en los cuales las secciones intermedias del portador presentan mayor abundancia tanto de especies como de individuos epifitos (Johansson, 1975; Kelly, 1985; Bogh, 1992; Freiberg, 1996).

En alturas medias los cambios microclimáticos son más atenuados; produciendo un compromiso entre la captación de luz y la disponibilidad de humedad en el aire, que propicia la colonización de estos hábitats por especies epifitas con requerimientos ecológicos diversos.

Las especies mejor representadas, en términos de abundancia relativa de individuos en el área fueron utilizadas para identificar intervalos de distribución de sus individuos con base a la altura a la cual se encuentran en el forofito; siguiendo el método de Johansson (1978).

En la Figura 4 se observa que existen dos grupos básicos de especies, aquellas cuyo intervalo de distribución en alturas es amplio, y aquellas donde es restringido (en mayor o menor proporción).

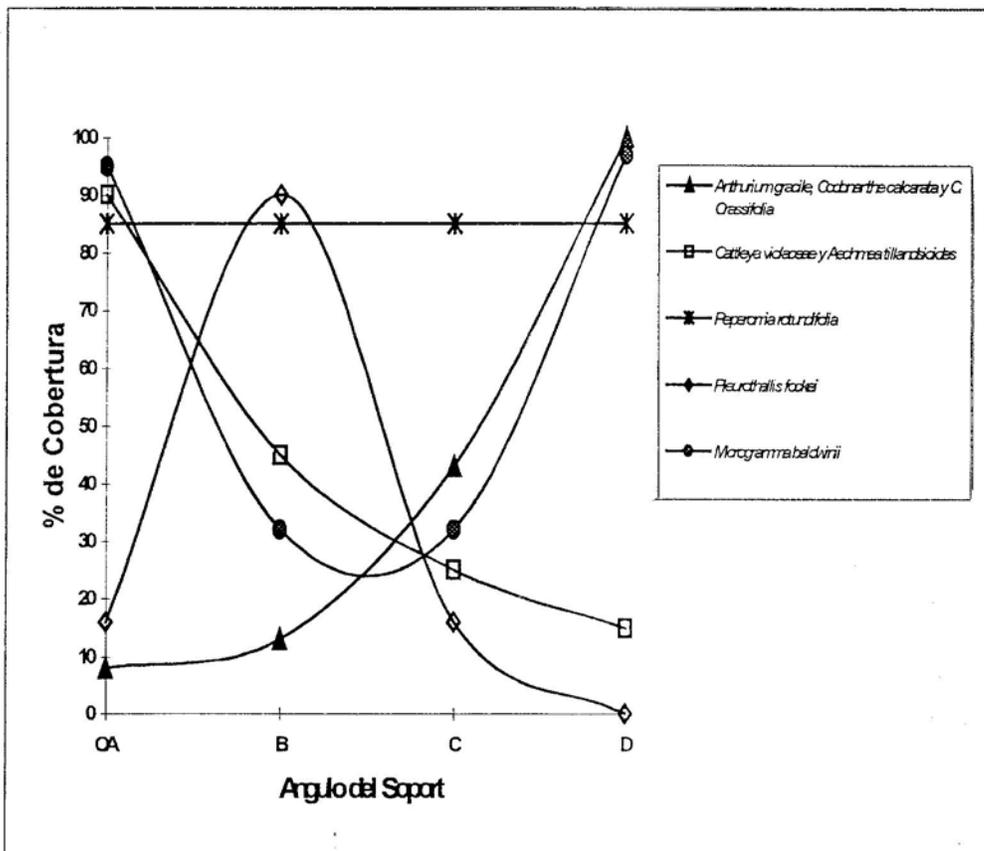


Figura 3. Riqueza de especies epifitas, por intervalos de altura, en los portadores del estrato superior del bosque de Surumoni.

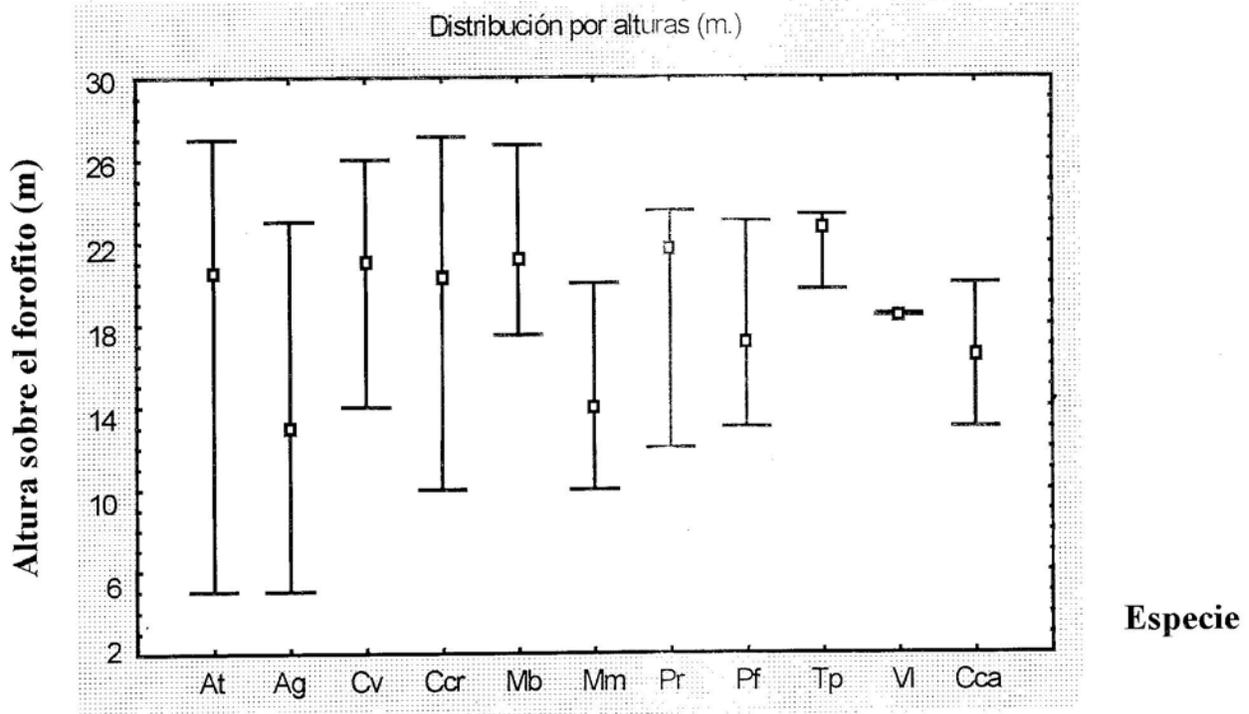


Figura 4. Intervalos de distribución en altura de las especies epifitas mejor representadas en el estrato superior del bosque de Surumoni. La ordenada se corresponde con la altura (m) obtenida en el forofito y la abscisa representa la especie involucrada. Las especies fueron representadas con las primeras letras del género y nombre específico, *Aechmea tillandsioides* (At), *Anthurium gracile* (Ag), *Cattleya violacea* (Cv), *Codonanthe crassifolia* (Ccr), *Microgramma baldwinii* (Mb), *Microgramma megalophylla* (Mm), *Peperomia rotundifolia* (Pr), *Pleurothallis fockei* (Pf), *Tillandsia paraensis* (Tp), *Vittaria lineata* (Vi), y *Codonanthe calcarata* (Cca).

El primer grupo (con intervalos mayores a 15 m.) lo constituyen *Aechmea tillandsioides* (At), *Anthurium gracile* (Ag) y *Codonanthe crassifolia* (Ccr); dichas especies presentan intervalos amplios de distribución en altura. Cada especie posee características que le permiten tolerar las diferentes condiciones de luminosidad y humedad contrastantes entre los pocos metros de altura sobre el suelo, y situaciones más expuestas del dosel.

Anthurium gracile (Ag), es una planta con metabolismo fotosintético C3, adaptada a condiciones de sombra, y que al parecer necesita una humedad relativa alta y/o constante a lo largo del día para establecerse y crecer; por lo cual es fácil entender su posición en alturas bajas en los forofitos (su mayor abundancia se encontró en árboles del estrato inferior del bosque).

Sin embargo, en el estrato superior del bosque, su intervalo de distribución llega hasta los 24 m. de altura, lugar en donde la alta irradiación y los cambios en humedad relativa son comunes; pero es en estos si-

tios donde el efecto de las condiciones climáticas se ve amortiguado por la estabilidad que ofrecen los nidos de hormigas a las plántulas en crecimiento (Kleinfeldt, 1978; Davidson y Epstein, 1989). Se encontraron en el estrato superior del bosque solamente dos registros sin asociación con nidos de hormigas.

Aechmea tillandsioides (At), pertenece al tipo III de bromelias, según Pittendrigh (1948, en Smith, 1989), caracterizado por el desarrollo de la estrategia tanque, es decir, un depósito de agua y nutrientes más o menos continuo acumulado en la base de las hojas que forman un recipiente (tanque), con tricomas absorbentes especializados y concentrados en la base de las hojas. Esta estrategia le confiere ventajas a la especie, en el momento de explotar diferentes zonas dentro del forofito (Benzing, 1990; Smith, 1989).

Además, *Aechmea tillandsioides* posee el tipo fotosintético MAC (metabolismo ácido de crasuláceas), el cual presenta ventajas significativas asociadas con la alta eficiencia de uso de agua,

recurso limitante incluso en hábitats del dosel de áreas con una alta precipitación (Smith, 1989). Las zonas más altas del dosel poseen valores de humedad relativa menores en comparación con las zonas bajas, y fluctuaciones diarias mayores; poniéndose de manifiesto el microclima árido en ellas presente, y bajo el cual, el metabolismo ácido de crasuláceas confiere una gran ventaja, al reducir la pérdida de agua.

Por otro lado, la especie *Aechmea tillandsioides*, y todas sus congéneres pertenecen al grupo "de sol", según Pittendrigh (1948, en Smith, 1989) y Benzing, (1995); por lo tanto están bien adaptadas, y requieren establecerse en zonas de alta irradianza (pero no-extrema) en el gradiente en altura dentro del bosque.

La especie *Codonanthe crassifolia* (Ccr) posee dos ventajas que le permiten ocupar un amplio intervalo de alturas. El presentar MAC (Hernández-Rosas, 1998,1999) y tener hábito trepador, le confieren la posibilidad de ascender en altura a fin de encontrar un nivel lumínico adecuado para desarrollarse.

Además de este primer grupo de epifitas, con amplio intervalo de altura; se encuentra, un segundo grupo con intervalos más restringidos; que comprende a especies como: *Cattleya violacea* (Cv), *Microgramma baldwinii* (Mb), *Microgramma megalophylla* (Mm), *Peperomia rotundifolia* (Pr), *Pleurothallis fockei* (Pf), *Tillandsia paraensis* (Tp), *Codonanthe calcarata* (Cca) y *Vittaria lineata* (Vl).

La especie *Codonanthe calcarata* (Cca), presenta un intervalo de distribución en altura más restringido que su congénere, *Codonanthe crassifolia*; quizás debido a restricciones impuestas por su asociación mirmecofílica. Las hormigas parecen jugar un papel importante en el establecimiento de individuos del género *Codonanthe* (Kleinfeldt, 1978); asociación encontrada en el bosque de Surumoni, para la especie *Codonanthe calcarata*, más no con *Codonanthe crassifolia*; presentándose además en menor proporción en el estrato superior del bosque.

En contraste con *Aechmea tillandsioides*, se presenta la bromelia *Tillandsia paraensis* (Tp) que

posee un intervalo de alturas restringido a 5 m., en las zonas más altas del estrato superior (pero no completamente expuesta). En ausencia de los suplementos brindados por hormigas o tanques, la especialización en hábitats de mayor exposición obliga a hacer ajustes para optimizar la captación de los esporádicos nutrientes, así como también, resistir la sequía (Benzing, 1990); tal es el caso de la estrategia atmosférica (Ramírez, 1986; Márquez, 1994) (de suplemento por pulsos) que presenta esta planta.

Para las especies del género *Tillandsia*, la luz parece ser el principal recurso limitante, a pesar de que dichas áreas expuestas, las priven de los nutrientes necesarios o los presenten en forma escasa. Estas especies presentan por lo general una cubierta de escamas y/o tricomas (Smith, 1989) que aumenta la superficie de contacto con la solución nutritiva (precipitación); y el tipo fotosintético MAC que optimiza la utilización del agua. Esta especie queda enmarcada dentro del grupo "expuesto" propuesto por Pittendrigh (1948, en Smith, 1989), de allí que ocupe mayores alturas en el estrato superior, y con intervalo restringido por la captación de luz en la zona.

En cuanto a las especies de orquídeas tomadas en cuenta, *Cattleya violacea* (Cv) y *Pleurothallis fockei* (Pf), se observa que sus intervalos de distribución por altura no son tan restringidos, y que además ocupan secciones intermedias-altas del dosel. Este hábitat con alta incidencia de radiación y fluctuaciones en humedad relativa, puede ser explotado pues, estas especies con hojas suculentas presentan por lo general MAC (Goh y Kluge, 1989). Además, la presencia de pseudobulbos en *Cattleya violacea*, se ha catalogado como una adaptación a la economía de agua, pues dichos órganos sirven como reservorios de agua en condiciones de sequía (Kelly, 1985; Benzing, 1990).

Con relación al requerimiento de luz por parte de dichas especies, no se han realizado medidas que lo puedan describir; pero al parecer deben necesitar un suministro suficiente (pero no-extremo) de radiación para su desarrollo (Goh y Kluge, 1989).

La especie *Peperomia rotundifolia* (Pr), presenta hábito poco trepador, y se encuentra asociada en grandes masas o grupos de muchos individuos; el tipo fotosintético MAC (determinado en el cam-

po) le confiere la posibilidad de habitar áreas de mayor altura en el dosel; sin embargo, los individuos encontrados a menor altura, y aquellos protegidos de las fluctuaciones ambientales por nidos de hormigas, se observaron en mejor estado fisiológico (hojas de color más intenso y turgentes). Por lo tanto, la necesidad de humedad constante en el ambiente, y de un nivel de radiación apropiado para crecer influyen de manera simultánea en la distribución de esta especie.

En el grupo de los helechos, se encuentran dos especies quizás excluyentes entre sí; *Microgramma baldwinii* (Mb) se ubica hacia las zonas más expuestas del estrato superior, que puede alcanzar gracias a su hábito trepador extensivo, y a la presencia de MAC. En cambio, *Microgramma megalophylla* (Mm) se ubica hacia zonas de altura media - baja, pues aunque también es trepador, al parecer no tolera la sequía extrema de los sitios más expuestos.

El tercer helecho en cuestión, *Vittaria lineata*, presenta una distribución en altura muy restringida, principalmente hacia la zona media-baja del árbol, y en condiciones de baja luminosidad, alta humedad relativa y acumulación de humus, que se dan principalmente en las bifurcaciones de las ramas principales (como lo sugiere Johansson, 1975); este helecho presenta metabolismo C3 (Benzing, 1990).

La incidencia de epifitas vasculares en niveles de altura bajos en los árboles portadores es muy poca, pues principalmente la verticalidad del sustrato no permite el fácil anclaje y establecimiento de propágulos y plántulas. Solo se observan en aquellos que presentan una densa ramificación, casi siempre en asociaciones mirmecofílicas.

Diámetro del soporte. En la Figura 5 se observa el aumento en el número de especies epifitas con el incremento en el grosor del soporte; aunque se verifican máximos relativos en categorías diamétricas intermedias, correspondientes a secciones medias del portador donde las relaciones radiación/humedad son más favorables para el establecimiento de los individuos.

La relación lineal entre el número de especies epifitas y el diámetro del soporte ha sido descrita por Freiberg (1996) en uno de los forofitos por él estudiados, y por Catling y Lefkovitch (1989).

Esta relación se debe principalmente a que el diámetro del soporte es un indicador de la edad aproximada del mismo, en consecuencia los soportes más finos y jóvenes imponen un alto estrés ambiental para las epifitas, pues son soportes cambiantes a lo largo del tiempo; en comparación con los de mayor grueso, que brindan mayor estabilidad. Además, en comparación con la corteza más vieja, rugosa y expuesta al clima, la superficie relativamente suave y lisa de los soportes delgados presenta menor capacidad de retención de agua, y de absorción y adsorción de nutrientes provenientes de la lluvia (Catling y Lefkovitch, 1989). Por lo que la mayor variabilidad debido al diámetro del soporte la encontramos en los rangos de diámetro más pequeños.

Las epifitas se pueden dividir en dos grupos según el intervalo de distribución por soportes. El primero conformado por especies con un amplio intervalo de utilización de diferentes diámetros de soporte; y el segundo con un intervalo más restringido (Figura 6).

En este patrón de distribución sobre el diámetro de soporte, juegan papel importante otras variables dependientes directamente del portador o del microhabitat relacionado, los cuales son considerados por Hernández-Rosas (1998, 1999).

Un amplio intervalo de diámetros de soportes es utilizado por *Cattleya violacea* (Cv), *Codonanthe crassifolia* (Ccr) y *Microgramma baldwinii* (Mb). Las dos últimas, por ser especies trepadoras tienen la posibilidad de anclarse en cualquier diámetro de soporte, de hecho, sus intervalos son muy similares entre sí; además, como *Codonanthe crassifolia* también tiene un amplio intervalo de distribución en altura, es lógico pensar que a diferentes alturas se encuentren distintos diámetros de soporte.

Cattleya violacea, puede ocupar cualquier diámetro de soporte, siempre y cuando esté presente una bifurcación (horqueta) que facilite su establecimiento, pero está más restringida en cuanto a la altura ocupada (quizás debido a limitaciones en captación de radiación).

Las especies con intervalos de grosor del soporte restringido son: *Anthurium gracile*, *Aechmea tillandsioides*, *Microgramma megalophylla*, *Peperomia rotundifolia*, *Pleurothallis fockei*, *Tillandsia paraensis*, *Vittaria lineata* y *Codonanthe calcarata*.

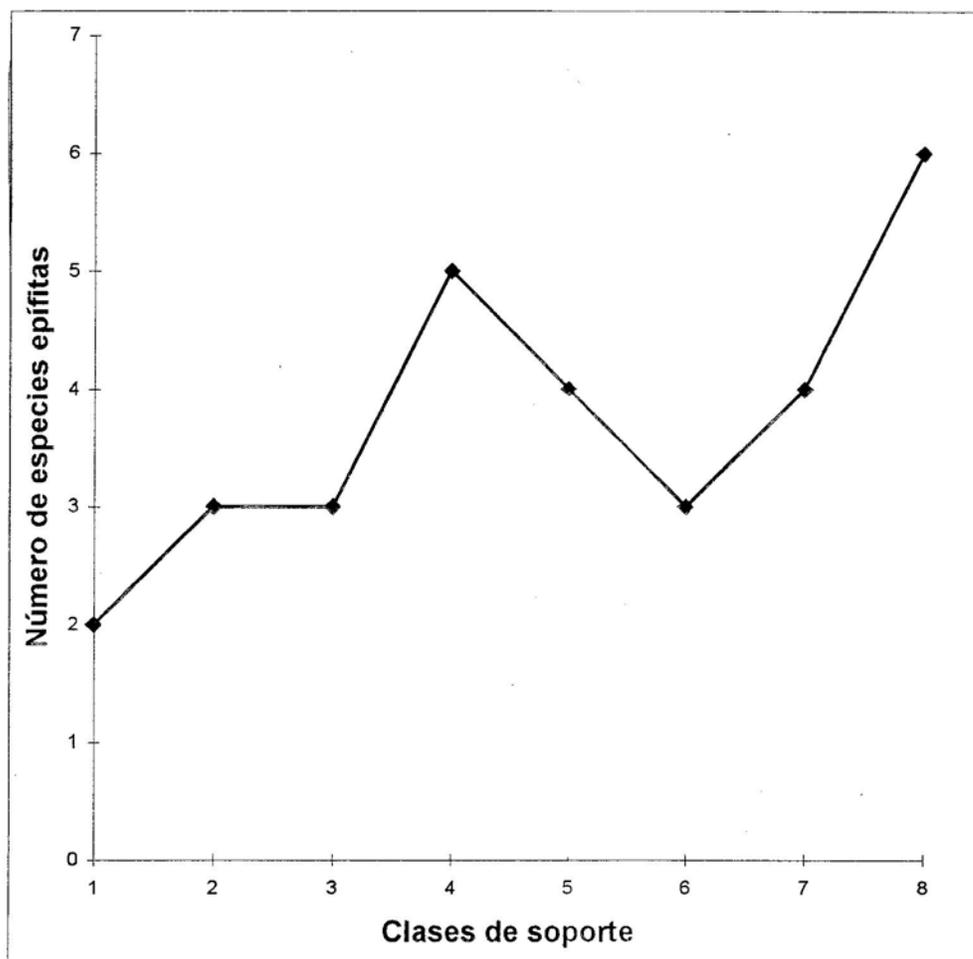


Figura 5. Riqueza de especies epífitas, por clases de diámetro del soporte, en los portadores del estrato superior del bosque de Surumoni. Clases: 1 (0-2 cm.), 2 (2-4 cm.), 3 (4-6 cm.), 4 (6-8 cm.), 5 (8-10 cm.), 6 (10-12 cm.), 7 (12-14 cm.), 8 (más de 14 cm.).

Anthurium gracile (Ag) se establece principalmente en soportes con diámetros pequeños, aunque también se le pudo observar ocupando soportes más gruesos con baja frecuencia. Un intervalo de distribución similar lo presenta la especie *Codonanthe calcarata* (Cca), ocupando principalmente soportes finos. Al parecer las asociaciones mirmecofílicas de estas dos especies restringen los soportes utilizados a aquellos de diámetros menores; dicha característica también se observó en los estratos medio e inferior del bosque.

Los representantes de la familia Bromeliaceae al parecer se limitan a ocupar soportes relativamente finos, sin importar la altura a la cual estos se encuentran (en el caso de *Aechmea thyllansioides*, At), ya que se ha reportado que los soportes finos pueden situarse en cualquier lugar del árbol (Brown, 1990). Sin embargo, el gran tamaño de

los individuos de *Aechmea* solo permite su establecimiento y mantenimiento en bifurcaciones de ramas, aunque estas sean de pequeño tamaño.

La especie *Tillandsia paraensis* (Tp) está aún más restringida, lo cual evidencia un alto grado de adaptación al ambiente en el cual se desarrolla (zonas más expuestas del estrato superior); se ha sugerido que las raíces finas de *Tillandsia* sp. parecen estar especialmente adaptadas a estos soportes finos, pues pueden curvarse alrededor de ellos, y proveer un sólido anclaje (Zimmerman y Olmsted, 1992).

Un contraste importante encontrado entre *Tillandsia paraensis* y las dos orquídeas representadas, es la exclusión total en cuanto al diámetro de soporte utilizado. Ninguna orquídea ocurre en soporte menor de 6 cm. de diámetro, y la mayoría

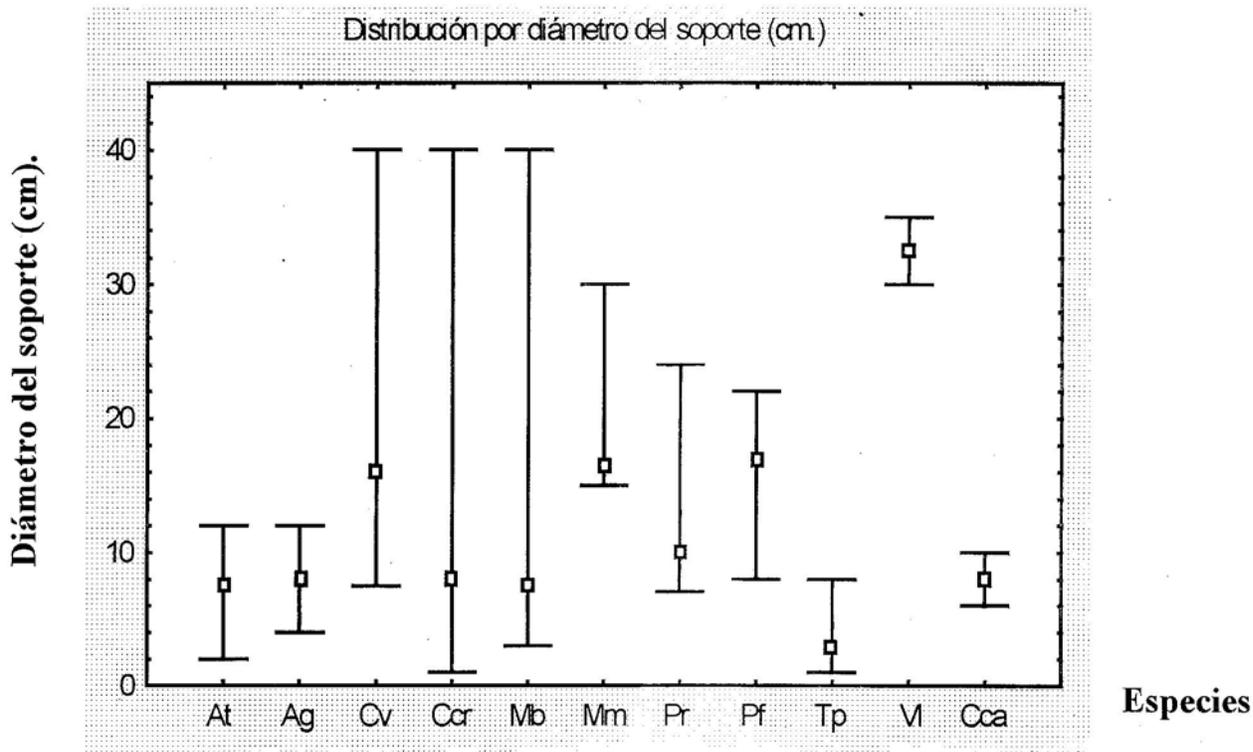


Figura 6. Intervalos de distribución por diámetro del soporte de las epifitas mejor representadas en el estrato superior del bosque de Surumoni. La ordenada representa el diámetro del soporte observado. Las especies se representan siguiendo la leyenda de la Figura 4.

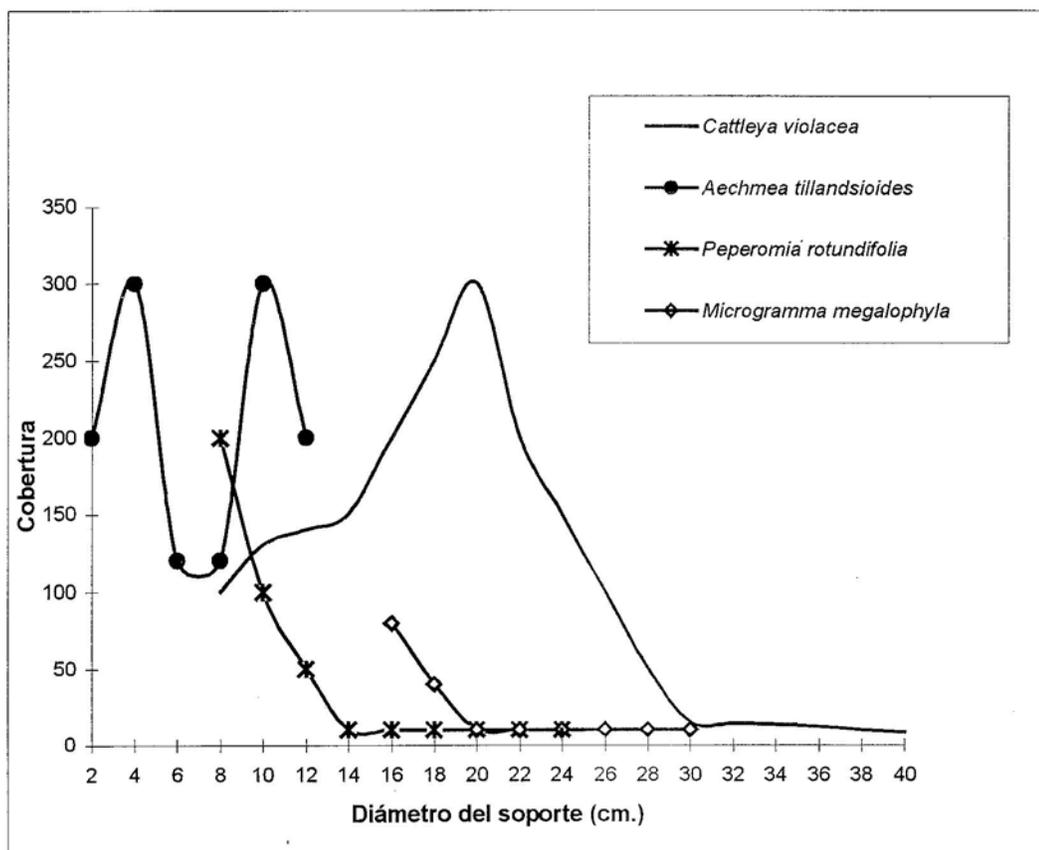


Figura 7. Patrones de cobertura de distintas especies epifitas con base al diámetro del soporte utilizado.

ocurren entre los 18 y 20 cm.; mientras que *Tillandsia paraensis* ocurre siempre en soportes menores a 6 cm. de diámetro y nunca en otros más gruesos. Esta relación ha sido encontrada también por Zimmerman y Olmsted (1992) en tintales de México.

A su vez, las dos orquídeas presentan promedios de diámetro del soporte muy similares, aunque el intervalo de *Pleurothallis fockei* (Pf) es más reducido en comparación con *Cattleya violacea*.

Dos especies, *Peperomia rotundifolia* (Pr) y *Microgramma megalophylla* (Mm) presentan distribuciones más restringidas, la primera centrada en soportes medio - finos, la otra, en soportes medio - gruesos.

Por último, la especie *Vittaria lineata* (Vl), presenta un intervalo muy restringido y en valores de diámetro de soportes grandes, como los característicos de las bifurcaciones de ramas primarias de los árboles; esta especie es restringida tanto en altura como en grosor del soporte; y presenta una distribución totalmente diferente a la otra especie de intervalo restringido (*Tillandsia paraensis*, en soportes finos y a gran altura).

A pesar de las tendencias generales de incremento en el número de especies epifitas con el aumento en el grosor del soporte, cada especie epiquita se comporta de manera particular frente a este parámetro; tal como se observa en la Figura 7.

Según Johanson (1974) modificado por Freiberg (1996), teóricamente podemos encontrar patrones crecientes, decrecientes, marginales, equitativo y al azar, los cuales representan las relaciones de la especie evaluada respecto a las variaciones del factor que puede determinar su disposición espacial.

Peperomia rotundifolia y *Microgramma megalophylla* muestran en general un patrón opuesto y se distribuyen en un gradiente decreciente (tipo A, según Johansson, 1975), por lo tanto parecen estar limitadas en su distribución por factores que decrecen a medida que aumenta el diámetro del soporte, como serían, la intensidad de la luz, velocidad del viento, y temperatura. Por lo tanto, estas especies al parecer necesitan de una buena cantidad de radiación solar para establecerse.

Especies como *Cattleya violacea*, presentan un patrón de distribución centrado (tipo B según Johansson, 1975) en cuanto al grosor de soporte utilizado. Este patrón parece surgir de la interacción entre los gradientes ambientales creciente y decreciente. En la base de las ramas (mayor diámetro de soporte) el gradiente decreciente (de luz principalmente), y en la parte más externa de las ramas (menor diámetro de soporte) el gradiente creciente (déficit de saturación de agua), parece limitar la presencia de esta epiquita. Este patrón puede ser descrito como un delicado balance entre la necesidad de luz y la influencia de la evapotranspiración (Johansson, 1975).

Por el contrario, la especie *Aechmea tillandsioides*, dentro de su estrecho intervalo de diámetro de soporte, presenta un patrón de distribución bimodal, marginal (tipo E, según Freiberg, 1996), lo cual ha sido considerado característico de especies especialistas bajo condiciones ambientales extremas; en este caso dichas condiciones no serían tan extremas, pues el intervalo de diámetro de soporte es restringido, pero si son contrastantes en cuanto a la altura a la cual se ubican dichos soportes.

El resto de las especies estudiadas, seis en total, no presentan aparentemente ningún tipo de patrón limitado por gradientes ambientales crecientes y decrecientes.

Angulo del soporte. Aparentemente no se puede observar una relación general entre el ángulo del soporte y la cobertura como una medida de abundancia de las especies epifitas presentes; a medida que aumenta el ángulo de inclinación del soporte, puede disminuir la abundancia de especies epifitas, mientras que en otras se mantienen o aumentan su abundancia. Esta relación tampoco se observó claramente en los forofitos estudiados por Freiberg (1996).

Olivares (1986) y Brown (1990), encuentran que soportes más verticales tienen menor incidencia de especies epifitas, ya que no son propicios para el anclaje de los propágulos, y las plántulas en crecimiento se pueden caer con mayor facilidad.

A nivel específico, *Cattleya violacea* y *Aechmea tillandsioides* (Figura 8), presentan el mismo comportamiento, pues muestran un patrón decreciente en abundancia (cobertura) a medida que aumenta la verticalidad del soporte (tipo A, según Johansson, 1975).

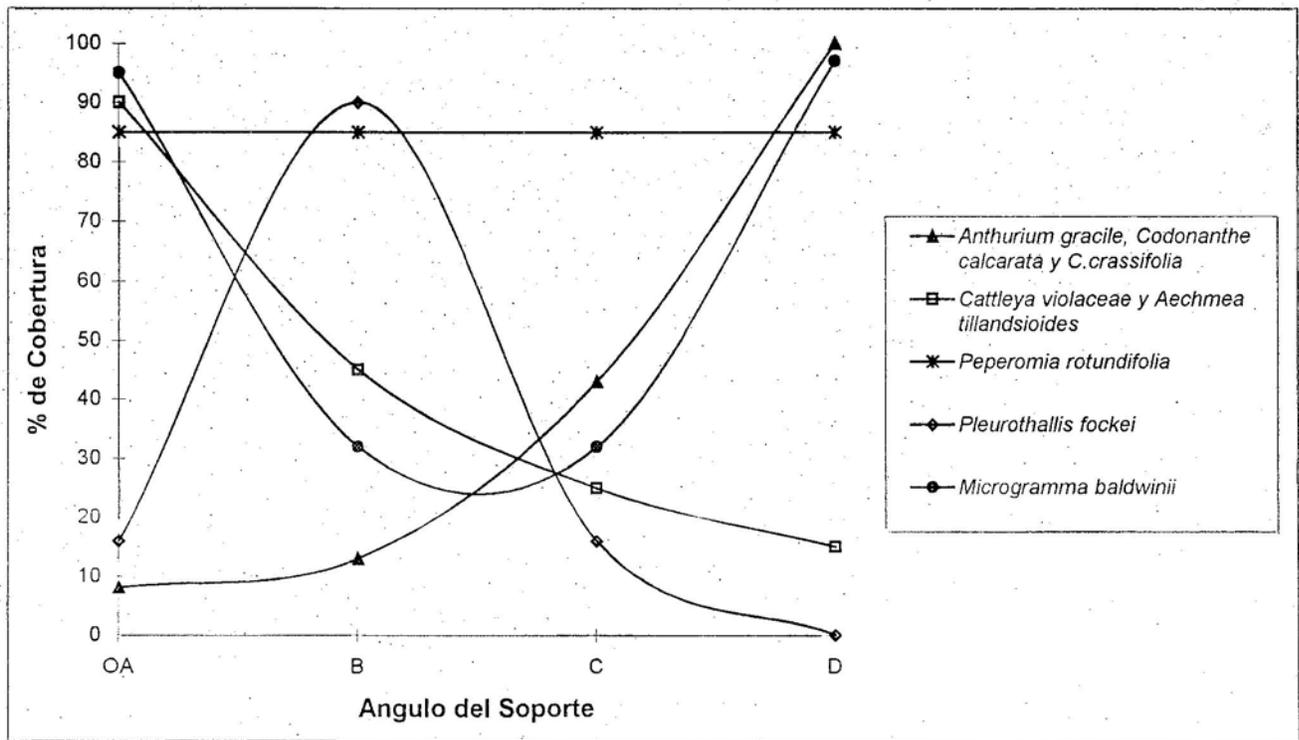


Figura 8. Patrones de distribución de la cobertura de ocho especies epifitas con base a la inclinación del soporte utilizado. Clases: OA (0-30°), B (30-60°), C (60-90°), D (90°).

De hecho, esta mayor abundancia en soportes horizontales se ve correlacionada con la necesidad de bifurcaciones (horquetas) en los mismos que faciliten el anclaje de los propágulos; son estas dos especies las que presentan mayor frecuencia (y cobertura) cuando el soporte es una horqueta.

Un tipo de distribución contraria, en gradiente creciente (tipo C según Johansson, 1975) se presenta en una especie con alta capacidad trepadora, *Codonanthe crassifolia*; al parecer el hábito de esta especie promueve la ocupación de soportes más verticales. Este tipo de distribución también lo presentan *Anthurium gracile* y *Codonanthe calcarata*, ya que la estructura de nido aparentemente previene el desprendimiento de las plántulas y propágulos anclados en soportes verticales (Figura 8.)

La distribución marginal (tipo E, según Freiberg, 1996), como la presentada por la especie *Microgramma baldwinii*, no es común con relación al ángulo del soporte, pero el hábito trepador de esta especie, le permite ocupar tanto soportes horizontales como verticales en igual proporción.

Además, las especies en soportes verticales (*Anthurium gracile*, *Codonanthe calcarata* y *Codonanthe crassifolia*) muy pocas veces utilizan las horquetas de las ramas; las dos primeras por favorecerse su anclaje en nidos de hormigas, y la última por su hábito trepador (Figura 9).

Un balance entre la frecuencia de caída de las plántulas y propágulos, y la ocupación de soportes horizontales similares en *Cattleya violacea*; podrían dar como resultado el tipo de distribución centrada (tipo B según Johansson, 1975) de *Pleurothallis fockei*, en soportes no tan horizontales (en donde *Cattleya violacea* tiene una alta probabilidad de ocupación) ni tan verticales (en donde el anclaje para sus propágulos es más difícil).

Peperomia rotundifolia, presenta un patrón de distribución equitativo (tipo F según Johansson, 1975) con relación al ángulo del soporte, sugiriendo un amplio intervalo de tolerancia a los factores impuestos tanto por el soporte vertical (caída de propágulos) como por el horizontal (mayor competencia con plántulas de otras especies ya establecidas).

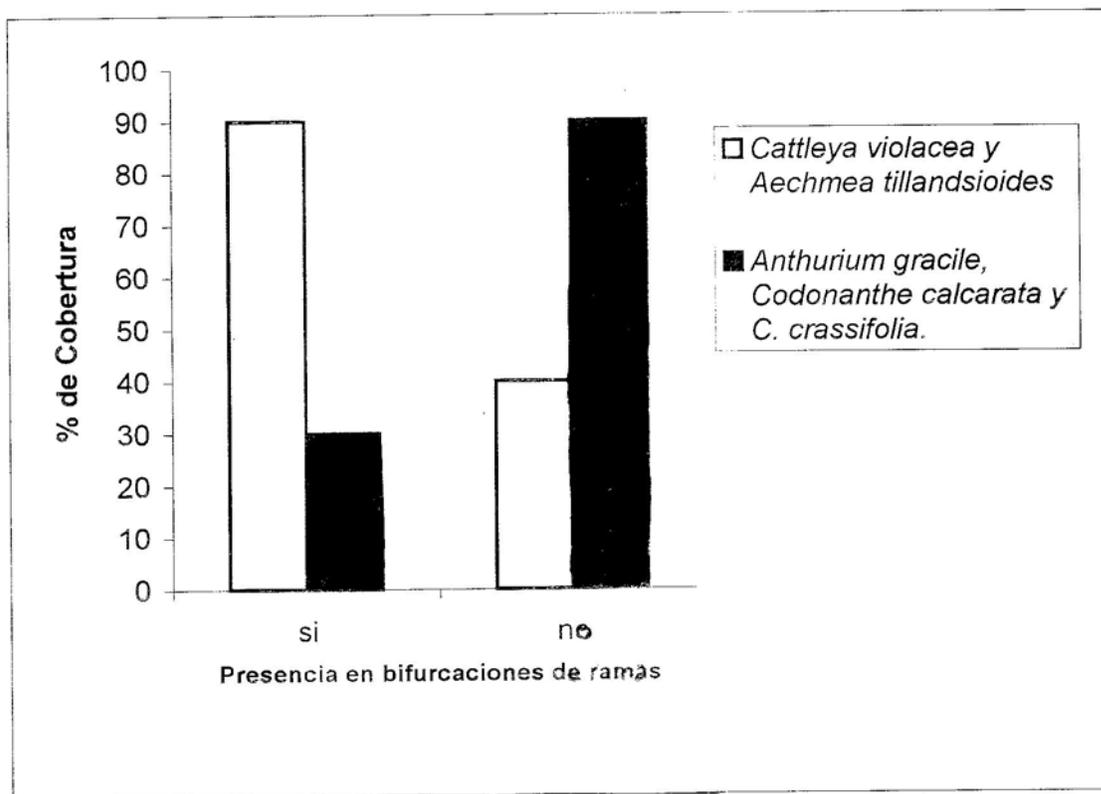


Figura 9. Distribución de distintas especies epifitas sobre bifurcaciones de las ramas de los forofitos del estrato superior del bosque de

Con relación al ángulo del soporte solamente se encontraron dos especies que al parecer no tienen relación con este factor (*Peperomia rotundifolia*, tipo F; y *Tillandsia paraensis*, tipo X, según Freiberg, 1996, distribución al azar); por lo tanto, este parámetro parece influir de manera significativa, sobre todo, en las primeras etapas del establecimiento (de propágulos y plántulas).

Posición en la rama. Las posiciones que puede ocupar una epífita en una rama son básicamente tres: arriba, de lado, o debajo de la misma. En la Figura 10. se observa que el número de especies epifitas disminuye si consideramos su posición en la rama desde la parte superior de la rama hacia la inferior. Este patrón está relacionado con un aumento en la frecuencia de caída de propágulos y plántulas (Benzing, 1995).

Dicho patrón se repite en forma similar en cuanto a la abundancia de individuos por especie epífita en cada posición, indicando una diferencia importante en la utilización de portadores por diferentes epifitas (Zimmermann y Olmsted, 1992).

Sin embargo, es de hacer notar que la especie *Tillandsia paraensis* presenta un patrón totalmente contrario al generalizado; pues todos sus individuos se ubicaron en posición abajo - de lado del soporte; debido quizás a que la estrategia atmosférica no implica una determinada orientación en la rama (como sucede en el caso de la estrategia tanque de *Aechmea tillandsioides*).

Sección del portador. La acción simultánea de la especificidad de grupos de epifitas por un portador y por la altura y diámetro del soporte del mismo (Brown, 1990) no pudo ser determinada, pero la unión de estas dos características en un parámetro que englobe otros factores, como el microclima, da como resultado la división del forofito en las secciones propuestas por Johansson, 1974). Se ha encontrado alta correlación entre el grosor del soporte (Ingram et al, 1996) y la sección del forofito, así como para la altura (Johansson, 1974) y el ambiente microclimático (Parker et al, 1992).

El dendrograma de la Figura 11, se construyó considerando los registros de frecuencia y abundan-

cia de especies epifitas por sección. En esta figura se observa que existen dos grupos principales de especies epifitas, bien disímiles entre sí.

El primero constituido por *Aechmea tillandsioides*, *Codonanthe crassifolia*, *Microgramma baldwinii* y *Anthurium gracile*, cuyos intervalos de distribución incluyen todas las secciones de la copa del forofito, desde las zonas más expuestas (sección V), pasando por las intermedias (sección IV), hasta las más protegidas (sección III); presentando por lo tanto una amplia tolerancia a condiciones microclimáticas distintas. El segundo grupo está conformado por seis especies, más restringidas a una sección en particular.

Dentro del segundo grupo se pueden obtener básicamente dos subgrupos, el primero de ellos conformado por *Pleurothallis* sp. 1, *Vittaria lineata* y *Microgramma megalophylla*, restringidas en gran medida a la sección III del forofito, aunque la última difiere un poco dentro del grupo, pues su intervalo de distribución se amplía hasta la sección IV, aunque en dicha sección se presenta en menor abundancia. El otro subgrupo, está compuesto por *Tillandsia paraensis*, *Peperomia rotundifolia*, y

Cattleya violacea, estando restringidas a la sección IV; esta restricción es total en el caso de la primera, sin embargo, las dos últimas especies difieren dentro del grupo pues también pueden ampliar su distribución hasta la sección III, aunque en menor proporción.

Es de hacer notar que no se encontró especificidad de ninguna epiquita por la sección V de la copa del forofito, tal vez debido a que las condiciones microclimáticas extremas de esa sección impiden en gran medida la colonización por parte de epifitas.

Del total de 10 especies epifitas representadas, más del 50% (6 especies) muestran especificidad por alguna sección del portador. Se pueden separar grupos representativos de especies epifitas por sección, dichas especies presentan características morfológicas, ecológicas y funcionales (tipo de estrategia de captación de nutrientes, metabolismo fotosintético, síndrome de polinización y dispersión, características anatómicas, entre otras) que las limitan en su intervalo de distribución a determinadas secciones, caracterizadas por un complejo de factores microclimáticos y del soporte utilizado (Johansson, 1974, Benzing, 1990, 1995).

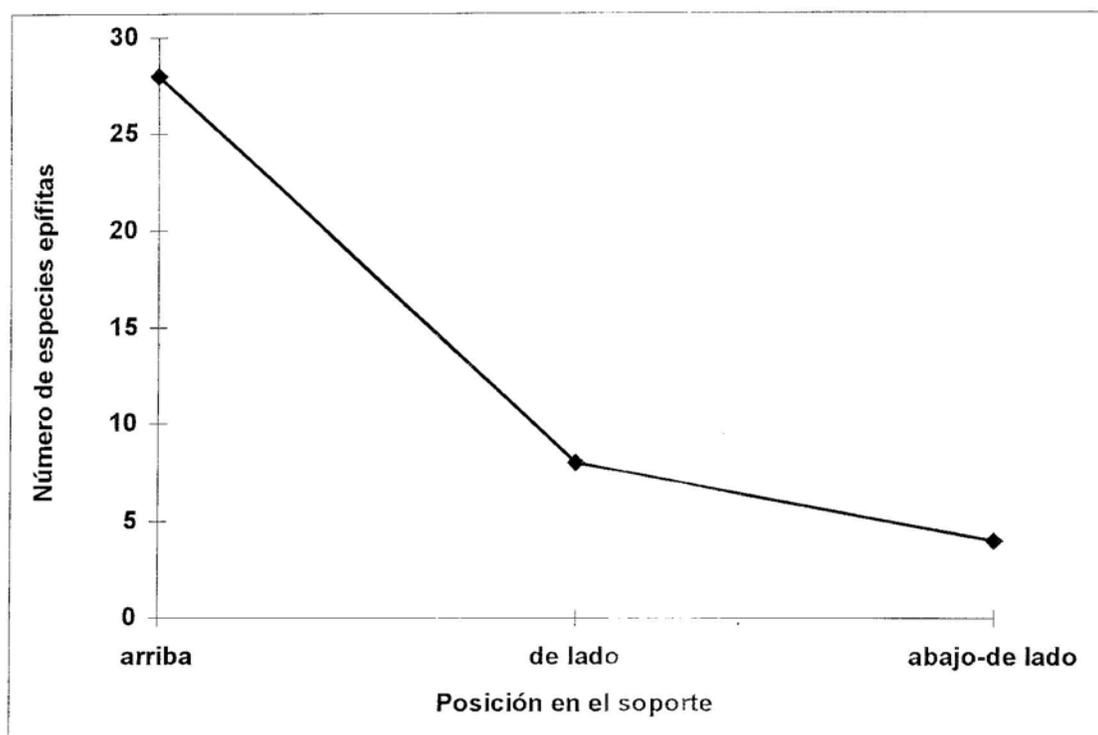


Figura 10. Riqueza de especies epifitas, sobre la base de la posición ocupada en las ramas, sobre los portadores del estrato superior del bosque de Surumoni.

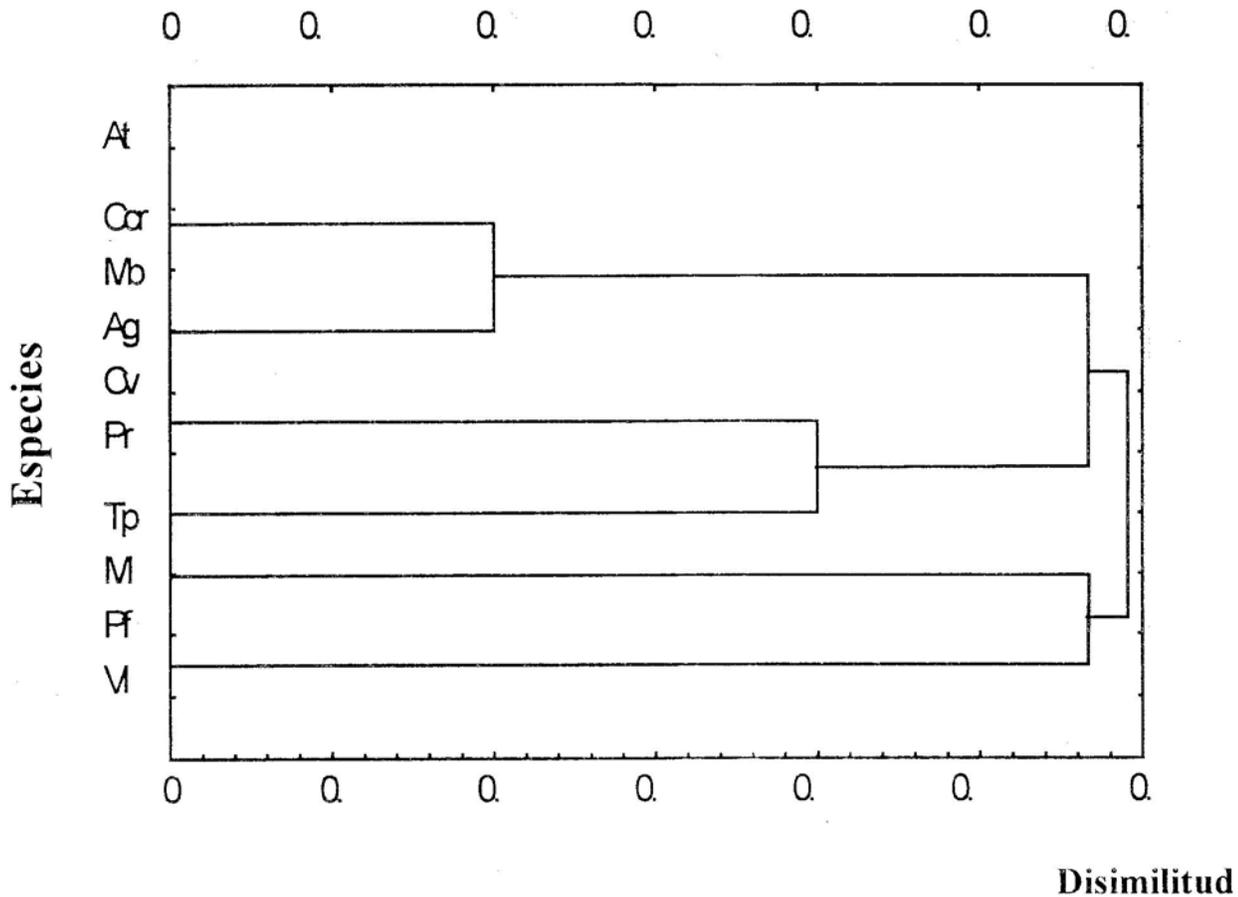


Figura 11. Análisis de agrupamiento de especies epifitas por sección del portador ocupada. Índice de Similitud = Distancia Euclídea. Las especies epifitas se nombran como en las figuras anteriores (Figura 4).

CONCLUSIONES

La mayoría de portadores presentan en las secciones intermedias de altura, la mayor abundancia de individuos y de especies de plantas epifitas vasculares.

Las distintas especies epifitas ocupan intervalos de distribución vertical diferentes dependiendo de la característica arquitectónica evaluada, pero en general se presentan dos tipos de intervalos: amplio y restringido. Dichos intervalos de ocupación se corresponden con el conjunto de características morfológicas, ecológicas y funcionales de cada especie.

Se observaron patrones de incremento en la cobertura de especies epifitas con respecto al diámetro del soporte; y de disminución con respecto a la verticalidad del mismo, y con respecto a la posición

en la rama (desde arriba hacia abajo). Así como máximos en la abundancia de individuos de especies epifitas en alturas y secciones medias del forofito.

Las epifitas se pueden dividir en dos grupos según el intervalo de distribución por diámetros de soportes. El primero conformado por especies con un amplio intervalo de utilización de diferentes diámetros de soporte; y el segundo con un intervalo más restringido.

A pesar de las tendencias generales de incremento en la abundancia de individuos de especies epifitas con el aumento en el grosor del soporte, cada especie epifita se comporta de manera particular.

La cobertura de especies epifitas sobre los soportes presenta relaciones particulares con el ángulo

lo de inclinación del mismo, dependiendo de cada una de las especies de plantas epifitas.

La abundancia de especies epifitas disminuye considerablemente desde la parte superior de la rama hacia la inferior. Este patrón está relacionado con un aumento en la frecuencia de caída de propágulos y plántulas.

Existen dos grupos principales de especies epifitas, bien disímiles entre sí. El primero con intervalos de distribución que incluyen todas las secciones de la copa del forofito, desde las zonas más expuestas (sección V), pasando por las inter-

medias (sección IV), hasta las más protegidas (sección III); presentando por lo tanto una amplia tolerancia a condiciones microclimáticas distintas. El segundo grupo está conformado por seis especies, más restringidas a una sección en particular.

AGRADECIMIENTOS.

Este trabajo fue realizado gracias al financiamiento del CONICIT, S1-96000544. Deseo agradecer a la participación de los estudiantes de Pre-grado en el área de Ecología de Comunidades de la Escuela de Biología, U.C.V.

LITERATURA CITADA

- BENZING, D.H.
1990. *Vascular epiphytes. General biology and related biota*. Cambridge University Press, New York. 354 pp.
- BENZING, D.H.
1995. The physical mosaic and plant variety in forest canopies. *Selbyana*, 16(2):159-168.
- BOGH, A.
1992. Composition and distribution of the vascular epiphyte flora of an Ecuadorian montane rain forest. *Selbyana*, 13: 25 - 34.
- BROWN, A.D.
1990. El epifitismo en las selvas montanas del Parque Nacional "El Rey", Argentina: Composición florística y patrón de distribución. *Revista de Biología Tropical*, 38(2A):155-166.
- CATLING, P.M. Y L.P. LEFKOVITCH
1989. Associations of vascular epiphytes in a Guatemalan cloud forest. *Biotrópica*, 21: 35 - 40.
- DAVIDSON, D.W. Y W.W. EPSTEIN
1989. Epiphytic associations with ants. Pp:200-233. En: Luttge, U. (ed.). *Vascular plants as epiphytes. Evolution and ecophysiology*. Springer-Verlag, Berlin.
- ERWIN, T. L.
1988. The tropical forest canopy. The heart of biotic diversity. Pp: 123-129. En: Wilson, E. O. (ed.). *Biodiversity*. National Academic Press. Washington, D.C.
- FREIBERG, M.
1996. Spatial distribution of vascular epiphytes on three emergent canopy trees in French Guiana. *Biotrópica*, 28(3):345-355.
- GOH, C. J. Y M. KLUGE
1989. Gas exchange and water relations in epiphytic orchids. Pp: 139 - 166. En: Luttge, U. (ed.). *Vascular plants as epiphytes. Evolution and ecophysiology*. Springer-Verlag, Berlin.
- GOTTSBERGER, G. Y W. MORAWETZ
1993. Development and distribution of the epiphytic flora in an Amazonian Savanna in Brazil. *Flora*, 188:145-151.
- HERNANDEZ-ROSAS, J.I.
1998. Diversidad y Estructura de las comunidades de epifitas del bosque siempre-verde tropical. Informe Final al CONICIT. 90p.
1999. Diversidad de grupos funcionales de plantas del dosel de un bosque húmedo tropical del Alto Orinoco, Edo. Amazonas, Venezuela. *Ecotrópicos*, 12(1): 33-46.
- HUBER, O. (ED.)
1986. *La selva nublada de Rancho Grande. Parque Nacional "Henri Pittier"*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. Caracas, 288 pp.
- INGRAM, S.W., K. FERRELL-INGRAM Y N.M. NADKARNI
1996. Floristic composition of vascular epiphytes in a neotropical cloud forest, Monteverde, Costa Rica. *Selbyana*. 17:88-103.
- JOHANSSON, D.R.
1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeogr. Suecica*, 59:1-136.
1975. Ecology of epiphytic orchids in West African rain forest. *Am. Orchid. Soc. Bull.*, 44:125-136.
1978. A method to register the distribution of epiphytes on the host tree. *Am. Orchid. Soc. Bull.*, 47:901-904.

KELLY, D.I.

1985. Epiphytes and climbers of a Jamaican rain forest: vertical distribution, life forms and life histories. *J. Biogeogr.*, 12:233-241.

KLEINFELDT, S. E.

1978. Ant-gardens: the interaction of *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae) and *Crematogaster longispina* (Formicidae). *Ecology*, 59(3): 449 - 456.

MADISON, M.

1977. Vascular epiphytes. Their systematics, occurrence and salient features. *Selbyana*, 5: 209-213.

MARQUEZ, M. Y J.I. HERNANDEZ-ROSAS

1995. Métodos de muestreo fisionómico y florístico en comunidades de epifitas vasculares superiores. XII Congreso Venezolana de Botánica. Ciudad Bolívar.

MEDINA, E.

1986. Forest, savannas and montane tropical environments. Pp 140- 168. En: Barker, N.R: y Long, S.P. (ed), *Photosynthesis in contrasting environments*. Elsevier Scientific Publishing Company, New York.

1990. Eco-fisiología y evolución de las Bromeliaceae. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias*. Córdoba 59:71-100.

OLIVARES, M.E.

1986. Composición florística y distribución de epifitas en un árbol del estrato superior *Schoenobiblos daphnoides* Mart. E.T. Succ. Thymelaeaceae en Paso Portachuelo, Parque Nacional Henri Pittier. Tesis de Grado. Escuela de Biología. U.C.V. Caracas. 195 p.

PARKER, G.G., A.P. SMITH Y K.P. HOGAN

1992. Access to the upper forest canopy with a large tower crane. *Bioscience*, 42:664-670.

RICHARDS, P.W.

1996. *The tropical rain forest, an ecological study*. Cambridge University Press. New York. 575 pp.

SANFORD, W.W.

1968. Distribution of epiphytic orchids in semi-deciduous tropical forest in Southern Nigeria. *J. Ecol.*, 56:697-705.

SMITH, J. A. C.

1989. Epiphytic bromeliads. Pp: 109 - 138. En: Luttge, U. (ed.). *Vascular plants as epiphytes. Evolution and ecophysiology*. Springer-Verlag. Berlin.

SUGDEN, A. Y R. ROBINS

1979. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian cloud forest. I. The distribution of the epiphytic flora. *Biotrópica*. 11(3):173-188.

YEATON, R. Y D. GLADSTONE

1982. The pattern of colonization of epiphytes on Clabash trees (*Crescentia alata* H.B.K.) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Biotrópica*, 14(2):137-140.

ZIMMERMANN, J.K. Y I.C. OLMSTED

1992. Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (Tintal) in Mexico. *Biotrópica*, 24(3):402-407.