

## SÍNDROMES DE DISPERSIÓN DE DIÁSPORAS DE UNA COMUNIDAD ARBUSTIVA DE LA GUAYANA VENEZOLANA.

DISPERSAL SYNDROMES OF DIASPORES IN A SHRUBLAND COMMUNITY OF THE  
VENEZUELAN GUAYANA.

*Maris López y Nelson Ramírez*

*Instituto de Biología Experimental, Centro de Botánica Tropical, Universidad Central de  
Venezuela, Aptdo. 20513, Caracas, Venezuela. Fax : 58-2-7535897.*

*E-mail: mjlopez@strix.ciens.ucv.ve*

### RESUMEN

Los síndromes de dispersión de 89 especies de plantas de una comunidad arbustiva de la Guayana Venezolana fueron analizados de acuerdo con los atributos morfológicos y forma de vida de las plantas. El arbustal se caracteriza por presentar una alta proporción de especies con frutos y semillas de bajo peso y tamaño, y cuya relación largo/ancho de frutos y semillas está en el rango de 1-5. El 42% de las especies tiene de 1-10 semillas por fruto. El peso y tamaño de las semillas y de las diásporas difieren significativamente de acuerdo a la forma de vida. En contraste, los frutos exhiben un largo y peso similar para los tres hábitos. En el arbustal hay una relación significativa entre las formas de vida y los síndromes de dispersión. La ornitocoria es más frecuente en árboles y arbustos, y menor en hierbas, y la anemocoria es menor en árboles y mayor en hierbas. A nivel comunitario existe un alto porcentaje de plantas con mecanismo de diseminación anemocórico (49,5%) y ornitocórico (33,3%). La variación temporal de los síndromes de dispersión mostró que, durante los tres periodos de observación, la anemocoria y ornitocoria fueron los síndromes más frecuentes mientras que la mirmecocoria y mamalocoria fueron los menos frecuentes.

**Palabras clave:** Diásporas, síndromes de dispersión, forma de vida, arbustal, semillas, frutos, Guayana venezolana.

### ABSTRACT

Dispersal syndromes of 89 plant species were characterized according to morphological attributes and plant life form in a shrubland of the Venezuelan Guayana. There was a large proportion of species with low weight of seed and fruit, and the length/width ratio ranged from 1 to 5. 42% of the species had from 1 to 10 seeds/fruit. Weight and size of the diaspores were significantly different depending on life form, but fruit weight and size did not differ significantly among life forms. There is a significant relation between life form and dispersal syndromes: ornithochory was more frequent in trees and shrubs and less frequent in herbs; anemochory was more frequent in herbs, and less frequent in trees. Anemochory (49,5%) and ornithochory (33,3%) were the most frequent dispersal syndromes at the community level. Temporal variation of dispersal syndromes, during the three observation periods, showed that anemochory and ornithochory were the most frequent ones, and myrmecochory and mamalochory were the less frequent ones.

**Key Words:** Diaspores, dispersal syndromes, life forms, shrublands, seeds, fruits, Venezuelan Guayana.

## INTRODUCCIÓN

De acuerdo a Dansereau y Lems (1957), la clasificación de las diásporas puede ser valorada en cada uno de los siguientes niveles u organizaciones: 1) Comparación de "Sinusia" para mostrar cualquier correlación entre forma de vida y tipo de diáspora. 2) Comparación de las variantes geográficas de una asociación para descubrir el efecto florístico. 3) Comparación de comunidades que pertenecen a diferentes secuencias sucesionales y 4) Comparación de comunidades con apariencia florística diferente pero con fisionomía similar.

Actualmente se conoce que la complejidad y estructura de la vegetación ejerce una influencia determinada en los tamaños de las diásporas y los mecanismos de dispersión. Los mecanismos de diseminación de árboles en bosques lluviosos ocurren principalmente a través de semillas pesadas, transportadas generalmente por aves y mamíferos (Prance 1978, Foster y Janson 1985, Rockwood 1985, Foster 1986). Aparentemente los incrementos en la fertilidad del suelo en los Cerrados de Brazil promueven una vegetación más densa, y, como consecuencia, altos porcentajes de zoocoria y bajos porcentajes de anemocoria (Gottsberger y Silberbauer-Gottsberger 1983). Las plantas dispersadas por el viento son relativamente comunes en número y proporción en hábitats secos (Howe y Smallwood 1982). En el caso de vegetación con estacionalidad marcada, los mecanismos de dispersión parecen estar influenciados según la estratificación de la vegetación; así, la anemocoria aumenta hacia los estratos superiores, conjuntamente con un aumento de zoocoria hacia el estrato inferior del bosque (Wikander 1984).

En el caso de la Caatinga Amazónica, en sitios pequeños y/o aislados en forma de islas ecológicas, parece haberse seleccionado especies de plantas con mecanismos de dispersión a grandes distancias (Anderson 1981). Macedo y Prance (1977) encontraron que el 75% de las especies en una

Caatinga de la Amazonía Central tienen un elevado potencial para la dispersión a grandes distancias, incluyendo especies dispersadas por aves frugívoras. Los arbustales siempreverdes desarrollados sobre suelos arenosos de la Alta Guayana venezolana se caracterizan por ser comunidades insulares de bajo porte. La condición de islas ecológicas puede considerarse como uno de los principales parámetros involucrados en la selección de las especies de plantas y sus mecanismos de dispersión. En este contexto, la caracterización comunitaria de los síndromes de dispersión permite inferir las propiedades particulares a través de las cuales ocurre el flujo de semillas entre comunidades similares, así como su mantenimiento en el tiempo. Un estudio previo realizado por López y Ramirez (1989), ha permitido definir la caracterización morfológica de frutos y semillas, y su relación con los síndromes de dispersión en una comunidad arbustiva de la Guayana venezolana. Además, este trabajo complementa la información reportada por López y Ramirez (1989), en cuanto presenta 36 especies adicionales.

## ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio fue realizado en el Parque Nacional Canaima, sector Gran Sabana, ubicado al Sureste del estado Bolívar, Venezuela. El área de estudio seleccionada está situada aproximadamente a 50 Km al oeste del Fuerte Luepa (5° 35' N; 61° 43' O), entre Kavanayen y el campamento del Río Parupa, a una altitud de 1350 m. s.n.m. Localmente es llamada en lengua Pemón como "Guamupe" (Loma de Guamu), y "El Jardín" nombre que alude a la abundancia de flores durante todo el año.

En el área seleccionada, el sustrato edáfico superficial está formado por arenas blancas que se tornan grises en algunos sitios por la materia orgánica en descomposición. A poca profundidad del suelo arenoso destaca un entramado de raíces, de tamaños variables y sueltas entre sí, entre las

cuales crecen arbustos y hierbas (Ramírez *et al.* 1988). Los datos climatológicos recopilados durante 26 años en la estación meteorológica de Kavanayen (situado a unos 15 Km al Oeste del área de estudio), han permitido establecer las características climáticas del área (Ramírez *et al.* 1988). La temperatura media mensual presenta poca variabilidad a lo largo del año (máxima 21.4 °C y mínima 19,9 °C). La precipitación anual varía desde 1815 mm en años más secos hasta 3400 mm en años más húmedos, con una media de 2428 mm. El clima puede ser definido como húmedo con un período seco de tres meses (enero, febrero, marzo) en donde la precipitación es menor de 100 mm mensuales (Ramírez *et al.* 1988). Junio-julio son los meses con mayor precipitación. Los registros de menor velocidad del viento corresponden al período húmedo, por el contrario las mayores velocidades concuerdan con el período de menor precipitación (Ramírez *et al.* 1988).

El área de estudio ocupa una extensión de aproximadamente 10 hectáreas con una ligera pendiente de aproximadamente 15 grados. Los períodos de floración y fructificación son prolongados en la mayoría de las especies (Ramírez *et al.* 1988). La vegetación es achaparrada, entre 1,5 m de alto, y sólo pocas especies destacan por alcanzar hasta 6 m (*Euphronia guianensis* y *Clusia grandiflora*). Esta vegetación predominantemente arbustiva se integra en las partes más bajas con herbazales dominados por *Heliophora heterodoxa* y *Stegolepis angustata* o por un notorio esparcimiento de arbustos rodeados por Gramineae y Cyperaceae (Ramírez *et al.* 1988).

Las características florísticas, estructurales y fenológicas del arbustal estudiadas detalladamente por Ramírez *et al.* 1988 han permitido definirlo como un arbustal siempreverde, desarrollado sobre suelos arenosos y con un régimen hídrico abundante durante casi todo el año. Según Huber (1986) corresponde con un arbustal mesotérmico del tipo "lentes", porque aparecen como islas sobre sustratos

de arenas blancas. (Los períodos de floración y fructificación son generalmente prolongadas en la mayoría de las especies Ramírez *et al.* 1988). Mayores detalles sobre este tipo de comunidad (edáficos, climáticos, estructura y diversidad de la vegetación) pueden ser consultados en Ramírez *et al.* (1988), Huber (1986), Schubert (1984) y Barreto (1984).

## MÉTODOS

En un total de 89 especies de plantas, caracterizamos los diferentes tipos de diásporas, dependiendo de los atributos morfológicos, de dehiscencia de frutos, y variantes morfológicas de semillas. Los síndromes de dispersión fueron asignados de acuerdo a los criterios utilizados por Dansereau y Lems (1957) y van der Pijl (1972). En algunos casos fue posible designar los mecanismos de dispersión en base a los reportes previos referentes a los mismos géneros y especies (López y Ramírez 1989).

El número de semillas por fruto fue determinado en un total de 100 frutos para cada una de las especies. Los frutos y semillas fueron colectados en tres períodos del año: febrero-marzo, junio-julio y septiembre-octubre (ver anexo I).

Determinamos las dimensiones (largo y ancho) de 20 frutos y 20 semillas por especie utilizando un vernier o micrómetro de acuerdo al caso; además estimamos el peso seco (temperatura 60 °C por varias semanas) de 40 frutos y 40 semillas de cada especie en estudio utilizando para ello una balanza analítica. En base a estos resultados determinamos la relación pericarpo/semilla (relación entre el peso promedio del fruto y el peso promedio de sus semillas por el número promedio de semillas por fruto).

La proporción de especies estudiadas referente al hábito de las plantas fue similar a la encontrada para diversidad de 91 especies reportadas a nivel comunitario en el arbustal (Ramírez *et al.* 1988).

## SÍNDROMES DE DISPERSIÓN EN LA GUAYANA VENEZOLANA

**Tabla 1.** Resultado del contenido estomacal para tres especies de pájaros capturados en el arbustal del Parque Nacional Canaima, estado Bolívar, Venezuela.

ORDEN	FAMILIA	ESPECIE	Número de estómagos examinados	Especies de plantas	Número de semillas e insectos
PASSERIFORMES	EMBERIZIDAE	<i>Zonotrichia capensis roraimae</i>	2	<i>Phyllanthus majus</i> <i>Myrcia albido-tomentosa</i> <i>Clidemia capitata</i> <i>Tococa guianensis</i> <i>Lagenocarpus rigidus</i> Semillas no identificadas Semillas de gramínea no identificadas	( 1 ) ( 4 ) ( 62 ) ( 46 ) ( 1 ) ( 14 ) ( 3 )
		<i>Tangara cayana cayana</i>	2	<i>Phyllanthus majus</i> Himenopteros : Avispas	( 3 ) ( 2 )
	TYRANNIDAE	<i>Elaenia ruficeps</i>	3*	<i>Phyllanthus majus</i> <i>Tococa nitens</i> <i>Tococa nitens</i> <i>Ilex subrotundifolia</i> Himenopteros: Avispas Dipteros: Moscas	( 1 ) ( 1 ) ( 1 ) ( 3 ) ( 2 ) ( 1 )

\* = Uno (1) de los estómagos estaba vacío

La asignación de familia corresponde a Lentino (1997)

Los sufrutices con tendencia herbácea fueron considerados hierbas, mientras que aquellos con sus tallos más lignificados y leñosos fueron considerados como arbustos.

Adicionalmente capturamos aves para conocer el nivel de ingestión de frutos y semillas del arbustal. A las aves capturadas se les extrajo el estómago que luego se preservó en alcohol al 70%. Posteriormente en el laboratorio identificamos y cuantificamos el número de semillas o frutos consumidos por especie de ave. Las muestras de las aves fueron preparadas adecuadamente para su identificación, las cuales reposan en el Museo de Aves del Parque Nacional Henri Pittier, estado Aragua, Venezuela.

La frecuencia de especies pertenecientes a los distintos caracteres cualitativos analizados fue establecida a través de la prueba de la mediana (X<sub>2</sub>). La comparación de más de dos medias fue realizada

a través de un análisis de varianza paramétrico; se utilizó Anova no paramétrico (Sokal y Rohlf 1969), cuando no se encontró homogeneidad de varianza para los datos comparados utilizando el test de Bartlett. La distribución de frecuencia de los síndromes de dispersión en relación con la forma de vida de las plantas y a los tres períodos fue realizada a través de la prueba de Kolmogorov-Smirnov.

## RESULTADOS

### Pesos de frutos y semillas

El 46% de las especies presentan un peso promedio de semillas entre 0,0001 - 0,001 g, un 29% tienen semillas con pesos que oscilan entre 0,001 - 0,020 g. A mayor intervalo de peso, disminuye el porcentaje de especies; es decir, que existen pocas

especies cuyas semillas alcanzan un peso superior a 0,095 - 0,200 g. Entre los frutos hay un 55% con peso comprendido entre 0,01-0,20 g, 23% de las especies tienen frutos con pesos entre 0,001- 0,01 g, y sólo pocas especies tienen pesos de frutos mayores de 0,95-2,20 g.

### Número de semillas por fruto

El número de semillas por fruto es variable para las plantas del arbustal. El 42% de las especies tienen de 1-10 semillas por fruto, 39% exhiben frutos con un número de semillas entre 11 - 150, 9% presentan entre 151-300 semillas por fruto, 5% exhiben frutos que tienen entre 301-630 semillas (Ericaceae, Gentianaceae y Melastomataceae), mientras que el 5% restante tienen frutos con un mayor número de semillas que varía entre 1630 - 593048 semillas por fruto (Orchidaceae).

### Análisis del contenido estomacal

El análisis del contenido estomacal realizado en diferentes especies de pájaros capturados en el arbustal se muestra en la Tabla 1. Los estómagos

de *Zonotrichia capensis roraimae* (Fringillidae), contenían semillas claramente identificables de cinco especies de plantas, así como semillas de una gramínea no identificada. Además se encontraron restos de material no identificado como pericarpio de algunos frutos muy deteriorados e insectos (Tabla 1). Estos resultados corroboran que estas plantas tienen mecanismo de dispersión ornitócorico. En *Elaenia ruficeps* (Tyrannidae) se encontraron semillas de tres especies de plantas e insectos. Estos resultados destacan que las aves examinadas son generalistas en su alimentación, y que las semillas de las especies encontradas podrían ser dispersadas por estas aves.

### Hábito y morfología de fruto y semilla

En cuanto al peso promedio de las semillas en relación al hábito de las plantas, se encontró que las semillas de los árboles tienen mayor peso. El peso promedio de las semillas decrece progresivamente desde árboles hasta hierbas (Tabla 2), encontrándose diferencias estadísticamente significativas (Tabla 3). Además el peso promedio de los frutos es similar para los diferentes hábitos

**Tabla 2.** Valores promedio del peso (g), tamaño (cm), relación largo/ancho y relación pericarpio/semilla del fruto y de la semilla de acuerdo al hábito de las plantas.

HÁBITO	Peso (g)		Longitud (cm)		Relación largo/ancho		Relación pericarpio/semilla
	Fruto	Semilla	Fruto	Semilla	Fruto	Semilla	X̄ (DS)
	X̄ (DS)	X̄ (DS)	X̄ (DS)	X̄ (DS)	X̄ (DS)	X̄ (DS)	
Árboles (N = 6)	0,144 (0,119)	0,0464 (0,0661)	1,08 (0,65)	0,64 (0,49)	1,44 ( 0,74)	2,24 (1,62)	2,65 (3,04)
Arbustos (N = 30)	0,149 (0,362)	0,0039 (0,0076)	1,55 (2,09)	0,36 (0,43)	4,32 (10,64)	2,73 (4,02)	6,92 (11,69)
Hierbas (N = 17)	0,158 (0,506)	0,0015 (0,0047)	1,64 (2,09)	0,20 (0,14)	4,40 (4,33)	3,34 (4,93)	1,53 (1,20)

## SÍNDROMES DE DISPERSIÓN EN LA GUAYANA VENEZOLANA

(desde  $14,4 \times 10^{-2}$  g en árboles a  $16 \times 10^{-2}$  g en hierbas), aunque muestran una diferencia estadísticamente significativa (Tabla 3).

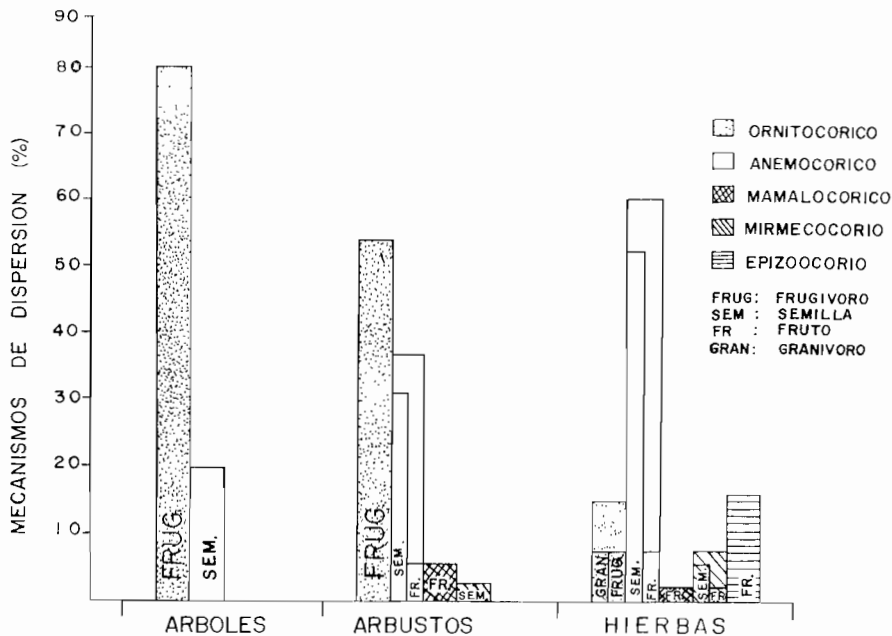
La relación pericarpo/semilla (P/S) en los diferentes hábitos, muestra que las hierbas y los árboles son los que presentan el menor valor de P/S (1,5 - 2,7) (Tabla 2). Estos valores indican que las hierbas y los árboles producen frutos secos y carnosos con gran inversión en la producción de semillas por fruto. En contraste, los arbustos tienen los valores promedio más altos (6,92), es decir, hay mayor inversión de energía por parte de la planta en la producción de tejidos carnosos en el fruto. Esto está frecuentemente asociado con dispersión biótica como en *Clusia pusilla* y *Myrcia albido-tomentosa* (Tabla 2). A pesar de las diferencias señaladas estas no fueron estadísticamente significativas (Tabla 3).

El largo promedio de los frutos y semillas en relación al hábito muestra que en las semillas es diferente para cada uno de los hábitos, siendo

mayor en árboles y menor en las hierbas (Tabla 2). En contraste, los frutos presentan un largo promedio similar para los tres hábitos. La relación largo/ancho (l/a) de los frutos y semillas es menor en árboles que en arbustos y hierbas (Tabla 2).

### Forma de vida y síndrome de dispersión.

La proporción de los diferentes síndromes de dispersión en relación a cada forma de vida muestra que los árboles presentan dos mecanismos de dispersión, siendo la ornitocoria por aves frugívoras el principal mecanismo encontrado (Figura 1), y en menor proporción la anemocoria. En los arbustos hay cuatro tipos diferentes de dispersión (ornitocoria, anemocoria, mamalocoria y mirmecocoria); la ornitocoria es el mecanismo más frecuente, sin embargo, no se encontraron diferencias en la distribución de frecuencias de los modos de dispersión con respecto a las formas de



**Figura 1.** Porcentaje de los distintos mecanismos de dispersión de acuerdo al hábito de las plantas para la comunidad arbustiva de la Gran Sabana, sestado Bolívar, Venezuela.

**Tabla 3.** Resultado de los análisis de varianza paramétrico (Anova) y no paramétrico (Kruskal- Wallis) de cinco características del fruto, de la semilla y de la diáspora relativo al hábito, sexualidad y síndrome de dispersión.

	Forma de vida (gl = 2)	Sexualidad (gl = 2)	Síndrome (gl = 5)
<b>Largo (cm)</b>			
Fruto	H = 0,64*	H = 1,92*	H = 13,80***
Semilla	H = 9,56****	F <sub>2,49</sub> = 0,36*	H = 5,52*
Diáspora	F <sub>2,54</sub> = 1,52*	H = 0,10*	H = 8,31*
<b>Peso (g)</b>			
Fruto	H = 9,15***	H = 2,47*	H = 4,37*
Semilla	H = 14,09*****	F <sub>2,49</sub> = 0,50*	H = 15,31****
Diáspora	H = 14,87*****	F <sub>2,54</sub> = 0,14*	H = 36,98*****
<b>Relación largo/ancho</b>			
Fruto	H = 11,10****	H = 1,98*	H = 31,84*****
Semilla	H = 2,16*	H = 2,51*	H = 7,74*
Diáspora	H = 4,41*	H = 0,94*	H = 12,39**
<b>Relación Pericarpo/semilla</b>			
Relación Pericarpo/semilla	H = 5,10*	H = 3,18*	H = 2,79*
<b>Número de semillas/fruto</b>			
Número de semillas/fruto	H = 3,10*	H = 7,16**	H = 6,87*

No significativo =\*

Significativo: \*\* = P &lt; 0,05, \*\*\* = P &lt; 0,02, \*\*\*\* = P &lt; 0,01, \*\*\*\*\* = P &lt; 0,001

vida arbórea y arbustiva ( $D_{\text{máx}} = 0,26$ ,  $X^2 = 1,18 < X^2_{2, 0,05} = 5,99$ ). Las hierbas presentan cinco mecanismos de diseminación, siendo la anemocoria el que se encuentra en mayor proporción, asociado a frutos secos y dehiscentes, con semillas anemocoras (Figura 1). Le sigue en importancia la ornitocoria por aves frugívoras, mientras que la epizocoria, la ornitocoria por aves granívoras, la mirmecocoria y la mamalocoria son los mecanismos que se encuentran en menor proporción (Tabla 4). Esto trae como consecuencia que exista una asociación significativa entre las formas de vida y los síndromes de dispersión ( $gl = 4$ ,  $X^2 = 33,26$ ;  $P < 0,001$ ). La proporción de especies ornitocóricas decrece de árboles a hierbas, mientras que la

proporción de especies anemocóricas incrementa de árboles a hierbas, encontrándose que existen diferencias en la distribución de frecuencias de los modos de dispersión con respecto a las formas de vida arbustiva - herbácea y arbórea y herbácea ( $D_{\text{máx}} = 0,39$ ,  $X^2 = 12,82 > X^2_{2, 0,01} = 9,21$  y  $D_{\text{máx}} = 0,65$ ,  $X^2 = 7,72 > X^2_{2, 0,05} = 5,99$  respectivamente). La ornitocoria por granívoros sólo está presente y en igual proporción que la frugivoría en hierbas (Figura 1).

El peso de las diásporas muestra diferencias estadísticamente significativas en relación a la forma de vida (Tabla 3). El tamaño y peso de las diásporas decrece de árboles a hierbas (Tabla 5). Las diásporas de las plantas herbáceas provenientes

**Tabla 4.** Número y porcentaje de especies de acuerdo al síndrome de dispersión y al hábito de las plantas.

Forma de vida	Síndrome de dispersión						
	Anemocórico	Epizoocórico	Ornitocórico frugívoro	Animales granívoros	Mamalocórico	Mirmecocórico	Total
	N (%)	N (%)	N (%)	N (%)	N (%)	N (%)	N (%)
Árboles	1 (1,08)	0 (—)	4 (4,30)	0 (—)	0 (—)	0 (—)	5 (5,38)
Arbustos	13 (13,98)	0 (—)	19 (20,43)	0 (—)	2 (2,15)	1 (1,08)	35 (37,63)
Hierbas	32 (34,41)	8 (8,60)	4 (4,30)	4 (4,30)	1 (1,80)	4 (4,30)	53 (56,99)
Total	46 (49,46)	8 (8,60)	27 (29,03)	4 (4,30)	3 (3,23)	5 (5,38)	93/93*

\* = El número de especies excede a 89 porque 4 especies tienen dos síndromes de dispersión

de frutos capsulares presentan los menores valores promedio de largo y peso de diáspora (Tabla 5), en comparación a las diásporas de los árboles y arbustos provenientes de frutos capsulares y aquenios, las cuales presentan el mayor largo promedio de diáspora. Aunque la relación largo/ancho incrementa de árboles a hierbas (Tabla 5), no se encontró una diferencia estadísticamente significativa (Tabla 3), esto indica que los árboles y los arbustos producen diásporas de mayor largo y peso en relación a las hierbas. Las diásporas de color marrón, verde y blanco-cremoso de árboles y arbustos presentan los mayores valores promedios de largo y peso de diásporas (Tabla 6). En contraste, las diásporas moradas y blanco-cremoso de las plantas herbáceas tienen el menor largo y peso promedio de diáspora. En arbustal, la relación entre las formas de vida y el color de las diásporas (Tabla 6) no presenta una asociación estadísticamente significativa ( $gl = 4$ ,  $X^2 = 4,11$ ; N.S.).

#### Distribución de tamaños de frutos y semillas

La distribución de tamaños de frutos y semillas de 53 especies de plantas del arbustal muestra que el diámetro de las semillas es relativamente pequeño, y decrece a medida que incrementan los

rangos de longitud establecidos. Una alta proporción de las semillas de las especies estudiadas tiene un ancho que varía entre 0,01 - 1,00 cm. En contraste, el ancho de los frutos presenta una distribución de tamaño más restringida. En la mayoría de los frutos y semillas el largo está en un rango comprendido entre 0,1 - 1,0 cm. Además hay una alta proporción de semillas con largos comprendidos entre 0,1 - 0,5 cm; pocas especies tienen largos de semillas superiores, mientras que el largo de los frutos tienen una distribución de tamaños mayor. En el arbustal hay una alta proporción de especies cuya relación largo/ancho de frutos y semillas, está comprendido en el rango de 1 - 5, debido a que el largo es comparativamente mayor que el ancho; muchos de estos frutos corresponden a cápsulas donde la unidad de dispersión es la semilla y a semillas alargadas de dispersión anemocoras. Además pocas especies tienen relaciones largo/ancho mayores de 5, debido a que muchos frutos y semillas son pequeños.

#### Sexualidad y las características de frutos y semillas

La relación de algunas características de frutos y semillas con respecto a la sexualidad



muestra que el peso promedio de las semillas tiende a incrementar de plantas hermafroditas a plantas dioicas (Tabla 7), exhibiendo el peso del fruto un incremento similar, aunque no muestran diferencias estadísticamente significativas (Tabla 3). El número de semillas por fruto muestra una secuencia creciente desde plantas monoicas seguido por dioicas hasta hermafroditas (Tabla 7), siendo estadísticamente significativo (Tabla 3). La relación pericarpo/semilla muestra valores promedios para cada grupo de sexualidad relativamente similares, los cuales no son estadísticamente diferentes (Tabla 3).

### Caracterización de los síndromes de dispersión a nivel comunitario

Los resultados muestran un alto porcentaje de plantas con mecanismos de diseminación anemocórico (49,5%), de éstas 43% tienen la semilla como unidad de dispersión, las cuales presentan

adaptaciones a la anemocoría tales como alas en *Digomphia laurifolia*, *Heliampora heterodoxa*, *Poecilandra retusa*, *Sobralia liliastrum*, *Epistephium duckei* y *Euphronia guianensis*, pelos como en *Mandevilla benthamii*, semillas livianas como en *Siphanthera cordifolia*, *Marcetia taxifolia* y *Irlbachia nemorosa* (Figura 2). El 6,5% de las especies anemocóricas tienen frutos con pelos como medio de adaptación (Ejemplo: Compositae).

El 33,3% de las especies presenta adaptaciones a la dispersión ornitocórica (Figura 2). Sus frutos muestran consistencia carnosa y los colores son llamativos, como *Phthirusa adunca* y *Ouratea gillyana*, o bien las semillas de estos frutos presentan arilos de colores vistosos que contrastan con la parte interna del fruto como en *Matayba opaca*, *Ternstroemia crassifolia* y *Clusia pusilla* (Figura 2). El 29% de especies ornitocóricas tienen frutos dispersados por pájaros frugívoros (Ejemplo: *Myrsine coriacea*, *Ilex retusa* y *Ocotea*

**Tabla 5.** Valores promedio del largo (cm), peso (g) y relación largo/ancho (Rel. L/A) de la diáspora relativo al tipo morfológico de fruto y a la forma de vida de las plantas.

Forma de vida	Características de la diáspora	Tipo morfológico				total
		Baya X̄ (DS)	Drupa X̄ (DS)	Cápsula X̄ (DS)	Aquenio X̄ (DS)	
Arboles	Largo	0,88 (0,49)	0,36 (—)	1,15 (0,17)	—	0,88 (0,43)
	Peso	0,15 (0,13)	0,015 (—)	0,05 (0,06)	—	0,097 (0,109)
	Rel. L/A	1,15 (0,28)	0,88 (—)	3,31 (2,50)	—	1,83 (1,62)
Arbustos	Largo	0,67 (0,33)	0,64 (0,27)	0,48 (0,61)	1,79 (0,99)	0,69 (0,63)
	Peso	0,04 (0,04)	0,07 (0,04)	0,003 (0,006)	0,005 (0,005)	0,029 (0,039)
	Rel. L/A	1,07 (0,17)	1,09 (6,32)	3,88 (6,19)	10,69 (0,55)	3,16 (4,79)
Hierbas	Largo	0,27 (0,13)	0,20 (—)	0,17 (0,10)	0,60 (0,26)	0,34 (0,27)
	Peso	0,03 (0,03)	0,002 (—)	0,0002 (0,0004)	0,0014 (0,001)	0,004 (0,012)
	Rel. L/A	1,87 (0,15)	1,11 (—)	3,87 (6,25)	8,18 (7,89)	4,49 (6,24)
Total	Largo	0,27 (0,34)	0,56 (—)	0,40 (0,51)	1,11 (0,88)	
	Peso	0,065 (0,081)	0,056 (0,045)	0,006 (0,019)	0,003 (0,004)	
	Rel. L/A	1,21 (0,34)	1,07 (0,29)	3,83 (5,83)	9,25 (5,75)	

SÍNDROMES DE DISPERSIÓN EN LA GUAYANA VENEZOLANA

*duidensis*), y el 4,3% de las especies tienen frutos de colores marrones y opacos, con dimensiones pequeñas, diseminados por pájaros granívoros, como en *Bulbostylis junciformis*, *Lagenocarpus rigidus*, *Panicum nervosum* y *Panicum sphaerocarpon* (Figura 2).

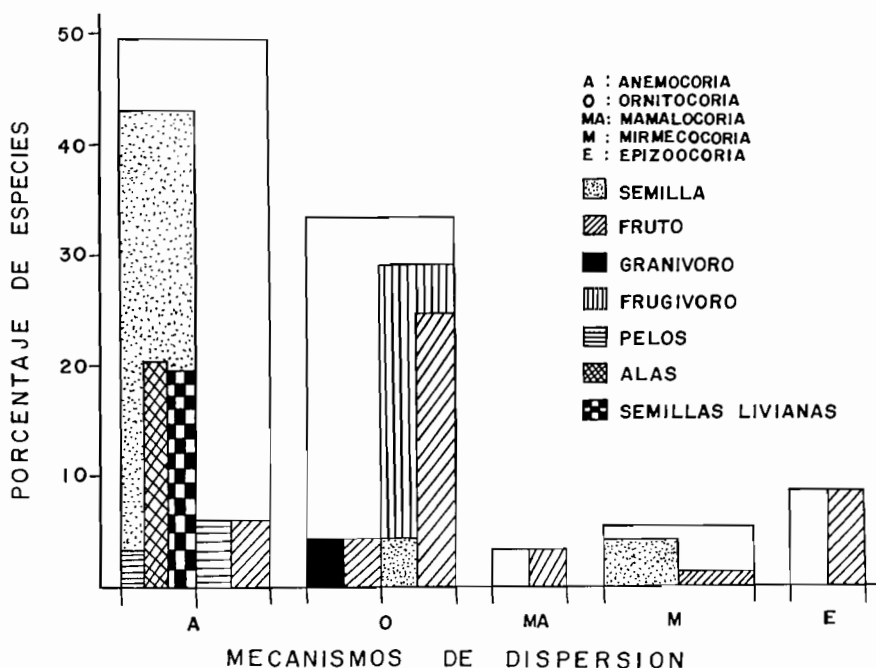
El 8,6% de las especies exhiben mecanismo de diseminación epizocórico (Figura 2). Los frutos de estas plantas presentan ganchos o partes florales persistentes como medio de adaptación en *Cephalocarpus rigidus*, *Rhynchospora barbata*, *Rhynchospora exaltata*, *Scleria cyperina*, *Echinolaena inflexa* y *Paspalum stellatum* (Figura 2). El 5,4% de las especies presentan adaptaciones a la dispersión mirmecocórica (Figura 2). En este grupo se encuentra *Phyllanthus majus*, *Trimezia fosteriana*, *Stegolepis angustata* y *Drosera* sp.;

las semillas de estas especies tienen carúncula o arilos, sin embargo, los frutos de *Phyllanthus majus* previamente son carnosos y de colores llamativos siendo también diseminados por pájaros frugívoros (López y Ramírez 1989); el resto de este grupo corresponde a frutos dispersados por hormigas, los cuales presentan estructuras o restos florales ricos en grasas como medio de adaptación como en *Pagameopsis garryoides* (Figura 2).

El mecanismo de dispersión menos frecuente es el mamalocórico (3,2%). En este se encuentran *Philodendron ptarianum*, *Byrsonima crassifolia* y *Vismia lauriformis*; los frutos de estas especies tienen olores a frutas fermentadas y son de colores poco llamativos, sin embargo, también pueden ser dispersados por aves (Figura 2).

**Tabla 6.** Valores promedio del largo (cm), peso (g), relación largo/ancho (Rel. L/A) de la diáspora, número (Nº) y porcentaje (%) de especies (sp.) relativo al color de las diásporas y a la forma de vida de las plantas.

Colores de las diásporas													
Forma de vida	Características de la diáspora	Blanco-cremoso		Amarillo		Verde		Morado		Marrón		Total	
		X	(DS)	X	(DS)	X	(DS)	X	(DS)	X	(DS)	X	(DS)
Árboles	Largo	1,03	(—)	—	—	1,15	(—)	0,34	(0,04)	1,22	(0,07)	0,88	(0,43)
	Peso	0,095	(—)	—	—	0,27	(—)	0,012	(0,003)	0,097	(0,130)	0,097	(0,109)
	Rel. L/A	1,54	(—)	—	—	1,39	(—)	0,86	(0,03)	3,15	(1,62)	1,83	(1,62)
	Nº sp. (%)	1	(1,82)	0	(—)	0	(—)	2	(3,64)	1	(1,82)	4	(7,27)
Arbustos	Largo	0,26	(0,26)	0,47	(0,26)	—	—	0,69	(0,29)	1,22	(1,05)	0,69	(0,63)
	Peso	0,001	(0,002)	0,03	(0,05)	—	—	0,055	(0,04)	0,003	(0,004)	0,029	(0,039)
	Rel. L/A	1,01	(0,75)	1,86	(0,99)	—	—	1,10	(0,26)	9,58	(6,83)	3,16	(4,79)
	Nº sp. (%)	6	(10,91)	4	(7,27)	2	(3,64)	11	(20,00)	6	(10,91)	29	(52,73)
Hierbas	Largo	0,29	(0,18)	0,39	(0,39)	—	—	0,20	(—)	0,37	(0,27)	—	—
	Peso	0,0007	(0,002)	0,017	(0,028)	—	—	0,002	(—)	0,004	(0,012)	—	—
	Rel. L/A	5,41	(7,95)	1,58	(0,28)	—	—	1,11	(—)	4,49	(6,24)	—	—
	Nº sp. (%)	6	(10,91)	3	(5,45)	0	(—)	4	(7,27)	22	(40,00)	—	—
Total	Largo	0,33	(0,30)	0,44	(0,29)	1,15	(—)	0,61	(0,82)	0,85	(0,82)	—	—
	Peso	0,080	(0,026)	0,023	(0,036)	0,270	(—)	0,050	(0,040)	0,014	(0,047)	—	—
	Rel. L/A	3,08	(5,62)	1,17	(0,69)	1,39	(—)	1,07	(0,24)	6,96	(6,53)	—	—
	Nº sp. (%)	13	(23,64)	7	(12,72)	2	(3,64)	17	(30,91)	16	(29,09)	—	—



**Figura 2.** Caracterización general de los síndromes de dispersión, incluyendo tipo de diáspora y adaptaciones morfológicas para la comunidad arbustiva de la Gran Sabana, estado Bolívar, Venezuela.

### Variación temporal de los síndromes de dispersión

Las características morfológicas de los frutos en relación al tiempo de observación muestran que en febrero-marzo y septiembre-octubre hay una proporción similar de especies con frutos dehiscentes (50% y 50%) e indehiscentes (46,4% y 47,4%), aunque hay un ligero incremento en la proporción de frutos indehiscentes durante junio-julio. Una tendencia similar se observa en la cantidad de frutos secos (64,3% y 63,2%) y carnosos (32,1% y 34,2%), aunque hay una pequeña disminución de frutos secos en el segundo período de observación.

Durante los tres períodos de observación hay mayor porcentaje de especies que exhiben un mecanismo de dispersión anemocórico, seguido del ornitocórico. En las especies anemocóricas, las

semillas dispersadas por el viento son las que se encuentran en mayor proporción. Además hay una mayor proporción de especies ornitocóricas con frutos diseminados por pájaros frugívoros (Figura 3). Asimismo, se puede apreciar que en los tres períodos de observación hay igual proporción de especies con mecanismo de dispersión mirmecocórico, mientras que en septiembre-octubre el mamalocórico es menor (Figura 3). La proporción de especies con mecanismo de dispersión epizoocórico decrece de febrero a octubre en la muestra examinada, encontrándose que no existe diferencia en la distribución de frecuencia de los modos de dispersión respecto a los tres períodos de observación ( $X^2$  crítico >  $X^2$  experimental, en los tres casos).

### DISCUSIÓN

La estructura, complejidad y composición florística de las comunidades en ecosistemas

SÍNDROMES DE DISPERSIÓN EN LA GUAYANA VENEZOLANA

**Tabla 7.** Valores promedio del peso de la semilla (g), peso del fruto (g), relación pericarpo/semilla y número de semillas por fruto en relación a la sexualidad.

Sexualidad	Peso semilla		Peso fruto			Relación pericarpo/semilla			Número de semillas/fruto	
	N	$\bar{X}$ (DS)	N	$\bar{X}$	(DS)	N	$\bar{X}$	(DS)	N	$\bar{X}$ (DS)
Hermafrodita	40	6,00 (27,57)	41	120,96	(333,10)	40	3,94	(7,71)	40	6.469,18 (35.759,65)
Monoica	9	14,77 (30,98)	9	111,52	(187,53)	9	4,22	(6,92)	9	4,63 (5,07)
Dioica	3	15,98 (-9,78)	3	692,30	(1.075,49)	3	2,83	(1,25)	3	27,05 (45,12)

tropicales involucran una serie de interrelaciones que resultan en una amplia gama de adaptaciones para la dispersión (Snow 1971, Howe 1977, 1979, Howe y Smallwood 1982, Augspurger y Hogan 1983). Estas adaptaciones están determinadas en gran parte por los tamaños y pesos de frutos y semillas. El arbustal de la Alta Guayana venezolana se caracteriza por presentar una alta proporción de especies con frutos y semillas pequeñas de bajo peso y tamaño. Además el 81% de las plantas presentan de 1 -150 semillas por fruto. La selección de especies con estas características podría estar relacionada con:

1. Salisbury (1942) asocia el tamaño y peso de la diáspora dispersada por el viento a comunidades abiertas. Las ventajas asociadas a las semillas pequeñas han sido relacionadas con la habilidad de alcanzar más sitios de germinación (Salisbury 1942, Carlquist 1966, Harper *et al.* 1970, Stebbins 1971, MacArthur 1972, Levin y Kerster 1974). Las condiciones insulares de los arbustales de la Alta Guayana Venezolana representan una limitación a la dispersión de semillas entre estas comunidades. Probablemente la alta proporción de especies con semillas pequeñas y livianas podría representar una ventaja que contribuye al flujo de semillas entre arbustales con una composición florística similar.

Además las plantas que producen frutos carnosos pequeños podrían atraer más especies de pájaros que las plantas de frutos grandes (Wheelwright 1985).

2. Las semillas pequeñas contribuyen a evadir o reducir la depredación de semillas (Janzen 1969, 1971, Smith 1975, Harper 1977, Grime 1979). En un análisis adicional, Ramírez y López (datos no publicados) encontraron que aproximadamente el 50% de las especies estudiadas, incluyendo muchas con semillas pequeñas presentan depredación pre-dispersión por larvas de insectos. Las larvas consumen casi la totalidad de las semillas. La ventaja de las semillas pequeñas para evadir la depredación (Janzen 1969, 1971, Smith 1975, Harper 1977, Grime, 1979) debe ser asociada a la depredación post-dispersión y no a la depredación pre-dispersión, probablemente debido a que la vulnerabilidad de los frutos sin haber liberado o diseminado las semillas, es mayor que la de las semillas una vez diseminadas.

3. Las características del arbustal permiten el desarrollo de especies con semillas pequeñas, dado que la pobreza estructural y la baja densidad en las poblaciones de especies (Ramírez *et al.* 1988), no limita la radiación para germinar en sitios abiertos, así como ha sido señalado por Foster (1986). Además se ha propuesto que las semillas pequeñas

pueden presentar una mayor longevidad (Harper *et al.* 1970, Harper 1977). La combinación de ambas características quizás promueve el desarrollo de especies de plantas con semillas pequeñas y livianas en el arbustal estudiado.

4. Otro aspecto en la selección de semillas pequeñas es la de establecer relaciones micorrízicas para la germinación, las cuales están especialmente asociadas a ciertos grupos como Orchidaceae y Ericaceae que se desarrollan en habitats con sustratos pobres (Salisbury 1942) tales como los suelos de la formación del grupo Roraima que son arenosos, ácidos y lixiviados (Schubert 1984). Las semillas de estos grupos de plantas se caracterizan por una provisión de reservas muy escasas o nula (Salisbury 1942). Parisca (1986) comprobó este aspecto en las especies del arbustal estudiado. La composición florística del arbustal revela una dominancia de grupos taxonómicos con semillas pequeñas como Orchidaceae, Melastomataceae y Ericaceae (Ramírez *et al.* 1988). Este tipo de suelo del arbustal podría contribuir a seleccionar especies

con semillas pequeñas sin afectar la regeneración de las plantas, debido a que el hábito micorrízico durante la fase de plántula parece permitir la producción de semillas pequeñas sin agobiar o incapacitar la competencia (Salisbury 1942, Hijner y Arditti 1973, Hadley 1982, Dahlgren *et al.* 1985).

5. La alta proporción de hierbas y arbustos en esta comunidad afecta directamente las proporciones de tamaños y pesos de frutos, semillas y unidades de dispersión (diáspora). El peso y el tamaño de la semilla, así como el peso de la diáspora decrecen significativamente desde árboles hasta hierbas. Frecuentemente las hierbas tienen semillas comparativamente menores que arbustos y árboles (Salisbury 1942, Baker 1967, Rockwood 1985, Ramírez 1993). Las diferencias de tamaño y el peso de la diáspora (fruto o semilla) relativo a la forma de vida, evidencian que las formas herbáceas están relacionadas con unidades dispersantes menos costosas en comparación a las formas arbóreas. Este comportamiento es paralelo al de las semillas.

Los tamaños y los pesos de los frutos y

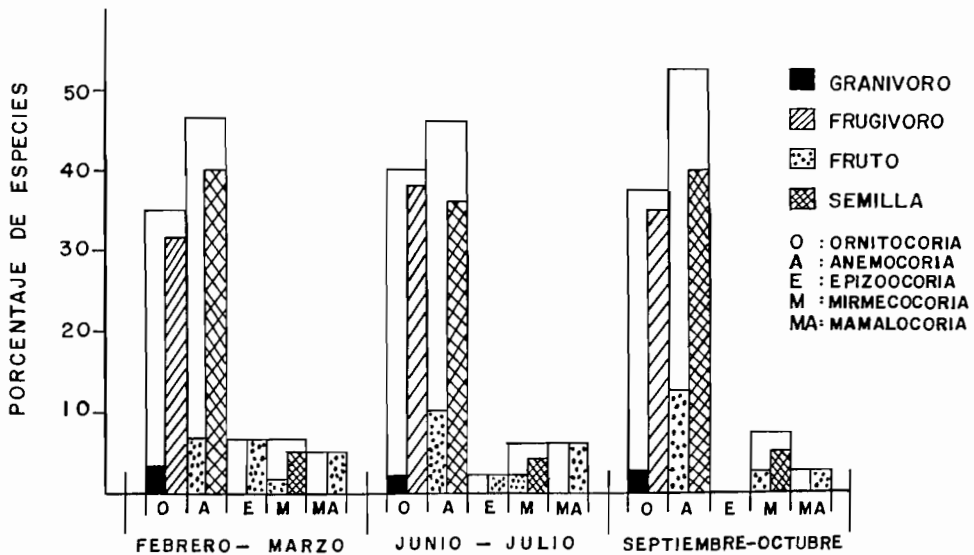


Figura 3. Caracterización de los síndromes de dispersión en tres períodos examinados en la Gran Sabana, estado Bolívar, Venezuela.

semillas en relación con las formas de vida no son independientes del síndrome de dispersión. La ornitocoria y la anemocoria se encuentran frecuentemente asociadas con las formas arbóreas (Keay 1957, Gottsberger y Silberbauer-Gottsberger 1983, Wikander 1984), aunque en sitios abiertos la anemocoria puede ser elevada en arbustos achaparrados (Gottsberger y Silberbauer-Gottsberger 1983). La estructura de la vegetación en combinación con las características de los grupos taxonómicos de plantas determina la frecuencia de los mecanismos de dispersión relativo a la forma de vida. Esto puede ser visualizado por la presencia de Orchidaceae herbáceas anemocóricas, Melastomataceae y Ericaceae arbustivas ornito-córicas, y Compositae herbáceas-arbustivas anemocóricas.

Probablemente las limitaciones edáficas conducen a que la anemocoria sea mayor en arbustos y hierbas que producen semillas pequeñas y menos costosas. Además, la anemocoria es favorecida por el espaciamiento de las especies que permiten el libre movimiento de las diásporas. Las especies que producen frutos carnosos o semillas ariladas están mejor representadas entre árboles y arbustos. La ornitocoria en hierbas ocurre principalmente a través de aves granívoras, como los frutos de algunas gramíneas ingeridos por pájaros que no sufren daño durante la ingestión (Ridley 1930, Barnea *et al.* 1991). Los contenidos estomacales de las especies de aves capturadas tenían semillas o frutos secos o carnosos de plantas del arbustal. Este grupo de aves granívoras con una alimentación variada ha sido considerado como un gremio de alimentación generalista (May 1982).

La mayoría de los estudios que analizan el color en relación a la forma de vida están basados en muestras de frutos ornitocóricos (Willson y Thompson 1982, Wheelwright y Janson 1985). Los frutos negro-azulados son menos comunes en hierbas que en árboles y arbustos (Willson y Thompson 1982). Cuando se consideran todos los

síndromes de dispersión, colores de las diásporas y forma de vida, en la muestra del arbustal se observa una tendencia similar, en la cual las diásporas de color morado están asociadas a árboles y arbustos principalmente.

A nivel comunitario, en el arbustal de la Alta Guayana venezolana es sorprendente la ausencia de diásporas rojas. Muchas especies en el arbustal exponen receptáculos florales engrosados (*Ouratea gillyana*) y ejes de las inflorescencias (*Cyrtilla racemiflora*, *Clidemia capitata* y *Ternstroemia crassifolia*) de color rojo que acompañan a los frutos y/o diásporas, lo que probablemente contribuye a la atracción. Si se considera el color de estas estructuras, la frecuencia del rojo sería importante en el arbustal.

Los frutos dispersados por el viento tienden a ser producidos en la estación seca (Frankie *et al.* 1974, Jackson 1981, Wikander 1984, Gottsberger y Silberbauer-Gottsberger 1983). Contrariamente, los frutos diseminados por vertebrados tienden a ser producidos durante los meses más lluviosos del año (Frankie *et al.* 1974, Hilty 1980, Gottsberger y Silberbauer-Gottsberger 1983, Wikander 1984). A pesar de que ocurre una reducción en los niveles de precipitación y se registran las mayores velocidades del viento durante los meses de enero y febrero (Ramírez *et al.* 1988), en el arbustal no se observó una marcada estacionalidad en los síndromes de dispersión. Sin embargo, se encontró una menor proporción de especies en fructificación durante los últimos meses del año. Los extensos períodos de floración y fructificación reportados en la mayoría de las especies en el arbustal (Ramírez *et al.* 1988), conducen a que la anemocoria y la ornitocoria aparezcan en proporciones similares a lo largo del año. La disponibilidad de muchas especies con frutos carnosos durante el año contribuye a mantener asiduas a las poblaciones de aves dispersoras. Por otra parte el espaciamiento de las plantas probablemente influye en que ocurra la anemocoria

durante todo el año.

Las frecuencias en las cuales aparecen los distintos síndromes de dispersión en comunidades tropicales muestran una relativa uniformidad, la cual puede variar dependiendo de la ubicación geográfica y las características climáticas. En bosques lluviosos y bosques estacionales la dispersión por aves y mamíferos varía frecuentemente desde 40% hasta 75%, siendo más frecuente en los bosques húmedos de la Amazonía. La anemocoria es ligeramente más baja en estas comunidades entre 30% hasta 42% (Frankie *et al.* 1974, Macedo y Prance 1977, Howe y Smallwood 1982, Sugden 1982, Gottsberger y Silberbauer-Gottsberger 1983). Nuestros resultados no se ajustan a los intervalos señalados, probablemente debido a que la estructura de la vegetación arbustiva bajo estudio es bastante diferente a los bosques reportados. La dispersión por mamíferos en el arbustal es básicamente realizada por murciélagos. Estableciendo comparaciones a nivel comunitario, la mamalocoria aparece con un valor similar al de las Campinas Amazónicas (Macedo y Prance 1977).

Finalmente, la insularidad de las comunidades arbustivas en la Amazonía (Anderson 1981) parece seleccionar mecanismos de dispersión a largas distancias (Macedo y Prance 1977). Aparentemente mecanismos de diseminación a largas distancias son seleccionados también en el arbustal de la Alta Guayana venezolana. Estos mecanismos están representados por la endozocoria de aves y murciélagos y la anemocoria principalmente representada por semillas muy livianas, ambos capacitados para la diseminación a largas distancias.

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece sinceramente a Omaira Hokche y Elena Raimundez, quienes hicieron valiosos comentarios al manuscrito y sugerencias en la

elaboración de las tablas. A Santiago Gomez por su colaboración en el campo de la computación. A los revisores anónimos, cuyas acertadas observaciones permitieron incrementar la calidad del trabajo.

## LITERATURA CITADA

- ANDERSON, A.B. 1981. White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica* 13:199 - 210.
- AUGSPURGER, C.K. y K.P. HOGAN. 1983. Wind dispersal of fruits with variable seed number in a tropical tree (*Lonchocarpus pentaphyllus*: Leguminosae). *American Journal of Botany* 70:1031-1037.
- BAKER, H.G. 1967. The relation of reproductive biology to the structure and composition of plant communities. Terminal report. N.S.F. Research Grant. No. G-21821.
- BAKER, H.G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53:997-1010.
- BARNEA, A., Y. YOM-TOV y J. FRIEDMAN. 1991. Does ingestion by birds affect seed germination? *Functional Ecology* 5:394-402.
- BARRETO, A. 1984. Los suelos de la cuenca. Pp. 46 - 47, *in* C. Galón (ed.): Las protecciones de la Cuenca del Río Caroní. C.V.G. Electrificación del Río Caroní. C.A/ Edelca, Caracas.
- CARLQUIST, S. 1966. The biota of long-distance dispersal. I. Principles of Dispersal and Evolution. *Quarterly Review of Biology* 41:247-270.
- DAHLGREN, R.M.T., H.T. CLIFFORD y P.F. YEO. 1985. The families of monocotyledons. Structure, evolution, and taxonomy. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, New York.
- DANSEREAU, P. y K. LEMS. 1957. The grading of dispersal types in plant communities and their ecological significance. *Contributions de L'Institut Botanique de L'Université de Montréal* 71:5-52.
- FOSTER, S. A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: A review and synthesis. *The Botanical Review* 52:260-299.
- FOSTER, S. A. y C. H. JANSON. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66:773-780.
- FRANKIE, G. W., H. G. BAKER, y P. A. OPLER. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62:881-919.
- GOTTSBERGER, G. y I. SILBERBAUER-GOTTSBERGER. 1983. Dispersal and distribution in the Cerrado Vegetation of Brazil. *Sonderbd. Naturwiss. Ver. Hamburg.* 7:315-352.
- GRIME, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley and Sons, Chichester.

## SÍNDROMES DE DISPERSIÓN EN LA GUAYANA VENEZOLANA

- HARPER, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London.
- HARPER, J.L., P.H. LOVELL, y K.G. MOORE. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1:327-356.
- HADLEY, G. 1982. Orchid mycorrhiza. Pp. 83 - 118, in J. Arditti (ed.): *Orchid biology*, Vol. II. Cornell University Press, New York.
- HILJNER, J.A. y J. ARDITTI. 1973. Orchid mycorrhiza: Vitamin production and requirements by the symbionts. *American Journal of Botany* 60:829-835.
- HILTY, S.L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica* 12:292-306.
- HOWE, H.F. 1977. Bird activity and seed dispersal of tropical wet forest tree. *Ecology* 58:539-550.
- HOWE, H.F. 1979. Fear and frugivory. *American Naturalist* 114:925-931.
- HOWE, H.F. y J. SMALLWOOD. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-228.
- HUBER, O. 1986. La vegetación de la Cuenca del Río Caroní. *Interciencia* 11:301-310.
- JACKSON, J.F. 1981. Seed size as a correlate of temporal and spatial patterns of seed fall in a neotropical forest. *Biotropica* 13:121-130.
- JANZEN, D.H. 1969. Seed-eaters versus size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23:1-27.
- JANZEN, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:465-483.
- KEAY, R.W.J. 1957. Wind-dispersed species in a Nigerian Forest. *Journal of Ecology* 45:471-478.
- LENTINO, M. 1997. Lista actualizada de las aves de Venezuela. Pp. 145-202, in E. La Marca (ed.): *Vertebrados actuales y fósiles de Venezuela. Serie Catálogo Zoológico de Venezuela, Vol. 1. Museo de Ciencia y Tecnología de Mérida, Venezuela.*
- LEVIN, D.A. y H.W. KERSTER. 1974. Gene flow in seed plants. *Evolution Biology* 7 : 139 - 220.
- LÓPEZ, M. y N. RAMÍREZ. 1989. Características morfológicas de frutos y semillas y su relación con los síndromes de dispersión de una comunidad arbustiva en la Guayana Venezolana. *Acta Científica Venezolana* 40:354-371.
- MACARTHUR, R.H. 1972. *Geographical ecology*. Harper and Row, New York.
- MACEDO, M. y G.T. PRANCE. 1977. The dispersal of plants in Amazonian White Sand Campinas. *Brittonia* 30:203-215.
- MAY, P.G. 1982. Secondary succession and breeding bird community structure: Patterns of resource utilization. *Oecologia* 55:208-216.
- PARISCA, L. 1986. Frutos y semillas de un arbustal de la Gran Sabana (Edo. Bolívar). Trabajo de Ascenso. Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- PIJL, L. VAN DER. 1972. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer, Berlin Heidelberg, New York.
- PRANCE, G.T. 1978. The origin and evolution of the Amazon Flora. *Interciencia* 3:207-222.
- RAMÍREZ, N., C. GIL, M. LÓPEZ, O. HOKCHE y Y. BRITO. 1988. Caracterización florística y estructural de una comunidad arbustiva de la Alta Guayana Venezolana. *Acta Científica Venezolana* 39:457-469.
- RAMIREZ, N. 1993. Producción y costo de frutos y semillas entre formas de vida. *Biotropica* 25:46-60.
- RIDLEY, H.N. 1930. *The dispersal of plants throughout the world*. Reeve, Ashford, Kent.
- ROCKWOOD, L.L. 1985. Seed weight as a function of life form, elevation and life zone in neotropical forests. *Biotropica* 17:32-39.
- SALISBURY, E.J. 1942. *The reproductive capacity of plants*. G. Bell and Sons, London.
- SCHUBERT, C. 1984. Orígenes geológicos de la Gran Sabana. Pp. 40-42, in C. Galán (ed.): *La Protección de la Cuenca del Río Caroní. C.V.G. Electrificación del Río Caroní. C.A/Edelca, Caracas.*
- SMITH, A.J. 1975. Invasion and ecesis of bird disseminated woody plants in a temperate forest sere. *Ecology* 56: 19-34.
- SNOW, D.W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113:194-202.
- SOKAL, R.R. y J. ROHLF. 1969. *Biometry*. W.H. Freeman and company, San Francisco.
- STEBBINS, G.L. 1971. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. II. Seeds and seedling. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:237 - 260.
- SUGDEN, A.M. 1982. Long-distance dispersal, isolation, and the cloud forest flora of the Serrania de Macuira, Guajira, Colombia. *Biotropica* 14:208-219.
- WHEELWRIGHT, N. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66:808-818.
- WHEELWRIGHT, N.T. y C.H. JANSON. 1985. Colors of fruit displays of bird-dispersed plants in two tropical forests. *American Naturalist* 126:777-799.
- WIKANDER, T. 1984. Mecanismos de dispersión de diásporas de una Selva Decidua en Venezuela. *Biotropica* 16:276-283.
- WILLSON, M.F. y J.N. THOMPSON. 1982. Phenology and ecology of color in bird-dispersed fruits, or why some fruits are red when they are "Green". *Canadian Journal of Botany* 60:701-713.

---

Recibido 07 mayo 1998; revisado 25 noviembre 1998; aceptado 14 abril 1998.



## Anexo I : Período de fructificación y adaptación a la dispersión de 89 especies de plantas del arbustal.

Especies	(Familia)	*Período de fructificación	Adaptación a la dispersión
<i>Abolboda acaulis</i> Maguire	(XYRID.)	—	S.L.
<i>Bejaria sprucei</i> Meisn.	(ERIC.)	1,2	Cn-Al
<i>Bonnetia sessilis</i> Benth.	(THEAC.)	1,3	Alas
<i>Borreria capitata</i> (R. & P.) DC. var. <i>tenella</i> (H.B.K.) Stey.	(RUB.)	1	P.F.
<i>Brocchinia acuminata</i> L.B. Smith	(BROM.)	1,2,3	Alas
<i>Brocchinia reducta</i> Baker	(BROM.)	—	Alas
<i>Bulbostylis junciformis</i> (H.B.K.) Kunth	(CYPER.)	—	S.A.A.
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) H. & B.	(MALP.)	1,2	Co-Ol
<i>Calea lucidivenia</i> Gleason & Blake	(ASTER.)	1,2,3	Pelos
<i>Catasetum discolor</i> (Lindl.) Lindl.	(ORCH.)	1,3	Alas
<i>Cephalocarpus rigidus</i> Nees	(CYPER.)	—	Gancho
<i>Chromolaena</i> sp.	(ASTER.)	1,2,3	Pelos
<i>Clidemia capitata</i> Benth.	(MELAST.)	2	Color
<i>Clusia grandiflora</i> Splitg.	(GUTTIF.)	2,3	Arilo
<i>Clusia pusilla</i> Stey. ssp. <i>pusilla</i>	(GUTTIF.)	1,2,3	Arilo
<i>Cybianthus quelchii</i> (N.E. Brown) Agostini	(MYRS.)	1,3	Color
<i>Cynanchum tatei</i> (Gl. & Mold.)	(ASCLEP.)	—	Pelos
<i>Cyrilla racemiflora</i> L.	(CYRILL.)	1,2,3	Color
<i>Declieuxia fruticosa</i> (Willd.) Ktze. var. <i>fruticosa</i>	(RUB.)	1,2,3	Color
<i>Digomphia laurifolia</i> Benth.	(BIG.)	1,2,3	Alas
<i>Drosera felix steyerem</i> & L. B. Sm	(DROS.)	—	S. A.A.
<i>Echinolaena inflexa</i> (Poir.) Chase	(POAC.)	—	P.F.
<i>Epidendrum secundum</i> Jacq.	(ORCH.)	1,2,3	Alas
<i>Epidendrum ibaguense</i> H.B.K. ssp. <i>ibaguense</i>	(ORCH.)	1	Alas
<i>Epidendrum orchidiflorum</i> Schltr.	(ORCH.)	—	Alas
<i>Epistephium duckei</i> Huber	(ORCH.)	1,2,3	Alas
<i>Eriopsis biloba</i> Lindl.	(ORCH.)	1	Alas
<i>Euphronia guianensis</i> (Benth.) Hallier	(EUPHRON.)	2	Alas
<i>Galactophora schomburgkiana</i> Woodson	(APOC.)	3	Pelos
<i>Gongylolepis benthamiana</i> Rob. Schomb.	(ASTER.)	2	Pelos
<i>Heliampora heterodoxa</i> Stey.	(SARRAC.)	1,2	Alas
<i>Humiria balsamifera</i> (Aubl.) St. Hil	(HUMIR.)	3	Color
<i>Ilex retusa</i> Kl. ex Reiss	(AQUIF.)	1	Color
<i>Ilex subrotundifolia</i> Stey.	(AQUIF.)	1,2	Color
<i>Irlbachia nemorosa</i> (Willd. ex R. & S.) Merr.	(GENT.)	1,2,3	S.L.
<i>Lagenocarpus rigidus</i> (Nees) Kunth	(CYPER.)	1	S.A.A.
<i>Macairea pachyphylla</i> Benth.	(MELAST.)	1	S.L.
<i>Macairea parvifolia</i> Benth.	(MELAST.)	1,2	S.L.
<i>Mandevilla benthamii</i> (A. DC.)K. Sch.	(APOC.)	1,2,3	Pelos
<i>Marcetia taxifolia</i> (St. Hil.) DC.	(MELAST.)	1,2	S.L.
<i>Matayba opaca</i> Radlk.	(SAPIND.)	1	Arilo
<i>Maxillaria auyantepuiensis</i> Foldats	(ORCHID.)	—	Alas
<i>Meriania sclerophylla</i> (Naud.) Triana	(MELAST.)	1,2	S.L.
<i>Miconia ciliata</i> (Rich.) DC.	(MELAST.)	1	Color
<i>Miconia phaeophylla</i> Triana	(MELAST.)	2,3	Color
<i>Microlicia benthamiana</i> Triana ex Cog.	(MELAST.)	—	S.L.
<i>Mikania psilostachya</i> DC.	(ASTER.)	2,3	Pelos

SÍNDROMES DE DISPERSIÓN EN LA GUAYANA VENEZOLANA

Especies	(Familia)	* Período de fructificación	Adaptación a la dispersión
<i>Myrcia albedo-tomentosa</i> (Amsh.) Mc Vaugh	(MYRT.)	2	Color
<i>Myrsine coriacea</i> (SW) R. Br. ex Roem. & Schult.	(MYRS.)	1,2,3	Color
<i>Notopora schomburgkii</i> Hook. f.	(ERIC.)	1,3	Color
<i>Ocotea duidensis</i> Moldenke	(LAUR.)	1,2,3	Color
<i>Ouratea gillyana</i> (Dwyer) Sanwd. & Maguire	(OCHN.)	1	Color
<i>Pagameopsis garryoides</i> (Stand.) Stey.	(RUB.)	1,2,3	Caliz
<i>Panicum nervosum</i> Lam.	(POAC.)	1,2,3	S.A.A.
<i>Panicum sphaerocarpon</i> ELL	(POAC.)	—	S.A.A.
<i>Paspalum stellatum</i> H. & B.	(POAC.)	2	P.F.
<i>Perama galioides</i> (H.B.K.) Poir. var. <i>galioides</i>	(RUB.)	—	S.L.
<i>Philodendron ptarianum</i> Stey. var. <i>rugosum</i> Bunt.	(ARAC.)	1,2,3	Olor
<i>Phthirusa adunca</i> (Meyer) Maguire	(LORANTH.)	1,2,3	Color
<i>Phyllanthus majus</i> Stey.	(EUPH.)	1,2,3	Co-Carn
<i>Pleurothallis uncinata</i> Fawcett & Rendle	(ORCH.)	—	Alas
<i>Poecilandra retusa</i> Tul.	(OCHN.)	1,3	Alas
<i>Pogonia stricta</i> C. Schweinf.	(ORCH.)	3	Alas
<i>Remijia densiflora</i> Benth. ssp. <i>stenopetala</i> (Stand. & Stey.) Stey.	(RUB.)	1,2,3	Alas
<i>Rhynchospora barbata</i> (Vahl) Kunth	(CYPER.)	—	Gancho
<i>Rhynchospora exaltata</i> Kunth	(CYPER.)	1	Gancho
<i>Sauvagesia angustifolia</i> Ule	(OCHN.)	1,2,3	S.L.
<i>Scleria cyperina</i> Kunth	(CYPER.)	—	S.A.A.
<i>Sipanea galioides</i> Wernh.	(RUB.)	1,2,3	S.L.
<i>Siphanthera cordifolia</i> (Benth.) Gleason	(MELAST.)	1,2,3	S.L.
<i>Sobralia liliastrum</i> Lindl.	(ORCH.)	1,2,3	Alas
<i>Stegolepis angustata</i> Gleason	(RAPAT.)	1,2,3	Arilo
<i>Stomatochaeta condensata</i> (Baker) Maguire	(ASTER.)	1,3	Pelos
<i>Syngonanthus pakaraimensis</i> var. <i>pakaraimensis</i> (Mold.) Mold.	(ERIOC.)	—	S.L.
<i>Syngonanthus</i> aff. <i>pakaraimensis</i> (Bong.) Ruhl.	(ERIOC.)	—	S.L.
<i>Syngonanthus xeranthemoides</i> (Bong.) Ruhl.	(ERIOC.)	—	S.L.
<i>Ternstroemia crassifolia</i> Benth.	(THEAC.)	1	Arilo
<i>Tibouchina fraterna</i> N.E. Brown	(MELAST.)	1,2	S.L.
<i>Tococa guianensis</i> Aublet	(MELAST.)	2	Color
<i>Tococa nitens</i> (Benth.) Triana	(MELAST.)	2,3	Color
<i>Trachypogon plumosus</i> (H. & B. ex Willd.) Nees	(POAC.)	1,2	P.F.
<i>Trimezia fosteriana</i> Stey.	(IRID.)	1	S.A.A.
<i>Vaccinium euryanthum</i> A. C. Smith	(ERIC.)	1,2	Color
<i>Vaccinium puberulum</i> Kl. ex Meissner var. <i>subcrenulatum</i> (Kl. ex Meissn.) Mag., Steyerm. & Luteyn	(ERIC.)	1,2	Color
<i>Vernonia bolivarensis</i> Badillo	(ASTER.)	1,2,3	Pelos
<i>Vismia lauriformis</i> (Lam.) Choisy	(GUTT.)	1,2	Co-Ol
<i>Xyris bicephala</i> Gleason	(XYRID.)	—	S.L.
<i>Xyris involucrata</i> Nees	(XYRID.)	—	S.L.
<i>Xyris setigera</i> Olivier	(XYRID.)	1	S.L.

\*:1 = febrero - marzo

2 = junio - julio

3 = septiembre - octubre

Co-Al = color - alas

Co-Carun = color - carúncula

Co-Ol = color - olor v

Carun = carúncula

S.L. = semillas livianas

S.A.A. = sin adaptación aparente

P. F. = partes florales