



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

# **Análisis de la Riqueza Vegetal y Patrones Fitogeográficos para la Región del Escudo Guayanés Colombiano**

Mireya Patricia Córdoba Sánchez

Universidad Nacional de Colombia  
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología  
Doctorado en Ciencias (Línea de Biodiversidad y Conservación.)  
Bogotá, Colombia  
2014



# **Análisis de la Riqueza Vegetal y Patrones Fitogeográficos para la Región del Escudo Guayanés Colombiano**

Mireya Patricia Córdoba Sánchez

Tesis presentada como requisito para optar al título de:  
Doctorado en Ciencias Biología (Línea de Biodiversidad y Conservación)

Director:

Dr. Jesús Orlando Rangel Ch.

Codirector:

Dr. Otto Huber

Asesor:

Dr. Andrés Etter

Línea de Investigación:

Línea de Biodiversidad y Conservación

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias, Departamento de Biología

Doctorado en Ciencias (Línea de Biodiversidad y Conservación.)

Bogotá, Colombia

2014

Dedicado A:

En memoria de mis Padres y mi hermano, que por su ausencia en esta etapa de mi vida me motivaron a seguir adelante, a mis hermanas quienes me apoyaron incondicionalmente y a mis estudiantes de la carrera de ecología, quienes fueron el estímulo para asumir esta nueva meta.

Los corazones bondadosos son los jardines,  
Los pensamientos bondadosos son las raíces;  
Las palabras bondadosas son las flores,  
Las acciones bondadosas son los frutos.

KIRPAL SINGH

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco al Dr Orlando Rangel (U. Nacional de Colombia) por permitir la culminación de este trabajo dentro del programa del posgrado, Dr. Otto Huber (Herbario Nacional Venezolano VE) por sus constantes comentarios y discusiones que enriquecieron el trabajo y al Dr. Andrés Etter (Pontificia Universidad Javeriana), por su apoyo académico, por permitir mi participación en las expediciones que me acercaron al conocimiento de la región y por facilitar la cartografía para el desarrollo de la tesis.

A las Instituciones que apoyaron y financiaron este proyecto desde su inicio: la embajada Británica con la Expedition Amazon 92 (Guainía) en convenio con el Instituto de Ciencia Universidad Nacional de Colombia, al Gobierno Francés, COLCIENCIAS, MMA,UAESPNN,IAVH, PUJAVERIANA con las Expediciones y trabajos entre 1995 al 2000 (Guainía, Guaviare, Vichada), las Becas Elizabeth Bascom MO 2000 para la determinación del material botánico colectado en las expediciones en (Guainía, Guaviare y Vichada). la Beca DIB Universidad Nacional de Colombia 2007-2008 para la visita a los herbarios nacionales HUA, JAUM, MEDEL, LLANOS, FMB, COL, PHUJ, COAH; la Beca Russell E. Train WWF 2006-2009 para visitar los herbarios internacionales MO, VEN, TFAV, US;

Al Dr. Anibal Castillo Director del Herbario Nacional Venezolano (VEN) por su apoyo y colaboración durante mi pasantía en este herbario. A la Beca Cuatrecasas 2008 para visitar el herbario US., a las Dr. Vicki Funk, y Carol Kelloff por su tutoría durante mi visita, para realizar una pasantía sobre la flora de la Guayana colombiana.

A los curadores encargados de la administración de las bases de datos de los herbarios COL, COAH (Parcial), JAUM, HUA, MEDEL, MO, US, U, VEN, FMB, HPUJ quienes me facilitaron la información de sus base de datos y a los tesis que dirigí o asesore e investigadores quienes han trabajado en la zona y me facilitaron su información en publicaciones, tesis o bases de datos y material vegetal.

A Natalia Rodríguez por su apoyo en la elaboración de la cartografía, Elisa Becaria, Carolina Villalobos, María Alejandra Piedra, Lorena Cortés, María Luisa Vilorio, Tulia Anzola, Martha Galeano y Maribel Pinzón por su apoyo en la sistematización de información.

A los siguientes especialistas nacionales e internacionales quienes me colaboraron en la identificación del material vegetal o en la depuración de las lista por familia: C. Romero (COL)

(Mimosaceae, Caesalpiniaceae), L. K. Ruiz (COL) (Fabaceae, Caesalpiniaceae), J. Betancur (COL) (Bromeliaceae, Heliconiaceae, Costaceae), G. Galeano, R. Bernal (COL) (Arecaceae), C. Parra-O. (COL) (Myrtaceae), M.P. Galeano (COL) (Araceae), J. C. Murillo (COL) (Annonaceae, Euphorbiaceae, Pteridofitos), L. A. Triana, M. T. Murillo (COL) (Pteridofitos), S. Díaz-Piedrahita (COL), Asteraceae, J. L. Fernández (COL), (Bombacaceae, Lamiaceae, Rhamnaceae, Scrophulariaceae), S. Suárez (LLANOS) (Marantaceae), J.C. granados, A. Alba y D. Canal (COL) (Solanaceae), D. Giraldo-Cañas (COL) (Poaceae), Adolfo Muñoz-Jara (COL), (Erythroxylaceae), O. Rivera (COL) (Araliaceae), E. Buitrago (COL) (Orchidiaceae), L. Raz (COL) (Dioscoriaceae), M. Célis (COL) (Iridaceae), O. Rojas, F. Fajardo y C. Leguizamo (COL) varias familias; R. Cortés (UDBC) (Rubiaceae), M. E. Morales (UPTC) (Melastomataceae, Meliaceae), Z. Cordero (COAH), (Melastomataceae), R. Botina (Smilacaceae), H. Mendoza (Rubiaceae, Melastomataceae), D. Cárdenas (COAH) varias familias, D. Rodríguez y G.Tradi (HPUJ) varias familias.

A los especialista Internacionales: I. Fedón (VEN), R. Gonto (IVIC) (Cyperaceae), Y. Vivas (VEN) (Bromeliaceae), S. Nozawa (VEN) (Poaceae), E. Noguera (VEN) (Orchidiaceae), P. Urrego (VEN) (Asteraceae), A. Amaya (VEN) (Rubiaceae), A. Avendaño (VEN) (Fabaceae), E. Hagsater (AMO) (Orchidiaceae), P. Acevedo (US) (Sapindaceae), P. Laurence, E. Skog (US) (Gesneriaceae), P. J. M. Maas (U) (Annonaceae, Burmanniaceae, Gentianaceae, Haemodoraceae), L. Lomahn (SP) (Bignoniaceae) R. de Mello-Silva (SPF) (Velloziaceae), T. Croat (MO) (Araceae), C. Taylor (MO) (Rubiaceae), R. Ortiz-Gentry (MO) (Menispermaceae), J. Pruski (MO) (Asteraceae). D. Stevens (MO) (Asclepiadaceae), G. Davidse (MO) (Poaceae y Cyperaceae), R. L. Liesner (MO) Varias familias.

## Resumen

En este trabajo se busca redefinir la Guayana colombiana con base en la riqueza de la flora local, detectando la presencia de taxones con distribución restringida en la región de la Guayana, así como endemismos locales para reconocer áreas con concentración de endemismos. Además, se establecerán las afinidades florísticas de la Guayana colombiana a partir de las especies de los géneros con distribución restringida en el escudo Guayanés, a nivel regional y local, con miras a definir su posición dentro de la región de la Guayana.

En la región del escudo Guayanés colombiano (en adelante Guayana colombiana), se encontraron 3818 especies que corresponden a 1044 géneros y 187 familias de plantas vasculares. Las familias más ricas en el número de especies y de géneros fueron: Rubiaceae con (269 especies/65 géneros), Melastomataceae (224/34), Fabaceae (161/49), Poaceae (131/50), Euphorbiaceae (123/44) y Mimosaceae (122/17). Estas familias representan el 27 % del total de esta flora. Se encontraron 9 formas de crecimiento, los árboles fueron los predominantes con 1604 especies, seguido por las hierbas terrestres con 1134 y los arbustos con 501. Los bosques presentaron la mayor riqueza en especies con 2076, seguidos por la vegetación saxícola con 1153. En la Guayana colombiana se pueden reconocer las siguientes localidades: lajas, cerros, serranías y sabanas del Guainía (GUA, 1520 especies), meseta de Araracuara (ARA, 1467 especies), complejo de cerros Vaupés/Mitú (VAU, 1343 especies), serranía de Chiribiquete (CHIR 1210), afloramientos y lajas del Vichada (VICH, 996), sur de la serranía y sabanas de La Macarena (Meta) (MAC, 975), serranía de La Lindosa (LIN, 782), serranía de Taraira/Yupatí (TAR-YUP, 726), cerros y serranías en el Guaviare (GVI, 301).

Se registraron dos géneros y 80 especies como nuevos registros para Colombia y cuatro especies nuevas para la ciencia. Los patrones fitogeográficos, a nivel de familia, son en su mayoría pantropical y cosmopolita, con un alto porcentaje de géneros y especies de distribución neotropical. El 84% del total de las especies registradas están ampliamente distribuidas en la región de la Guayana; el 2,8% solamente se conoce de la flora de la Guayana colombiana. 107 especies fueron identificadas como especies endémicas de la Guayana colombiana, que se distribuyen en 12 áreas de endemismos previamente delimitadas. Vaupés fue identificado como la unidad con el mayor número de endemismos. Con respecto a la relación de la flora de la Guayana colombiana con las cuatro provincias de la región Guayana definidas por Huber, la mayor afinidad de la Guayana colombiana se estableció con la provincia Guayana occidental (compartiendo el 48% de los elementos con distribución restringida en el Escudo Guayanés). A nivel de las regiones naturales de Colombia, la

mayor afinidad de la Guayana colombiana se presentó con la región amazónica (compartiendo el 99% de los elementos endémicos de la Guayana). En Colombia se puede reconocer una representatividad de la flora de la región del escudo Guayanés, lo que permite establecer florísticamente la presencia de la región de la Guayana en Colombia y redefinirla. Debido a las características ecológicas de la Guayana colombiana y su composición florística, se redefine cuatro unidades fitogeográficas con un total de 126.460,63 Km<sup>2</sup>: 1. Las Lajas del Norte, 2. Atabapo-Ventuari, 3. Araracuara y 4. Macarena-Lindosa.

**Palabras clave:** Escudo Guayanés, Guayana colombiana, Patrón fitogeográfico y flora de Colombia.



## Abstract

This research aims to redefine Colombian Guayana based on the richness of local flora, identifying taxa with endemic distribution in the Guayana Region, as well as local endemism, in order to diagnose areas with endemism concentration. Also, this research will try to establish Colombian Guayana floristic affinities based on the restricted elements of the Guayana Shield, at regional and local level, with the main purpose of defining the place of it at the Guayanian Shield region.

In the area of Colombian Guayana shield (from now on Colombian Guayana), records of 3818 species that belong to 1044 genera and 187 families of vascular plants were found. The families with the highest species number are Rubiaceae (269 species/65 genera), Melastomataceae (224/34), Fabaceae (161/49), Poaceae (131/50), Euphorbiaceae (123/44) and Mimosaceae (122/17). These families comprise 27% of the whole flora. Nine growth forms were found, where trees were dominant with 1604 species, followed by terrestrial herbs with 1134 and shrubs with 501. The forests are the richest with 2076 species, followed by saxicolous vegetation with 1153. In the Colombian Guayana the following areas are recognized: inselberg, hills, mountains and savannas of Guainía (GUA, 1520 species), Araracuara plateau (ARA, 1467 species), Vaupés/Mitú hills complex (VAU, 1343 species), mountain of Chiribiquete (CHIR 1210), outcrops and inselberg of Vichada (VICH, 996), south of mountain and savannas of La Macarena (Meta) (MAC, 975), mountain of La Lindosa (LIN, 782), mountain of Taraira/Yupatí (TAR-YUP, 726), and hills and mountains in Guaviare (GVI, 301).

Were recorded two genera and 80 species as new records for Colombia, and four species are new taxa for science. Most of the phytogeographic patterns at family level are pantropical and cosmopolitan, with a high percentage of genera and species of Neotropical distribution. 84% of all recorded species are widely distributed in the Guayana region; 3% of species are known only from Colombian Guayana flora. 107 species were identified as endemic of Colombian Guayana that are distributed in 12 endemic areas previously delimited; Vaupés was identified as the area with the highest number of endemisms. Regarding the relationship of Colombian Guayana flora with the four provinces of the Guayana Shield defined by Huber, Colombian Guayana is more related to the Western Guayana province (sharing the 48% of the endemic elements of the Guayanian Area). Related to the Natural Regions of Colombia, the highest affinity of Colombian Guayana was found with the Amazonic Region (sharing the 99% of the endemic elements of the Guayanian Area). In Colombia there is a high representativeness of Guayanian shield flora, which allows delimitating the presence of the Guayanian region in Colombia. Due to its ecological features and floristic composition, four phytogeographical

units among Colombian Guayana are proposed here of 126.460,63 Km<sup>2</sup>: 1. North inselberg, 2. Atabapo-Ventuari, 3. Araracuara y 4. Macarena-Lindosa.

**Palabras clave:** Guayanan Shield, Endemism, Phytogeographical patterns, Flora of Colombia.

## TABLA DE CONTENIDO

Resumen.....	7
Abstract.....	9
1. PRESENTACIÓN GENERAL DEL ESTUDIO Y PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN	
.....	19
1.1. Introducción.....	19
1.2. Marco conceptual.....	20
1.3. Antecedentes de Estudios Florísticos.....	25
1.4. Área de Estudio.....	28
1.5. Planteamiento del Problema.....	38
1.6. Preguntas.....	39
1.7. Objetivos.....	39
1.7.1. Objetivo general.....	39
1.7.2. Objetivos específicos.....	39
2. LA RIQUEZA VEGETAL DE LA GUAYANA COLOMBIANA.....	41
2.1. Resumen.....	41
2.2. Introducción.....	42
2.3. Metodología.....	43
2.4. Resultados.....	47
2.4.1. Riqueza a nivel taxonómico.....	47
2.4.2. Riqueza según tipos de hábitat.....	49
2.4.3. Riqueza según Ecosistemas.....	53
2.4.4. Riqueza por formas de crecimiento.....	58
2.4.5. Riqueza según distribución Político Administrativa.....	61
2.4.5.1. Riqueza según regiones naturales y departamentos.....	61
2.4.5.2. Riqueza según el gradiente altitudinal.....	61
2.4.5.3. Riqueza en las áreas de manejo especial .....	62
2.4.5.4. Riqueza en los cerros, serranías y áreas aledañas de la Guayana colombiana.....	63
2.5. Especies Amenazadas.....	64
2.6. Novedades corológicas.....	65

2.7. Discusión .....	77
2.8. Conclusiones.....	81
3. ANÁLISIS FITOGEOGRÁFICO.....	84
3.1. Resumen .....	84
3.2. Introducción.....	84
3.3. Metodología.....	85
3.4. Resultados.....	87
3.4.1. Distribución geográfica a nivel de Familias.....	87
3.4.2. Distribución geográfica a nivel de Géneros.....	88
3.4.3. Distribución geográfica a nivel de Especies.....	89
3.4.4. Representatividad de los Elementos Fitogeográficos restringidos para la región del Escudo Guayanés presentes en la Guayana colombiana.....	90
3.4.4.1. Géneros restringidos a la región biogeografica de la Guayana presentes en la Guayana colombiana.....	91
3.4.4.2. Géneros con centro de distribución en la región biogeográfica de la Guayana presentes en la Guayana colombiana.....	93
3.4.4.3. Distribución de las especies de los géneros endémicos de la región biogeográfica de la Guayana en las localidades de la Guayana Colombiana.....	95
3.4.5. Especies con distribución restringida en la Guayana Colombia y áreas de endemismos en la región.....	98
3.5 Discusión.....	103
3.6 Conclusiones.....	109
4. POSICIÓN FITOGEOGRÁFICA DE LA GUAYANA COLOMBIANA.....	112
4.1. Resumen .....	112
4.2. Introducción.....	113
4.3. Metodología.....	115
4.4. Resultados.....	120
4.4.1. Afinidad Florística entre la Guayana colombiana y las provincias del escudo Guayanés.....	120
4.4.2. Afinidad florística entre la Guayana colombiana y las regiones Naturales de Colombia.....	121

---

4.4.3. Afinidad florística entre las localidades donde aflora el escudo Guayanés en Colombia.....	123
4.5. Discusión .....	126
4.6. Conclusiones.....	136
5. Conclusiones Generales.....	138
5.1. Principales Contribuciones.....	138
5.2. Implicaciones para la Planificación de la Conservación.....	138
5.3. Las Limitaciones de este Estudio.....	139
6. RECOMENDACIONES.....	141
7. LITERATURA CITADA.....	143
ANEXOS.....	165

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Región Guayanesa en la Amazonia Colombiana. I Peneplanicies Guayanesa, II Mesas de la Formación Araracuara (Fuente Etter 2001).....	22
<b>Figura 2.</b> Mapa de las áreas propuestas de la región de la Guayana Colombiano.....	37
<b>Figura 3.</b> Distribución de la riqueza vegetal en el gradiente altitudinal en la Guayana Colombiana.....	62
<b>Figura 4.</b> Especies Amenazadas presentes en la Guayana colombiana.....	65
<b>Figura 5.</b> Patrones de distribución para las familias presentes en la Guayana colombiana.....	88
<b>Figura 6.</b> Patrones de distribución para los géneros presentes en la Guayana colombiana.....	89
<b>Figura 7.</b> Patrones de distribución de las especies presentes en la Guayana colombiana en categorías de áreas de distribución en Sur América. <b>GU:</b> Escudo Guayanés, <b>AO:</b> Amazonia Occidental, <b>CAM:</b> región Amazónica de Colombia, <b>EB:</b> Escudo de Brasil, <b>A:</b> amplia distribución Neotropical o Pantropical, <b>AP:</b> Andes y Pacífico, de Colombia, Ecuador, Centro América, <b>COR:</b> región de la Orinoquia de Colombia, <b>CAO:</b> Amazonia y Orinoquia colombiana, <b>CAN:</b> Andes o piedemonte colombiano, <b>AC:</b> Amazonia Central, <b>Camp:</b> tres regiones de Colombia, <b>CAP:</b> Amazónica y Pacífico colombiana.....	90
<b>Figura 8.</b> Distribución de las especies de los géneros reportados como endémicos y de centro de distribución en el Escudo Guayanés presentes en Colombia.....	97
<b>Figura 9.</b> Área de Endemismos según la áreas propuesta por Hernández <i>et al.</i> , (1992) en la Guayana colombiana.....	101
<b>Figura 10.</b> Mapa de las Provincias Fitogeográficas del Escudo Guayanés.....	115
<b>Figura 11.</b> Mapa de las Regiones Naturales de Colombia.....	117
<b>Figura 12.</b> Mapa de las localidades de la Región de la Guayana colombiana.....	118
<b>Figura 13.</b> Dendrograma de similitud entre las provincias de la Región Guayanesa y la Guayana colombiana (GCOL), con los elementos de distribución restringida en la región. Provincia Occidental (PGCC), Provincia Oriental (PGOR), Provincia Central (PGC) y la Provincia Pantepui (PGP).....	120
<b>Figura 14.</b> Dendrograma de similitud entre la flora de la Guayana en Colombia y regiones naturales de Colombia, con los elementos de distribución restringida en la región. (AN) Región Andina, (PA) Región Pacífica, (CA) Región Caribe, (OR) Región Orinoquia (AM) Región Amazónica, (INS) Región Insular.....	122
<b>Figura 15.</b> Dendrograma de similitud entre las localidades donde aflora el escudo Guayanés en Colombia, con los elementos de distribución restringida en la región. (GVI) Complejo de cerros y	

---

alrededores Guaviare-Guaviare, (LIN) Serranía La Lindosa Guaviare, (MAC) Al Sur de la serranía y sabanas de La Macarena-Meta, (ARA) Mesas de Araracuara-Amazona/Caquetá, (CHIR) serranía de Chiribiquete-Caquetá, (GUA) Lajas, cerros, serranías y sabanas del Guainía- Guainía, (VAU) Complejo de cerros y alrededores de Mitú-Vaupés, (TAR-YUP) Serranía y cerro de Taraira/ Yupatí- Amazonas/Vaupés y (VICH) Lajas y cerros del Tuparro/Pto. Carreño/Casuarito-Vichada.....	124
<b>Figura 16.</b> Propuesta para la Guayana colombiana y sus unidades fitogeográficos.....	133

## LISTA DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Número de familias, géneros y especies de plantas vasculares para la Guayana colombiana. .....	47
<b>Tabla 2.</b> Familias con el mayor número de especies y géneros con su riqueza ponderada para la Guayana colombiana.....	48
<b>Tabla 3.</b> Géneros con el mayor número de especies y riqueza ponderada para la Guayana colombiana. ....	49
<b>Tabla 4.</b> Distribución de la riqueza de familias, géneros y especies por hábitat para la Guayana colombiana.....	50
<b>Tabla 5.</b> Distribución de la riqueza de familias, géneros y especies por ecosistemas para la Guayana colombiana. BAD (bosques altos densos), BMD (bosques medios densos), BBD (bosques bajos densos) y BBA (bosques bajos abiertos) según el mapa de ecosistemas de Etter (1998).....	53
<b>Tabla 6.</b> Distribución de la riqueza de familias, géneros y especies por forma de crecimiento para la Guayana colombiana.....	59
<b>Tabla 7.</b> Distribución de familias, géneros y especies de plantas vasculares presentes en las regiones naturales de Colombia y los departamentos que forman parte de la Guayana colombiana.....	61
<b>Tabla 8.</b> Distribución de familias, géneros y especies de plantas vasculares presentes en las áreas de manejo especial que forman parte de la Guayana colombiana.....	63
<b>Tabla 9.</b> Distribución de las familias, géneros y especies de plantas vasculares presentes en los afloramientos, serranías y áreas aledañas de la colombiana.....	64
<b>Tabla 10.</b> Número de Taxa en los tres grandes grupos florísticos presentes en los cinco países que conforma la región del Escudo Guayanés.....	78
<b>Tabla 11.</b> Áreas de distribución geográficas de las especies de plantas vasculares presentes en la Guayana colombiana.....	86
<b>Tabla 12.</b> Elementos florísticos de distribución restringida al escudo Guayanés presentes en la Guayana en Colombia.....	91
<b>Tabla 13.</b> Familias con géneros de distribución endémica para la Guayana y presentes en Colombia. Con asterisco (*) los géneros con distribución restringida a Colombia.....	91
<b>Tabla 14.</b> Familias con géneros de centro de distribución en la región biogeográfica de la Guayana pero con una o más especies de más amplia distribución, presentes en Colombia.....	94



---

<b>Tabla 15.</b> Distribución de las especies de los géneros endémicos de la región biogeográfica de la Guayana en las localidades de la Guayana colombiana.....	95
<b>Tabla 16.</b> Número de especies endémicas y especies con distribución restringida en cada una de las áreas de endemismos propuestas por (Hernández & <i>et al.</i> , 1992).....	99
<b>Tabla 17.</b> Niveles de endemismos en la Guayana colombiana respecto a la región biogeográfica de la Guayana.....	105
<b>Tabla 18.</b> Porcentajes de afinidad florística entre las Provincias fitogeográficas de la región Guayana. Provincia Oriental (PGOR), Provincia Central (PGC) y la Provincia Pantepui (PGP), Provincia Occidental (PGCC).....	121
<b>Tabla 19.</b> Porcentajes de afinidad florística entre las regiones Naturales de Colombia. (AN) Región Andina, (PA) Región Caribe, (OR) Región Orinoquia (AM) Región Amazónica.....	125
<b>Tabla 20.</b> Porcentajes de afinidad florística entre las localidades donde aflora el escudo Guayanés en Colombia. (GVI) Complejo de cerros y alrededores Guaviare-Guaviare, (LIN) Serranía La Lindosa Guaviare, (MAC) Al Sur de la serranía y sabanas de La Macarena-Meta, (ARA) Mesas de Araracuara-Amazona/Caquetá, (CHIR) serranía de Chiribiquete-Caquetá, (GUA) Lajas, cerros, serranías y sabanas del Guainía- Guainía, (VAU) Complejo de cerros y alrededores de Mitú-Vaupés, (TAR-YUP) Serranía y cerro de Taraira/ Yupatí-Amazonas/Vaupés y (VICH) Lajas y cerros del Tuparro/Pto. Carreño/Casuarito-Vichada.....	124

## LISTA DE ANEXOS

<b>ANEXO 1.</b> Ecosistema para la región del escudo Guayanés en Colombia basado en el mapa de Ecosistemas de (Etter 1998).....	165
<b>ANEXO 2.</b> Catálogo de la flora de la Guayana Colombiana.....	167
<b>ANEXO 3.</b> Lista de las familias y su Patrón de distribución global.....	168
<b>ANEXO 4.</b> Lista de los géneros presentes en la Guayana colombiana y su patrón de distribución global.....	169
<b>ANEXO 5.</b> Áreas de distribución geográficas de las especies de plantas vasculares presentes en la Guayana colombiana según las categorías Cleef y Duivenvoorden (1994) y este trabajo. .....	173
<b>ANEXO 6.</b> Presencia o ausencia de las especies con distribución restringida de la región Guayana presentes en la Guayana colombiana y en las provincias del escudo Guayanés.....	174
<b>ANEXO 7.</b> Presencia o ausencia de las especies con distribución restringida de la región Guayana presentes en las regiones Naturales de Colombia .....	192
<b>ANEXO 8.</b> Presencia o ausencia de las especies con distribución restringida de la región Guayana presentes en las diferentes localidades donde aflora la Guayana en Colombia.....	197

# 1. PRESENTACIÓN GENERAL DEL ESTUDIO Y PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN

## 1.1. Introducción

Maguire (1979) clasificó la región geográfica del escudo Guayanés como una provincia florística Huber (1988a) y Berry *et al.* (1995a) la elevaron a la categoría de región fitogeográfica con base en criterios geográficos, florísticos y ecológicos. Huber (1994) dividió la región en cuatro provincias e incluyó a las tierras bajas y serranías aisladas del Oriente colombiano en la provincia Guayana Occidental.

En Colombia según Hernández *et al.*, (1992), se le reconoce como la provincia Guayana que abarca parte de los departamentos del Meta con la serranía de la Macarena, el sur del vichada bordeando al norte del río Guaviare, los departamentos del Guaviare, Guainía y Vaupés, al nororiente del departamento del Caquetá y al norte del departamento del Amazonas. Inmerso en esta área se registran ocho áreas de manejo especial como: Parques Naturales (Tuparro, Chiribiquete, Yaigójé-Apaporis, Tinigua, La Macarena y Cahuinari) y las Reservas Naturales (Nukak y Puinawai) estos parques han sido poco explorados, desde el punto de vista biológico, pero se encuentran afectados por los cultivos ilícitos y la presencia de colonos, que han transformado drásticamente la vegetación de la región y han empobrecido su biodiversidad (Armentera *et al.*, 2006).

En los últimos 20 años se ha venido incrementado el conocimiento de la flora de las localidades que conforman la Guayana colombiana, con lo cual se han resaltado particularidades sobre la distribución de taxones en algunos casos con distribución restringida de la región del Escudo Guayanés o con distribución endémica local. Igualmente se han podido reconocer patrones de heterogeneidad espacial de sus ecosistemas debido a leves variaciones en el relieve y en sus componentes topográficos que producen condiciones ecológicas contrastantes, que dan lugar a diferentes hábitats caracterizados por tipos de vegetación de variada fisionomía y composición (Duivenvoorden & Cleef, 1994a; Estrada & Fuertes, 1993; Sánchez, 1996; Cortés *et al.*, 1998; Etter, 2001).

Huber (1988b, 1994) ubicó a Colombia en la provincia Occidental con respecto a sus características ecológicas y geológicas en general, relacionándola con la parte suroccidental de Venezuela y la parte noroccidental de Brasil, pero aún no existen evidencias claras del área que cubre esta región en el país, así como lo reafirman los estudios fitogeográficos realizados por Cortés (1996), Cortés *et al.*

(1998) y Giraldo-Caña (2001a) en la Guayana colombiana, en donde se recomiendan ampliar los análisis en la región incluyendo más áreas y mayor número de taxones. Por esta razón se hace necesario reconocer patrones de distribución de las especies presentes en la zona con base en un patrón florístico, definido por elementos endémicos de la región de la Guayana y definir las áreas de distribución de las mismas así como evidenciar centros de endemismos, que nos permitan redelimitar la región en Colombia.

Para la redefinición de la Guayana colombiana, en primera instancia se construyó una base de datos de los taxones presentes en los escenarios naturales que conforman según Hernández *et al.*, (1992) la provincia de la Guayana en Colombia sobre la cual se ubicaron los taxones para detectar patrones de distribución de la flora y la vegetación; posteriormente esta zona se redelimitó según el patrón de distribución florístico de los elementos restringidos del Escudo Guayanes y por aspectos geológicos conllevando al planteamiento de esta nueva propuesta de la Guayana colombiana sobre esta área se definen todos los aspectos aquí trabajados.

## 1.2. Marco Conceptual

En sentido geográfico según Huber (1994) la región del escudo Guayanés está localizada en la parte Norte de Suramérica y abarca el territorio de seis países: Colombia en su región oriental, Venezuela hacia el centro y sur, Brasil al norte y en gran parte de los territorios de Guyana, Surinam y Guyana Francesa. Es un territorio de montañas y colinas rodeado por planicies. En su basamento aparecen las dos formaciones geológicas más antiguas del norte de América del Sur, con una edad que abarca entre 500 y 1600 millones de años. La primera capa de basamento del continente está compuesta por rocas ígneas mayormente graníticas, y la segunda por sedimentos menos antiguos, principalmente cuarcitas y areniscas, que constituyen la formación Roraima (Etter 2001).

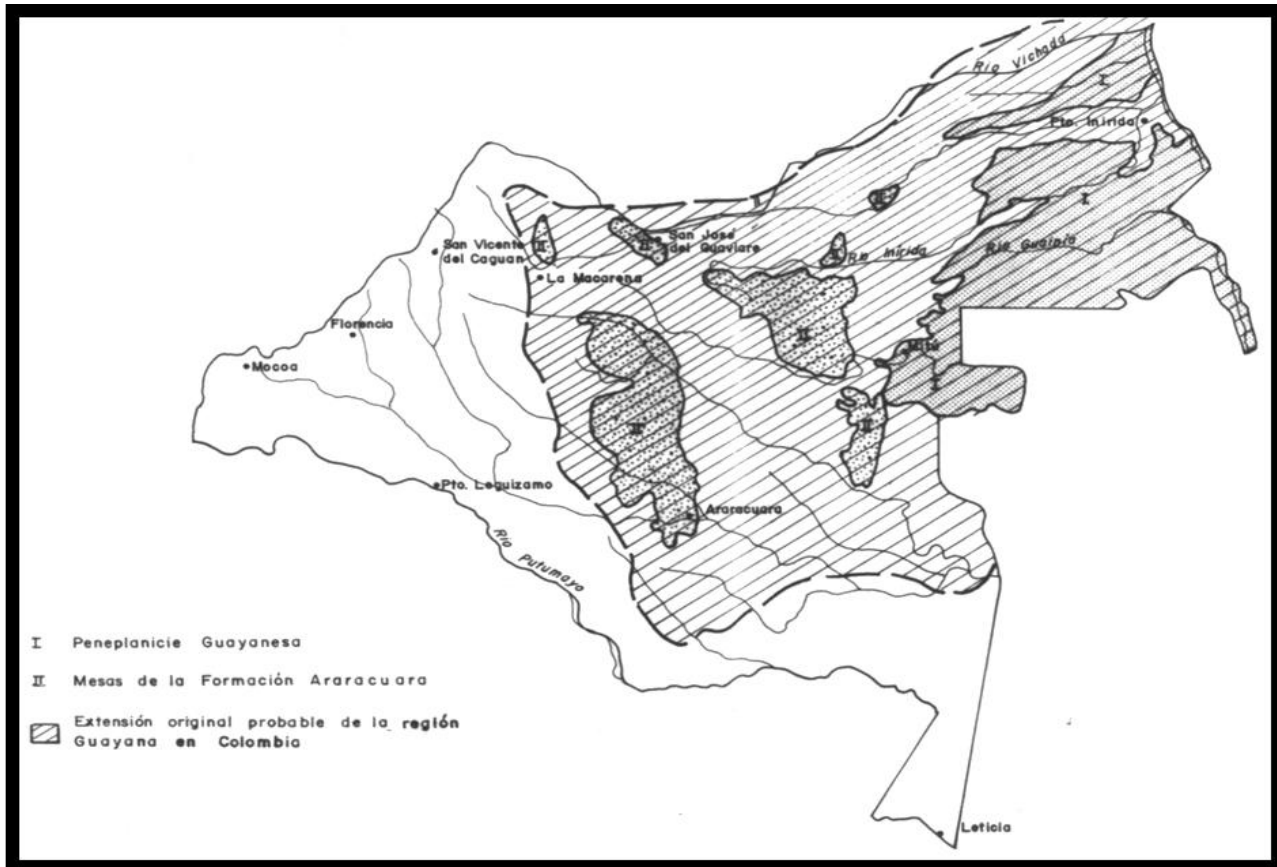
Huber (1994) divide la región de la Guayana provisionalmente en cuatro provincias fitogeográficas: 1. Provincia Guayana Oriental, que abarca las formaciones boscosas y arbustivas de las tierras bajas desde el Oriente de Venezuela hasta la Guyana Francesa; 2. Provincia Guayana Central, que incluye las áreas submontanas y montanas del macizo guayanés en territorio venezolano, brasileño y de las Guianas, principalmente entre los 300 y 1500 m; 3. Provincia Guayana Pantepui, espacialmente incluida en la Guayana Central pero ocupada por los ecosistemas tepuyanos de alta montaña del macizo entre los 1500 y 3000 m. al oeste de Guyana, al sur de Venezuela y al norte de Brasil; y por

último 4. Provincia Guayana Occidental que abarca las tierras bajas y serranías aisladas del Oriente colombiano, del Suroccidente venezolano y Norte brasilero.

La región Guayana se caracteriza por una alta diversidad biológica que incluye entre 10.000 y 15.000 especies de plantas vasculares, 138 géneros con distribución restringida, 26 géneros con centro de distribución en la región y 23 géneros exclusivos de Pantepui (Incluye las áreas por encima de los 1500 hasta los 3000 m de altitud en el Escudo Guayanés) con numerosas especies endémicas (Berry *et al.*, 1995; Funk *et al.*, 2007). Aunque representa un antiguo y al mismo tiempo activo centro de especiación, posee una biota autóctona que ha sido enriquecida por la inmigración de elementos provenientes de los Andes y Amazonia central, mostrando afinidad con estas (Steyermark, 1979a, 1979b, 1982).

En el caso particular de Colombia se reconoce que está constituida por la peneplanicies Guayanesa y las mesas de la formación Araracuara (Etter, 2001) (Figura 1). Hernández *et al.* (1992) definen la región Guayana en Colombia como la provincia biogeográfica de la Guayana que abarca territorio de la región natural de la Amazonia y Orinoquía, a su vez la subdividieron en cinco distritos: 1. Distrito Selva del Norte de Guaviare, 2. Distrito Ariari-Guayabero, 3. Distrito Macarena, 4. Distrito complejo Vaupés y 5. Distrito Yarí-Mirití; dentro de los cuales definieron 12 áreas de endemismos (32) Orinoco; (33) Guainía; (34) Vaupés; (36) Macarena sur; (38) Guaviare; (39) Mesaí-Mirití; (40) Caguan; (45) Cahuarí; (48) Sabanas San José; (49) Sabana Yarí; (50) Serranía de La Lindosa; (51) Chiribiquete.

Para el norte de sur América, en la región que abarca la Guayana y la Amazonia se evidencia un alto nivel de endemismos, por lo tanto, varios autores han definido áreas o centros de endemismo. Haffer (1978, 1985, 1987), Haffer & Cracraft (1985) y Prance (2001) definen tres centros de endemismo, siendo el primero denominado Centro de Guiana conformado por los territorios de sur de Venezuela, por lo países de Surinam, Guyana y Guyana Francesa y por la parte norte de Brasil; el segundo denominado Centro de Imeri, ubicado entre los límites de Colombia, Brasil y Venezuela que incluye las tierras bajas del sur de la Amazonia de Venezuela y Brasil, en la parte alta del río Negro y Vaupés y la porción este del Vaupés y el Guainía y posiblemente al sur-este del Vichada. El tercero denominado Centro de Napo delimitado al sur por el río Amazonas y Marañon al Occidente por los Andes y los límites de los bosques húmedos de las tierras bajas cerca al río Guaviare hacia el centro de Colombia.



**Figura 1.** Región Guayanesa en la Amazonia Colombiana. I Peneplanicies Guayanesa, II Mesas de la Formación Araracuara (Fuente Etter 2001).

En la Guayana colombiana se ha podido establecer una alta biodiversidad. Este concepto se define en el mayor o menor número de especies vegetales y animales que viven en un determinado sitio (Margalef, 1977; Kerr, 1997 y Moreno, 2001). Así que cuando hablamos de que en un lugar determinado encontramos un alto registro de especies, es de esperar que mayor sea su diversidad. Sin embargo, en ecología la diversidad de especies se analiza en tres niveles estrechamente relacionados entre ellos, según (Huber, 1993, Halffter & Moreno, 2005.) se habla de diversidad alfa o taxonómica cuando hace referencia a la diversidad de especies en una determinada comunidad o en un determinado hábitat, esta se expresa en términos de número de especies por hábitat; Diversidad beta o dinámica hace referencia a la tasa o intensidad de cambio en la composición de especies de comunidades dispuestas a lo largo de un gradiente que va de un hábitat o sitio a otro, se tiene en cuenta los cambios en el tiempo y en el espacio de las especies de varias comunidades similares; y diversidad gamma o ecológica cuando se establece la riqueza de especies presentes en un conjunto de sitios o hábitats de una determinada región geográfica, se mide la variabilidad ecológica en una

determinada área geográfica. En la región esto se puede reconocer por la gran variedad de ambientes que se presentan por la diferenciación altitudinales y por la diversidad de ecosistemas que esta presenta.

Por lo tanto, el estudio de la biodiversidad y la conservación según Platnick (1992) es una pregunta biogeográfica que permite determinar dónde deben invertirse los escasos recursos económicos y humanos para minimizar el empobrecimiento biótico. Consecuentemente, el papel de la biogeografía en la conservación está dirigido fundamentalmente a dos aspectos, el primero descriptivo que busca reconocer los patrones de distribución de las especies, identificar áreas de endemismos y la comparación de biotas; y el segundo analítico en el cual se reconocen las homologías espaciales que determinan las relaciones entre las distintas áreas y se determinan áreas prioritarias para la conservación (Crisci 2000).

Uno de los objetivos de los estudios biogeográficos, consiste en el análisis de las áreas de distribución geográfica de los taxones o también de áreas que representen la región total dentro de la cual se distribuye una unidad taxonómica (Cain, 1944). La distribución de un taxón, no puede explicarse por un solo factor, sino por el resultado de diferentes eventos en una combinación particular, de diferente grado y tiempo, como el clima (temperatura y humedad) y características del hábitat entre otros (Crisci *et al.*, 2000). También por eventos, la mayoría históricos (Haffer, 1997, 2008) y Graham (2006, 2010) como los cambios en la distribución de las tierras y del mar debidos a movimientos tectónicos y fluctuaciones del nivel del mar (hipótesis de las placas tectónicas), aislamiento de los bosques húmedos separados por bosques secos, sabanas y otro tipo de vegetación durante los periodos climáticos secos del Terciario y Cuaternario (hipótesis de Refugios). El aislamiento de especies en pequeñas áreas montañosas en la cuenca Amazonica debido a fluctuaciones climáticas (hipótesis de Museo); especiación parapátrica a través de acentuados gradientes ambientales que separaron las poblaciones (hipótesis de gradiente); cambios en la densidad del dosel debido a cambios climáticos (hipótesis de densidad del dosel); efectos de barrera de los ríos amazónicos (hipótesis de ríos); la combinación de efectos de barrera de ríos grandes y cambios de la vegetación en el norte y sur de la amazonia (hipótesis de refugios de ríos). Varias de estas hipótesis pueden ser relevantes para explicar los procesos de especiación y distribución de las especies durante diferentes periodos geológicos. Una de las dificultades que se presentan en la interpretación de la distribución de la flora actual, radica en que muchos de estos eventos geológicos y climáticos se sobreponen Burnham & Graham (1999). Además la devastación de la flora natural impide realizar una adecuada reconstrucción de la vegetación original (Graham, 2010).

Desde un punto de vista descriptivo la distribución de los taxones se representa como una nube de puntos sobre un mapa. Uno de los métodos más precisos para la delimitación del área de distribución de los taxones es el cartográfico, donde se emplea cuadrículas sobre un mapa y se rellenan aquellas cuadrículas donde se encuentran las localidades de una especie (Rapoport, 1975; Morrone, 1996). En general, la delimitación de las áreas es una simplificación de la distribución de los organismos en la naturaleza y usualmente no representan el área real, porque la mayoría de los datos son obtenidos de los museos e información secundaria, esto produce mapas de distribución modelo (Crisci *et al.*, 2000). Otro aspecto importante en los estudios biogeográficos es la identificación de áreas de endemismo. La mayoría de los autores coinciden en que las áreas biogeográficas deben ser definidas en función de las áreas de endemismo.

El primero en aplicar el concepto de endemismo fue De Candolle (1838, citado por Crisci *et al.*, 2000); en su trabajo sobre la distribución de las Asteraceae, reconoció que algunas de las regiones identificadas presentaban elementos únicos. Axelius (1991) reconoció que la ubicación de áreas de endemismo era fundamental para un análisis biogeográfico cladístico, y que si este requisito no se cumplía, los resultados podrían carecer de sentido. Hovenkamp (1997) considera que las áreas de endemismos no deben ser reconocidas como tema central de la biogeografía y cuestiona su existencia en la naturaleza. Sin embargo, su importancia ha sido destacada por otros autores como por ejemplo, Nelson & Platnick (1981) quienes postulan que las preguntas fundamentales de la biogeografía histórica involucran a las áreas de endemismo y las relaciones existentes entre ellas. Por otro lado Henderson (1991) considera que los datos biogeográficos sólo son informativos en la medida en que las áreas escogidas como unidades de estudio sean delimitadas de forma precisa y rigurosa.



### 1.3. Antecedentes de Estudios Florísticos

Las exploraciones botánicas en la región de la Guayana comenzaron en el siglo XVIII (Huber, 1990) y su mayor desarrollo fue entre 1927 y 1967, época durante la cual se desarrollaron varios proyectos con el fin de ampliar el conocimiento de las tierras altas de la Guayana. Las exploraciones botánicas se iniciaron en 1944 a cargo de Julian Steyermark, auspiciada por el Museo de Historia Natural de Chicago, que dio origen a la serie de publicaciones “Contributions to the Flora of Venezuela” (Steyermark & colaboradores 1951-1957, citado por Berry *et al.*, 1995). Posteriormente, lideradas por el Jardín Botánico de Nueva York y coordinadas por Bassett Maguire, se iniciaron exploraciones en Surinam, Guyana y Venezuela, cuyos resultados originaron la serie de publicaciones “The Botany of the Guayana Highland” (Maguire *et al.*, 1953-1984).

En la porción ocupada por Guyana, Surinam y Guyana francesa se han completado en los últimos 20 años los inventarios florísticos que han sido publicados en la guía de plantas “Vascular Plants of Central French Guiana” Parte 1, publicación del New York Botanical Garden (Mori *et al.*, 1997), la serie titulada “Inventaire Taxonomique des Plantes de la Guyana Franceise”, Collection Patrimoines Naturelle, Secretariat de la Faune et de la Flore, publicados por el Muséum National d’Histoire Naturelle Paris desde 1990 –1998, donde cada volumen contiene un catálogo de las especies por familias, realizado por varios especialistas. Para la Guyana se publicó “Preliminary Checklist of the Plants of Kaieteur National Park, Guyana” por el programa de diversidad biológica de la Guianas del Museo Nacional de Historia Natural del Instituto Smithsonian (Kelloff & Funk, 1998). El Centro para el estudio de la Diversidad Biológica de la Universidad de Guyana y del Museo Nacional de Historia Natural del Instituto Smithsonian publicaron “Checklist of the Plants of the Guianas”, (primera edición Boggan *et al.*, 1997; segunda edición Funk *et al.*, 2007). En el caso de Surinam, se han realizado publicaciones desde 1930 a 1950 en “Flora of Surinam” editado por Pulle (1934-1964), posteriormente entre 1950 a 1970 continuaron como Flora of Surinam publicado en la revista Foundation Van Eedenfonds del Royal Tropical Institute, Amsterdam. Para la Guyana se ha venido publicando “Flora of the Guianas” Actualmente editado en el NHN / Naturalis, en los Países Bajos, y publicado por Editorial Kew, Reino Unido, la serie ha estado mostrando la producción constante de fascículos con un promedio de un fascículo por año desde 1985 a la fecha.

Las exploraciones en la Guayana Venezolana se iniciaron en las tierras bajas entre 1754 y 1951; en la región de los tepuyes se realizaron entre 1838 y 1960 (Berry *et al.*, 1995). Entre las contribuciones se encuentran las de Maguire (1970) quien describió la flora de las tierras altas de la Guayana

venezolana. Huber (1988a, 1988c, 1990, 1992, 1993, 2005 y 2006) describió la vegetación de las tierras altas y bajas de la Guayana, la vegetación y la flora de los tepuyes y las características ecológicas y florísticas del macizo del Chimantá. Aymard (1997) realizó un estudio de la diversidad en el interfluvio del Río Negro y Río Orinoco en el sur de Venezuela. Howard *et al.* (2000) realizaron un catálogo de la flora de San Carlos de Río Negro. Riina (1999) y Berry & Riina (2005) identificaron elementos fitogeográficos andinos en la provincia de Pantepui. Berry *et al.* (Eds) (1995b, 2005) publicaron nueve volúmenes de la Flora de la Guayana Venezolana la cual abarca los estados Amazonas, Bolívar y Delta Amacuro.

Las primeras exploraciones botánicas del escudo Guayanés en Colombia fueron realizadas por Humboldt & Bonpland en (1800), desde Venezuela, y por Spruce (1853-54) quien remontó el río Vaupés y el alto río Negro hasta los raudales de Maypures en el Orinoco (Spruce, 1908). Karl von Martius (1820), Richard E. Schultes (1944-1953) exploraron en la Mesa de Araracuara y realizaron estudios de la Amazonia Berry *et al.*, (1995). En la década de los 70 se realizaron exploraciones por H. García-Barriga, A. Fernández-Pérez, J. M. Idrobo. J. Cuatrecasas en la Amazonia (PRO-RADAM, 1979).

En los últimos 20 años se han incrementado los trabajos, sobre la flora de la región de la Guayana colombiana, siendo las décadas de los noventa al dos mil el inicio de los trabajos más detallados. En la región de Araracuara se cuenta con los trabajos de Galeano (1992) elaboró una monografía de las palmas. Cleef & Duivenvoorden (1994) realizaron un análisis fitogeográfico de especies vasculares de la mesa de Araracuara. Duivenvoorden y Cleef (1994) caracterizaron la vegetación sobre substratos de arenas blancas y rocas de la mesa de arenisca en los alrededores de la Pista de Aterrizaje de Araracuara. Martínez & Galeano (1994) realizaron una monografía de la familia Heliconiaceae en Araracuara. Betancurt & Arbeláez (1995) publicaron una nueva especie de *Navia* (Bromeliaceae). Suarez & Galeano (1996) una monografía de la familia Marantaceae. Arbeláez & Callejas (1999) hicieron un catálogo de la flora de la Mesa de Monochoa. Alfonso & Murillo (2000) inventariaron las Pteridophytas en Araracuara. Castro (2002) realizó un inventario de las Solanaceae en Araracuara. Arbeláez & Cleef (2003) realizaron un análisis fitogeográfico de la flora de las mesas de Monochoa. Finalmente Arbeláez & Duivenvoorden (2004) estudiaron los patrones de la vegetación en los afloramientos rocosos en la Amazonia Colombiana.

Para el Caquetá, en la serranía de Chiribiquete, Estrada & Fuertes (1993) identificaron algunos tipos de vegetación en las cimas de la serranía. Galvis (1994) analizó la composición litológica y su origen. Rangel *et al.* (1995a) describieron las comunidades vegetales dominantes en las cima de la serranía Cortés (1996) y Cortés & Franco (1997) realizaron un análisis panbiogeográfico. Cortés *et al.* (1998) publicaron un catálogo de la flora de la Serranía de Chiribiquete. Peñuela & Hildebrand (1999) caracterizaron la vegetación en la estación de Puerto Abeja al sur de la serranía. Arévalo & Betancourt (2004) estudiaron la diversidad de epífitas en cuatro bosques de la zona.

En el departamento del Guainía y el Guaviare entre los primeros trabajos se registran los de Schultes (1944a,b,c,d) quien realizó algunos inventarios generalizados en la zona. Córdoba (1995) caracterizó dos tipos de bosque en la Serranía de Naquén-Guainía. Córdoba & Etter (2001) caracterizaron ecológicamente las Reservas Nacionales de Puinawai-Guainía. Córdoba *et al.* (2001) caracterizaron ecológicamente las Reservas Nacionales de Nukak-Guaviare. Etter & Imamoto (2001) caracterizaron la vegetación asociada a las poblaciones de la palma de chiqui-chiqui, en la región del Río Negro-Guainía. Prieto (2001) y Rudas *et al.* (2002) caracterizaron varios tipos de vegetación en la comunidad La Ceiba. Cárdenas (2007a) aportó información sobre la flora de las Sabanas aledañas de Puerto Inírida. Cárdenas *et al.* (2007c) realizaron una caracterización y tipificación forestal de los ecosistemas en el municipio de Inírida y el corregimiento de Cacahual en el Guainía. López (2005) caracterizó la vegetación en diferentes ambientes en la serranía de la Lindosa. Cárdenas *et al.* (2008) aportaron información sobre la flora de la Serranía de la Lindosa. Garzón (2006) realizó un estudio de la caracterización de la vegetación y los efectos de la perturbación por parte de la comunidad campesina en los alrededores de la Serranía de la Lindosa en el Guaviare.

En el Meta en la Serranía de la Macarena y zonas aledañas se encuentran los trabajos de Alston (1952) quien estudio los helechos. Schultes (1953) divulgó una nueva especie de *Rhytidantherae*. Philipson (1956) publicó una nueva especie, Barbosa (1992b) publicó un listado preliminar de la flora de la estación primatológica de La Macarena en el río Duda. Stevenson *et al.* (2000) elaboraron una guía de frutos de los bosques del Río Duda en La Macarena. Carvajal & Murillo (2007) Analizaron florística y fitogeograficamente el sector nororiental de la sierra de La Macarena. En el Vaupés se cuentan con los trabajos de Useche *et al.* (1996) caracterizaron la vegetación para el departamento. Rodríguez (1998) caracterizó dos tipos de bosques en la serranía de Taraira. Martínez & Galeano (2001) caracterizaron la vegetación en los cerros y bosques del municipio de Mitú. Cano & Stevenson (2009) caracterizaron tres bosques en la reserva de Caparú. Cárdenas *et al.* (2009) identificaron los

principales tipos de vegetación en el resguardo Yaigojé-Apaporis en el municipio de Taraira. Clavijo *et al.* (2009) realizaron un inventario de la flora de la estación Mosiro Itajura-Caparú.

En el caso del Vichada se reconocen los trabajos sobre la caracterización e inventarios florísticos en el Parque Nacional El Tuparro de Vincelli (1981) y Barbosa (1992a). La compilación de la diversidad del parque Rangel *et al.* (1995b). Parra (2006) realizó un inventario de la flora del cerro El Bitá. Córdoba & Etter (2002) y Mendoza (2007) realizaron inventarios y caracterización de la vegetación del parque El Tuparro. Fajardo (2006), Rojas (2006) y Leguizamo (2007) realizaron estudios de la dinámica sucesional y ecología de la dispersión de la vegetación en el cerro Thomas en el parque El Tuparro. Rodríguez (2007) caracterizó dos bosques de galería en la reserva de Bojonawi. Prieto (2009) caracterizó la vegetación de la selva del Matavén. Castro (2010) realizó una aproximación a la flora del Andén orinoquense. Tadri (2011) estudio la vegetación vascular de la reserva natural de Bojonawi. Córdoba (2012) realizó inventarios generales de la flora en la reserva de Bojonawi y en los afloramientos rocosos aledaños, caracterizando los rasgos de la vegetación de estas formaciones.

Entre los trabajos generales en la Guayana colombiana figuran Cortes *et al.* (1998) realizaron un análisis de la afinidad florística de la serranía de Chiribiquete con regiones aledañas. Giraldo-Cañas (2001a) realizó un estudio preliminar de la relaciones fitogeográficas de las sierras y afloramientos rocosos de la Guayana colombiana. Giraldo-Cañas (2003) alude a géneros endémicos del escudo Guayanés y su representatividad en la Guayana colombiana. Carvajal & Murillo (2007) realizaron un análisis florístico y fitogeográfico del sector nororiental de la serranía de la Macarena. Giraldo-Cañas (2008) realizó un listado de la Flora vascular de los afloramientos precámbricos (lajas-inselbergs) de la Amazonia colombiana y áreas adyacentes del Vichada. Estos estudios han permitido ir consolidando el conocimiento de la riqueza, diversidad y las relaciones fitogeográficas de la Guayana colombiana.

#### **1.4. Área de Estudio**

El Macizo guayanés o la región del escudo Guayanés, conocida como Guayanas es una región geográfica ubicada al Noreste de América del Sur. Es considerada una de las zonas más antiguas de la tierra y se extiende desde Guyana, Surinam y la Guayana Francesa, Venezuela y en menor proporción abarca la parte norte de Brasil y el nororiente de Colombia (Maguire 1970, 1979; Huber 1994; Berry *et al.*, 1995). Es una región constituida, desde el punto de vista geológico, por un macizo o escudo antiguo de la era precámbrica, con una cobertura sedimentaria formada por areniscas y cuarcitas muy resistentes a la erosión. Esta cobertura sufrió un levantamiento y plegamiento casi

desde los inicios de la formación de la tierra, lo cual ha originado unas mesetas muy elevadas y de pendientes verticales, denominadas tepuyes, un término de origen indígena (de la lengua pemón) que significa montaña (Huber, 1994; Berry *et al.*, 1995). La región biogeográfica de Guayana según Huber (1994, 1995b) se extiende desde la Guayana francesa hasta la Serranía de Chiribiquete (Colombia) y desde la costa norte de las Guayanas hasta el norte de Brasil. Este autor divide la región en cuatro provincias fitogeográficas (Figura 10): 1. La Provincia de Guayana Oriental, 2. La Provincia de Guayana Central 3. Provincia Guayana Pantepui y 4. Provincia Guayana Occidental.

La Guayana colombiana según Etter (2001), ocupaba un área de más o menos 250.000 km<sup>2</sup>, que debido a prolongados procesos de fracturación, disección y erosión, en la actualidad subsiste un poco menos del área original. Está conformado por peneplanicies, pequeños cerros tabulares y serranías aisladas de baja altitud. Geológicamente está constituida por rocas del Precámbrico tardío, del Paleozoico y del Cenozoico, donde se evidencia, el basamento continental cristalino de granitos, con algunas diabasas y rocas volcánicas riolíticas y areniscas cuarcíticas (Galvis *et al.*, 1979,1994; Botero, 1999).

La región fitogeográfica de la Guayana en Colombia se encuentra inmersa entre las regiones naturales de la Amazonia y Orinoquia. Su presencia se extiende en los departamentos del Vichada, donde se pueden reconocer lajas ignometamórficas que bordean el río Orinoco, en el Guainía donde se observan lajas graníticas, cerros y serranías de areniscas, en Guaviare y Caquetá con mesetas tabulares de areniscas y colinas graníticas, en Vaupés y Amazonas con afloramientos rocosos y mesas de areniscas y en el Meta con las sabanas al sur de la Serranía de la Macarena conformadas por el basamento precámbrico y sus planicies onduladas de rocas sedimentarias que datan del Oligoceno al Plioceno. En este caso las rocas son de origen fluvial o lagunar marino y constan de conglomerados, areniscas y arcillositas (Galvis *et al.*, 1999). Se le conoce como las areniscas de la Angostura en donde la parte superior la constituyen areniscas tubulares y areniscas cuarcíticas con estratificación cruzada, llamadas Formación La Macarena. Sobre esta formación se encuentra la Formación Guayabero conformada por arcillas arenosas rojas y areniscas arcillosas de color rojo. El contacto está expuesto, sobre centenares de metros cuadrados, inmediatamente al oriente de la Angostura. Silva & van der Hammen (1960) determinaron que el material de la parte alta de la Formación de La Macarena vino del SSE, lo cual implica que son depósitos fluviales continentales depositados por ríos que vinieron del escudo de la Guayana.

Los suelos en la región se caracterizan por desarrollarse a partir de sedimentos gruesos de arenas cuarcíticas e inclusiones del material arcilloso del Plio-Pleistoceno. Son suelos profundos de drenaje lento a moderado, con texturas finas a medias de arenas, franco arcillosas o franco limosas. Se pueden reconocer entisoles, inceptisoles y oxisoles (Ibarra *et al.*, 1979; IGAC 1999), sin embargo la mayor parte del sustrato está formado por afloramientos rocosos con incipiente grado de erosión, o bien por la acumulación de arenas blancas cuya profundidad no alcanza más de 5 cm. Los suelos son ácidos pH < 4,5 hasta muy fuertemente ácidos pH 5.1, con bajos contenidos de fósforo (IGAC 1999). Estas características de los suelos demuestran la poca disponibilidad de nutrientes que ha dado lugar al desarrollo de una vegetación característica y muy adaptada a estas condiciones extremas. Estas características de la vegetación sumada a la gran variedad de geoformas y sustratos, ha condicionado una alta heterogeneidad de paisajes.

El clima de la región según el sistema de Thornthwaite es húmedo ó cálido húmedo y ligeramente estacional, La temperaturas oscilan entre máximas de 42°C en Puerto Carreño y mínimas de 27 °C en San José de la Fragua, con temperaturas promedios de 26°C a 41°C respectivamente. La precipitación promedio anual está entre los 1560 mm en Puerto Carreño a 6080 mm en la Chorrera, y valores medios de 2944 mm en Puerto Carreño y 3059 mm en Araracuara. Los promedios de humedad relativa son muy altos oscilando entre los 85 a 87%. El periodo más lluvioso del año está entre abril y octubre, y el periodo más seco va de diciembre a enero en la parte sur en los alrededores de Chiribiquete y Araracuara. En Puerto Carreño se reconoce una época seca de noviembre a marzo y una estación húmeda de abril a noviembre (Duivenvoorden & Lips, 1993; IGAC ,1999; Etter, 2001; IDEAM, 2010). Altitudinalmente va desde los 20 m en las zonas más bajas del andén orinoquense hasta los 929 m en la serranía de Naquén en el Guainía.

Hidrográficamente esta región se divide en tres Megacuencas (IGAC, 1999), Rudas, 2010), 1. Megacuena del Río Amazonas conformado por los ríos: Amazonas, Apaporis, Caquetá, Putumayo y Yarí; 2. Megacuena del Río Negro: con los ríos Guainía y Vaupés; y 3. Megacuena del Río Orinoco: ríos Inírida, Atabapo, Guaviare, Arauca, Meta, Tomo y Vichada.

Entre los ecosistemas que constituye la Guayana colombiana, se reconocen Etter (1998) cinco Biomas que constituyen 19 Ecosistemas (Anexo 1): 1. *Bosques Tropicales de la Amazonia y Orinoquia incluye* (Bosques medios Densos de los planos estructurales arenosos y de planicies arenosas residuales), 2. *Peinobiomas y litobiomas Amazónicos* (Bosques medios densos de Caatingas altas y medias y Bosques bajos abiertos de Caatingas Bajas de cimas de las Serranías

Guayanesas, Sabanas Hiperestacionales y Sabanas de cimas de las Serranías Guayanesas), 3. *Peinobiomias llaneros* (Sabanas de la altillanura arenosa Guayanesa); 4. *Helobiomias de la Amazonia* (Bosques medios y bajos densos de llanuras de inundación de ríos amazónicos (aguas negras)), 5. Transformados (Agricultura de Colonos y Ganadería Intensiva).

Según Rudas (2010) para la Guayana colombiana se pueden reconocer una región fisiográfica denominada Sistema Guayanés, conformada por: a) Región de las Planicies residuales precámbricas, con influencia de aguas mixtas y negras, b) Región de las Planicies estructurales paleozoicas, con influencia de aguas negras, c) Región de las Formaciones graníticas precámbricas (cerros, mesetas y serranías) y d) Región de las Formaciones de areniscas paleozoicas).

Con respecto a estudios puntuales de la vegetación se conocen los siguientes trabajos.

Vincelli (1981) y Barbosa (1992a) diferenciaron diferentes tipos de vegetación en los afloramientos graníticos en el parque El Tuparro-Vichada con bosquecillos de *Attalea* sp., bosques *Hymenolobium petreum-Platycarpum orinocense* y *Tapirira guianensis* y vegetación herbácea dominada por *Vellozia litophilla* con *Anthurium bonplandii* y *Pitcairnia pruinosa*.

Arbeláez (1993) describió seis comunidades de plantas asociadas al substrato en una mesa de arenisca en Monochoa, en la región de Araracuara: 1. Comunidad sobre roca dominada por *Navia garcia-barrigae*; 2. Comunidad sobre islotes de arena dominada por hierbas psamófitas de las familias Eriocaulaceae y Xyridaceae; 3. Comunidad sobre islote de matorral caracterizada por la dominancia de dos especies arbustivas (*Tepuianthus colombianus* y *Clusia opaca*); 4. Comunidad arbustiva sobre arenisca con especies de Apocynaceae, Clusiaceae, Euphorbiaceae, Malpighiaceae, Sapotaceae y Rubiaceae, entre otras; 5. Comunidad de "Bonnetial" donde domina *Bonnetia martiana* y 6. Comunidad de transición, caracterizada por la abundancia de líquenes asociados a *Cuphea kubeorum*, *Lagenocarpus pendulus* y *Mandevilla caurensis*.

Estrada & Fuertes (1993) describieron algunos tipos de vegetación presentes en la parte alta de la serranía de Chiribiquete, definiendo tres comunidades en las sabanas casmófitas, caracterizadas por *Croton scutatus* - *Gongylolepis martiana*, matorrales dominados por *Bonnetia martiana* - *Gongylolepis martiana* y en grietas y sobre la roca desnuda comunidad de *Navia garcia-barrigae*.

Duivenvoorden & Cleef (1994) caracterizaron la vegetación sobre substratos de arenas blancas y rocas de la mesa de arenisca en los alrededores de la Pista de Aterrizaje de Araracuara, donde reconocieron siete tipos de vegetación: 1. Comunidad *Dimorphandra cuprea-Ilex divaricata*, 2. Asociación *Macaireo rufescentis-Bonnetietum martianae*, 3. Asociación *Axonopo schultesii-Schoenocephalietum martiani*, 4. Asociación *Xyrido wurdackii-Paspaleum tilletii*, 5. Asociación *Siphanthero hostmannii-Xyridetum paraensi*, 6. Asociación *Navia garcia-barrigae-Lagenocarpum* y 7. Asociación *Utricularietum neottioidis*.

Rangel *et al.* (1995) describieron diferentes tipos de matorrales presentes en la parte alta de la Sierra de Chiribiquete (500-840 msnm) dominados por *Vellozia fantasmagorica-Bonnetia martiana*, *Bonnetia martiana con Tepuianthus savannensis* y *Licania savannarum* y matorrales-pastizales de *Bonnetia martiana* y varias especies de gramíneas, bosques de *Perissocarpa* sp. y *Swartzia* sp., bosques de *Tachigali* aff. *cavipes* y *Guatteria* sp., bosques de *Swartzia* sp. - *Micrandra* sp., bosques bajos de *Calophyllum brasiliensis* con *Protium* sp., y por último, bosques pantanosos de *Euterpe catinga-Rapatea elongata*.

Córdoba (1995) describió y caracterizó dos tipos de vegetación en la Serranía de Naquén-Guainía, una comunidad a los 730 msnm. (*Bonnetia colombiana - Ternstroemia* aff. *pungens*) y un bosque a 320 msnm. (*Micrandra sprucei - Eperua leucantha*).

Useche *et al.* (1996) caracterizaron la vegetación en el departamento del Vaupés y reconocieron siete tipos de bosques, en paisajes de los lomeríos: 1. *Parkia multijuga*, *Pseudolmedia laevis*, 2. *Goupia glabra* y *Maclobium* sp. En lo paisajes de peneplanicie: 3. *Heterostemon conjugatus*, *Ormosia* sp. 4. *Erismia bicolor*, *Pouteria* sp., 5. *Aldina* sp., *Heterostemon conjugatus*. En los valles aluviales: En las vegas 5. *Ormosia* sp., *Viola cuspidata*; en las llanuras aluviales antiguas 6. *Aldina latifolia*, *Aspidosperma fendleri* y en las terrazas 7. *Calophyllum lucidum*, *Aspidosperma fendleri*.

Peñuela & Hildebrand (1999) realizaron un reconocimiento general de la vegetación en la estación de Puerto Abeja a orillas del río Mesay en el límite sur del Parque de Chiribiquete y distinguieron nueve tipos de vegetación: 1. bosques de rebalse con elementos de las Lecythidaceae, Euphorbiaceae y Chrysobalanaceae; 2. los cananguchales dominados por *Mauritiella aculeata* y *Mauritia flexuosa*, 3. sabanas inundables donde predomina *Lagenocarpus savannensis*; 4. bosques de tierra firme de planicies con Leguminosae, Sapotaceae y Euphorbiaceae; 5. bosques de los coluviones con



Sapotaceae, Apocynaceae y Leguminosae; 6. bosques de *Bonnetia martiana* y *Senefelderopsis chiribiquetensis*; 7. sabanas de mesetas y cerros: *Croton scutatus* y *Gongylolepis martiana*, *Clusia chiribiquitensis* y *Euceraea nitida*, *Pachira coriacea* y *Tepuianthus savannensis*; 8. sabanas sobre suelo rocoso con *Vellozia phantasmagorica* o *Navia Garcia-Barrigae* y por último, 9. bosques de galería sobre los cerros con *Clathrotropis macrocarpa* y *Eschweilera punctata* acompañadas por la palma *Mauritiella aculeata*.

Etter & Córdoba (2001) describieron ocho comunidades en la Reserva Nacional Natural de Puinawai en el Guainía, en bosques de zonas bajas y en colinas graníticas: 1. *Couma macrocarpa* - *Eperua purpurea*, 2. *Eperua purpurea* - *Psychotria officinalis*, 3. *Aldina discolor* - *Pithecellobium claviflorum*, 4. *Ocotea* sp.- *Chrysophyllum sanguinolentum*, 5. *Selaginella* sp.-*Acanthella sprucei*, 6. *Acanthella sprucei*-*Oedematopus duidae*, 7. *Rhynchospora cephalotes* - *Socratea exorrhiza*, y 8. *Myrcia lucida*-*Socratea exorrhiza*. Para la Reserva Nacional Natural Nukak en el Guaviare describen nueve tipos de vegetación en bosques y matorrales de afloramientos rocosos, delimitando las siguientes comunidades: 1. *Maclobium angustifolium* - *Smilax* sp., 2. *Clathrotropis macrocarpa*-*Iryanthera ulei*, 3. *Eschweilera andina*-*Iryanthera ulei*, 4. *Selaginella* sp.-*Iryanthera ulei*, 5. *Bulbostylis* sp.-*Cladonia* sp., 8. *Syngonanthus* sp.- *Xyris* sp., 9. *Vellozia tubiflora*-*Macairea thyrsoiflora*.

Etter & Imamoto (2001) realizaron una caracterización de la vegetación donde crece la palma de Chiqui-chiqui (*Leopoldinia piassaba*) en el departamento del Guainía, definieron cinco tipos de ecosistemas asociados a 1. bosque alto denso de *Eperua purpurea*-*Attalea* sp., 2. bosque medio densos o Caatingas altas amazónicas de *Eperua leucantha*-*Micrandra sprucei*, 3. bosque bajo abierto (Caatinga baja) de *Aspidosperma* sp.-*Mauritia carana*, 4. bosque bajo inundable de aguas negras con *Leopoldinia pulchra*-*Mauritella* sp. y por último, 5. sabana amazónica dominada por *Schoenocephalium martianum*-*Guacamaya superba*.

Rudas *et al.* (2002) caracterizaron los tipos de vegetación en los alrededores de la comunidad de "La Ceiba" en el municipio de Puerto Inírida en el Departamento del Guainía para la vegetación leñosa reconocieron seis tipos de comunidades en bosques medianos a altos naturales: 1. *Manilkara bidentata* subsp. *surinamensis* - *Gustavia augusta*, bosques medianos naturales 2. *Mollia grandiflora* - *Memora schomburgkii*. En bosquitos de baja altura: 3. *Mollia speciosa* - *Burdachia prismatocarpa* var. *prismatocarpa*, matorrales o pequeños bosquitos, naturales 4. *Byrsonima coniophylla* - *Licania wurdackii*, matorrales naturales 5. *Mauritia carana* - *Clusia insignis* bosques altos ligeramente

intervenidos 6. *Protium opacum* - *Dacryodes chimantensis*. Para la vegetación herbácea identificaron seis tipos de comunidades: sabanas arbolada de 1. *Mesosetum loliiforme* - *Licania wurdackii*, sabanas naturales abiertas o arbustivas 2. *Monotrema xyridoides* - *Syngonanthus* cf. *amapensis*, 3. *Paepalanthus dichotomus* - *Xyris cryptantha*, 4. *Abolboda macrostachya* - *Schoenocephalium teretifolium*, sabanas arbustivas de 5. *Panicum granuliferum* - *Ocotea sanariapensis*, sabanas abiertas o arboladas 6. Poaceae sp. - *Miconia aplostachya*.

López (2005) caracterizó la vegetación en la serranía de la Lindosa-Guaviare e identificó bosques de galerías dominados por *Phenakospermum guyanense*, *Syagrus orinocensis*, *Attalea insignis*, *Astrocaryum aculeatum* y *Oenocarpus bataua*; bosques que crecen entre las grietas en los afloramientos rocosos con el predominio de *Clusia grandiflora*, *Clusia mocoensis*, *Oedematopus obovatus*, *Senefelderopsis chiribiquitensis*, *Hevea nitida* y *Protium heptaphyllum*; en las sabanas circundantes con las especies *Rhynchospora barbata*, *Trachypogon plumosus* y *Axonopus fissifolius* fueron las de mayor cobertura, y sobre los afloramientos rocosos se destaca la presencia de *Vellozia tubiflora*, *Diacidia parvifolia*, *Navia acaulis* y *Cassytha filiformis*.

Garzon (2006) identificó varios tipos de vegetación en la Serranía de La Lindosa en el Guaviare, para la vegetación boscosa reconoció 13 comunidades diferentes: 1. *Protium guianensis*-*Virola sebifera*, 2. *Virola elongata* - *Iryanthera juruensis*, 3. *Cedrelinga cateniformis* - *Clathrotropis macrocarpa*, 4. *Protium guianensis* - *Tapirira guianensis*, 5. *Clathrotropis macrocarpa* - *Alchornea triplinervia*, 6. *Protium guianensis* - *Eugenia florida*, 7. *Miconia* sp.- *Xylopia aromatica*, 8. *Clathrotropis macrocarpa* - *Leonia glycyarpa*, 9. *Virola sebifera* - *Rinorea flavescens*, 10. *Himatanthus articulatus*- *Calycophyllum megistocaulum*, 11. *Pseudolmedia laevis* - *Protium guianensis*, 12. *Inga* sp.-*Vismia cayannensis* y 13. *Guatteria duckeana*-*Vismia cayannensis*. Para la vegetación de matorrales seis comunidades 1. *Bellucia grossularioides*-*Tapirira guianensis*, 2. *Vismia cayannensis* - *Croton scutatus*, 3. *Siparuna* cf. *reginae* - *Urera baccifera*, 4. *Senna silvestre* - *Aegiphila* cf. *integrifolia*, 5. *Heliocarpus americanus* - *Cupania americana* y 6. *Cecropia ficifolia* - *Cecropia sciadophylla* y en los pastizales dominados por *Axonopus fissifolius* y *Brachiaria decumbens*.

Mendoza (2007) reconoce para el parque de El Tuparro-Vichada diferentes tipos de vegetación como: bosques de cerros de *Attalea maripa* - *Faramea capillipes* e identificó tres comunidades en sabanas estacionales *Heteropogon contortus* - *Paspalum carinatum*, *Mesosetum lotiforme* - *Bulbostylis* sp. y

*Paspalum pectinatum* - *Bulbostylis* sp., y dos comunidades en sabanas hiperestacionales *Bulbostylis lanata* - *Poaceae* sp. y *Bulbostylis* sp. *Paspalum carinatum*.

Clavijo *et al.* (2009) caracterizaron cuatro tipos de bosques en la estación biológica Mosiro Itajura-Caparú en el Vaupés: 1. bosque inundables dominados por elementos de las familias Chrysobalanaceae, Euphorbiaceae y Lecythidaceae, 2. bosques de terraza dominados por *Oenocarpus bataua* - *Micrandra spruceana*, 3. bosques de colinas donde dominan las familias Moraceae y Leguminosae, 4. bosques de catinga formación de bosque bajos que crecen sobre arenas blancas.

Cárdenas *et al.* (2009) identificaron cinco tipos de vegetación en el resguardo Yaigojé-Apaporis en el municipio de Taraira- Vaupés; 1. bosque de porte bajo y abiertos sobre arenas blancas varillales con especies como: *Aspidosperma spruceanum*, *Compsonera shultesiana*, *Couma catinga*, *Euterpe catinga*; 2. Cananguchales dominados por *Mauritia flexuosa*; 3. bosques inundables del Apaporis *Campsiandra comosa*, *Caryocar pallidum*, *Pachira morae* y *Scleronema micranthum*; 4. bosques de porte Alto densos en paisajes colinados con el predominio *Brosimum utile*, *Caryocar glabrum*, *Clathrotropis macrocarpa*, *Euterpe precatória*; 5. bosque altos densos sobre terrazas con *Anaueria brasiliensis*, *Brosimum utilis*, *Couma macrocarpa*, *Oenocarpus bataua*.

Prieto (2009) caracterizó la vegetación en las Selvas del Matavén en el Vichada y reconoció nueve tipos de vegetación: 1. bosques de cerros rocosos donde predominan *Manicaria saccifera* - *Pouteria* sp., 2. bosques de rebalse *Licania wurdackii* - *Mollia speciosa*. 3. Varillales con *Parinari* sp., *Swartzia schomburgkii*, *Heterostemon mimosoides*, 4. bosque sobre planicies sedimentarias *Manicaria saccifera*, *Ladenbergia amazonensis*, *Caryodendron orinoquense*; 5. bosque sobre planicies arenosas *Parinari* sp., *Protium* sp., *Qualea paraensis*. 6. Sabanas en planicies arenosas dominadas por *Poaceae* y *Cyperaceae*. 7. En las sabanas arbustivas elementos como *Byrsonima* sp., *Ternstroemia* sp., 8. En las sabanas herbáceas con *Axonopus schultessi* y *Paepalanthus* sp. y 9. En los bosques de borde de caño con *Gutteria* sp., *Qualea* sp., y *Caraipa* sp.

Córdoba *et al.*, (2013) caracterizaron tres tipos de sabanas en el andén orinoquense en la reserva natural privada La Pedregosa Puerto Carreño Vichada, en sabana alta *Trachypogon vestitus*-*Chamaecrista viscosa*, sabana baja *Paspalum lanciflorum*-*Rhynchospora globosa*, y sabana de transición ecotono con los morichales *Axonopus pennellii*-*Lycopodiella cernua*.

Según el SINAP (2008) sistema Nacional de áreas protegidas para la región de la Guayana colombiana se reconocen seis áreas de manejo especial las Reservas Naturales de Puinawai y Nukak, los Parques Nacionales del Tuparro, Chiribiquete, Yaigojé Apaporis y Cahuinarí (Figura 2). En ellos afloran grandes extensiones del basamento granítico que se encuentran en los diferentes paisajes presentes en la zona, compuestos por una vegetación variada como bosques bajos denominados "varillales", los bosques altos, las sabanas de arenas blancas, cerros tabulares, las lajas, caños y ríos con vegetación litófila arbustiva (IGAC, 1999).

La región de la Guayana colombiana se ha delimitado por sus características ecológicas, geológicas y biogeográficas: en primera instancia Hernández *et al.* (1992) la definieron como la Provincia biogeográfica de la Guayana y la subdividen en cinco distritos: D. Selvas de norte del Guaviare, D. Ariari-Gayabero, D. Macarena, D. Complejo Vaupés y D. Yará-Mirití en general se extiende desde la parte sur de los departamentos del Vichada y el Meta, incluyendo la serranía de la Macarena, con una gran extensión del piedemonte llanero, conteniendo los departamentos del Guainía, Guaviare y Vaupés y la parte nororiental del Caquetá y norte del departamento del Amazonas. Huber (1994) la ubica dentro de la Provincia Occidental de la gran región fitogeográfica del escudo Guayanés solo incluye territorio al oriente de los departamentos del Guainía y Vaupés. Etter (2001) replantea los límites teniendo en cuenta características ecológicas y geológicas más o menos constituido por la misma extensión y departamentos propuesto por Hernández, pero elimina las áreas del piedemonte llanero rodeando la serranía de la Macarena, incluye los cerros y serranías como Chiribiquete, La Lindosa, Taraira, Naquén, Caranacoa, Monochoa, Macarena entre otras. Rudas (2010) la delimita teniendo en cuenta las características geológicas y ecológicas reconociendo afloramientos que bordean el Río Orinoco, el sur del Vichada con las selvas del Matavén, los departamentos del Guainía y el Vaupés, el oriente del Guaviare incluyendo la Reserva Natural de Nukak y al sur oriente de Caquetá con la Serranía de Chiribiquete y el norte del departamento del Amazonas con las mesetas de Aracuara y Monochoa. Recientemente Romero *et al.* (2004), Castro (2010) y Córdoba (2012), hacen referencia a la franja de las lajas del andén orinoquense y parte de las planicies que los circundan (Figura 2).

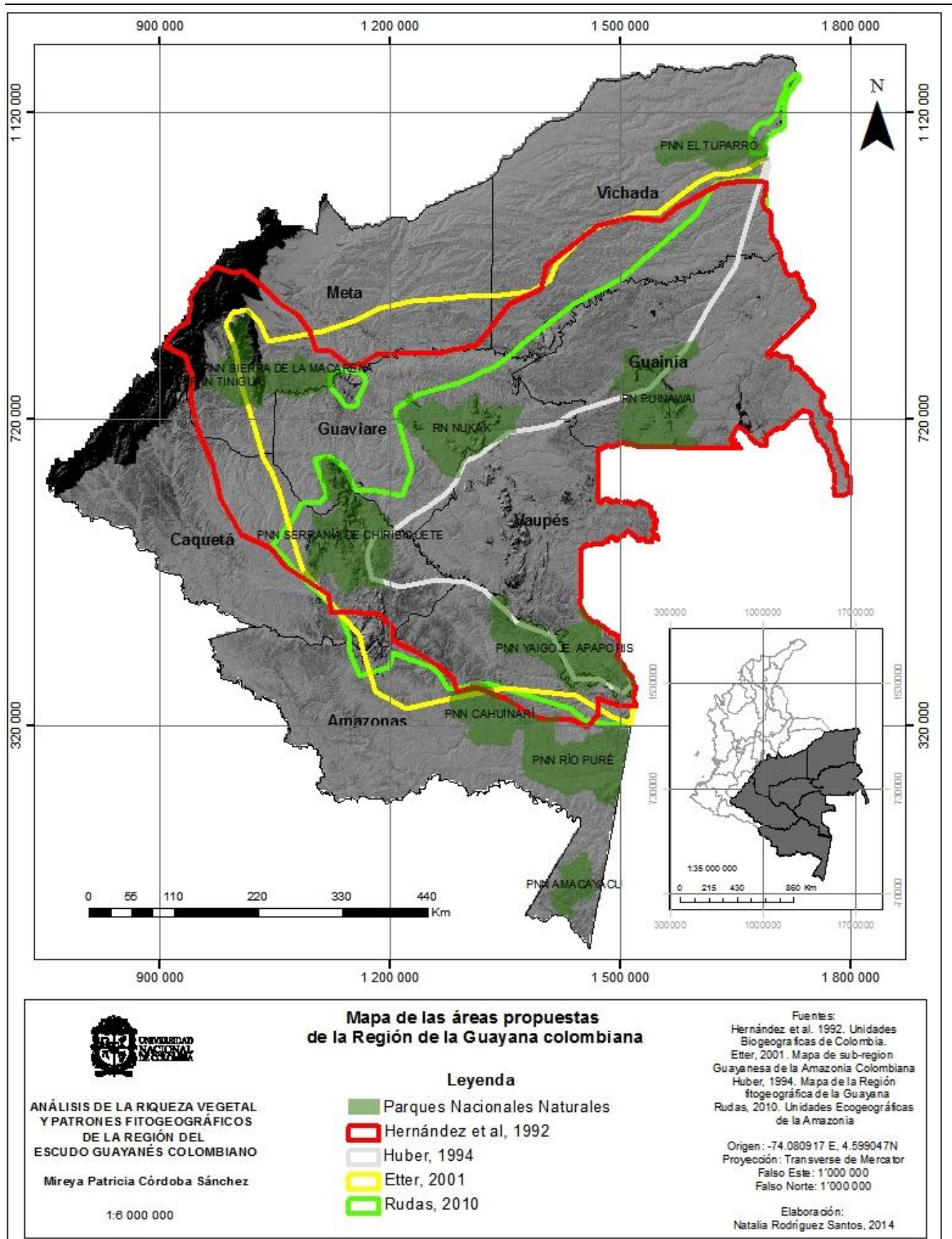


Figura 2. Mapa de las áreas propuestas de la región de la Guayana Colombiano.

### 1.5. Planteamiento del Problema

La región de la Guayana ubicada al norte de sur América es una vasta zona que incluye territorios ondulado conformado por rocas sedimentarias del terciario, y en la parte noreste por afloramientos del escudo Guayanés Huber (1994), igualmente en estas áreas se reconocen la presencia de depósitos eólicos de arenas blancas que en Colombia se registran en vecindades de La Chorrera y Araracuara, que igualmente alcanzan espesores considerables en el departamento del Guainía y en gran parte de los sectores adyacentes de Brasil y Venezuela, que corresponden al basamento precámbrico de la Guayana (Huguett *et al.*, 1979).

Particularmente en Colombia, está presente en la parte Oriental y Suroriental conformados por cerros tabulares aislados y la vegetación circundante como los que se encuentran en la reserva Nacional de Nukak-/Guaviare (Cárdenas & Politis, 2000; Córdoba *et al.*, 2001), en la serranía de Chiribiquete-Caquetá (Estrada & Fuertes, 1993; Cortés *et al.*, 1998), en los afloramientos rocoso en domo o lajas y sabanas arenosas, registradas en el departamentos del Guainía y en la reserva Nacional de Puinawai (Córdoba, 1995; Córdoba & Etter, 2001; Cárdenas, 2007; Rudas 2010). En los cerros, y serranías de areniscas en el Vaupés (Rodríguez, 1998; Martínez & Galeano, 2001; López 2006; Clavijo *et al.*, 2011) y en el Andén Orinoquense en el Vichada con las lajas graníticos ígneo-metamórficas (Córdoba & Etter, 2002; Romero *et al.*, 2004; Castro, 2010; Córdoba & Tadri, 2014).

Por su antigüedad presenta una larga historia geológica que se expresan en una diversidad de paisajes que han determinado en la región un alto nivel de endemismos en su flora (Huber, 1994; Berry *et al.*, 1995a; Sastre, 1995; Córdoba, 1995; Cortés, 1996; Cortés *et al.*, 1998; Giraldo-Cañas 2001b, 2003, 2004; Berry & Riina 2005; Parra 2005; Fernández-Alonso & Arbeláez 2008; Delascio & Nozawa, 2010), razones que han servido como argumento inicial para considerarla como una región fitogeográfica. La Guayana en Colombia, aparte de presentar características geológicas que la relacionan con el escudo Guayanés, como la presencia de cerros y serranías de limitada altitud, así como el registro de algunos elementos fitogeográficos de la región (Giraldo-Cañas, 2004), permiten suponer que aunque deben presentarse variaciones en los patrones de riqueza, un proceso de diferenciación fuerte quizá no se haya presentado, esto requiere de una comprobación que sumado a la falta de un conocimiento consolidado de la flora local no ha permitido definir y delimitar claramente la Guayana en colombiana.

Es por esto que el propósito de este estudio es redelimitar la Guayana colombiana con base en la riqueza de la flora local y reconocer patrones fitogeográficos, así como reconocer áreas con concentración de endemismos, esto con miras a redefinir la misma dentro de la región biogeográfica del escudo Guayanés según el contexto de Huber (1994).

## **1.6. Preguntas**

- ¿Es factible diferenciar un patrón fitogeográfico que sirva como argumento para la redefinición de la Provincia Guayana Occidental según Huber (1994) en Colombia?
- ¿Existen diferencias o afinidades florísticas suficientes y contundentes entre la Guayana colombiana y las provincias de la Región Guayana?
- ¿cuál es el grado de afinidad florística entre la Guayana Colombiana y las regiones naturales de Colombia? ¿Es de esperar una mayor semejanza florística con áreas geográficas contiguas (Amazonia, Orinoquia)?

## **1.7. Objetivos**

### **1.7.1. Objetivo general:**

- Identificar y definir la representación de la Región fitogeográfica de la Guayana colombiana a partir del análisis de su flora vascular.

### **1.7.2. Objetivos específicos:**

- Identificar y establecer la riqueza vegetal y los patrones de distribución geográfica de diversos grupos taxonómicos vegetales de la Guayana colombiana.
- Establecer las afinidades florísticas de la Guayana colombiana con respecto a las provincias del escudo Guayanés y las regiones naturales de Colombia a partir de algunos grupos taxonómicos vegetales e identificar áreas de endemismos locales.
- Redefinir los límites de la Guayana colombiana según la provincia Guayana Occidental propuesta por Huber (1994).

Para lograr los objetivos planteados se desarrollaron tres capítulos: En el primero se describe la riqueza florística presente en la Guayana colombiana, teniendo en cuenta su riqueza taxonómica, según el hábitat, ecosistemas, formas de crecimiento, distribución político administrativa (regiones

naturales y departamentos, gradiente altitudinal, en áreas de manejo especial y en los cerros, serranías y áreas aledañas de la Guayana colombiana). También se identifica la presencia de especies amenazadas y se indican las novedades corológicas. En el segundo capítulo, se realiza un análisis del patrón fitogeográfico a nivel de familias, géneros y especies y se identifican los elementos fitogeográficos endémicos de la región del Escudo Guayanés presentes en Colombia, y su distribución en los cerros, serranías y áreas aledañas de la Guayana colombiana, así mismo se identifica la presencia de elementos de distribución restringida o endémicos para Colombia, con el fin de reconocer áreas de endemismo. Por último en el tercer capítulo, se realiza un análisis de las afinidades florísticas respecto a las provincias fitogeográficas del escudo Guayanés, las regiones naturales de Colombia y entre las localidades donde aflora el escudo Guayanés en Colombia. Esto con el objetivo de reconocer las afinidades florísticas entre las mismas para delimitar y redefinir la posición de la Guayana colombiana en el contexto de Guayana según Huber (1994). El área que se tiene en cuenta para todos los análisis en todo el documento es la propuesta de este trabajo de 126.460,63 Km<sup>2</sup>.



## 2. LA RIQUEZA VEGETAL DE LA GUAYANA COLOMBIANA.

### 2.1. Resumen

Con el propósito de documentar y definir la representación florística de la región del escudo Guayanés en Colombia, se presenta un análisis de la riqueza de la flora vascular de la Guayana colombiana, desde el punto de vista taxonómico (familias, géneros y especies); por hábitat, ecosistemas, formas de crecimiento y distribución político administrativa (regiones naturales y departamentos, gradiente altitudinal, riqueza en áreas de manejo especial y en las áreas aledañas de la Guayana colombiana). Se construyó una base de datos de los inventarios realizados por el autor en la zona y se complementaron con la consulta de las base de datos de otro estudios realizados en la región depositados en los herbarios nacionales e internacionales.

La Guayana colombiana presenta un total 3818 especies distribuidas en 1044 géneros y 187 familias. Las familias más ricas en especies y géneros fueron Rubiaceae con (269 especies / 65 géneros), Melastomataceae (224/34), Fabaceae (161/49), Poaceae (131/50), Mimosaceae (122/17). Los géneros más diversificados fueron: *Miconia* (69 especies), *Inga* (61), *Psychotria* (53), *Philodendrum* (45) y *Licania* (33). Con respecto a los tipos de hábitat, los bosques presentaron la mayor riqueza con 2076 especies seguidos por la vegetación saxícola con (1153). Entre los ecosistemas los bosques medios y bajos densos de llanuras de inundación de ríos amazónicos (aguas negras) con 1277 especies y las Sabanas de cimas de las Serranías Guayanesas (1018). Según las formas de crecimiento los árboles fueron los más predominantes con (1604 especies), seguidos por las hierbas con (1134) y los arbustos con (501). La riqueza según su distribución arrojó que los departamentos con el mayor número de especies fueron Vaupés (1553) y Guainía (1295). Según las localidades donde aflora la Guayana, el mayor número de especies se observó en la unidad conformada por las Lajas, cerros, serranías y sabanas del Guainía con 1520 especies, seguida por las Mesas de Araracuara (1467), Complejo de cerros Vaupés/Mitú (1343), Serranía de Chiribiquete (1210), Afloramientos y lajas del Vichada (996), Sur de la Serranía y sabanas de La Macarena (975), Serranía de La Lindosa (782), Serranía de Taraira/Yupatí (726) y los cerros y serranías en el Guaviare (271). Como novedades corológicas se registraron dos géneros y 80 especies por primera vez para Colombia con cuatro especies nuevas para la ciencia.

## 2.2. Introducción

La región del escudo Guayanés se encuentra localizada en el norte de Suramérica y se extiende desde la Guayana Francesa, Surinam, Guyana el centro de Venezuela y el norte de Brasil, hasta el sur oriente colombiano (Huber, 1945, Berry *et al.*, 1995). Es un territorio conformado por las dos formaciones geológicas más antiguas del norte de Suramérica con una edad entre 500 y 1.600 millones de años. La primera formación corresponde al basamento del continente que está compuesto por rocas ígneas graníticas. La segunda está conformada por capas de sedimentos más antiguos, principalmente areniscas que se encuentran sobre el basamento conocidas como *Formación Roraima* (Huber, 1994; Berry *et al.*, 1995a; Etter 2001).

En Colombia se encuentra ubicada en el sur oriente del país, inmersa entre las regiones naturales de la Amazonia y Orinoquia, en los departamentos de Amazonas, Caquetá, Meta, Guainía, Guaviare, Vichada, Vaupés. En su territorio se han podido reconocer patrones de heterogeneidad espacial de sus ecosistemas debido a leves variaciones en el relieve y a las condiciones limitantes de sus componentes topográficos como suelos pobres en nutrientes y estrés hídrico. Estos han generado condiciones ecológicas contrastantes, que dan lugar a diferentes hábitats caracterizados por tipos de vegetación de variada fisionomía y composición (Etter, 2001), muy interesantes en cuanto a su composición florística, ya que se pueden registrar un gran número de elementos muy bien adaptados a sus condiciones y reconociéndose un gran número de endemismos propios de estos ambientes (Fuentes, 1992; Sastre, 1995; Betancurt & Arbeláez, 1995; Murillo, 1997; Arbeláez & Callejas, 1999; Giraldo-Cañas, 1998, 1999a, 1999b, 2001b; Parra, 2005; Fernández-Alonso & Arbeláez. 2008).

En los últimos veinte años se ha venido incrementado el conocimiento de la flora local con las contribuciones de Estrada & Fuentes (1993), Córdoba (1995), Cortés & Franco (1997), Cortés *et al.* (1998), Arbeláez & Callejas (1999), Etter & Córdoba (2001), Córdoba *et al.* (2001a), Arbeláez & Cleef, (2003), Arbeláez & Duivenvoorden, (2004), Martínez & Galeano (2001), Giraldo-Cañas (2001a, 2004), López (2006), Carvajal & Murillo (2007), Cárdenas (2007c, 2008), Castro (2010), Córdoba (2012), estos trabajos, han contribuido al conocimiento de la flora local, exaltando la distribución de taxones en algunos casos propios de la región de la Guayana y elementos con distribución restringida en el país. Esta región en Colombia actualmente se encuentra muy alterada por la implementación de actividades antrópicas como los cultivos ilícitos, minería y la presencia de colonos, que han venido transformado drásticamente la vegetación (Armentera *et al.*, 2006) conllevando a la pérdida de biodiversidad.

El presente capítulo busca consolidar los conocimientos de la flora vascular para la región de la Guayana colombiana, y su representatividad con las diferentes condiciones ecológicas, con miras a comprender los patrones de distribución de la diversidad en la región. Como un insumo para el fortalecimiento del inventario nacional.

### 2.3. Metodología

La elaboración del listado de especies, se basó en las colecciones de la flora vascular, en los inventarios realizados entre 1992 y 2011 con la participación del autor en cuatro proyectos. El primero en la Serranía de Naquén-Guainía, el segundo realizado en tres áreas de manejo especial con influencia del escudo Guayanés en Colombia (Reservas Nacionales Naturales de Puinawai-Guainía y Nukak-Guaviare, y en el Parque Nacional Natural El Tuparro-Vichada). El tercero en los alrededores del Atabapo-Guainía y el cuarto en la reserva de la sociedad civil Bojonawi y afloramientos aledaños hasta Casuarito-Vichada. Así mismo, por la asesoría de las tesis de los estudiantes Fajardo (2006), Rojas (2006) y Leguizamo (2007) de pregrado de la Universidad Nacional de Colombia realizados en el cerro Thomas-Vichada y con Rodríguez (2007) y Tadri (2011) de la Universidad Javeriana en la reserva natural Bojonawi-Vichada; así como en la revisión de la literatura pertinente (Galeano, 1992; Martínez & Galeano, 1994; Sastre, 1995; Suarez & Galeano, 1996; Murillo, 1997; Rodríguez, 1998; Cortés, 1997 Cortés *et al.*, 1998; Arbeláez, 1999; Arbeláez & Cleef, 2003; Betancur, 2001; Prieto, 2000, 2001, 2009; Castro, 2002; López, 2005; Parra, 2005, 2006; Garzón, 2006; Carvajal & Murillo, 2007; Cárdenas, 2007a; Fernández-Alonso 2008; Cárdenas 2008). También se consultaron las bases de datos de los herbarios COAH (parcial), COL, HUA, HPUJ, JAUM, MEDEL, LLANOS, FBM, MO, NY, VEN, TFAV, US, U, de las cuales sólo se manejaron los registros que se encontraron identificados hasta el nivel de especie.

Los ejemplares recolectados en las expediciones se determinaron con el apoyo de especialistas, la consulta de floras locales y de los herbarios Amazónico Colombiano (COAH), el Herbario Nacional Colombiano (COL), Herbario Federico Meden Bogotá del Instituto Humboldt (FMB), Herbario Nacional Venezolano (VEN), el Missouri Botanical Garden (MO) y el Herbario Nacional Americano (US). Las colecciones realizadas se encuentran depositadas bajo las numeraciones de M. Córdoba, R. Cortés, A. Etter, F. Fajardo, M. Imamoto, C. Leguizamo, M. Quiceno, D. Rodríguez, O. Rojas, G. Tadri, en los herbarios COAH, COL, HPUJ, FMB, CUVC, MO.

Con las listas de los diferentes trabajos y las bases de datos de los herbarios se construyó una base de datos unificada en una hoja de cálculo Microsoft Excel 2007, con 20.000 registros, cuya información se estandarizó y almacenó de la siguiente manera: Colector, número de colector, información geográfica (latitud y longitud, altitud, País, Departamento, Municipio, Localidad), información taxonómica (división, clase, subclase, familia, autor de la familia, género, autor del género, especie, autor de la especie, subespecie, variedad) y aspectos ecológicos (hábito, hábitat, ecosistema). Se definió el estado de Conservación de las especies (Categoría de Amenaza, Introducidas, Cultivadas, Invasoras, Nuevos registros y Endemismos). Posteriormente los listados se depuraron y actualizaron en cuanto a los nombres científicos, las sinonimias y su distribución en la región, consultando la base de datos de [www.mobot.org](http://www.mobot.org) W3 Tropicos del Missouri Botanical Garden, The plant list (<http://www.theplantlist.org/>) y con la colaboración de especialistas.

Para establecer las altitudes, los taxones se proyectaron sobre la cartografía básica de IGAC (2000) escala 1:100.000 (ríos, municipios, departamentos). Se utilizó el DEM Aster GDEM resolución 30 m. Para definir la riqueza de especies en los Parque Nacionales Naturales se utilizó el mapa PNN (2010) escala 1: 100.000. Para la estimación de la riqueza por ecosistemas se trabajó con el mapa de ecosistemas para Colombia de Etter (1998) y los registros de distribución de la base de datos elaborada para este proyecto con la aplicación del programa ARCGIS 9.3. La riqueza para familias, géneros y especies en las Pteridofitas, Gimnospermas y Angiospermas para los diferentes países que conforma la región Guayana siguen a Berry *et al.* (1995a) para Venezuela, Boggan *et al.* (1997) y Funk *et al.* (2007) para las Guianas (Guyana, Surinam y Guayana Francesa).

Para la elaboración del Catálogo de la flora Vasculare de la Guayana colombiana, se presentó el listado de las especies obtenidas en la base de datos, las cuales fueron agrupadas siguiendo el sistema de clasificación de Cronquist (1988) y el manejo realizado en los checklist Boggan *et al.* (1997) para la flora de las Guianas, Berry *et al.* (1995b) la Flora de la Guayana Venezolana y Funk *et al.* (2007) para las Guianas y Venezuela, agrupando las especie en las divisiones Lycophyta, Pterophyta, Coniferophyta, Cycadophyta Gnetophyta, y Anthophyta, a su vez las familias están ordenadas alfabéticamente dentro de cada grupo, al igual que los géneros y las especies dentro de cada familia. Los nombres de los autores se revisaron consultando la base de datos de [www.mobot.org](http://www.mobot.org) W3 Tropicos del Missouri Botanical Garden.

El formato del catálogo incluye división, familia y autor, género y autor, especie y autor, el hábito (árbol, arbusto, sufrútice, palmoides, trepadora leñosa, trepadora herbácea, hierba terrestre, hierba saprófita, hierba rupícola, hierba acuática, epífita o hemiepífita, parásita o Hemiparásita, helecho arborescente). Para definir el hábito ó formas de crecimiento, se tuvo como base la terminología propuesta por Moreno (1984), Heywood (1985) y Hokche *et al.* (2008). Se incluye el hábitat según la terminología propuesta por FAO (1966), Etter (1985), Huber & Alarcón (1988b), Marnr (1993), IGAC (1999), García *et al.* (2003) y Gröger & Huber (2007): (bosques, varillal, arbustales, sabana, vegetación saxícola, cananguchal o morichal, humedal, hábitats perturbados). Para su distribución se indica un solo registro que reporte su distribución en Colombia (departamento, municipio y localidad), el colector y su número de colección, adicionalmente se identificó el estado de conservación con las categorías de Amenaza, En Peligro (EN), Vulnerable (VU), Casi Amenazada (NT), Preocupación Menor (LC), Datos Insuficientes (DD); y se identifica si son especies Introducidas, Naticas, Cultivadas, Invasoras, nuevos registros o elementos endémicos.

Para establecer las categorías de amenaza, se revisaron los listados de los libros rojos del IAvH para Colombia. Calderón *et al.* (2002) de las familias Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae, Lecythydaceae, Galeano *et al.* (2005b) para las Zamias, Galeano & Bernal (2005) para las Palmas, Betancur & García, (2006) en las bromélias, Fernández-Alonso & Rivera-Díaz (2006) en las Labiadas, Hernández & García (2006) para las Pasifloras, Calderón (2007) para las orquídeas, Cogollo *et al.* (2007a) en las Miristicáceas, Cogollo *et al.* (2007b) en las Podocarpáceas, Cárdenas & Salinas (2007b) para las especies maderables, según las categoría de la IUCN. Para la identificación de especies invasoras se tuvo en cuenta a Cárdenas *et al.* (2010) y Córdoba *et al.* (2011). Para identificar las especies introducidas, cultivadas y naturalizadas se examinó Hokche *et al.* (2008) y Funk *et al.* (2007). Para la identificación de especies endémicas o nuevos registros para el país se tomaron en cuenta las contribuciones de las floras de varios países como Brako & Zarucchi (1993) para Perú, la flora de la Guayana Venezolana (Berry *et al.*, 1995a), Boggan *et al.* (1997) para las Guianas, Jørgensen & León-Yáñez. (1999) para Ecuador, Hokche *et al.* (2008) para Venezuela, Forzza *et al.* (2010) para Brasil.

**Terminología utilizada para el hábito:** (Moreno, 1984 y Heywood, 1985): **Árbol:** planta perenne de más de 5 metros de alto, con un único tronco leñoso y ramificado formando una copa y con ninguna rama en la base. **Arbolito:** árbol que alcanza su madurez vegetativa con una altura máxima de 10 metros. **Arbusto:** planta perenne leñosa, ramificada desde la base, con una altura no mayor a 5 metros. **Hierba:** planta que no presenta tejido leñoso persistente. Se pueden reconocer según el

sustrato donde crece. *Hierba terrestre*: planta de consistencia herbácea que crecen sobre el suelo directamente. *Hierba saprófita*: planta que no puede vivir por sí misma, y necesita materia orgánica residual para subsistir. *Hierba acuática*: planta de consistencia herbácea que crece en el agua. *Hierba rupícola*: plantas de consistencia herbácea que crece sobre la roca directamente. **Sufrútice**: planta con la base del tallo persistente y leñoso. **Epífita**: plantas que crece sobre otras sin obtener de ellas su alimento. **Hemiepífita**: planta que crece desde el dosel hacia el suelo. **Parásita**: plantas que obtienen su alimento de otra planta viva a la que se encuentra unida. **Hemiparásita**: planta que aunque puede vivir independientemente, es más vigorosa si establece una relación parasitaria con otras plantas. **Trepadora**: plantas que se encarama a un soporte con la ayuda de ganchos, ventosas, espinas o zarcillos. Se pueden diferenciar dos tipos según la consistencia del tallo. *Trepadora leñosa*: aquella con tallo lignificado. *Trepadora herbácea*: aquella con el tallo de consistencia herbácea. **Palmoides**: Nombre común de las plantas de la familia de las Arecaceae, las cuales pueden ser árbol, arbustos, herbácea o trepadora leñosa con tallo simple, ramificado o acaule y sus hojas dispuestas hacia el ápice formando un penacho. **Helecho arborescente**: planta vascular sin semillas, cuya característica importante son sus hojas grandes pinnadas y con perfloración circinada se reconocen los *helechos arborescentes* con aspecto arbóreo.

**Terminología utilizada para el hábitat**: **Bosque**: comunidad vegetal dominada por elementos típicamente arbóreos, los cuales forman por lo menos un estrato de copa (dosel) más o menos continuo, generalmente de más de 10 m de altura (Huber & Alarcón, 1988). Se puede diferenciar en: bosque inundable, bosque de tierra firme, bosque de rebalse, bosque de galería y bosque secundario. **Varillal**: comunidad dominada por árboles de porte bajo máximo de 15 m de alto y DAP menos de 10 cm que crece sobre suelos de arenas blancas (García *et al.*, 2003). **Matorral o Arbustal**: comunidad vegetal dominada por elementos leñosos y/o suculentos, ramificados desde la base, de menos de 5 m de altura y con dosel irregular Marnr (1993). También definida por Etter (1985) como una vegetación de tipo achaparrado, caracterizada por un estrato arbustivo (2-4m) poco denso y de carácter algo xerofítico, acompañado por un estrato herbáceo poco denso. **Sabana**: comunidad vegetal constituida principalmente por plantas herbáceas, las cuales forman un estrato ecológicamente dominante a pesar de la eventual presencia de elementos arbóreos y/o arbustivos (sabana arbolada, sabana inundable, sabana húmeda, sabana seca y sabana de arenas blancas) (IGAC, 1999). **Vegetación saxícola**: plantas que crece sobre la roca desnuda que se define según su estado de sucesión Gröger & Huber (2007) como el término que corresponde a la "vegetación litofítica". **Cananguchal o Morichal**: comunidad caracterizada por la dominancia de *Mauritia flexuosa*,

con alturas hasta de 18 m, que ocupa las depresiones, márgenes de cursos de agua y áreas inundables. Se conocen como morichales en la Orinoquia y cananguchal en la Amazonia (IGAC, 1999). **Humedal:** área inundada por la acumulación de agua permanente o estacional, en donde predomina plantas macrófitas (IGAC, 1999). **Hábitat perturbado:** vegetación antrópica, cultural o de reemplazo. Entre estas se pueden reconocer las especies cultivadas en la chagras y la vegetación arvense que crece espontáneamente en los cultivos, jardines y en caminos urbanos.

## 2.4. Resultados

### 2.4.1. Riqueza a nivel taxonómico

Se encontraron registros de 3818 especies distribuidas en 1044 géneros y 187 familias (Anexo 2). Las Pteridophyta (helechos y afines) están representadas por 22 familias con 49 géneros y 144 especies, las Gimnospermas por 3 familias, 3 géneros y 8 especies y las Angiospermas por 162 familias, 992 géneros y 3666 especies. Las monocotiledóneas están representadas con 33 familias, 224 géneros y 775 especies y las Dicotiledóneas 129 familias, 768 géneros y 2891 especies (Tabla 1).

**Tabla 1.** Número de familias, géneros y especies de plantas vasculares para la Guayana colombiana.

		Familias	Géneros	Especies
Pteridophyta		22	49	144
Gymnospermas		3	3	8
Angiospermas		162	992	3666
	Monocotiledóneas	33	224	775
	Dicotiledóneas	129	768	2891
Total		187	1044	3818

Las familias más ricas en cuanto al número de especies y géneros son: Rubiaceae (269 especies/65géneros), Melastomataceae (224/34), Fabaceae (161/49), Poaceae (131/50), Euphorbiaceae (123/44), Mimosaceae (122/17), Apocynaceae (102/27), Araceae (100/16), Caesalpinaceae (98/25), Annonaceae (98/17). En las 20 primeras familias se concentra el 49,5% del total de la riqueza registrada a nivel de género y el 56.2% a nivel de especie (Tabla 2).

**Tabla 2.** Familias con el mayor número de especies y géneros con su riqueza ponderada para la Guayana colombiana.

Familia	# Especies	%	# Géneros	%
RUBIACEAE	269	7,0	65	6,2
MELASTOMATACEAE	224	5,9	34	3,3
FABACEAE	161	4,2	49	4,7
POACEAE	131	3,4	50	4,8
EUPHORBIACEAE	123	3,2	44	4,2
MIMOSACEAE	122	3,2	17	1,6
APOCYNACEAE	102	2,7	27	2,6
ARACEAE	100	2,6	16	1,5
CAESALPINIACEAE	98	2,6	25	2,4
ANNONACEAE	98	2,6	17	1,6
CYPERACEAE	95	2,5	18	1,7
BROMELIACEAE	85	2,2	18	1,7
ORCHIDACEAE	83	2,2	45	4,3
CLUSIACEAE	73	1,9	16	1,5
LAURACEAE	71	1,9	13	1,2
ARECACEAE	67	1,8	18	1,7
CHRYSOALANACEAE	67	1,8	6	0,6
BIGNONIACEAE	65	1,7	24	2,3
SAPOTACEAE	52	1,4	7	0,7
MYRTACEAE	50	1,4	9	0,9
<b>Suma de las 20 familias más ricas</b>	<b>2136</b>	<b>56,2</b>	<b>518</b>	<b>49,5</b>
<b>Resto de familias (168)</b>	<b>1682</b>	<b>43,8</b>	<b>526</b>	<b>50,5</b>
<b>Total</b>	<b>3818</b>	<b>100,0</b>	<b>1044</b>	<b>100,0</b>

Los géneros más ricos en especies son: *Miconia* (69 especies), *Inga* (61), *Psychotria* (53), *Philodendrum* (45), *Licania* y *Protium* (33 cada una), *Clusia* (32), *Piper* (30), *Swartzia* y *Ocotea* (28 cada una). En los 20 primeros géneros se concentra el 16,7% del total de la diversidad registrada para la Guayana colombiana (Tabla 3).



**Tabla 3.** Géneros con el mayor número de especies y riqueza ponderada para la Guayana colombiana.

Género	No. Especies	%
<i>Miconia</i>	69	1,8
<i>Inga</i>	61	1,6
<i>Psychotria</i>	53	1,4
<i>Philodendron</i>	45	1,2
<i>Licania</i>	33	0,9
<i>Protium</i>	33	0,9
<i>Clusia</i>	32	0,8
<i>Piper</i>	30	0,8
<i>Swartzia</i>	28	0,7
<i>Ocotea</i>	28	0,7
<i>Rhynchospora</i>	26	0,7
<i>Ouratea</i>	25	0,7
<i>Xyris</i>	24	0,6
<i>Passiflora</i>	24	0,6
<i>Guatteria</i>	24	0,6
<i>Solanum</i>	23	0,6
<i>Clidemia</i>	23	0,6
<i>Anthurium</i>	21	0,5
<i>Pouteria</i>	19	0,5
<i>Hirtella</i>	18	0,5
<b>Suma de las 20 géneros más ricos</b>	<b>639</b>	<b>16,7</b>
<b>Resto de géneros (1024)</b>	<b>3179</b>	<b>83,3</b>
<b>Total</b>	<b>3818</b>	<b>100,0</b>

#### 2.4.2. Riqueza según tipos de hábitat

En los bosques se presenta la mayor riqueza en términos de familias, géneros y especies, les siguen la vegetación saxícola, las sabanas y los varillales. (Tabla 4),

**Tabla 4.** Distribución de la riqueza de familias, géneros y especies por hábitat para la Guayana colombiana.

Hábitat	Familia	Género	Especies
Bosques	153	730	2076
Vegetación saxícola	144	509	1153
Sabana	122	422	1001
Varillal	112	332	699
Hábitat perturbados	74	178	286
Matorral (Arbustal)	46	81	114
Humedales	17	25	49
Cananguchales ó Morichales	15	22	25

### Bosques

En los diferentes tipos de bosques (B. tierra firme, B. inundables, B. rebalse, B. galería) se presentan 2076 especies distribuidas en 730 géneros y 153 familias. Las familias más ricas fueron Rubiaceae (168 especies), Melastomataceae (130), Annonaceae (72), Mimosaceae (66) y Euphorbiaceae (64). Los géneros con mayor número de especies corresponden a *Miconia* (42 especies), *Inga* (37), *Psychotria* (39), *Licania* (24) y *Swartzia* (18).

Otras familias cuya riqueza se ha asociado a los bosques son: Araceae (63 especies), principalmente con especies de los géneros *Anthurium* y *Philodendron*; Arecaceae (52) con *Bactris* y *Geonoma* y Moraceae (35) con *Ficus* y *Brosimum*. Con respecto a las formas de crecimiento, los árboles (56%) dominan en este tipo de ambiente, seguidos por las hierbas (25%), trepadoras (10%), arbustos (6%), palmoides (2,4%) y parásitas (0,6%).

### Vegetación saxícola

Sobre los afloramientos rocosos se registran un total de 1153 especies distribuidas en 509 géneros y 144 familias. La mayor riqueza la presentan las Melastomataceae con (73 especies), Rubiaceae (68), Poaceae (63), Bromeliaceae (53) y Fabaceae (38). A nivel de género se destacan *Miconia* (20 especies), *Clusia* (13), *Navia* y *Clidemia* (12 c/u), y *Utricularia* (11 c/u).

Es importante mencionar la presencia de especies que solamente crecen en este hábitat tales como: *Acanthella sprucei*, *A. pulchra*, *A. conferta*, *Aracuara vetusta*, *Aratitiopea lopezii*, *Decagonocarpus*

*cornutus*, *D. oppositifolius*, *Dicymbe stipitata*, *Digomphia densicoma*, *D. laurifolia*, *Gongylolepis cortesii*, *G. martiana* y varias especies de los géneros de *Mandevilla*, *Ochthocosmus*, *Pitcairnia*, y *Platycarpum*. En cuanto a las formas de crecimiento: las hierbas son las más ricas (38%), seguidos por arbustos (35,5%), árboles (18%), trepadoras (6,7%), parasitas (1,2%) y la palmoides (0,6%).

## Sabana

Se pueden diferenciar varios tipos de sabanas: sabanas secas, sabanas inundables, sabanas húmedas, que se encuentran en el andén Orinoquense y sabanas de arenas blancas en el Guainía, y el Vaupés. En general para las sabanas se reconoció un total de 1001 especies, distribuidas en 422 géneros y 122 familias. Las familias más ricas fueron las Poaceae (72 especies), Melastomataceae (63), Cyperaceae (60), Fabaceae (48) y Rubiaceae (47) y a nivel de género *Xyris* (24), *Rhynchospora* (14) y *Syngonanthus* (12). La forma de crecimiento dominante son las hierbas (57%), le siguen los arbustos (20%), árboles (9%), trepadoras (8%), parásitas (5,4%) y sufrútices (0,6%).

En las Sabanas de la Orinoquia dominan los pastos de las familias Poaceae y Cyperaceae. Los géneros más dominantes son *Paspalum* (12) y *Cyperus* (7) acompañados por especies de los géneros *Mimosa*, *Sauvagesia* y *Byrsonima*. Son frecuentes algunos árboles inmersos en la sabana como *Caraipa llanorum*, *Bowdichia virgilioides*, *Maprounea guianensis* y *Alchornea discolor*.

Para el caso de las sabanas de arenas blancas en la Amazonia, se reconoce el predominio de elementos de las Familia Rapateaceae (25 especies) de los géneros *Rapatea* (nueve), *Monotrema* y *Duckea* (cuatro cada uno) con el dominio de la especie *Guacamaya superba* y *Schoenocephalum teretifolium*.

## Varillal

Para los varillales se registró un total de 699 especies distribuidas en 332 géneros y 112 familias. Las familias con la mayor riqueza fueron Melastomataceae (61 especies), Euphorbiaceae (41) y Rubiaceae (38), Mimosaceae (31) y Lauraceae (24). Los géneros más ricos son *Ocotea* (13 especies), *Retiniphyllum* (10), *Licania* y *Pouteria* (7 c/u). Las principales formas de crecimiento son los árboles (50%), hierbas (24%), arbustos (18%), trepadoras (5%), palmoides (2%) y parasitas (1%).

Estos sitios tienen suelos de arenas blancas pobres en nutrientes donde crecen elementos bien adaptados a estas condiciones tales como especies de los géneros *Ternstroemia*, *Retiniphyllum*,

*Pagamea*, *Bonnetia*, *Blastemanthus*, *Macairea*, *Heterostemon*, *Leopoldinia* y *Bonyunia*. También están presente las especies *Tepuianthus savannensis*, *Tepuianthus colombianus*, *Neotatea colombiana*, entre otras.

### **Hábitats perturbados**

Se incluyen los elementos que crecen en áreas abiertas, caminos, antejardines y cultivos. Se registró un total de 286 especies distribuidas en 178 géneros y 74 familias. Las familias más ricas fueron las Rubiaceae (24 especies), Mimosaceae (23), Poaceae (13), Solanaceae (15) y Fabaceae (13) y a nivel de género *Inga* (11), *Heliconia* y *Solanum* (nueve c/u) y *Psychotria* (cinco). La forma de crecimiento dominante son las hierbas (40%) le siguen los árboles (27%), arbustos (26.6%), trepadora (5%), parasitas (1%) y palmoides (0,4%).

En los cultivos son frecuentes *Ananas comosus*, *Ananas ananassoides*, *Ipomoea batatas*, *Dioscorea trifida*, *Erythroxylum coca* y *Banisteriopsis caapi* entre otras. Es muy particular la presencia de especies pioneras de rápido crecimiento de los géneros *Heliconia* y *Vismia* y de especies Introducidas como *Bambusa vulgaris*, *Abrus precatorius*, *Thevetia peruviana*, entre otras.

### **Matorral (Arbustal)**

Se registraron un total de 114 especies distribuidas en 81 géneros y 46 familias. Las familias más ricas fueron Melastomataceae y Myrtaceae (10especies c/u), Euphorbiaceae (nueve), Rubiaceae y Fabaceae (seis) y a nivel de género *Passiflora* y *Myrcia* (cuatro c/u), *Dioscorea* y *Miconia* (tres c/u).

La forma de crecimiento dominante es la arbustiva (38%) le siguen las herbáceas (34%), árboles (21%) y trepadora (13%). Entre las especies que se registran *Erythroxylum kapplerianum*, *Manihot tristis*, *Miconia albicans*, *Tococa guianensis*, *Myrcia subsessilis*, *Eugenia biflora*, entre otras.

### **Humedales**

En los humedales se registró un total de 49 especies distribuidas en 25 géneros y 17 familias. Las familias más ricas fueron: Lentibulariaceae (14 especies), Onagraceae (seis), Podostemaceae (cinco), Alismataceae (cuatro) y Pontederiaceae (tres) y a nivel de género *Utricularia* (11), *Ludwigia* (seis) *Rhyncholacis* (cuatro) y *Echinodorus* (tres).

La forma de crecimiento dominante son las herbáceas acuáticas (100%). Son comunes las especies herbáceas adaptadas a permanecer sumergidas o flotando en un ambiente inundado periódicamente

o permanentemente, como *Cabomba aquatica*, *Cabomba furcata*, *Sagittaria guayanensis* y *Pistia stratiotes*, entre otras.

### Cananguchal (Morichal)

En los Cananguchales para la Amazonia o Morichales en la Orinoquia se registró un total de 25 especies distribuidas en 22 géneros y 15 familias. Las familias con la mayor riqueza son las Cyperaceae y Poaceae con tres especies (c/u), Mimosaceae, Euphorbiaceae y Lauraceae dos (c/u). Predomina la palma *Mauritia flexuosa*.

La forma de crecimiento dominante es la palmoides (5%), le siguen las hierbas (42%), árboles (35%) arbustos (14%), trepadoras y parásitas (2% c/u).

### 2.4.3. Riqueza según Ecosistemas

Para el área delimitada del escudo Guayanés en Colombia en este trabajo y a partir del mapa de ecosistemas para Colombia Etter (1998), se reconocen 19 ecosistemas. Entre estos los que presentan la mayor riqueza son: bosques medios y bajos densos de llanuras de inundable de ríos amazónicos (aguas negras) con 1277 especies de 519 géneros y 134 familias seguido de las sabanas de cimas de las serranías Guayanesas con 1018 especies de 464 géneros y 131 familias (Tabla 5) y (Anexo 1).

**Tabla 5.** Distribución de la riqueza de familias, géneros y especies por ecosistemas para la Guayana colombiana. BAD (bosques altos densos), BMD (bosques medios densos), BBD (bosques bajos densos) y BBA (bosques bajos abiertos) según el mapa de ecosistemas de Etter (1998).

Código	Ecosistema	Familias	Géneros	Especies	Área Km
44	BMD y BBD de llanuras de inundables de ríos amazónicos (aguas negras)	134	519	1277	170,74
33a	Sabanas de cimas de las Serranías Guayanesas	131	464	1018	154,29
33b	Sabanas casmófitas y BBA Caatingas Bajas de cimas de las Serranías Guayanesas	126	402	776	52,27
36	Sabanas de la Altillanura Arenosa Guayanesa	117	381	737	27,06
4	BMD de los planos estructurales arenosos	104	305	554	202,03
30	BMD Caatingas Altas	100	302	539	283,41
5a	BMD de la planicie arenosa residual ligeramente ondulada. del oriente amazónico	96	307	536	98,68
3a	BAD Planicie sedimentaria fuertemente ondulada del norte	78	270	532	10,84

Código	Ecosistema	Familias	Géneros	Especies	Área Km
5b	BMD de la planicie arenosa fuertemente onduladas del oriente amazónico	93	258	436	92,15
6	BMD de las planicies residuales arenosas	87	259	428	52,14
GAi	Ganadería Intensiva	97	277	423	9,10
AGk	Agricultura de Colonos	99	268	422	25,61
29	Sabanas Hiperestacionales de ciperáceas y Rapatáceas	54	137	214	44,79
1a	BAD de las terrazas antiguas de los grandes ríos	44	94	120	6,31
42	Sabanas de las terrazas antiguas	41	76	96	2,52
3b	BAD Planicie sedimentaria fuertemente ondulada del sur	13	36	43	6,35
31	BMD Caatingas medias	28	38	41	20,04
2a	BAD Planicie sedimentaria ligeramente ondulada del norte	6	7	8	2,77
2b	BAD Planicie sedimentaria ligeramente ondulada del sur	5	5	5	3,50

Para cada una de los ecosistemas definidos en el escudo Guayanés en Colombia se identifica la riqueza a nivel de familias, géneros y la representatividad de algunas especies.

### **BMD y BBD de llanuras de inundación de ríos amazónicos (aguas negras) (44)**

Para estas llanuras se registró un total de 1277 especies distribuidas en 519 géneros y 134 familias. Las familias más ricas fueron Melastomataceae con 100 especies, Rubiaceae (97), Araceae (50) y Arecaceae (45). A nivel de género destacan *Miconia* (33), *Philodendron* (24) y *Psychotria* (19). Algunas de las especies que solo se encuentran en este ecosistema son: *Ecclinusa atabapoensis*, *Himatanthus stenophyllus*, *Hybanthus calceolaria*, *Inga japurensis*, *Loreya umbellata*.

### **Sabanas de cimas de las Serranías Guayanesas (33a)**

Para estas sabanas se registró un total de 1018 especies distribuidas en 464 géneros y 131 familias. Las familias más ricas fueron Rubiaceae con 88 especies, Melastomataceae (71), Annonaceae (47) y Euphorbiaceae (38). A nivel de género destacan *Miconia* (26), *Psychotria* (21) y *Philodendron* (16). Algunas de las especies que solo se encuentran en este ecosistema son: *Blastemanthus grandiflorus*, *Bonnetia holostyla*, *Duckea squarrosa*, *Navia nubicula*, *Pagamea montana*.

### **Sabanas casmófitas y BBA Caatingas Bajas de cimas de las Serranías Guayanesas (33b)**

Estas sabanas registraron un total de 776 especies distribuidas en 402 géneros y 126 familias. Las familias más ricas fueron Melastomataceae con 66 especies, Rubiaceae (60), Euphorbiaceae (34) y

Fabaceae (30). A nivel de género destacan *Miconia* (20), *Philodendron* (11), *Clusia* y *Clidemia* (10 cada una). Algunas de las especies que solo se encuentran en este ecosistema son: *Cephalocarpus rigidus*, *Everardia montana*, *Maytenus oblongata*, *Navia axillaris*, *Pitcairnia corallina*, *Saxofridericia petiolata*.

### **Sabanas de la Altillanura Arenosa Guayanesa (36)**

En estas sabanas se registró un total de 737 especies distribuidas en 381 géneros y 117 familias. Las familias más ricas fueron Poaceae con 64 especies, Rubiaceae (45), Melastomataceae (44) y Fabaceae (43). A nivel de género destacan *Miconia* (18), *Paspalum* (13) y *Chamaecrista* (nueve). Algunas de las especies que solo se encuentran en este ecosistema son: *Hyptis suaveolens*, *Paepalanthus subtilis*, *Paspalum apiculatum*, *Plinia involucreta*, *Polygala galioides*, *Syngonanthus amazonicus*.

### **BMD de los planos estructurales arenosos (4)**

En estos planos arenosos se registró un total de 534 especies distribuidas en 305 géneros y 104 familias. Las familias más ricas fueron Rubiaceae con 58 especies, Melastomataceae (48), Annonaceae (26) y Apocynaceae (25). A nivel de género destacan *Miconia* (18), *Protium* (11) y *Licania* (ocho). Algunas de las especies que solo se encuentran en este ecosistema son: *Bonyunia minor*, *Everardia lanata*, *Ochthocosmus floribundus*, *Pagamea macrophylla*.

### **BMD Caatingas Altas (30)**

En las Caatingas altas se registró un total de 539 especies distribuidas en 302 géneros y 100 familias. Las familias más ricas fueron Rubiaceae con 57 especies, Melastomataceae (31), Apocynaceae (30) y Bromeliaceae (20). A nivel de género destacan *Psychotria* (16), *Xyris* (nueve) y *Palicourea* (ocho). Algunas de las especies que solo se encuentran en este ecosistema son: *Aechmea politii*, *Camposperma gummiferum*, *Cephalostemon affinis*, *Endlicheria multiflora*, *Guapira sancarlosiana*, *Haploclathra cordata*.

### **BMD de la planicie arenosa residual ligeramente ondulada del oriente amazónico (5a)**

En las planicies arenosas se registró un total de 536 especies distribuidas en 307 géneros y 96 familias. Las familias más ricas fueron Rubiaceae con 49 especies, Melastomataceae (46), Apocynaceae (21) y Arecaceae y Araceae (19). A nivel de género destacan *Miconia* (13), *Psychotria*

(12) y *Tococa* (ocho). Algunas de las especies que solo se encuentran en este ecosistema son: *Euterpe oleracea*, *Lissocarpa benthamii*, *Macairea axilliflora*, *Maytenus amazonica*, *Paepalanthus trichophyllus*.

### **BAD de Planicie sedimentaria fuertemente ondulada del norte (3a)**

Para estas llanuras se registró un total de 532 especies distribuidas en 270 géneros y 78 familias. Las familias más ricas fueron Rubiaceae con 49 especies, Melastomataceae (43), Annonaceae (39) y Araceae (33). A nivel de género destacan *Inga* con (15), *Protium* (11), *Psychotria* y *Miconia* (12). Algunas de las especies que solo se encuentran en este ecosistema son: *Cynometra longicuspsis*.

### **BMD de la planicie arenosa fuertemente ondulada del oriente amazónico (5b)**

En estas planicies arenosas se registró un total de 436 especies distribuidas en 258 géneros y 93 familias. Las familias más ricas fueron Melastomataceae con 36 especies, Rubiaceae (31), Bromeliaceae (27) y Arecaceae (18). A nivel de género destacan *Psychotria* (13), *Aechmea* (10) y *Miconia* (ocho). Algunas de las especies que solo se encuentran en este ecosistema son: *Aspidosperma megalocarpon*, *Dacryodes microcarpa*, *Ilex paujiensis*, *Micropholis maguirei*, *Swartzia flavescens*.

### **BMD de las planicies residuales arenosas (6)**

Se registró un total de 428 especies distribuidas en 259 géneros y 87 familias. Las familias más ricas fueron Rubiaceae con 49 especies, Melastomataceae (33), Cyperaceae (21) y Arecaceae (20). A nivel de género destacan *Psychotria* (12), *Rhynchospora*, *Xyris* y *Retiniphyllum* (siete cada una). Algunas de las especies que solo se encuentran en este ecosistema son: *Henriquezia verticillata*, *Ilex atabapoensis*, *Lagenocarpus eriopodus*, *Licania longipedicellata*, *Retiniphyllum tepuiense*.

### **Ganadería Intensiva (GAi)**

En estas áreas se registró un total de 423 especies distribuidas en 277 géneros y 97 familias. Las familias más ricas fueron Melastomataceae y Mimosaceae con 31 especies, Rubiaceae (30) y Fabaceae (21). A nivel de género encontramos *Inga* (18), *Miconia* (13) y *Psychotria* (nueve). Algunas de las especies que solo se encuentran en este ecosistema son: *Bacopa laxiflora*, *Enterolobium timbouva*, *Inga spectabilis*, *Vismia gracilis*.



### **Agricultura de Colonos (AGk)**

Estas áreas se registraron un total de 422 especies distribuidas en 268 géneros y 99 familias. Las familias más ricas fueron Melastomataceae con 36 especies, Rubiaceae (31), Fabaceae (18) y Poaceae (17). A nivel de género encontramos *Miconia con* (16), *Psychotria* (10), *Protium* (ocho). Algunas de las especies que solo se encuentran en este ecosistema son: *Psidium guajava*, *Mikania trinitaria*, *Cyathula prostrata*, *Chromolaena squalida*.

### **Sabanas Hiperestacionales de ciperáceas y rapatáceas (29)**

En estas sabanas se registró un total de 214 especies distribuidas en 137 géneros y 54 familias. Las familias más ricas fueron Melastomataceae con 25 especies, Rubiaceae (20), Apocynaceae (15) y Xyridaceae (13). A nivel de género encontramos *Xyris* (nueve), *Tococa* (seis) y *Psychotria* (cinco). Algunas de las especies que solo se encuentran en este ecosistema son: *Dendrosipanea revoluta*, *Guacamaya superba*, *Panicum discrepans*, *Schoenocephalum martianum*, *Sipaneopsis pacimoniensis*.

### **BAD de las terrazas antiguas de los grandes ríos (1a)**

Para estas se registró un total de 120 especies distribuidas en 90 géneros y 44 familias. Las familias más ricas fueron Melastomataceae con 21 especies, Rubiaceae (14), Annonaceae y Euphorbiaceae (6). A nivel de género encontramos *Miconia* (5), y *Pouteria* y *Sloanea* (3). Algunas de las especies que solo se encuentran en este ecosistema son: *Copaifera reticulata*.

### **Sabanas de las terrazas antiguas (42)**

Para estas terrazas se registró un total de 96 especies distribuidas en 76 géneros y 41 familias. Las familias más ricas fueron Rubiaceae con 12 especies, Melastomataceae (ocho), Bromeliaceae (siete) y Annonaceae (cinco). A nivel de género encontramos *Achmea con* (4), *Clidemia* (3) *Voyria* y *Psychotria* (2 cada uno). Algunas de las especies que solo se encuentran en este ecosistema son: *Annona hypoglauca*, *Asplundia xiphophylla*, *Campsiandra chigo-montero*.

### **BAD Planicie sedimentaria fuertemente ondulada del sur (3b)**

En estas planicies se registró un total de 43 especies distribuidas en 36 géneros y 13 familias. Las familias más ricas fueron Rubiaceae con 11 especies, Arecaceae (nueve), Euphorbiaceae (seis) Annonaceae (cinco). A nivel de género encontramos *Bactris* y *Psychotria* (tres cada uno). Algunas de

las especies que solo se encuentran en este ecosistema son: *Psychotria officinalis*, *Roucheria columbiana*, *Bactris macroacantha*.

### **BMD Caatingas medias (31)**

En estos varillales se registró un total de 41 especies distribuidas en 38 géneros y 28 familias. Las familias más ricas fueron Rubiaceae con siete especies, Araceae y Melastomataceae (tres cada una). A nivel de género predominan *Tococa*, *Retiniphyllum* y *Abolboda* (dos cada una). Algunas de las especies que solo se encuentran en este ecosistema son: *Aptandra lirisoides*, *Coccoloba wurdackii*, *Octomeria taracuana*, *Terminalia yapacana*, *Trattinnickia multiflora*.

### **BAD Planicie sedimentaria ligeramente ondulada del norte (2a)**

En estas planicies se registró un total de 8 especies distribuidas en 7 géneros y 6 familias. Las familias más ricas fueron Solanaceae y Bromeliaceae con 2 especies cada una. A nivel de género predominan *Capsicum* (2). Algunas de las especies que solo se encuentran en este ecosistema son: *Bredemeyera altissima*, *Dieffenbachia longispatha*, *Lindsaea schomburgkii*.

### **BAD Planicie sedimentaria ligeramente ondulada del sur (2b)**

Para estas planicies se registró un total de 5 especies distribuidas en 5 géneros y 5 familias. Las familias más ricas fueron Rubiaceae con 16 especies, Melastomataceae (11), Mimosaceae (nueve) y Euphorbiaceae y Araceae (ocho cada uno). A nivel de género predominan *Psychotria* (cinco), *Miconia*, *Anthurium* y *Guarea* (tres cada una). Algunas de las especies que solo se encuentran en este ecosistema son: *Trichomanes hostmannianum*, *Andira inermis*.

#### **2.4.4. Riqueza por formas de crecimiento**

Se registran 9 tipos de formas de crecimiento de las cuales, los árboles constituyen la forma más dominante con 1604 especies. Les siguen las hierbas terrestres (1134), los arbustos (501), y las trepadoras (399). (Tabla 6).

**Tabla 6.** Distribución de la riqueza de familias, géneros y especies por forma de crecimiento para la Guayana colombiana.

Hábito	Familia	Género	Especie
Árbol	84	423	1604
Hierba	94	372	1134
Arbusto	52	160	501
Trepadora	45	155	471
Epífita y Hemiepífita	11	52	143
Palmoides	1	19	129
Sufrútice	12	23	43
Parásita y Hemiparásita	6	11	34
Helecho Arborescente	1	2	6

### Árbol

Las familias mejor representadas son las Leguminosas (Fabaceae, Caesalpiniaceae y Mimosaceae) 263 especies, Annonaceae (98 especies), Melastomataceae (95) y Rubiaceae (77). A nivel de género *Inga*, *Licania*, *Protium* y *Guatteria*. Entre esta categoría se incluyen elementos que crecen en formas achaparradas frecuentes en las formaciones rocosas típicas, con elementos de las familias Combretaceae y Tepuianthaceae con los géneros *Buchenavia* y *Tepuianthus*.

### Hierba

De las *hierbas terrestres*, las familias más ricas están representadas por Poaceae 132 especies, Cyperaceae (95) y Xyridaceae (33). Entre los géneros están *Xyris*, *Axonopus* y *Rhynchospora*. Las *hierbas acuáticas* están dominadas por las Podostemaceae (nueve) y Alismataceae (cuatro), con los géneros *Echinodorus*, *Sagittaria* y *Rhyncholacis*. En cuanto a las *hierbas saprófitas*, predominan las familias Gentianaceae (19) Lentibulariaceae (16) y Burmanniaceae (ocho), con los géneros *Burmannia*, *Utricularia* y *Voyria*. Las *Hierbas rupícolas* están representadas por las Bromeliaceae y Orchidaceae (85 especies c/u), con los géneros *Navia*, *Pitcairnia* y *Epidendrum*.

### Arbusto

La mayor riqueza la presentan las Rubiaceae 147 especies, Melastomataceae (93), Euphorbiaceae (27) y Solanaceae (21). Los géneros que mejor representan son *Clidemia*, *Psychotria* y *Solanum*.

### **Trepadora**

Se pueden diferenciar dos tipos según la contextura del tallo. Las *trepadoras leñosas* están representadas por las Bignoniaceae 49 especies, Apocynaceae (34) y Connaraceae (13). Los géneros mejor representados son *Mandevilla* (16), *Connarus* (ocho) y *Arrabidaea* (7). Entre las *trepadoras herbáceas* las familias más importantes son Araceae (51), Passifloraceae (25) y Convolvulaceae (21). Los géneros con el mayor número de especies son *Philodendron* (43), *Passiflora* (24) e *Ipomoea* (9).

### **Epífita y Hemiepífita**

Se registraron como familias más ricas a las Orchidaceae (46), Bromeliaceae (35), Araceae (14). A nivel de género se destacan *Aechmea* (14), *Trichomanes* (11), *Anthurium* (10) y *Tillandsia* (seis).

### **Palmoides**

Están representadas por la familia Arecaceae 67 especies y entre los géneros más importantes figuran *Bactris* (15 especies), *Geonoma* y *Attalea* (7 c/u), *Astrocaryum* (5). Entre las Palmas trepadoras se reconoce 4 especies del género *Desmoncus*.

### **Sufrútice**

Se registraron elementos de las familias Rubiaceae (17) y Melastomataceae (ocho). Los géneros más importantes son *Hyptis* (9), *Sipaneopsis* (cuatro) y *Mimosa* (tres).

### **Parásita y Hemiparásita**

Entre las familias mejor representadas se encuentran Loranthaceae (17), Viscaceae (10) y Scrophulariaceae (tres), con los géneros *Phoradendron* (ocho), *Psittacanthus* (siete), *Oryctanthus* (cinco) y *Buchnera* (tres).

### **Helecho arborescente**

Domina la familia Cyatheaceae con seis especies del género *Cyathea*.

## 2.4.5. Riqueza según distribución político administrativa

### 2.4.5.1. Riqueza según regiones naturales y departamentos

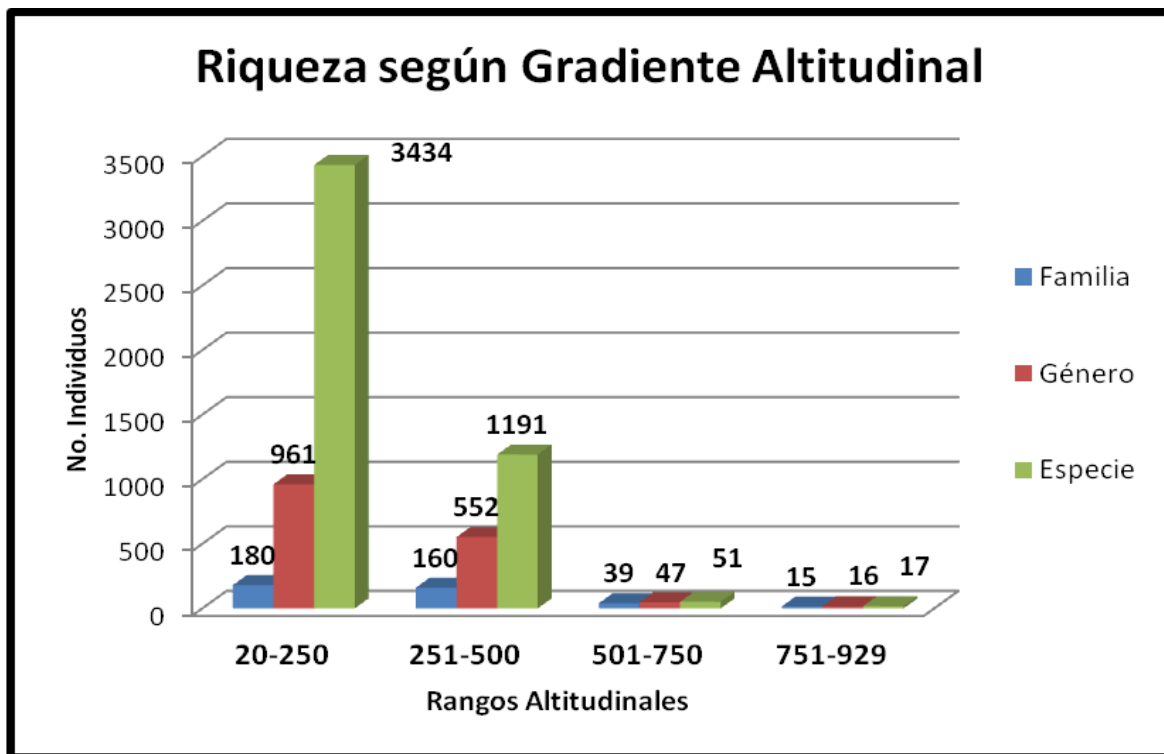
La Guayana colombiana, se encuentra distribuida en las dos regiones geográficas más grandes del país: la región Amazónica conformada por los departamentos de Amazonas, Caquetá, Guainía, Guaviare, Vaupés y la región Orinocense con los departamentos del Meta y Vichada. A nivel de departamentos la mayor riqueza a nivel de familias, géneros y especies se presenta en el Vaupés con 144 familias, 582 géneros y 1553 especies, seguido por el Guainía con 137 familias, 507 géneros y 1295 especies (Tabla 7).

**Tabla 7.** Distribución de familias, géneros y especies de plantas vasculares presentes en las Regiones Naturales de Colombia y los departamentos que forman parte de la Guayana colombiana.

Regiones Naturales	Familias	Géneros	Especies	Departamento	Familias	Géneros	Especies
Región Amazonica	180	951	3461	Vaupés	144	582	1553
				Guainía	137	507	1295
				Guaviare	139	530	1069
				Caquetá	126	421	946
				Amazonas	92	277	483
Región Orinoquia	119	426	851	Vichada	119	420	828
				Meta	106	266	420

### 2.4.5.2. Riqueza según el gradiente altitudinal

Para la región de la Guayana colombiana se pudo evidenciar altitudes desde los 20 m en las zonas más bajas en particular en el andén orinoquense hasta los 929 m en la serranía de Naquén en el Guainía. El mayor número de especies se presentan entre las altitudes más bajas 20-250 m con 3434 especies de 961 géneros y 180 familias. Entre 251-500 m con 1191 especies de 552 géneros y 148 familias. En general se observa que a medida que se incrementa en la altitud disminuye la riqueza. (Figura 3).



**Figura 3.** Distribución de la riqueza vegetal en el gradiente altitudinal en la Guayana Colombiana.

Entre los 20-250 m las familias con el mayor número de especies son: Rubiaceae con 247 especies / 64 géneros, Melastomataceae (197/31), Fabaceae (130/42) y las Poaceae (109/43) y los géneros más diversificados son *Miconia* con (62 especies), *Psychotria* (50) y *Swartzia* (27). Entre los 251-500 m se encuentran las Rubiaceae (94/32), Melastomataceae (92/26), Fabaceae (41/23) y Poaceae (37/17). Los géneros más importantes son *Miconia* (25), *Psychotria* (24) y *Philodendron* (14). Entre los 501-750 m dominan las Annonaceae y Myrsinaceae (3/2), con los géneros *Guatteria* y *Pitcairnia* (2 especies c/u); y entre los 751-929 m se destacan las Myrtaceae (2/2) y Burseraceae (2/1); el género *Protium* (dos).

#### 2.4.5.3. Riqueza en las áreas de manejo especial.

Dentro del área que conforma la Guayana colombiana se encuentran seis áreas de manejo especial, las Reservas Naturales de Puinawai y Nukak, los Parques Nacionales Naturales de El Tuparro, Chiribiquete, Yaigojé-Apaporis y Cahuinarí. El Parque Nacional Natural Sierra de Chiribiquete presenta la mayor riqueza con 762 especies de 361 géneros y 119 familias (Tabla 8).

**Tabla 8.** Distribución de familias, géneros y especies de plantas vasculares presentes en las áreas de manejo especial que forman parte de la Guayana colombiana.

Áreas de manejo especial	Familias	Géneros	Especies
Parque N.N. Serranía de Chiribiquete	119	361	762
Parque N.N. Yaigojé-Apaporis	94	344	739
Parque N.N. El Tuparro	109	377	713
Reserva N.N. Puinawai	89	242	425
Reserva N.N. Nukak	99	212	301
Parque N.N. Cahuinari	44	100	136

#### 2.4.5.4. Riqueza en los cerros, serranías y áreas aledañas de la Guayana colombiana.

En la región de la Guayana colombiana se encuentran formaciones rocosas como cerros, lajas y serranías dispersas en una amplia zona de planicies. Estas formaciones incluyen la serranía de Chiribiquete en el Caquetá, la serranía de La Lindosa y los cerros y alrededores del Guaviare, en el sur de la serranía y sabanas de La Macarena en el Meta, la serranía y cerro de Taraira y Yupatí en el Amazonas/Vaupés, los cerros, serranías y sabanas en el Guainía, el complejo de cerros de Mitú en el Vaupés, las mesetas de Araracuara (Amazonas-Caquetá) y las lajas del andén orinoquense en el Vichada. Los cerros, serranías y sabanas del Guainía y la región de Araracuara presentan una alta diversidad de familias, géneros y especies, mientras que en el cerro de Yupatí y en la serranía de Taraira y los cerros y alrededores del Guaviare hay una diversidad más baja (Tabla 9). Esto está determinado en primera instancia por el área que estas ocupan, siendo las dos primeras localidades las de mayor tamaño y mayores rangos altitudinales, mientras que las dos últimas, poseen áreas y rangos altitudinales menores. Adicionalmente también se debe considerar que estos valores están determinados en parte por el esfuerzo de muestreo realizado en cada una de estas zonas. En el Guainía y Araracuara, se han realizado los trabajos florísticos más detallados, mientras en las otras dos localidades, los estudios son muy pocos o generales y son áreas en las cuales aun hace falta mucho trabajar.

**Tabla 9.** Distribución de las familias, géneros y especies de plantas vasculares en los cerros, serranías y áreas aledañas de la Guayana colombiana.

Afloramientos	Altitud (m)	Ha	Familia	Género	Especie
Lajas, cerros, serranías y sabanas del Guainía (Guainía)	56 - 929	4.908.858	146	567	1520
Mesas de Araracuara Amazonas / Caquetá)	50 - 368	1.315.563	232	543	1467
Complejo de cerros y alrededores Mitú (Vaupés)	66- 686	3.001.919	136	542	1343
Serranía de Chiribiquete (Caquetá)	78 - 817	1.976.954	134	505	1210
Lajas y cerros de Tuparro/Pto. Carreño / Casuarito (Vichada)	20 - 343	317.485	129	479	996
Al Sur de la serranía y sabanas de La Macarena (Meta)	205 - 610	1.989.932	136	497	975
Serranía La Lindosa (Guaviare)	146 - 638	345.188	120	420	782
Serranía y cerro de Taraira/ Yupatí (Amazonas/Vaupés)	20 - 378	331.070	101	345	726
Complejo de cerros y alrededores (Guaviare)	127 - 611	415.638	99	212	301

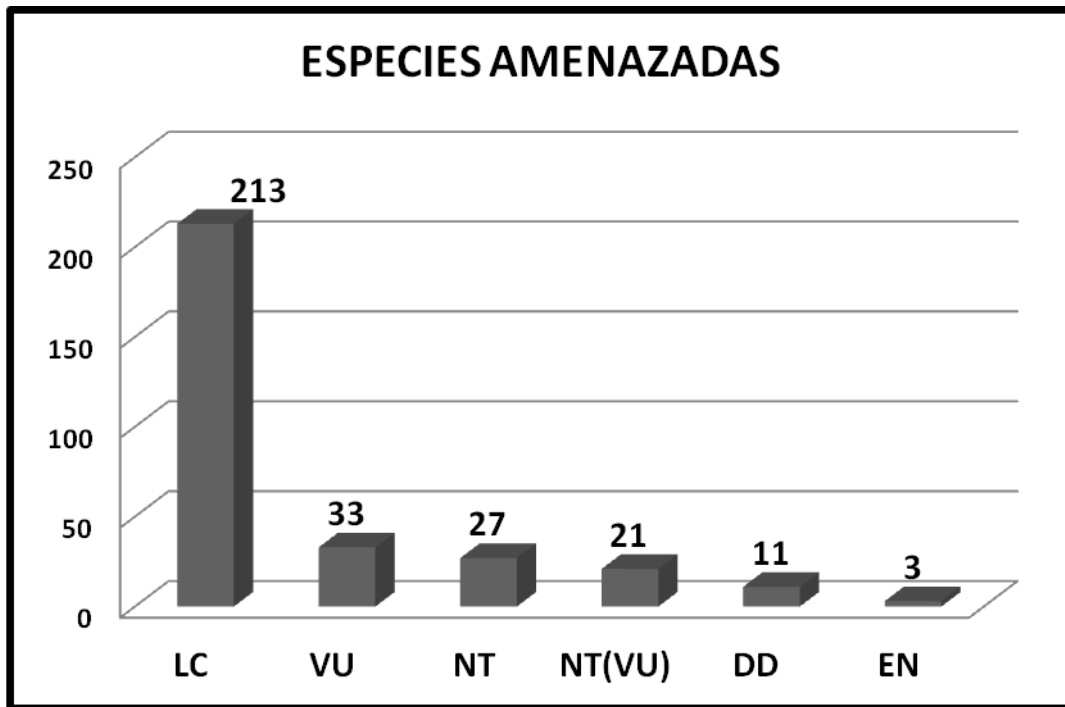
## 2.5. Especies Amenazadas.

Entre las especies amenazadas para el área en estudio 308 especies se registran en alguna categoría de amenaza a nivel nacional (Figura 4), de estas, tres están en la categoría En Peligro (EN), una es maderable que ha sufrido fuertes procesos de explotación en el país, *Cedrela odorata* (Cedro), se encuentra en peligro por su rápida disminución en el tamaño de sus poblaciones y su niveles de explotación (Cárdenas & Salinas, 2007 y Calderón 2002). Dos especies *Greigia amazonica* y *Guzmania longibracteata* (Bromeliaceae), se registran como en peligro por su distribución restringida y proximidad a áreas pobladas (Betancur & García, 2006).

Entre las otras categorías de amenazadas se reconocen 33 especies Vulnerables (VU) que son poblaciones que presentan un moderado riesgo de extinción o deterioro poblacional a mediano plazo. 21 especies NT(VU) presentan un riesgo de extinción o deterioro de las poblaciones a más largo plazo. 27 especies están Casi Amenazadas (NT) es decir las poblaciones pueden ser deterioradas a largo plazo por la reducción de sus hábitas debido al incremento de las actividades antrópicas. 213 especies de Preocupación Menor (LC) organismos muy comunes o abundantes fuera de peligro. Por último 11 especies con Datos Insuficientes (DD) son especies de las cuales no se cuenta con información suficiente de su distribución y el estado de sus poblaciones para evaluarlas. Las especies



restantes se encuentran en la categoría de No Evaluadas (NE) ya que aún no han sido examinadas según los criterios de las listas rojas de la IUCN (Anexo 2).



**Figura 4.** Especies Amenazadas presentes en la Guayana colombiana.

## 2.6. Novedades Corológicas

A partir de la revisión de los herbarios nacionales y de las floras publicadas para Venezuela y Brasil, se registraron dos géneros y 80 especies por primera vez para Colombia. Además, del material recolectado en este proyecto se identificaron cuatro especies que son nuevas para la ciencia. La familia con el mayor número de novedades son las Rubiaceae con 26 especies en 17 géneros, las Piperaceae con seis especies de dos géneros, las Melastomataceae y Ochnaceae con siete especies en siete géneros y dos géneros respectivamente y las Bromeliaceae con cinco especies en tres géneros las cuales tres son especies nuevas para la ciencia.

*A continuación se presentan los nuevos registros para Colombia a nivel de géneros:*

***Polycarpaea* Lam.** Género de la familia Caryophyllaceae cuya distribución es Pantropical. Este registro está sustentado por la variedad *Polycarpaea corymbosa* var. *brasiliensis* que además se

distribuye en Venezuela, Paraguay y Bolivia. En Colombia se registra en el VICHADA, en las sabanas arenosas que rodean los afloramientos rocosos de la Reserva Natural de Bojonawi; *M. Córdoba* 6988 (LLANOS, FMB).

***Steyerbromelia* L.B. Sm.** Género de la familia Bromeliaceae con distribución Neotropical. Encontrados particularmente al Sur de Venezuela. En Colombia se presentan dos especies nuevas una en el Guainía, en la Serranía de Naquén *Córdoba M. et al.*, 18 y en el Guaviare en el Cerro Cocui *Córdoba M. et al.*, 2183 (COL).

*En el siguiente listado se presentan los nuevos registros para Colombia a nivel de especie:*

#### **ACANTHACEAE**

*Justicia paraguayensis* Wassh.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. VICHADA: Río Orinoco, Cerro Ventanas. *M. Córdoba* 6652 (LLANOS, FMB).

#### **APOCYNACEAE**

*Mandevilla obtusifolia* Monach.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. CAQUETA: campamento norte, sierra de Chiribiquete. *J.M. Cardiel* 1021 (COL).

#### **ARACEAE**

*Spathiphyllum neblinae* G. S. Bunting

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. AMAZONAS: Río Miritiparana, caño Guacaya. *R. E. Schultes* 15824 (COL)

#### **ASCLEPIADACEAE**

*Cynanchum huberi* Morillo

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAVIARE: Parque Nacional Natural Nukak, inspección de Tomachipan, caño Cocuy, cerro Cocuy. *M. Córdoba* 2197 (COL).

*Marsdenia sprucei* W. Rothe

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: río Atabapo, zona limítrofe de Chaquita. *D. Cárdenas 15304* (COAH).

*Metastelma guanchezii* (Murillo) Liede & Meve

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: carretera a caño Vitina, sector caño Culebra. *D. Cárdenas 14861* (COL).

*Tassadia kamaensis* (Morillo) Morillo

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. CAQUETA: serranía de Chiribiquete. *P. Palacios 2481* (MO).

## **BROMELIACEAE**

*Aechmea* sp. nov.

Especie de distribución restringida en Colombia. GUAVIARE: cerro Cocui Reserva Natural Nacional Nukak. *M. Córdoba 2035* (COL).

*Pitcairnia armata* Maury

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. VICHADA: cima del cerro Calaballo. *M. Córdoba 7055* (COL).

*Pitcairnia patentiflora* L. B. Sm.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: serranía de Naquén, *R. Cortés 205*; Reserva Natural Bojonawi, *G. Tadri 205* y cerro Thomas Parque Nacional Natural. Tuparro. *F. Fajardo 176* (COL).

## **CAESALPINIACEAE**

*Jacqueshuberia pustulata* Stergios & P. E. Berry

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: serranía de Naquén, caño Maimachi. *D. Valencia s.n.* (FMB).

**CHRYSOBALANACEAE**

*Acioa schultesii* Maguire

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: Río Guainía, Boca de Casiquiare. *R. Liesner 9107* (MO).

**CONNARACEAE**

*Connarus cordatus* L. A. Vidal, Carbonó & Forero

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: caserío de Maimachi, serranía del Naquén. *R. Cortés 102* y *C. Barbosa 8352*. (COL).

**CYPERACEAE**

*Lagenocarpus eriopodus* T. Koyama & Maguire

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: Puerto Huesito, entre el caño Chaquita afluente del Atabapo y caño Gente. *H. García-Barriga 20891* (COL).

**DIOSCOREACEAE**

*Dioscorea cordobae* inédito sp. nov.

Especie de distribución restringida para Colombia. VICHADA: Reserva Natural Bojonawi, Afloramiento Kari kare. *M. Córdoba 7161* (COL).

**EUPHORBIACEAE**

*Bernardia amazonica* Croizat

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. VICHADA: Río Orinoco, cerro Ventanas. *M. Córdoba 6754* (LLANOS, FMB) y Parque Nacional Natural El Tuparro, cerro Thomas. *F. Fajardo 101* (COL).

**IXONANTHACEAE**

*Ochthocosmus floribundus* Gleason

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. VAUPES: savanna de Yapobodá, near Maloca de Yraraca, Alto río Kuduyarí. *P. Allen 3275* (COAH).

**LAURACEAE**

*Endlicheria directonervia* C. K. Allen

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. VAUPES: Río Apaporis, *R. E. Schultes 12423* (U); estación biológica Mosiro Itajura (Caparú). *L. Clavijo 324* (COL).

*Endlicheria vinotincta* C. K. Allen

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: caserío de Maimachi, serranía del Naquén, cerro Minas. *R. Cortés 84* (COL, COAH).

*Ocotea cowaniana* C. K. Allen

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: caño Nabuquén entre chorro Bocón y Danta. *D. Cárdenas 20295* (COAH).

*Ocotea neblinae* C. K. Allen

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. CAQUETA: Solano, región de Araracuara, alrededores de la pista aérea. *D. León 64* (FMB).

**LENTIBULARIACEAE**

*Genlisea sanariapoana* Steyerm.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: resguardo indígena Caranacoa-la Ceiba, sector de Huesito. *D. Cárdenas 15250* (COAH).

**LOMARIOPSIDACEAE**

*Elaphoglossum tantalinum* Mickel

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. CAQUETA: estación Puerto Abeja, margen derecho del río Abeja, margen derecho del río Mesay. *R. Arévalo 28* (COL).

**LORANTHACEAE**

*Psittacanthus julianus* Rizzini

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: laja caño Nabuquén Reserva Nacional Natural. Puiawai. *M. Córdoba 895* (MO).

## LYTHRACEAE

*Cuphea cataractarum* Spruce ex Koehne

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAVIARE: extremo norte del, Parque Nacional Natural de Chiribiquete. *C. Barbosa* 7417 (FMB).

*Cuphea pleiantha* Lourteig

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAVIARE: serranía La Lindosa, Ciudad de Piedra. *R. López* 651 (MO).

## MALPIGHIACEAE

*Byrsonima macrostachya* W. R. Anderson

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: serranía de Naquén, cerca del helipuerto 15. *R Cortés* 175 (COAH).

## MELASTOMATACEAE

*Clidemia alternifolia* Wurdack

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAVIARE: Reserva Nacional Natural Nukak. *M. Córdoba* 1798 (FBM), GUAINÍA: Maimachi, serranía de Naquén. *R. Cortés* 393 (COL).

*Graffenrieda rotundifolia* (Bonpl.) DC.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. VICHADA: Parque Nacional Natural El Tuparro el cerro al norte del centro administrativo. *M. Córdoba* 1286 (COL, COAH).

*Henriettea mucronata* (Gleason) Renner

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. VICHADA: Parque Nacional Natural El Tuparro. *J. Zarucchi & C. Barbosa* 3566 (MO).

*Macrocentrum steyermarkii* Wurdack

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. AMAZONAS: trocha a La Chorrera, 14 km SW de Araracuara. *D. Cárdenas* 4197 (COAH).

*Miconia perturbata* Wurdack

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. AMAZONAS: Araracuara, orillas del río Caquetá, pista de aterrizaje. *M. Arbeláez 130* (HUA).

*Pachyloma pusillum* Wurdack

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: comunidad indígena de Cacahual. *D. Cárdenas 15377* (CAOH).

*Votomita orinocensis* Morley

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. CAQUETA: Río Mesay, chorro Jacameya, extremo sur de la serranía de Chiribiquete. *D. Cárdenas 6915* (COAH).

**MYRTACEAE***Eugenia emarginata* (Kunth) DC.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. VICHADA: cerro el Bitá. *C. Parra 360* (COL, COAH).

**NYCTAGINACEAE***Guapira sancarlosiana* Steyerm.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: Reserva Nacional Natural Puinawai, trocha Nabuquen, 5 km al norte. *M. Córdoba 640* (MO).

**OCHNACEAE***Ouratea aquatica* (Kunth) Engl.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: Alto río Negro, bocas del río Casiquiare. *D. Cárdenas 24272* (COAH).

*Ouratea articulata* Sastre

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: resguardo indígena Almidón-Ceiba. *E. Gordillo 368* (MO).

*Ouratea brevipedicellata* Maguire & Steyerf.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: carretera Huesito-Puerto Caribe. *D. Cárdenas 17027* (COAH).

*Ouratea clarkii* Sastre

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: entre dos Cerritos y Palmira. Córdoba M. 993 (MO), GUAINÍA: Serranía de Naquén, cerca al Helipuerto 15. *R. Cortés 165* (MO).

*Ouratea parvifolia* Engl.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Brasil. GUAINÍA: reguardo indígena Almidón-La Ceiba. *A. Rudas 7148* (MO).

*Tyleria apiculata* Sastre

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. AMAZONAS: sector Ciudad Perdida, 300 m camino a Monochoa. *D. Cárdenas 7383* (COAH).

*Tyleria phelpsiana* Maguire & Steyerf.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: caño Chaquita. *D. Cárdenas 21671*(COAH).

## ORCHIDACEAE

*Epidendrum norae* Carnavali & G. A. Romero

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. VICHADA: cerro mirador, centro administrativo. *O. Rojas 135* (COL).

*Palmorchis puber* (Cogn.) Garay

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. VAUPES: Mitú, Monfort. *R. Romero 3843* (COL).

## PIPERACEAE

*Peperomia huberi* C. DC.



Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Brasil. GUAVIARE: serranía de La Lindosa. *R. López 1541* (COAH).

*Piper cachimboense* Yunck.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Brasil. CAQUETA: Parque Nacional Natural serranía de Chiribiquete. *C. Barbosa 7759* (COAH); GUAVIARE: trocha Nukak-Macú-Tomachipán. *R. López 1373* (COAH).

*Piper curtistilum* C. DC.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Brasil. GUAINÍA: Matraca-vega media. *M. Córdoba. 368* (COL, COAH).

*Piper froesii* Yunck.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Brasil. VAUPES: cerro Mitú. *H. García-Barriga 4918* (COL).

*Piper madeiranum* Yunck.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Brasil. GUAINÍA: serranía de Naquén. *R. Cortés et al., 211* (COL, COAH).

*Piper taperinhanum* Yunck.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Brasil. GUAVIARE: Parque Nacional Natural Nukak, río Inírida, caño Cocui, cerro Cocui. *M. Córdoba 1743* (COL, COAH).

## POACEAE

*Arthrostylidium grandifolium* Judz. & L. G. Clark

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Brasil. GUAINÍA: resguardo indígena Almidón-La Ceiba. *J. Murillo 1090* (COL)

## RHIZOPHORACEAE

*Sterigmatopetalum guianense* subsp. *ichunense* Steyerm. & Liesner

Subespecie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: resguardo indígena Almidón-La Ceiba, *E. Gordillo 392* (MO); CAQUETA: sierra del Chiribiquete. *P. Palacios 2587* (MO).

**RUBIACEAE**

*Borreria intricata* Steyerm.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: en la margen del caño Chaquita, afluente del río Atabapo. *J. Wurdack 42988* (COAH).

*Borreria pygmaea* var. *pygmaea*

Variedad considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. VICHADA: río Orinoco, Cerro Casuarito. *M. Córdoba 6846* (LLANOS, FMB).

*Calycophyllum venezuelense* Steyerm.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAVIARE: Inspección Puerto Nuevo, vereda Vergel Bajo. *R. López 2197* (COAH).

*Chomelia volubilis* (Standl.) Steyerm.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. VICHADA: Corregimiento de Santa Rita, a 1 km al SW de la confluencia del caño Peinilla con el río Tomo. *H. Mendoza & A. Robles 15628* (FMB).

*Coussarea grandis* Müll. Arg.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: río Guainía-Comunidad Arguato. *A. Etter 63* (MO); CAQUETA: alrededores de la pista aérea Aracuara. *D. Restrepo 473* (MO).

*Dendrosipanea revoluta* Steyerm.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: en sabanas de Inírida. *D. Cárdenas 17443*. (COAH)

*Duroia bolivarensis* Steyerm.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. CAQUETA: Aracuara, trocha a hospital. *S. Bergeron 268* (COAH); VAUPES: estación biológica Caparú, 3 km al norte del lago Taraira. *S. Defler 525* (COAH)

*Morinda peduncularis* Kunth

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: resguardo indígena Almidón-La Ceiba, caño Caimán. *G. Galeano 5954* (MO).

*Pagamea plicatiformis* Steyerm.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: resguardo indígena Almidón-La Ceiba. *A. Rudas 7224* (COAH).

*Palicourea grandiflora* (Kunth) Standl.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: serranía de Naquén, Maimachi. *S. Madriñan & C. Barbosa 1019* (MO)

*Palicourea lancigera* (Standl.) Steyerm.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: comunidad indígena de caño Vitina. *D. Cárdenas 20745* (COAH).

*Platycarpum decipiens* Woodson & Steyerm.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. CAQUETA: Estación biológica Puerto Abeja, sector SE serranía de Chiribiquete. *A. Eusse 697* (COAH).

*Platycarpum negrense* Ducke

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: Entre Vitina y caño Culebra. Cárdenas D. 16444 (COAH).

*Platycarpum orinocense* var. *grandiflorum* Steyerm.

Variedad considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. VICHADA: Parque Nacional Natural El Tuparro, Cerro Thomas. *C. Leguizamo 74* (COL).

*Posoqueria williamsii* Steyerm.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: sobre el río Negro, desde Cocuy hacia San Rafael. *R. Cortés 2205* (COL)

*Psychotria ernestii* K. Krause

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. VICHADA centro administrativo, Parque Nacional Natural El Tuparro. *H. Mendoza & A. Robles 15400* (FMB).

*Psychotria sipapoensis* Steyerem.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: serranía de Naquén, cerca del helipuerto 15. *R. Cortés 199* (COAH); VAUPES: serranía de Taraira, 20 km NW de raudal de La Libertad. *R. Cortés 773* (COAH).

*Psychotria spadicea* (Pittier) Standl. & Steyerem.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: Maimachi, serranía de Naquén, cerro Minas alrededores del Helipuerto-15. *C. Barbosa & S. Madriñan 8376* (MO).

*Psychotria vareschii* Steyerem.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: Puerto Colombia, carretera Huesito-Puerto Caribe km 53. *D. Cárdenas 17444* (COAH).

*Retiniphyllum pauciflorum* Kunth ex K. Krause

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: caño Chaquita. *D. Cárdenas 21651* (COAH).

*Retiniphyllum tepuiense* Steyerem.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: río Atabapo. *M. Quiceno 70*. (COAH).

*Rudgea hostmanniana* subsp. *maypurensis* (Standl.) Zappi

Subespecie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. VICHADA: Parque Nacional Natural el Tuparro, cerro del Centro Administrativo; INDERENA. *M. Córdoba 1361* (MO).

*Sipaneopsis foldatsii* Steyerem.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: comunidad indígena de Chaquita, río Atabapo. *D. Cárdenas 15336* (COAH).

*Sipaneopsis pacimoniensis* Steyerem.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. GUAINÍA: entre caño Vitina y caño Culebra. *D. Cárdenas 16410* (COAH).

*Tocoyena brevifolia* Steyerem.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. VICHADA: Reserva Natural Bojonawi, afloramiento la Campana. *M. Córdoba 4499* (LLANOS, FMB).

*Tocoyena orinocensis* Standl. & Steyerem.

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. VICHADA: immediately south of Casuarito, lajas along the Río Orinoco. *G. Davidse 26409* (MO).

## RUTACEAE

*Raputia neblinensis* (R. S. Cowan) Kallunki

Especie considerada anteriormente de distribución restringida para Venezuela. AMAZONAS: resguardo indígena Curare, Los Ingleses. *Z. Cordero 422*. (COAH).

## 2.7. Discusión

Rangel *et al.* (1995a) reportan para la región natural de la Amazonia colombiana (6624 especies, 1466 géneros y 277 familias) y lo registrado para la Guayana colombiana representa el 58% (3818) de las especies, el 71% (1044) de los géneros y el 68% (187) de las familias que se han reportado para Amazonia. En el Neotrópico se han registrado 284 familias Smith *et al.* (2003) y la Guayana colombiana representa el 66% (188).

Las familias con el mayor número de géneros y especies que se encuentran en la región son Melastomataceae, Rubiaceae y Fabaceae que son igualmente reportadas como las familias más ricas para los bosque neotropicales (Gentry 1992 y 1995, Rangel *et al.*, 1995a; Córdoba, 1995; Berry *et al.*, 1995a; Cortés, 1996; Cortés *et al.*, 1998; Terborgh & Andresen 1998; Ter Steege *et al.*, 2000; Córdoba & Etter, 2001; Arbeláez & Cleef, 2003; Clarke & Funk, 2004; Funk *et al.*, 2007; Cárdenas *et al.*, 2007, 2008 y 2009; Aymard *et al.*, 2009; Prieto, 2009; Clavijo *et al.*, 2009 y Aymard *et al.*, 2011). Entre los géneros con el mayor número de especies se encontraron *Miconia*, *Inga* y *Psychotria*, las cuales son igualmente reportados por otros autores para la región Guayana y la Amazonia (Rangel *et al.*, 1995a; Córdoba, 1995; Berry *et al.*, 1995a; Cortés *et al.*, 1998; Córdoba & Etter 2001; Córdoba *et al.*, 2001a; Arbeláez & Cleef, 2003; Carvajal & Murillo, 2007; Cárdenas *et al.*, 2007, 2008, 2009).

Según Berry *et al.* (1995a) y los listados obtenidos por Funk *et al.* (2007), para la región de la Guayana se registran un total de 257 familias, 2,072 géneros y se estima que esta presenta un total

de 15.000 especies, la Guayana colombiana representa el 25% de las especies, la Guyana venezolana el 63% y las Guianas el 58%. A nivel de géneros la Guayana colombiana representa el 50%, la Guayana venezolana el 86% y las Guianas el 94%. A nivel de familias la Guayana colombiana el 73%, la Guayana venezolana 89% y la Guianas el 93% (Tabla 10). La riqueza a nivel de familia, géneros y especies para la Guayana colombiana es baja respecto a los valores registrados para los países vecinos que conforman la Guayana. Esto se debe quizás a que en Colombia hace falta realizar inventarios detallados en gran parte del territorio que conforma esta región, que al aumentar los inventarios teniendo en cuenta el grupo de los helechos y las angiospermas esto incrementara significativamente sus valores. Adicionalmente hay que tener en cuenta que estos valores nunca llegara a ser muy altos ya que la Guayana colombiana no representa una gran extensión de territorio en el país, ni presenta grandes elevaciones comparado con los países vecinos que conforma el escudo Guayanés.

**Tabla 10.** Número de Taxa en los tres grandes grupos florísticos presentes en los países que conforma la región del Escudo Guayanés. Fuente Guianas Boggan *et al.*, 1997, Venezuela Berry *et al.*, 1995a y Colombia este trabajo.

	FAMILIA			GENERO			ESPECIE		
	COL	VEN	GUIANAS	COL	VEN	GUIANAS	COL	VEN	GUIANAS
Pteridophyta	22	29	29	49	92	70	144	671	605
Gymnospermas	3	3	5	3	3	5	8	18	16
Angiospermas	162	198	205	992	1691	1876	3666	8722	8016
Total	187	230	239	1044	1786	1951	3818	9411	8637

Con respecto al hábito se puede reconocer nueve tipos de formas de crecimiento, que crecen en nueve hábitats. Esta riqueza de formas podría deberse a la gran variedad de ambientes que se encuentran en la Guayana colombiana los cuales se clasifican en 19 tipos de ecosistemas esto igualmente ha sido reportado por otros autores para esta región (Huber, 1995a; Huber 1995b; Etter & Córdoba 2001; Córdoba *et al.*, 2001; Rudas *et al.*, 2002 y Rudas, 2010); así mismo, esta complejidad se debe a las condiciones extremas de clima, a los moderados gradientes altitudinales y a los tipos de suelos oligotróficos, a los cuales están adaptadas las formas de vida que crecen sobre la roca desnuda y suelos arenosos pobres en nutrientes determinando una variada vegetación; el dominio de los árboles y las hierbas coincide en términos generales con lo reportado y esperado para los bosques tropicales de la Amazonia y en la región de la Guayana (Gentry, 1986; Gentry, 1990;

Duivenvoorden, 1994b; Urrego, 1994; Córdoba, 1995; Londoño & Álvarez, 1997; Arbeláez & Cleef, 2003, Riina, 2003; Cárdenas, 2007; Carvajal & Murillo, 2007; Porembski, 2007; Cárdenas et al., 2008; Clavijo et al., 2009).

Los arbustos, hierbas y sufrútices, son las formas de vida más típicas de las formaciones rocosas, que dominan en los paisajes de la zona, con elementos de las familias Rubiaceae, Apocynaceae, Caesalpiniaceae y Melastomataceae. Estas familias fueron igualmente encontradas en otras localidades de la región por Gröger (1994) y Gröger & Huber (2007), para los afloramientos en Venezuela, por Porembski *et al.* (1997, 1998, 2000), Porto *et al.* (2008) en los afloramientos rocosos de Brasil, por (Arbeláez & Cleef, 2003) en las mesas de Araracuara, por Rojas (2006) y Fajardo (2006) en el Cerro Thomas en el Tuparro-Vichada, por Giraldo-Cañas, (2008) en los afloramientos de la Amazonia Colombiana, por Tadri (2011) y Córdoba (2012) en los afloramientos de la reserva de Bojonawi y afloramientos aledaños y por Castro, (2010) en los afloramiento del Anden Orinoquense.

La mayor riqueza de especies se presenta en los bosques, seguidos de la vegetación saxícola y las sabanas. El dominio de la cobertura de bosques es igualmente la más importante para la Guayana venezolana, en la cual los bosques representan el 83% del total de su superficie (Huber, 1995a). En la Guayana colombiana se reconocen diferentes tipos de bosques, con una alta diversidad de especies. Estudios puntuales en la Amazonia y Guayana han encontrado esta alta diversidad en este hábitat (Gentry, 1992; Córdoba, 1995; Duivenvoorden & Lips, 1995; Tuomisto *et al.* 1995, Wills *et al.*, 1997; Aymard, 1997; Clark *et al.* 1998; Rodríguez, 1998; Arbeláez & Callejas, 1999; Ter Steege *et al.*, 2000; Rodríguez, 2007; Cárdenas *et al.*, 2007; Clavijo *et al.*, 2009; Cano & Stevenson, 2009). En el caso de la vegetación saxícola y las sabanas, igualmente se han registrado altos valores en su riqueza en los trabajos de Gröger (1994 y 2000); Gröger & Barthlott (1996), en los afloramientos en Venezuela, Ibsch, *et al.* (1995), Mostacedo *et al.* (2001) en los afloramientos en Bolivia, Arbeláez & Duivenvoorden (2004) en los afloramiento de Araracuara, los de Mendoza (2007), Castro (2010), Tadri (2011) y Córdoba (2012, 2013) en los afloramientos y sabanas del Anden Orinoquense (Etter & Córdoba (2001) y Cárdenas (2007a) en los afloramientos y sabanas del Inírida en el Guainía y López (2005) y Cárdenas *et al.* (2008) en la serranía de la Lindosa en el Guaviare.

La distribución de los organismos a lo largo de un gradiente altitudinal muestra una declinación en la riqueza de especies. A medida que se va aumentado en la altitud el número de especies va disminuyendo, fenómeno que se observa en la zona de estudio. Este comportamiento está ampliamente aceptado como un patrón general en el trópico (Pianka, 1966; Margalef, 1977; Rohde, 1992; Stevens, 1992; Rahbek, 1995; Martínez, 1997) y se encuentra determinado por diferentes

factores climáticos como la presión atmosférica, precipitación, temperatura, el tipo de sustrato, entre otras. Este patrón se ha registrado no solo para plantas Loza *et al.* (2010) en bosques montanos en Bolivia, sino en otros grupos de organismos como aves y anfibios (Terborgh, 1971, 1977; Fleming, 1986 y Cortez, 2006).

La riqueza de especies que se registran en los diferentes hábitats, que conforman la Guayana Colombiana, se explica por la dinámica geomorfológica del paisaje y de los ríos, los niveles intermedios de perturbación en los ecosistemas, las barreras geográficas, la variación altitudinal, las características de sus suelos y las condiciones climáticas que en conjunto genera una heterogeneidad de hábitats que amplían el espectro de distribución de especies (Gentry, 1986, 1992; Walschburger, 1992; Huber, 1995; Burnham & Johnson, 2004; Graham, 2010).

En general la gran biodiversidad en el Neotrópico según Rull (2011) se explica a partir de dos enfoques uno teórico que se ha centrado en los posibles mecanismos evolutivos y ecológicos reconociendo que estas zonas han sufrido cambios climáticos que han definido una heterogeneidad ambiental expresada en los patrones de biodiversidad, determinados por la baja tasa de extinción Gaston (2000); Leigh *et al.* (2004); Leighton (2005), y especiación local explicado por la teoría de refugios Haffer (1969); Prance (1978, 1989); Haffer & Prance (2001) y Haffer (2008), o porque la región sufrió cambios climáticos como el enfriamiento y los bajos niveles de dióxido de carbono que, sumados a cambios fisiográficos considerables desde el Neógeno hasta el Pleistoceno, permitieron una especiación mayor en las regiones montañosas en comparación con las tierras bajas Burnham & Graham (1999); Colinvaux *et al.* (2000, 2001, 2005); Bush *et al.* (2004 a,b) y Bush & de Oliveira (2006); Boyce & Lee (2010). Estas hipótesis a pesar de aporta una visión al origen de la biodiversidad aun no son concluyentes.

Un enfoque empírico basado en los patrones biogeográficos modernos y al registro fósil, incluyendo reconstrucciones paleoecológicas y paleoclimáticas, con miras a entender los cambios en diversidad y la estructura de las comunidades terrestres a lo largo del tiempo geológico relacionado con cambios climáticos en el pasado. Van der Hammen *et al.*, (1966); Rull (1999); Bush *et al.* (2001); Burnham & Johnson (2004); Richardson *et al.* (2004); Jaramillo & Dilcher (2000, 2001). Considerando que los bosques actuales están dominados por las angiospermas se ha estudiado su origen y se registran a principios del Cretácico donde tienen una importante radiación, hace 140 Ma Sun *et al.* (2002); Magallón & Castillo (2009); pero igualmente se ha registrado dominancia de angiospermas en El



Cenozoico Graham (2011). Debido a estas evidencias aún se mantiene, una gran incertidumbre sobre los patrones de dominancia, diversificación y distribución del bosque en zonas tropicales.

Y por último los revelados por métodos de adaptación de filogenias moleculares que explican la edad de las especies y clados existentes Nee *et al.* (1992); Arbogast *et al.* (2002); Hewitt (2004); Renner (2005); Rutschmann (2006); Rull (2008). Trabajos puntuales basados en ADN como los citados por Jaramillo (2012) han registrado una rápida radiación de las angiospermas durante el Cenomaniano (100-90 Ma) Wang *et al.* (2009); y Moore *et al.* (2010) y Otros estudios, han mostrado incluso que muchas familias de angiospermas estaban presentes ya en el Cretácico (Davis *et al.*, 2005; Bell *et al.*, 2010). Así mismo se ha podido establecer contraste con estudios de registros fósiles que demuestran que las angiospermas se originaron en el Jurásico (183 Ma) (Bell *et al.*, 2010). Estas diferencias en los resultados son aun un problema sin resolver.

## 2.8. Conclusiones

- En la región de la Guayana Colombiana se identificaron 3818 especies distribuidas en 188 familias y 1044 géneros. Las familias con el mayor número de especies fueron: Rubiaceae con (269); Melastomataceae (224); Fabaceae (161); Poaceae (131) y Euphorbiaceae (123). Las familias con el mayor número de géneros fueron las Rubiaceae con (65); Poaceae (50); Fabaceae (49); Orchidiaceae (45) y Euphorbiaceae (44) y Entre los géneros con el mayor número de especies se registraron *Miconia* (69); *Inga* (61); *Psychotria* (53); *Philodendrum* (45); *Licania* y *Protium* (33 cada uno).

- Teniendo en cuenta las condiciones ambientales extremas en la zona como la presencia de suelos oligotróficos se reconocen 8 tipos de hábitats. Los bosques presentan la mayor riqueza en términos de número de especies con 2076, le siguen la vegetación saxícola (1153), las sabanas (1001), los varillales (699), hábitats perturbados (286), matorrales (114), humedales (49) y por último los cananguchales-morichales (25).

Los ecosistemas con la mayor riqueza fueron los bosques medios y bajos densos de llanuras de inundación de ríos amazónicos (aguas negras) con 1277 especies distribuidas en 519 géneros y 134 familias. Seguido de las sabanas de cimas de las Serranías Guayanesas con 1018 especies distribuidas en 464 géneros y 131 familias y las sabanas casmófitas y bosques bajos abiertos

Caatingas Bajas de cimas de las Serranías Guayanesas con 776 especies distribuidas en 402 géneros y 126 familias.

- La gran variedad de hábitats y las condiciones de los suelos en la región permiten reconocer 9 tipos de formas de crecimiento. Los árboles constituyen la forma más dominante dentro de la flora de la zona con 1604 especies, seguido de las hierbas con 1134.

- Para la Guayana colombiana se encuentra que las localidades con la mayor riqueza de especie esta en el departamento del Vaupés con 144 familias, 582 géneros y 1553 especies, respecto a las áreas de protección el Parque Nacional Natural Serranía de Chiribiquete con 119 familia, 361 géneros y 762 especies; y a las localidades donde aflora el Escudo Guayanés en las Lajas, cerros, serranías y sabanas del Guainía (Guainía) con 146 familias, 567 géneros y 1520 especies. La alta riqueza de especies de una localidad, está determinada por la dinámica geomorfológica del paisaje y de los ríos, los niveles intermedios de perturbación en los ecosistemas, las barreras geográficas, la variación altitudinal, las características de sus suelos y las condiciones climáticas.

- La consolidación de los estudios en la diversidad de la flora de la región de la Guayana en Colombia permitieron generar un conocimiento de la riqueza de la flora local y establecer que en Colombia hasta el momento, se reconoce la presencia del 73% de las familias, el 50% de los géneros y el 25% de las especies que se registran en general para la región fitogeográfica de la Guayana; a pesar, de que aún no se tienen inventarios detallados de toda las localidades que la conforman en el país, es de esperar que a medida que se aumenten y se extiendan los muestreos en estas áreas, los valores muy probablemente se incrementarán.

- Al consolidar la riqueza que se reporta para las áreas de protección como los parques y reservas nacionales y de cada una de las localidades que conforman la Guayana colombiana, se permitirá afianzar el conocimiento biológico de estas zonas e identificar las áreas con vacíos de conocimiento, con miras a centrar los esfuerzos y los recursos para ampliar su reconocimiento. Siendo una herramienta básica para la conservación de la biodiversidad de la región.

- La gran biodiversidad en el Neotrópico se explica a partir de dos enfoques uno teórico que se ha centrado en los posibles mecanismos evolutivos y ecológicos reconociendo que estas zonas han sufrido cambios climáticos expresada en los patrones de biodiversidad local y un enfoque empírico

basado en los patrones biogeográficos modernos y al registro fósil, incluyendo reconstrucciones paleoecológicas y paleoclimáticas, revelados por métodos de adaptación de filogenias moleculares que explican la edad de las especies y clados. Todo estos enfoques aportan evidencian que el origen de la biodiversidad en el neotrópico se debe a los cambios climáticos en el Cuaternario o Terciario, pero el conjunto de estas evidencias aun no son concluyentes.

### 3. ANÁLISIS FITOGEOGRÁFICO DE LA GUAYANA COLOMBIANA

#### 3.1. Resumen

La región fitogeográfica de la Guayana ocupa una superficie aproximada de 1 millón de Km<sup>2</sup>; a nivel mundial es considerada una de las zonas más ricas en diversidad de especies, ya que posee una gran riqueza de flora vascular estimada en unas 15.000 especies (Funk *et al.*, 2007), de las cuales el 42% son endémicas de la región, particularmente del Pantepui (Berry *et al.*, 1995a, Berry & Riina, 2005). Esto se debe a las variaciones altitudinales, a la variedad de tipos de vegetación que se encuentra en su territorio asociados con suelos oligotróficos y el estrés hídrico, que han determinado condiciones extremas definiendo la distribución de una flora única.

A partir del análisis del patrón de distribución de las familias, géneros y especies, se registró a nivel de familias un 58% de elementos pantropicales y un 321% cosmopolita, de los géneros un 71% con distribución neotropical y 19% pantropical. Así mismo se identificaron 48 géneros de distribución restringida y 23 con centro de distribución en la Guayana para un total de 71 géneros como elementos fitogeográficos que sustentan la presencia de la región en Colombia. A nivel de especies se reconoció que el 84% de las especies se encuentran ampliamente distribuidas en la región de la Guayana (GU) y tan solo el 3% son endémicas de la flora de la Guayana colombiana. Se evidenció que el mayor número de géneros endémicos de la Guayana colombiana se presentó en las Lajas, cerros, serranías y sabanas del Guainía con 55 géneros y 121 especies, seguido por las mesas de Araracuara (44/75) y en el complejo de cerros y alrededores de Vaupés/Mitú (42/73). Adicionalmente, cabe destacar la presencia de las 107 especies con distribución restringida o endémica para Colombia que se encuentran en el área que conforma la Guayana colombiana. Con respecto a las 12 áreas de endemismos propuestas por Hernández *et al.*, (1992), el área del Vaupés presentó el mayor número de especies con 51, de las cuales 30 presentan una distribución restringida en ésta.

#### 3.2. Introducción

La región del Escudo Guayanés fue considerada por Maguire (1979) como una provincia florística debido a criterios geográficos, ecológicos y al registro florístico de elementos endémicos de familias como Saccifoliaceae y Tepuianthaceae. Así mismo, se reconocen la presencia de 138 géneros endémicos para la región, 25 géneros con centro de distribución en la Guayana, 23 géneros endémicos de Pantepui y con un alto número de especies endémicas, que la consolida como una región fitogeográfica (Huber, 1994; Berry *et al.*, 1995; Berry & Riina 2005). Según Funk *et al.* (2007) esta región posee una alta diversidad biológica que incluye más o menos 15.000 especies de plantas.

La región ha sido subdividida en cuatro provincias y el territorio colombiano ha sido incluido en la Provincia occidental (Huber, 1994). Según Hernández *et al.* (1992) la provincia de la Guayana en Colombia se extiende a los departamentos del Guainía, Vichada, Vaupés, Guaviare, Caquetá, Amazonas y Meta, que incluyen los cerros y serranías como Chiribiquete, La Lindosa, Taraira, Naquén, Caranacoa, Monochoa entre otras y parte de las planicies que los circundan; estos autores no reconocen el sector de las lajas y cerros del andén orinoquense como parte de la Guayana colombiana

Por la antigüedad de la región han sucedido procesos evolutivos que han determinado la distribución de la flora local, producto de la influencia de varios eventos como los cambios climáticos reportados por Hooghiemstra *et al.* (2002, 2006), la separación de los continentes (Rabinowitz, 1976; Mckenna, 1981; Gentry, 1982), el aislamiento de la vegetación por los refugios del pleistoceno o teoría de refugios (Haffer, 1969; Prance, 1979; Steyermark, 1979, 1982, Haffer & Prance, 2001) y a la combinación de varios de estos procesos (Haffer, 2008; Graham, 2010, Rull, 2011) que han determinado la distribución de la biota y en la diferenciación y heterogeneidad ecosistémica, definiendo así su biodiversidad. En la Guayana colombiana se puede reconocer una variedad de paisajes que se encuentran en este territorio, como los bosques bajos denominados "varillales", los bosques altos, las sabanas de arenas blancas, cerros tabulares, las lajas, caños y ríos e incluyen los cerros y serranías de roca sedimentaria, que han determinado una alta diversidad de especies de flora muy especializada que se han adaptado a los suelos muy pobres susceptibles a la erosión, determinando la presencia de elementos endémicos para estas zonas, que sumados a la dinámica climática determinan su alta fragilidad.

En este capítulo se establece el patrón de distribución fitogeográfica de la flora vascular presente en la Guayana colombiana, identificando taxones de amplia distribución y taxones endémicos restringidos a algún lugar geográfico para detectar la presencia de elementos fitogeográficos que sustente la presencia del escudo Guayanés en Colombia y establecer áreas con concentración de endemismos.

### **3.3. Metodología**

Se utilizó la información geográfica de 3782 de las 3818 especies ya que 36 de ellas fueron identificadas como introducidas o cultivadas y su distribución no está muy bien definida. El patrón de distribución geográfica de familias y géneros se basó en Mabberley (1997), aplicando la clasificación

fitogeográfica de reinos de Takhtajan (1969, 1986). La definición de los taxones cosmopolitas se basó en Good (1964), considerando que es la distribución que cubre todas o casi todas las áreas donde pueden desarrollarse las plantas. Las especies de amplia distribución corresponden a las que cubren más de una región fitogeográfica. En cuanto a la distribución disyunta, esta se presenta en áreas no continuas, como sucede en algunas familias donde la distribución se manifiesta en dos continentes separados como África-Asia, África-América o Asia-América. La distribución Neotropical la componen los elementos con distribución tropical en el nuevo mundo; la Pantropical los elementos tropicales de amplia distribución.

A nivel de especie se utilizaron los conceptos de las subregiones (Anexo 3) propuestas por Cleef y Duivenvoorden (1994) y Arbeláez & Cleef (2003), en cinco categorías para Suramérica. Adicionalmente, se definieron siete categorías de las especies con distribución disyunta y distribución restringida para Colombia. Las áreas geográficas que se incluyeron en este análisis son las que se presentan en la Tabla 11.

**Tabla 11.** Áreas de distribución geográficas de las especies de plantas vasculares presentes en la Guayana colombiana.

<b>GU:</b> Escudo Guayanés, que incluye las localidades: Venezuela (Amazonas, Bolívar y Delta Amacuro), las Guianas (Guyana, Suriname y Guayana Francesa), la zona norte de Brasil (Amapá, Pará, Roraima y Amazonas) y la zona sur-oriente de Colombia (Amazonas, Caquetá, Guaviare, Guainía, Vaupés, Meta y Vichada).
<b>AO:</b> Amazonia Occidental, que incluye la Amazonia ecuatoriana y peruana, la Amazonia boliviana, y parte del sur de la Amazonia brasileña, Amazonia colombiana
<b>EB:</b> Escudo de Brasil, que incluye la parte sur-oriente de Brasil (Sur de Pará y Rondonia) y sur-oriente de Bolivia (Santa Cruz).
<b>AC:</b> Amazonia Central río Amazonas y todo el territorio amazónico que no forma parte de GU, AO o EB.
<b>AP:</b> Andes y Pacífico, de Colombia, Ecuador, Centro América.
<b>A:</b> Especies con amplia distribución Neotropical o Pantropical.
<b>CAM:</b> Distribución en la región Amazónica de Colombia.
<b>COR:</b> Distribución en la región de la Orinoquia de Colombia.

<b>CAP:</b> Distribución entre las regiones Amazónica y Pacífico colombiana.
<b>CAN:</b> Distribución en los Andes o piedemonte colombiano.
<b>CAO:</b> Distribución entre las regiones de la Amazonia y Orinoquia colombiana
<b>Camp:</b> Especies con distribución amplia, en más de tres regiones de Colombia.

De los géneros registrados en la Guayana colombiana se identificaron los géneros endémicos y los géneros con centro de distribución en la región de la Guayana, según lo reportado por Berry *et al.*, (1995), Mabberley (1997), Riina, (2003), Giraldo-Cañas (2004) y Berry & Riina (2005). Adicionalmente se identificaron las especies de estos géneros y los géneros que son exclusivos para la región de la Guayana colombiana y su representatividad en cada una de las localidades definidas para Colombia.

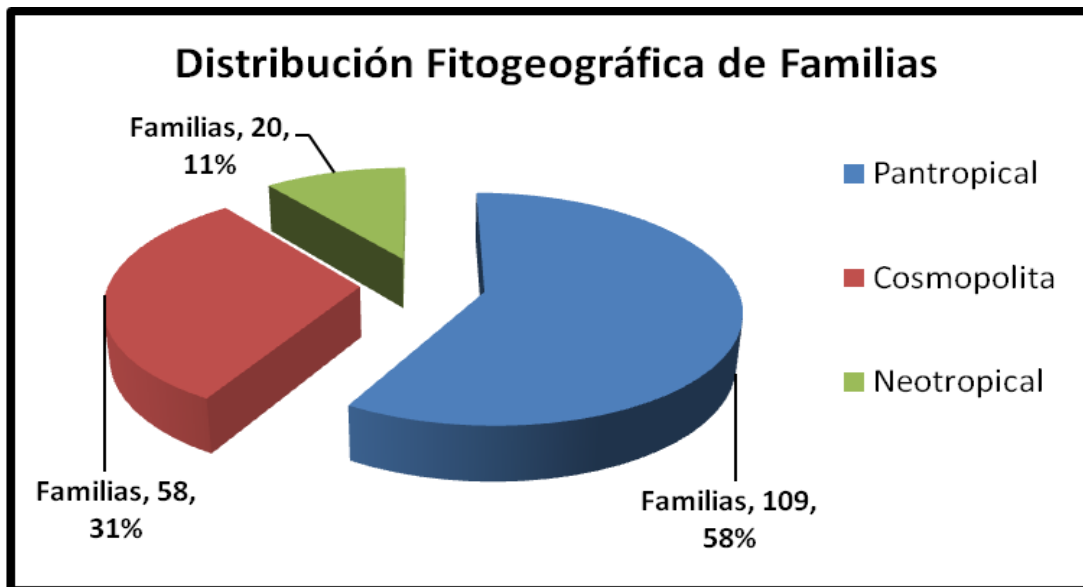
Para reconocer el patrón de distribución de las especies de los géneros endémicos y con centro de distribución en la Guayana, para la Guayana colombiana, se elaboró un mapa de distribución utilizando la cartografía básica de IGAC (2000) escala 1:100.000 y la proyección de los registros de la base de datos elaborada para este proyecto con la aplicación del programa ARCGIS 9.3.

Finalmente, se definieron los taxones con distribución restringida o endémica dentro de la región en Colombia, identificando un total de 109 especies. Para definir la condición de especie endémica se revisaron las bases de datos de Tropicos [www.mobot.org](http://www.mobot.org) y las listas de las floras de Perú (Brako & Zarucchi, 1993), La flora de la Guayana Venezolana (Berry *et al.*, 1995a), flora de Ecuador (Jørgensen & León-Yáñez, 1999), Venezuela (Hokche *et al.*, 2010), las Guianas (Boggen *et al.*, 1996; Funk *et al.*, 2010) y Brasil (Forzza *et al.*, 2010). Posteriormente para la demarcación de las áreas de endemismo los taxones definidos se proyectaron sobre la cartografía básica de IGAC (2000) escala 1:100.000, donde se delimitaron áreas de endemismos basadas en las propuestas por Hernández *et al.* (1992) para Colombia. Así mismo, se estableció su distribución en cada una de las localidades definidas para Colombia.

### 3.4. Resultados

#### 3.4.1. Distribución geográfica a nivel de Familia

El análisis corológico de las 187 familias registradas para la Guayana colombiana arrojó los siguientes resultados (Anexo 4 y Figura 5):



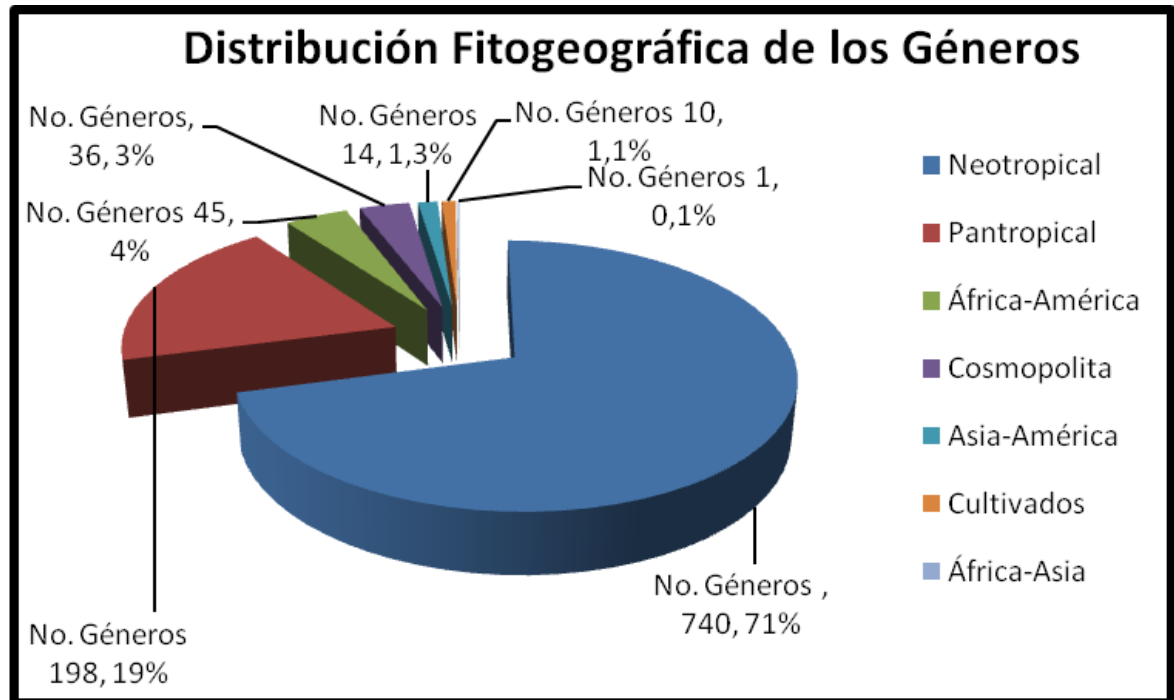
**Figura 5.** Patrones de distribución para las familias presentes en la Guayana colombiana

Las familias con la mayor riqueza de especies y géneros con distribución Pantropical son Melastomataceae (224 especies/34 géneros) y Annonaceae (98/17); en el grupo de las familias Cosmopolitas las Fabaceae (161/49) y Poaceae (131/50); entre las de distribución Neotropical están las Bromeliaceae (85/18) y Rapateaceae (26/8).

### 3.4.2. Distribución geográfica a nivel de Género

De los 1044 géneros que se registran en este estudio (Figura 6), 71% (740 géneros) presentan distribución Neotropical; entre los géneros con el mayor número de especies están *Miconia* con 68 especies, *Inga* (61), *Philodendron* (45), *Protium* (33) y *Clusia* (32). De los géneros con distribución Pantropical se destacan *Psychotria* (53), *Licania* (33), *Piper* (30), *Pouteria* (19) y *Ocotea* (28). Para los géneros con distribución Cosmopolita sobresalen *Solanum* (23), *Polygala* (11). Solo existe un género con distribución disyunta entre África-Asia del género *Alectra*. Entre los géneros presentes en África-América se reconocen *Hirtella* (18) y *Syngonanthus* (15), para Asia-América sobresalen los géneros *Sloanea* y *Heliconia* (16 especies cada uno). Por último, son importantes los géneros cultivados 1,1% (10) *Abrus*, *Cananga* y *Syzygium*. Entre los 740 géneros con distribución Neotropical se pudieron diferenciar: cuatro géneros con distribución en los Andes, nueve en el Escudo Brasileiro, 71 distribuidos en el Escudo Guayanés, 32 que crecen en las Tierras bajas de la Amazonia, 38 que se distribuyen solamente en Sudamérica y 586 que son ampliamente Neotropicales. (Anexo 5).

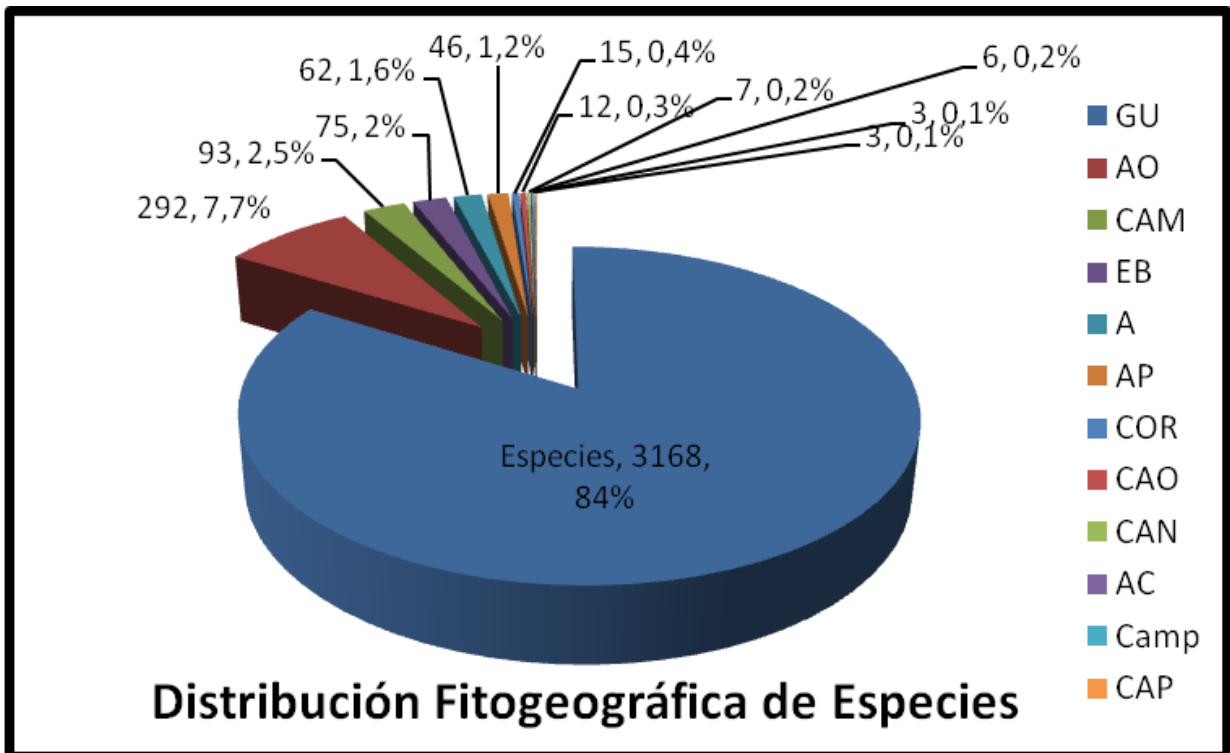




**Figura 6.** Patrones de distribución para los géneros presentes en la Guayana colombiana

### 3.4.3. Distribución geográfica a nivel de especie

De las 3782 especies excluyendo las cultivadas en la zona, se pudo definir que 3168 especies (84%) del total de las especies encontrada en la Guayana colombiana presentan distribución en la región de la Guayana (GU); 292 (7,7%) tienen distribución en la Amazonia Occidental (AO); 93 (2,5%) son especies con distribución en la región Amazónica de Colombia (CAM); 75 (2%) con distribución en el escudo brasilero (EB); 62 (1,6%) son elementos con amplia distribución Neotropical o Pantropical (A); 46 (1,2%) especies que se distribuyen en los Andes, Pacífico y Centro América (AP); 15 (0,4%) son especies con distribución en la región de la Orinoquia Colombiana (COR); 12 (0,3%) elementos distribuidos entre la Amazonia y Orinoquia Colombiana (CAO); siete (0,2%) con distribución en los Andes o Piedemonte Colombiano (CAN); seis (0,2%) distribuidos en el centro de la Amazonia (AC); tres (0,1%) presentan una distribución amplia en más de tres regiones de Colombia (Camp); y por último tres (0,1%) están distribuidas entre la Amazonia y el Pacífico Colombiano (CAP) (Figura 7).



**Figura 7.** Patrones de distribución de las especies presentes en la Guayana colombiana en categorías de áreas de distribución en Sur América. **GU:** Escudo Guayanés, **AO:** Amazonia Occidental, **CAM:** región Amazónica de Colombia, **EB:** Escudo de Brasil, **A:** amplia distribución Neotropical o Pantropical, **AP:** Andes y Pacífico, de Colombia, Ecuador, Centro América, **COR:** región de la Orinoquia de Colombia, **CAO:** Amazonia y Orinoquia colombiana, **CAN:** Andes o piedemonte colombiano, **AC:** Amazonia Central, **Camp:** tres regiones de Colombia, **CAP:** Amazónica y Pacífico colombiana.

#### 3.4.4. Representatividad de los elementos fitogeográficos restringidos

##### para la región del escudo Guayanés presentes en la Guayana colombiana.

De los géneros con distribución restringida y con centro de distribución (con una o dos especies más ampliamente distribuidas), para la región de la Guayana presentes en Colombia, se registró un total de 71 géneros con 186 especies de 37 familias, de los cuales 48 géneros con 98 especies son endémicos para la región Guayana y dos géneros y 20 especies con distribución restringida para la Guayana colombiana. Entre los elementos con centro de distribución en la Guayana se reportan 23 géneros con 88 especies; de estas, siete especies presentan distribución restringida para la Guayana colombiana (Tabla 12).

**Tabla 12.** Elementos florísticos de distribución restringida al escudo Guayanés presentes en la Guayana en Colombia.

Distribución	Familias	Géneros	Especies	Especies Endémicas Colombia
Endémicas de la Guayana	30	48	98	20
Centro en la Guayana	17	23	88	7
TOTAL	37	71	186	27

#### 3.4.4.1. Géneros restringidos a la región biogeográfica de la Guayana presentes en la Guayana colombiana.

Entre los elementos con distribución endémica en la Guayana, se observa que las familias con el mayor número de géneros y especies son las Bromeliaceae con cuatro géneros y 19 especies, Ochnaceae con cuatro géneros y siete especies y Rubiaceae con tres géneros y ocho especies. Los géneros con el mayor número de especies son *Navia* con 12, *Rhyncholacis* (5), *Sipaneopsis* (5) y *Brocchinia* y *Schoenocephalium* con cuatro especies cada una (Tabla 13).

Entre los géneros mencionados anteriormente se reconocieron 20 especies con distribución restringida en la Guayana colombiana: *Brocchinia serrata*, *Steyerbromelia* sp. nov. 1, *Steyerbromelia* sp. nov. 2, *Navia acaulis*, *N. axillaris*, *N. bicolor*, *N. caulescens*, *N. caulescens* var. *minor*, *N. ebracteata*, *N. fontoides*, *N. garcia-barrigae*, *N. graminifolia*, *N. heliophila*, *N. nubacula*, *N. pilarica*, *N. schultesiana*, (Bromeliaceae); *Schoenocephalium martianum*, *S. schultesii* (Rapateaceae); *Pseudomonotes tropenbosii* (Dipterocarpaceae); *Araracuara vetusta* (Rhamnaceae) y *Tepuianthus colombianus* (Tepuianthaceae).

**Tabla 13.** Familias con géneros de distribución endémica para la Guayana y presentes en Colombia. Con asterisco (\*) los géneros con distribución restringida a Colombia.

Familia	Género	No. Especies
Asteraceae	<i>Guayania</i>	1
Bignoniaceae	<i>Digomphia</i>	3
Bonnetiaceae	<i>Archytaea</i>	2
Bromeliaceae	<i>Brewcaria</i>	1

<b>Familia</b>	<b>Género</b>	<b>No. Especies</b>
	<i>Brocchinia</i>	4
	<i>Steyerbromelia</i>	2
	<i>Navia</i>	12
Annonaceae	<i>Heteropetalum</i>	1
Caealpinaceae	<i>Heterostemon</i>	3
Clusiaceae	<i>Neotatea</i>	1
	<i>Platonia</i>	1
Cyperaceae	<i>Cephalocarpus</i>	2
	<i>Exochogyne</i>	1
Dipterocarpaceae	<i>Pseudomonotes*</i>	1
Eriocaulaceae	<i>Rondonanthus</i>	1
Euphorbiaceae	<i>Dendrothrix</i>	1
	<i>Senefelderopsis</i>	1
Euphroniaceae	<i>Euphronia</i>	2
Fabaceae	<i>Aldina</i>	3
	<i>Panurea</i>	1
Flacourtiaceae	<i>Euceraea</i>	1
Gentianaceae	<i>Adenolisianthus</i>	1
	<i>Irlbachia</i>	2
Malpighiaceae	<i>Blepharandra</i>	2
	<i>Diacidia</i>	1
Marantaceae	<i>Monophyllanthe</i>	1
Melastomatacae	<i>Acanthella</i>	3
	<i>Pachyloma</i>	3
Ochnaceae	<i>Blastemanthus</i>	2
	<i>Poecilandra</i>	1
	<i>Tyleria</i>	2
	<i>Wallacea</i>	2
Orchidiaceae	<i>Duckeella</i>	1
	<i>Guanchezia</i>	1
Poaceae	<i>Steyermarkochloa</i>	1

Familia	Género	No. Especies
Podostemaceae	<i>Rhyncholacis</i>	5
	<i>Weddellina</i>	1
Rapateaceae	<i>Guacamaya</i>	1
	<i>Schoenocephalium</i>	4
Rhamnaceae	<i>Araracuara*</i>	1
Rubiaceae	<i>Dendrosipanea</i>	1
	<i>Henriquezia</i>	2
	<i>Sipaneopsis</i>	5
Rutaceae	<i>Decagonocarpus</i>	2
Tepuianthaceae	<i>Tepuianthus</i>	2
Tetrameristaceae	<i>Pentamerista</i>	1
Thurniaceae	<i>Thurnia</i>	2
Xyridaceae	<i>Aratitiopea</i>	1

#### 3.4.4.2. Géneros con centro de distribución en la región biogeográfica de la Guayana presentes en la Guayana colombiana.

Entre las familias con el mayor número de géneros y especies se destacan Rapateaceae con cinco géneros y 16 especies, Rubiaceae con tres géneros y 17 especies, Melastomataceae con dos géneros y 12 especies y Asteraceae con dos géneros y cinco especies. Entre los géneros con el mayor número de especies están *Retiniphyllum* (12 especies), *Macairea* (10 especies) y *Rapatea* con nueve especies (Tabla 14).

Se registraron siete especies con distribución restringida para la Guayana colombiana: *Bonnetia colombiana* (Bonnetiaceae); *Bonyunia excelsa* (Loganiaceae); *Macairea philipsonii* (Melastomataceae); *Gongylolepis cortesii* y *Stenopadus colombianus* (Asteraceae); *Monotrema arthrophyllum* (Rapateaceae) y *Retiniphyllum francoanum* (Rubiaceae).

**Tabla 14.** Géneros de centro de distribución en la región biogeográfica de la Guayana pero con una o más especies de más amplia distribución, presentes en Colombia.

<b>Familia</b>	<b>Género</b>	<b>(No. especies en Colombia) (Total especies en el género)</b>
Adiantaceae	<i>Pterozonium</i>	(2) (14)
Apocynaceae	<i>Galactophora</i>	(2) (9)
Arecaceae	<i>Leopoldinia</i>	(3) (3)
Asteraceae	<i>Gongylolepis</i>	(2) (15)
	<i>Stenopadus</i>	(3) (15)
Bonnetiaceae	<i>Bonnetia</i>	(4) (28)
Caesalpiniaceae	<i>Dicymbe</i>	(1) (18)
Clusiaceae	<i>Moronobea</i>	(2) (7)
Cyperaceae	<i>Everardia</i>	(2) (13)
Humiriaceae	<i>Humiria</i>	(3) (4)
Ixonanthaceae	<i>Ochthocosmus</i>	(4) (7)
Lissocarpaceae	<i>Lissocarpa</i>	(1) (5)
Loganiaceae	<i>Bonyunia</i>	(4) (4)
Melastomataceae	<i>Macairea</i>	(10) (22)
	<i>Macrocentrum</i>	(2) (22)
Orchidiaceae	<i>Aganisia</i>	(1) (1)
Rapateaceae	<i>Monotrema</i>	(4) (5)
	<i>Rapatea</i>	(9) (15)
	<i>Saxofridericia</i>	(3) (9)
	<i>Spathanthus</i>	(1) (2)
Rubiaceae	<i>Platycarpum</i>	(5) (12)
	<i>Retiniphyllum</i>	(12) (21)
Xyridaceae	<i>Abolboda</i>	(8) (20)

### 3.4.4.3. Distribución de las especies de los géneros endémicos de la región biogeográfica de la Guayana en las localidades de la Guayana Colombiana.

En las áreas donde aflora la región del escudo Guayanés en Colombia (Tabla 15) se pudo evidenciar que las localidades con el mayor número de especies endémicas del escudo Guayanés, son las lajas, cerros, serranías y sabanas del Guainía con 121 especies que representan el 65% del total de las especies endémicas de la región biogeográfica de la Guayana presentes en Colombia, seguidas por las mesetas de Araracuara (75/40%); complejo de cerros y alrededores Vaupés/Mitú (73/ 39%); La Serranía de Chiribiquete (59/32%); lajas y cerros del Tuparro/Pto. Carreño/Casuarito (28/15%); Taraira/Yupatí (19/10%); complejos de cerros y alrededores del Guaviare (13/7%); y por último la serranía de la Lindosa y el sur de la serranía de la Macarena con 8 especies (4%) cada una.

**Tabla 15.** Distribución de las especies de los géneros endémicos de la región Fitogeográfica de la Guayana en las localidades de la Guayana colombiana.

Afloramientos	Familias	Géneros	Especies	Especies %
Lajas, cerros, serranías y sabanas del Guainía (Guainía)	30	55	121	65
Mesas de Araracuara (Amazonas/Caquetá)	30	44	75	40
Complejo de cerros alrededores Vaupés/Mitú	24	42	73	39
Serranía de Chiribiquete (Caquetá)	24	35	59	32
Lajas y cerros del Tuparro/Pto. Carreño/Casuarito (Vichada)	15	20	28	15
Serranía y cerro de Taraira/ Yupatí (Amazonas/Vaupés)	14	15	19	10
Complejo de cerros y alrededores (Guaviare)	12	13	13	7
Serranía de La Lindosa (Guaviare)	7	8	8	4
Sur de la serranía y sabanas de La Macarena (Meta)	5	6	6	3

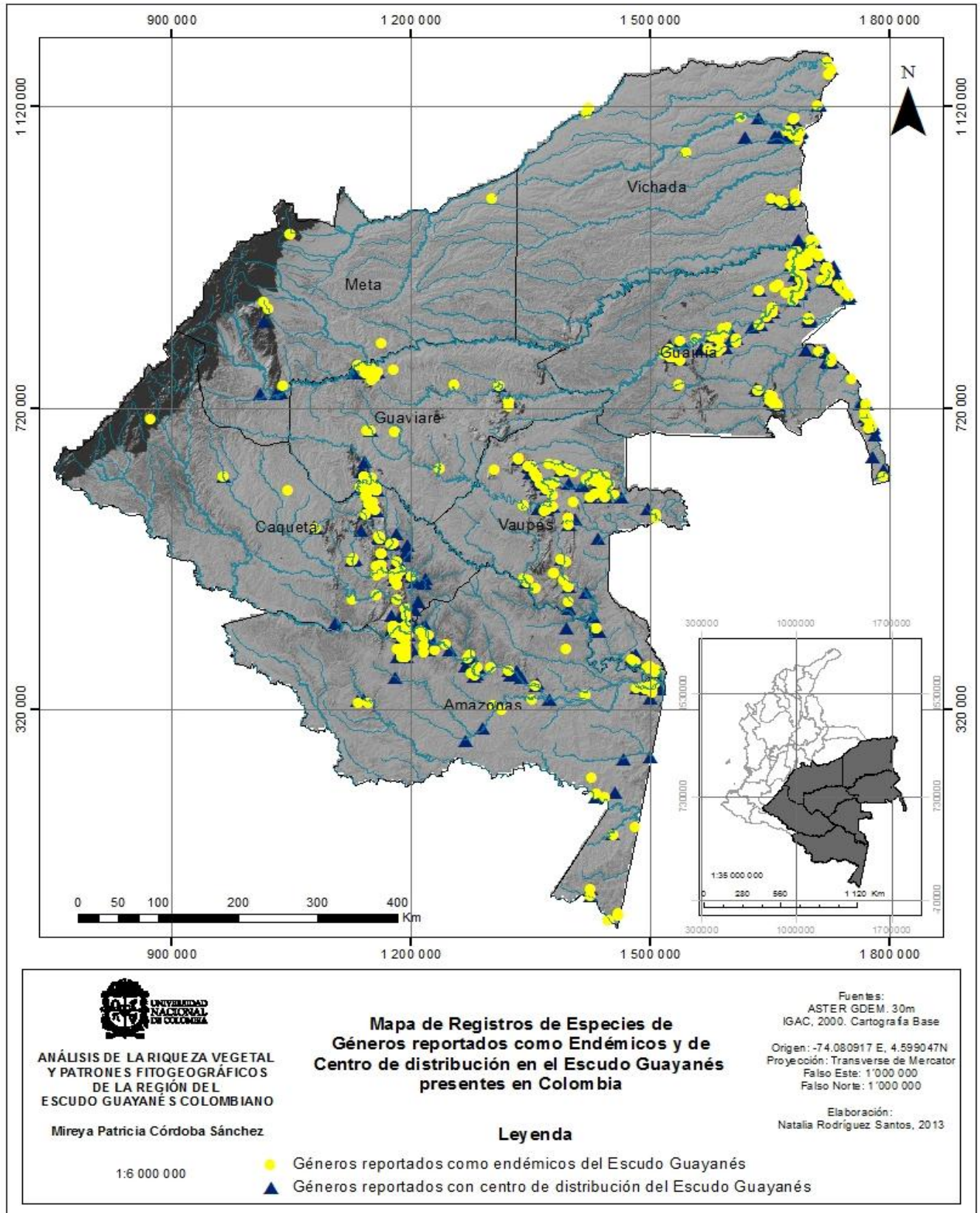
El patrón de distribución de las especies de los géneros endémicos de la región biogeográfica de la Guayana (círculos de color amarillo) y de las especies de los géneros con centro de distribución en la región (triángulos de color azul) que se encuentran en Colombia (Figura 8), permite observar que existe una buena representatividad de los elementos fitogeográficos de la región Guayana, en Colombia.

Sin embargo, se puede reconocer que algunas especies de los géneros endémicos de la región Guayana (círculos de color amarillo) presentan una de distribución más amplia del territorio delimitado como Guayana colombiana, como en el caso de *Adenolisanthus arboreus* (Gentianaceae), donde

algunos registros se ubican en los departamentos del Meta en las sabanas de San Juan de Arama, Puerto Gaitán y Mapiripán y en las sabanas de Casanare en Paz de Ariporo y en el amazonas venezolano (Struwe, 1999). Esta especie es un arbusto que crece principalmente en ambientes de sabanas de arenas blancas y estas condiciones igualmente se presentan en todas estas zonas en Colombia, lo que le ha permitieron ampliar así su área de distribución.

Los registros que se ubican en el sur de la Amazonia entre Tarapacá, Mirití-Paraná y Leticia son de *Heterostemon mimosoides* y *H. conjugatus* (Caesalpiniaceae) que son árboles que crecen en ambientes de bosque de tierra firme o Varillales, *Brocchinia hecetioides* (Bromeliaceae) que son herbáceas terrestres, epífitas o litófilas que crecen sobre afloramientos rocosos, pastizales pantanosos de los tepuyes o varillales entre los 800 a 2500 m. En estas localidades igualmente se puede reconocer la presencia particularmente de varillales que permite ampliar el rango de





**Figura. 8.** Distribución de las especies de los géneros reportados como endémicos y de centro de distribución en el Escudo Guayanés presentes en Colombia.

distribución de estas tres especies en la región de la Amazonia colombiana. Así como el caso particular como la presencia de *Heterostemon conjugatus* en el Choco en Utría García F. *et al.* 1852 (FBM), dan una evidencia de que estos elementos se distribuyan más ampliamente en Colombia y podría reevaluarse su posición como géneros endémicos al escudo Guayanés y pasar a ser géneros con centro de distribución en la región de la Guayana.

En el patrón de distribución de los géneros con centro de distribución en la Guayana (Triángulos de color azul) (Figura 4), igualmente las especies se encuentran bien distribuidas en el área que conforma la Guayana colombiana pero se observan elementos en la parte sur de la Amazonia. Entre las especies que se reconocen están *Galactophora crassifolia* (Apocynaceae, arbusto que crece en varillales); *Humiria balsamifera* (Humiriaceae, arbolito que crece en varillales); *Rapatea elongata*, *R. longipes*, *R. paludosa* (Rapateaceae, hierbas terrestres todas ribereñas); *Retiniphyllum truncatum*, *R. chloranthum*, y *R. concolor* (Rubiaceae, arbustos o hierbas terrestres creciendo en sabanas de arenas blancas o varillales), hábitats como varillales y los descritos anteriormente, propios de la Guayana, se encuentran también presentes en el sur de la Amazonia, lo que ha permitido que estas especies amplíen su rango de distribución a estas zonas.

#### **3.4.5. Especies con distribución restringida en la Guayana Colombia y áreas de endemismos en la región.**

Se reconocen 107 especies con distribución restringida en la Guayana colombiana, distribuidas en 81 géneros y 53 familias. La familia con el mayor número de géneros y especies son las Bromeliaceae con 8 géneros y 22 especies, Poaceae, Rubiaceae y Asteraceae (4/4 cada uno), y Fabaceae (2/3). Los géneros con el mayor número de especies endémicas son *Navia* con 11 especies y *Croton* con tres especies.

#### **Áreas de endemismos en la Guayana colombiana:**

Al proyectar el total de las especies con distribución restringida en la Guayana colombiana y tomando como base las áreas de endemismos propuestas por Hernández *et al.* (1992), se identificaron 12 áreas para la zona de estudio denominadas como: Cahuinarí, Caguán, Chiribiquete, Guainía, Guaviare, Macarena sur, Mesai-Mirití, Orinoco, Sabana San José, Sabanas Yará, Serranía de La Lindosa y Vaupés (Figura 9).

Las áreas de endemismos con el mayor número de especies se encuentran en el Vaupés y Chiribiquete (Tabla 16), con más de 10 especies en el Mesai-Mirití, Cahuinarí, Caguán, Guainía y Guaviare; con menos de 10 especies están Orinoco, Sabana del Yará, Serranía de la Lindosa, Macarena sur y Sabana San José. La unidad que presentó el mayor número de especies con distribución restringida fue el Vaupés con 30 especies; las demás localidades presentan menos de diez especies con distribución restringida.

**Tabla 16.** Número de especies endémicas y especies con distribución restringida en cada una de las áreas de endemismos propuestas por (Hernández & *et al.*, 1992).

Unidad	Área de endemismo	Familia	Género	Especie	Restringida a la Unidad
34	Vaupés	31	44	51	30
51	Chiribiquete	16	18	23	10
39	Mesai-Mirití	14	15	18	4
33	Guainía	12	15	16	7
45	Cahuinarí	12	13	16	0
40	Caguán	10	10	11	2
38	Guaviare	12	13	13	4
32	Orinoco	8	8	8	5
50	Serranía de Lindosa	8	8	8	1
49	Sabanas del Yará	5	5	5	1
36	Macarena Sur	5	5	5	2
48	Sabana San José	2	2	2	0

A continuación se listan las especies de distribución endémica en Colombia, para cada unidad de las áreas de endemismos y cuales son de distribución restringida a cada una:

**34 Vaupés:** presenta 51 especies endémicas de Colombia de las cuales 30 son de distribución restringida en esta unidad: *Bathysa bracteosa*, *Begonia lutea*, *Bonnetia colombiana*, *Buchnera rubriflora*, *Burmannia vaupesana*, *Cybianthus llanorum*, *Dieffenbachia philipsonii*, *Euplassa saxicola*, *Ferdinandusa dissimiliflora*, *Navia caulescens*, *Navia ebracteata*, *Navia fontoides*, *Oedematopus divaricatus*, *Ouratea chiribiquetensis*, *Sobralia liliacea*, *Stenopadus colombianus*, *Swartzia iniridensis*, *Tepuianthus colombianus*. **Restringidas a esta Unidad:** *Anthurium crassinervium* var. *caatingae*, *Anthurium infectarium*, *Arthropogon sorengii*, *Brocchinia serrata*, *Byrsonima ciliata*, *Clusia mituana*,

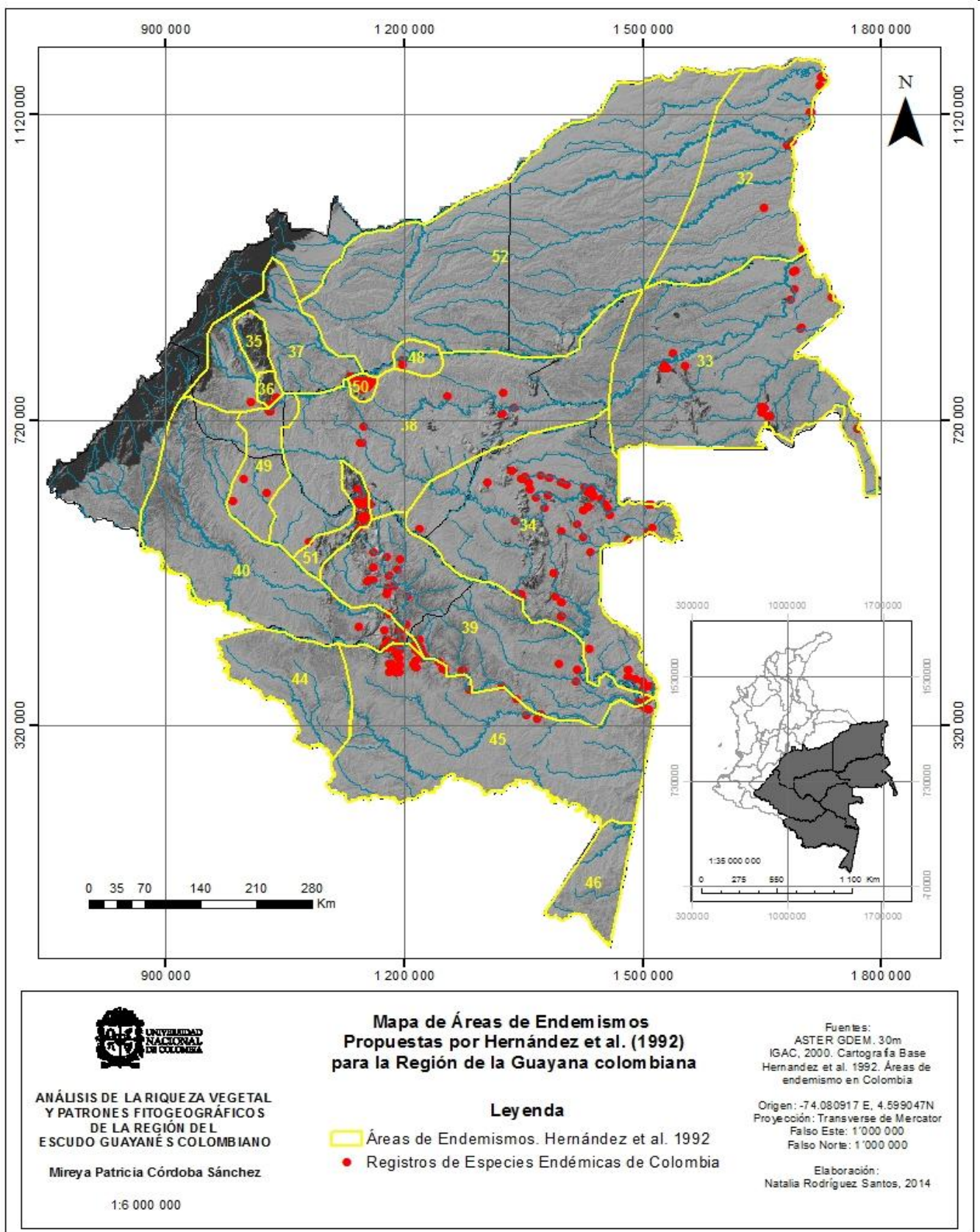
*Compsonera schultesiana*, *Guarea quadrangularis*, *Guzmania longibracteata*, *Heteropterys olivacea*, *Justicia scytophylla*, *Mandevilla thevetioides*, *Mateleia vaupesana*, *Maxillaria schultzei*, *Mendoncia zarucchii*, *Miconia zarucchii*, *Mikania vaupesensis*, *Navia heliophila*, *Oenocarpus makeru*, *Pachira morae*, *Pepinia mituensis*, *Pepinia sanguinea*, *Piper crenatifolium*, *Posoqueria taraiensis*, *Rhyncholacis nobilis*, *Schlegelia hirsuta*, *Selaginella subarborescens*, *Swartzia cabrerae*, *Urospatha antisylleptica*, *Vriesea vexillata*.

**51 Chiribiquete:** presenta 23 especies endémicas de Colombia y diez presenta una distribución restringida en esta unidad: *Arthrostylidium chiribiquetense*, *Bathysa bracteosa*, *Buchnera rubriflora*, *Burmannia vaupesana*, *Navia axillaris*, *Navia caulescens*, *Ouratea chiribiquetensis*, *Ouratea gonzalezii*, *Sauvagesia guianensis* subsp. *aracuarensis*, *Styrax rigidifolius*, *Tepuianthus colombianus*. **Restringidas a esta Unidad:** *Aphelandra lamprantha*, *Apodandra corniculata*, *Bonyunia nobilis*, *Croton chiribiquetensis*, *Hibiscus sebastianii*, *Navia bicolor*, *Navia graminifolia*, *Navia pilarica*, *Phoradendron apertiflorum*, *Retiniphyllum francoanum*.

**39 Mesai-Mirití:** presenta 18 especies endémicas de Colombia y cuatro especies con distribución restringida en esta unidad: *Bathysa bracteosa*, *Croton aracuarae*, *Justicia cuatrecasasii*, *Lueheopsis schultesii*, *Monotrema arthrophyllum*, *Navia caulescens*, *Navia fontoides*, *Navia garcia-barrigae*, *Ouratea chiribiquetensis*, *Ouratea kananariensis*, *Pseudomonotes tropenbosii*, *Styrax rigidifolius*, *Tepuianthus colombianus*, *Vriesea schultesiana*. **Restringidas a esta Unidad:** *Annona aracuara*, *Bonyunia excelsa*, *Connarus guggenheimii*, *Mandevilla columbiana*.

**45 Cahuinarí:** presenta 16 especies endémicas de Colombia y ninguna con distribución restringida en esta unidad: *Bathysa bracteosa*, *Burmannia vaupesana*, *Croton aracuarae*, *Cybianthus amaralae*, *Ferdinandusa dissimiliflora*, *Navia ebracteata*, *Navia garcia-barrigae*, *Ouratea chiribiquetensis*, *Ouratea kananariensis*, *Pseudomonotes tropenbosii*, *Stenopadus colombianus*, *Styrax rigidifolius*, *Tepuianthus colombianus*, *Xyris aracuare*.

**40 Caguán:** presenta 12 especies endémicas de Colombia y dos especies con distribución restringida en esta unidad: *Croton aracuarae*, *Monotrema arthrophyllum*, *Navia ebracteata*, *Navia garcia-barrigae*, *Stenopadus colombianus*, *Tepuianthus*



**Figura 9.** Áreas de Endemismos según la área propuesta de Hernández *et al.*, (1992) en la Guayana colombiana.

*colombianus*, *Xyris araracuarae*. **Restringidas a esta Unidad:** *Araracuara vetusta*, *Parodiolyra colombiensis*.

**33 Guainía:** presenta 16 especies endémicas de Colombia y siete especies con distribución restringida en esta unidad: *Begonia lutea*, *Bonnetia colombiana*, *Monotrema arthrophyllum*, *Navia caulescens*, *Ouratea kananariensis*, *Sobralia liliacea*, *Stenopadus colombianu*. **Restringidas a esta Unidad:** *Gongylolepis cortesii*, *Steyerbromelia* sp. nov. 1. *Aniba vaupesiana*, *Crotalaria nitidula*, *Navia nubicula*, *Picramnia apetala*, *Trattinnickia multiflora*.

**38 Guaviare:** presenta 13 especies endémicas de Colombia y cuatro especies con distribución restringida en esta unidad: *Cybianthus idroboi*, *Ilex fructiclipeata*, *Monotrema arthrophyllum*, *Ouratea gonzalezii*, *Styrax rigidifolius*, *Tepuianthus colombianus*. **Restringidas a esta Unidad:** *Aechmea* sp. nov., *Bauhinia longipes*, *Cuphea chiribiquetea*, *Steyerbromelia* sp. nov.2.

**32 Orinoco:** presenta ocho especies endémicas de Colombia y cinco especies con distribución restringida en esta unidad: *Burmannia vaupesana*, *Euplassa saxicola*. **Restringidas a esta Unidad:** *Licania heterofructa*, *Pepinia heliophila*, *Sohnerya giraladiana*, *Blepharodon minimus* y *Dioscorea cordobae*.

**50 Serranía de la Lindosa:** presenta 8 especies endémicas de Colombia y una especie con distribución restringida en esta unidad: *Aechmea stenosepala*, *Axonopus morronei*, *Cuphea beneradicata*, *Buchnera rubriflora*, *Oyedaea cuatrecasasii*. **Restringida a esta Unidad:** *Mimosa guaviarensis*.

**49 Sabanas del Yará:** presenta 5 especies endémicas de Colombia y una especie con distribución restringida en esta unidad: *Aphelandra albert-smithii*, *Macarenia clavigera*, *Oyedaea cuatrecasasii*, *Vriesea schultesiana*. **Restringida a esta Unidad:** *Resia nimbicola*.

**36 Macarena sur:** presenta 5 especies endémicas de Colombia y dos especies con distribución restringida en esta unidad: *Aechmea stenosepala*, *Euplassa saxicola*, *Macarenia clavigera*. **Restringidas a esta Unidad:** *Buchnera jacoborum*, *Macairea philipsonii*.

**48 Sabana San José:** presenta 2 especies endémicas de Colombia: *Axonopus morronei*, *Oedematopus divaricatus*.

### 3.5 Discusión

A nivel de familia los componentes pantropicales y cosmopolitas fue los más significativo; mientras que a nivel de géneros y especies los patrones de distribución están ampliamente representados por el componente Neotropical; este mismo patrón se observó en floras de áreas relacionadas con el escudo Guayanés (Boom, 1990; Kelloff & Funk, 2004; Aymard *et al.*, 2011) y floras locales (Cortés *et al.*, 1998, Giraldo-Cañas, 2001c, Arbeláez & Cleef, 2003, Carvajal & Murillo, 2007).

Entre las familias presentes en la Guayana colombiana con centro de distribución en América tropical se reconocen cuatro (Mayacaceae, Bromeliaceae, Humiriaceae, y Rapateaceae); sin embargo, al menos una especie de estas familias se encuentra en África como lo mencionan (Gentry, 1982 y Kelloff & Funk, 2004). La familia mono genérica de hierbas acuáticas Mayacaceae tiene una especie de *Mayaca* (*M. baumii*) en Angola; en las Bromeliaceae existe una especie *Pitcairnia* (*P. feliciana*) en Gabón; las Humiriaceae presentan una especie de *Sacoglottis* (*S. gabonensis*) en Gabón. En el caso de las Rapateaceae, una familia casi exclusiva del escudo Guayanés y de la Amazonia presenta un género monotípico (*Maschalocephalus*) con *M. dinklagei* en Gabón. La presencia de géneros y de especies con distribución disyunta entre Suramérica y África tropical es un patrón que se ha demostrado con la dispersión a larga distancia (Goldblatt, 1993; Rico, 1993; Muñoz *et al.*, 2004; Rousseau *et al.*, 2003,2006).

Las evidencias moleculares explican la presencia de la familia Rapateaceae por dispersión de manera centrípeta llegando alcanzar el occidente de África tropical por dispersión a larga distancia hace 8-6 Ma (Givnish *et al.*, 2000, 2004). En el caso de la familia Vochysiaceae predominantemente neotropical, Sytsma *et al.*, (2004) mencionan dos géneros endémicos de la región occidental de África tropical, y explican esta distribución igualmente basados por análisis filogenéticos moleculares que muestran que la división del linaje se dio hace 28 Ma. Jaramillo & Dilcher (2001) estiman que entre el Paleoceno y el Eoceno se evidencia una similitud florística de la palinoflora entre el norte de Sur América y África de 11 a 11,5%; este resultado mostraría que la distribución de la familia se debería a la dispersión a larga distancia a través del Atlántico. Otras características que aportan a esta teoría de distribución biogeográfica, es la presencia de semillas que se dispersaron a larga distancia, como en el caso de las Cactaceae con frutos blandos dispersados por aves (Sytsma *et al.* 2004). El trabajo de

Renner (2004) igualmente apoya esta hipótesis de dispersión a larga distancia y considera que existe un mayor flujo de elementos suramericanos hacia África que en sentido contrario. Todos estos trabajos han demostrado que la presencia de estas familias en África es producto de un evento de dispersión y no de Vicarianza.

En la Guayana colombiana se presentan familias propias de ambientes secos como Agavaceae (en las lajas 1 género/1 especie), Capparaceae (en los bosques secos llaneros 5/9), Cactaceae (crecen en las lajas, en matas llanera y epífitas 7/8) y Pedaliaceae (*Craniolaria* es de sitios intervenidos y sabanas 1/1), esta última especialmente de zonas áridas de la Costa Caribe como lo mencionan Prance (1978, 1979), Gentry (1982) y Mabberley (1997). Dentro de las familias con centro de distribución restringida al Neotrópico particularmente en Sur América según Mabberley (1997) y presentes en este trabajo figuran Bignoniaceae con 29 géneros/87 especies y Lecythidaceae (8/35), con centro de distribución en la Amazonia se registran las Quinaceae (3/12) y Caryocaraceae (2/7), y familias con distribución restringida en el escudo Guayanés como Euphroniaceae (1/2), con dos de las tres especies que se registran para la región y actualmente ha sido incluida en las Chrysobalanaceae del orden Malpighiales (Stevens, 2001) y las Tepuianthaceae (1/2), constituida por un género con dos de las seis especies registradas para la región y una con distribución restringida en Colombia registrada por Cortés (1998) en la Serranía de Chiribiquete, actualmente fue incluida en las Thymelaeaceae del orden Malvales (Stevens, 2001). Otra familia presente en la zona de estudio con centro de distribución en la Guayana que se extiende hasta la Guayana brasilera, son las Thurniaceae (Gentry, 1982, Heywood, 1993, Kellof & Funk, 2004).

A nivel de los géneros se encontró que en la Guayana colombiana predominan los elementos Neotropicales (740 géneros) y Pantropicales (198), este patrón igualmente fue reportado en los trabajos de Acosta (1997) en bosques mesófilos en México, Arbeláez & Cleef (2003) en las mesas de Aracuara en Colombia, Kellof & Funk (2004) en la Guyana y Aymard *et al.* (2011) en la cuenca del río Caura en Venezuela. La presencia de géneros pantropicales muestra la relación de una flora común especialmente con el continente Africano (Good, 1974; Gentry, 1982).

Entre los géneros con distribución restringida en Colombia se encuentran *Gloxiniopsis*, *Macarenia* y *Rhytidanthera*, cada uno representado por una especie. Entre los géneros con centro de distribución en la Amazonia según Mabberley (1997), también presentes en la Guayana colombiana, se destacan



con el mayor número de especies *Caraipa* con 11 especies, *Hevea* y *Campsiandra* con ocho cada una y *Diplotropis* con tres.

De las familias, géneros y especies endémicas para la región de la Guayana presente en Colombia (Tabla 21), se puede apreciar que se registran dos de las cuatro familias endémicas de la región Guayana (Euphroniaceae y Tepuianthaceae; Berry *et al.* 1995a, Mabberley, 1997). A nivel de géneros se registraron 71 géneros de los 187 reportados como elementos fitogeográficos para la región de la Guayana (Berry *et al.*, 1995a, Mabberley, 1997); de estos géneros dos son exclusivos para Colombia (*Araracuara*, *Pseudomonotes*), los dos con una sola especie. El primero, *Araracuara* con la especie ***Araracuara vetusta*** (Rhamnaceae) descrita y registrada por Fernández & Arbeláez (2008) en las Sabanas del Yarí en afloramientos rocosos y el segundo *Pseudomonotes*, con la especie *Pseudomonotes tropenbosii* (Dipterocarpaceae) registrada en las mesas de arenisca de Araracuara citado por Morton *et al.*, (1999).

De los géneros endémicos para la Guayana se registraron 71 presentes en Colombia, con 186 especies, que constituyen el 4,9% del total de las especies encontradas en la Guayana colombiana de estas, 27 especies que representan el 0,7% del total de las especies registradas en la Guayana colombiana presentan una distribución restringida para la Guayana Colombia (Tabla 17).

**Tabla 17.** Niveles de endemismos en la Guayana colombiana respecto a la región biogeográfica de la Guayana.

	Taxones presentes en la Guayana Colombiana	Taxones endémicos para el Escudo Guayanés	Taxones endémicos de la región biogeográfica de la Guayana presente en Colombia	Taxones restringidos para la Guayana Colombia
FAMILIA	184	4	2 (1,1%)	-
GENERO	1044	187	71 (6,8%)	2 (0,2%)
ESPECIE	3818	859	186 (4,9%)	27 (0,7%)

Entre estos elementos fitogeográficos se registró un género que se consideraba endémico para Pantepui citado por Berry *et al.* (1995a), *Brewcaria* con una especie ***Brewcaria reflexa***, en la Guayana colombiana, pero se ha establecido que la mitad de las seis especies que componen el género son de tierras bajas (Com. person. Huber); como es el caso de esta especie; por lo tanto, su distribución no se debe considerar sólo de Pantepui.

La familia Bromeliaceae tiene una distribución geográfica básicamente Neotropical Smith (1946), se le considera una de las familias más diversificadas de la región de la Guayana venezolana, presenta el mayor número de especies (273) y de estas 171 son endémicas de 6 géneros para toda la región según Berry *et al.* (1995a). Para el caso de la Guayana colombiana, esta familia presenta 89 especies de 19 géneros; entre estas se reconocieron tres especies nuevas para la región de la Guayana colombiana, una del género *Aechmea* y dos especies de *Steyerbromelia*. Se destaca la presencia de especies endémicas de los géneros con distribución restringida en la región de la Guayana como *Navia* con 12 especies/11 endémicas de la Guayana colombiana e igualmente sucede lo mismo con este género para la Guayana venezolana (Hokche *et al.*, 2008) con 75 especies /69 endémicas para Venezuela. *Brewcaria* en Colombia tiene una sola especie y en Venezuela de las seis especies cinco son endémicas y el nuevo registro de género *Steyerbromelia* con dos especies nueva para Colombia y en Venezuela con seis especies/todas endémicas. Con respecto a este alto endemismo en la región de la Guayana se establece que esta constituye un centro de diversificación para algunos grupos de bromelias como en el caso de los género *Navia*, *Brewcaria* y *Steyerbromelia* entre otras; esto igualmente se han reportado para varios grupos por otros autores (Maguire, 1970; Fuertes, 1992, Huber, 1994a; Berry *et al.*, 1995a; Givnish *et al.*, 2000; Riina, 2003; Givnish *et al.*, 2004; Berry & Riina 2005, Funk *et al.*, 2007; Hokche *et al.*, 2008 y Forzza *et al.*, 2010).

Según lo reportan Maguire, (1970), Huber, (1988a, 2005), Berry *et al.*, (1995a), Riina (2003), Berry & Riina (2005), existe un alto número de endemismos en la región de la Guayana venezolana, particularmente en las áreas de Pantepui. Aunque en Colombia no se registra un nivel alto de endemismos se han reportado por varios autores la presencia de algunos de estos Fuertes (1992); Betancurt & Arbeláez (1995); Giraldo-Cañas (1998, 1999a); y Parra (2005) que se explican debido a diversos factores como la adaptación de una gran cantidad de taxones a los ecosistemas oligotróficos sobre suelos muy ácidos, muy comunes en la región del escudo Guayanés (Maguire, 1970; Steyermark, 1986; Huber, 1988a y Kubitski, 1989, 1990); al aislamiento geográfico de los cerros aunque en Colombia son de poca altura (de máximo 929 m en la serranía de Naquén).

Así como a procesos de extinción y especiación local que se han explicado por varias teorías como la de los refugios (Haffer, 1969; Prance, 1978, 1989; Haffer & Prance, 2001 y Haffer, 2008), donde grandes cambios en la cobertura vegetal y la distribución de las especies en el Pleistoceno se debió a cambios climáticos entre los pleni e interglaciares, que se remontan hasta el Mioceno. Teorías más recientes explican que los cambios en la vegetación se dieron por cambios climáticos como el enfriamiento y los bajos niveles de dióxido de carbono que, sumados a cambios fisiográficos

considerables desde el Neógeno hasta el Pleistoceno, permitieron una especiación. (Colinvaux *et al.*, 2000, 2001, 2005; Bush *et al.*, 2004 a,b y Bush & de Oliveira, 2006)

Respecto a la distribución de las especies, se pudo reconocer que el 84% presenta una distribución en la Guayana; esto igualmente ha sido documentado por Steyermark (1982, 1986) en la Guayana venezolana, por Prance (1978) y Prance & Johnson (1992) en el Brasil y por Cleef & Duivenvoorden (1994), Cortés (1996), y Cortés *et al.*, (1998) en localidades de la Guayana colombiana.

La relación de la Guayana con la Amazonia se ha reportado igualmente por Cortés & Franco (1997); Arbeláez & Cleef (2003); Carvajal & Murillo (2007) y Aymard (2011), donde evidencias palinológicas indican que la Amazonia estuvo dominada por bosques durante gran parte del Pleniglacial Medio, pero, durante los intervalos secos de este periodo estuvo dominada por vegetación del tipo catingsabana (Van der Hammen y Absy 1994). Mientras que Hoorn (1994) explica que esta afinidad entre las floras se debió a que hasta el Mioceno temprano el río Amazonas corría en dirección este-oeste y su principal fuente de sedimentos era el escudo Guayanés, y más tarde en el Mioceno cuando ocurre el levantamiento de los Andes, el río Amazonas cambia la dirección hacia oeste-este; lo que sustenta lo propuesto por Prance (1978), que la flora amazónica se originó a partir de los Escudos Brasileiro y Guayanés.

La presencia de elementos del Escudo Brasileiro ha sido explicada por la conexión que existió entre los Escudos Guayanés y Brasileiro, que se interrumpió por la fractura que sufrió la corteza oceánica en la cuenca del río Amazonas (Gibbs & Barron 1983, Schubert 1995 citados por Arbeláez & Cleef, 2003).

La presencia de elementos andinos en la región de la Guayana, ha sido igualmente registrada por Maguire (1970); Steyermark (1979); Steyermark (1986); Huber (1988c); Huber (1992); Berry *et al.* (1995a); Riina (2003); Arbeláez & Cleef (2005) y Berry & Riina (2005). Se explican la relación de las dos floras según Van der Hammen (1982, 1992) al levantamiento de los Andes durante el Pleistoceno. Berry *et al.* (1995a) suponen la existencia de un intercambio bidireccional entre las dos áreas, corroborado por la presencia de ciertos elementos típicos de las tierras altas de la Guayana y de los Andes como los géneros *Bonnetia*, *Everardia*, *Euceraea*, *Pterozonium*, *Lissocarpa*, *Digomphia*, *Stenopadus* y *Gongylolepis*. Riina (1996) y Berry & Riina (2005) se apoyan en la hipótesis de que la presencia del elemento andino en Pantepui puede ser el resultado de procesos de dispersión

mediados principalmente por aves a partir de los trabajos de (Mayr & Phelps, 1971 citados por Riina 1996).

La presencia de elementos que se comparten con la región del Choco biogeográfico y la Guayana colombiana igualmente han sido reportadas por Balslev & Mori (1981); Gentry (1982, 1982a); Cortés & Franco (1997); Carvajal & Murillo (2007); Giraldo-Cañas (1999, 2001), lo que podría indicar la posible relación que han tenido estas dos floras antes del levantamiento de los Andes, quienes han registrado varios grupos de especies que se distribuyen tanto en las tierras bajas de la Guayana, el oriente panameño y el Chocó colombiano. Gentry (1982a) sugirió que este patrón indica que en el pasado existió una flora común entre el escudo Guayanés y la región ístmica durante el Mioceno y el Plioceno temprano, que se fragmentó por el levantamiento de la cordillera de los Andes. Aunque no se tienen evidencias claro de esto.

En el Sur de la Serranía y sabanas de la Macarena, se reconoce la presencia de elementos fitogeográficos compartidos con la región del escudo Guayanés y con las diferentes localidades definidas en la Guayana colombiana, registrando géneros de distribución endémica para la región de la Guayana como *Adenolisanthus*, *Heterostemon*, *Rhyncholacis*, *Humiria*, *Macairea*, *Macrocentrum* y *Pterozonium*, representados en la parte sur de la serranía y las sabanas en donde afloran formaciones de areniscas del cretáceo superior hasta el terciario inferior con suelos superficiales (Carvajal & Murillo, 2007); esto se debe quizás a que en la parte sur de La Macarena, se presentan características geológicas que son el producto de la influencia del Escudo Guayanés (Silva & Van der Hammen, 1960) y Galvis (1999). Estos autores determinan que el material que se encuentra en la parte alta de la Formación de La Macarena, es el resultado de acumulaciones fluviales continentales producto de los depósitos de ríos que vinieron del escudo de la Guayana. Estas características geológicas con influencia del escudo Guayanés quizás han determinado una similitud florística con las diferentes localidades de la Guayana colombiana. Estas afinidades florísticas han sido reportadas también por Sastre (1995) con elementos de las Ochnaceae del género *Ouratea*, Murillo (1997) con especies de pteridophytas y Giraldo-Cañas (2001) con elementos de las familias Poaceae, Rapataceae y Malpighiaceae.

Por otro lado, Rangel *et al.* (1995) y Morrone (2001) ubican a la Serranía de la Macarena dentro de la región Amazónica y Huber (1994) propone incluirla en el complejo fitogeográfico Andino. Según el estudio de Carvajal y Murillo (2007) que se concentra en la parte norte de la serranía, presenta una

flora muy diversa afín a diferentes regiones biogeográficas, debido a su proximidad con la Amazonia, Andes, Orinoquia y en menor proporción con la Guayana, que ha permitido un intercambio florístico determinando el establecimiento de un mosaico de floras que ha impedido enmarcarla dentro de una región fitogeográfica.

### 3.6 Conclusiones

- Entre los elementos florísticos endémicos del escudo Guayanés presentes en la Guayana Colombia, se registraron 186 especies distribuidas en 71 géneros y 38 familias, entre las cuales se pudieron reconocer 2 géneros y 27 especies con distribución restringida para Colombia.
- Dos familias endémicas de la región Guayana están registradas en Colombia (Euphroniaceae y Tepuianthaceae), actualmente incluidas en las Vochysiaceae y las Thymeliaceae respectivamente.
- Entre los géneros endémicos para la región del escudo Guayanés se encontraron 98 especies de 48 géneros como *Acanthella sprucei* Hook.f, *Diacidia galphimioides* Griseb., *Euceraea nitida* Mart., *Euphronia hirtelloides* Mart., *Tepuianthus savannensis* Maguire & Steyererm., entre otras. Entre los géneros con centro de distribución para la región de la Guayana pero con una o dos especies distribuidas fuera de ella se registraron 88 especies en 23 géneros como *Abolboda acicularis* Idrobo & L.B.Sm., *Retiniphyllum concolor* (Spruce ex Benth.) Müll. Arg., *Bonyunia aquatica* Ducke, *Ochthocosmus multiflorus* Ducke y *Gongylolepis martiana* (Baker) Steyererm. & Cuatrec., entre otras.
- Las Bromeliaceae tienen una distribución geográfica básicamente Neotropical y es una de las familias más diversificadas de la región de la Guayana, presentan el mayor número de especies con distribución restringida en la región; por ende, se considera esta área un centro de diversificación para varios grupos de bromelias, con los géneros *Navia*, *Brewcaria* y *Steyerbromelia*.
- La presencia de 107 especies de distribución restringida en la Guayana colombiana y 67 de estas con distribución restringida a cada una de las localidades definidas como áreas de endemismos para Colombia, permiten reconocer que en la Guayana colombiana se presentan procesos de especiación regionales y locales que son el producto de procesos de aislamiento y cambios climáticos que permitieron facilitar procesos de especiación.

- A nivel de familia los patrones de distribución están ampliamente representados por los componentes Pantropical y Cosmopolita. A nivel de géneros y especies por el componente Neotropical. Esto indica que la composición florística actual, es el resultado de un proceso de especiación y especialización de una flora remanente en la región, la cual se desarrolló bajo aislamiento e intercambio de especies entre las regiones del norte de Sudamérica, dando como resultado una flora de gran diversidad y a la definición de un importante centro de endemismo conocido como Imeri.

- La evidencia del gran número de taxones de derivación extra Guayana, se explica según Steyermark (1979b) y Huber (1988a) por diferentes fenómenos como los mecanismos de especiación inducidos por modificaciones temporales de hábitat y las diferenciaciones taxonómicas, resultantes de fragmentación tanto geográfica como ecológica de migraciones centrípeta desde los Andes, de las tierras bajas del Amazonas y del trópico en general hacia el escudo Guayanés. La distribución actual de la flora es el resultado de la combinación de diferentes procesos en diferentes magnitudes y escalas como el aislamiento geográfico y los cambios climáticos, que han determinado la especiación y el gran desarrollo de endemismos en la región de la Guayana.

- La consolidación de la información sobre la riqueza de los diferentes taxones en la Guayana colombiana nos permiten reconocer elementos fitogeográficos de distribución restringida para la región del escudo Guayanés, desde familias, géneros y especies, así como la presencia de algunos de estos elementos con distribución restringida para Colombia y para cada una de las localidades definidas en el país, donde se evidencian altos niveles de especiación en diferentes grupos como el caso particular de la familia Bromeliaceae con el registro de los géneros *Steyerbromelia* con dos especies nuevas y varias especies endémicas del género *Navia*. Lo anterior demuestra que en general esta región es un centro de especiación muy activo.

- La presencia de un alto número de elementos endémicos en la región de la Guayana, se explica por la presencia de los suelos oligotróficos, caracterizados por la pobreza en nutrientes, que son derivados de los procesos de erosión de la roca granítica y de las montañas de arenisca que circundan la región, que determinan una flora adaptada y especializada a estas condiciones.

- Las áreas ricas en elementos con distribución restringida, es decir, con gran número de especies endémicas, son muy importantes para la conservación. La pérdida de estas áreas causaría la

---

extinción de un número considerable de especies, por lo que se hace necesario identificarlas e implementar planes de manejo para su preservación.

- En la parte sur de la Macarena se encuentra una serie de sabanas en donde se presentan afloramientos de areniscas, producto de las acumulaciones fluviales continentales producidas por los depósitos de los ríos que vinieron del escudo de la Guayana. Es posible que por lo anterior a determinado la presencia de elementos endémicos fitogeográficos de la región como los géneros *Adenolisianthus*, *Heterostemon* y *Navia* y los elementos con centro de distribución en la Guayana *Humiria*, *Macairea*, *Macrocentrum*. Algunos de estos son inclusive endémicos de esta localidad, lo que permite establecer una relación fitogeográfica con la región de la Guayana.

## 4. POSICIÓN FITOGEOGRÁFICA DE LA GUAYANA COLOMBIANA.

### 4.1. Resumen

La región fitogeográfica de la Guayana se expresan en el sur oriente Colombiano incluye los departamentos de Guainía, Guaviare, Vaupés, la parte suroriental del Caquetá, al sur del Meta en las sabanas al sur de la serranía de la Macarena, el norte del Amazonas y el oriente del Vichada en el andén orinoquense. Incluye los cerros y serranías como Chiribiquete (Caquetá/Guaviare), Serranía de La Lindosa, entre otros (Guaviare), Serranía de Taraira (Vaupés), Cerros de Mavicure, Serranía de Naquén, serranías de Caranacoa, entre otras (Guainía), Cerro Thomas, Cerro Ventanas, entre otros (Vichada), Cerros en los alrededores de Mitú, y la Serranía de Taraira (Vaupés), Cerro de Yupatí, las Mesetas de Monochoa y Araracuara, (Amazonas) y parte de las planicies que las circundan como las sabanas del Inírida (Guainía), sabanas del andén orinoquense y las selvas del Matavén (Vichada), sabanas al sur de la Sierra de La Macarena (Meta) y Sabanas de Yapobodá (Vaupés).

Las afinidades florísticas, a partir de los elementos fitogeográficos endémicos de la región de la Guayana presente en Colombia, estableció que la Guayana colombiana presenta mayor afinidad florística con la Provincia de la Guayana Occidental con el 48%. Con respecto a las regiones naturales de Colombia la mayor afinidad se dio con la región Amazónica donde comparte el 99%, seguido por la región de la Orinoquia con el 29%. Entre las localidades que constituyen la Guayana colombiana, conforma tres grupos: el primero el constituido por Chiribiquete y Araracuara con el 61% de similitud florística, estas dos con el Guainía (55%), luego con el Vaupés (53%), entre estas cuatro con Taraira-Yupatí (29%) y Vichada con todos los anteriores 28% de similitud florística. El segundo grupo es el formado entre La Lindosa y el Sur de la Macarena con el 31% de similitud y por último el Guaviare quien presentó la afinidad más baja con todas las localidades (22%).

A partir de las afinidades florísticas que se registran en la Guayana colombiana y la presencia de los elementos endémicos de la region Guayana, se redelimita la región en Colombia que se extiende en 126.460.63 km<sup>2</sup> dividida en cuatro unidades fitogeográficas reconociendo sus características climáticas, el tipo de vegetación y su composición florística. A partir del contexto de la provincia Guayana Occidental Huber (1994). Las unidades definidas son: (I) Lajas del Norte: ubicada al nororiente del departamento del Vichada que va paralelo al río Orinoco límites con Venezuela; (II) Atabapo-Ventuari: constituido por los territorios de los departamentos del Guainía, al oriente del Guaviare y el departamento de Vaupés; (III) Araracuara: que comprende las tierras altas del



suroriente del Caquetá con la Serranía de Chiribiquete, y al Norte del Amazonas con las mesas de Araracuara y Monochoa; y por último, (IV) Macarena-Lindosa: que se extiende al suroriente del Meta en la parte sur de la serranía y sabanas de La Macarena y en el departamento del Guaviare con la Serranía de La Lindosa.

#### 4.2. Introducción

La región fitogeográfica de la Guayana ubicada en el noreste de Sudamérica comprende los países de Guyana, Surinam y Guayana Francesa, los estados de Amazonas, Bolívar y Delta Amacuro en Venezuela y la parte norte de Brasil con los estados de Amazonas, Roraima, Pará y Amapá, en Colombia se presenta en el extremo oriental del departamento del Vichada, con el conjunto de afloramientos graníticos que se encuentran bordeando el andén orinoquense (Romero *et al.*, 2004; Castro, 2010 y Córdoba, 2012). También en los departamentos del Guainía, Guaviare, Vaupés, la parte suroriental del Caquetá, al sur del Meta en las sabanas de la Macarena y el norte del Amazonas, representando básicamente el área del escudo precámbrico de Guayana, los afloramientos de arenisca de la formación Roraima y los sedimentos aluviales y coluviales asociados (Duivenvoorden & Cleef 1994, Etter, 2001).

La región del escudo Guayanés según Huber 1994 y Berry *et al.*, 1995 se divide en cuatro provincias fitogeográficas, respecto a su ubicación geográfica, su geología, el predominio de los tipos de vegetación y la presencia de conjuntos florísticos característicos 1. La Provincia Guayana Oriental (PGOR) que cubre las tierras bajas (desde el nivel del mar, a 500 m de altitud). 2. La Provincia Guayana Central se extiende irregularmente sobre los paisajes montañosos de la zona central del escudo de Guayana (300 a 1500 m de altitud). 3. La Provincia Pantepui, incluye ecosistemas por encima de los 1500 y hasta 3000 m de altitud. 4. La Provincia Guayana Occidental incluye parte de las tierras bajas del Alto Orinoco en el estado Amazonas en el sur de Venezuela, y en el sureste de Colombia, entre los ríos Inírida y el Caquetá y el noroccidente del estado de Amazonas en Brasil, a partir de la confluencia de los ríos Caquetá y Apaporis, este a la parte baja del Río Branco y al norte de la parte superior del Río Demeni.

Huber (1994) y Berry *et al.* (1995a) propusieron una subdivisión preliminar de la Provincia fitogeográfica Guayana Occidental en los siguientes tres distritos florísticos:

- **Distrito del Alto Río Negro** que incluye las tierras bajas, principalmente brasileñas y llanuras de inundación de la cuenca superior del Río Negro, desde la desembocadura del Río Branco hacia el norte, el sur de Venezuela y el este de Colombia entre los ríos Vaupés y Guainía. Se caracteriza por presentar los siguientes géneros: *Eperua* (Caesalpiniaceae), *Lissocarpa* (Lissocarpaceae), *Compsonera* (Myristicaceae) y *Micrandra* (Euphorbiaceae) en los bosques de Caatinga o varillales, con *Bonnetia* (Theaceae), *Humiria* (Humiriaceae) y *Emmotum* (Icacinaceae) en los matorrales.

- **Distrito Atabapo - Ventuari** va desde el Sur de Venezuela, desde la parte media del Río Ventuari, sudoeste al Río Atabapo hasta el este de Colombia a través del Río Guainía. Incluye gran parte de la cuenca del Río Sipapo con sus afluentes, los ríos Autana y Guayapo. Dentro de este distrito se encuentran los géneros: *Schoenocephalium*, *Guacamaya*, *Cephalostemon*, *Monotrema* y *Saxofridericia* (Rapateaceae), *Urospathella* y *Philodendron* (Araceae), *Leopoldinia* (Arecaceae), *Steyermarkochloa* (Poaceae), *Ecclinusa*, y *Pradosia* (Sapotaceae), *Ouratea*, *Wallacea* y *Blastemanthus* (Ochnaceae), *Ochthocosmus* (Ixonanthaceae), *Pentamerista* (Tetrameristaceae), *Archytaea* y *Bonnetia* (Bonnetiaceae) y *Heteropterys* y *Tetrapteryx* (Malpighiaceae).

- **El Distrito Araracuara** incluye las mesetas bajas de areniscas en el sureste de Colombia, con los Cerros Isibukuri, Yapobodá, Araracuara, y el macizo de Chiribiquete, entre otros. Con respecto a los elementos florísticos, las familias son similares, a las mencionadas para el distrito Atabapo-Ventuari pero los arbustales tienen composición distinta y endemismos particulares locales propios según Estrada & Fuertes (1993).

Por su ubicación geográfica, la Guayana colombiana ha sido considerada parte de la provincia Guayana Occidental (Huber 1994, Berry *et al.*, 1995), que se caracteriza por la presencia de mesetas de origen Precámbrico que afloran formando serranías, mesas tabulares y cerros aislados redondeados de poca altitud constituidos por areniscas cuarzosas. En Colombia, esta región se la ha definido como la Provincia Guayana Hernández *et al.* (1992), que se caracteriza por presentar una flora particular muy bien adaptada a suelos muy pobres y arenosos con una marcada esclerofilia y algunos endemismos (Cleef & Duivenvoorden, 1994, Córdoba 1995, Sastre 1995, Giraldo-Cañas 1999a,b, 2001b, Campbell & Stevenson 2005, Parra 2005, Fernández-Alonso & Arbeláez 2008).

El objeto de este capítulo es establecer las afinidades florísticas entre la Guayana colombiana y las diferentes provincias del escudo Guayanés definidas por Huber (1994), y con las regiones naturales

de Colombia, así como establecer la similitud florística entre las diferentes localidades donde aflora el escudo Guayanes en Colombia, para redefinir su extensión, las unidades fitogeográficas y su posición con respecto a la región de la Guayana según el contexto de Berry *et al.*, (1995).

### 4.3. Metodología

Para establecer la afinidad florística entre la Guayana colombiana (GCOL) con las cuatro provincias del escudo Guayanés (Figura 10) definidas por Huber (1994) y Berry *et al.*, (1995), se elaboró una matriz (presencia o ausencia) a partir de la distribución de la representatividad de los 71 géneros con distribución restringida en la región del escudo Guayanés presentes en Colombia y en cada una de la provincias con un total de 587 especies (Anexo 6); estas provincias son circunscritas de la siguiente manera:

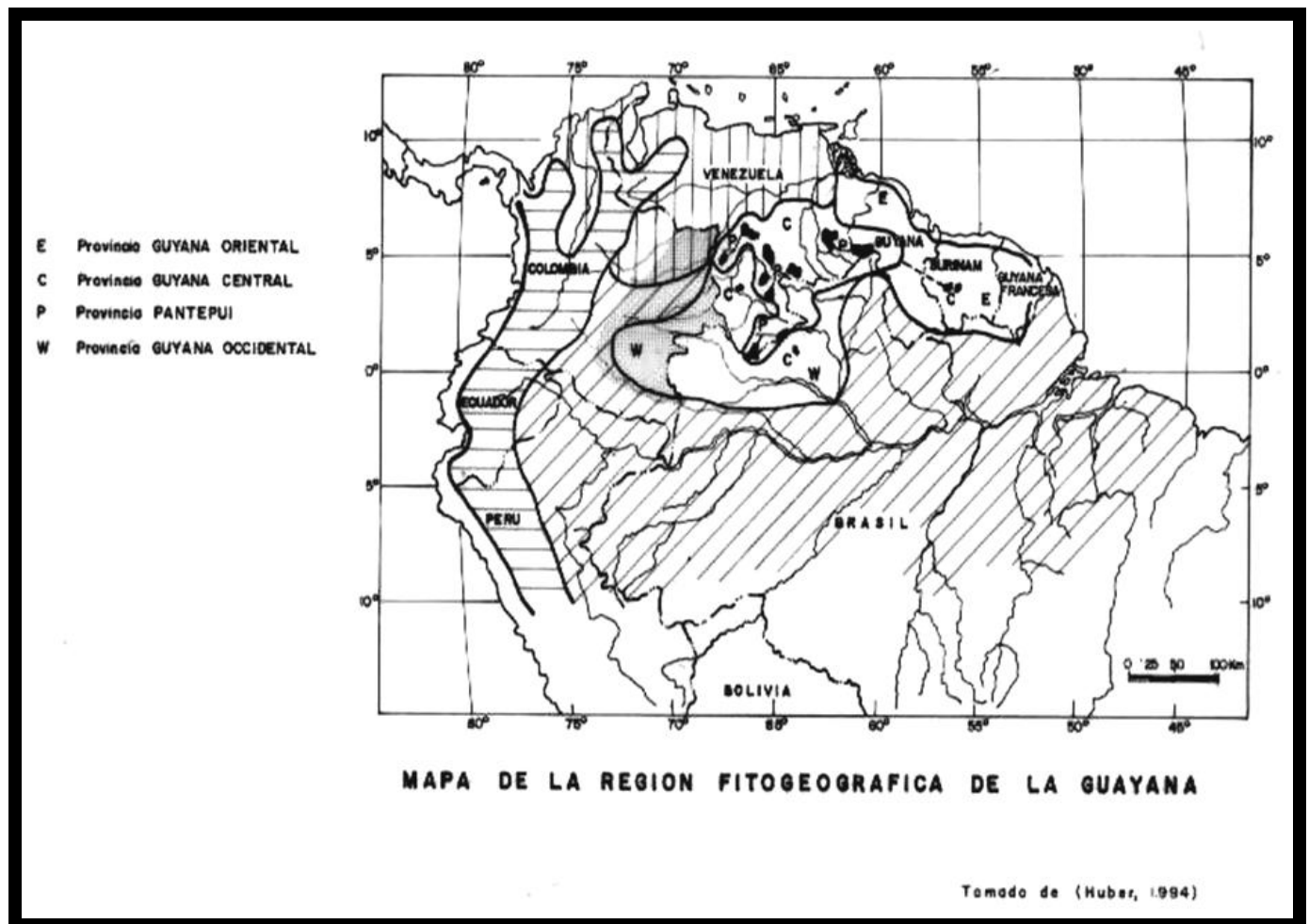


Figura 10. Mapa de las Provincias Fitogeográficas del Escudo Guayanés (Fuente Huber, 1994)

**Provincia Guayana Oriental** (PGOR) conformada por las tierras bajas e intermedias (desde el nivel del mar, a 500 m de altitud) de Guyana, Surinam, Guyana Francesa, en el oriente de Venezuela con el estado de Delta Amacuro y al Nororiente de Brasil con el estado de Amapá.

**Provincia Guayana Central** (PGC) constituida por las tierras bajas e intermedias (desde 300 a 1500 m) en el sur de Venezuela en los estados Bolívar y Amazonas y los sectores septentrionales de los estados Pará y Roraima brasileños y en parte de las Guianas (Guyana, Surinam, Guayana Francesa).

**Provincia Guayana Pantepui** (PGP) conformada por los ecosistemas de alta montaña (superiores a 1500 y hasta 3000 m) al oeste de Guyana, en el sur de los estados de Bolívar y Amazonas en Venezuela y el norte del estado de Amazonas de Brasil.

**Provincia Guayana Occidental** (PGOCC) constituida por las tierras bajas de las cuencas Ventuari y Casiquiare en el estado Amazonas venezolano, y las tierras bajas e intermedias (hasta 930 m) de los departamentos Amazonas, Vaupés, Caquetá, Guainía, Vichada y Guaviare colombianos y del norte del estado Amazonas brasileño.

Para definir la afinidad florística entre la Guayana Colombiana (GCOL) y las regiones naturales de Colombia (Figura 11), se construyó una matriz (presencia o ausencia) de las 186 especies de los 71 géneros con distribución restringida en la región del escudo Guayanés, que se distribuyen en Colombia y en cada una de las regiones naturales (Anexo 7); estas regiones se definieron del mapa temático de las regiones naturales de Colombia (IGAC 2012).

**Región de la Amazonia** (AM) conformada por los departamentos de Guainía, Guaviare, Putumayo, Caquetá, Amazonas, Vaupés y al sur del Meta y Vichada.

**Región Andina** (AN) constituido por los departamentos de Antioquia, Norte de Santander, Santander, Caldas, Risaralda, Boyacá, Cundinamarca, Huila, Tolima y Quindío y la parte andina de Nariño, Putumayo, Cauca, Valle del Cauca, el suroriente de la Guajira, sur de Bolívar, Córdoba y suroriente del Cesar.

**Región Caribe** (CA) con los departamentos de Bolívar, Córdoba, Magdalena, Cesar, Sucre, Guajira y la parte noroccidental de Antioquia.

**Región Orinoquia** (OR) formado por los departamentos de Arauca, Vichada, Meta, Casanare.

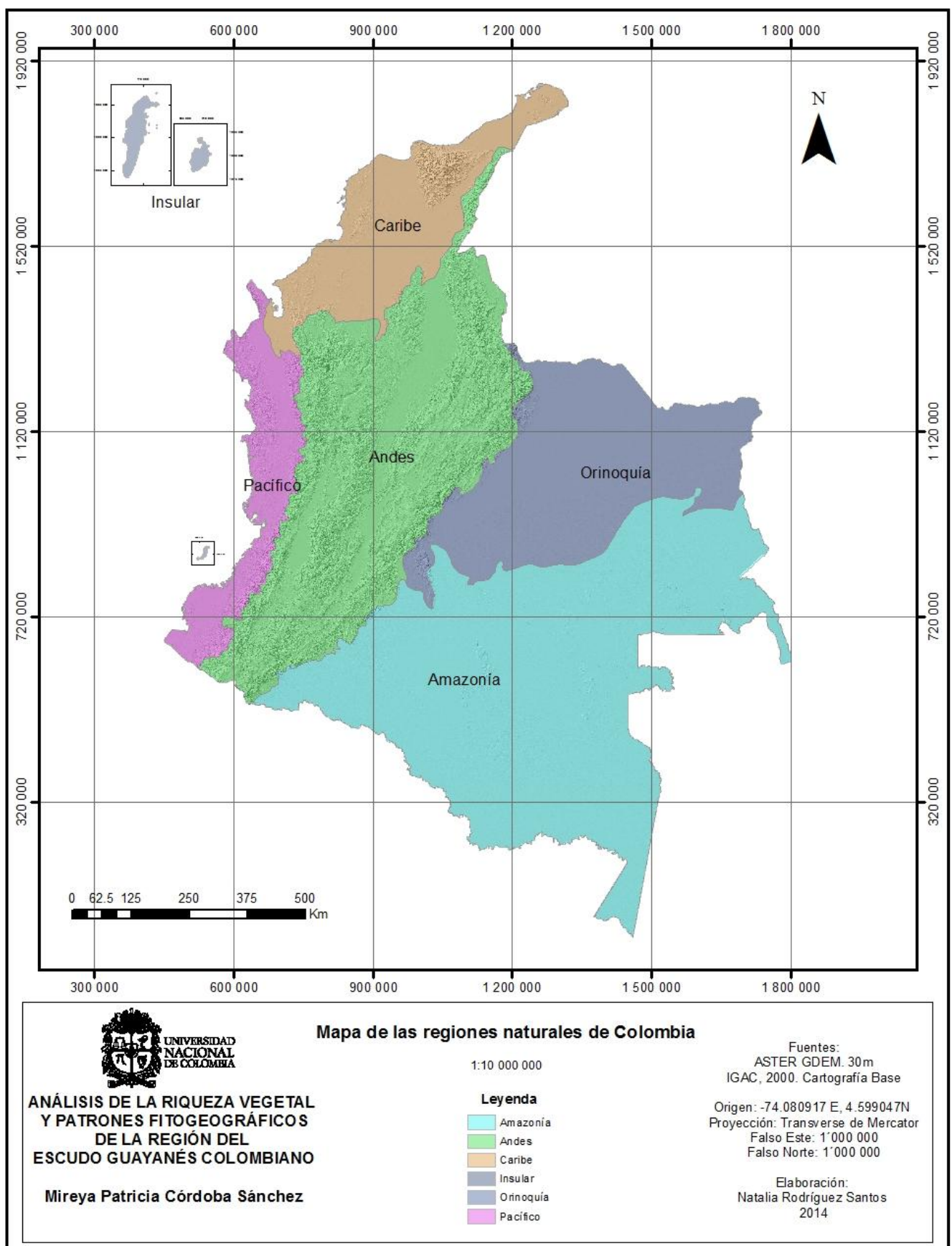


Figura 11. Mapa de las Regiones Naturales de Colombia ( fuente IGAC, 2012)

**Región Pacífico (PA)** compuesto por la parte más occidental de los departamentos del Nariño, Cauca, Valle del Cauca y el departamento de Choco.

**Región Insular (INS)** con las islas de San Andrés y Providencia y la Isla Gorgona.

Para evaluar la similitud florística entre las áreas en Colombia donde aflora el escudo Guayanés, (Figura 12) se definieron las siguientes localidades: (GVI) Complejo de cerros y alrededores Guaviare (Guaviare), (LIN) Serranía La Lindosa (Guaviare), (MAC) Al Sur de la serranía y sabanas de La Macarena (Meta), (ARA) Mesas de Araracuara y Monochoa (Amazona/Caquetá), (CHIR) Serranía de Chiribiquete (Caquetá), (GUA) lajas, cerros, serranías y sabanas del Guainía (Guainía), (VAU) complejo de cerros y alrededores de Mitú (Vaupés), (TAR-YUP) Serranía y cerro de Taraira-Yupatí (Amazonas/Vaupés) y (VICH) Lajas y cerros del Tuparro/Pto. Carreño/Casuarito (Vichada). Posteriormente se construyó una matriz (presencia o ausencia) de las 186 especies de los 71 géneros con distribución restringida en la región de la Guayana, presente en cada una de estas localidades (Anexo 8).

Para la construcción de las matrices de presencia/ ausencia de las especies se realizó la consulta del Checklist de las plantas de las Guianas (Boggan *et al.*, 1997); checklist de las plantas del Escudo Guayanés (Funk *et al.*, 2007); Catálogo de la flora Vasculare de Venezuela (Hokche *et al.*, 2008); Catálogo de la flora de Brasil (Forzza *et al.*, 2011); la consulta de los herbarios virtuales de Missouri Botanical Garden (<http://www.tropicos.org>); del Herbario Nacional Colombiano (<http://www.biovirtual.unal.edu.co>) y del Herbario virtual Amazónico de Colombia (<http://www.sinchi.org.co>), así como la revisión de las listas de especies de la vegetación de la Cuenca del Río Orinoco (Fernández *et al.*, 2010) y Biodiversidad del departamento de Casanare (Córdoba *et al.*, 2011); para la región Pacífica (Forero & Gentry, 1989 y Rangel *et al.*, 2004); para la región Caribe (Rivera, 2010, Castro, 2012); para la región Andina (Armentera *et al.*, 2007) y para la región Insular la flora del Archipiélago de San Andrés y Providencia (Lowy, 2000) y Rangel (1990) para la flora de la Isla Gorgona.

Para establecer las afinidades entre las áreas consideradas, se utilizó una clasificación de tipo jerárquico basado en un análisis de agrupamiento con la técnica de ligamiento simple; los cálculos de los porcentajes de similitud se estimaron a partir del coeficiente de Bray-Curtis y para este análisis se utilizó el programa BioDiversity Pro 2.0 software (McAleece *et al.* 1997).

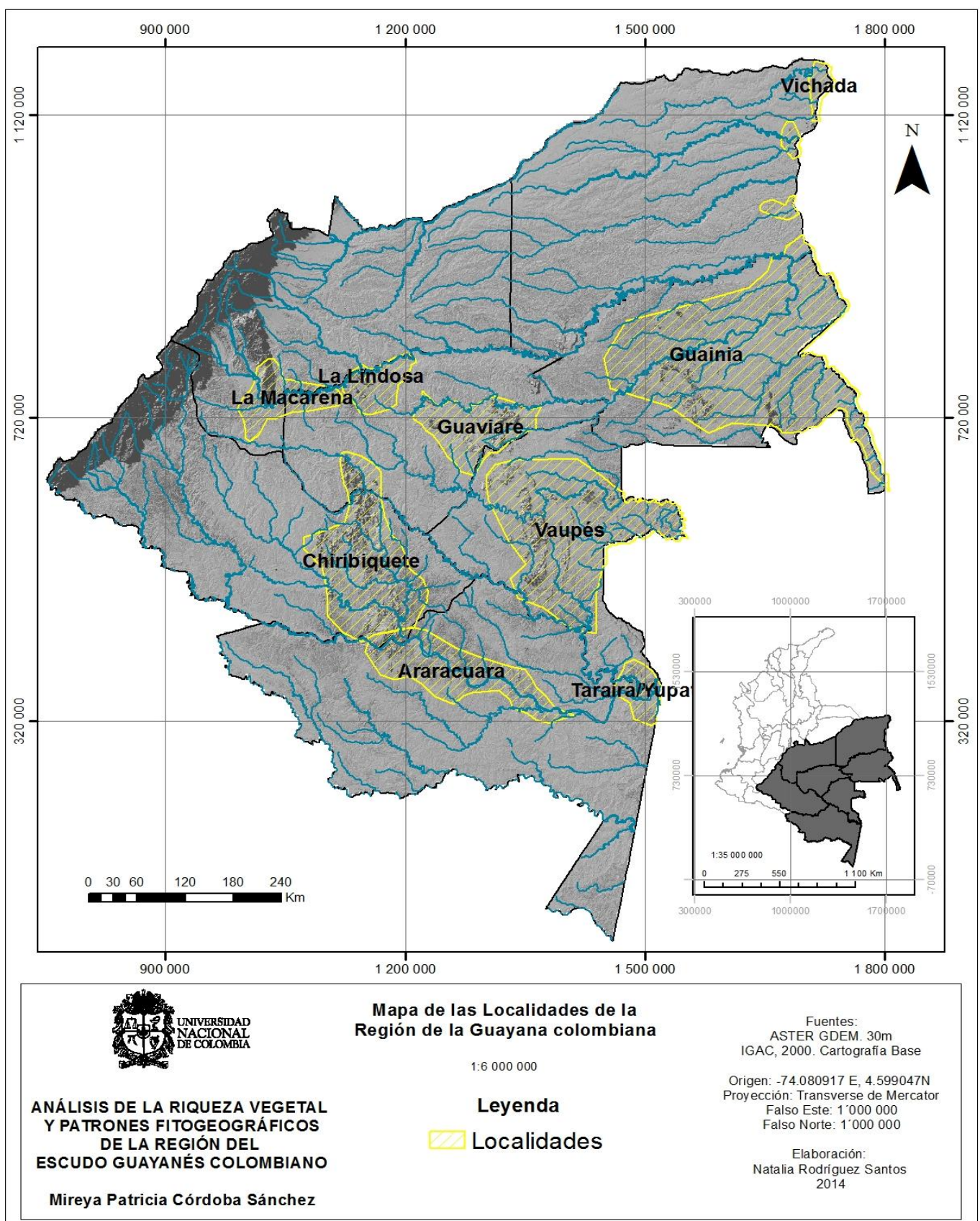


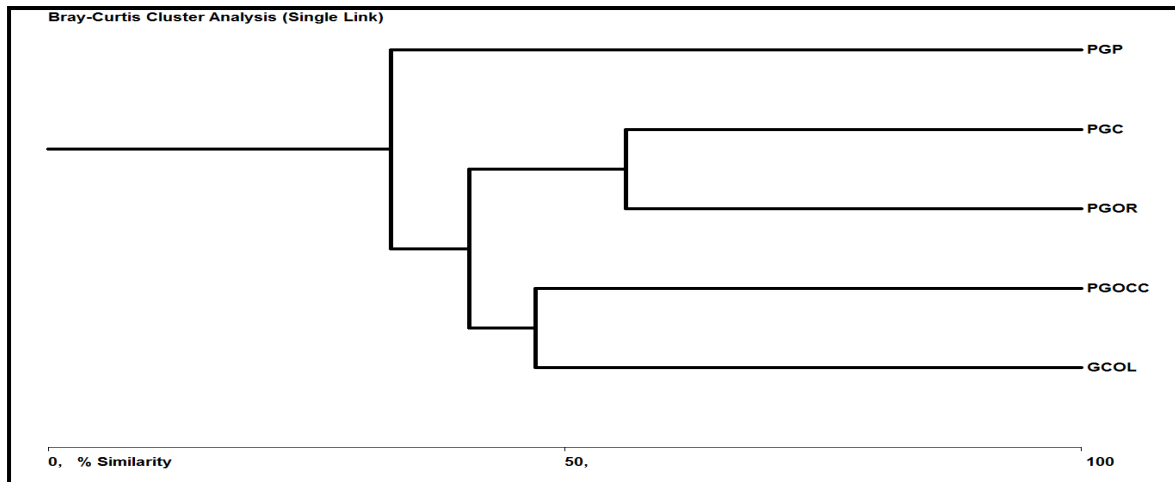
Figura 12. Mapa de las localidades de la Región de la Guayana colombiana.

A partir de los resultados obtenidos en este trabajo se desarrolló una propuesta para redefinir la provincia Guayana colombiana en unidades fitogeográficas, que tuvo en cuenta la distribución del total de las especies que se presentan en la región de la Guayana en Colombia, la proyección de los elementos fitogeográficos endémicos de la región del escudo Guayanés, y las especies con distribución restringida en Colombia adicionalmente teniendo en cuenta sus características climáticas, el tipo de vegetación presentes en el territorio donde afloran las areniscas cuarzosas y áreas circundantes que representan el escudo precámbrico de Guayana en Colombia.

#### 4.4. Resultados

##### 4.4.1. Afinidad florística entre la Guayana colombiana y las Provincias del escudo Guayanés.

Al establecer las afinidades florísticas entre las provincias del escudo Guayanés con la Guayana colombiana a partir de los elementos con distribución restringida en la región Guayana (Tabla 18), se observa que se forman tres grupos (Figura 13), el primero constituido por la Provincia oriental (PGOR) y la Provincia Central (PGC) con 56% de similitud, el segundo conformado por la Provincia Occidental (PGOCC) y la Guayana colombiana (GCOL) que comparten un 47%, entre los dos grupos se establece una afinidad de 41 %, así mismo, se relacionan estas dos con la Provincia de Pantepui con 33% de semejanza florística.



**Figura 13.** Dendrograma de similitud entre las provincias de la Guayana con los elementos de distribución restringida en la región y (GCOL) la Guayana colombiana. Provincia Occidental (PGCC), Provincia Oriental (PGOR), Provincia Central (PGC) y la Provincia Pantepui (PGP).



**Tabla 18.** Porcentajes de afinidad florística entre las Provincias fitogeográficas de la región Guayana. Provincia Oriental (PGOR), Provincia Central (PGC) y la Provincia Pantepui (PGP), Provincia Occidental (PGCC).

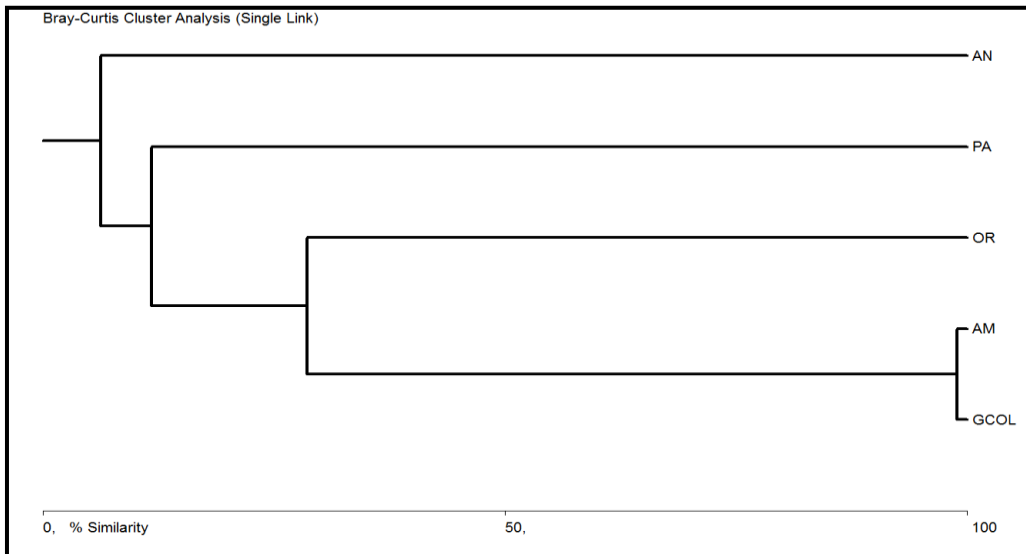
	GCOL	PGOR	PGC	PGP	PGOCC
GCOL	*	31,03	34,31	20	47,16
PGOR	*	*	55,90	14,93	35,84
PGC	*	*	*	21,83	40,75
PGP	*	*	*	*	33,17
PGOCC	*	*	*	*	*

La Guayana colombiana presenta una mayor afinidad con la provincia de la Guayana occidental (PGOCC), ya que comparten 67 géneros con 161 especies, las especies que solo se comparten entre las dos fueron 64, entre las cuales se destacan la siguientes: *Heteropetalum brasiliense* (Annonaceae); *Leopoldinia major*, *Leopoldinia piassaba*, *Leopoldinia pulchra* (Arecaceae); *Adenolisianthus arboreus* (Gentianaceae); *Bonyunia aquatica*, *Bonyunia nobilis* (Loganiaceae); *Acanthella conferta* (Melastomataceae); *Duckeella pauciflora*, *Guanchezia maguirei* (Orchidaceae); *Abolboda acicularis*, *Abolboda linearifolia*, *Abolboda sprucei* (Xyridaceae). Con la provincia Guayana Oriental (PGOR) comparten 65 especies de 36 géneros y como especies que solo comparten entre las dos están *Rapatea linearis* (Rapateaceae) y *Rhyncholacis brassicifolia* (Podostemaceae); y con la Provincia Guayana central (PGC), comparten 82 especies de 45 géneros y entre los elementos que solo se comparten entre las dos están *Everardia lanata* (Cyperaceae), *Ochthocosmus floribundus* (Ixonanthaceae) y *Macrocentrum steyermarkii* (Melastomataceae) y por último con la provincia Guayana Pantepui (PGP) comparte 31 especies de 20 géneros pero no se reconocen elementos únicos que compartan con la Guayana colombiana.

#### 4.4.2. Afinidad florística entre la Guayana colombiana y las regiones Naturales de Colombia.

En el análisis de similitud con las regiones naturales de Colombia (Tabla 19), se forman tres grupo (Figura 14) el primero conformado por los elementos florísticos presentes en la Guayana colombiana (GCOL) y la región del Amazonas (AM) con un 99% de afinidad florística, estos dos con la región de la Orinoquia (OR) con quien comparte un 29% de semejanza; posteriormente estas se agrupan con el Pacífico (PA) con tan solo 0,03% de afinidad y por último con los Andes con 0,01%. Con los otros dos grupos la región Caribe y la Insular, no presentan elementos en común.

A partir de los elementos de distribución restringida a la región de la Guayana presente en Colombia, se pudo establecer su mayor afinidad con la región de la Amazonia con la cual comparten 73 géneros con 182 especies, de las cuales 152 se comparten exclusivamente entre la Guayana colombiana y la Amazonia. Algunas de estas especies son: *Guayania cerasifolia* (Asteraceae); *Digomphia ceratophora*, *Digomphia densicoma*, *Digomphia laurifolia* (Bignoniaceae); *Archytaea angustifolia*, *Archytaea triflora* (Bonnetiaceae); *Brocchinia acuminata*, *Brocchinia hechtoides*, *Brocchinia paniculata*, las dos especies nuevas de *Steyerbromelia*, las 11 especies de *Navia* (Bromeliaceae); *Neotatea colombiana*, *Platonia insignis* (Clusiaceae); *Euphronia acuminatissima*, *Euphronia hirtelloides* (Euphroniaceae); *Pseudomonotes tropenbosii* (Dipterocarpaceae).



**Figura 14.** Dendrograma de similitud entre la flora de la Guayana colombiana y las regiones naturales de Colombia, con los elementos de distribución restringida en la región. (AN) Región Andina, (PA) Región Caribe, (OR) Región Orinoquia (AM) Región Amazónica.

**Tabla 19.** Porcentajes de afinidad florística entre las regiones Naturales de Colombia. (AN) Región Andina, (PA) Región Caribe, (OR) Región Orinoquia (AM) Región Amazónica.

	GCOL	AN	PA	OR	AM
GCOL	*	1,07	3,17	28,57	98,91
AN	*	*	0	6,25	1,09
PA	*	*	*	11,76	3,24
OR	*	*	*	*	25,35
AM	*	*	*	*	*

Con la región Orinoquense la Guayana colombiana comparte 25 géneros con 33 especies, entre las especies que sólo se comparten entre estas se encuentran: *Acanthella pulchra* y *Macairea philipsonii* (Melastomataceae); *Rhyncholacis pubera* (Podostemaceae) y *Thurnia polycephala* (Thurniaceae). Con la región Pacífica se comparte tres géneros con tres especies estos son: *Heterostemon conjugatus* (Caesalpiniaceae); *Humiria balsamifera* (Humiriaceae) y *Rapatea paludosa* (Rapateaceae). Con la región Insular no se estableció ninguna afinidad. Por último se encuentra la región Andina con la que comparte una especie *Pterozonium brevifrons* (Adiantaceae).

#### 4.4.3. Afinidad florística entre las localidades donde aflora el escudo Guayanés en Colombia.

Al observar las afinidades entre las localidades que conforman la Guayana colombiana (Tabla 24), se observa que se formaron tres grupos (Figura 15): el primer grupo constituido por Araracuara (ARA) y Chiribiquete (CHIR) con 61% de similitud florística, estas dos relacionadas con el Guainía (GUA) con la cual comparten 54%, luego con el Vaupés (VAU) con 53%, seguido con Taraira y Yupatí (TAR-YUP) con una afinidad del 28,3% y finalmente con el Vichada (VICH) tan sólo 27,8% de similitud. El segundo grupo está conformado por la Lindosa (LIN) y el sur de la Macarena (MAC) con semejanza florística del 31% y el tercer grupo formado por el Guaviare (GVI) con las demás localidades, que presentó las afinidades florísticas más bajas con 22%.



Para cada una de las localidades que se definen en la Guayana Colombiana se pudo reconocer que:

**(ARA)** Araracuara presenta 75 especies de 44 géneros; entre las especies que se registran únicamente en esta localidad están: *Navia schultesiana*, *Macairea radula*, *Macrocentrum steyermarkii*, *Pseudomonotes tropenbosii*, *Retiniphyllum scabrum*, *Saxofridericia aculeata*, *Tyleria apiculata*, *Monophyllanthe araracuarensis*, *Araracuara vetusta*.

**(CHIR)** Serranía de Chiribiquete con 62 especies de 37 géneros, las especies que solo se distribuyen únicamente en esta localidad son: *Bonyunia excelsa*, *B. minor*, *B. nobilis*, *Cephalocarpus rigidus*, *Decagonocarpus cornutus*, *Navia axillaris*, *N. bicolor*, *N. graminifolia*, *N. pilarica*, *Rapatea spectabilis*, *Retiniphyllum francoanum*.

**(GUA)** Guainía con 120 especies de 54 géneros; entre las especies que únicamente se encuentran en esta localidad figuran: *Abolboda linearifolia*, *A. sprucei*, *Aldina discolor*, *Blepharandra angustifolia*, *Blepharandra heteropetala*, *Brewcaria reflexa*, *Digomphia ceratophora*, *D. laurifolia*, *Euphronia acuminatissima*, *Galactophora pumila*, *Gongylolepis cortesii*, *Guacamaya superba*, *Henriquezia nitida*, *H. verticillata*, *Heteropetalum brasiliense*, *Humiria wurdackii*, *Leopoldinia piassaba*, *L. pulchra*, *Steyerbromelia* sp. Nov.1, *Lissocarpa benthamii*, *Macairea axilliflora*, *M. lanata*, *M. stylosa*, *Navia nubicula*, *Ochthocosmus longipedicellatus*, *Pachyloma pusillum*, *Pentamerista neotropica*, *Platycarpum negrensis*, *Poecilandra retusa*, *Rapatea linearis*, *R. yapacana*, *Retiniphyllum pauciflorum*, *R. pilosum*, *R. schomburgkii*, *R. speciosum*, *R. tepuiense*, *Schoenocephalium cucullatum*, *S. teretifolium*, *Sipaneopsis foldatsii*, *S. maguirei*, *S. pacimoniensis*, *Stenopadus campestris*, *Steyermarkochloa angustifolia*, *Tyleria phelpsiana*, *Wallacea multiflora*, *Archytaea angustifolia*, *Blastemanthus grandiflorus*, *Dendrosipanea revoluta*, *Dendrothrix yutajensis*, *Guanchezia maguirei*.

**(VAU)** Complejo Cerros y alrededores de Mitú con 73 especies de 42 géneros; entre las especies que solo se distribuyen aquí están: *Aldina heterophylla*, *Bonnetia holostyla*, *Brocchinia acuminata*, *B. serrata*, *Dicymbe stipitata*, *Everardia lanata*, *Navia fontoides*, *N. heliophila*, *Neotatea colombiana*, *Ochthocosmus floribundus*, *Platonia insignis*, *Rhyncholacis brassicifolia*, *R. crassipes*, *R. inguifera*, *R. linearis*, *R. oligandra* var. *oligandra*, *Saxofridericia petiolata*, *Schoenocephalium schultesii*, *Weddellina squamulosa*, *Aratitiopea lopezii*, *Panurea longifolia*.

**(LIN)** La Serranía de La Lindosa con ocho especies de ocho géneros, con una sola especie de distribución restringida a esta: *Macairea lasiophylla*.

**(MAC)** sur de la Macarena con cinco especies de cinco géneros, tan solo tres especies de distribución restringida a esta: *Macairea philipsonii*, *Macrocentrum neblinae* y *Pterozonium brevifrons*.

**(GVI)** en el complejo de cerros y alrededores del Guaviare con 10 especies de 10 géneros, con una sola especie de distribución restringida a esta: *Steyerbromelia* sp. Nov.2. Su poca afinidad con las demás localidades se debe quizás a que no se posee suficiente información florística.

**(TAR-YUP)** Serranía de Taraira y cerro Yupatí con 17 especies de 14 géneros, con una sola especie de distribución restringida a esta: *Aganisia pulchella*.

**(VICH)** en las Lajas y cerros del Tuparro/Pto. Carreño/Casuarito presenta un total de 17 especies de 13 géneros, con solo dos especies con distribución restringida a esta: *Acanthella pulchra* y *Thurnia polycephala*.

#### 4.5. Discusión

En Colombia, en las localidades que conforman la Guayana colombiana, se encuentran numerosas colinas, mesetas de areniscas y lajas graníticas especialmente a lo largo de los ríos Vaupés, Guainía, Inírida, Guaviare y el Orinoco, que se encuentran en la zona de influencia del río Negro. Esta área desde el punto de vista fitogeográfico, en el pasado fue considerada como un distrito de la región amazónica (Martius 1840-1869 y Prance 1977). Los estudios ecológicos y florísticos de los últimos 20 años en Colombia han permitido establecer una relación más estrecha de este sector con la región de Guayana que con la región Amazónica propiamente dicha (Cleef & Duivenvoorden 1994; Berry *et al.*, 1995a; Córdoba 1995; Cortes & Franco 1997; Arbeláez & Callejas 1999; Córdoba & Etter 2001; Córdoba *et al.*, 2001; Giraldo-Cañas 2001 a; Arbeláez & Cleef 2003 y Cárdenas 2007, Córdoba y Tadri, 2014).

Por su ubicación y sus características geológicas y ecológicas en general, la región de la Guayana en Colombia se la ha ubicado, dentro de la provincia Guayana occidental Huber (1994), a partir de la composición florística y los análisis de afinidad florística obtenidos en este trabajo se confirma su similitud con esta provincia, e igualmente se establece que la Guayana colombiana, se encuentra

inmersa en la región de la Amazonica colombiana, y es afín a él estado Amazonas venezolana y el Norte del estado Amazonas brasilero, territorios que constituyen la provincia Guayana Occidental, específicamente en las tierras bajas de la región amazónica que conforma la cuenca del Río Negro, que se caracteriza por presentar un intrincado mosaico de ecosistemas particulares, en donde predominan suelos de arenas blancas, que se derivan de la descomposición de las rocas graníticas que se depositan en forma de finas arenas blancas provenientes de los procesos de meteorización intensos de la cuarcita circundante o montañas de areniscas (produciendo suelos oligotróficos pobres en nutrientes), como lo observado por Saldarriaga (1994) en los alrededores del Río Negro en la frontera colombo-venezolana en donde se reconoce una flora muy bien adaptada a estas condiciones extremas con una variedad de hábitats como bosques, varillales, arbustales y vegetación saxícola (Rodrigues, 1961; Anderson, 1981; Jordan 1989; Duivenvoorden & Cleef, 1994; Córdoba, 1995; Ballesteros, 1995; Huber, 1995b; Aymard, 1997; Cortés *et al.*, 1998; Arbeláez & Callejas, 1999; Howard, *et al.*, 2000; Etter & Córdoba, 2001; Córdoba *et al.*, 2001, Rudas *et al.*, 2002).

Al establecer las similitudes florísticas con las cuatro provincias fitogeográficas propuestas para la región Guayana por Huber (1994) y Berry *et al.*, (1995a), se pudieron reconocer las siguientes particularidades:

- **La Provincia Guayana Oriental** comparte con la Guayana colombiana especies de los géneros *Eperua* y *Dicymbe* (Caesalpiniaceae) típicas de los bosques y matorrales de arenas blancas, con *Humiria balsamifera* (Humiriaceae). En el hábitat de bosque de tierras bajas inundables con las especies *Catostemma commune* (Bombacaceae), *Symphonia globulifera* (Clusiaceae) *Rapatea linearis* (Rapateaceae) y *Rhyncholacis brassicifolia* (Podostemaceae).

- **La Provincia Guayana Central** en los bosques montanos, y en matorrales y pastizales similares a las sabanas del Orinoco, comparten con la Guayana colombiana especies de los géneros *Clusia* (Clusiaceae), *Graffenrieda* y *Meriania* (Melastomataceae), *Ternstroemia* (Ternstroemiaceae), *Humiria* y *Vantanea* (Humiriaceae), *Terminalia* (Combretaceae), *Euphronia* (Euphroniaceae), *Ouratea* y *Tyleria* (Ochnaceae), *Tepuianthus* (Tepuianthaceae) y *Aratitiopea* (Xyridaceae). Con las especies *Everardia lanata* (Cyperaceae), *Ochthocosmus floribundus* (Ixonanthaceae) y *Macrocentrum steyermarkii* (Melastomataceae).

-**La Provincia Guayana Pantepui** con las altas montañas donde predominan los matorrales esclerófilos montanos, praderas y comunidades que crecen directamente sobre la roca, la Guayana colombiana comparte especies de los géneros *Tyleria* (Ochnaceae) y *Tepuianthus* (Tepuianthaceae) y acompañadas por *Puya* (Bromeliaceae) con *Puya floccosa*, *Bejaria*, *Thibaudia* y *Psammisia* (Ericaceae) *B. aestuans*, *B. sprucei*, *T. nutans* y *P. guianensis*.

-**La Provincia Guayana Occidental** La Guayana colombiana así mismo incluida en esta provincia por (Huber, 1994 y Berry *et al.*, 1995), a partir de su composición florística de los elementos de distribución restringida en la region de la Guayana identificados en este trabajo reconfirma su mayor afinidad florística con esta provincia, entre los géneros que se encuentran están: *Heteropetalum* (Annonaceae), *Leopoldinia* (Arecaceae), *Archytaea* y *Bonnetia* (Bonnetiaceae), *Adenolisianthus* (Gentianaceae), *Bonyunia* (Loganiaceae), *Steyermarkochloa* (Poaceae), *Guacamaya* y *Schoenocephalium* (Rapateaceae), *Dendrosipanea* y *Sipaneopsis* (Rubiaceae), *Pentamerista* (Tetrameristaceae), *Navia* (Bromeliaceae). En esta provincia se pueden reconocer los bosques de arenas blancas, denominadas caatingas o varillales Amazónicos, que se encuentran en los alrededores del Río Negro (Prance, 1989), con los que comparten elementos como *Clusia*, *Byrsonima*, *Henriquezia*, *Lissocarpa*, *Pagamea*, *Platycarpum*, *Retiniphyllum* y *Tovomita*, y también con muchas herbáceas de las Bromeliaceae, Haemodoraceae, Rapataceae y Xyridaceae.

La región de la Guayana en Colombia a partir de las afinidades florísticas establecidas en este trabajo, permite reconfirmar su posición dentro de la Provincia Guayana Occidental que según Huber (1994) y Berry *et al.* (1995a) fitogeográficamente se puede subdividir en tres distritos florísticos: *Alto Río Negro*, *Atabapo-Ventuari* y *Araracuara*. Así mismo según Gröger (2000); Gröger & Huber (2007) reconocieron como hábitats a zonales, por referencia a los afloramientos graníticos distribuidos en las tierras bajas de la periferia del escudo, con una vegetación dominada por las comunidades de plantas litofíticas, que alberga una flora muy especializada, dividiéndolas en dos distrito florísticos destacando sus diferencias en las relaciones fitogeográficas. El distrito de *inselberg del Sur* muestra una conexión con la flora de los " tepuyes", mientras que el distrito *inselberg del norte* revela las relaciones fitogeográficas con la región Caribe, así como para el Escudo Brasileño. Con base en esta clasificación y con los resultados de este trabajo se redefine la Guayana colombiana con una área de 126.460,63 Km<sup>2</sup> y se divide en cuatro unidades fitogeográficas relacionadas con los distritos de la provincia Guayana occidental según (Huber, 1994)(Figura 16):



**Las Lajas del Norte (I):** Esta unidad en Colombia se le asigna este nombre ya que se encuentra estrechamente relacionado con el distrito definido por Gröger (2000), Gröger & Huber (2007) del mismo nombre conformado por los afloramientos graníticos que se encuentran distribuidos por todas las tierras bajas de la región Guayana, que particularmente se concentran en las periferias del Escudo, especialmente en el noreste de Venezuela y Colombia. En Venezuela va del noreste del Estado de Amazonas hasta Puerto Ayacucho y en Colombia ubicado al Norte desde Puerto Carreño, al sur con el Río Vichada hasta donde desemboca en el Orinoco, al Occidente atraviesa las partes medias de los ríos Bitá, Tomo y Tuparro y al oriente con el Río Orinoco; posee una extensión más o menos de 5.216.97 km<sup>2</sup>. Del total de las especies registradas en la Guayana colombiana, se registra 119 familias distribuidas en 420 géneros y 828 especies de las cuales, 29 especies son elementos endémicos de la región de la Guayana.

Los tipos de vegetación que se encuentran en esta unidad son los mencionados por Vincelli (1981); Mendoza (2007); Rodríguez (2006); Córdoba & Tadri (2014). Su clima es cálido con una estación húmeda de abril a octubre y una estación seca de noviembre a marzo. La precipitación promedio anual es de 2.721 mm y temperatura promedio anual de 26°C (IDEAM 2010). Se caracteriza por la presencia de un paisaje donde sobresalen los cerros y las lajas graníticas ignometamórficas denominados inselbergs (Gröger, 2000; Gröger & Huber 2007), que se encuentra bordeando el río Orinoco desde Puerto Carreño hasta el río Vichada, presentan formas redondeadas con pendientes inclinadas a abruptas, altitudes entre 20 y 343 msnm. Algunas de las formaciones graníticas que se pueden reconocer son: los cerros Thomas, Peinilla, El Bitá, Casuarito, Calaballo, Ventanas, Campana, Tigre, entre otros. (Parra, 2006; Fajardo, 2006; Rojas, 2006; Leguizamo, 2007; Mendoza 2007; Castro, 2010; Tadri, 2011; Córdoba 2012). Sobre estos afloramientos ignometamórficos, crece una vegetación compuesta por una flora especializada de comunidades de plantas litofíticas (Huber, 1995b), rodeadas por tipos de sabanas y bosques secos como lo observado por Gröger (1994), Gröger & Barthlott (1996) y Gröger & Huber (2007), para Venezuela, Ibsch, *et al.* (1995), Mostacedo *et al.* (2001) en Bolivia y Rodríguez (2006), Castro (2010) Tadri (2011), Córdoba (2012) y Córdoba & Tadri (2014) para Colombia.

Entre los elementos con distribución restringida que crecen en los afloramientos rocosos o inselbergs en las lajas del andén orinoquense colombiano principalmente en los matorrales se reconocen las siguientes especies *Pseudobombax croizatii* (Bombacaceae); varias especies del género *Mandevilla* (*M. anceps*, *M. annulariifolia*, *M. lancifolia*, Apocynaceae); *Tabebuia orinocensis* (Bignoniaceae);

*Acanthella sprucei*, *A. pulchra* (Melastomataceae); *Pitcairnia armata*, *P. bulbosa*, *P. pruinosa* (Bromeliaceae), *Platycarpum orinocense* *P. schultesii* (Rubiaceae); *Chaunochiton angustifolium*; (Olacaceae); *Byrsonima nitidissima* (Malpighiaceae); en los herbazales figuran *Melocactus mazelianus* (Cactaceae), *Encyclia leucantha* (Orchidiaceae), *Portulaca elatior*, *P. pygmaea* (Portulacaceae) *Borreria pygmaea* var. *pygmaea* (Rubiaceae) acompañadas con especies de los géneros *Rhynchospora* y *Bulbostylis* (Cyperaceae) y en ocasiones, se forman pequeñas lagunas que son pobladas por plantas acuáticas como *Eriocaulon humboldtii* (Eriocaulaceae) y *Montrichardia linifera* (Araceae); como especies acompañantes se reconocen *Aeschynomene scabra* (Fabaceae) y *Chamaecrista desvauxii* (Caesalpiniaceae) y varias especies de *Utricularia* spp. (Lentibulariaceae).

Así mismo, se presume una conexión florística de esta área con la región Caribe debido a la presencia de las especies: *Bursera simaruba* (Burseraceae), *Erythroxylum williamsii* (Erythroxylaceae), *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) y *Craniolaria annua* (Pedaliaceae) esto igualmente registrado por Gröger & Huber (2007) para Venezuela. También está relacionado con el escudo Brasileiro por la presencia de *Microplumeria anomala* (Apocynaceae), *Vellozia tubiflora* (Velloziaceae) Smith (1976) y *Commiphora leptophloeos* (Burseraceae), esta última propia de las catingas brasileras y de los inselbergs bolivianos (Ibisch *et al.* 1995 y Gröger 2000, Gröger & Huber 2007). Se relaciona con la región Amazónica por la presencia de los géneros *Campsiandra* (Caesalpiniaceae) y *Philodice* (Eriocaulaceae).

Para esta zona entre Colombia y Venezuela en los alrededores de Puerto Ayacucho (Gröger & Barthlott, 1996, Gröger, 2000; Gröger & Huber, 2007) reconocen un centro de diversidad y endemismo llamado el área de Atures, entre las especies de distribución restringida en ella figuran *Ernestia cordifolia*, *Comolia nummularioides*, *Portulaca pygmaea* que igualmente se registran del lado colombiano, sumado a la presencia de elementos endémicos en Colombia con las especies *Pepinia heliophila* (Bromeliaceae), *Sohnreyia giraldiviana* (Rutaceae), *Blepharodon minimus* (Asclepiadaceae) y *Dioscorea cordobae* (Dioscoreaceae).

**Atabapo-Ventuari (II):** Esta unidad en Colombia redefine el Distrito del mismo nombre delimitado por Berry *et al.* (1995a) va desde el sur de Venezuela, desde la parte media del Río Ventuari, sudoeste al Río Atabapo. Incluye gran parte de la cuenca del Río Sipapo con sus afluentes, los ríos Autana y Guayapo y hasta el este de Colombia a través del Río Guainía. En Colombia esta unidad se encuentra distribuida en gran parte del territorio del departamento del Guainía con los cerros y

serranías de Naquén, Mavicure, Caranacoa, entre otros y las sabanas de Inírida, al oriente del Guaviare con el cerro Cocui, entre otros ubicados en la Reserva Natural de Nukak, al centro y oriente del Vaupés con los cerros y serranías de Taraira, Isibukuri, Yapobodá, y las sabanas de Yopobodá en Vaupés, al norte del Amazonas en el parque Cahuinarí y la serranía de Yupatí y al sur del Vichada con las selvas del Matavén. Sus límites son al Norte con el río Vichada, al Oriente con los ríos Atabapo y Negro en límites con Venezuela, con los ríos Isana, Taraira y Vaupés en límites con Brasil, al Occidente con el río Apaporis y el río Vaupés, sus alturas oscilan entre los 20 a 929 m.

Esta zona está constituida por grandes extensiones de cobertura boscosa de Bosques altos, medios y bajos de tierras firmes e inundables y varillales que representa un 90% y un 10% de arbustales y herbazales sobre las lajas, cerros ignometamórficos, en las serranías de areniscas y en sabanas de arenas blancas, como registraron los trabajos de (Córdoba, 1995; Useche *et al.*, 1996; IGAC 1999; Etter & Córdoba, 2001; Etter & Imamoto, 2001; Rudas *et al.*, 2002; Cárdenas *et al.*, 2007c; Prieto 2009). Está conformada por las peneplanicies y cerros, serranías y mesetas de la Formación Araracuara (Etter, 2001). Posee una extensión más o menos de 92.490,66 km<sup>2</sup>. Del total de las especies registradas en la Guayana colombiana, se registra 160 familias distribuidas en 745 géneros y 2527 especies de las cuales, 156 especies son elementos endémicos de la región de la Guayana.

El clima de la zona es cálido húmedo, la precipitación varía en el Guainía en Pto Inírida entre 3.000 y 3.500mm, en San Felipe entre 3.500 y 4.000mm., con un pico de precipitación en los meses de mayo a julio y mínimo entre enero y febrero; para el Guaviare la precipitación oscila entre 2.500 y 3.000 mm., los meses de abril a julio son los de mayor precipitación y de diciembre a marzo con baja precipitación; para Mitú en el Vaupés presenta en promedio anual 3.254mm., con periodos de mayor precipitación durante los meses de abril hasta agosto y los meses restantes son de menor precipitación. La temperatura de la zona fluctúa entre los 23 a 32 °C con una temperatura promedio de 26 °C. El periodo con la temperatura más altas esta entre octubre a abril. Sobresale marzo como el mes más caluroso con 26°C. Su humedad relativa en promedio es alta entre los 85% a 87% (Diazgranados, 1996; Etter 2001; Cárdenas *et al.* 2007c).

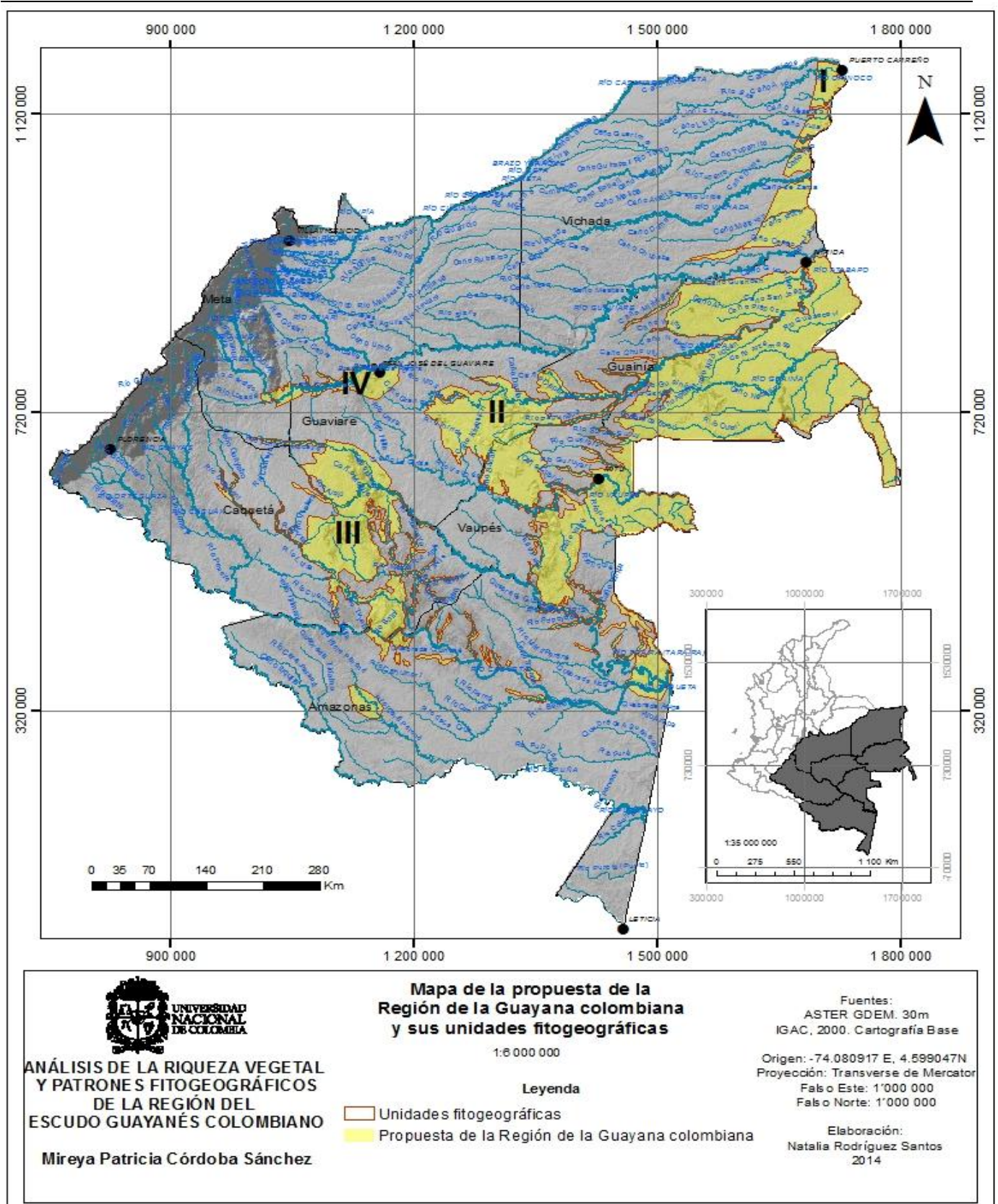
En los bosques medios a altos de las planicies son frecuentes especies de los géneros *Eperua* (Caesalpinaceae), *Compsonera* (Myristicaceae), *Micrandra* (Euphorbiaceae), *Humiria* (Humiriaceae), *Emmotum* (Icacinaceae) y *Leopoldinia* (Arecaceae) elementos de las familias de

Chrysobalanaceae y Lecythydaceae (Córdoba, 1995; Ter Steege, 2000; Etter & Córdoba, 2001; Córdoba *et al.*, 2001; Etter & Imamoto, 2001; Rudas *et al.*, 2002; Cárdenas *et al.*, 2007c).

Los bosques de terraza están dominados por *Oenocarpus bataua* (Arecaceae) y *Micranda* (Euphorbiaceae) (Clavijo *et al.*, 2009). En los Arbustales o matorrales de las partes altas de las serranías son características especies de los géneros *Ternstroemia* (Ternstroemiaceae), *Ilex* (Aquifoliaceae) *Bonnetia* (Bonnetiaceae), *Gongylolepis* (Asteraceae), *Humiria* (Humiriaceae), *Navia* (Bromeliaceae), *Vellozia* (Velloziaceae) y *Acanthella* y *Macairea* (Melastomataceae) (Arbeláez & Callejas, 1999; Etter & Córdoba, 2001; Córdoba *et al.*, 2001) y en las sabanas de arenas blancas se registran elementos de las familias Xyridaceae, Poaceae y Cyperaceae particularmente los géneros *Schoenocephalium* y *Guacamaya* (Rapateaceae) (Etter & Imamoto 2001, Cárdenas 2007a).

Entre los taxones característicos de esta unidad se encuentran los géneros *Archytaea*, *Bonnetia* (Bonnetiaceae), *Ochthocosmus* (Ixonanthaceae), *Adenolisianthus* (Gentianaceae), *Blepharandra* y *Diacidia* (Malpighiaceae), *Blastemanthus* y *Wallacea* (Ochnaceae), *Steyermarkochloa* (Poaceae), *Cephalostemon*, *Guacamaya*, *Monotrema*, *Rapatea*, *Saxofridericia* y *Schoenocephalium* (Rapateaceae), *Duckeella*, *Guanchezia* (Orchidaceae), *Pentamerista* (Tetrameristaceae), *Abolboda*, *Aratitiopea* (Xyridaceae).

Se destaca la presencia de un géneros endémicos con la siguiente especie: *Pentamerista neotropica* (Tetrameristaceae) acompañada de endemismos locales con las siguientes especies *Anthurium crassinervium* var. *caatingae*, *Anthurium infectorium* (Araceae), *Mandevilla thevetioides* (Apocynaceae), *Mateleia vaupesana* (Asclepiadaceae), *Calea yuruparina*, *Gongylolepis cortesii* (Asteraceae), *Schlegelia hirsuta* (Bignoniaceae), *Aechmea* sp. nov., *Brocchinia serrata*, *Guzmania longibracteata*, *Navia caulescens*, *Navia heliophila*, *Navia nubicula*, *Pepinia mituensis*, *Pepinia sanguinea*, *Vriesea vexillata*, *Steyerbromelia* con las dos especies nuevas (Betancurt en preparación), (Bromeliaceae), *Crotalaria nitidula*, *Swartzia vaupesiana* (Fabaceae), *Aniba vaupesiana* (Lauraceae), *Cuphea chiribiquetea* (Lythraceae), *Guarea quadrangularis*, *Trichilia lozanii* (Meliaceae), *Mendoncia zarucchii* (Mendonciaceae), *Virola schultesii* (Myristicaceae), *Maxillaria schultzei* (Orchidiaceae), *Picramnia apetala*, (Picramiaceae), *Piper crenatifolium* (Piperaceae), *Arthropogon sorengii*, *Schoenocephalium schultesii* (Rapateaceae), *Posoqueria taraiensis* (Rubiaceae), *Styrax rigidifolius* (Styracaceae).



**Figura 16.** Propuesta de la Provincia Guayana colombiana y sus unidades fitogeográficas. I: Las Lajas del Norte; II: Atabapo-Ventuari; III: Araracuara y IV: Macarena-Lindosa

**Araracuara (III):** Esta unidad redefine el distrito del mismo nombre definido por Berry *et al.* (1995a) comprende la serie de mesetas bajas de arenisca en el sureste de Colombia, incluye la serranía de Chiribiquete, las mesetas de areniscas de Araracuara y Monochoa que alcanza altitudes entre 50 a 817 msnm. Posee una extensión de 24.717,28 km<sup>2</sup>. Del total de las especies registradas en la Guayana colombiana, se registra 133 familias distribuidas en 481 géneros y 1133 especies de las cuales, 95 especies son elementos endémicos de la región de la Guayana.

El clima presenta una precipitación promedio anual de 3.059 mm, los meses más lluviosos están entre abril a julio y los meses más secos son de diciembre a febrero, presenta un veranillo en el mes de agosto. La temperatura media es de 26° C. Su humedad relativa es muy alta con un valor promedio de 87% (Duivenvoorden y Lips, 1993).

Los tipos de vegetación predominantes de esta unidad son bosques bajos esclerófilos dominados por *Macairea rufescens* y *Bonnetia martiana* que cubren las laderas bajas y medias de las montañas de arenisca y matorrales esclerófilos que crecen en sustrato rocoso en las tierras bajas y en las cimas de las montañas con el predominio de las especies *Tepuianthus colombianus* *T. savannensis* y *Clusia opaca* y parches de vegetación herbácea, que incluyen una amplia proporción de hierbas psamófilas de los géneros *Xyris* y *Abolboda* (Xyridaceae) *Syngonanthus* (Eriocaulaceae), *Vellozia* (Velloziaceae) y *Utricularia* (Lentibulariaceae); con el dominio de la especie *Navia garcia-barrigae* y *Lagenocarpus pendulus* (Arbeláez, 1993; Estrada y Fuertes, 1993; Duivenvoorden y Cleef, 1994; Rangel *et al.*, 1995).

Se destaca la presencia de dos géneros endémicos *Araracuara vetusta* (Rhamnaceae), *Pseudomonotes tropenbosii* (Dipterocarpaceae) y entre las especies endémicas de esta localidad se registran: *Aphelandra lamprantha*, *Justicia cuatrecasasii* (Acanthaceae), *Annona araracuara* (Annonaceae), *Navia bicolor*, *Navia graminifolia*, *Navia pilarica* (Bromeliaceae), *Connarus guggenheimii* (Dilleniaceae), *Apodandra corniculata*, *Croton chiribiquetensis* (Euphorbiaceae), *Swartzia oscarpintoana* (Fabaceae), *Bonyunia excelsa* (Loganiaceae), *Hibiscus sebastianii* (Malvaceae), *Parodiolyra colombiensis* (Poaceae), *Retiniphyllum francoanum* (Rubiaceae), *Phoradendron apertiflorum* (Viscaceae).

**Macarena-Lindosa (IV):** Esta unidad se extiende en la parte más occidental de la Guayana colombiana desde las sabanas al sur de la Serranía de La Macarena y la Serranía de la Lindosa, con altitudes entre 146 y 638 m. Por sus características generales es una zona de transición, En este

sector se puede reconocer una gran intervención antrópica con frentes de colonización, cultivos ilícitos, desarrollo de sistemas agropecuarios como lo registrado por Etter (1998) y Armentera *et al.* (2006), que han sido responsables de la pérdida de la flora propia de esta región, pero que aun con este fenómeno se registran elementos del escudo. Posee una extensión, más o menos de 4.035,72 km<sup>2</sup>. Del total de las especies registradas en la Guayana colombiana, se registra 137 familias distribuidas en 490 géneros y 1007 especies de las cuales, 9 especies son elementos endémicos de la región de la Guayana.

Su clima se caracteriza por ser tropical lluvioso, su precipitación promedio de 2.800mm al año de tipo monomodal. El periodo seco se presenta entre noviembre y febrero y el periodo húmedo entre los meses de marzo a octubre. Sus temperaturas promedio de 24.4°C. La evapotranspiración es alta de 80% (Cárdenas *et al.*, 2008). La vegetación en la zona está conformada por bosques bastante intervenidos, arbustales sobre los afloramientos y herbácea en las sabanas muy similares a las registradas en los llanos orientales.

Entre los taxones endémicos de la Guayana presentes en esta unidad se encuentran: *Acanthella*, *Macairea*, *Macrocentrum* (Melastomataceae), *Adenolisanthus* (Gentianaceae), *Humiria* (Humiriaceae), *Exochogyne* (Cyperaceae), *Navia* (Bromeliaceae), *Senefelderopsis* (Euphorbiaceae), *Pterozonium* (Adiantaceae). Aunque no se registran géneros endémicos si hay especies endémicas locales *Macairea philipsonii* (Melastomataceae), *Mimosa guaviarensis* (Mimosaceae), *Paullinia clematidifolia* (Sapindaceae), *Buchnera jacoborum* (Scrophulariaceae).

Con respecto a la vegetación que se encuentra en esta unidad predominan las sabanas gramíneas de tipo orinocense, las especies que presentan mayor porcentaje de cobertura según lo registrado por López (2005) son *Rhynchospora barbata*, *Bulbostylis capillaris* y *Bulbostylis juncooides* (Cyperaceae), *Trachypogon spicatus*, *Axonopus schultesii*, *Paspalum lanciflorum* y *Panicum polycomum* (Poaceae) y arbustos como *Curatella americana*, *Byrsonima crassifolia*, *Myrcia splendens*. Sobre los afloramientos y los suelos de arenas blancas, principalmente herbáceas de los géneros *Bulbostylis* spp. (Cyperaceae), *Navia acaulis*, *Pepinia caricifolia*, *Vriesea chrysostachys* y varias especies de *Aechmea* spp. (Bromeliaceae); *Vellozia tubiflora* (Velloziaceae), *Diacidia parvifolia* (Malpighiaceae), *Cassytha filiformis* (Lauraceae), *Xyris lacerata* y *Xyris savanensis* (Xyridaceae), estas especies se acompañan de algunos arbustos como *Acanthella sprucei* (Melastomataceae), *Clusia* spp. (Clusiaceae) y *Senefelderopsis chiribiquetensis* (Euphorbiaceae).

En la vegetación boscosa se reconoce la presencia de las especies como: *Phenakospermum guyannense* (Strelitziaceae), *Clathrotropis macrocarpa* (Fabaceae), *Cedrelinga cateniformis*, *Enterolobium schomburgkii* (Mimosaceae), *Protium guianensis*, *Protium heptaphyllum* (Burseraceae), *Iryanthera jurvensis*, *Virola sebifera* (Myristicaceae), *Bellucia grossularioides* (Melastomataceae) y *Syagrus orinocense*, *Astrocaryum aculeatum*, *Oenocarpus bataua* y *Attalea insignis* (Arecaceae) (López 2005; Garzon, 2006).

Debido a la presencia de numerosos endemismos en la tres últimas unidades, se pudo establecer su relación con uno de los centros de endemismos definidos por varios autores como Haffer (1978, 1985, 1987), Haffer & Cracraft (1985) y Prance (2001). Para el norte de sur América en el caso particular del territorio en Colombia forma parte del denominado Centro de endemismo de Imeri.

De acuerdo con los resultados del estudio, claramente existe una mayor afinidad con ambientes más cercanos. Se puede reconocer que hábitats cercanos guardan más similitud florística que hábitats de las mismas condiciones climáticas en áreas geográficamente separadas como lo registrado igualmente en estudios en la Amazonia y la Guayana (Prance & Johnson, 1992; Cortes & Franco 1998; Ter Steege *et al.*, 2000; Giraldo-Cañas, 2001; Carvajal & Murillo, 2007; Aymard *et al.*, 2011).

#### 4.6. Conclusiones

- Al establecer la alta similitud florística entre la Guayana colombiana y la provincia Guayana occidental, sustenta florísticamente la presencia de la región en Colombia y permite redelimitar su área de extensión para así redefinir la provincia Occidental planteada por (Huber, 1994).

- La Guayana colombiana por sus características de la vegetación, su composición florística y a sus relaciones fitogeográficas, se subdivide en cuatro unidades fitogeográficas estrechamente relacionadas con los distritos definidos por Huber (1994) y Berry *et al.* (1995), para la provincia Guayan Occidental: 1. *Lajas del norte* constituido por los afloramientos graníticos del Andén Orinoquense y que presenta una afinidad con la flora del Caribe Colombiano y Venezolano, así como con las Caatingas en el nororiente y centro de Brasil. 2. *Atabapo-Ventuari* que constituye los departamentos de Guainía, Guaviare, Vaupés y norte del Amazonas. 3. *Araracuara* que abarca la Serranía de Chiribiquete y las mesas de arenisca de Araracuara y Monochoa y 4. *Macarena-Lindosa* conformada por las sabanas al sur de la Serranía de la Macarena y la Serranía de la Lindosa las tres últimas unidades presenta una mayor afinidad con la flora tepuyense.



- 
- La presencia en Colombia de 71 géneros con 186 especies con área de distribución endémica de la región Guayana y las 107 especies restringidas para Colombia, así como su gran afinidad florística con la provincia de la Guayana Occidental con un 48%, constituye un argumento que contribuye a la redefinición de la región Guayanesa en Colombia.
  
  - Para la Guayana colombiana se reconoció la presencia de géneros y especies con distribución en zonas bajas y altas de la Guayana como los géneros *Decagonocapus* (Rutaceae), *Tepuianthus* (Tepuianthaceae) *Archytaea*, *Bonnetia* (Bonnetiaceae), así como la presencia de varios taxones de los Andes *Gongylolepis*, *Stenopadus* (Asteraceae) *Digomphia* (Bignoniaceae); de zonas secas como *Bursera* (Burseraceae), *Melocactus* (Cactaceae), *Capparis* (Capparaceae), *Craniolaria* (Pedaliaceae) y del escudo Brasileiro con *Vellozia* (Velloziaceae) y particularmente de la especie *Commiphora leptophloeos* (Burseraceae).
  
  - En la localidad de los cerros del Guaviare y en los cerros y Serranía de Yupatí-Taraira se establece una baja similitud con el resto de las localidades de la región, esto se debe quizás a que en estas áreas aun no se tienen un conocimientos florísticos muy detallado, que a medida que se aumente su conocimientos será posible redefinirlas mejor en el territorio.
  
  - La Guayana colombiana se la puede vincular con dos centros de endemismos en la parte norte definida como las Lajas del norte se pudo reconocer que se encuentra relacionado con el centro de endemismo de Atures, mientras en la parte sur en la mayor área que conforma la región de la Guayana en Colombia se encuentra relacionado con el centro de endemismos de Imeri.

## 5. CONCLUSIONES GENERALES

### 5.1. Principales Contribuciones

Con base en los resultados de este estudio, se logró tener un acercamiento al conocimiento de la riqueza de la flora de la Guayana colombiana e identificar la importancia de esta región en el país como área prioritaria para conservar debido al gran número de endemismos y de sus características muy particulares de la vegetación.

Así mismo este trabajo de investigación responde a las inquietudes de definir la región del Escudo Guayanés en Colombia, sentando las diferencias o similitudes florísticas entre la Guayana colombiana con las otras provincias de la región Guayana y con las regiones naturales de Colombia, identificando la presencia de elementos fitogeográficos, como dos familias de las cuatro endémicas de la región Guayana (*Euphroniaceae* y *Tepuianthaceae*), 71 géneros con distribución restringida en la región con dos géneros endémicos para Colombia (*Araracuara* y *Pseudomonotes*) y por último el 84% de las especies presentan su distribución dentro de la región, que sumado a la afinidad del 48% con la provincia Occidental; confirma su inclusión dentro de la región fitogeográfica de la Guayana y en particular en la Provincia Guayana Occidental.

Finalmente, este trabajo de investigación aporta información biológica a la iniciativa de prioridades de conservación "Guyana Shield Initiative" (GSI) convocada en abril 2002 por la International Union for the Conservation of Nature (IUCN) cuyo objetivo en su primera fase es compilar y compartir información sobre las características del Escudo Guayanés respecto a condiciones biológicas, geológicas, sociales y económicas. De igual manera, este estudio aporta al inventario general de la biodiversidad de Colombia.

### 5.2. Implicaciones para la Planificación de la Conservación

Al identificar la riqueza florística en la región de la Guayana colombiana a nivel de los hábitos o formas de crecimiento, los hábitats y Ecosistemas donde crecen las especies vegetales y las diferentes localidades en donde se encuentran, el establecimiento de las afinidades florísticas de esta región con otras áreas circundantes, la distribución particular de especies de importancia como los elementos de distribución restringida para la región o a nivel local, e identificar las especies en alguna categoría de amenaza o de uso por parte de las comunidades locales, que permitirá establecer un acercamiento al conocimientos de la distribución y del estado de la diversidad florística de la región.

El conjunto de variables anteriormente mencionadas pueden, sin duda, proporcionar información muy valiosa y útil para identificar áreas de vegetación representativas y que son objeto de aprovechamiento y que, por ende, deben ser conservadas para mantener el patrimonio biológico; además podrán definir políticas y acciones de cara a la conservación de la biodiversidad estableciendo áreas Productoras, Protectoras-Productora y Protectoras.

Es necesario reconocer el ecosistema no solo como la sumatoria de las especies presentes, sino como el resultado de las interacciones entre ellas y de éstas con el medio. Por lo tanto, la biodiversidad es un estabilizador ecológico, ya que a medida que aumenta la variabilidad de organismos, aumentan las funciones ecosistémicas y así el sistema tendrá mayor capacidad de recuperarse frente a los cambios climáticos y de mantener la integridad de sus relaciones básicas. Lo anterior determina que la conservación de la biodiversidad será un elemento esencial para el desarrollo sostenible.

En países como Colombia, la mayor amenaza de los ecosistemas se debe a la degradación y fragmentación de hábitats causados por la deforestación, tala selectiva, el pastoreo de ganado y la colonización descontrolada, así como el desarrollo de nuevas actividades como proyectos petroleros y mineros que afectan la riqueza de especies y la dinámica de los mismos, alterando la importancia de estos como fuentes que proveen una serie de bienes y servicios esenciales a escala global y regional, que a causa de su alto nivel de biomasa, ayudan a regular el clima global, reducen el efecto invernadero almacenando millones de toneladas de carbón en los tejidos de las plantas y en el suelo, previenen la erosión del suelo y protegen las microcuencas que proveen agua limpia a miles de personas; constituyendo la fuente potencial para sufragar necesidades futuras.

Todo lo anterior hace necesario que se entienda a la biodiversidad como un patrimonio natural en este sentido, desde nuestra condición humana, se hace innegable la inversión en la conservación de la diversidad biológica, pues como se sabe la pérdida de ecosistemas y por ende de especies y de los beneficios que estas poseen tienen efectos negativos sobre varios aspectos del bienestar humano, como la salud y la seguridad alimentaria.

### **5.3. Las limitaciones de este estudio**

La ausencia de inventarios florísticos en gran parte del territorio que conforma la Guayana colombiana, lo que no permite tener un listado consolidado de la especies que potencialmente

pueden encontrarse en esta región; lo anterior se debe, a la falta de recursos económicos y recurso humano que estén interesados en la exploración científica para la generación de inventarios detallados de la biodiversidad.

Así mismo, el continuo cambio en los nombres científicos, la constante transferencia de taxones entre diferentes entidades taxonómicas y las nuevas colecciones botánicas que amplían el ámbito geográfico de las especies.

El manejo y la consulta de varias base de datos, en las cuales no se posee información estandarizada y el error en la sistematización de los datos como nombres mal escritos de localidades, de nombres de colectores y coordenadas que no corresponden a las localidades de origen, así como la ausencia de la georreferenciación de muchos registros depositados en los herbarios, el grado de calidad de las determinaciones del material vegetal, y la falta de curaduría de algunos grupos en los herbarios implicó que no se pudiera utilizar de un buen número de registros obtenidos y que impidieron su proyección en la cartografía.

Sin embargo, a partir de la información obtenida en este trabajo, se logro obtener una muy buena representatividad de la diversidad florística de la región de la Guayana en Colombia.

## 6. RECOMENDACIONES

- Se recomienda continuar en la implementación de la base de dato ya construida, con la información de los herbarios del país y del exterior que posean registros de estas áreas y no fueron consultados en este estudio, así mismo trabajar en la estandarización de los registros que no se usaron realizando su georreferenciación.
  
- Incrementar el número de inventarios detallados dentro de la región, en las áreas donde no se tiene información, esto con el fin de complementar y fortalecer el conocimientos de la flora de esta zona que sin duda, se irá incrementando en el número de taxones ampliando significativamente la diversidad florística en la Guayana Colombiana y para consolidar una información florística coherente que nos permita definir con más detalle esta región fitogeográfica.
  
- Implementar estudios estructurales y florísticos en la región que nos permitan diferenciar mejor el tipo de vegetación que conforman estas áreas y poder diferenciar con mayor detalle las unidades que se distinguen en este trabajo para la zona en el país.
  
- Se debe comenzar a trabajar en la definición de estatus de conservación de las especies, que aún no se han definido en alguna categoría de amenaza particularmente de los elementos endémicos para desarrollar planes de manejo para su conservación, debido a que en la región en Colombia presenta un acelerado proceso de transformación por causa de la deforestación, por las actividades antrópicas como los cultivos ilícitos, la expansión de colonización no controlada, contaminación de los recursos hídricos por actividades de minería entre otras; que con llevaran a la pérdida de la coberturas vegetales y por ende a la perdida de la biodiversidad en la región.
  
- En consecuencia al uso indiscriminado de los recursos naturales, se recomienda centrar los esfuerzos prioritariamente hacia la educación y el conocimientos al público en general de la importancia de los mismos con el fin de implementar políticas y directrices que conlleve al uso racional, la conservación y al mantenimiento de tan valiosas fuentes de producción.
  
- A los herbarios consultados que administran sus bases de datos, se recomienda realizar la revisión constante de los datos digitalizados, ya que, se encontraron y depuraron diferentes errores en varios aspectos tales como la georreferenciación, el nombre de los colectores, la definición del

departamento, la escritura de las localidades y la réplica de registros del mismo colector con diferentes coordenadas geográficas.

- Se recomienda la implementación de estudios más detallados sobre la autoecología de algunas de las especies que, en este trabajo, se han identificado como especialmente amenazadas o con distribución restringida a nivel regional o local y realizar una evaluación a las alteraciones climáticas, particular de las especies que no se encuentran en áreas de manejo especial. Tales estudios tendrían como objetivo proporcionar directrices más detalladas sobre las medidas a adoptar para la conservación de sus poblaciones.

- En el caso de la Serranía de La Macarena, se deben implementar muestreos detallados de la flora en las partes bajas, intermedias y altas, para que, con la mayor información de la flora local, se pueda definir mejor su estatus fitogeográfico, el cual, aun es especulativo e incierto.

- Para los cerros y alrededores de la reserva Nacional Natural de Nukak en el Guaviare y para la Serranía de Taraira y el cerro Yupatí se deben implementar estudios de la estructura y composición florísticos de la vegetación local para poder definir mejor su posición en la región de la Guayana colombiana.

## 7. LITERATURA CITADA

- ALFONSO, R. A. & J. MURILLO. 2000. Pteridófitos de Colombia III. Los Pteridófitos de la Región de Araracuara (Amazonia Colombiana). *Biota Colombiana* 1(2):217-223
- ALSTON, A. H. 1952. Pteridophyta of the Macarena mountains, Colombia. *Mutisia, Acta botánica Colombiana* Numero 7.
- ANDERSON, A. B. 1981. White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica* 13: 188-210.
- APPELHANS, M. S., E. SMETS, S. G. RAZAFIMANDIMBISON, T. HAEVERMAN, E. J. VAN MARLE, A. COULOUX, H. RABARISON, M. RANDRIANARIVELOJOSIA & P. J. A. KEßLER. 2011. Phylogeny, evolutionary trends and classification of the *Spathelia*–*Ptaeroxylon* clade: morphological and molecular insights *Annales of Botany* 107: 1259-1277.
- ARBELÁEZ M. V. 1993 Flórula y ecología de una sabana sobre un afloramiento rocoso en la formación de Araracuara-Caquetá. Tesis Pregrado Departamento de Biología, Facultad Ciencias Exactas y Naturales Universidad de Antioquia, Medellín. 57 pp.
- \_\_\_\_\_. & R. CALLEJAS. 1999. Flórula de la mesas de arenisca de la comunidad de Monochoa (región de Araracuara, Medio Caquetá). *Estudios en la Amazonia colombiana, tomo XIX. TROPENBOS-Colombia*, Bogotá D. C.
- \_\_\_\_\_. & A.CLEEF. 2003. Capítulo 4 Análisis fitogeográfico de la flora vascular de las mesas de arenisca de la región del medio Caquetá, amazonia colombiana. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Universidad de Amsterdam. Pag.79-96.
- \_\_\_\_\_. & J. F. DUIVENVOORDEN. 2004. Patterns of plant species composition on Amazonian sandstone outcrops in Colombia. *Journal of vegetation Science* 15: 181-188
- ARBOGAST, B. S., EDWARDS, S. V., WAKELEY, J., BEERLI, P. and SLOWINSKI, J. B. 2002. Estimating Divergence Times from Molecular Data on Phylogenetic and Population Genetic Timescales. *Annual Review of Ecology & Systematics* 33: 707-740
- ARÉVALO, R. & J. BETANCUR. 2004. Diversidad de epífitas vasculares en cuatro bosques del sector suroriental de la Serranía de Chiribiquete, Guyana colombiana. *Caldasia* 26(2):359-380
- ARMENTERA, D., G. RUDAS, N. RODRIGUEZ, S. SUA & M. ROMERO. 2006. Patterns and causes of deforestation in the Colombian Amazon. *Ecological Indicators* Vol 6 (2): 353-368.
- \_\_\_\_\_, C. CADENA & R. P. MORENO. 2007. Evaluación del estado de los bosques de niebla y de la meta 2010 en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá DC. Colombia 72 pp.
- AXELIUS, B. 1991. Areas of distribution and areas of endemism. *Cladistic* V 7 (2): 197–199
- AYMARD, G. 1997. Forest diversity in the interfluvial zone of the Rio Negro and Rio Orinoco in southwestern Venezuela. Thesis submitted to the Graduate School at the University of Missouri-St. Louis in Partial Fulfillment of the degree of Masters of Science in Biology. 133pp.

- \_\_\_\_\_, R. SCHARGEL, P. BERRY Y B. STERGIOS. 2009. Estudio de los suelos y la vegetación (estructura, composición florística y diversidad) en bosques macrotérmicos no-inundables, estado Amazonas Venezuela (aprox. 01° 30'-- 05° 55' N; 66° 00'-- 67° 50' O). *Biollania* (Edic. Esp. ) 9: 6-251.
- \_\_\_\_\_, BEVILACQUA M. & CÁRDENAS L. 2011. Análisis fitogeográfico de la flora vascular de la cuenca del río Caura, estado Bolívar, Venezuela. *BioLlania Edición Esp.* 10:264-280.
- ASTER GDEM., 2010. Digital Elevation Model 30 m.
- BALLESTEROS, M. M. 1995. Estructura, biomasa e inventario de nutrientes en la catanga baja amazónica y su comparación con el bosque de tierra firme, departamento del Vaupés, Colombia. Tesis de postgrado Ecología tropical. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. 178pp.
- BALSLEV.. H. & S. MORI. 1981. *Qualea amapaensis* (Vochysiaceae), a new and phytogeographically interesting species from Brazil. *Brittonia*33:: 5-8
- BARBOSA, C. E. 1992a. Contribución al conocimiento de la flórula del parque nacional natural El Tuparro. Serie de publicaciones especiales del INDERENA, Biblioteca Andrés Posada Arango, libro número. 3, 278 pp. Bogotá D. C.
- \_\_\_\_\_.1992b.Preliminary list of plants collected at the centro de investigaciones primatólogicas La Macarena – CIPM, Tinigua National Park, Colombia. *Field Studies of New World Monkeys, La Macarena, Colombia.* 6:25-41
- BELL, C. D., SOLTIS, D. E., & SOLTIS, P. S. 2010. The age and diversification of the Angiosperms re-visited. *American Journal of Botany* 97, 1296-1303.
- BERRY, P., O. HUBER & B. HOLST. 1995a. Floristic analysis and phytogeography. *Flora of the Venezuelan Guayana Volumen 1:* 161-190.
- BERRY, P., B. HOLST & K. YATSKIEVYCH. 1995b. Introduction. *Flora of the Venezuelan Guayana 1:* xv-xx.
- BERRY, P. & RIINA R. 2005. Insights into the diversity of the Pantepui Flora and the biogeographic complexity of the Guayana Shield. *Bol. Skr.* 55: 145-167.
- BETANCURT, J. & V. ARVELAEZ. 1995. Una especie nueva de *Navia* (Bromeliaceae) de Araracuara, Colombia. *Mutisia, Acta botánica Colombiana* Numero 74:1-5
- \_\_\_\_\_. 2001. *Navia* (Bromeliaceae) nuevas de la Sierra de Chiribiquete. *Caldasia* 23 (1): 139-146.
- \_\_\_\_\_. & N. GARCÍA (2006) Las bromélias Pp. 51-384. En García N. & G. Galeano (eds). *Libro Rojo de plantas de Colombia Volumen 3: Las bromélias, Las Labiadas y las passifloras.* Serie Libros rojos de especies Amenazadas de Colombia. Bogotá, Colombia Instituto Alexander von Humboldt-Instituto de Ciencia Naturales de la Universidad Nacional de Colombia-Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial.
- \_\_\_\_\_. & V. ARVELAEZ. 1995. Una especie nueva de *Navia* (Bromeliaceae) de Araracuara, Colombia. *Mutisia, Acta botánica Colombiana* Numero 74:1-5
- \_\_\_\_\_. 2001. *Navia* (Bromeliaceae) nuevas de la Sierra de Chiribiquete. *Caldasia* 23 (1): 139-146.



- BOGGAN, J., V. FUNK, C. KELLOFF, M. HOFF, G. CREMERS & C. FEUILLE. 1997. Checklist of the plants of Guianas (Guyana, Surinam, French Guiana). 2th. Ed. Smithsonian's Biological Diversity of the Guianas Program Serie 30.
- BOOM, B. 1990. Flora and vegetation of the Guayana-Llanos ecotone in Estado Bolívar, Venezuela. Mem. New York Bot. Gard. 64 (2): 254-278.
- BOTERO, P. 1999. Paisajes Fisiogeográficos de la Orinoquia-Amazonia (ORAM) Colombia Ministerio de Hacienda y Crédito Público Instituto Geográfico Agustín Codazzi con 5 mapas. Análisis Geográficos Nos. 27-28: 361pp.
- BOYCE, C. K., & LEE, J.-E. 2010. An exceptional role for flowering plant physiology in the expansion of tropical rainforests and biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277, 3437-3443.
- BURNHAM, R.J. & A. GRAHAM 1999. The History of Neotropical vegetation: new developments and status. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86:546-589.
- \_\_\_\_\_, & K. R. JOHNSON 2004 South American palaeobotany and the origins of neotropical rainforests. in: *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 359: 1595-1610.
- BUSH, M. B., MORENO, E., DE OLIVEIRA, P. E., ASANZA, E. & COLINVAUX, P. A. 2001 The influence of biogeographic and ecological heterogeneity on Amazonian pollen spectra. *J. Trop. Ecol.* 17, 729-743.
- BUSH, M. R. SILMAN & D. H. URREGO. 2004a. 48,000 years of climate and forests change in a Biodiversity hot spot. *Science* 303: 827-929.
- \_\_\_\_\_. P. E. de OLIVEIRA, P. A. COLINVAUX, M. C. MILLER, & J. E. MORENO. 2004b. Amazonian paleoecological histories: one hill, three watersh. *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 214: 359-393.
- \_\_\_\_\_. & P. E. de OLIVEIRA. 2006. The rise and fall of the Refugial Hypothesis of Amazonian Speciation: a paleoecological perspective. *Biota Neotropica* 6: 1-18.
- BRAKO, L. & ZARUCCHI J.L. 1993. Catálogo de las Angiospermas y Gimnospermas del Perú Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden: 45. 1286 pp.
- CAIN, S.A. 1944. Foundations of plant geography. Harper & Brothers, New York.
- CALDERÓN, E., G. GALEANO & N. GARCIA. 2002. Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae y Lecythydaceae. Libro Rojo Plantas Fanerógamas de Colombia 1: 1-220.
- CALDERÓN, E. 2007. (ed.). Libro Rojo de plantas de Colombia Volumen 6: Orquídeas. Serie Libros rojos de especies Amenazadas de Colombia. Bogotá, Colombia Instituto Alexander von Humboldt-Instituto de Ciencia Naturales de la Universidad Nacional de Colombia-Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial.
- CAMPBELL, L. M. & D. STEVENSON. 2005. Vegetative anatomy of *Aratitiopea lopezii* (Xyridaceae). *Acta Bot. Venez.* 28 (2): 34-43.
- CANO, A., & P. STEVENSON. 2009. Diversidad y Composición Florística de Tres Tipos de Bosque En La Estación Biológica Caparú, Vaupés en: *Revista Colombia Forestal* Vol. 12: 63-80.

- CÁRDENAS, D. & G.G. POLITIS. 2000. Territorio, Movilidad, Etnobotánica y Manejo del Bosque de los Nukak Orientales Amazonia Colombiana. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas-SINCHI. Ediciones Unidades. Bogotá, Colombia, 110pp.
- \_\_\_\_\_. (ed.) 2007a. Flora del Escudo Guayanés en Inírida (Guainía, Colombia). Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas-SINCHI. Bogotá, Colombia, 186p.
- \_\_\_\_\_. & N. R. SALINAS. 2007b. Libro rojo de plantas de Colombia. Vol 4. Especies maderables amenazadas: primera parte. Serie libros rojos de especies amenazadas de Colombia. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI, Ministerio de Ambiente, Vivienda y desarrollo territorial. Bogotá, Colombia. Pp. 232.
- \_\_\_\_\_. & J. BARRETO, J. ARIAS, U. MURCIA, C. SALAZAR & O. MENDEZ. 2007c. Caracterización y tipificación forestal de ecosistemas en el municipio de Inírida y el corregimiento de Cacahual (departamento del Guainía): una zonificación forestal para la ordenación de los recursos. Instituto Amazónico de investigaciones Científicas Sinchi. Corporación para el desarrollo Sostenible del Norte y el Oriente Amazónico, CDA. Bogotá-Colombia 252 P.
- \_\_\_\_\_. , N. CASTAÑO, M. ZUBIETA & M. JARAMILLO. 2008. Flora de las formaciones rocosas de la Serranía de la Lindosa. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas-SINCHI. Bogotá, Colombia, 162p.
- \_\_\_\_\_. , J. BETANCUR, N. SALINAS, A. ZULUAGA & L. CLAVIJO. 2009. De Jirijirimo a Caparú: Una expresión de la diversidad vegetal en el río Apaporis. Revista Colombiana Amazónica (2): 5-18.
- \_\_\_\_\_. , N. CASTAÑO & J. CARDENAS. 2010. Análisis de Riesgo de especies de plantas introducidas para Colombia. En: Baptiste M., Castaño N., Cárdenas D., Gutiérrez F., Gil D., Lasso C. 2010. Análisis de riesgo y propuestas de categorización de especies introducidas para Colombia Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá. Colombia. 53-71.
- CARVAJAL, L. & J. MURILLO. 2007. Análisis florístico y fitogeográfico del sector nororiental de la sierra de La Macarena, Colombia. Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá.
- CASTRO, F. 2010. Avances del conocimiento de la flora del Andén Orinoqués en el departamento del Vichada, Colombia. Orinoquia 14 Supl. (1): 58-67.
- CASTRO, S. Y. 2002. Solanáceas de la región de Araracuara (Amazonia colombiana) Trabajo de grado presentado como requisito para optar al título de Biólogo. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia. 163pp
- CASTRO, S. Y. 2012. Análisis florístico y fitogeográfico de ambientes asociados al complejo de ciénagas de Zapatosa (Cesar) en el Caribe colombiano. Tesis para optar el título de Msc. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias Departamento de Biología. Bogotá 146 pp.
- CLARKE, D.H. & V. A. FUNK. 2005. Using checklists and collection data to investigate plant diversity: II An analysis of five florulas from northeastern South America. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 154: 29-37.

- CLARK, D.B., D.A. CLARK & J.M. READ. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology*. 86: 101-112.
- CLAVIJO, L., BETANCUR J. & CARDENAS D. 2009. Las plantas con flores de la estación Biológica Mosiro Itajura-Caparú Amazonia colombiana 55-97pp. En: Estación Mosiro Itajura-Caparú Biodiversidad en el territorio del Yagojé-Apaporis Editores Alarcón-Nieto G. & E. Palacios. Fundación Biocolombia, La Unidad de Parques Nacionales, El Ministerio de Ambiente y Conservación Internacional Colombia. 218 pp.
- CLEEF, A. & J. DUIVENVOORDEN. 1994. Phytogeographic analysis of a vascular sample from the Araracuara Sandstone Plateau, Colombian Amazonia. *Mém. Soc. Biogéographique (3ème série)* 4 (1): 65-81.
- COGOLLO, A, C. VELÁSQUEZ-RÚA & N. GARCÍA. 2007a. Las Miristicáceas Pp. 155-192 En García N. (ed.). Libro Rojo de plantas de Colombia Volumen 5: Las magnoliáceas, las miristicáceas y las podocarpáceas.. Serie Libros rojos de especies Amenazadas de Colombia. Bogotá, Colombia Instituto Alexander von Humboldt CORANTIOQUIA - Jardín Botánico Joaquín Antonia Uribe de Medellín - Instituto de Ciencia Naturales de la Universidad Nacional de Colombia-Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial.
- COGOLLO, A, C. VELÁSQUEZ-RÚA & N. GARCÍA. 2007b. Las Podocarpáceas Pp. 193-224 En García N. (ed.). Libro Rojo de plantas de Colombia Volumen 5: Las magnoliáceas, las miristicáceas y las podocarpáceas.. Serie Libros rojos de especies Amenazadas de Colombia. Bogotá, Colombia Instituto Alexander von Humboldt CORANTIOQUIA - Jardín Botánico Joaquín Antonia Uribe de Medellín - Instituto de Ciencia Naturales de la Universidad Nacional de Colombia-Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial.
- COLINVAUX, P. E. de OLIVEIRA & M. B. BUSH. 2000. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: the failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quaternary Science Reviews* 19: 141-169.
- \_\_\_\_\_, I. RASÄNEN, M. B. BUSH & N. De MELLO. 2001. A paradigm to be discarded: geological and paleontological data falsify the Haffer & Prance refuge hypothesis of Amazonian speciation. *Amazoniana* 16: 609-646. *Tropical Rain forest, Past, Present and Future*. E. Bermingham, C. W. Dick & C. Moritz (Eds.). The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- \_\_\_\_\_. 2005. The pleistocene vector of Neotropical diversity. Pp. 78-106. K. Larsen & L. B. Holm-Nielsen (Eds.) *Tropical Botany*. Academic. Press. London In:
- CÓRDOBA-S., M. P. 1995. Caracterización florística-estructural y biotipológica de la vegetación en dos tipos de bosque en la parte central de la Sierra de Naquén (Departamento del Guainía). Trabajo de grado. Departamento de Biología, Pontificia Universidad Javeriana (manuscrito). Bogotá.
- \_\_\_\_\_. & A. ETTER. 2001. Flora de Puinawai. En A. Etter (ed.) *Puinawai y Nukak. Caracterización Ecológica de dos reservas nacionales de la Amazonia colombiana*. Pontificia Universidad Javeriana Facultad de Estudios Ambientales y Rurales Instituto de Estudios Ambientales para el Desarrollo IDEADE: 102-107.

- \_\_\_\_\_. A. ETTER. & H. MENDOZA 2001. Flora de Nukak. En A. Etter (Ed.) Puinawai y Nukak. Caracterización Ecológica de dos reservas nacionales de la Amazonia colombiana. Pontificia Universidad Javeriana Facultad de Estudios Ambientales y Rurales Instituto de Estudios Ambientales para el Desarrollo IDEADE: 204-208
- \_\_\_\_\_. & A. ETTER 2002 Diversidad Florísticos y Caracterización de la Vegetación del Parque Nacional Natural El Tuparro Vichada-Orinoquia. Presentado en el VIII Latinoamericano de Botánica y II Congreso Colombiano de Botánica resumen en las memorias.
- \_\_\_\_\_., L. MIRANDA-CORTÉS, R. AVILA-AVILÁN & C. PÉREZ-ROJAS. 2011. Flora de Casanare. Pp. 82-101. En: Usma, J.S. & F. Trujillo (Eds.). 2011. Biodiversidad del Casanare: Ecosistemas Estratégicos del Departamento. Gobernación de Casanare - WWF Colombia. Bogotá D.C. 286p.
- \_\_\_\_\_. 2012. Informe final de la flora y características de la vegetación de la reserva natural Bojonawi y cerros aledaños. Puerto Carreño-Vichada. Informe Inédito Fundación Omacha. 42 p.
- \_\_\_\_\_. F. CASTRO F & S. CASTRO. 2013. Informe Convenio World Wildlife Fund, Inc. (Wwf) – Fundación Omacha Identificación Áreas de alto valor de Conservación para la Biodiversidad. En tres Ventanas de la Orinoquia colombiana informe inédito. 60 pp.
- \_\_\_\_\_. & G. TADRI. 2014. Diversidad florística y Caracterización de los hábitats en Bojonawi, Escudo Guayanés Colombiano en preparación.
- CORTÉS, R. 1996. Estudio florístico y análisis panbiogeográfico de la sierra de Chiribiquete. Tesis de Grado para optar por título de Magíster en Biología Línea Sistemática. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 117pp
- \_\_\_\_\_. & P. FRANCO. 1997. Análisis panbiogeográfico de la flora de la Sierra de Chiribiquete, Colombia. *Caldasia* 19 (1-2): 465-478.
- \_\_\_\_\_. P. FRANCO & O. RANGEL. 1998. La flora vascular de la Sierra de Chiribiquete, Colombia. *Caldasia* 20 (2): 103-141.
- CORTEZ-FERNANDEZ, C. 2006. Variación altitudinal de la riqueza y abundancia relativa de los anuros del Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Cotapata. *Ecología en Bolivia*, 41(1): 46-64
- COWLING, R., E. WITKOWSKI, A. MILEWSKI & K. NEWBEY. 1995. Taxonomic, edaphic and biological aspect of plant endemism on matched sites in mediterranean Australia and South Africa. *Journal of Biogeography* 21: 651-664.
- CRISCI, J. V.; L. KATINAS & P. POSADAS. 2000. Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica. Buenos Aires, Sociedad Argentina de Botánica.
- CRIZÓN, I. & A. ETTER. 2001. Por los territorios de la Marama: La extracción de la fibra del chiqui-chiqui en la Amazonia colombiana Crizón (ed.) Serie Investigación 1. Pontificia Universidad Javeriana Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Instituto de Estudios Ambientales para el Desarrollo IDEADE Bogotá. 146pp.

- CRONQUIST, A. 1988. The Evolution and Classification of Flowering Plants. Second Edition. New York Botanical Garden. New York. 555p.
- DALY, D.C. & PRANCE, G.T. 1989. Brazilian Amazon. In: Floristic Inventory of Tropical Countries (D.G. Campbell & H.D. Hammond, eds.). New York Botanical Garden, New York, p.401-426.
- DELASCIO, F. & C. NOSAWA. 2010. *Poa annua* L. y *Polypogon elongatus* Kunth (Poaceae), dos nuevas especies exóticas para la flora de la Guayana venezolana *Acta Botánica Venezuelica* 33(2): 357-361
- DIAZGRANADOS, D. A. 1996. Descripción Socio-Ambiental del Vaupés 5-9 pp. en: Aspectos Ambientales para el Ordenamiento territorial del municipio de Mitú (Departamento del Vaupés) Tomo I. Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Subdirección de Agrología, Programa Investigaciones para la Amazonia, INPA. 399 P.
- DUIVENVOORDEN, J. & A. CLEEF. 1994a. Amazonian savanna vegetation on the sandstone plateau near Araracuara, Colombia. *Phytocoenologia* 24 (1): 56-69.
- \_\_\_\_\_. 1994b. Vascular plant species counts in the rain forest of the middle Caquetá area, Colombian Amazonia. *Biodiversity and Conservación* 3 : 685-715.
- DUIVENVOORDEN, J.F., & J.M., LIPS. 1995. A land-ecological study of soils, vegetation, and plant diversity in Colombian Amazonia. *Tropenbos Series* 12. Wageningen, The Netherlands. 438pp
- ESTRADA, J. & J. FUERTES. 1993. Estudios en la Guayana colombiana, IV. Notas sobre la vegetación y la flora de la Sierra de Chiribiquete. *Revista Acad. Colomb. Cienc.* 18 (71): 483-497.
- ETTER, A. 1985. A. Landscape ecological approach for grazing development: the caso of the Colombia Llanos Orientales. M.Sc. Thesis, ITC, Enschede. 127 pp.
- \_\_\_\_\_. 1998. Mapa General de Ecosistemas de Colombia (Escala 1: 2'000.000). IAvH y PNUD, Bogotá.
- \_\_\_\_\_. 2001. El Escudo de Guayana, en: A. Etter (ed.), Puinawai y Nukak. Caracterización ecológica general de dos reservas nacionales naturales de la Amazonia colombiana: 31-42. Serie Investigación 2, Instituto de Estudios Ambientales para el Desarrollo "IDEADE", Bogotá D. C.
- \_\_\_\_\_. & M. IMAMOTO. 2001. El Bosque de Chiqui-chiqui (*Leopoldinia piassaba*) en: I. Crizón (ed.) Por los territorios de la Marama: La extracción de la fibra del chiqui-chiqui en la Amazonia colombiana Serie Investigación 1. Pontificia Universidad Javeriana Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Instituto de Estudios Ambientales para el Desarrollo IDEADE Bogotá. 35-55 p.
- \_\_\_\_\_. & M. CÓRDOBA 2001. Patrones espaciales del paisaje y sus condicionantes de Puinawai. En A. Etter (ed.) Puinawai y Nukak. Caracterización Ecológica de dos reservas nacionales de la Amazonia colombiana. Pontificia Universidad Javeriana Facultad de Estudios Ambientales y Rurales Instituto de Estudios Ambientales para el Desarrollo IDEADE: 58-101 p.
- FAJARDO, F. 2006. Estrategias de las plantas en la dinámica vegetal de los afloramientos rocosos del Parque Nacional Natural el Tuparro (Vichada, Colombia. Tesis para optar el título de Biólogo. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia.
- FAO., 1966. Reconocimiento edafológico de los Llanos orientales de Colombia. Tomo III. la vegetación natural y la ganadería en los llanos orientales, Roma. 233 pp.

- FERNANDEZ-ALONSO, & O. RIVERA-DÍAZ (2006) Las labiadas Pp. 385-582. En García N. & G. Galeano (eds). Libro Rojo de plantas de Colombia Volumen 3: Las bromélias, Las Labiadas y las pasifloras. Serie Libros rojos de especies Amenazadas de Colombia. Bogotá, Colombia Instituto Alexander von Humboldt-Instituto de Ciencia Naturales de la Universidad Nacional de Colombia-Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial.
- \_\_\_\_\_. & M. V. ARBELÁEZ. 2008. Araracuara, un nuevo género de Rhamnaceae de la Amazonia colombiana. Anales del Jardín Botánico de Madrid. Vol 65 (2): 343-352.
- FERNÁNDEZ, A., R. GONTO, A. RIAL, J. ROSALES, B. SALAMANCA, M. CÓRDOBA, F. CASTRO, C. ALCÁZAR, H. GARCÍA & A. ARIZA. 2010. Flora y Vegetación de la Cuenca del Río Orinoco. En: Lasso, C., J. Usma, F. Trujillo & A. Rial. (eds.). Biodiversidad de la Cuenca del Orinoco: bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle e Instituto de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia). 125-193 pp.
- FLEMING, T. 1986. The structure of neotropical bat communities: a preliminary analysis. Rev. Chilena de Historia Natural, 59: 135-150.
- FORERO, E. & H. A. GENTRY. 1989. Listado Anotado de las Plantas del Departamento del Choco, Colombia. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia Bogotá. 142 p.
- FORZZA, R., F. BAUMGRATZ, C. BICUDO, A. CARVALHO, A. COSTA, D. COSTA, M. HOPKINS, P. LEITMAN, L. LOHMANN, L. COSTA MAIA, G. MARTINELLI, M. MENEZES, M. MORIM, M. NADRUZ, A. PEIXOTO, J. PIRANI, J. PRADO, L. QUEIROZ, V. SOUZA, J. STEHMANN, L. SYLVESTRE, B. WALTER & D. ZAPPI (eds). 2010. Catálogo de plantas e fungos do brasil vol 1 y vol 2. Jakobsson Estúdio: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro. 1699 pp.
- FUERTES, J., 1992. Estudios botánicos en la Guayana colombiana. I: una nueva especie de "Hibiscus" sección "Furcaria" ("Malvaceae"). Anales Jard. Bot. Madrid 50(1): 65-72.
- FUNK, V., T. HOLLOWELL, P. BERRY, C. KELLOFF & S. ALEXANDER. 2007. Checklist of the Plants of the Guiana Shield (Venezuela Amazonas, Bolívar, Delta Amacuro; Guyana, Surinam, French Guiana). Smithsonian Institution Contributions from the United States National Herbarium Volume 55: 1-584.
- GALEANO, G. 1992. Las Palmas de la región de Araracuara. Estudios en la amazonia Colombiana I. Instituto de Ciencias Naturales- Universidad Nacional de Colombia. Tropenbos. Bogotá. 180pp
- \_\_\_\_\_. & R. BERNAL 2005a. Las Palmas Pp. 5-224. En Calderón, E., G. Galeano & N. García (eds). Libro Rojo de plantas de Colombia Volumen 2: Palmas, Frailejones y Zamias. Serie Libros rojos de especies Amenazadas de Colombia. Bogotá, Colombia Instituto Alexander von Humboldt-Instituto de Ciencia Naturales de la Universidad Nacional de Colombia-Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial.
- \_\_\_\_\_. R. BERNAL, E. CALDERÓN, N. GARCÍA, A. COGOLLO & A. IDÁRRAGA 2005b. Zamias Pp. 387-436. En Calderón, E., G. Galeano & N. García (eds). Libro Rojo de plantas de Colombia Volumen 2: Palmas, Frailejones y Zamias. Serie Libros rojos de especies Amenazadas de Colombia. Bogotá,

- Colombia Instituto Alexander von Humboldt-Instituto de Ciencia Naturales de la Universidad Nacional de Colombia-Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial.
- GALVIS, J., A. HUGUET, & P. RUGE. 1979. Geología de la Amazonia Colombiana. Bol. Geol. 22(13):1-86
- \_\_\_\_\_. 1994. Estudio Geológico de la Sierra de Chiribiquete y Zonas aledañas (Parque Nacional Natural Chiribiquete. Rev. Acad. Colomb.. Cienc. 119(73): 275-286
- GARCÉS, D. & S. De La ZERDA. 1994. Gran libro de los parques nacionales de Colombia. Intermedio Editores, Bogotá D. C.
- GARCÍA R., AHUITE M., & OLÓRTEGUI M. 2003. Clasificación de Bosques sobre Arena Blanca de La Zona Reservada Allpahuayo-Mishana en: Folia Amazónica 14 (1): 17-33.
- GARZÓN, N.V. 2006. La Alteración del Bosque Húmedo Tropical como consecuencia de las decisiones de las familias campesinas para la expansión de la frontera agropecuaria (1987 - 2003), Serranía de la Lindosa, Guaviare, Colombia. Investigación realizada para obtener el título de Ecóloga. Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Pontificia Universidad Javeriana. 151 p.
- GASTON, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. Nature 405, 220- 227.
- GENTRY, A. H. 1982. Neotropical floristic diversity: phythogeographical connections between Central and South American, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Anden orogeny? Annals Missouri Botanical Garden 69 (3): 557-593.
- \_\_\_\_\_. 1982a Phylogeographic patterns as evidence for a Chocó refuge. In: Prance, G. T. (ed.) Biological Diversificación in the tropics. 112-136.
- \_\_\_\_\_. 1986.- Sumario de patrones fitogeográficos y sus implicaciones para el desarrollo de la Amazonia. Revista Academia Colombiana de Ciencias Exáctas, Físicas y Naturales, 16(4): 101-116.
- \_\_\_\_\_. 1990. Floristic similarities and differences between southern Central America and Upper and Central Amazonia en: A. Gentry (ed). Four Neotropical Rain Forests. Yale University Press. New Haven & London.
- \_\_\_\_\_. 1992. Tropical forest biodiversity distributional patterns and their conservational significance. Oikos 63: 19-28.
- \_\_\_\_\_. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forest. pp. 103–126. En: Churchill, S. P., H. Balslev, E. Forero & J.L. Luteyn (eds.) Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- GIBBS, A. K., & C. N. BARRON. 1993. The Geology of the Guiana Shield Oxford Monographs on Geology and Geophysics, No. 22. New York: Oxford University Press.
- GIRALDO-CAÑAS, D. 1998. Nuevas especies de Axonopus (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) de la Amazonia colombiana. Caldasia 20 (2): 87-92.
- \_\_\_\_\_. 1999a. Una nueva especie de Axonopus (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) de la Guayana de Colombia y Venezuela. Caldasia 21 (2): 132-140.
- \_\_\_\_\_. 1999b. Nuevas citas de Axonopus (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) para Colombia. Hickenia 3 (14): 47-50.

- \_\_\_\_\_. 2001a. Relaciones fitogeográficas de las sierras y afloramientos rocosos de la Guayana colombiana: un estudio preliminar. *Revista Chilena Hist. Nat.* 74 (2): 353-364.
- \_\_\_\_\_. 2001b. Nuevos registros de *Cephalocarpus* y *Exochogyne* (Cyperaceae) para Colombia. *Hickenia* 3 (24): 87-90.
- \_\_\_\_\_. 2001c. Análisis Florístico y Fitogeográfico de un Bosque Secundario Pluvial Andino, Cordillera Central (Antioquia, Colombia). *DARWINIANA* 39 (3-4): 187-199
- \_\_\_\_\_. 2003. Novedades taxonómicas y corológicas en la tribu Paniceae (Poaceae: Panicoideae) para Colombia: *Digitaria* y *Panicum*. *Caldasia* 25 (2): 209-227.
- \_\_\_\_\_. 2004. Los géneros fanerogámicos endémicos de la región fitogeográfica de la Guayana y su representatividad en la Guayana colombiana, en: J. O. Rangel-Ch., J. Aguirre-C., M. G. Andrade-C. & D. Giraldo-Cañas (eds.), *Memorias Octavo Congreso Latinoamericano de Botánica y Segundo Congreso Colombiano de Botánica*: 246-258. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D. C.
- \_\_\_\_\_. 2008. Flora vascular de los afloramientos precámbricos (lajas-inselbergs) de la Amazonia colombiana y áreas adyacentes del Vichada: composición y diversidad. en: Rangel-Ch (ed) *Diversidad biótica VII vegetación, palinología y paleoecología de la amazonia colombiana*. 89-118 pp. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D. C.
- GINVNISH, T., T. M. EVANS, M. L. ZJHRA, T.B. PATTERSON, P. BERRY & K.J. SYSTSMA. 2000. Molecular evolution, adaptative radiation, and geographic diversification in the amphiatlantic family Rapateaceae: evidence from ndhF sequences and morphology. *Evolution* 54: 1915-1937.
- \_\_\_\_\_. J., K. C. MILLAM, T. M. EVANS, J.C. HALL, J. CHRISPIRES, P.E. BERRY & K. J. SYTSMA. 2004. Ancient Vicariance or Recent Long- Distance Dispersal? Inferences about Phylogeny and South American–African Disjunctions in Rapateaceae and Bromeliaceae Based on ndhF Sequence Data. *International Journal of Plant Sciences*, Vol. 165 (54): 535-554
- GOLDBLATT, P. 1993. Biological Relationships between Africa and South America: an overview. In: Goldblatt, P. (ed.), *Biological relationships between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven. 3-14 pp.
- GOOD, R. 1964. *The Geography Of The Flowering Of The Plants*. 3th Edition. Longmans, Green And CO LTD, London. 617 pp.
- GRAHAM, A. 2006. Modern processes and historical factors in the origin of the African element in Latin America. *Annals Missouri Botanical Garden* 93:335-339.
- \_\_\_\_\_. 2010. Late Cretaceous and Cenozoic history of Latin American vegetation and terrestrial environment. Missouri Botanical Garden Press, USA.
- \_\_\_\_\_. 2011. The age and diversification of terrestrial New World ecosystems through Cretaceous and Cenozoic time. *American Journal of Botany* 98, 336-351.
- GRÖGER, A. 1994. Análisis preliminar de la flórmula y vegetación del Monumento Natural "Piedra La Tortuga", Estado Amazonas, Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 17:128-153.



- \_\_\_\_\_. & W. BARTHLOTT. 1996. Biogeography and diversity of the inselberg (laja) vegetation of southern Venezuela. *Biodiversity Letters* 3: 165-179.
- \_\_\_\_\_. 2000. Flora and vegetation of inselbergs of Venezuelan Guayana. In *Inselbergs – biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions* S. Porembski & W. Barthlott (eds.). Springer, Heidelberg, p.291-314.
- \_\_\_\_\_. & O. HUBER. 2007. Rock outcrop habitats in the Venezuelan Guayana lowlands: their main vegetation types and floristic components *Brasil. Bot.* (3) 4: 599-609.
- HAFFER, J. 1969. Speciation in amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.
- \_\_\_\_\_. 1974. Avian speciation in tropical South America. Publ. Nutall Ornithological Club. N14. Cambridge Massachusetts.
- \_\_\_\_\_. 1978. Distribution of Amazon birds. *Bonner Zoologischen Beiträge* 29: 38-78.
- \_\_\_\_\_. 1985. Avian zoogeography of the neotropical lowlands. *Neotropical Ornithology* 36: 113-146.
- \_\_\_\_\_. & CRACRAFT, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *Ornithological Monographs* 36: 49-84.
- \_\_\_\_\_. 1987. Biogeography of Neotropical birds. In: T.C. Whitmore & G.T. Prance (eds.). *Biogeography and Quaternary history in tropical America*. pp. 105-150. Clarendon Press, Oxford, Reino Unido.
- \_\_\_\_\_. 1997. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodivers. Conserv.* 6: 451-476.
- \_\_\_\_\_. & G.T. PRANCE. 2001. Climatic forcing of evolution in Amazonia during the Cenozoic: on the refuge theory of biotic differentiation. *Amazoniana* 16: 579–607.
- \_\_\_\_\_. 2008. Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Braz. J. Biol.*, 68(4, Suppl.): 917-947.
- HALFFTER, G. & C.E. MORENO. 2005. Significado biológico de las diversidades *alfa*, *beta* y *gamma*. pp 5–18. En: Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (eds.). *Sobre Diversidad Biológica: El Significado de las Diversidades alfa, beta y gamma*. SEA CONABIO, Zaragoza.
- HENDERSON, M. 1991. Biogeography without areas? *Australian Systematic Botany* 4:59-71.
- HERNÁNDEZ, J. & A. HURTADO, R. ORTIZ & T. WALSCHBURGER. 1992. Unidades Biogeográficas de Colombia, en: G. Halffter (comp.), *La Diversidad Biológica de Iberoamérica*: 105-173. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa.
- HERNÁNDEZ, A. & N. GARCÍA (2006) Las Pasifloras Pp. 583-657. En García N. & G. Galeano (eds). *Libro Rojo de plantas de Colombia Volumen 3: Las bromélias, Las Labiadas y las pasifloras*. Serie Libros rojos de especies Amenazadas de Colombia. Bogotá, Colombia Instituto Alexander von Humboldt-Instituto de Ciencia Naturales de la Universidad Nacional de Colombia-Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial.
- HEWITT, G.M. 2004 the structure of biodiversity - insights from molecular phylogeography. *Frontiers in Zoology*, 1, 1–16.

- HEYWOOD, H.V. 1985. *Plantas con Flor*. Oxford University Press. Oxford. Editorial Reverté S. A. Traducción Dr. Emilio Fernández-Galiano Universidad Complutense de Madrid y Dr. Eugenio Domínguez Vilches Universidad de Córdoba. España. 332 pp.
- \_\_\_\_\_, 1993. *Flowerind Plant of the world*. Oxford University Press. New York, NY. 348pp.
- HOKCHE, O., P. BERRY, & O. HUBER (eds.) 2008. *Nuevo Catálogo de la Flora Vasculare de Venezuela*. Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobias Lasser - INVIC Caracas-Venezuela 859 pp.
- HOOGHMESTRA H., VAN DER HAMMEN & A. CLEEF. 2002. Paleoeología de la flora boscosa. Pp. 43--58. In: M. R. Guariguata & G. H. Kattan (Eds.). *Ecología y conservación de bosques Neotropicales*. Editorial Libro Universitario Regional, Costa Rica.
- \_\_\_\_\_, V. M. WIJNINGA & A. M. CLEEF. 2006. The paleo- botanical record of Colombia; implications for biogeography and biodiversity. *Ann. of Missouri Bot. Garden* 93: 297-325.
- HOORN, C. 1994. *Miocene pafynostratigraphy and paleoenvironments of northwestern Amazonia*. PhD Thesis, University of Amsterdam 156 pp + diagrams
- HOVENKAMP, P. 1997. Vicariance Events, not Areas, Should be Used in Biogeographical Analysis. *Cladistics* 13(1-2): 67-79.
- HOWARD, C., R. LIESNER, P.E. BERRY, A. FERNANDEZ, G. AYMARD & P. MAQUIRINO 2000. *Catálogo de la flora del área de San Carlos de Río Negro, Venezuela*. *Scientia Guaiane* 11: 101-316.
- HUBER, O. 1988a. *Vegetación y Flora de Pantepui, Región Guayana*. *Acta Bot. Bras.* [supl.] 1(2): 41-52
- \_\_\_\_\_. & C. ALARCÓN 1988b. *Mapa de la vegetación de Venezuela (1:2'000.000)*. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables (MARNR), The Nature Conservancy, BIOMA. Caracas.
- \_\_\_\_\_. 1988c. *Guayana highlands versus Guayana Lowlands. A Reappraisal*. *Taxon* 37(3): 595-614
- \_\_\_\_\_. 1990. *Estado Actual de los conocimientos sobre la flora y vegetación de la región Guayana, Venezuela*. En F.H. Weibezahn (ed.) *El Río Orinoco como Ecosistema*. Universidad Simon Bolivar, Caracas. 337-386.
- \_\_\_\_\_. 1992. *El macizo del Chimantá. Escudo de Guayana, Venezuela. Un ensayo ecológico tepuyano*. Oscar Todtmann Editores. Caracas. 343pp.
- \_\_\_\_\_. 1993. *Notas sobre la diversidad biológica del Amazonas Venezolano*. En: *Ambiente* 15(47):29-30 FUNDAMBIENTE Caracas.
- \_\_\_\_\_. 1994. *Recent advances in the phytogeography of the Guayana Region, South America*. *Mém. Soc. Biogéographic (3ème série)* 4 (1): 53-63.
- \_\_\_\_\_. 1995a. *Geographical and physical features. Flora of the Venezuelan Guayana* 1: 1-61. in: P.E. Berry et al., B. K. Holst. and K. Yatskievych (eds.), *Flora of the Venezuela Guayana Volumen 1: Introduction*. J. A. Steyermark, P.E. Berry et al., and B.K. Holst (general eds.) *Missouri Botanical Garden*, st. Louis.
- \_\_\_\_\_. 1995b. *Vegetation. Flora of the Venezuelan Guayana* 1: 97-160.

- \_\_\_\_\_. 2005. Diversity of vegetation types in the Guayana region: An overview. *Biologiske Skrifter*. 55: 169-188.
- \_\_\_\_\_. 2006. Herbaceous ecosystems on the Guayana Shield, a regional overview. *J. Biogeogr.* 33: 464-475.
- HUGUETT, A., J. GALVIS & P. RUGE. 1979. Geología. En: Proyecto Radargramétrico del Amazonas PRORADAM. Instituto Geográfico Agustín Codazzi: 29-92. Bogotá
- IBARRA, C., MORELO J., BRICEÑO J., CORTÉS A., DE MOTTA B., LUNA C., GARAVITO F., & PULIDO C. 1979. Suelos en Proyecto Radargramétrico del Amazonas colombiano PRO-RADAM. Instituto Geográfico Agustín Codazzi. 100-204 pp.
- IBISCH, P., G. RAUER, D. RUDOLPH & W. BARTHLOTT. 1995. Floristic, biogeographical, and vegetational aspects of Pre-Cambrian rock outcrops (inselbergs) in eastern Bolivia. *Flora* 190: 299-314.
- IDEAM. 2010. Atlas Climatológico de Colombia. Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. Bogotá, Colombia. 291p.
- INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES. UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA. Herbario colecciones virtuales. <http://www.biovirtual.unal.edu.co> consultado 2009-2013.
- INSTITUTO GEOGRAFICO AGUSTIN CODAZZI "IGAC" 1999. Paisajes fisiográficos de Orinoquia-Amazonia (ORAM) Colombia. En: Análisis Geográficos Nos. 27-28. Bogotá, Colombia. 361 pp.
- INSTITUTO GEOGRAFICO AGUSTIN CODAZZI "IGAC". 2000. Cartografía Base de Colombia. Escala 1:100.000.
- INSTITUTO GEOGRAFICO AGUSTIN CODAZZI "IGAC". 2012. Mapa Regiones geográficas de Colombia. escala 1: 7: 500.000.
- JARAMILLO, C. A. & DILCHER, D. L. 2000 Microfloral diversity patterns of the late Paleocene–Eocene interval in Colombia, northern South America. *Geology* 28, 815–818.
- \_\_\_\_\_. & DILCHER D.L. 2001. Middle Paleogene palynology of Central Colombia, Soauth America: A study of pollen and pores from tropical latitudes. *Paleontographic. Abteilung B*, v 258, 87-213 pp.
- \_\_\_\_\_. RUEDA, M., and MORA, G. 2006. Cenozoic Plant Diversity in the Neotropics. *Science* 311, 1893-1896.
- \_\_\_\_\_. HOORN, C., SILVA, S., LEITE, F., HERRERA, F., QUIROZ, L., DINO, R., and ANTONIOLI, L. 2010. The origins of the modern Amazon rainforest: Implications from the palynological and paleobotanical record. in Hoorn, M. C., and Wesselingh, F. P., eds., *Amazonia, Landscape and Species Evolution*. Blackwell, 317-334.
- \_\_\_\_\_. 2012. Historia geológica del bosque húmedo neotropical. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 36 (138):59-79
- JORDAN, C.F., (ed.). 1989. An amazonian Rain Forest: The Structure and Function of a Nutrient stressed Ecosystem and the Impact of Slash-and-Burn Agriculture. Volume 2 in *Man and the Biosphere*. Paris: UNESCO.

- JØRGENSEN, P.M., LEÓN-YÁNEZ, S., 1999. Catalogue of the vascular plants of Ecuador. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden.
- KELLOF, C.L. & V. A. FUNK 1998. Preliminary Checklist of the Plants of Kaieteur National Park, Guyana Centre for the Study of Biological Diversity University of Guyana, Georgetown, Guyana. 97pp.
- KERR, J.T. 1997. Species richness, endemism, and the choice of areas for conservation. *Conservation Biology* 11: 1094-1000.
- KUBITZKI, K. 1989. Amazon lowland and Guayana highland: historical and ecological aspectos of their floristic development. en: *Acad. Col. Cien. Exa. Fis. y Nat.* 17(65): 271-276.
- \_\_\_\_\_. 1990. The psammophilous flora of northern South America. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 64: 248-253.
- LEGUÍZAMO, C. 2007. Mecanismos de dispersión de diásporas de la Vegetación de los Afloramientos Rocosos del Parque Nacional Natural El Tuparro (Vichada-Colombia). Tesis para optar el título de Biólogo. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia.
- LEIGH, E. G., DAVIDER, P., DICK, C., PUYRAVAUD, J., TERBORGH, J., TER-STEEGE, H., & WRIGHT, S. 2004. Why Do Some Tropical Forest Have So Many Species of Trees? *Biotropica* 36, 447- 473.
- LEIGHTON, L. R. 2005. The latitudinal diversity gradient through deep time: testing the “Age of the Tropics” hypothesis using Carboniferous productidine brachiopods. *Evolutionary Ecology* 19, 563–581.
- LLORENTE, J., N. PAPAVERO & A. BUENO. 2000. Síntesis histórica de la biogeografía. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 24 (91):255-278.
- LONDOÑO, A. C. & E. ALVAREZ 1997. Composición florística de dos bosques (tierra firme y Varzea) en la región de Araracuara, Amazonia colombiana *Caldasia* 19: 431-463.
- LÓPEZ, R. 2005. Análisis Fisionómico y Estructural de la Vegetación del sector nororiental de la Serranía de La Lindosa (Guaviare) tesis para optar el título de Biólogo Facultad de Ciencias Universidad Nacional de Colombia 120 pp.
- LOWY, P.D. 2000. Flora Vasculare Terrestre del Archipiélago de San Andrés y Providencia *Biota Colombiana*, vol. 1, núm. 1, 2000, pp. 109-124.
- LOZA, I., MORAES, M. & JØRGENSEN P. 2010. Variación de la diversidad y composición florística en relación a la elevación en un bosque montano boliviano (PNANMI Madidi). En: *Ecología en Bolivia* 45(2): 87-100.
- MABBERLEY, D.J. 1997. *The Plant-Book* Cambridge University Press. Cambridge 707 pp.
- MAGALLÓN, S., & CASTILLO, A. 2009. Angiosperm Diversification through Time. *American Journal of Botany* 96, 349-365.
- MAGUIRE, B. & Colaboradores 1953-1984. The Botany of the Guayana highland. Part I-XII. *Mem. New York Bot. Gard.* 8:87-160 (1953); 9:235-392 (1957); 10(1):1-56 (1958); 10(2):1-37 (1960) 10(4): 1-87 (1961); 10(5):1-278 (1965); 17:1-439 (1965); 18(2): 1-290 (1969); 23:1-832 (1972); 29:1-288 (1978); 32:1-391 (1981); 38:1-84 (1984).
- \_\_\_\_\_. 1970. On the flora of the Guayana highland. *Biotropica* 2 (2): 85-100.

- \_\_\_\_\_. 1979. Guayana, region of the Roraima sandstone formation, en: K. Larsen & L. Holm-Nielsen (eds.), *Tropical Botany*: 223-238. Academic Press, Londres.
- MARGALEF, R. 1977. La diversidad. *Ecología*. Ed. OMEGA. Barcelona. 359-381.
- MARNR, 1993. Mapa de la Vegetación de Venezuela. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables (MARNR) dirección de Vegetación, Caracas.
- MARTÍNEZ, J. 1997. Pautas de distribución de la biodiversidad en zonas de montaña. Pp. 357-364. En: Liberman, M. & C. Baied (eds.). *Desarrollo Sostenible de Montaña: Manejo de Áreas Frágiles en los Andes*. 480 pp.
- MARTÍNEZ, X. & G. GALEANO. 1994. Los platanillos del Medio Caquetá. *Estudios en la Amazonia Colombiana VII*. Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia – Tropenbos. Bogotá. 70pp
- \_\_\_\_\_. & M. P. GALEANO. 2001. Plantas vasculares del Municipio de Mitú-Vaupés Colombiano. *Biota Colombiana* 2(2):151-18
- MARTIUS, C. F. von. 1840-1869. *Tabulae physiognomicae. Brasiliae regiones iconibus expressas descripsit deque vegetatione illius terrae uberibus*. pages i-cx in *Flora Brasiliensis*, volumen 1, part 1. Munivh: R. Oldenbourg.
- McALEECE, N., GAGE, J.D.C., LAMBSHEAD, P.J.D., PATERSON, G.L.J. 1997. *BioDiversity Pro (Version 2)*. London, The Natural History Museum & The Scottish Association for Marine Science. Available at: <http://www.sams.ac.uk/research/software/bdpro.zip/view>. Acceso en Noviembre 2013.
- MCKENNA, M. C. 1981. Early history and biogeography of South America's extinct land mammals. In R. Ciochon & A. Chiarelli (editors), *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift*. Plenum Press, New York.
- MENDOZA, H. 2007. Vegetación. 53-84 p. En: Villareal-Leal, H. y Maldonado-Ocampo J. (Editores). 2007. *Caracterización biológica del Parque Nacional Natural El Tuparro (Sector noreste), Vichada, Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D. C., Colombia, 292p.
- MORENO, N. P. 1984. *Glosario Botánico Ilustrado*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre recursos bióticos. Editorial Continental, S. A. De C. A. México. 300 pp.
- MORENO, C. E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. M& T-Manuales y Tesis SEA, Vol. I.
- MORI, S., G. CREMERS, C. GRACIE, J.J. DE GRANVILLE, M. HOFF & J. MITCHELL. 1997 *Guide to the Vascular Plants of Central French Guiana Part. 1 Pteridophytes, Gymnosperms, and Monocotyledons* *Memoirs of The New York Botanical Garden Volumen 76, Part 1*. 422 pp.
- MORRONE, J. J., D. ESPINOZA & J. LLORENTE. 1996. *Manual de la Biogeografía histórica*. Universidad Nacional Autónoma de México. 155pp.
- MORTON, C. M., S. DAYANANDAN. & D. DISSANAYAKE 1999. Phylogeny and biosystematics of *Pseudomonotes* (Dipterocarpaceae) based on molecular and morphological data. *Plant Systematic and Evolution* Vol 216 Inssue 3-4: 197-205.

- MOSTACEDO, B., M. TOLEDO & T. S. FREDERICKSEN. 2001. La vegetación de las lajas en la región de Lomerío, Santa Cruz, Bolivia. *Acta Amazónica* 31 (1): 11-25.
- MUÑOZ J, A.M., FELICÍSIMO, F. CABEZAS, A.R. BURGAS & I. MARTÍNEZ. 2004. Wind as a Long-Distance Dispersal Vehicle in the Southern Hemisphere. *Science* 304: 1144-1147.
- MURILLO, M. 1997. Los pteridófitos de la Serranía de La Macarena. *Caldasia* 19: 1-11.
- MYERS, N., R.A. MITTERMEIER, C.G. MITTERMEIER, G. DA FONSECA & J. KENT. 2000. Biodiversity Hotspots for Conservation priorities *Nature* 403: 853-858.
- NATHAN, R. 2006. Long-Distance Dispersal of Plant. *Science* 313: 786-788.
- NEE, S, MOOERS, A.O., HARVEY, P.H. 1992 Tempo and mode of evolution revealed from molecular phylogenies. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 89, 8322–8326.
- NELSON, G. & N. PLATNICK 1981. Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York. 567 pp.
- PARRA-O., C. 2005. Primer registro de *Spathelia* L. (Rutaceae) y una nueva especie del género para Colombia. *Caldasia* 27 (1): 17-23.
- \_\_\_\_\_. 2006. Estudio general de la vegetación nativa de Puerto Carreño (Vichada, Colombia. *Caldasia* 28 (2): 165-177.
- PARQUES NACIONALES NATURALES DE COLOMBIA PNN. 2010. Mapa de Parques Nacionales Naturales de Colombia.
- PEÑUELA M.C. & von HILDEBRAND P. 1999. Parque Nacional Natural Chiribiquete. Fundación Puerto Rastrojo. 119 pp.
- PHILIPSON, W.R. 1956. New Species from the Sierra de la Macarena. Publicaciones del Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Mutisia, acta Botánica Colombiana No. 24.
- PIANKA, E. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of the concepts. *American Naturalist* 100: 33-46.
- PLATNICK, N.I. 1992. Patterns of biodiversity. N. Eldredge (ed.) In: Systematics, ecology, and the biodiversity crisis. Columbia University Press, New York:15-25.
- POREMBSKI, S., R. REINE & W. BARTHLOTT. 1997. Inselberg vegetation and the biodiversity of granite outcrops. *Journal of the Royal Society of Western Australia, Welshpool*, v. 80, p. 193-199.
- \_\_\_\_\_, G. MARINELLI, R. OHLEMÜLLER & W. BARTHLOTT. 1998. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. *Diversity and Distributions* 4: 107-119.
- \_\_\_\_\_. W. BARTHLOTT. 2000. Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions. Berlin: Springer-Verlag, 524 pp.
- \_\_\_\_\_. 2007. Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. *Revista Brasileira de Botânica, São Paulo*, v. 20, p. 579-586.

- PORTO, P. A. F., ALMEIDA, A., PESSOA, W. J., TROVÃO, D., & L. P. FELIX. 2008. Composição florística de um inselbergue no agreste paraibano, município de Esperança, Nordeste do Brasil. *Revista Caatinga*, Mossoró, v. 21, p. 214-222.
- PRADO, D.E. & GIBBS, P.E. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80:902-927.
- PRANCE, G.T. 1977. The phytogeographic subdivisions of Amazonia and their influence on the selection of biological reserves pages 195-212 in Prance and T.S. Elias (ed.) *Extinction is forever*. New York Botanical Garden, New York.
- \_\_\_\_\_. 1978. The origin and evolution of the Amazon flora. *Interciencia* 3(4): 207-222.
- \_\_\_\_\_. & S. MORI. 1979. *Lecythidaceae-Part I. The actinomorphic/flowered New World Lecythidaceae*. *Flora Neotropica Monograph* 21: 1-270.
- \_\_\_\_\_. 1989. American Tropical Forest. pp. 99-132. in: Lieth H. & Ewrger M.J. A. (ed.). *Ecosystems of the world* 14B. Tropical rain forest ecosystem: biogeographical and ecological studies. Elsevier, Amsterdam. 713 pp.
- \_\_\_\_\_. & M. J. JOHNSON. 1992: Plant collections from the Plateau of Serra do Aracá (Amazonas, Brazil) and their phytogeographic affinities. - *Kew Bull.* 47: 1-24.
- PRIETO, A., J. L. FERNÁNDEZ-ALONSO & R. L. LIESNER. 2000. Notas sobre la familia Taccaceae (Liliidae) y su presencia en Colombia. *Caldasia* 22 (2): 265-270.
- \_\_\_\_\_. 2001. Estimación de la estructura de la vegetación por medio de imágenes de satélite, en la Ceiba, Puerto Inírida (Guainía-Colombia) Trabajo de grado para optar el título de Maestría en Biología Facultad de Ciencias Departamento de Biología Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá. 169pp.
- \_\_\_\_\_. 2009. Vegetación. 97-114 pp. En: Villarreal-Leal H., Álvarez-Rebolledo M., Higuera-Díaz M., Aldana-Domínguez J., Bogotá- Gregory J. D., Villa-Navarro F. A., Von Hildebrandt P., Prieto-Cruz A., Maldonado-Ocampo J. A., Umaña-Villaveces A.M., Sierra S. y Forero F. 2009. Caracterización de la biodiversidad de la selva de Matavén (sector centro-oriental) Vichada, Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Asociación de Cabildos y Autoridades Tradicionales Indígenas de la selva de Matavén (Acatistema). Bogotá, D. C., Colombia. 186 p. + DVD.
- PRO-RADAM 1979. Proyecto Radargramétrico del Amazonas colombiano. Instituto Geográfico Agustín Codazzi. 590 p.
- PULLE, A. (1934-1964) *Flora of Surinam* In: Kon. Ver. Koloniaas Instituut te Amsterdam. Mededeling XXX. AFD. Vol. I. Part II. Araceae, Pontederaceae, Batidaceae, Bromeliaceae, Marantaceae, Phytolaccaceae, Piperaceae, Chenopodiaceae, Additions and corrections. Handelsmuseum Amsterdam No 11
- \_\_\_\_\_. (1934-1964) *Flora of Surinam* In: Kon. Ver. Koloniaas Instituut te Amsterdam. Mededeling XXX. AFD. Vol. II. Part II. Fabaceae Handelsmuseum Amsterdam No 11. 384pp.

- \_\_\_\_\_. (1934-1964) Flora of Surinam In: Kon. Ver. Koloniaas Instituut te Amsterdam. Mededeling XXX. AFD. Vol. III. Guttiferaceae, Lecythydaceae, Punicaceae, Bixaceae, Araliaceae. Handelsmuseum Amsterdam No 11: 65-160
- \_\_\_\_\_. (1934-1964) Flora of Surinam In: Kon. Ver. Koloniaas Instituut te Amsterdam. Mededeling XXX. AFD. Vol. III. Araliaceae, Combretaceae, Melastomataceae, Flacourtiaceae, Canellaceae. Voch. Handelsmuseum Amsterdam No 11: 161-304.
- \_\_\_\_\_. (1934-1964) Flora of Surinam In: Kon. Ver. Koloniaas Instituut te Amsterdam. Mededeling XXX. AFD. Vol. III. Part I. Ochanaceae, Turneraceae, Quiinaceae, Caryocaraceae, Marcgraviaceae, Dilleniaceae, Linaceae, Humiridaceae, Lythraceae. Handelsmuseum Amsterdam No 11: 337-456
- \_\_\_\_\_. (1934-1964) Flora of Surinam In: Kon. Ver. Koloniaas Instituut te Amsterdam. Mededeling XXX. AFD. Vol. III. Part II. Erythroxylaceae, Oenotheraceae, Rhizophoraceae, Oxalidaceae. Voch. Handelsmuseum Amsterdam No 11: 1-48
- \_\_\_\_\_. (1934-1964) Flora of Surinam In: Kon. Ver. Koloniaas Instituut te Amsterdam. Mededeling XXX. AFD. Vol. III. Part II. Oxalidaceae, Myrtaceae, Aquifoliaceae, Dichapelataceae, Trigonaceae, Zigophyllaceae, Burseraceae, Unbelliferaceae. Voch. Handelsmuseum Amsterdam No 11: 65-160
- \_\_\_\_\_. (1934-1964) Flora of Surinam In: Kon. Ver. Koloniaas Instituut te Amsterdam. Mededeling XXX. AFD. Vol. IV. Rubiaceae, Ericaceae, Campanulaceae. Handelsmuseum Amsterdam No 11: 113-304
- \_\_\_\_\_. (1934-1964) Flora of Surinam In: Kon. Ver. Koloniaas Instituut te Amsterdam. Mededeling XXX. AFD. Vol. IV. Part I. Sympetalaceae. Handelsmuseum Amsterdam No 11: 19-108
- \_\_\_\_\_. (1934-1964) Flora of Surinam In: Kon. Ver. Koloniaas Instituut te Amsterdam. Mededeling XXX. AFD. Vol. IV. Part II Bignoniaceae, Compositae, Acanthaceae, Plantaginaceae, Myoporaceae. Handelsmuseum Amsterdam No 11: 1-256
- \_\_\_\_\_. (1934-1964) Flora of Surinam In: Kon. Ver. Koloniaas Instituut te Amsterdam. Mededeling XXX. AFD. Vol. IV. Part II Verbenaceae, Avicenniaceae, Asclepiadaceae. Handelsmuseum Amsterdam No 11: 257-352
- RABINOWITZ, P. D. 1976. A geophysical study of the continental margin of southern Africa. Bull. Geol. Soc. Am. 27: 1643-1653.
- RAHBEK, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern?. *Ecography* 18: 200-205.
- RANGEL-Ch., J. O. 1990. Vegetación. Tipos de Vegetación. En: *Biota y Ecosistemas de Gorgona* (ed.) Aguirre, J. & Rangel J.O. Fondo FEN Colombia. 109-126 pp.
- \_\_\_\_\_, M. AGUILAR, H. SÁNCHEZ, P. LOWY, A. GARZÓN & L. SÁNCHEZ. 1995a. Región de la Amazonia, en: J. O. Rangel-Ch. (ed.), *Colombia, Diversidad Biótica I*: 82-103. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D. C.
- \_\_\_\_\_, P. LOWY & A. GARZÓN. 1995b. Parque nacional natural El Tuparro, en: J. O. Rangel-Ch. (ed.), *Colombia, Diversidad Biótica I*: 255-276. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D. C.



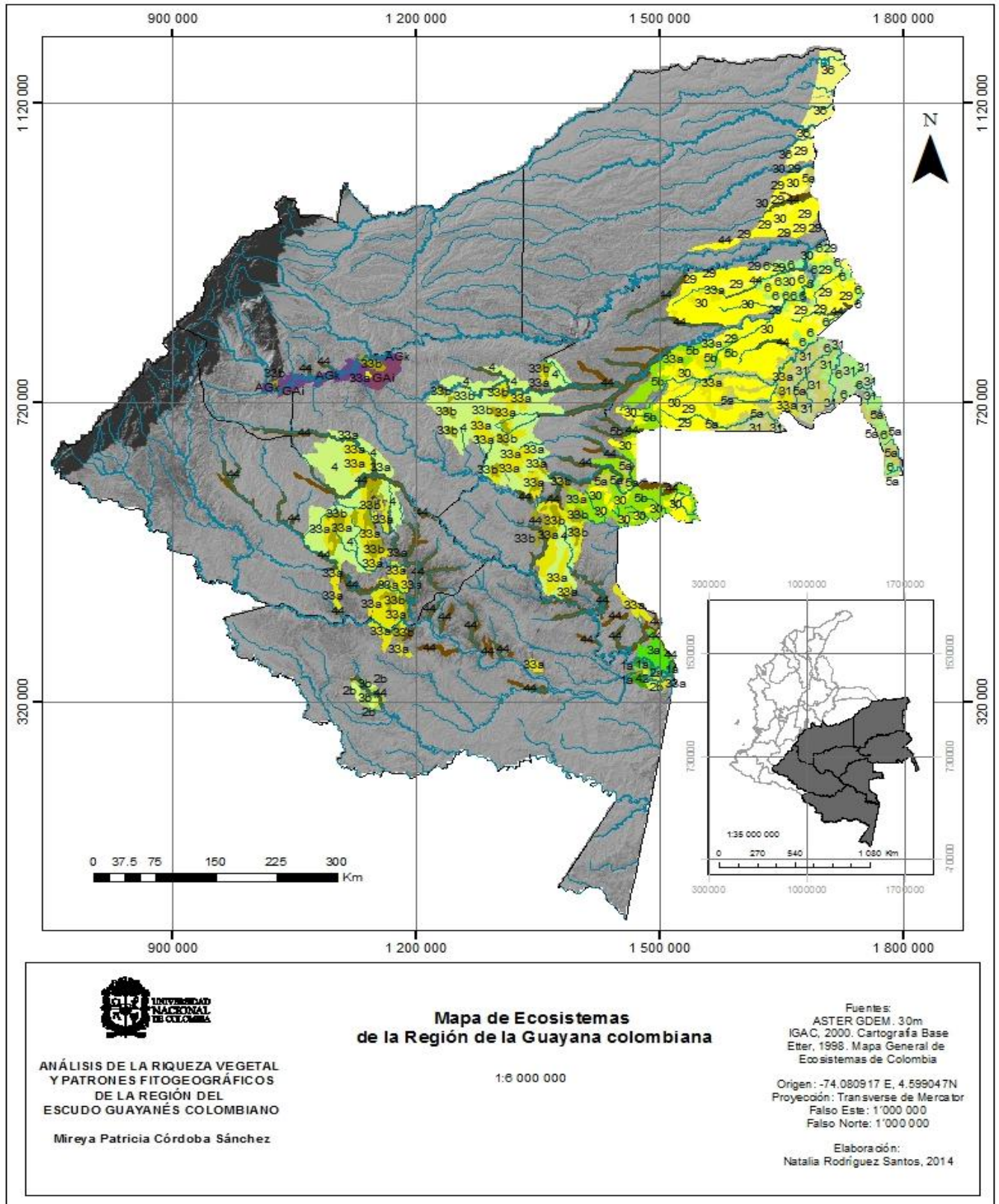
- \_\_\_\_\_, 2004. Listado de las flora. en: J. O. Rangel-Ch. (ed.), Choco Biogeográfico/ Costa Pacífica Colombia, Diversidad Biótica IV. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D. C.
- RAPOPORT, E. H. 1975. Aerografía: estrategias geográficas de las especies. Fondo de cultura Económica, México.
- RENNER, S. 2004. Plant Dispersal across the tropical Atlantic by wind and sea currents. *International Journal of Plant Sciences* 165 (S4): 23-33.
- \_\_\_\_\_. 2005 Relaxed molecular clocks for dating historical plant dispersal events. *Trends in Plant Science*, 10, 550–558.
- RICHARDSON, J. E., CHATROU, L. W., MOLLS, J. B., ERKENS, R. H. J. & PIRIE, M. D. 2004 Historical biogeography of two cosmopolitan families of flowering plants: Annonaceae and Rhamnaceae. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 359, 1495–1508.
- RICO-GRAY V. 1993. Origen Y Rutas De Dispersion De Los Mangles: Una Revision Con Enfasis En Las Especies De America. En: *Acta Botánica Mexicana*, 25:1-13
- RIINA, R. 1996. El elemento fitogeográfico andino en la provincia Pantepui, región Guayana, Venezuela. Trabajo Especial de Grado. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Escuela de Biología. 109 pp.
- \_\_\_\_\_. 2003. Patterns Of Plant Species Richness And Endemism On The Tepuis Of The Guayana Shield. *Thesi Of The Master Of Science*. University Of Winsconsin-Madison.
- RIVERA-DÍAZ, O. 2010. Flora. En: Rangel-Ch. O (ed). 2010, Colombia diversidad biótica IX: Ciénagas de Córdoba: Biodiversidad, ecología y manejo ambiental. Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá 485 pp
- ROJAS, O. 2006. Patrones de Reemplazo de Especies durante una Sucesión Vegetal Primaria sobre Afloramientos Rocosos del Escudo Guayanés, Parque Nacional Natural El Tuparro, Vichada – Colombia Tesis para optar el título de Biólogo Facultad de Ciencias Universidad Nacional de Colombia. 57pp.
- RODRIGUES, W. A. 1961. Aspectos fitosociológicos das Catingas do Rio Negro. *Bol Museu Paraense Emilio Goeldi* 15:1-41
- RODRÍGUEZ, J. 1998. Caracterización florística y estructural de los principales tipos de bosque en la serranía de Taraira, Vaupés-Colombia. Trabajo de grado para optar el título de Ingeniero Forestal, Facultad de Medio Ambiente y Recursos Naturales Universidad Distrital Francisco José de Caldas Bogotá. 125pp.
- RODRÍGUEZ, D. 2007. Composición, Riqueza y Diversidad de la Vegetación Arbórea de dos Bosques de Galería de la Reserva Natural Bojonawi, Vichada – Colombia. Trabajo de grado para optar al título de Biólogo, Facultad de Ciencias, Carrera de Biología. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia 127pp.
- ROHDE, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65: 514-527.




















- ROMERO, M., G. GALINDO, J. BOTERO & D. ARMENTERAS. 2004. Ecosistemas de la cuenca del Orinoco colombiano. Instituto de investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá. Colombia. 189p.
- ROUSSEAU DD, DUZER D, CAMBON GV, JOLLY D, POULSEN U, FERRIER J, SHEVIN P, GROS R. 2003. Long distance transport of pollen to Greenland. *Geophys.Res.Lett.* 30 (14)
- \_\_\_\_\_, SCHEVIN P, DUZER D, CAMBON G, FERRIER J, JOLLY D, POULSEN U. 2006. New evidence of long distance pollen transport to southern Greenland in late spring. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 141: 277-286
- RUDAS, LI., A., A. PRIETO C. & J. O. RANGEL CH. 2002. Principales tipos de vegetación de "La Ceiba" (Guainía), Guayana colombiana. *Caldasia* 24 (2): 343-365.
- \_\_\_\_\_, 2010. Unidades ecogeográficas y su relación con la diversidad vegetal en la Amazonia colombiana. Tesis para optar el título de Doctor. Facultad de Ciencias Universidad Nacional de Colombia.
- RULL, V. 1999 Palaeofloristic and palaeovegetational changes across the Paleocene–Eocene boundary in northern South America. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 107, 83–95.
- RULL, V. 2004. Biogeografía histórica de las Tierras Altas de Guayana y origen de la biodiversidad neotropical. *Orsis* 19 : 37-48.
- \_\_\_\_\_. 2007. The Guayana Highlands: A promised (but Threatened) land for ecological and evolutionary science. *Biotropica* 39(1): 31–34.
- \_\_\_\_\_. 2008. Speciation timing and neotropical biodiversity: the Tertiary-Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular Ecology* 17: 2722–2729.
- \_\_\_\_\_. 2011. Neotropical biodiversity: timing and potential drivers *Trends in Ecology & Evolution* 26: 508-513
- RUTSCHMANN, F. 2006 Molecular dating of phylogenetic trees: a brief review of current methods that estimate divergence times. *Diversity and Distributions*, 12, 35–48.
- SÁNCHEZ, M. 1996. Catálogo preliminar comentado de la flora de Medio Caquetá. *Estudios en la Amazonia Colombiana XII. Tropenbos. Colombia.* 557pp
- SALDARRIAGA, J. G., 1994. Recuperación de las selvas de "Tierra Firme" en el alto río Negro (Amazonia Colombiana-Venezolana). *Tropenbos Colombia, Bogotá,* 201 pp.
- SASTRE, C. 1995. Ochnáceas de las sierras de Chiribiquete y de la Macarena (Colombia). Consideraciones taxonómicas y fitogeográficas. *Rev. Acad. Col. Cienc.* 19 (74) : 499-508
- SCHULTES, R.E. 1944a. *Plantae austro-Americanae II* *Caldasia* 2:325-336.
- \_\_\_\_\_. 1944b. *Plantae austro-Americanae VII* *Caldasia* 2:419-423.
- \_\_\_\_\_. 1944c. *Plantae austro-Americanae VIII* *Caldasia* 3:23-32;
- \_\_\_\_\_. 1944d. *Plantae austro-Americanae IX* *Caldasia* 3:121-130.;
- \_\_\_\_\_. 1945. *Plantae austro-Americanae X* *Caldasia* 3:247-254;
- \_\_\_\_\_. 1952. La familia de las Velloziaceas en Colombia. *Rev. Acad. Colom. Ciencias Exactas, físicas, químicas y naturales.* 7(32):458-463

- \_\_\_\_\_. 1953. *Plantae Colombianae XIV—Rhytidantherae montis macarenae nova species*. Botanical Museum Leaflets, Harvard University 16(5):106-111
- SILVA, F. & T. VAN DER HAMMEN. 1960. Sobre la geología de la parte sur de La Macarena. Servicio de Geología Nacional, Ministerio de Minas y Petróleo. Informe 1321.
- SMITH, L. B. 1946. Studies in the Bromeliaceae-XIV. *Contr. Gray Herb. Harvard University* (161): 29-35.
- \_\_\_\_\_. & E. S. AYENSU. 1976. A review of American Velloziaceae. *Smithsonian Contr. Bot.* 30: 1-172.
- SMITH, N., S. A. MORI, A. HENDERSON, D. STEVENSON & S. HEALD. (eds.) 2003. *Flowering plants of the Neotropics*. Princeton Univ. Press, UK.
- SINAP. SISTEMA NACIONAL DE AREAS PROTEGIDAS. 2008. *Parque Nacionales Naturales de Colombia*.
- STEYERMARK, J. 1979a. Flora of the Guyana highland: endemism of the generic flora of the summits of the Venezuela tepuis. *Taxon* 28 (1, 2/3): 45-54.
- \_\_\_\_\_. 1979b. Plant refuge and dispersal centres in Venezuela: their relict and edemic element. Pp. 185-221 in K. Larsen & L. Holm-Nielsen (Edit.), *Tropical Botany*. Academic Press, London.
- \_\_\_\_\_. 1982. Relationships of some Venezuelan forest refuges with lowland tropical flora. pag. 182-220 in *Biological Diversification in the tropics*, G.T. Prance. (eds). New York Columbia University Press.
- \_\_\_\_\_, & G. C. K. DUNSTERVILLE. 1980. The lowland floral element of the summit of Cerro Guaiquinima and other cerros of the Guayana Highlands of Venezuela. *J. Biogeogr.* 7: 285-303.
- \_\_\_\_\_, 1986. Flora. Speciation and endemism in the flora of the Venezuelan tepuis. pag. 317-373 in *High Altitude Tropical Biogeography*, F. Vuilleumier and M. Monasterio (eds). New York Oxford University Press.
- STRUWE, L. 1999. *Adenolisianthus*. *Flora of the Venezuelan Guayana Volumen 5*: 479-481.
- STEVENSON, P., M. QUIÑONEZ & M.C. CASTELLANOS. 2000. *Guía de frutos de los bosques del Río Duda La Macarena*. Colombia. Giro editores Ltda. Bogotá 164pp.
- STEVENS, G. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapport's latitudinal rule to altitude. *Am. Nat.* 140: 893-911.
- STEVENS, P. F. (2001 onwards). *Angiosperm Phylogeny Website*. Version 12, July 2012 [and more or less continuously updated since]." [http:// www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/](http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/). consultado en Agosto de 2013.
- SUAREZ, S & G. GALEANO. 1996. Las marantáceas de la región de Araracuara Estudios en la Amazonia Colombiana X Tropenbos-Colombiaa Bogota 115 pp.
- SUN, G., Q. JI, Q., DILCHER, D. L., ZHENG, S., NIXON, K. C., & WANG, X. 2002. *Archaeofractaceae, a New Basal Angiosperm Family*. *Science* 296, 899-904.
- SYTSMA, K. J., A. LITT, M.L. ZJHRA, J. C. PIRES, M. NEPOKROEFF, E. CONTI, J. WALKER, & P. G. WILSON. 2004. Clades, Clocks, and Continents: Historical and Biogeographical Analysis of Myrtaceae, Vochysiaceae, and Relatives in the Southern Hemisphere. *International Journal of Plant Sciences*, Vol. 165 (54): S85-S105

- TADRI, G. 2011. Vegetación Vasculare De La Reserva Natural Bojonawi (Vichada, Colombia): Aportes Para La Elaboración De Su Flórmula Tesis para optar el título de Biólogo, Pontificia Universidad Javeriana. 57pp.
- TAKHTAJAN, A. 1969. Flowering plants: origin and dispersal. Oliver and Boyd Ltd, Edinburgh.
- \_\_\_\_\_. 1986. Floristic regions of the world. University of California. Berkley. USA.
- TERBORGH, J. 1971. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology* 52: 23-40.
- TERBORGH, J. & ANDRESEN, E. 1998 The composition of Amazonian forests: patterns at local and regional scales. *J. Trop.Ecol.* 14, 645–664.
- \_\_\_\_\_. 1977. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology* 58: 1007-1019.
- TER STEEGE, H., D. SABIETIER, H. CASTELANOS, T. VAN ANDEL, J. DUIVENVOORDEN, A.A. DEOLIVEIRA, R. EK, R. LILWAH, P. MAAS & S. MORI. 2000. An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. *Journal of Tropical Ecology* 16:801-828.
- TROPICOS.ORG. 2012. W3-Tropicos. Missouri Botanical Garden. <http://www.tropicos.org> Consulta 2009-2013.
- TUOMISTO, H, K. RUOKOLAINEN, R. KALLIOLA, A. LINNA, W. DANJOY & Z. RODRÍGUEZ. 1995. Dissecting Amazonian Biodiversity. *Science* 269: 63-66.
- URREGO, L. 1994. Los bosques inundables del medio Caquetá (Amazonia Colombiana). Caracterización y Sucesiones. PhD. Thesis University of Amsterdam, Amsterdam.
- USECHE L., R. LEAL, R. RODRIGUEZ, F. CARVAJAL, A. BERNAL, & G. CARDONA 1996. Estudio de la Vegetación Natural y su relación con el suelo 559-650 p. en: Aspectos Ambientales para el Ordenamiento territorial del municipio de Mitú (Departamento del Vaupés) Sección 2 Tomo II. Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Subdirección de Agrología, Programa Investigaciones para la Amazonia, INPA.
- VAN DER HAMMEN, T. 1982. Paleoeecology of tropical South America en: G. T Prance (ed.). *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York. 60-66 pp
- \_\_\_\_\_. & M. L. ABSY. 1994. Amazonia during the last glacial Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 109: 247-261.
- \_\_\_\_\_. 1992. Historia, ecología y vegetación. Editorial Corporación Colombiana para el Amazoas "Araracuara", Santafé de Bogotá Colombia 411 pp.
- \_\_\_\_\_. & GARCIA M. 1966 The Paleocene pollen flora of Colombia. *Leidse Geologische Mededelingen* 35, 105–166.
- VINCELLI, P.C. 1981. Estudio de la vegetación del Territorio Faunístico "El Tuparro". *Cespedesia* 10 (37-38): 7-54.
- WALSCHBURGER T. 1992. Cómo surgió y en dónde conservar la biodiversidad de la Amazonía colombiana. En: Andrade G. & Terres R. (ed.) *Amazonia colombiana, diversidad y conflicto*. COLCIENCIAS-CONIA-CEGA 92-113 pp.
- WILLS, C., R. CONDIT, R. B. FOSTER & S. P. HUBBELL., 1997. Strong density- and diversity-related effects help to maintain tree species diversity in a neotropical forest. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 94: 1252-1257

**ANEXO 1.** Mapa de Ecosistema de la región de la Guayana colombiana basado en el mapa de Ecosistemas de (Etter 1998).



CÓDIGO	GRAN BIOMA	BIOMA	ECOSISTEMA
 1a	ZONOBIOOMA DEL BOSQUE HÚMEDO TROPICAL	Bosques Tropicales de la Amazonia, Orinoquia y Catatumbo	BAD de las terrazas antiguas de los grandes ríos
 2a			BAD Planicie sedimentaria ligeramente ondulada del norte
 2b			BAD Planicie sedimentaria ligeramente ondulada del sur
 3a			BAD Planicie sedimentaria fuertemente ondulada del norte
 3b			BAD Planicie sedimentaria fuertemente ondulada del sur
 4			BMD de los planos estructurales arenosos
 5a			BMD de la planicie arenosa residual ligeramente ondulada del oriente amazónico
 5b			BMD de la planicie arenosa fuert. ondul. del oriente amazónico
 6			BMD de las planicies residuales arenosas
 29			Peinobiomas y litobiomas Amazónicos
 30		BMD Caatingas Altas	
 31		BMD Caatingas Medias	
 33a		Sabanas de cimas de las Serranías Guayanesas	
 33b		Sabanas casmófitas y BBA Caatingas Bajas de cimas de las Serranías Guayanesas	
 36		Peinobiomas llaneros	
 42		Helobiomas de la Amazonia	Sabanas de las terrazas antiguas
 44			BMD y BBD de llanuras de inund. de ríos amazónicos (aguas negras)
 AGk		TRANSFORMADO	Agricultura de Colonos
 GAi	Ganadería Intensiva		

**ANEXO 2:** Catálogo de la flora de la Guayana Colombiana  
(Documento Anexo).

**ANEXO 3.** Lista de las familias y su patrón de distribución global.

<b>Cosmopolita</b>	<b>Cosmopolita</b>	<b>Neotropical</b>	<b>Pantropical</b>	<b>Pantropical</b>	<b>Pantropical</b>
ADIANTACEAE	ORCHIDACEAE	TETRAMERISTACEAE	CONNARACEAE	MELASTOMATACEAE	THEACEAE
ALISMATACEAE	OXALIDACEAE	THEOPHRASTACEAE	COSTACEAE	MELIACEAE	TRIGONIACEAE
ALSTROEMERACEAE	POACEAE	THURNIACEAE	CUCURBITACEAE	MENDONCIACEAE	TRIURIDACEAE
APIACEAE	POLYGALACEAE	<b>Cosmopolita</b>	CYATHEACEAE	MENISPERMACEAE	TURNERACEAE
AQUIFOLIACEAE	POLYGONACEAE	ANACARDIACEAE	DENNSTAEDTIACEAE	MIMOSACEAE	ULMACEAE
ARISTOLOCHIACEAE	PORTULACACEAE	HYMENOPHYLLACEAE	DICHAPETALACEAE	MORACEAE	URTICACEAE
ASCLEPIADACEAE	PTERIDACEAE	POLYPODIACEAE	DILLENIAEAE	MYRISTICACEAE	VELLOZIACEAE
ASPLENIACEAE	RHAMNACEAE	PROTEACEAE	DIPTEROCARPACEAE	MYRSINACEAE	VERBENACEAE
ASTERACEAE	RUBIACEAE	SELAGINELLACEAE	EBENACEAE	MYRTACEAE	VITACEAE
BLECHNACEAE	RUTACEAE	<b>Pantropical</b>	ELAEOCARPACEAE	NYCTAGINACEAE	VITTARIACEAE
BORAGINACEAE	SCROPHULARIACEAE	ACANTHACEAE	ERIOCAULACEAE	OCHNACEAE	WOODSIACEAE
CAMPANULACEAE	SOLANACEAE	ANNONACEAE	ERYTHROXYLACEAE	OLACACEAE	XYRIDACEAE
CAPRIFOLIACEAE	TECTARIACEAE	APOCYNACEAE	EUPHORBIACEAE	OPILIACEAE	ZAMIACEAE
CARYOPHYLLACEAE	THELYPTERIDACEAE	ARACEAE	FLACOURTIACEAE	PASSIFLORACEAE	ZINGIBERACEAE
CONVOLVULACEAE	THYMELAEACEAE	ARALIACEAE	GESNERIACEAE	PEDALIACEAE	
CYPERACEAE	TILIACEAE	ARECACEAE	GLEICHENIACEAE	PHYTOLACCACEAE	
DIOSCOREACEAE	VIOLACEAE	BALANOPHORACEAE	GNETACEAE	PICRAMNIACEAE	
DROSERACEAE	VISCACEAE	BEGONIACEAE	GRAMMITIDACEAE	PIPERACEAE	
DRYOPTERIDACEAE	<b>Neotropical</b>	BIGNONIACEAE	HIPPOCRATEACEAE	PODOCARPACEAE	
ERICACEAE	VOCHYSIACEAE	BIXACEAE	HUGONIACEAE	PODOSTEMACEAE	
FABACEAE	AMARANTHACEAE	BOMBACACEAE	HUMIRIACEAE	PONTERIACEAE	
GENTIANACEAE	BROMELIACEAE	BONNETIACEAE	HYPOXIDACEAE	RHIZOPHORACEAE	
HAEMODORACEAE	CANNACEAE	BURMANNIACEAE	ICACINACEAE	SABIACEAE	
HALORAGIDACEAE	CARYOCARACEAE	BURSERACEAE	IXONANTHACEAE	SAPINDACEAE	
HYDROCHARITACEAE	CYCLANTHACEAE	CABOMBACEAE	LAURACEAE	SAPOTACEAE	
IRIDACEAE	CYRILLACEAE	CACTACEAE	LECYTHIDACEAE	SCHIZAEACEAE	
LAMIACEAE	EUPHRONIACEAE	CAESALPINIACEAE	LIMNOCHARITACEAE	SIMAROUBACEAE	
LENTIBULARIACEAE	HELICONIACEAE	CAPPARACEAE	LOGANIACEAE	SIPARUNACEAE	
LYCOPODIACEAE	LACISTEMATACEAE	CARICACEAE	LOMARIOPSIDACEAE	SMILACACEAE	
LYTHRACEAE	LISSOCARPACEAE	CECROPIACEAE	LORANTHACEAE	SPHENOCLEACEAE	
MALVACEAE	MARCGRAVIACEAE	CELASTRACEAE	LYGODIACEAE	STERCULIACEAE	
NAJADACEAE	METAXYACEAE	CHRYSOBALANACEAE	MALPIGHIACEAE	STRELITZIACEAE	
STYRACACEAE	QUIINACEAE	CLUSIACEAE	MARANTACEAE	SYMPLOCACEAE	
OLEANDRACEAE	RAPATEACEAE	COMBRETACEAE	MARATTIACEAE	TACCACEAE	
ONAGRACEAE	TEPUJANTHACEAE	COMMELINACEAE	MAYACACEAE	TERNSTROEMIIACEAE	



**ANEXO 4.** Lista de los géneros presentes en la Guayana colombiana y su patrón de distribución global.

## NEOTROPICAL

### ANDES

Anacardiaceae: *Mauria*; Bromeliaceae: *Puya*; Campanulaceae: *Centropogon*; Poaceae: *Chusquea*.

### ESCUDO BRAZILERO

Apocynaceae: *Microplumeria*; Costaceae: *Chamaecostus*; Cyperaceae: *Egleria*; Humiriaceae: *Duckesia*; Lauraceae: *Anaueria*; Melastomataceae: *Tibouchina*; *Opisthocentra*; Mimosaceae: *Cedrelinga*; Velloziaceae: *Vellozia*.

### ESCUDO GUAYANANES

Adiantaceae: *Pterozonium*; Annonaceae: *Heteropetalum*; Apocynaceae: *Galactophora* (1 especie en las tierras bajas en Perú); Arecaceae: *Leopoldinia*; Asteraceae: *Gongylolepis* (1 sp. N Andes), *Guayania*, *Stenopodus* (1 sp. Andes central); Bignoniaceae: *Digomphia* (1 sp. Andes central); Bonnetiaceae: *Archytaea*, *Bonnetia* (1 sp. in Greater Antilles, 1 sp. Escudo Brasileiro, 1 sp. en los Andes); Bromeliaceae: *Brewcaria*, *Brocchinia*, *Navia*, *Steyerbromelia*; Caesalpiniaceae: *Dicymbe*, *Heterostemon*; Clusiaceae: *Moronobea* (1 sp. tierras bajas Perú), *Neotatea*, *Platonia*; Cyperaceae: *Cephalocarpus*, *Everardia* (1 sp. Andes central), *Exochogyne*; Dipterocarpaceae: *Pseudomonotes*; Eriocaulaceae: *Rondonanthus*; Euphorbiaceae: *Dendrothrix*, *Senefelderopsis*; Euphroniaceae: *Euphronia*; Fabaceae: *Aldina*, *Panurea*; Flacourtiaceae: *Euceraea* (1 sp. Andes central); Gentianaceae: *Adenolisanthus*, *Irlbachia*; Humiriaceae: *Humiria*; Ixonanthaceae: *Ochthocosmus*; Loganiaceae: *Bonyunia*; Lissocarpaceae: *Lissocarpa*; Malpighiaceae: *Blepharandra*, *Diacidia*; Melastomataceae: *Acanthella*, *Macairea*, *Macrocentrum*, *Pachyloma*; Marantaceae: *Monophyllanthus*; Ochnaceae: *Wallacea*; Orchidiaceae: *Aganisia* (1 especie en Trínida y Tobago), *Duckeella*, *Guanchezia*; Poaceae: *Steyermarkochloa*; Podostemaceae: *Rhyncholacis*, *Weddellina*; Rhamnaceae: *Araracuara*; Rapateaceae: *Guacamaya*, *Monotrema*, *Rapatea* (principalmente tierras bajas), *Saxofridericia* (1 sp. centro de Brasil), *Schoenocephalum*, *Spathanthus* (1 sp. centro de Brasil); Rubiaceae: *Dendrosipanea*, *Henriquezia*; *Platycarpum* (1 sp. en tierras bajas Perú), *Retiniphyllum*, *Sipaneopsis*; Rutaceae: *Decagonocarpus*; Tetrameristaceae: *Pentamerista*; Tepuianthaceae: *Tepuianthus*; Thurniaceae: *Thurnia*; Xyridaceae: *Abolboda*, *Aratitiopea* (También en el Andes Peruano).

### TIERRAS BAJAS DE LA AMAZONIA

Apocynaceae: *Mucoa*; *Neocouma*, *Spongiosperma*; Bombacaceae: *Catostemma*; Caesalpiniaceae: *Batesia*, *Campsiandra*, *Dimorphandra*; *Eperua*; Clusiaceae: *Caraipa*, *Haploclathra*, *Mahurea*; Eriocaulaceae: *Philodice*; Euphobiaceae: *Hevea*, *Micrandra*, *Vaupesia*; Fabaceae: *Diploptropis*; Hugoniaceae: *Roucheria*; Melastomataceae: *Ernestia*, *Salpinga*; Myristicaceae: *Osteophloeum*; Olacaceae: *Dulacia*; Ochnaceae: *Elvasia*; Poaceae: *Piresia*; Rapateaceae: *Duckea*; Rubiaceae: *Bathysa*; Rutaceae: *Adiscanthus*; Violaceae: *Rinoreocarpus*; Vochysiaceae: *Ruizterania*.

### SOLAMENTE SUDAMERICA

Annonaceae: *Diclinanona* (Perú y Brasil), *Trigynaea*; Apocynaceae: *Geissospermum*; *Rhigospira*; Arecaceae: *Mauritiella*, *Socratea*; Asclepiadaceae: *Ditassa*; Bignoniaceae: *Ceratophytum*; Bromeliaceae: *Mezobromelia*; Caesalpiniaceae: *Apuleia* (Perú y Brasil), *Jacqueshuberia* (Brasil y Colombia); Euphorbiaceae: *Nealchornea*; Fabaceae: *Bowdichia*, *Fissicalyx*, *Myroxylon*, *Monopteryx*; Gentianaceae: *Curtia*; Gesneriaceae: *Nematanthus*, *Resia*; Loganiaceae: *Antonia*; Malpighiaceae: *Burdachia*; Menispermaceae: *Sciadotenia*; Mimosaceae: *Pseudopiptadenia*; Moraceae: *Helianthostylis* (Brasil y Colombia); Ochnaceae: *Rhytidanthera*; Olacaceae: *Curupira*, *Tetrastylidium*; Orchidiaceae: *Acacallis*, *Braemia*; *Hylaeorchis*; Pedaliaceae: *Craniolaria*; Podostemaceae: *Macarenia*; Polygonaceae: *Triplaris*; Rubiaceae: *Botryarrhena* (Brasil y Venezuela), *Capirona*, *Ciliosemina* (Brasil y Colombia), *Cinchonopsis*, *Rosenbergiodendron*.

**AMPLIAMENTE NEOTROPICAL**

Acanthaceae: *Aphelandra*, *Blechnum*, *Sanchezia*, Anacardiaceae: *Anacardium*, *Astronium*, *Tapirira*; Annonaceae: *Bocageopsis*, *Crematosperma*, *Cymbopetalum*, *Duguetia*, *Ephedranthus*, *Froesiodendron*, *Fusaea*, *Guatteria*, *Rollinia*, *Oxandra*, *Pseudoxandra*, *Unonopsis*; Adiantaceae: *Adiantopsis*; Alstroemeriaceae: *Bomarea*; Amaranthaceae: *Chamissoa*, *Pfaffia*; Apocynaceae: *Allamanda*, *Ambelania*, *Aspidosperma*, *Couma*, *Forsteronia*, *Himatanthus*, *Lacmellea*, *Macoubea*, *Mandevilla*, *Mesechites*, *Molongum*, *Odontadenia*, *Parahancornia*, *Plumeria*, *Prestonia*, *Thevetia*; Araceae: *Anthurium*, *Dieffenbachia*, *Dracontium*, *Heteropsis*, *Monstera*, *Montrichardia*, *Philodendron*, *Rhodospatha*, *Spathiphyllum*, *Stenospermation*, *Syngonium*, *Urospatha*, Araceae: *Astrocaryum*, *Attalea*, *Bactris*, *Chamaedorea*, *Desmoncus*, *Euterpe*, *Geonoma*, *Hyospathe*, *Iriarteia*, *Iriartella*, *Lepidocaryum*, *Manicaria*, *Mauritia*, *Martinella*, *Oenocarpus*, *Prestoea*, *Syagrus*, Aristolochiaceae: *Aristolochia*; Asclepiadaceae: *Blepharodon*, *Fischeria*, *Matelea*, *Nephradenia*, *Tassadia*; Asteraceae: *Ayapana*, *Calea*, *Eupatorium*, *Hebeclinium*, *Ichthyothere*, *Piptocarpha*, *Unxia*, Bignoniaceae: *Amphilophium*; *Anemopaegma*, *Arrabidaea*, *Crescentia*, *Distictella*, *Callichlamys*, *Clytostoma*, *Cydista*, *Jacaranda*, *Lundia*, *Macfadyena*, *Mansoa*, *Memora*, *Mussatia*, *Paragonia*, *Phryganocydia*, *Pleonotoma*, *Pyrostegia*, *Schlegelia*, *Tabebuia*, *Xylophragma*; Bixaceae: *Bixa*; Bombacaceae: *Ceiba*, *Matisia*, *Pachira*, *Pseudobombax*, *Quararibea*, *Scleronema*; Bromeliaceae: *Aechmea*, *Ananas*, *Araeococcus*, *Pepinia*, *Pitcairnia* (1 sp. en W Africa), *Tillandsia*, *Vriesea*; *Werauhia*; Burmanniaceae: *Campylosiphon*, Burseraceae: *Bursera*, *Crepidospermum*, *Trattinnickia*; Cactaceae: *Epiphyllum*, *Hylocereus*, *Melocactus*, *Pseudorhipsalis*, *Rhipsalis*, *Selenicereu*; Caesalpiniaceae: *Brownia*, *Dicorynia*, *Elizabetha*; Hymenaea, *Tachigali*; Cambombaceae: *Cabomba*; Capparaceae: *Capparidastrum*, Caricaceae: *Jacaratia*; Caryocaraceae: *Anthodiscus*, *Caryocar*; Cecropiaceae: *Cecropia*, *Coussapoa*, *Pourouma*; Celastraceae: *Goupia*; Combretaceae: *Buchenavia*; Commelinaceae: *Dichorisandra*, Connaraceae: *Pseudoconnarus*; Convolvulaceae: *Dicranostyles*, *Evolvulus*, *Maripa*; Costaceae: *Costus*, Clusiaceae: *Chrysochlamys*, *Clusia*, *Clusiella*, *Marila*, *Tovomita*; Cucurbitaceae: *Gurania*, *Feville*, *Posadaea*, Cyatheaceae: *Cnemidaria*; Cyclanthaceae: *Asplundia*; *Cyclanthus*, *Evodianthus*, *Ludovia*, *Sphaeradenia*, *Thoracocarpus*; Cyperaceae: *Calyptrocarya*, *Becquerelia*, *Lagenocarpus*; Cyrillaceae: *Cyrilla*; Chrysobalanaceae: *Acioa*, *Chrysobalanus*, *Couepia*; Ericaceae: *Bejaria*, *Thibaudia*, Eriocaulaceae: *Paepalanthus*, *Tonina*; Euphorbiaceae: *Actinostemon*, *Alchornea*, *Alchorneopsis*, *Aparisthmium*, *Apodandra*, *Bernardia*, *Caryodendron*, *Conceveiba* (1 sp. en Africa), *Didymocistus*, *Hieronyma*, *Mabea*, *Manihot*, *Pausandra*, *Pera*, *Piranhea*, *Richeria*, *Sapium*, *Senefeldera* *Tacarcuna*; Fabaceae: *Acosmium*, *Andira*, *Barbieria*, *Calopogonium*, *Canavalia*, *Centrosema*, *Clathrotropis*, *Clitoria*, *Crotalaria*, *Coursetia*, *Dioclea*, *Dipteryx*, *Platypodium*, *Poecilanthe*, *Swartzia*, *Taralea*, *Vatairea*, *Vataireopsis*, *Zornia*; Flacourtiaceae: *Carpotroche*, *Laetia*, *Mayna*, *Neoptychocarpus*, *Ryania* *Tetrathylacium*; Gentianaceae: *Coutoubea*, *Chelonanthus*, *Schultesia* (1 sp. en W Africa), *Potalia*, *Tachia*; Gesneriaceae: *Chrysothemis*, *Codonanthe*, *Codonanthopsis*, *Besleria*, *Columnea*, *Drymonia*, *Episcia*, *Paradrymonia*, *Sinningia*, *Nautilocalyx*; Haemodoraceae: *Schiekia*, *Xiphidium*; Hippocrateaceae: *Cheiloclinium*, *Cuervea*, *Hylenaea*, *Peritassa*, *Tontelea*; Hugoniaceae: *Hebepetalum*; Humiriaceae: *Humiriastrum*, *Vantanea*, Hydrocharitaceae: *Elodea*; Icacinaceae: *Dendrobangia*, *Discophora*, *Pleurisanthes*, *Poraqueiba*; Iridaceae: *Cipura*; Lacistemataceae: *Lacistema*; Lauraceae: *Aiouea*, *Aniba*, *Endlicheria*, *Licaria*, *Mezilaurus*, *Nectandra*, *Rhodostemonodaphne*; Lecythidaceae: *Bertholletia*, *Cariniana*, *Couratari*, *Couroupita*, *Eschweilera*, *Gustavia*, *Lecythis*; Limnocharitaceae: *Limnocharis*; Loranhaceae: *Oryctanthus*, *Phthirusa*, *Psittacanthus*, *Struthanthus*; Lythaceae: *Cuphea*; Malpighiaceae: *Banisteriopsis*, *Bunchosia*, *Byrsonima*, *Glandonia*, *Jubelina*, *Mascagnia*, *Stigmaphyllon*, *Rhynchanthera*; Malvaceae: *Peltaea*, Marantaceae: *Calathea*, *Hylaenthe*, *Ischnosiphon*, *Maranta*, *Monotagma*, Marattiaceae: *Danaea*; Margraviaceae: *Marcgravia*, *Marcgraviastrum*, *Norantea*, *Souroubea*; Mayacaceae: *Mayaca*; Melastomataceae: *Aciotis*, *Adelobotrys*, *Acisanthera*, *Bellucia*, *Blakea*, *Clidemia*, *Comolia*, *Desmoscelis*, *Graffenrieda*, *Henriettea*, *Henriettella*, *Leandra*, *Loreya*, *Maieta*, *Meriania*, *Miconia*, *Mouriri*, *Myriaspora*, *Ossaea*, *Pterolepis*, *Tococa*, *Topobea*, *Siphanthera*, *Votomita*, Meliaceae: *Cedrela*; Menispermaceae: *Abuta*, *Caryomene*, *Curarea*, *Disciphania*, *Odontocarya*, *Orthomene*, *Telotoxicum*; Mimosaceae: *Abarema*, *Anadenanthera*, *Enterolobium*, *Inga*, *Hydrochorea*, *Leucaena*, *Stryphnodendron*, *Zygia*; Moraceae: *Brosimum*, *Perebea*, *Pseudolmedia*, *Sorocea*, *Trymatococcus*; Myristicaceae: *Compsonera*, *Iryanthera*, *Otoba*, *Virola*; Myrsinaceae: *Cybianthus*, *Stylogyne*; Myrtaceae: *Calycolpus*, *Calyptranthes*, *Campomanesia*, *Eugenia*, *Marlierea*, *Myrcia*, *Myrciaria*, *Plinia*, *Psidium*; Nyctaginaceae: *Guapira*, *Neea*; Ochnaceae: *Cespedesia*, Olacaceae: *Chaunochiton*, *Minquartia*; Opiliaceae: *Agonandra*; Orchidaceae: *Aspidogyne*, *Dichaea*, *Encyclia*, *Epidendrum*, *Epistephium*, *Erycina*, *Galeandra*; *Heterotaxis*, *Ionopsis*, *Koellensteinia*, *Ligeophila*, *Notylia*, *Octomeria*, *Ornithidium*, *Palmorchis*, *Rodriguezia*, *Rudolfiella*, *Pleurothallis*, *Scaphyglottis*, *Schomburgkia*, *Scuticaria*, *Sobralia*, *Wulfschlaegelia*; Passifloraceae: *Dilkea*, *Passiflora*; Phytolaccaceae: *Microtea*, *Petiveria*, *Trichostigma*; Picramniaceae: *Picramnia*; Poaceae: *Arthropogon*, *Arthrostylidium*, *Axonopus* (1 sp. en Africa), *Guadua*, *Raddiella*, *Sorghastrum*, *Streptochaeta*, *Thrasya*, *Tripsacum*; Podostemaceae: *Apinagia*, Polygalaceae:

*Bredemeyera*, *Moutabea*; Polygonaceae: *Coccoloba*, *Ruprechtia*; Polypodiaceae: *Campyloneurum*, *Phlebodium*; Pontederiaceae: *Eichhornia*; Proteaceae: *Euplassa*, *Panopsis*, *Roupala*; Quiinaceae: *Lacunaria*, *Quiina*, *Touroullia*; Rapateaceae: *Cephalostemon*; Rhizophoraceae: *Sterigmapetalum*; Rubiaceae: *Alibertia*, *Alseis*, *Amaioua*, *Borojoa*, *Calycophyllum*, *Carapichea*, *Chimarrhis*, *Coccocypselum*, *Cordia*, *Coussarea*, *Declieuxia*, *Duroia*, *Faramea*, *Ferdinandusa*, *Genipa*, *Gonzalagunia*, *Hamelia*, *Hillia*, *Isertia*, *Kutchubaea*, *Ladenbergia*, *Limnosipanea*, *Malanea*, *Margaritopsis*, *Pagamea*, *Palicourea*, *Pentagonia*, *Perama*, *Sipanea*, *Stachyarrhena*, *Tocoyena*, *Warszewiczia*, *Wittmackanthus*; Rutaceae: *Ertela*, *Hortia*, *Raputia*, *Ravenia*, *Sohnerya*; Sapindaceae: *Cardiospermum*, *Cupania*, *Dilodendron*, *Matayba*, *Paullinia*, *Serjania*, *Talisia*, *Urvillea*; Sapotaceae: *Ecclinusa*, *Elaeoluma*, *Micropholis*, *Pradosia*; Simaroubaceae: *Simarouba*; Siparunaceae: *Siparuna*; Scrophulariaceae: *Bacopa*, *Buchnera*, *Escobedia*, *Scoparia*; Sterculiaceae: *Herrania*, *Melochia*, *Theobroma*; Solanaceae: *Brunfelsia*, *Capsicum*, *Cestrum*, *Hawkesiophyton*, *Markea*, *Schwenckia*; Schizaeaceae: *Actinostachys*; Strelitziaceae: *Phenakospermum*; Tiliaceae: *Apeiba*, *Lueheopsis*, *Mollia*, *Trichospermum*; Theophrastaceae: *Clavija*; Ulmaceae: *Celtis*, *Ampelocera*; Verbenaceae: *Aegiphila*, *Amasonia*, *Citharexylum*, *Petrea*; Violaceae: *Amphirrhox*, *Leonia*, *Paypayrola*; Vittariaceae: *Anetium*, *Hecistopteris*; Viscaceae: *Dendrophthora*, *Phoradendron*; Vochysiaceae: *Erisma*, *Vochysia*.

## AFRICA-ASIA

Scrophulariaceae: *Alectra*.

## AFRICA-AMERICA

Adiantaceae: *Pityrogramma*; Apocynaceae: *Malouetia*, *Pacouria*; Alismataceae: *Echinodorus*; Araceae: *Elaeis*; Caesalpiniaceae: *Copaifera*; Chrysobalanaceae: *Hirtella*; Clusiaceae: *Symphonia*; Cucurbitaceae: *Lagenaria*; Dichapetalaceae: *Tapura*; Eriocaulaceae: *Syngonanthus*; Euphorbiaceae: *Amanoa*, *Maprounea*; Flacourtiaceae: *Lindackeria*; Gentianaceae: *Voyria*; Humiriaceae: *Sacoglottis*; Malpighiaceae: *Heteropterys*; Mendociaceae: *Mendoncia*; Moraceae: *Trophis*; Ochnaceae: *Sauvagesia*; Olacaceae: *Heisteria*; Poaceae: *Ctenium*, *Eleusine*; Polygonaceae: *Symmeria*; Rhizophoraceae: *Cassipourea*; Rubiaceae: *Bertiera*, *Sabicea*; Verbenaceae: *Lippia*.

## ASIA-AMERICA

Adiantaceae: Annonaceae: *Anaxagorea*; Araceae: *Homalomena*, *Schismatoglottis*; Araliaceae: *Dendropanax*; Cyperaceae: *Diplasia*; Eleocarpaceae: *Sloanea*; Fabaceae: *Desmodium*, *Ormosia*; Heliconiaceae: *Heliconia*; Lauraceae: *Persea*; Poaceae: *Hymenachne*, *Olyra*; Sabiaceae: *Meliosma*; Sterculiaceae: *Helicteres*; Symplocaceae: *Symplocos*; Theaceae: *Gordonia*.

## PANTROPICAL

Acanthaceae: *Ruellia*; Adiantaceae: *Doryopteris*; Amaranthaceae: *Celosia*, *Cyathula*; Anacardiaceae: *Camposperma*, *Spondias*; Annonaceae: *Annona*, *Xylopi*; Apocynaceae: *Rauvolfia*, *Tabernaemontana*; Araceae: *Pistia*; Araliaceae: *Schefflera*; Asclepiadaceae: *Marsdenia*; Asteraceae: *Centratherum*, *Elephantopus*, *Emilia*, *Mikania*, *Orthopappus*, *Spilanthes*; Begoniaceae: *Begonia*; Bixaceae: *Cochlospermum*; Boraginaceae: *Cordia*, Burseraceae: *Protium*; Caesalpiniaceae: *Bauhinia*, *Crudia*, *Cynometra*, *Dialium*, *Senna*; Campanulaceae: *Hippobroma*; Capparaceae: *Capparis*, *Crateva*, *Cleome*; Caryophyllaceae: *Polycarpha*; Celastraceae: *Maytenus*; Chrysobalanaceae: *Licania*, *Parinari*; Clusiaceae: *Calophyllum*, *Vismia*; Combretaceae: *Combretum*, Connaraceae: *Connarus*, *Rourea*; Convolvulaceae: *Ipomoea*, *Jacquemontia*, *Merremia*; Cucurbitaceae: *Cayaponia*, Cyperaceae: *Diplacrum*, *Scleria*; Dennstaedtiaceae: *Lindsaea*; Dichapetalaceae: *Dichapetalum*; Dioscoreaceae: *Dioscorea*; Dilleniaceae: *Tetracera*; Dryopteridaceae: *Arachniodes*; Ebenaceae: *Diospyros*; Eriocaulaceae: *Eriocaulon*; Erythroxylaceae: *Erythroxylum*; Euphorbiaceae: *Acalypha*, *Margaritaria*, *Omphalea*, *Plukenetia*, *Tetrorchidium*; Fabaceae: *Aeschynomene*, *Hoffmannseggia*, *Indigofera*, *Mucuna*, *Vigna*; Flacourtiaceae: *Casearia*, *Xylosma*; Gleicheniaceae: *Dicranopteris*; Gnetaceae: *Gnetum*; Grammitidaceae: *Cochlidium*, *Grammitis*; Hippocrateaceae: *Hippocratea*; Hymenophyllaceae: *Hymenophyllum*, *Trichomanes*; Lauraceae: *Cassytha*; Loganiaceae: *Strychnos*; Lomariopsidaceae: *Bolbitis*, *Elaphoglossum*, *Lomariopsis*; Malvaceae: *Sida*; Meliaceae: *Trichilia*; Menispermaceae: *Cissampelos*; Mimosaceae: *Acacia*, *Calliandra*, *Entada*, *Macrosamanea*, *Mimosa*, *Parkia*, *Samanea*; Moraceae: *Ficus*; Myrsinaceae: *Ardisia*, *Myrsine*; Nyctaginaceae: Ochnaceae: *Ouratea*; Orchidaceae: *Vanilla*; Oxalidaceae: *Biophytum*; Piperaceae: *Peperomia*, *Piper*; Poaceae: *Acroceras*, *Andropogon*, *Bambusa*, *Cenchrus*,

*Cynodon*; *Digitaria*, *Eriochloa*, *Heteropogon*, *Leptochloa*, *Oryza*, *Pennisetum*, Polygalaceae: *Securidaca*; Polypodiaceae: *Pleopeltis*; Rhamnaceae: *Gouania*; Rubiaceae: *Borreria*, *Chomelia*, *Diodia*, *Notopleura*, *Psychotria*, *Randia*, *Uncaria*; Sapotaceae: *Chrysophyllum*, *Manilkara*, *Pouteria*; Schizaeaceae: *Anemia*; Scrophulariaceae: *Lindernia*; Simaroubaceae: *Simaba*; Smilacaceae: *Smilax*; Sphenocleaceae: *Sphenoclea*; Staphyleaceae: *Turpinia*, Sterculiaceae: *Byttneria*, *Sterculia*; Taccaceae: *Tacca*; Tectariaceae: *Tectaria*, *Triplophyllum*; Ternstroemiaceae: *Ternstroemia*; Thelypteridaceae: *Thelypteris*; Tiliaceae: *Corchorus*, *Triumfetta*; Triuridaceae: *Sciaphila*; Ulmaceae: *Trema*; Urticaceae: *Urera*; Verbenaceae: *Lantana*, *Gmelina*, *Stachytarpheta*, *Vitex*; Vitaceae: *Cissus*; Vittariaceae: *Antrophyum*; Violaceae: *Rinorea*; Xyridaceae: *Xyris*.

## **COSMOPOLITAN**

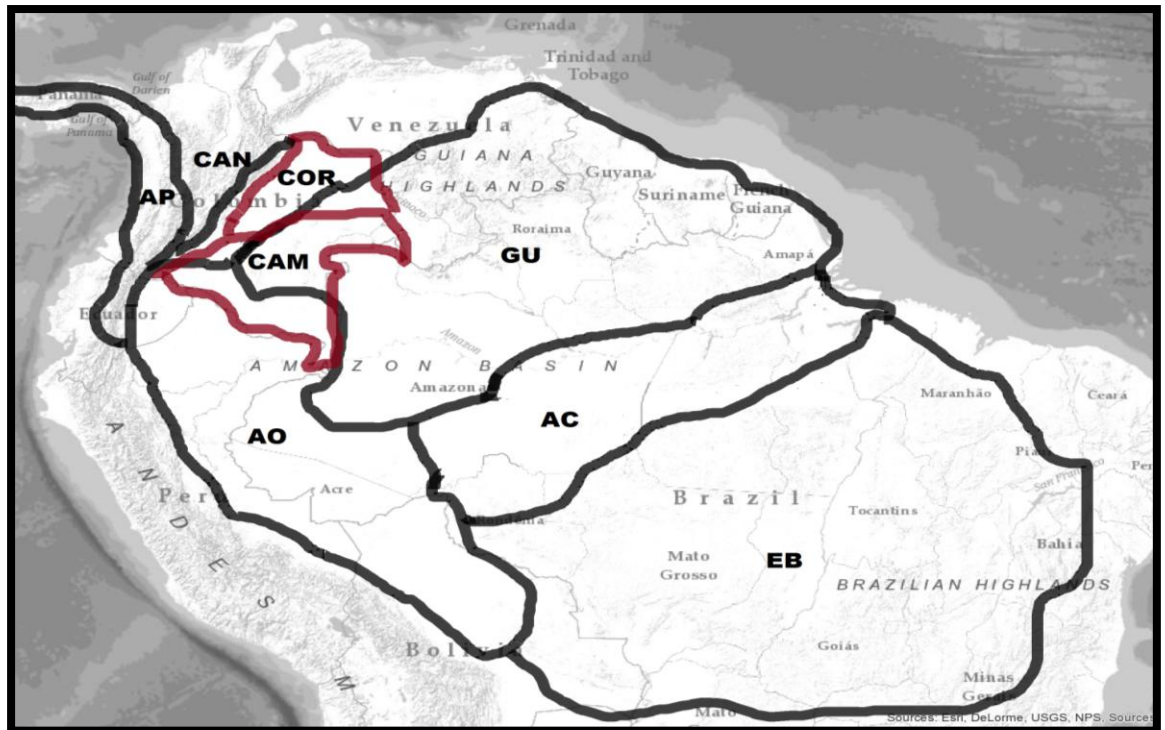
Acanthaceae: *Justicia*; Adiantaceae: *Adiantum*; Alismataceae: *Sagittaria*; Amaranthaceae: *Amaranthus*; Apiaceae: *Eryngium*; Apocynaceae: *Cynanchum*; Aquifoliaceae: *Ilex*; Aspleniaceae: *Asplenium*; Blechnaceae: *Blechnum*; Boraginaceae: *Heliotropium*; Caesalpiniaceae: *Cassia*, *Chamaecrista*; Cyperaceae: *Bulbostylis*, *Cyperus*, *Eleocharis*, *Fimbristylis*, *Fuirena*, *Rhynchospora*; Dennstaedtiaceae: *Pteridium*; Droseraceae: *Drosera*; Dryopteridaceae: *Dryopteris*, Euphorbiaceae: *Croton*, *Euphorbia*; Haloragaceae: *Myriophyllum*; Ericaceae: *Vaccinium*; Lamiaceae: *Hyptis*, Lycopodiaceae: *Lycopodiella*, *Lycopodium*; Onagraceae: *Ludwigia*; Oxalidaceae: *Oxalis*; Pteridaceae: *Pteris*; Poaceae: *Echinochloa*, *Eragrostis*, *Panicum*, *Setaria*; Polygalaceae: *Polygala*; Polypodiaceae: *Polypodium*; Schizaeaceae: *Lygodium*, *Schizaea*; Solanaceae: *Solanum*; Styracaceae: *Styrax*; Selaginellaceae: *Selaginella*.

## **CULTIVADOS**

Annonaceae: *Cananga*; Caesalpiniaceae: *Delonix*, Cannaceae: *Canna*; Cucurbitaceae: *Momordica*; Euporbiaceae: *Adenophaedra*; Fabaceae: *Abrus*, Myrtaceae: *Syzygium*; Poaceae: *Hyparrhenia*, *Melinis*, *Rhynchelytrum*. Rubiaceae: *Coffea*.

**ANEXO 5.** Áreas de distribución geográficas de las especies de plantas vasculares presentes en la Guayana colombiana según las categorías Cleef y Duivenvoorden (1994) y este trabajo.

**GU:** Escudo Guayanés, que incluye las localidades: Venezuela (Amazonas, Bolívar y Delta Amacuro), las Guianas (Guyana, Suriname y Guayana Francesa), la zona norte de Brasil (Amapá, Pará, Roraima y Amazonas) y la zona sur-oriente de Colombia (Amazonas, Caquetá, Guaviare, Guainía, Vaupés, Meta y Vichada).



**AO:** Amazonia Occidental, que incluye la Amazonia ecuatoriana y peruana, la Amazonia boliviana, y parte del sur de la Amazonia brasileña.

**EB:** Escudo de Brasil, que incluye la parte sur-oriente de Brasil (Sur de Pará y Rondonia) y sur-oriente de Bolivia (Santa Cruz).

**AC:** Amazonia Central río Amazonas y todo el territorio amazónico que no forma parte de GU, AO o EB.

**AP:** Andes y Pacífico, de Colombia, Ecuador, Centro América.

**A:** Especies con amplia distribución Neotropical o Pantropical.

**CAM:** Distribución en la región Amazónica de Colombia.

**COR:** Distribución en la región de la Orinoquia de Colombia.

**CAP:** Distribución entre las regiones Amazónica y Pacífico colombiana.

**CAN:** Distribución en los Andes o piedemonte colombiano.

**CAO:** Distribución entre las regiones de la Amazonia y Orinoquia colombiana

**Camp:** Especies con distribución amplia, en más de tres regiones de Colombia.

**ANEXO 6.** Presencia o ausencia de las especies con distribución restringida de la región Guayana presentes en la Guayana colombiana y en las provincias del escudo Guayanés.

Especies	GCOL	PGOR	PGC	PGP	PGOCC
<i>Aboabb</i>	0	0	0	0	1
<i>Aboaca</i>	0	1	1	0	1
<i>Aboacavaraca</i>	0	1	1	0	1
<i>Aboacavarsca</i>	0	1	1	0	1
<i>Aboaci</i>	1	1	1	0	1
<i>Aboacivargra</i>	1	0	0	0	1
<i>Aboacivaraci</i>	1	0	0	0	1
<i>Aboame</i>	1	1	1	0	1
<i>Abobel</i>	0	0	0	0	1
<i>Abocil</i>	0	0	0	0	1
<i>Abodun</i>	0	0	0	0	1
<i>Aboebr</i>	0	0	0	0	1
<i>Aboebrvarbre</i>	0	0	0	0	1
<i>Aboebrvarebr</i>	0	0	0	0	1
<i>Aboeqlvaregl</i>	0	0	1	0	0
<i>Aboglo</i>	0	0	0	0	1
<i>Abogra</i>	1	1	1	0	1
<i>Abogravarrig</i>	0	1	1	0	1
<i>Abogravargra</i>	1	1	1	0	1
<i>Abokil</i>	1	1	1	0	1
<i>Abolin</i>	1	0	0	0	1
<i>Abomac</i>	1	1	1	0	1
<i>Abomacvarrob</i>	0	1	1	0	1
<i>Abomacvarmac</i>	1	1	1	0	1
<i>Aboneb</i>	0	0	0	0	1
<i>Abopan</i>	0	0	1	0	1
<i>Abopoa</i>	0	1	1	0	1
<i>Abopul</i>	1	1	1	0	1
<i>Abosca</i>	0	0	0	0	1
<i>Abospr</i>	1	0	0	0	1
<i>Abouni</i>	0	0	0	0	1
<i>Acacon</i>	1	0	0	0	1
<i>Acapul</i>	1	0	1	0	1
<i>Acaspr</i>	1	0	1	0	1
<i>Adearb</i>	1	0	0	0	1
<i>Agapul</i>	1	1	1	0	1
<i>Aldama</i>	0	0	0	1	1

Especies	GCOL	PGOR	PGC	PGP	PGOCC
<i>Aldaur</i>	0	0	0	1	1
<i>Aldbber</i>	0	0	1	1	0
<i>Aldcow</i>	0	0	0	1	1
<i>Alddis</i>	1	0	0	1	1
<i>Aldell</i>	0	0	0	1	1
<i>Aldhet</i>	1	0	0	1	1
<i>Aldins</i>	0	1	0	1	0
<i>Aldinsvarins</i>	0	1	0	1	0
<i>Aldinsvarret</i>	0	1	0	1	0
<i>Aldkun</i>	0	0	0	1	1
<i>Aldlat</i>	1	0	1	1	1
<i>Aldlatvaraay</i>	0	0	1	1	1
<i>Aldlatvarlat</i>	0	0	1	1	1
<i>Aldlatvarpeb</i>	0	0	0	1	1
<i>Aldmac</i>	0	0	0	1	1
<i>Aldmacvarmac</i>	0	0	0	1	1
<i>Aldmacvaryap</i>	0	0	0	1	1
<i>Aldmic</i>	0	0	0	1	1
<i>Aldocc</i>	0	0	0	1	1
<i>Aldpau</i>	0	0	0	1	1
<i>Aldpet</i>	0	0	0	1	1
<i>Aldpol</i>	0	0	0	1	1
<i>Aldret</i>	0	0	1	1	0
<i>Aravet</i>	1	0	0	0	0
<i>Aralop</i>	1	0	0	1	1
<i>Aralopvarlop</i>	0	0	0	1	1
<i>Arcang</i>	1	0	0	1	1
<i>Arctri</i>	1	1	1	1	1
<i>Blagem</i>	1	1	1	0	1
<i>Blagemsubspgem</i>	0	1	0	0	1
<i>Blagemsubspspr</i>	1	0	0	0	1
<i>Blagra</i>	1	0	0	0	1
<i>Bleang</i>	1	0	0	1	1
<i>Blecac</i>	0	0	1	1	0
<i>Blefim</i>	0	1	1	1	0
<i>Blehet</i>	1	0	0	1	1
<i>Blehyp</i>	0	1	1	1	1
<i>Bleint</i>	0	0	0	1	0
<i>Bonaho</i>	0	0	1	0	0

Especies	GCOL	PGOR	PGC	PGP	PGOCC
<i>Bonbol</i>	0	0	1	0	0
<i>Boncel</i>	0	0	0	0	1
<i>Bonchi</i>	0	0	1	0	0
<i>Boncol</i>	1	0	0	0	0
<i>Boncor</i>	0	0	1	0	0
<i>Boncra</i>	0	0	0	0	1
<i>Boneur</i>	0	0	1	0	0
<i>Bonfas</i>	0	0	1	0	0
<i>Bonhol</i>	1	0	0	0	1
<i>Bonhub</i>	0	0	1	0	0
<i>Bonjau</i>	0	0	1	0	0
<i>Bonkat</i>	0	0	0	0	1
<i>Bonlan</i>	0	0	1	0	0
<i>Bonlie</i>	0	0	0	0	1
<i>Bonmag</i>	0	0	0	0	1
<i>Bonmul</i>	0	1	1	0	0
<i>Bonneb</i>	0	0	0	0	1
<i>Bonpan</i>	1	1	1	0	1
<i>Bonpta</i>	0	0	1	0	0
<i>Bonror</i>	0	1	1	0	0
<i>Bonros</i>	0	0	1	0	0
<i>Bonrub</i>	0	1	1	0	0
<i>Bonses</i>	1	1	1	0	1
<i>Bonste</i>	0	0	1	0	0
<i>Bontep</i>	0	1	1	0	0
<i>Bontri</i>	0	0	1	0	1
<i>Bonwur</i>	0	0	1	0	0
<i>Bonmin</i>	1	1	1	0	1
<i>Bonant</i>	0	0	0	0	1
<i>Bonaqu</i>	1	0	0	0	1
<i>Bonexc</i>	1	0	0	0	0
<i>Bonnob</i>	1	0	0	0	1
<i>Bonsup</i>	0	1	1	0	0
<i>Bonven</i>	0	0	0	0	1
<i>Brebro</i>	0	0	0	1	1
<i>Bredui</i>	0	0	0	1	1
<i>Brehec</i>	0	0	0	1	1
<i>Brehoh</i>	0	0	0	1	1
<i>Bremar</i>	0	0	0	1	1



Especies	GCOL	PGOR	PGC	PGP	PGOCC
<i>Breref</i>	1	0	0	1	1
<i>Broacu</i>	1	0	1	1	1
<i>Broama</i>	0	0	0	1	1
<i>Brocow</i>	0	0	0	1	1
<i>Brodel</i>	0	0	0	1	1
<i>Brogil</i>	0	0	1	1	0
<i>Brohec</i>	1	1	1	1	1
<i>Brohit</i>	0	0	0	1	1
<i>Bromag</i>	0	0	0	1	1
<i>Bromel</i>	0	1	1	1	1
<i>Bromic</i>	0	1	1	1	0
<i>Bropan</i>	1	0	0	1	1
<i>Bropri</i>	0	0	0	1	1
<i>Bropyg</i>	0	0	0	1	1
<i>Brored</i>	0	1	1	1	0
<i>Broser</i>	1	0	0	1	0
<i>Broste</i>	0	1	1	1	0
<i>Brotat</i>	0	1	1	1	1
<i>Broves</i>	0	0	0	1	1
<i>Brovir</i>	0	0	0	1	1
<i>Browur</i>	0	0	0	1	1
<i>Bunmag</i>	0	0	0	0	1
<i>Cepcon</i>	0	0	1	1	1
<i>Cepdra</i>	1	0	1	1	0
<i>Ceplin</i>	0	0	0	1	1
<i>Cepobo</i>	0	0	0	1	1
<i>Ceprig</i>	1	1	1	1	1
<i>Deccor</i>	1	0	0	1	1
<i>Decopp</i>	1	0	0	1	1
<i>Denrev</i>	1	0	0	0	1
<i>Denspi</i>	0	0	0	0	1
<i>Denmul</i>	0	0	0	0	1
<i>Denwur</i>	0	0	1	0	1
<i>Denyut</i>	1	0	1	0	1
<i>Diaara</i>	0	0	0	1	1
<i>Diacor</i>	0	0	0	1	1
<i>Diafer</i>	0	0	0	1	1
<i>Diagal</i>	1	0	1	1	1
<i>Diagla</i>	0	0	0	1	1

Especies	GCOL	PGOR	PGC	PGP	PGOCC
<i>Diahyp</i>	0	0	0	1	1
<i>Diakun</i>	0	0	0	1	1
<i>Diaruf</i>	0	0	0	1	1
<i>Diaste</i>	0	0	1	1	0
<i>Diasti</i>	0	0	0	1	1
<i>Diaves</i>	0	0	0	1	1
<i>Dicalt</i>	0	1	0	0	0
<i>Dicama</i>	0	0	0	0	1
<i>Dicare</i>	0	0	0	0	1
<i>Dicber</i>	0	1	1	0	0
<i>Diccor</i>	0	1	0	0	1
<i>Dicdui</i>	0	1	1	0	1
<i>Dicfra</i>	0	1	1	0	0
<i>Dicfro</i>	0	0	0	0	1
<i>Dichet</i>	0	0	0	0	1
<i>Dichym</i>	0	0	1	0	1
<i>Dicjen</i>	0	1	0	0	0
<i>Dicmol</i>	0	0	0	0	1
<i>Dicneb</i>	0	0	0	0	1
<i>Dicpar</i>	0	1	0	0	1
<i>Dicpha</i>	0	1	0	0	1
<i>Dicpra</i>	0	0	1	0	1
<i>Dicpun</i>	0	0	0	0	1
<i>Dicsti</i>	1	0	0	0	1
<i>Dicuai</i>	0	1	1	0	1
<i>Dicyut</i>	0	0	0	0	1
<i>Digcer</i>	1	0	0	1	1
<i>Digden</i>	1	1	1	1	1
<i>Diglau</i>	1	1	1	1	1
<i>Ducado</i>	0	0	0	0	1
<i>Ducalt</i>	0	1	1	0	1
<i>Ducpau</i>	1	0	0	0	1
<i>Eucnit</i>	1	1	1	1	1
<i>Eucrhe</i>	0	0	0	1	1
<i>Euclsle</i>	0	0	1	1	0
<i>Eupacu</i>	1	0	1	1	1
<i>Euphir</i>	1	1	1	1	1
<i>Eveang</i>	0	1	1	0	1
<i>Evedeb</i>	0	1	0	0	1

Especies	GCOL	PGOR	PGC	PGP	PGOCC
<i>Evedif</i>	0	0	1	0	1
<i>Evedis</i>	0	1	1	0	1
<i>Evefle</i>	0	0	0	0	1
<i>Evelan</i>	1	0	1	0	0
<i>Evelon</i>	0	0	1	0	0
<i>Evemag</i>	0	0	0	0	1
<i>Evemon</i>	1	1	1	0	1
<i>Evemonsubspgla</i>	1	1	1	0	1
<i>Evemonsubspgua</i>	0	0	1	0	1
<i>Evemonsubsppta</i>	0	0	1	0	0
<i>Evemonsubspvel</i>	0	0	0	0	1
<i>Evemonsubspdui</i>	0	0	1	0	1
<i>Evemonsubspmon</i>	1	1	1	0	1
<i>Everec</i>	0	1	1	0	1
<i>Evesur</i>	0	1	1	0	1
<i>Evevar</i>	0	0	1	0	0
<i>Exoama</i>	1	1	1	1	1
<i>Exomeg</i>	0	1	0	1	0
<i>Galcal</i>	0	0	1	0	1
<i>Galcol</i>	0	0	0	0	1
<i>Galcra</i>	1	0	1	0	1
<i>Galpul</i>	0	0	0	0	1
<i>Galpum</i>	1	0	0	0	1
<i>Galsch</i>	0	1	1	0	1
<i>Galschvarmeg</i>	0	0	0	0	1
<i>Galschvarsch</i>	0	1	1	0	1
<i>Gonben</i>	0	1	1	0	1
<i>Gonbra</i>	0	0	1	0	1
<i>Goncol</i>	1	0	0	0	0
<i>Goncor</i>	1	0	0	0	0
<i>Goneri</i>	0	0	0	0	1
<i>Gonfru</i>	0	0	1	0	0
<i>Gongla</i>	0	0	0	0	1
<i>Gonhua</i>	0	0	0	0	1
<i>Gonjau</i>	0	0	1	0	1
<i>Gonmar</i>	1	0	0	0	1
<i>Gonobl</i>	0	0	0	0	1
<i>Gonpan</i>	0	0	0	0	1
<i>Gonpar</i>	0	0	0	0	1
<i>Gonped</i>	0	0	1	0	1

Especies	GCOL	PGOR	PGC	PGP	PGOCC
<i>Guasup</i>	1	0	0	0	1
<i>Guamag</i>	1	0	0	0	1
<i>Guabul</i>	0	0	0	1	1
<i>Guacer</i>	1	0	1	1	1
<i>Guacra</i>	0	0	0	1	1
<i>Guapen</i>	0	0	0	1	1
<i>Guarou</i>	0	1	1	1	1
<i>Guayav</i>	0	0	0	1	1
<i>Henjen</i>	0	1	0	0	0
<i>Hennit</i>	1	0	0	0	1
<i>Hennitvarlon</i>	0	0	0	0	1
<i>Hennitvarnit</i>	1	0	0	0	1
<i>Henobo</i>	0	0	0	0	1
<i>Henver</i>	1	0	0	0	1
<i>Hernitvarmac</i>	0	0	0	0	1
<i>Hervervarapi</i>	0	0	0	0	1
<i>Hetbra</i>	1	0	0	0	1
<i>Hetcon</i>	1	0	0	0	1
<i>Hetell</i>	1	1	0	0	1
<i>Hetimp</i>	0	0	0	0	1
<i>Heting</i>	0	1	0	0	0
<i>Hetmaz</i>	0	1	0	0	0
<i>Hetmim</i>	1	1	1	0	1
<i>Hetmimvarcor</i>	0	0	0	0	1
<i>Hetmimvarlon</i>	0	0	0	0	1
<i>Hetmimvarmim</i>	1	1	0	0	1
<i>Hetmimvarpac</i>	1	0	0	0	1
<i>Hetmimvarcom</i>	0	1	1	0	0
<i>Hetoto</i>	0	1	0	0	0
<i>Humbal</i>	1	1	1	0	1
<i>Humbalvarbal</i>	1	1	1	0	1
<i>Humbalvarlau</i>	1	1	1	0	1
<i>Humbalvarflo</i>	1	1	1	0	1
<i>Humbalvargui</i>	1	1	0	0	1
<i>Humbalvarpar</i>	0	0	0	0	1
<i>Humbalvarsub</i>	1	0	1	0	1
<i>Humbalvarcor</i>	0	1	1	0	1
<i>Humbalvargua</i>	0	0	1	0	0
<i>Humbalvarilu</i>	0	0	1	0	0
<i>Humbalvarimb</i>	0	1	1	0	0

Especies	GCOL	PGOR	PGC	PGP	PGOCC
<i>Humbalvarpil</i>	0	0	1	0	0
<i>Humbalvarsav</i>	0	1	1	0	1
<i>Humbalvarste</i>	0	0	1	0	1
<i>Humcra</i>	1	1	1	0	1
<i>Humfru</i>	0	0	0	0	1
<i>Humwur</i>	1	0	0	0	1
<i>Irlcar</i>	0	1	1	0	1
<i>Irlnem</i>	1	1	1	0	1
<i>Irlobl</i>	0	0	0	0	1
<i>Irlphe</i>	0	0	0	0	1
<i>Irlpla</i>	0	0	0	0	1
<i>Irlpoe</i>	0	0	1	0	1
<i>Irlpra</i>	1	0	0	0	1
<i>Irlpum</i>	0	0	0	0	1
<i>Irltat</i>	0	1	1	0	1
<i>Leomaj</i>	1	0	0	0	1
<i>Leopia</i>	1	0	0	0	1
<i>Leopul</i>	1	0	0	0	1
<i>Lisben</i>	1	1	0	0	1
<i>Lisgui</i>	0	1	0	0	0
<i>Liskat</i>	0	0	0	0	1
<i>Lisste</i>	0	0	0	0	1
<i>Macaxi</i>	1	0	0	0	1
<i>Maccar</i>	0	0	1	0	0
<i>Macchi</i>	0	0	1	0	0
<i>Macqui</i>	0	0	0	0	1
<i>Macdui</i>	0	0	0	0	1
<i>Maclan</i>	1	0	0	0	1
<i>Maclas</i>	1	1	1	0	1
<i>Maclin</i>	0	0	0	0	1
<i>Macmar</i>	0	0	0	0	1
<i>Macmul</i>	0	1	1	0	1
<i>Macneb</i>	0	0	0	0	1
<i>Macpac</i>	0	1	1	0	1
<i>Macpar</i>	0	1	1	0	1
<i>Macphi</i>	1	0	0	0	0
<i>Macrad</i>	1	0	1	0	1
<i>Macrig</i>	0	0	0	0	1
<i>Macruf</i>	1	0	0	0	1

Especies	GCOL	PGOR	PGC	PGP	PGOCC
<i>Macspr</i>	1	0	0	0	1
<i>Macsty</i>	1	0	0	0	1
<i>Macsul</i>	1	0	0	0	0
<i>Macthe</i>	0	0	1	0	1
<i>Macthy</i>	1	1	1	0	1
<i>Macrivarcri</i>	0	1	0	0	0
<i>Macrivarmic</i>	0	1	0	0	0
<i>Macrivarpar</i>	0	1	1	0	0
<i>Macanf</i>	0	1	0	0	0
<i>Macang</i>	0	0	0	0	1
<i>Macany</i>	0	0	0	0	1
<i>Macbre</i>	0	1	1	0	0
<i>Macchi</i>	0	0	1	0	0
<i>Maccri</i>	0	1	1	0	0
<i>Macdro</i>	0	1	1	0	1
<i>Macfas</i>	0	1	0	0	0
<i>Macfru</i>	0	1	0	0	0
<i>Macges</i>	0	1	0	0	0
<i>Macgra</i>	0	1	0	0	0
<i>Machub</i>	0	0	1	0	0
<i>Maclat</i>	0	1	0	0	0
<i>Maclon</i>	0	0	0	0	1
<i>Macmag</i>	0	0	0	0	1
<i>Macmin</i>	0	1	1	0	0
<i>Macneb</i>	1	1	0	0	1
<i>Macpar</i>	0	1	0	0	0
<i>Macrep</i>	0	1	1	0	0
<i>Macrub</i>	0	0	0	0	1
<i>Macste</i>	1	0	1	0	0
<i>Macsti</i>	0	1	0	0	0
<i>Macves</i>	0	1	0	0	0
<i>Monara</i>	1	0	0	0	1
<i>Monoli</i>	0	1	0	0	0
<i>Monaem</i>	1	1	0	0	1
<i>Monaff</i>	0	0	0	0	1
<i>Monart</i>	1	0	0	0	0
<i>Monbra</i>	1	0	1	0	1
<i>Monbrasubspbra</i>	0	0	1	0	1
<i>Monbrasubspmaj</i>	0	0	0	0	1
<i>Monxyr</i>	1	0	0	0	1

Especies	GCOL	PGOR	PGC	PGP	PGOCC
<i>Morcan</i>	0	0	1	0	1
<i>Morcoc</i>	1	1	1	0	1
<i>Morint</i>	0	1	1	0	0
<i>Morjen</i>	0	1	1	0	0
<i>Morpta</i>	0	1	1	0	1
<i>Morptavarneb</i>	0	0	0	0	1
<i>Morptavarpta</i>	0	0	1	0	0
<i>Morpul</i>	0	0	0	0	1
<i>Morrip</i>	1	1	0	0	1
<i>Navgea</i>	0	0	1	0	0
<i>Navaby</i>	0	0	0	0	1
<i>Navaca</i>	1	0	0	0	0
<i>Navaff</i>	0	0	0	0	1
<i>Navali</i>	0	0	0	0	1
<i>Navalo</i>	0	0	0	0	1
<i>Navang</i>	0	1	0	0	0
<i>Navari</i>	0	1	1	0	1
<i>Navaur</i>	0	0	0	0	1
<i>Navaxi</i>	1	0	0	0	0
<i>Navbar</i>	0	1	0	0	0
<i>Navber</i>	0	0	0	0	1
<i>Navbic</i>	1	0	0	0	0
<i>Navbra</i>	0	0	0	0	1
<i>Navbre</i>	0	0	1	0	0
<i>Navcar</i>	0	0	1	0	0
<i>Navcar</i>	0	1	0	0	1
<i>Navcar</i>	0	0	0	0	1
<i>Navcat</i>	0	1	0	0	1
<i>Navcau</i>	1	0	0	0	0
<i>Navcauvarmin</i>	1	0	0	0	0
<i>Navcau</i>	0	0	1	0	0
<i>Navcol</i>	0	0	0	0	1
<i>Navcon</i>	0	0	1	0	0
<i>Navcra</i>	0	0	0	0	1
<i>Navcre</i>	0	0	0	0	1
<i>Navcri</i>	0	0	1	0	1
<i>Navcuc</i>	0	0	1	0	0
<i>Navcul</i>	0	1	0	0	1
<i>Navdef</i>	0	0	0	0	1

Especies	GCOL	PGOR	PGC	PGP	PGOCC
<i>Navdui</i>	0	1	0	0	1
<i>Navduivardui</i>	0	0	0	0	1
<i>Navduivargla</i>	0	0	0	0	1
<i>Navebr</i>	1	0	0	0	0
<i>Naveme</i>	0	0	1	0	0
<i>Navfil</i>	0	0	0	0	1
<i>Navfon</i>	1	0	0	0	0
<i>Navgar</i>	1	0	0	0	0
<i>Navgla</i>	0	0	1	0	0
<i>Navgla</i>	0	1	0	0	1
<i>Navgle</i>	0	1	0	0	1
<i>Navgra</i>	1	0	0	0	0
<i>Navhel</i>	1	0	0	0	0
<i>Navhub</i>	0	0	0	0	1
<i>Navign</i>	0	0	0	0	1
<i>Navimm</i>	0	0	0	0	1
<i>Navinc</i>	0	0	1	0	0
<i>Navint</i>	0	0	1	0	0
<i>Navinv</i>	0	0	0	0	1
<i>Navjau</i>	0	0	1	0	0
<i>Navlac</i>	0	0	0	0	1
<i>Navlan</i>	0	0	0	0	1
<i>Navlas</i>	0	0	1	0	0
<i>Navlat</i>	0	0	0	0	1
<i>Navlep</i>	0	0	0	0	1
<i>Navlie</i>	0	0	0	0	1
<i>Navlin</i>	0	0	0	0	1
<i>Navlin</i>	0	0	0	0	1
<i>Navluz</i>	0	0	1	0	0
<i>Navmag</i>	0	1	0	0	0
<i>Navmim</i>	0	0	0	0	1
<i>Navmos</i>	0	0	0	0	1
<i>Navmyr</i>	0	0	0	0	1
<i>Navnav</i>	0	0	1	0	0
<i>Navnub</i>	1	0	0	0	1
<i>Navoce</i>	0	0	0	0	1
<i>Navoct</i>	0	0	0	0	1
<i>Navovo</i>	0	0	1	0	0
<i>Navpar</i>	0	0	0	0	1



Especies	GCOL	PGOR	PGC	PGP	PGOCC
<i>Navpar</i>	0	0	0	0	1
<i>Navparvarexp</i>	0	0	0	0	1
<i>Navparvarpar</i>	0	0	0	0	1
<i>Navpat</i>	0	0	0	0	1
<i>Navpau</i>	0	0	0	0	1
<i>Navpil</i>	1	0	0	0	0
<i>Navpir</i>	0	0	0	0	1
<i>Navple</i>	0	0	0	0	1
<i>Navpol</i>	0	0	0	0	1
<i>Navpul</i>	0	0	0	0	1
<i>Navpun</i>	0	0	0	0	1
<i>Navrob</i>	0	0	1	0	0
<i>Navrup</i>	0	1	0	0	0
<i>Navsan</i>	0	1	0	0	0
<i>Navsax</i>	0	0	0	0	1
<i>Navsch</i>	1	0	0	0	0
<i>Navsci</i>	0	0	1	0	1
<i>Navsco</i>	0	0	1	0	1
<i>Navsem</i>	0	0	0	0	1
<i>Navser</i>	0	0	0	0	1
<i>Navspl</i>	0	1	1	0	0
<i>Navste</i>	0	0	0	0	1
<i>Navste</i>	0	0	0	0	1
<i>Navsub</i>	0	0	1	0	1
<i>Navten</i>	0	0	1	0	0
<i>Navter</i>	0	0	0	0	1
<i>Navtri</i>	0	0	0	0	1
<i>Navumb</i>	0	0	0	0	1
<i>Navvir</i>	0	0	0	0	1
<i>Navwur</i>	0	0	1	0	0
<i>Navxyr</i>	0	0	0	0	1
<i>Neodui</i>	0	0	0	1	1
<i>Neolon</i>	1	0	0	1	1
<i>Neoneb</i>	0	0	0	1	1
<i>Ochatt</i>	0	1	1	0	0
<i>Ochbar</i>	0	1	1	0	1
<i>Ochber</i>	1	0	0	0	1
<i>Ochflo</i>	1	0	1	0	0
<i>Ochlou</i>	1	1	1	0	0

Especies	GCOL	PGOR	PGC	PGP	PGOCC
<i>Ochmul</i>	1	0	0	0	1
<i>Ochmulvarang</i>	0	0	0	0	1
<i>Ochmulvarcan</i>	0	0	0	0	1
<i>Ochmulvarmul</i>	0	0	0	0	1
<i>Ochror</i>	0	1	1	0	0
<i>Ochrorvargra</i>	0	0	1	0	0
<i>Ochrorvarror</i>	0	1	1	0	0
<i>Paccor</i>	1	1	1	0	1
<i>Pachub</i>	1	0	0	0	1
<i>Pacpus</i>	1	0	0	0	1
<i>Pacset</i>	0	0	0	0	1
<i>Panlon</i>	1	0	0	0	1
<i>Penneo</i>	1	0	0	0	1
<i>Plains</i>	1	1	1	0	1
<i>Plaacr</i>	0	0	0	0	1
<i>Pladec</i>	1	0	0	0	1
<i>Pladuc</i>	1	1	0	0	1
<i>Plaegl</i>	0	1	0	0	0
<i>Plaegl</i>	0	0	1	0	0
<i>Plafro</i>	0	0	0	0	1
<i>Plamag</i>	0	0	0	0	1
<i>Planeg</i>	1	0	0	0	1
<i>Planegvargla</i>	0	0	0	0	1
<i>Plaori</i>	1	0	1	0	1
<i>Plaorivarori</i>	1	0	1	0	1
<i>Plaorivargra</i>	1	0	1	0	1
<i>Plarho</i>	0	0	1	0	0
<i>Plarug</i>	0	1	1	0	0
<i>Plaschvarzar</i>	0	0	0	0	1
<i>Plasch</i>	1	0	0	0	1
<i>Poepum</i>	0	1	1	1	0
<i>Poeret</i>	1	1	1	1	1
<i>Poeretvarret</i>	0	1	1	1	1
<i>Poeretvarscl</i>	0	0	1	1	0
<i>Psetro</i>	1	0	0	0	0
<i>Ptebre</i>	1	1	1	0	1
<i>Pteyc</i>	0	1	1	0	1
<i>Pteyc</i>	0	0	1	0	1
<i>Pteela</i>	0	1	1	0	1
<i>Ptelin</i>	0	0	0	0	1

Especies	GCOL	PGOR	PGC	PGP	PGOCC
<i>Ptemag</i>	0	0	0	0	1
<i>Ptepar</i>	0	1	1	0	1
<i>Pteren</i>	1	1	1	0	1
<i>Pteret</i>	0	0	0	0	1
<i>Ptesco</i>	0	1	1	0	1
<i>Ptespe</i>	0	0	1	0	0
<i>Pteste</i>	0	0	1	0	0
<i>Ptetat</i>	0	0	0	0	1
<i>Pteter</i>	0	0	1	0	1
<i>Rapang</i>	0	0	0	0	1
<i>Rapara</i>	0	0	0	0	1
<i>Rapchi</i>	0	0	1	0	0
<i>Rapcir</i>	1	0	0	0	1
<i>Rapelo</i>	1	0	1	0	1
<i>Rapfan</i>	0	1	1	0	0
<i>Rapfanvarfan</i>	0	1	1	0	0
<i>Rapfanvarmin</i>	0	1	0	0	0
<i>Rapgra</i>	0	0	1	0	0
<i>Raplin</i>	1	1	0	0	0
<i>Raplon</i>	1	0	0	0	1
<i>Rapmem</i>	0	1	0	0	0
<i>Rapmua</i>	1	0	0	0	0
<i>Rappal</i>	1	1	1	0	1
<i>Rappalvarpal</i>	0	1	1	0	1
<i>Rappalvarses</i>	0	1	0	0	1
<i>Rappyc</i>	0	0	1	0	0
<i>Raprug</i>	0	0	0	0	1
<i>Rapsau</i>	0	1	0	0	0
<i>Rapsca</i>	0	0	0	0	1
<i>Rapspe</i>	1	0	0	0	1
<i>Rapspr</i>	1	0	0	0	1
<i>Rapste</i>	0	1	1	0	0
<i>Rapule</i>	0	1	0	0	1
<i>Rapund</i>	0	0	0	0	1
<i>Rapxip</i>	0	1	0	0	1
<i>Rapyap</i>	1	0	0	0	1
<i>Retcat</i>	0	0	0	0	1
<i>Retchl</i>	1	1	1	0	1
<i>Retcon</i>	1	1	1	0	1

Especies	GCOL	PGOR	PGC	PGP	PGOCC
<i>Retdis</i>	0	0	0	0	1
<i>Retfra</i>	1	0	0	0	0
<i>Retgla</i>	0	0	0	0	1
<i>Retgui</i>	0	1	0	0	0
<i>Retkun</i>	0	0	1	0	0
<i>Retlax</i>	0	1	1	0	1
<i>Retlaxvarlax</i>	0	0	1	0	1
<i>Retlon</i>	0	0	0	0	1
<i>Retmag</i>	0	1	0	0	1
<i>Retpar</i>	0	0	1	0	0
<i>Retpau</i>	1	1	0	0	1
<i>Retpil</i>	1	0	0	0	1
<i>Retrha</i>	1	0	0	0	1
<i>Retsca</i>	1	1	1	0	1
<i>Retsch</i>	1	1	1	0	1
<i>Retschsubpsch</i>	0	0	0	0	1
<i>Retschvarang</i>	0	0	1	0	1
<i>Retsec</i>	1	0	0	0	1
<i>Retspe</i>	1	0	1	0	1
<i>Rettep</i>	1	0	0	0	1
<i>Rettru</i>	1	1	0	0	1
<i>Rhyapi</i>	0	1	0	0	0
<i>Rhyapp</i>	0	1	1	0	1
<i>Rhyappvarapp</i>	0	1	1	0	1
<i>Rhyappvarlax</i>	0	1	0	0	0
<i>Rhybra</i>	1	1	0	0	0
<i>Rhybre</i>	0	1	0	0	0
<i>Rhycar</i>	0	1	0	0	0
<i>Rhyphen</i>	1	0	1	0	1
<i>Rhycor</i>	0	1	1	0	0
<i>Rhycra</i>	1	0	0	0	1
<i>Rhycri</i>	0	1	0	0	0
<i>Rhyden</i>	0	1	1	0	0
<i>Rhydiv</i>	0	0	1	0	1
<i>Rhyfla</i>	0	1	1	0	1
<i>Rhyguy</i>	0	1	0	0	0
<i>Rhyhyd</i>	0	1	1	0	1
<i>Rhyjen</i>	0	1	0	0	0
<i>Rhylin</i>	1	1	0	0	1

Especies	GCOL	PGOR	PGC	PGP	PGOCC
<i>Rhymin</i>	0	0	1	0	0
<i>Rhynit</i>	0	0	0	0	1
<i>Rhynob</i>	1	0	0	0	0
<i>Rhyoli</i>	0	1	0	0	1
<i>Rhyolivaroli</i>	1	1	0	0	1
<i>Rhyolivarten</i>	0	1	0	0	0
<i>Rhypal</i>	0	1	1	0	0
<i>Rhypalvarpal</i>	0	1	0	0	0
<i>Rhypalvarros</i>	0	1	0	0	0
<i>Rhypub</i>	1	0	0	0	0
<i>Rhyung</i>	1	0	0	0	1
<i>Rhyvarvartri</i>	0	0	0	0	1
<i>Rhyvarvarvar</i>	0	0	0	0	1
<i>Ronaco</i>	0	0	1	0	1
<i>Ronacovaraco</i>	0	0	1	0	0
<i>Ronacovarobt</i>	0	0	1	0	0
<i>Roncap</i>	1	1	1	0	1
<i>Roncau</i>	0	0	1	0	0
<i>Rondui</i>	0	1	1	0	1
<i>Ronfla</i>	0	0	1	0	0
<i>Ronror</i>	0	1	1	0	0
<i>Saxacu</i>	1	1	1	0	1
<i>saxcom</i>	0	0	0	0	1
<i>Saxdui</i>	0	0	0	0	1
<i>Saxgra</i>	0	0	0	0	1
<i>Saxine</i>	1	0	0	0	1
<i>Saxpet</i>	1	0	0	0	1
<i>Saxreg</i>	0	1	1	0	0
<i>Saxspo</i>	0	0	0	0	1
<i>Schcuc</i>	1	0	0	0	1
<i>Schmar</i>	1	0	0	0	1
<i>Schsch</i>	1	0	0	0	0
<i>Schter</i>	1	0	0	0	1
<i>Senchi</i>	1	0	0	1	1
<i>Sencro</i>	0	1	1	1	1
<i>Sipcuc</i>	0	1	1	0	0
<i>Sipfol</i>	1	0	1	0	0
<i>Siphub</i>	1	0	1	0	0
<i>Sipmag</i>	1	0	1	0	0

Especies	GCOL	PGOR	PGC	PGP	PGOCC
<i>Sipmor</i>	0	0	1	0	1
<i>Sippac</i>	1	0	1	0	0
<i>Siprup</i>	1	0	1	0	0
<i>Spabic</i>	1	0	1	0	1
<i>Spauni</i>	0	1	1	0	1
<i>Spaunivarabr</i>	0	1	0	0	0
<i>Spaunivarjen</i>	0	1	0	0	0
<i>Spaunivaruni</i>	0	1	1	0	1
<i>Spaexc</i>	0	0	1	0	1
<i>Spagir</i>	1	0	0	0	0
<i>Spaule</i>	0	1	1	0	1
<i>Steara</i>	0	0	0	0	1
<i>Stecam</i>	1	0	0	0	1
<i>Stechi</i>	0	0	1	0	0
<i>Stecol</i>	1	0	0	0	0
<i>Stecol</i>	0	0	1	0	0
<i>Stecon</i>	0	1	1	0	0
<i>Stecuc</i>	0	0	0	0	1
<i>Stehua</i>	0	0	0	0	1
<i>Stejau</i>	0	0	1	0	0
<i>Stekun</i>	0	0	0	0	1
<i>Stemeg</i>	0	1	0	0	0
<i>Steobc</i>	0	0	0	0	1
<i>Steser</i>	0	1	1	0	0
<i>Stetal</i>	1	1	1	0	1
<i>Steang</i>	1	0	0	0	1
<i>Stesp1</i>	1	0	0	0	0
<i>Stesp2</i>	1	0	0	0	0
<i>Stedef</i>	0	0	0	1	0
<i>Stedif</i>	0	0	0	1	0
<i>Stedis</i>	0	0	0	1	0
<i>Steplo</i>	0	0	0	1	0
<i>Steram</i>	0	0	0	1	0
<i>Stetho</i>	0	0	0	1	0
<i>Tepauy</i>	0	0	1	1	1
<i>Tepcol</i>	1	0	0	1	0
<i>Tepsar</i>	0	0	1	1	1
<i>Tepsarsubspdui</i>	0	0	0	1	1
<i>Tepsarsubspsar</i>	0	0	1	1	0

Especies	GCOL	PGOR	PGC	PGP	PGOCC
<i>Tepsav</i>	1	0	0	1	1
<i>Tepyap</i>	0	0	0	1	1
<i>Thujen</i>	0	1	0	0	0
<i>Thupol</i>	1	0	1	0	1
<i>Thusph</i>	1	1	1	0	1
<i>Tylapi</i>	1	0	1	1	1
<i>Tylari</i>	0	0	0	1	1
<i>Tylbre</i>	0	0	1	1	0
<i>Tylflo</i>	0	0	1	1	1
<i>Tylgra</i>	0	0	0	1	1
<i>Tyllin</i>	0	0	0	1	1
<i>Tylpen</i>	0	0	0	1	1
<i>Tylphe</i>	1	1	1	1	0
<i>Tylsil</i>	0	0	0	1	1
<i>Tylspa</i>	0	0	0	1	1
<i>Tylspe</i>	0	0	0	1	1
<i>Tylter</i>	0	0	0	1	1
<i>Tyltre</i>	0	0	0	1	1
<i>Walins</i>	1	0	1	0	1
<i>Walmul</i>	1	0	0	0	1
<i>Walrip</i>	0	0	0	0	1
<i>Wedsqu</i>	1	1	1	0	1

**ANEXO 7.** Presencia o ausencia de las especies con distribución restringida de la región Guayana presentes en las regiones Naturales de Colombia.

Especie	GCOL	AN	PA	CA	OR	AM	INS
<i>Aboaci</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Aboame</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Abogra</i>	1	0	0	0	1	1	0
<i>Abokil</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Abolin</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Abomac</i>	1	0	0	0	1	1	0
<i>Abopul</i>	1	0	0	0	1	1	0
<i>Abospr</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Acacon</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Acapul</i>	1	0	0	0	1	0	0
<i>Acaspr</i>	1	0	0	0	1	1	0
<i>Adearb</i>	1	0	0	0	1	1	0
<i>Agapul</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Alddis</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Aldhet</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Aldlat</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Aralop</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Aravet</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Arcang</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Arctri</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Blagem</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Blagra</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Bleang</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Blehet</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Bonaqu</i>	1	0	0	0	1	1	0
<i>Boncol</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Bonexc</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Bonhol</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Bonmin</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Bonnob</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Bonpan</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Bonses</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Breref</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Broacu</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Brohec</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Bropan</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Broser</i>	1	0	0	0	0	1	0



Especie	GCOL	AN	PA	CA	OR	AM	INS
<i>Cepdra</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Ceprig</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Deccor</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Decopp</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Denrev</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Denyut</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Diagal</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Dicsti</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Digcer</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Digden</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Diglau</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Ducpau</i>	1	0	0	0	1	1	0
<i>Eucnit</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Eupacu</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Euphir</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Evelan</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Evemon</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Exoama</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Galcra</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Galpum</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Goncor</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Gonmar</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Guacer</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Guamag</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Guasup</i>	1	0	0	0	1	1	0
<i>Hennit</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Henver</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Hetbra</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Hetcon</i>	1	0	0	0	1	1	0
<i>Hetell</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Hetmim</i>	1	0	1	0	1	1	0
<i>Humbal</i>	1	0	1	0	1	1	0
<i>Humcra</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Humwur</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Irlnem</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Irlpra</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Leomaj</i>	1	0	0	0	1	1	0
<i>Leopia</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Leopul</i>	1	0	0	0	1	1	0

Especie	GCOL	AN	PA	CA	OR	AM	INS
<i>Lisben</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Macaxi</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Maclan</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Maclas</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Macneb</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Macphi</i>	1	0	0	0	1	0	0
<i>Macrad</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Macruf</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Macspr</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Macste</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Macsty</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Macsul</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Macthy</i>	1	0	0	0	1	1	0
<i>Monaem</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Monara</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Monart</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Monbra</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Monxyr</i>	1	0	0	0	1	1	0
<i>Marcoc</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Morrip</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Navaca</i>	1	0	0	0	1	1	0
<i>Navaxi</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Navbic</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Navcau</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Navebr</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Navfon</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Navgar</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Navgra</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Navhel</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Navnub</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Navpil</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Navsch</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Neolon</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Ochber</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Ochflo</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Ochlon</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Ochmul</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Paccor</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Pachub</i>	1	0	0	0	1	1	0

Especie	GCOL	AN	PA	CA	OR	AM	INS
<i>Pacpus</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Panlon</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Penneo</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Pladec</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Pladuc</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Plains</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Planeg</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Plaori</i>	1	0	0	0	1	1	0
<i>Plasch</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Poeret</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Psetro</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Ptebre</i>	1	1	0	0	1	1	0
<i>Pteren</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Rapcir</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Rapelo</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Raplin</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Raplon</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Rapmua</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Rappal</i>	1	0	1	0	0	1	0
<i>Rapspe</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Rapspr</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Rapyap</i>	1	0	0	0	1	1	0
<i>Retchl</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Retcon</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Retfra</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Retpau</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Retpil</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Retrha</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Retsca</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Retsch</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Retsec</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Retspe</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Rettep</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Rettru</i>	1	0	0	0	1	1	0
<i>Rhybra</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Rhycra</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Rhying</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Rhylin</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Rhynob</i>	1	0	0	0	0	1	0

Especie	GCOL	AN	PA	CA	OR	AM	INS
<i>Rhyoli</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Rhypub</i>	1	0	0	0	1	0	0
<i>Roncap</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Saxacu</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Saxine</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Saxpet</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Schcuc</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Schmar</i>	1	0	0	0	1	1	0
<i>Schsch</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Schter</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Senchi</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Sipfol</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Siphub</i>	1	0	0	0	1	1	0
<i>Sipmag</i>	1	0	0	0	1	1	0
<i>Sippac</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Siprup</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Spabic</i>	1	0	0	0	1	1	0
<i>Steang</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Stecam</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Stecol</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Stesp1</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Stesp2</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Stetal</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Tepcol</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Tepsav</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Thupol</i>	1	0	0	0	1	0	0
<i>Thusph</i>	1	0	0	0	1	1	0
<i>Tylapi</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Tylphe</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Walins</i>	1	0	0	0	1	1	0
<i>Walmul</i>	1	0	0	0	0	1	0
<i>Wedsqu</i>	1	0	0	0	0	1	0



Especie	VICH	ARA	CHIR	GUA	LIN	MAC	GVI	TAR-YUP	VAU
<i>Cepdra</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>Ceprig</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Deccor</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Decopp</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Denrev</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Denyut</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Diagal</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>Dicsti</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Digcer</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Digden</i>	0	1	0	1	0	0	0	1	1
<i>Diglau</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Ducpau</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	1
<i>Eucnit</i>	0	1	1	1	0	0	0	1	1
<i>Eupacu</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Euphir</i>	0	1	1	1	0	0	1	0	1
<i>Evelan</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Evemon</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	1
<i>Exoama</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Galcra</i>	0	1	1	1	0	0	0	1	1
<i>Galpum</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Goncor</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Gonmar</i>	0	1	1	1	0	0	1	0	1
<i>Guacer</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	1
<i>Guamag</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Guasup</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Hennit</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Henver</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Hetbra</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Hetcon</i>	0	1	0	1	0	0	0	1	1
<i>Hetell</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>Hetmim</i>	0	1	1	1	0	0	0	1	1
<i>Humbal</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	1
<i>Humcra</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Humwur</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Irlnem</i>	0	1	0	1	0	0	0	1	1
<i>Irlpra</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	1
<i>Leomaj</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Leopia</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Leopul</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0

Especie	VICH	ARA	CHIR	GUA	LIN	MAC	GVI	TAR-YUP	VAU
<i>Lisben</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Macaxi</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Maclan</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Maclas</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Macneb</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Macphi</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Macrad</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Macruf</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Macspr</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Macste</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Macsty</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Macsul</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Macthy</i>	1	1	1	1	0	0	1	0	1
<i>Monaem</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	1
<i>Monara</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Monart</i>	0	1	1	1	0	0	1	0	1
<i>Monbra</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Monxyr</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Morcoc</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>Morrip</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Navaca</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Navaxi</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Navbic</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Navcau</i>	0	0	1	1	0	0	0	1	1
<i>Navebr</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Navfon</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Navgar</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Navgra</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Navhel</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Navnub</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Navpil</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Navsch</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neolon</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ochber</i>	0	1	1	1	0	0	1	0	1
<i>Ochflo</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ochlou</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Ochmul</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Paccor</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>Pachub</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0





