

Relaciones fitogeográficas de las sierras y afloramientos rocosos de la Guayana colombiana: un estudio preliminar

Phytogeographical relationships of Sierras and the rocky sandstone outcrops of the Colombian Guayana: a preliminary analysis

DIEGO GIRALDO-CAÑAS

Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Santafé de Bogotá, Distrito Capital, Colombia, e-mail: giraldoc@ciencias.unal.edu.co

RESUMEN

Se comentan algunas afinidades florísticas de los afloramientos rocosos y sierras de la Guayana colombiana sobre la base de cuatro grupos de angiospermas: *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae), *Raddiella* (Poaceae: Bambusoideae: Olyrodae), Rapateaceae y Malpighiaceae. Las áreas consideradas son las sierras de Chiribiquete, La Lindosa, La Macarena y los afloramientos rocosos de El Tuparro, Araracuara y Las Lajas de Guainía. La mayoría de las especies consideradas (70 %) están distribuidas en el Escudo Guayanés; de éstas el 16 % es endémico de la Guayana colombiana; mientras que el 30 % restante presenta una amplia distribución en el Neotrópico. Una clasificación biogeográfica fenética de tipo jerárquico apoya la hipótesis de que la sierra de La Macarena pertenece al complejo fitogeográfico guayano-colombiano y no al conjunto andino. Se propone que la sierra de La Macarena debe pertenecer al Distrito Araracuara de la Provincia Guayana Occidental.

Palabras clave: escudo Guayanés, Guayana colombiana, Amazonia colombiana, fitogeografía.

ABSTRACT

Some phytogeographical relationships of the Colombian Guayana are commented. The analysis considered four groups of flowering plants: *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae), *Raddiella* (Poaceae: Bambusoideae: Olyrodae), Rapateaceae and Malpighiaceae. The areas considered were the Sierras Chiribiquete, La Lindosa, La Macarena, and the rocky sandstone outcrops of El Tuparro, Araracuara, and Las Lajas of Guainía. Most species (70 %) are distributed in the Guayana Region; of these, about 16 % are endemic to the Colombian Guayana; while 30 % occur in the Neotropics. Results based on a phenetic biogeographical study support the hypothesis that the Sierra de La Macarena is an area belonging to the Colombian Guayana phytogeographical complex instead of to the Andean group. I propose that the Sierra de La Macarena belongs to Araracuara District of the Western Guayana Province.

Key words: Guayana shield, Colombian Guayana, Colombian Amazonia, phytogeography.

INTRODUCCIÓN

Los escudos Guayanés y Brasileño forman el núcleo precámbrico del continente sudamericano y han constituido la fuente principal de sedimentos que eventualmente fueron incorporados a los cinturones paleozoicos, mesozoicos y cenozoicos que los rodean (Andes y montañas del Caribe) (Daly & Prance 1989, Briceño & Schubert 1992). Al Escudo Guayanés pertenece la región fitogeográfica de la Guayana, una región de ca. 1 millón de km², la cual está ubicada en el norte de Sudamérica, comprendiendo el sur de Venezuela y partes de Guyana, Surinam, Guayana Francesa, Colombia y Brasil (Boom 1990). Esta región posee una rica flora vascular estimada en unas 9.400

especies, de las cuales un 40 % son endémicas (véase Berry et al. 1995). La Guayana colombiana pertenece a la provincia Guayana Occidental de la región fitogeográfica de la Guayana (Huber 1994, Berry et al. 1995).

En la región fitogeográfica de la Guayana está presente una amplia gama de formaciones vegetales que, por sus peculiaridades bio-ecológicas, revisten importancia en lo que respecta a sus características de diversidad, endemismo, evolución, fragilidad y distribución. Sin embargo, la exploración científica de la Guayana colombiana es incipiente y relativamente reciente comparada con la venezolana que ha estado sujeta a investigaciones más detalladas y continuas en el tiempo (Steyermark 1966, 1974, 1979, 1984, Maguire

1970, 1979, Huber 1988, 1990, 1992, 1994, Huber & Wurdack 1984, Steyermark & Maguire 1984, Zinck 1986, Boom 1990, Rull 1991, Dezzeo & Huber 1995, Steyermark et al. 1995). En este sentido, es poco lo que sabemos de la composición florística, la riqueza de especies y las relaciones fitogeográficas de la mayoría de los afloramientos rocosos, sierras y cerros de la Guayana colombiana.

En el extremo noroccidental de la Amazonia colombiana, entre los ríos Güéjar y Guayabero, se encuentra la sierra de La Macarena, un complejo montañoso cuya ubicación fitogeográfica ha estado en duda (Berry et al. 1995). Algunos autores consideran que dicha sierra forma parte de la región fitogeográfica Guayana (Maguire 1970, 1979, Sastre 1995), mientras que otro autor propone ubicarla en el complejo fitogeográfico andino (Huber 1994). No obstante, ninguno de los anteriores autores proporciona información para respaldar su propuesta de incluir a la sierra de La Macarena dentro de una u otra categoría fitogeográfica. Es por esto que se hace necesario aportar información para esclarecer la posición fitogeográfica de la sierra de La Macarena.

El presente trabajo tiene por finalidad determinar si la sierra de La Macarena es un área geográfica integrada al complejo fitogeográfico guayano-colombiano, como lo consideran Maguire (1970, 1979) y Sastre (1995) y no al complejo andino, como lo propone Huber (1994). Para ello se realizó un análisis preliminar de las afinidades florísticas de las siguientes áreas de la Guayana colombiana: sierras de Chiribiquete, La Lindosa, La Macarena y los afloramientos rocosos de El Tuparro, Araracuara y Las Lajas de Guainía (Fig. 1). En el análisis se incluyeron dos áreas de la vertiente pacífica de la Cordillera Occidental Andina de Colombia (localizadas en los departamentos del Chocó y Valle del Cauca) con el fin de considerar floras andinas para el contraste de las relaciones florísticas.

Generalidades florísticas y ecológicas de la Guayana colombiana

La vegetación está representada por bosques bajos y abiertos, arbustales y sabanas. Los bosques exhiben una cobertura baja (30-40 %) y un dosel irregular (bosques abiertos), en los que las especies arbóreas presentan diámetros a la altura del pecho de 30 a 100 mm y alturas hasta de 8 m. El componente arbóreo está caracterizado por varias especies de *Swartzia* (Fabaceae), *Ouratea* (Ochnaceae), *Hevea*, *Senefeldera*, *Senefelderopsis chiribiquetensis* (Euphorbiaceae), *Protium*

(Burseraceae), *Euphronia* (Euphroniaceae) y varias especies de Apocynaceae y Clusiaceae, entre otras. Presentan abundantes epífitas (orquídeas, helechos, bromeliáceas, aráceas, hepáticas, musgos y líquenes). El número de individuos de especies arbóreas es bajo y hay pocas especies de lianas y enredaderas [e.g., *Aristolochia* (Aristolochiaceae), *Mikania* (Asteraceae), *Marcgraviastrum* (Marcgraviaceae), *Passiflora* (Passifloraceae), algunas Bignoniaceae y Apocynaceae]. Por otra parte, el sotobosque es muy denso, con mucha hojarasca y se caracteriza por la presencia de arbustos y hierbas, en su mayoría perennes. Entre los taxa típicos del sotobosque se destacan varias especies de *Zamia* (Zamiaceae), *Rapatea* (Rapateaceae), *Anthurium* (Araceae), *Lindsaea* (Pteridophyta), *Piper* (Piperaceae), Bromeliaceae y plántulas y briznales de los taxa arbóreos.

Los arbustales se localizan por lo regular sobre los afloramientos rocosos, donde la diversidad y abundancia de taxa son bajas. Son característicos, entre los arbustos y arbolitos, varias especies de *Bonnetia* (Bonnetiaceae), de *Clusia* (Clusiaceae), de *Palicourea* (Rubiaceae), *Xylopia aromatica* (Annonaceae), *Gongylolepis martiana*, *Stenopadus* sp. (Asteraceae), *Acanthella sprucei* (Melastomataceae), *Psidium* sp. (Myrtaceae), *Tepuianthus* sp. (Tepuianthaceae), y entre las herbáceas se destacan varias especies de *Vellozia* (Velloziaceae), de *Axonopus* (serie *Barbigeri*, principalmente), de *Schizachyrium* (Poaceae), de *Navia*, *Aechmea* (Bromeliaceae), de *Anemia*, *Selaginella* (Pteridophyta), *Diacidia parvifolia* (Malpighiaceae), entre otras. Las sabanas pueden ser de varios tipos, entre los que se destacan las sabanas arboladas [con presencia de *Byrsonima amoena*, *B. crassifolia*, *B. spicata* (Malpighiaceae) y *Curatella americana* (Dilleniaceae)] y las sabanas graminoides. En los dos tipos de sabanas mencionados hay una marcada abundancia de especies de Poaceae como *Trachypogon*, *Andropogon*, *Panicum*, *Paspalum* (principalmente del grupo *Ceresia*), *Axonopus* (principalmente especies de la sección *Cabrera* y de la serie *Barbigeri*), *Otachyrium versicolor*, *Xyris* (Xyridaceae), varias especies de Eriocaulaceae, de *Utricularia* (Lentibulariaceae), de *Bulbostylis* (Cyperaceae), de *Calea* (Asteraceae), de *Aeschynomene*, *Clitoria*, *Desmodium*, *Macroptilium* (Fabaceae), *Nautilocalyx* (Gesneriaceae), *Hyptis* (Lamiaceae), *Siphantera* (Melastomataceae), *Sipanea*, *Sipaneopsis* (Rubiaceae), *Drosera capillaris* (Droseraceae), entre otras (Giraldo-Cañas 1998, 1999a).

Todas estas formaciones se caracterizan por una marcada esclerofilia (la cual puede repre-

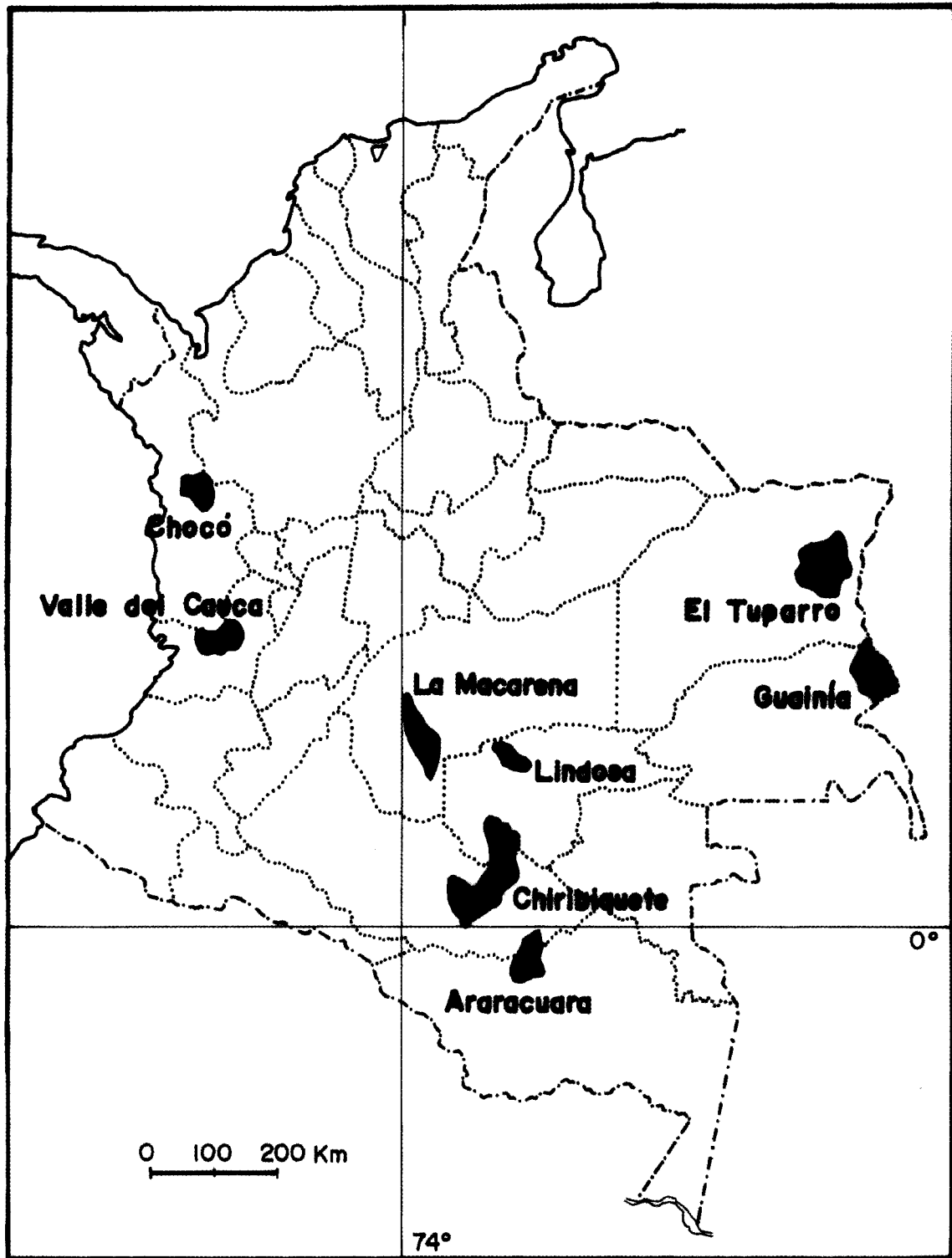


Fig. 1: Localización de las seis áreas de la Guayana colombiana y de las dos áreas andinas de Colombia consideradas en el presente estudio.

Location of the six areas of Colombian Guayana and two Colombian Andean areas considered in this study.

sentar una respuesta xeromórfica a la sequía fisiológica), baja diversidad de especies, y niveles de endemismo moderado a alto comparados con los presentados por los bosques amazónicos que rodean a estas formaciones (Cárdenas & Giraldo-Cañas 1997, Giraldo-Cañas 1999b), tanto a nivel específico como genérico (*Axonopus* serie *Barbigeri* (Poaceae), Rapateaceae, Bromeliaceae, Cyperaceae, Asteraceae, Euphorbiaceae, Malpighiaceae, Melastomataceae, Ochnaceae, Rubiaceae). Estas formaciones se restringen a suelos compuestos de arena blanca y roca expuesta, y generalmente se presentan en altitudes intermedias a altas (hasta ca. 840 m), donde los suelos pueden ser hidromórficos, pero también se encuentran en sitios bajos, los cuales pueden estar sujetos a inundación. La fisionomía de las plantas exhibe una serie de características que sugieren estrés fisiológico, hídrico y de nutrientes: los arbustos y árboles presentan un aspecto "raquítico", con follaje reducido, ramas delgadas y copas pequeñas. Ocasionalmente, algunos árboles emergentes son más robustos y ramificados. El aspecto "raquítico" de la vegetación sería un reflejo de las condiciones edáficas, las que, a su vez, son el resultado de una pérdida de nutrientes y/o deficiencias hídricas periódicas en sus suelos arenosos y rocosos (N. Rodríguez, comunicación personal). Los suelos, entisoles, son de naturaleza oligotrófica, deficientes en elementos minerales y con una baja capacidad de intercambio catiónico en comparación con los oxisoles.

Bajo tales déficits hídricos y de nutrientes, no es sorprendente que estas formaciones vegetales sean únicas no sólo en términos estructurales y funcionales, sino también en su composición biológica. La relativa baja diversidad de este tipo de formación vegetal, comparada con la de los bosques amazónicos (Cárdenas & Giraldo-Cañas 1997, Giraldo-Cañas 1999b) y andinos septentrionales (Giraldo-Cañas 1995, 2000a), es probablemente, en parte, también una consecuencia de su mayor aislamiento (véase Ibsch et al. 1995). Así, las formaciones vegetales de la Guayana presentan un alto grado de aislamiento, factor que influye, en última instancia, sobre la composición biológica de estos sitios. Para una mayor información acerca de las características ecológicas y florísticas de la región guayanesa véanse las contribuciones de Boom (1990), Cleef & Duivenvoorden (1994), Cortés & Franco (1997), Cortés et al. (1998), Dezzio & Huber (1995), Duivenvoorden & Cleef (1994), Estrada & Fuentes (1993), Huber (1988, 1990, 1992, 1994), Kubitzki (1990), Maguire (1970, 1979), Rull (1991), Steyermark (1979, 1984), Steyermark &

Maguire (1984), Steyermark et al. (1995), entre otras.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para estimar las afinidades florísticas entre las áreas de la Guayana colombiana consideradas se contemplaron cuatro grupos de plantas (sobre los cuales he realizado estudios sistemáticos y colecciones en la Guayana y Amazonia colombianas desde 1993), los que presentan características muy peculiares de endemismo y distribución en la Guayana (véanse Maguire 1970, 1982, Cabrera & Willink 1980, Anderson 1981, Berry et al. 1995, Giraldo-Cañas 1996, 1997, 1998, 1999a, 1999c, 2000b, 2000c, en prensa a, en prensa b, Stevenson et al. 1998). Esto los convierte en indicadores adecuados para estimar las afinidades y relaciones fitogeográficas entre las sierras y afloramientos rocosos de la Guayana colombiana y de la Guayana en general. Estos grupos son los géneros de Poaceae *Axonopus* (Panicoideae: Paniceae), del cual se consideraron 14 especies, *Raddiella* (Bambusoideae: Olyrodae), del que se consideraron dos especies, y las familias Malpighiaceae y Rapateaceae con 30 y 18 especies consideradas, respectivamente. Las colecciones botánicas se encuentran depositadas en el Herbario Amazónico Colombiano (COAH, Santafé de Bogotá, Colombia). También se consultaron las colecciones de los herbarios Nacional Colombiano (COL), Universidad de Antioquia (HUA), Nacional de Venezuela (VEN), Nacional de México (MEXU), Jardín Botánico de Nueva York (NY), Jardín Botánico de Missouri (MO) e Instituto de Botánica Darwinion (SI). Como se mencionó anteriormente, en el análisis se incluyeron dos áreas de la Cordillera Occidental Andina de Colombia con el fin de considerar floras andinas para el contraste de las relaciones florísticas. Los datos aquí empleados provienen de Giraldo-Cañas (1996, 1997, 1998, 1999a, 1999c, 2000b, 2000c, en prensa a, en prensa b).

Para mostrar las afinidades entre las áreas consideradas se utilizó una clasificación biogeográfica fenética de tipo jerárquico (Espinosa & Llorente 1993) basada en un análisis de agrupamiento (Stott 1981). Para tal fin, se construyó un fenograma usando la técnica de ligamiento promedio no ponderado (UPGMA) ya que esta técnica origina una menor distorsión del fenograma (Crisci & López 1983). Los cálculos de los porcentajes de similitud se estimaron a partir del coeficiente de Sørensen (SD), ya que éste concede mayor peso a las coincidencias (Crisci & López 1983). El cálculo del coeficiente de similitud se

estimó en base a la información de la Tabla 1. La nomenclatura de especies sigue a Giraldo-Cañas (1998, 1999a, 1999c, 2000b, 2000c) para *Axonopus* (Poaceae), a Anderson (1981) y a Giraldo-Cañas (1996) para Malpighiaceae, a Giraldo-Cañas (en prensa a) para *Raddiella* (Poaceae), a Giraldo-Cañas (1997) para Rapateaceae y a Steyermark et al. (1995) para las demás especies citadas en el texto.

RESULTADOS

Elementos fitogeográficos

Las 64 especies consideradas en este estudio fueron agrupadas en cuatro categorías o elementos fitogeográficos que se detallan en la Tabla 1: (1) Especies endémicas locales: son exclusivas de un sólo afloramiento rocoso o sierra. En esta categoría hay tres especies (*Raddiella molliculma* de la sierra de Chiribiquete, *Byrsonima* sp. nov. de la sierra de La Macarena y *Tetrapterys chloroptera* de la serranía de La Lindosa); (2) especies endémicas de estrecho rango geográfico (< 20.000 km²): dentro de esta categoría se ubican 13 especies; (3) especies con distribución amplia en la región fitogeográfica Guayana: 28 especies poseen una distribución guayanesa; (4) especies con amplia distribución en el Neotrópico: dentro de esta categoría hay un 30 % (20) de las especies consideradas. Entre éstas hay siete especies de *Axonopus*, una de *Raddiella* (*R. esenbeckii*) y 12 especies de Malpighiaceae.

Afinidades florísticas

La sierra de La Macarena conforma un grupo de afinidad florística con cuatro áreas de la Guayana colombiana (El Tuparro, La Lindosa, Araracuara y Chiribiquete). Dentro de este grupo, La Macarena representa un subgrupo de afinidad con El Tuparro y La Lindosa con una similitud cercana al 60 % (Fig. 2, Tabla 2). Estas tres áreas están ubicadas en el norte de la Amazonia colombiana (Fig. 1). En este subgrupo, las Rapateaceae están mínimamente representadas con tan sólo una especie en El Tuparro (*Monotrema bracteatum*), mientras que el género *Axonopus* está representado por nueve especies y las Malpighiaceae con 15 especies. Así, La Macarena comparte con El Tuparro un 71,4 % y con La Lindosa un 57 % de similitud florística (Tabla 2).

Un segundo subgrupo de afinidad florística está conformado por los afloramientos rocosos de Araracuara y la Sierra de Chiribiquete con un 53

% de similitud, áreas geográficamente muy cercanas (Fig. 1). En este subgrupo se han registrado cinco especies de *Axonopus*, siete especies de Rapateaceae y 11 especies de Malpighiaceae. La conformación de este subgrupo coincide con lo encontrado por Cleef & Duivenvoorden (1994), Cortés & Franco (1997) y Cortés et al. (1998), quienes consideran a estas dos áreas como un continuo biogeográfico sobre la base de la afinidad de sus respectivas floras.

Por su parte, las dos áreas andinas, localizadas en los departamentos del Chocó y Valle del Cauca, conformaron otro grupo de afinidad florística, con una similitud del 75 % (Tabla 2, Fig. 2). Este grupo, a su vez, comparte un 23,7 % de similitud (Fig. 2) con el grupo conformado por cinco áreas guayanesas (La Macarena, El Tuparro, La Lindosa, Araracuara y Chiribiquete), representado básicamente por la presencia común de varias especies ruderales y ampliamente distribuidas en el continente americano como son *Axonopus compressus*, *A. fissifolius* y *A. scoparius* (Giraldo-Cañas 1999c)

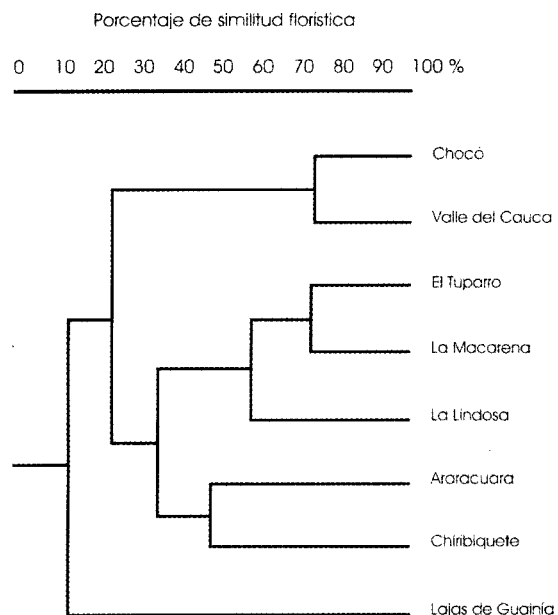


Fig. 2: Clasificación biogeográfica fenética para seis áreas de la Guayana colombiana y dos áreas andinas (Chocó y Valle del Cauca). Los porcentajes de afinidad fueron calculados con el índice de similitud de Sørensen; el fenograma se construyó usando la técnica de ligamiento promedio no ponderado (UPGMA) (Crisci & López 1983).

Phenetic biogeographic classification for six areas of the Colombian Guayana and two areas of the Andean Region (Chocó and Valle del Cauca). Percentages of affinity were based on Sørensen's index; the phenogram was elaborated based on UPGMA technique (Crisci & López 1983).

y por *Stigmaphyllon sinuatum* (Giraldo-Cañas 1996).

Las Lajas de Guainía (Amazonia oriental colombiana) exhiben una ubicación aislada en el dendrograma (Fig. 2), con una similitud del 14,5 % en la conformación de los otros dos grupos de afinidad florística. En esta localidad se ha registrado el mayor número de especies y el más alto endemismo para las especies aquí consideradas. Vemos en la Tabla 1 que en esta área está presente el mayor número de especies (29 de las 64 especies analizadas), seguida por Araracuara (19 especies), La Lindosa (18 especies), La Macarena

(15 especies), Chiribiquete (14 especies) y por último El Tuparro con sólo ocho especies.

DISCUSIÓN

Relaciones fitogeográficas

La conformación de los grupos de afinidad florística (Fig. 2) puede ser explicada, al menos en parte, por la cercanía geográfica de las áreas (Fig. 1) y por su distribución en los tres distritos florísticos dados por Berry et al. (1995) para la

TABLA 1

Especies de los géneros de Poaceae, *Axonopus* (Panicoideae: Paniceae) y *Raddiella* (Bambusoideae: Olyrodae) y de las familias Rapateaceae y Malpighiaceae presentes en la Guayana colombiana y sus categorías de distribución. Los números entre paréntesis indican: (1) especie endémica de un sólo afloramiento o sierra; (2) especie endémica con un área de distribución < 20.000 km² (dentro de esta categoría caen varias especies que están presentes en los límites de Guainía y Venezuela); (3) especie con distribución amplia en el Escudo Guayanés; (4) especie con amplia distribución en el Neotrópico

The species of *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae), *Raddiella* (Poaceae: Bambusoideae: Olyrodae), Rapateaceae, and Malpighiaceae from the Colombian Guayana. (1) Endemic species to one sierra or rocky sandstone; (2) endemic species with a distribution area < 20,000 km²; (3) species widely distributed in the Guayana shield; (4) species widely distributed in the Neotropics

Taxa	El Tuparro	Guainía	La Lindosa	Araracuara	La Macarena	Chiribiquete
Poaceae						
<i>Axonopus anceps</i> (3)	X	X				
<i>A. aureus</i> (4)	X		X		X	
<i>A. casiquiarensis</i> (2)		X				
<i>A. chrysolepharis</i> (4)			X		X	
<i>A. compressus</i> (4)				X		
<i>A. fissifolius</i> (4)	X	X	X	X	X	
<i>A. flabelliformis</i> (3)					X	
<i>A. leptostachyus</i> (4)		X				
<i>A. piccae</i> (3)		X				
<i>A. purpusii</i> (4)			X		X	
<i>A. schultesii</i> (3)			X	X		X
<i>A. scoparius</i> (4)		X	X	X		
<i>A. triglochinosoides</i> (3)		X				
<i>A. zuloagae</i> (2)			X	X		
<i>Raddiella esenbeckii</i> (4)			X	X	X	X
<i>R. molliculma</i> (1)						X
Rapateaceae						
<i>Cephalostemon squarrosus</i> (2)						X
<i>Duckea cyperaceoidea</i> (3)		X				
<i>D. flava</i> (3)		X				
<i>D. junciformis</i> (2)		X				
<i>Guacamaya superba</i> (2)		X				
<i>Monotrema aemulans</i> (3)		X		X		X
<i>M. arthrophyllum</i> (2)				X		X
<i>M. bracteatum</i> (3)	X	X				
<i>M. xyridoides</i> (2)				X		

TABLA 1 (continuación)

<i>Rapatea circasiana</i> (2)		X				
<i>R. elongata</i> (2)						X
<i>R. longipes</i> (3)		X				
<i>R. paludosa</i> (3)				X		
<i>R. spruceana</i> (3)		X				
<i>Saxofridericia inermis</i> (3)		X				
<i>Schoenocephalum coriaceum</i> (2)		X				
<i>S. martianum</i> (2)		X		X		
<i>Spathanthus bicolor</i> (3)		X				
Malpighiaceae						
<i>Banisteriopsis caapi</i> (3)	X			X		X
<i>B. martiniana</i> (4)				X		X
<i>B. pubipetala</i> (4)					X	
<i>Byrsonima amoena</i> (3)				X		X
<i>B. chrysophylla</i> (3)		X				
<i>B. concinna</i> (3)				X		
<i>B. coniophylla</i> (3)		X				
<i>B. crassifolia</i> (4)	X		X		X	
<i>B. crispa</i> (4)					X	
<i>B. fernandezii</i> (2)						X
<i>B. japurensis</i> (3)				X	X	
<i>B. spicata</i> (4)				X	X	
<i>B. verbascifolia</i> (4)	X		X		X	
<i>Byrsonima</i> sp. nov. (1)					X	
<i>Burdachia prismatocarpa</i> (3)						X
<i>Diacidia galphimioides</i> (3)		X				
<i>D. parvifolia</i> (2)			X			X
<i>Heteropterys atabapensis</i> (3)		X				
<i>H. beecheyana</i> (3)	X		X		X	
<i>H. macrostachya</i> (4)			X	X		
<i>H. nervosa</i> (3)		X				
<i>H. orinocensis</i> (3)		X				
<i>Hiraea fagifolia</i> (4)			X			
<i>H. faginea</i> (4)		X				
<i>Mascagnia macrodisca</i> (3)			X			
<i>Stigmaphyllon sinuatum</i> (4)			X	X	X	X
<i>Tetrapterys calophylla</i> (4)			X			
<i>T. chloroptera</i> (1)			X			
<i>T. gracilis</i> (3)		X				
<i>T. mucronata</i> (4)		X				
Número total de especies	8	29	18	19	15	14

Provincia de Guayana Occidental. Así, Las Lajas de Guainía, que representan un grupo unitario, pertenecen al distrito del Alto Río Negro, El Tuparro al distrito Atabapo-Ventuari, mientras que Araracuara, Chiribiquete y La Lindosa pertenecen al distrito Araracuara, y las dos áreas de la vertiente pacífica de la Cordillera Occidental colombiana pertenecen a la región andina.

Además de la conformación del primer subgrupo de afinidad florística (La Macarena, El Tuparro y La Lindosa, Fig. 2), podemos apreciar en la Tabla 2 que La Macarena comparte un poco más del 33 % de afinidad con Araracuara y un 31 % con

Chiribiquete, mostrando que hay una conexión continua entre estas áreas y así la migración de especies ha sido relativamente fácil, particularmente durante los períodos secos del Pleistoceno, donde la selva fue fragmentada por vegetación de sabana y/o bosques secos deciduos (Gentry 1982a, Haffer 1982, Connor 1986, Schubert 1988, Taylor 1991, Van der Hammen 1992). Esto último no ocurre con la familia Rapateaceae, la cual está poco representada hacia el norte y noroeste de la Amazonia colombiana y máximamente representada en Guainía (Amazonia oriental). Por otra parte, la presencia en La Macarena de varios taxa

TABLA 2

Porcentajes de similitud florística entre seis áreas de la Guayana colombiana y dos áreas andinas colombianas (Chocó y Valle del Cauca). Valores calculados con el índice de similitud de Sørensen (Crisci & López 1983)

Percentages of floristic affinity among six areas of the Colombian Guayana and two areas of Colombian Andean region (Chocó and Valle del Cauca). Values calculated with Sørensen's index (Crisci & López 1983)

Sitio	El Tuparro	Guainía	La Lindosa	Araracuara	La Macarena	Chiribiquete	Chocó	Valle del Cauca
El Tuparro	X	18,2	60,6	35,3	71,4	33,3	11,7	00,0
Guainía		X	11,8	23,1	08,7	12,5	15,8	11,1
La Lindosa			X	43,9	57,1	32,4	37,0	53,3
Araracuara				X	33,3	52,6	41,4	30,8
La Macarena					X	31,3	17,4	18,2
Chiribiquete						X	17,4	09,5
Chocó							X	75,0
Valle del Cauca								X

endémicos de la región Guayana (*Axonopus flabelliformes*, *Heteropterys beecheyana* y *Byrsonima japurensis*) constituiría una evidencia más que apoyaría la inclusión de esta sierra en la región fitogeográfica Guayana. Dicha inclusión está respaldada también por la presencia en la sierra de La Macarena de varias especies de los géneros *Calea* (Asteraceae), *Navia* (Bromeliaceae), *Irlbachia* (Gentianaceae), *Humiria* (Humiriaceae), *Sipaneopsis* (Rubiaceae), *Rhyncholacis*, *Weddellina* (Podostemaceae) y *Vellozia* (Velloziaceae) (observaciones personales), características de la región Guayana (véase Berry et al. 1995).

Los resultados de este estudio coinciden con el análisis efectuado por Sastre (1995) para la familia Ochnaceae en la Guayana colombiana, quien propone considerar La Macarena como un área perteneciente al complejo fitogeográfico guayano-colombiano. Esta hipótesis también es apoyada por análisis geológicos (IGAC 1980, Garcés & de la Zerda 1994, Rangel et al. 1995, Murillo 1997) que consideran a la sierra de La Macarena como perteneciente al Escudo Guayanés.

Por otra parte, Rangel et al. (1995) muestran que La Macarena presenta afinidades florísticas significativas con la región andina, dada su cercanía geográfica. Varios autores (Balslev & Mori 1981, Gentry 1982b, Huber 1988, Berry et al. 1995, Giraldo-Cañas 1996, 1999d) han encontrado afinidades florísticas entre las tierras altas de la Guayana, la región andina, el Chocó colombiano y Centroamérica en relación a taxa tales como *Podocarpus* (Podocarpaceae), *Drimys* (Winteraceae), *Weinmannia* (Cunoniaceae), *Cortaderia* (Poaceae), varias especies de la tribu Mutiseae (Asteraceae), *Pterozonium* (Pteridaceae), *Bonnetia* (Bonnetiaceae), *Rapatea*

(Rapateaceae) y varios taxa de Malpighiaceae y Marcgraviaceae, entre otras.

Por su parte, el análisis panbiogeográfico de Cortés & Franco (1997) sugiere que la sierra de Chiribiquete, el Chocó y Centroamérica están muy relacionadas, lo que se podría explicar debido a la existencia de una flora común entre el Escudo Guayanés y las islas que hoy comprenden la región ístmica centroamericana en el Mioceno y Plioceno temprano. Dicha relación florística se vería afectada por el levantamiento de la Cordillera de los Andes. Así, los Andes habrían aislado el noroeste de Sudamérica de la Amazonia, lo que habría resultado en una disminución progresiva en la representación de muchas especies y géneros amazónicos desde la Amazonia al valle del Magdalena (Colombia), el Chocó biogeográfico y Centroamérica (Giraldo-Cañas 1999d). Estas relaciones de afinidad florística también podrían ser consideradas para explicar las actuales relaciones de la flora de la sierra de La Macarena con la flora andina consideradas por Rangel et al. (1995). No obstante, la sierra de La Macarena debería ser considerada como un área guayanesa, sin desconocer sus afinidades florísticas con la región andina.

Dentro de la conformación de los grupos de afinidad florística, es necesario destacar la "temprana" separación de Las Lajas de Guainía que conforman un grupo unitario (Fig. 2) a pesar de la cercanía geográfica que presenta particularmente con El Tuparro. Esta situación podría ser explicada por factores orográficos puesto que Las Lajas de Guainía constituyen afloramientos graníticos conocidos como "inselbergs" (Ibisch et al. 1995) que estuvieron afectados por procesos de erosión, y que resultaron en la pérdida de las delgadas capas de rocas sedimentarias (véase Huber 1995a)

que perduran en las demás sierras, cerros y afloramientos (Garcés & de la Zerda 1994). Las lajas corresponden a rocas igneo-metamórficas (Huber 1995b) y estos "inselbergs" son los más antiguos de la región Guayana (Garcés & de la Zerda 1994, Huber 1995a, 1995b).

Por otra parte, la mayor precipitación (3.000-3.500 mm/año) de Las Lajas de Guainía comparada con las otras áreas consideradas (1.500-2.500 mm/año) (Garcés & de la Zerda 1994) contribuiría a los altos niveles de endemismo observados (Berry et al. 1995). Esta diferente naturaleza geomorfológica, climática y antigüedad de Las Lajas de Guainía quizás han influido en la actual diversidad y endemismo de esta área. Al respecto, Huber (1995b) y Berry et al. (1995) muestran que las lajas ("inselbergs") poseen una mayor diversidad y endemismo, lo cual concuerda con los datos de este estudio (véase más abajo). Por su parte, Prance (1978) sostiene que un alto endemismo en tierras de la región Guayana indicaría una flora de carácter ancestral, lo que estaría respaldando el carácter más antiguo de las lajas, pues en éstas se encuentran los niveles más altos de endemismo de la región Guayana.

Por todo lo anterior, Berry et al. (1995) ubican a Las Lajas de Guainía en el distrito fitogeográfico del Alto Río Negro. En cambio, y a pesar de su cercanía geográfica, El Tuparro pertenece al distrito Atabapo-Ventuari, como se comentó anteriormente. Al respecto, Sastre (1995) anota que los cerros guayaneses, aislados en la selva amazónica, son parecidos a un archipiélago constituido por afloramientos de arenisca dispuestos en una serie desde La Macarena hasta el Alto Río Orinoco y el Alto Río Negro, cada uno teniendo sus características florísticas. Esto puede explicar la existencia de taxa endémicos de uno o de dos sitios (Tabla 1). Así pues, las "islas" del Escudo Guayanés en la selva amazónica se pueden considerar como refugios de vegetación xerofítica que se mantiene gracias a condiciones edáficas favorables.

Niveles de riqueza y endemismo

El 70 % de las especies de la Guayana colombiana presenta una distribución guayanesa. De éstas, sólo siete (16 %) son endémicas a la Guayana colombiana (*Axonopus zuloagae*, *Raddiella molliculma*, *Rapatea elongata*, *Byrsonima fernandezii*, *Byrsonima* sp. nov., *Diacidia parvifolia* y *Tetrapterys chloroptera*). Sólo dos géneros de los aquí considerados son endémicos de la provincia florística Guayana Occidental (*Guacamaya* y *Schoenocephalum* de la familia

Rapateaceae), mientras que *Diacidia* (Malpighiaceae) es endémico de la región Guayana. Berry et al. (1995) registraron un porcentaje similar de especies endémicas para la Guayana venezolana (22,7 %). Por otra parte, Cortés & Franco (1997) y Cortés et al. (1998) encontraron un 2 % de endemismo para la sierra de Chiribiquete. Estos porcentajes de endemismo están dentro de los rangos estimados para estos grupos de plantas en toda la Amazonia colombiana (Giraldo-Cañas 1996, 1997, 1999c, en prensa a, en prensa b).

Ahora bien, este moderado endemismo puede ser producto de: (1) un intercambio florístico interno frecuente, (2) extinción y (3) especiación local mínima, dado que en la Guayana colombiana no se presentan las marcadas diferencias altitudinales que se dan en la provincia fitogeográfica Pantepui de Venezuela (véanse Huber 1988, 1994, Berry et al. 1995). En ésta los cerros llegan a presentar alturas hasta de 3.014 m, mientras que en la Guayana colombiana alcanzan sólo los 840 m en la sierra de Chiribiquete (Cortés et al. 1998) y ca. 1.500 m en la sierra de La Macarena (Maguire 1970).

Dentro de las especies examinadas, algunas presentan una distribución disyunta en la Guayana: *Axonopus flabelliformis*, *A. piccae*, *A. schultesii*, *A. triglochinosoides*, *Schoenocephalum martianum*, *Byrsonima amoena*, *B. verbascifolia* y *Diacidia galphimiodes*. Estos casos de disyunción se suman a los numerosos ejemplos que Croizat (1976, citado en Cortés & Franco 1997) consideró como disyuntos actuales en los Escudos Guayanés y Brasileño, y que, según Cortés & Franco (1997), corroborarían la hipótesis de que estos escudos estaban conectados y que posteriormente su conexión fue interrumpida por la fractura que sufrió la corteza oceánica en la cuenca del río Amazonas (Gibbs & Barron 1983, Schubert 1995, Cortés & Franco 1997).

Colinvaux (1987) plantea que las distribuciones disyuntas son el resultado de discontinuidades ambientales creadas por la sucesión glacial-interglacial y no a la fragmentación y reunión alternativas de las biotas. Éstas se deben a las numerosas oportunidades de vicarianza determinadas por el tamaño del área, la variedad de hábitats y a niveles intermedios de perturbación. Sin embargo, estos ejemplos de distribución disyunta se toman con cautela y no se consideran dentro de los análisis ya que varios de los sitios comparados requieren muestreos más detallados y frecuentes; se espera que nuevos registros amplíen nuestro conocimiento de la distribución de las especies de la Guayana, en especial de la parte colombiana menos explorada.

En Guainía se ha registrado la mayor diversidad de Rapateaceae de la Amazonia colombiana (Giraldo-Cañas 1997), donde esta familia está representada por 13 especies y que contribuye a la separación de esta área en el dendrograma (Fig. 2). En contraste, la familia Malpighiaceae y el género *Axonopus* están representados por nueve y siete especies, respectivamente. La alta diversidad de Rapateaceae en Guainía coincide con el centro de diversidad de la familia, el cual se ubica en los límites de Venezuela (Amazonas) y Colombia (Guainía) (Huber 1988). Para el caso de *Axonopus*, seis de las siete especies presentes en Las Lajas de Guainía pertenecen a la serie *Barbigeri*; esta serie es altamente diversa y abundante en la Guayana venezolana y sus inmediaciones con Colombia (Amazonia oriental colombiana) (Giraldo-Cañas 1998, 1999a, 1999c, 2000c) de donde la mayoría de sus especies son endémicas (*A. anceps*, *A. casiquiarensis*, *A. flabelliformis*, *A. piccae*, *A. schultesii*, *A. triglochinosoides*, *A. zuloagae*, más las numerosas especies endémicas de la serie *Barbigeri* de los tepuyes venezolanos, Giraldo-Cañas 2000c).

CONCLUSIONES

Los análisis presentados aquí respaldan la inclusión de la sierra de La Macarena dentro del complejo fitogeográfico guayano-colombiano, tal como lo consideraron Maguire (1970, 1979) y Sastre (1995). Se propone que la sierra de La Macarena debe pertenecer al Distrito Araracuara de la Provincia Guayana Occidental. En el futuro sería conveniente incluir en el análisis otros grupos de plantas como las Bromeliaceae, Cyperaceae, Asteraceae, Bonnetiaceae, Humiriaceae, Lythraceae, Melastomataceae, Ochnaceae, Rubiaceae y Xyridaceae y a otras zonas colombianas del Escudo Guayanés, como son los cerros y afloramientos rocosos de Isibukuri, Yapobodá, Yupatí, La Tonina, Piedra del Cocuy, Puerto Córdoba, Vaupés, Inírida, Taraira y Naquén. Ello posiblemente aportaría datos más sólidos para enriquecer las relaciones fitogeográficas aquí comentadas.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi profundo agradecimiento a las doctoras Nelly Rodríguez y Rosa Guaglianone por su valiosa y gratificante colaboración y por sus comentarios. A mis amados hermanos Liliana, Carlos Hernando, Mercedes y Pablo Ignacio por

su cálida compañía y por sus valiosos comentarios. A dos evaluadores anónimos por sus valiosas y acertadas críticas. También quiero agradecer a todos los funcionarios de los herbarios Amazónico Colombiano, Nacional Colombiano, Universidad de Antioquia, Nacional de Venezuela, Nacional de México, Jardín Botánico de Nueva York, Jardín Botánico de Missouri e Instituto de Botánica Darwinion, por su valiosa colaboración durante la visita a sus instalaciones.

LITERATURA CITADA

- ANDERSON W (1981) Malpighiaceae of the Guayana Highland. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 32: 21-305.
- BALSLEV H & S MORI (1981) *Qualea amapaensis* (Vochysiaceae), a new and phytogeographically interesting species from Brazil. *Brittonia* 33: 5-8.
- BERRY P, O HUBER & B HOLST (1995) Floristic analysis and phytogeography. En: Steyermark J, P Berry & B Holst (eds) *Flora of the Venezuelan Guayana* 1: 161-191. The Missouri Botanical Garden, Timber Press, Portland, Oregon.
- BOOM B (1990) Flora and vegetation of the Guayana-Llanos ecotone in Estado Bolívar, Venezuela. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 64: 254-278.
- BRICEÑO H & C SCHUBERT (1992) Geología. En: Huber O (ed) *Chimantá, Escudo de Guayana, Venezuela: un ensayo ecológico tepuyano*: 53-60. O. Todtmann Editores, Caracas, Venezuela.
- CABRERA A & A WILLINK (1980) Biogeografía de América Latina. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Monografía No. 13, Washington, Distrito de Columbia. 122 pp.
- CÁRDENAS D & D GIRALDO-CAÑAS (1997) Vegetación. En: Instituto Geográfico Agustín Codazzi (ed) *Zonificación ambiental para el plan modelo colombiano (eje Apaporis-Tabatinga)*: 183-228. Editorial Linotipia Bolívar & Cia., Santafé de Bogotá, Colombia.
- CLEEF A & J DUIVENVOORDEN (1994) Phytogeographic analysis of a vascular sample from the Araracuara Sandstone Plateau, Colombian Amazonia. *Mémoires Société Biogéographique (3ème série)* 4: 65-81.
- COLINVAUX P (1987) Amazon diversity in light of the paleoecological record. *Quaternary Science Review* 6: 93-114.
- CONNOR E (1986) The role of pleistocene forest refugia in the evolution and biogeography of tropical biotas. *Trends in Evolution and Ecology* 1: 165-168.
- CORTÉS R & P FRANCO (1997) Análisis panbiogeográfico de la flora de la sierra de Chiribiquete, Colombia. *Caldasia (Colombia)* 19: 465-478.
- CORTÉS R, P FRANCO & J RANGEL (1998) La flora vascular de la sierra de Chiribiquete, Colombia. *Caldasia (Colombia)* 20: 103-141.

- CRISCI J & M LÓPEZ (1983) Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Monografía No. 26, Washington, Distrito de Columbia. 132 pp.
- DALY D & G PRANCE (1989) Brazilian Amazon. En: Campbell D & H Hammond (eds) Floristic inventory of Tropical countries: 401-426. The New York Botanical Garden, Bronx, New York.
- DEZZEO N & O HUBER (1995) Tipos de bosque sobre el Cerro Duida, Guayana venezolana. En: Churchill S, H Balslev, E Forero & J Luteyn (eds) Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests: 149-158. The New York Botanical Garden, Bronx, New York.
- DUIVENVOORDEN J & A CLEEF (1994) Amazonian savanna vegetation on the sandstone plateau near Araracuara, Colombia. *Phytocoenologia* 24: 56-69.
- ESPINOSA D & J LLORENTE (1993) Fundamentos de biogeografías filogenéticas. Editorial Universidad Nacional Autónoma de México, México, Distrito Federal 133 pp.
- ESTRADA J & J FUERTES (1993) Estudios en la Guayana colombiana, IV. Notas sobre la vegetación y la flora de la sierra de Chiribiquete. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* (Colombia) 18: 483-497.
- GARCÉS D & S DE LA ZERDA (1994) Gran libro de los parques nacionales de Colombia. Intermedio Editores, Santafé de Bogotá, Colombia. 230 pp.
- GENTRY A (1982a) Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 557-593.
- GENTRY A (1982b) Phytogeographic patterns as evidence for a Chocó refuge. En: Prance G (ed) *Biological diversification in the tropics*: 112-136. Columbia University Press, New York, New York.
- GIBBS A & C BARRON (1983) The Guiana shield reviewed. *Episodes* 2: 7-14.
- GIRALDO-CAÑAS D (1995) Estructura y composición de un bosque secundario fragmentado en la cordillera Central, Colombia. En: Churchill S, H Balslev, E Forero & J Luteyn (eds) *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*: 159-167. The New York Botanical Garden, Bronx, New York.
- GIRALDO-CAÑAS D (1996) Malpighiaceae de Antioquia (Colombia): I. Diversidad, distribución geográfica y altitudinal y clave genérica basada en frutos. *Universitas Scientiarum* (Colombia) 3: 9-24.
- GIRALDO-CAÑAS D (1997) Las Rapateaceae de Colombia. Centro de Documentación, Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI, Santafé de Bogotá, Colombia. 79 pp.
- GIRALDO-CAÑAS D (1998) Nuevas especies de *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) de la Amazonia colombiana. *Caldasia* (Colombia) 20: 87-92.
- GIRALDO-CAÑAS D (1999a) Una nueva especie de *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) de la Guayana de Colombia y Venezuela. *Caldasia* (Colombia) 21: 132-140.
- GIRALDO-CAÑAS D (1999b) Riqueza, composición y distribución florística de los paisajes fisiográficos del eje de los ríos Apaporis y Amazonas, Amazonia colombiana. *Darwiniana* (Argentina) 37: 25-35.
- GIRALDO-CAÑAS D (1999c) Nuevas citas de *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) para Colombia. *Hickenia* (Argentina) 3: 47-50.
- GIRALDO-CAÑAS D (1999d) Marcgraviaceae de la Amazonia colombiana: un estudio preliminar sobre su diversidad, distribución y fitogeografía. *Darwiniana* (Argentina) 37: 15-24.
- GIRALDO-CAÑAS D (2000a) Variación de la diversidad florística en un mosaico sucesional en la cordillera Central Andina (Antioquia, Colombia). *Darwiniana* (Argentina) 38: 33-42.
- GIRALDO-CAÑAS D (2000b) Una nueva sección del género *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* (Colombia) 24: 183-191.
- GIRALDO-CAÑAS D (2000c) Una nueva especie de *Axonopus* (Poaceae: Paniceae) de la Guayana venezolana e inventario del género para Venezuela. *Caldasia* (Colombia) 22: 237-243.
- GIRALDO-CAÑAS D (en prensa a) Los bambúes herbáceos (Poaceae: Bambusoideae: Olyrodae) de la Amazonia colombiana. *Colombia Amazónica* (Colombia).
- GIRALDO-CAÑAS D (en prensa b) Diversidad de Malpighiaceae en la Amazonia colombiana. *Colombia Amazónica* (Colombia).
- HAFFER J (1982) General aspects of the refuge theory. En: Prance G (ed) *Biological diversification in the tropics*: 6-22. Columbia University Press, New York, New York.
- HUBER O (1988) Guayana highlands versus Guayana lowlands, a reappraisal. *Taxon* 37: 595-614.
- HUBER O (1990) Savannas and related vegetation types of the Guayana shield region in Venezuela. En: Sarmiento G (ed) *Las sabanas americanas*: 57-97. Editorial Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- HUBER O (1992) Chimantá, Escudo de Guayana, Venezuela: un ensayo ecológico tepuyano. O. Todtmann Editores, Caracas, Venezuela. 343 pp.
- HUBER O (1994) Recent advances in the phytogeography of the Guayana region, South America. *Mémoires Societé Biogéographique* (3ème série) 4: 53-63.
- HUBER O (1995a) Geographical and physical features. En: Steyermark J, P Berry & B Holst (eds) *Flora of the Venezuelan Guayana* 1: 1-61. The Missouri Botanical Garden, Timber Press, Portland, Oregon.
- HUBER O (1995b) Vegetation. En: Steyermark J, P Berry & B Holst (eds) *Flora of the Venezuelan Guayana* 1: 97-160. The Missouri Botanical Garden, Timber Press, Portland, Oregon.
- HUBER O & J WURDACK (1984) History of botanical exploration in Territorio Federal Amazonas, Venezuela. *Smithsonian Contributions to Botany* 56: 1-83.
- 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.
- INSTITUTO GEOGRÁFICO AGUSTÍN CODAZZI "IGAC" (1980) *Diccionario Geográfico de Colombia*. Editorial IGAC, Santafé de Bogotá, Colombia. 280 pp.

- KUBITZKI K (1990) The psammophilous flora of the northern South America. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 64: 248-253.
- MAGUIRE B (1970) On the flora of the Guayana highland. *Biotropica* 2: 85-100.
- MAGUIRE B (1979) Guayana, region of the Roraima sandstone formation. En: Larsen K & L Holm-Nielsen (eds) *Tropical botany*: 223-238. Academic Press, London, United Kingdom.
- MAGUIRE B (1982) Rapateaceae. *Flora de Venezuela (Venezuela)* 11: 85-203.
- MURILLO M (1997) Los pteridófitos de la serranía de La Macarena. *Caldasia (Colombia)* 19: 1-11.
- PRANCE G (1978) The origin and evolution of the Amazon flora. *Interciencia (Venezuela)* 3: 207-222.
- RANGEL O, M AGUILAR & P LOWY (1995) Parque Nacional Natural Sierra de La Macarena. En: Rangel O (ed) *Colombia, diversidad biótica I*: 112-120. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá, Colombia.
- RULL V (1991) Contribución a la paleoecología de Pantepui y la Gran Sabana (Guayana venezolana): clima, biogeografía y ecología. *Scientia Guaianae (Venezuela)* 2: 1-133.
- SASTRE C (1995) Ocnáceas de las sierras de Chiribiquete y de La Macarena (Colombia): consideraciones taxonómicas y fitogeográficas. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (Colombia)* 19: 499-508.
- SCHUBERT C (1988) Climatic changes during the last glacial maximum in northern South America and the Caribbean: a review. *Interciencia (Colombia)* 13: 128-137.
- SCHUBERT C (1995) Origen of the Gran Sabana in southeastern Venezuela: no longer a "lost world". *Scientia Guaianae (Venezuela)* 5: 147-174.
- STEVENSON D, M COLELLA & B BOOM (1998) Rapateaceae. En: Kubitzki K (ed) *Flowering plants monocotyledons: Liliaceae (except Orchidaceae)*: 415-424. Editorial Springer, Berlín, Alemania.
- STEYERMARK J (1966) Flora del Auyán-tepui. *Acta Botánica Venezolana (Venezuela)* 2: 5-370.
- STEYERMARK J (1974) The summit vegetation of Cerro Autama. *Biotropica* 6: 7-13.
- STEYERMARK J (1979) Flora of the Guayana highland: endemism of the generic flora of the summits of the Venezuelan tepuis. *Taxon* 28: 45-54.
- STEYERMARK J (1984) Flora of the Venezuelan Guayana. I. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 297-340.
- STEYERMARK J & B MAGUIRE (1984) Informe preliminar sobre la flora de la cumbre del Cerro Marutani. *Acta Botánica Venezolana (Venezuela)* 14: 91-117.
- STEYERMARK J, P BERRY & B HOLST (1995) Flora of the Venezuelan Guayana, Vol. 1. The Missouri Botanical Garden, Timber Press, Portland, Oregon. 320 pp.
- STOTT P (1981) *Historical plant geographic*. George Allen & Unwin Ltd., London, United Kingdom. 189 pp.
- TAYLOR D (1991) Paleobiogeographic relationships of Andean angiosperms of Cretaceous to Pliocene age. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, and Palaeoecology* 88: 69-84.
- VAN DER HAMMEN T (1992) *Historia, ecología y vegetación*. Editorial Corporación Colombiana para la Amazonia "Araracuara", Santafé de Bogotá, Colombia. 411 pp.
- ZINCK A (1986) El inventario de los recursos naturales de Guayana en marcha. *Pantepui (Venezuela)* 1: 2-16.

Editor Asociado: J. Gutiérrez

Recibido el 6 de abril de 1999; aceptado el 28 de julio de 2000