

## VEGETACION Y FLORA DE PANTEPUI, REGION GUAYANA

Otto Huber (1)

**RESUMEN** – La Provincia biogeográfica Pantepui, definida como el conjunto de ecosistemas orográficos meso - y submicrotéricos desarrollados en las montañas ("tepuyes") de la Región Guayana por encima de los 1.200/1.500 m s.n.m., presenta una cobertura vegetal caracterizada por una flora altamente especializada, compuesta de unos 2.000 – 2.500 taxones, así como por una diversidad de tipos de vegetación muy evolucionados.

La Región Guayana cuenta con dos familias endémicas, las Saccifoliaceae y las Tepuianthaceae. Las familias más importantes, tanto desde el punto de vista sistemático como ecológico en la flora pan-tepuyana son las Asteraceae, Rubiaceae, Ochnaceae, Theaceae, Rapateaceae, Eriocaulaceae, Xyridaceae, Bromeliaceae y Cyperaceae.

La vegetación se compone por una gran variedad de tipos pertenecientes a cuatro grandes formaciones vegetales: la arbórea (bosquecillos tepuyanos), la arbustiva (arbustales tepuyanos y paramoides), la herbácea (herbazales y praderas tepuyanas) y la formación pionera sobre rocas (vegetación litófila).

Un análisis fitogeográfico de la flora de Pantepui revela la presencia de elementos endémicos autóctonos, elementos andinos, elementos amazónicos y de Guayana baja, elementos neotropicales y elementos pantropicales o cosmopolitas.

**ABSTRACT:** – The biogeographical province Pantepui, which is herewith defined as the entirety of orographic ecosystems developed in the table mountains ("tepuis") of the Guayana Shield Region above 1.200/1.500 m a.s.l., presents a varied and highly evolved vegetation composed of a specialized flora of some 2.000 – 2.500 species. It harbours two endemic families, the Saccifoliaceae and the Tepuianthaceae, the latter with a somewhat wider extension into the Guayana lowlands. The most important families from the systematic as well ecologic point of view are the Asteraceae, Rubiaceae, Theaceae, Ochnaceae, Rapateaceae, Eriocaulaceae, Xyridaceae, Bromeliaceae, and Cyperaceae.

The plant cover consists of a great number of different vegetation types, belonging essentially to four plant formations: the arboreal (low tepui forests), the scrub formation (tepu scrub, paramoid scrub), the herbaceous (tepu meadows), and the pioneer formation on open rocks (lithophytic vegetation).

Other than the consistent stock of endemic, autochthonous taxa, the phylogeographical relationships of the Pantepui flora are with the high Andean flora, the Guayanan and Amazonian lowland flora, the general neotropical flora, and the pantropical or cosmopolitan flora.

**Key words:** *Guayana, Tepuí, Pantepui, Pantepui flora, Pantepui vegetation.*

### Introducción

Entre el Río Orinoco al Norte y el Río Negro al Sur se extiende la región montañosa del Escudo de Guayana, segunda en Suramérica por su elevación y tercera por extensión superficial. El Pico da Neblina, con sus 3.045 m s.n.m., constituye la punta más alta de un sistema de montañas que se extiende por más de 700 km en dirección Norte – Sur, entre aproximadamente 0 y 7° Latitud Norte, y más de 1.500 km en dirección Este – Oeste, entre los 57 y 74° Longitud Oeste, cubriendo una superficie de aproximadamente 1.000.000 de km<sup>2</sup> (Maguire 1979).

Este sistema montañoso está constituido esencialmente por dos formaciones geológicas: un basamento de rocas ígneo-metamórficas (principalmente granitos ácidos) y una capa de rocas sedimentarias (principalmente areniscas) depositada sobre el basamento. Las rocas areniscas, pertenecientes básicamente a la Formación Roraima, se presentan en estratos más o menos horizontales de hasta varios km de espesor; debido a su antigüedad (entre 1.600 y 1.200 millones de años), estas rocas han sufrido importantes y repetidas transformaciones tectónicas y estructurales, causadas también en parte por intrusiones de rocas ultrabásicas (diabasas) más recientes, de manera que hoy día se presentan en porciones fragmentadas, o como grandes macizos o montañas más o menos aisladas, pero siempre de la característica forma de montañas tabulares. Estas mesetas, llamadas 'tepuy' ('tepuyes' en plural) por la población indígena de Venezuela suroriental, alcanzan normalmente alturas entre 1.500 y 2.600 m s.n.m. y se elevan abruptamente sobre el paisaje de piedemonte, confiriéndole a la región un aspecto súmamente característico y sugestivo. (Para mayores detalles sobre la geología de la región guayanasa ver Gosh 1985).

Las montañas del Escudo Guayanés, por estar situadas muy cerca del Ecuador, están sujetas a un clima típicamente ecuatorial caracterizado en primer lugar por las altas precipitaciones. A pesar de que no se dispone aún de mediciones a largo plazo, se puede estimar que la mayoría de las cumbres recibe un promedio de 2.500-4.000 mm de lluvias anual, distribuidos casi regularmente sobre los doce meses del año. En muchos casos, sin embargo, se observa una concentración más o menos marcada de las precipitaciones en los meses de Febrero a Diciembre; los restantes meses suelen ser menos lluviosos y en algunos sectores de la Guayana pueden inclusive presentar una corta pero pronunciada época de sequía.

El régimen térmico es el típico de montañas tropicales, es decir, caracterizado por fuertes oscilaciones diarias y poca variación anual. Hasta el momento no se han reportado temperaturas por debajo de 0°C en ninguna cumbre del Macizo Guayanés; sin embargo, no se puede excluir que ocasionalmente ocurran temperaturas alrededor del punto de congelación, especialmente en cumbres muy expuestas como la del Cerro Roraima (2.723m s.n.m.) o del Pico da Neblina (3.045 m s.n.m.). En altitudes de 2.000-2.500 m las oscilaciones térmicas diarias alcanzan frecuentemente 20-28°C (Grupo Científico Chimantá, 1986) y la temperatura media anual se ubica alrededor de los 12-14°C (Huber, 1976; Colonnello, 1984). En general puede observarse que las laderas y cumbres mas bajas de los tepuyes (entre 1.200 y 2.400 m aproximadamente) se ubican en la franja mesotérmica caracterizada por temperaturas medias anuales entre 12 y 24°C mientras que las cumbres más altas se ubican en la zona submicrotémica con temperaturas medias anuales entre 9 y 12°C. Claramente, estas franjas térmicas altitudinales están sujetas a grandes variaciones debido a múltiples factores locales.

Otro parámetro climático importante del ambiente alto-tepuyano es la gran frecuencia y a veces también gran intensidad de vientos, especialmente provenientes del Noreste (vientos alisios). Particularmente las cumbres de los tepuyes orientales (Cadena Roraima - llú) están afectadas fuertemente por estos vientos que impiden cualquier crecimiento de vegetación alta.

Como en cualquier ambiente montano, la radiación solar se incrementa con el aumento de la altitud. Sin embargo, debido a que las montañas de la Guayana no alcanzan elevaciones mayores de 3.000 m s.n.m., es poco probable que la radiación en sí constituya un factor limitante para el desarrollo de las biota montanas de esta zona; más aún si se compara con la abundancia de biota alti-montanas en otras sierras tropicales de altitudes mucho mayores (hasta 5.000 m s.n.m., en los Andes, Mt. Kenya, Ruwenzori, etc.).

El paisaje fisiográfico de las montañas de la Guayana está caracterizado, como ya se mencionó, por las grandes altiplanicies de los sistemas montañosos, separadas entre si

por amplios valles densamente recubiertos por bosques. Las cumbres mismas presentan una serie de conformaciones geomorfológicas peculiares, entre las cuales cabe mencionar las amplias planicies rocosas, los campos de torrecillas, los numerosos saltos de agua, las simas, etc. (Grupo Científico Chimantá 1986). Una serie de fenómenos de tipo pseudo-cárrico han creado formas de paisaje particulares, tales como cursos de agua subterráneos, simas, alvéolos, etc. (Pouyllau y Seurin 1985).

## Resultados

### 1. Definición de Pantepui

El término Pantepui ha sido utilizado por primera vez en 1954 por los zoólogos Ernst Mayr y William H. Phelps jr., para designar una determinada región del Escudo de Guayana (Mayr y Phelps jr. 1955, 1967). Sin entrar en mayores detalles de definición, estos autores incluyen en Pantepui esencialmente las partes altas de las montañas de la región del Escudo Guayanés, por encima de los 1.000/1.500 m s.n.m. Posteriormente, varios autores han utilizado el término Pantepui, adaptándolo a sus propios requerimientos, con lo cual se ha creado cierta confusión conceptual (e.g. Müller 1973; Hoogmoed 1979; Steyermark 1979 b; *ver* Huber 1987).

En el presente trabajo se utilizará una definición ecológica, mediante la cual el término Pantepui quedará claramente circunscrito geográfica y biológicamente, de manera que adquiere una dimensión biogeográfica precisa y unívoca (Huber 1987):

La Provincia biogeográfica Pantepui, que forma parte de la Región Guayana, está conformada por el conjunto de ecosistemas orográficos desarrollados en las montañas tabulares ('tepuyes') de la Formación Roraima del Escudo de Guayana, extendiéndose desde los 1.200/1.500 m hasta los 3.045 m s.n.m. Se trata de un orobioma tropical en el sentido de Walter (1976), el 'orobioma tepuyano', en el cual están incluidos todos los ecosistemas de las laderas superiores y cumbres de los tepuyes, ubicados en los pisos altitudinales meso- y submicrotéricos tropicales.

En la Fig. 1 están representadas las principales montañas tabulares de la Región Guayana en Venezuela, donde se encuentra el mayor número de tepuyes. Para completar el cuadro, a estos deberían añadirse las siguientes montañas fuera de Venezuela:

*Suriname*: Tafelberg, 1091 m. *Guyana*: Mt. Ayanganna, 1.800 m?; Holitipu, 1.200 m; Mt. Merumé, 1.200 m. *Brasil*: Serra Tepequém, 1.300 m; Serra Uafaranda, 1.000 m?; Serra dos Surucucus, 1.200 m?; Serra Aracá, 1.200 m. *Colombia*: Montañas de Mitú y Chiribiquete, 910 m.

Cabe mencionar, sin embargo, que si bien estas montañas pertenecen todas a la Formación Roraima o formaciones geológicas afines, muy pocas de ellas pueden ser adscritas a la provincia Pantepui propiamente dicha, básicamente porque carecen de la altura necesaria, a excepción, por supuesto, del Mt. Ayanganna. Entre las montañas más bajas, solamente la Serra Tepequém o la Serra Aracá presentan afinidades florísticas suficientemente fuertes con otros tepuyes, para justificar su inclusión en la provincia biogeográfica de Pantepui.

### 2. La Flora de Pantepui

A pesar de las intensas exploraciones botánicas adelantadas desde hace más de cien años en las montañas de la Guayana, aún no disponemos de un cuadro suficientemente detallado que nos permita expresar en números la composición de la flora de esta región. Sin embargo, en estos momentos se encuentra en avanzada fase de elaboración una 'Flora de la Guayana Venezolana', por obra de J. A. Steyermark; según esta fuente,

toda la Guayana Venezolana (que incluye el Delta del Río Orinoco y todo el territorio venezolano al Sur del mismo río) contaría con 8.000-9.000 especies de plantas superiores (Steyermark, com. pers.). Se puede estimar, que de éstas una cuarta parte, es decir, entre 2.000 y 2.500 especies, estaría distribuida esencialmente en las regiones superiores de las montañas, o sea en Pantepui.

Toda flora regional se caracteriza por un conjunto de familias y taxones representativos; en la vegetación pan-tepuyana, marcadamente diferenciada en comunidades leñosas y herbáceas, destacan las siguientes familias por su importancia numérica y/o ecológica:

Leñosas:

- Asteraceae (especialmente la Tribu Mutisieae), bien representada en todas las cumbres con un gran número de géneros y especies endémicas y biotipos peculiares (p. ej. *Chimantaea*, *Achnopogon*, *Cardonaea*, etc.);
- Rubiaceae, también con un gran número de géneros y especies endémicos; algunos de estos presentan biotipos altamente desarrollados, como es el caso de *Aphanocarpus*, *Pagameopsis*, o *Coryphothamnus* de la Tribu Psychotrieae;
- Theaceae s. lat., particularmente importantes en la flora pan-tepuyana, por la gran predominancia (especialmente del género *Bonnetia*) en muchos tipos de vegetación arbustiva.
- Ericaceae. Esta familia eminentemente montana, ocupa en Pantepui una posición de gran importancia, tanto por su marcada diferenciación en géneros y especies endémicas (p. ej. *Ledothamnus*, *Tepuia*, *Mycerinus*, etc.), como por su gran abundancia (hasta predominancia) en ciertas comunidades tepuyanas.
- Melastomataceae. Familia importante por el gran número de especies en todos los tipos de vegetación alto-tepuyana, esencialmente en los géneros *Macairea*, *Miconia*, *Comolia*, etc.
- Ochnaceae. Familia con pocos géneros y especies (*Sauvagesia*, *Poecilandra*, *Ouratea*, *Adenanthe*, *Adenarake*, *Tyleria*, *Elvasia* y *Perissocarpa*), pero de gran dominancia numérica en ciertos tipos de vegetación tepuyana.
- Araliaceae. El género *Schefflera*, con más de 20 especies endémicas en Pantepui, es uno de los más constantes en la mayoría de los tipos de vegetación boscosa de los tepuyes.

Herbáceas:

- Rapateaceae, una familia casi exclusiva del Escudo Guayanés, donde constituye, sin duda alguna, el elemento herbáceo dominante. El género *Stegolepis* está distribuido por toda la Guayana, donde se ha diferenciado en unas 30 especies, todas endémicas.
- Bromeliaceae. Esta familia, que cuenta con varios géneros endémicos en la Guayana (*Brocchinia*, *Lindmania*, *Ayensua*, *Connellia*, *Steyerbromelia*, *Navia*, *Brewcaria*), constituye muchas veces el componente herbáceo predominante en diferentes tipos de vegetación abierta.
- Cyperaceae, presentes abundantemente en todos los ecosistemas herbáceos tropicales, también ocupan un papel de relevancia en el ambiente vegetal alto-tepuyano con algunos géneros (*Everardia*, *Cladium*) y muchas especies endémicas.
- Xyridaceae. Familia muy bien representada a nivel específico en la Guayana, donde cuenta además con dos géneros endémicos (*Orectanthe* y *Achlyphila*). Especies del género *Xyris* forman parte consistente

de todos los ecosistemas herbáceos de Pantepui.

– Eriocaulaceae. Como las Xyridaceae, esta familia ocupa un papel de gran importancia ecológica en todas las comunidades herbáceas de Pantepui, contando con un número considerable de especies en los géneros *Eriocaulon*, *Paepalanthus*, *Syngonanthus*, *Leiothrix*, *Rondonanthus* y *Wurdackia*, estos últimos dos endémicos en Pantepui.

Seguramente, la flora de Pantepui cuenta con no menos de un centenar de familias de espermatofitas; las doce familias apenas mencionadas sólo representan las más conspicuas desde el punto de vista taxonómico y/o cuantitativo. Existen algunas familias más pequeñas y de distribución más amplia, que igualmente ocupan posiciones importantes en ciertas comunidades vegetales, como p. ej. las Liliaceae con los géneros *Tofieldia* y *Nietneria*, o las Cyrillaceae con la especie arbustiva decumbente *Cyrilla racemiflora*, de amplia distribución en toda la parte septentrional del Neotrópico.

Cabe mencionar la ausencia de una familia tan importante como las Leguminosas en las comunidades vegetales de las cumbres tepuyanas. Evidentemente, las condiciones extremadamente oligotróficas del substrato han constituido una barrera muy eficaz para la implantación de especies de esta familia, tan exitosa en todos los otros ecosistemas tropicales. También las gramíneas se presentan mucho menos diferenciadas en Pantepui que en los ecosistemas herbáceos tropicales macrotérmicos; solamente la subfamilia Bambusoideae presenta un discreto número de especies típicamente tepuyanas que forman parte importante de ciertos ecosistemas característicos (p. ej. *Myriocladus*).

### 3. La Vegetación de Pantepui

Cuatro grandes formaciones vegetales predominan el paisaje de Pantepui por encima de los 1.500 m s.n.m.: la Formación Arbórea, la Formación Arbustiva, la Formación Herbácea y la Formación Pionera. Debido a que cada montaña de Pantepui presenta características fisiográficas y ecológicas propias, la cubierta vegetal es muy variable de un tepuy a otro. No obstante, es posible reconocer una zonación altitudinal, la cual, aún sin ser muy constante y estrictamente aplicable a todas las montañas por igual, podría resumirse de la siguiente manera (Huber 1986):

#### Franja basimontana (0 - 800 m s.n.m.)

En esta franja, constituida mayormente por las laderas inferiores de las montañas, predominan esencialmente bosques ombrófilos macrotérmicos siempreverdes, junto con sabanas gramíneas lisas o arbustivas y arbustales macrotérmicos;

#### Franja montana baja (800 - 1.500 m s.n.m.)

Sobre laderas medias se observa la predominancia de bosques ombrófilos submesotérmicos siempreverdes, alternando localmente con sabanas gramíneas lisas o herbazales tepuyanos; sobre cumbres tepuyanas bajas predominan los arbustales tepuyanos;

#### Franja montana (1.500 - 1.800 m s.n.m.)

Sobre las laderas predominan bosques ombrófilos mesotérmicos (bosques nublados) y bosques tepuyanos (a partir de 1.650 m s.n.m.). En posición de cumbre se presentan bosquecillos, arbustales y herbazales.

#### Franja alto-tepuyana (1.800 - 2.700/3.000 m s.n.m.)

Esta zona altitudinal comprende la gran mayoría de las cimas de los tepuyes que conforman la Provincia Pantepui. Típicamente se encuentran allí bosquecillos tepuyanos en depresiones, arbustales tepuyanos y paramoides, herbazales y praderas tepuyanas y vegetación pionera sobre rocas abiertas.

A continuación se describirán brevemente los principales tipos de vegetación de esta última zona, la alto-tepuyana.

### Bosquecillos tepuyanos

Son bosques bajos, de 4-8 (12) m de alto, normalmente dominados por una especie de *Bonnetia* (Theaceae). En los tepuyes orientales de la Cuenca del Río Caroní, la especie dominante es *B. roraimae*, con troncos torcidos y copas semiesféricas muy densas, cuyo follaje presenta una característica coloración rojiza; en los tepuyes del Territorio Federal Amazonas la composición florística de estos bosquecillos es más variada, incluyendo *B. crassa*, *B. neblinae*, *Podocarpus*, *Schefflera*, etc. Estos bosquecillos se presentan en depresiones o a lo largo de caños (bosques ribereños), sin que se puedan observar grandes diferencias fisionómicas o florísticas entre las diferentes comunidades. Generalmente son bosques húmedos, con abundantes epfitas (especialmente musgos y líquenes) sobre los troncos y ramas, un estrato herbáceo no muy denso debido a lo cerrado de las copas, y muy pocas lianas.

### Arbustales tepuyanos

Esta formación se presenta con una gran variación, tanto florística como fisionómica, a lo largo de todas las cumbres tepuyanas. La forma de vida arbustiva se adapta muy bien a los diferenciados ambientes rocosos tan abundantes en todos los tepuyes; por esa razón también se encuentra una muy variada gama de biotipos arbustivos asociados a las diferentes cumbres tepuyanas.

El arbustal tepuyano clásico está formado por arbustos de 0,5 – 3 m de altura, de ramificación basfona, copas muy variables entre muy densas hasta ralas, hojas predominantemente esclerófilas, tomentosas, y flores muchas veces vistosas de color blanco, amarillo o rosado. Estas comunidades, desarrolladas preferiblemente sobre terrenos rocosos accidentados, se presentan casi siempre con una gran densidad, aunque sobre vertientes más inclinadas pueden ser más abiertas.

Las familias más importantes de estos arbustales son las Theaceae (*Bonnetia*, *Terstroemia*), Melastomataceae (*Macairea*, *Comolia*, *Graffenrieda*, *Marcetia*, *Microlicia*, *Mallophyton*), Ericaceae (*Ledothamnus*, *Mycerinus*, *Notopora*, *Thibaudia*, *Befaria*), Asteraceae (*Stenopadus*, *Quelchia*, *Gongylolepis*), Rubiaceae (*Pagameopsis*, *Pagamea*, *Maquireothamnus*, *Aphanocarpus*), Euphorbiaceae (*Phyllanthus*), Cunoniaceae, (*Weinmannia*), Tepuianthaceae y muchas otras más.

Un tipo peculiar de arbustales son los Arbustales Paramoides, desarrollados únicamente en las cumbres del Macizo del Chimantá, en la Cuenca del Río Caroní (Grupo Científico Chimantá 1986). Se trata de comunidades formadas por varias especies del género de Asteraceae *Chimantaea*, las cuales presentan un característico hábito de caulirrósculas, similar al del género *Espeletia* s.l. en los páramos de los Andes tropicales. Estos arbustales paramoides se presentan en diferentes formas, según la especie de *Chimantaea* predominante: así p. ej. las comunidades de *Ch. mirabilis* forman colonias de millones de individuos de 1-3 m, nada o muy poco ramificados, con hojas aciculadas dispuestas a lo largo de todo el tronco y las bellas inflorescencias amarillas implantadas en el ápice y envueltas por una densa lana.

Otros tipos de arbustales muy peculiares, entre la gran variedad encontrada exclusivamente en Pantepui, son los de *Cardonaea jauaensis* (Asteraceae), plantas con capítulos semejantes a girasoles, que dominan la cumbre de la Meseta de Jáua. Los arbustales de *Bonnetia multinervia* en el Chimantá, y de *Bonnetia maquireorum* en la Sierra de Neblina están formados por dos especies endémicas de Theaceae, caracterizadas por sus hojas muy coriáceas, glaucas, densamente aglomeradas al final de las ramas y entre las cuales emergen flores rosadas muy bellas y llamativas.

## Herbazales y praderas tepuyanas

Esta formación cubre grandes áreas en los sistemas montañosos de mayor extensión de la Guayana. Aquí se distingue entre comunidades herbáceas dominadas por gramíneas o plantas graminiformes (como p. ej. *Cyperaceae*), llamadas praderas, o comunidades dominadas por otras familias herbáceas, esencialmente *Rapateaceae*, que se llaman herbazales tepuyanos.

Los primeros son relativamente limitados ya que las gramíneas no tienen, en Pantepui, la misma importancia que en otros ecosistemas herbáceos tropicales, básicamente campos y sabanas. Un buen ejemplo de praderas más extensas se encuentra en los fondos de valle inundables del Macizo del Chimantá, donde se presentan comunidades densas de *Cortaderia roraimensis*, mezcladas con *Everardia* spp. (*Cyperaceae*), *Xyridaceae* e *Hypericum* sp. (*Clusiaceae*).

Los herbazales tepuyanos se caracterizan en primer lugar por estar dominados casi siempre por alguna especie de *Stegolepis* (*Rapateaceae*): estas curiosas plantas, con sus grandes láminas foliares casi siempre dispuestas en forma de abanico y las vistosas inflorescencias amarillas ubicadas sobre largos escapos, se han diferenciado con más de 30 especies en la Región Guayana, de las cuales no menos de 20 están limitadas a la provincia de Pantepui (Huber, en prensa). El hábito puede variar entre hierbas con hojas casi lineares, y apenas unos 20-30 cm de alto (*S. ligularis*), hasta hierbas gigantes con inflorescencias de más de cuatro metros (*S. maquireana*). Normalmente, los herbazales están claramente dominados por una sola especie de *Stegolepis*, pero entre esta se encuentran mezcladas un número variable de otras hierbas y sufrutices pertenecientes a las *Xyridaceae*, *Cyperaceae*, *Eriocaulaceae*, *Ericaceae*, *Rubiaceae* y *Asteraceae*.

El aspecto fisionómico de los herbazales tepuyanos es muy variable, dependiendo esencialmente de factores de sustrato, como p. ej. profundidad de la capa de arena, condiciones hidrológicas locales, etc. Así, sobre sustratos turbosos se pueden encontrar herbazales muy bien desarrollados, densos, entre 0,5 y 1 m de alto y con gran número de especies; mientras que, sobre una delgada capa de arena el herbazal se presenta en una forma muy rala, de aspecto casi raquítrico, donde muchas de las plantas muestran un hábito enano. Es interesante notar, sin embargo, que la altitud geográfica no parece influir sobre el aspecto de los herbazales tepuyanos: de hecho, se observa que estos se presentan, sobre sustratos comparables, con una gran uniformidad fisionómica y estructural a partir de los 1.400 m s.n.m. hasta las cumbres más altas; lo mismo no vale, por supuesto, para la composición florística, la cual sí varía notablemente con la altitud y la ubicación geográfica en los distintos sectores de Pantepui.

## Vegetación pionera (litófito)

Gran parte de las laderas superiores y cumbres de los tepuyes presenta amplias superficies rocosas expuestas, sobre las cuales se pueden observar todos los estadios de colonización vegetal. En primer lugar son algas (*Stigonema*) y líquenes (*Cladonia*, *Cladina*, *Siphula*) las que se implantan sobre las rocas, dando inicio a un lento pero muy eficaz proceso de erosión, el cual paulatinamente lleva a la formación de pequeñas depresiones y cavidades. En éstas, se acumulan seguidamente detritos orgánicos y minerales disueltos por las algas y líquenes. Sobre tales sustratos primitivos se observa el crecimiento de plantas superiores, tales como ciertas orquídeas (p. ej. *Octomeria monticola*), *Ericaceae* (*Tepuia* spp., *Gaultheria* sp.) o *Cyrilla racemiflora*.

La vegetación colonizadora se compone de un amplio espectro de biotipos que abarca desde algas costrosas hasta arbolitos enanos, pasando por todas las formas interme-



días posibles. Ciertamente, los biotipos herbáceos son predominantes en fases algo más avanzadas de colonización, como p. ej. sobre substratos arenosos delgados que son fijados por el denso sistema radical de las Rapateaceae, Xyridaceae, Eriocaulaceae y Cyperaceae; por otra parte, en pequeñas grietas se encuentran mayormente sufrútices o arbustos bajos con pocas pero fuertes raíces que logran penetrar profundamente entre las rocas. En realidad no se puede decir que existan comunidades pioneras específicamente evolucionadas y adaptadas a la colonización de los ambientes rocosos, ya que, prácticamente todas las especies forman parte también de los otros tipos de vegetación siempre presentes en las inmediaciones (herbazales, arbustales, bosquecillos). Sin embargo, se nota claramente que la mayoría de estas especies ecológicamente vicariantes asumen, en la fase de colonización sobre la roca abierta, un típico hábito reducido en tamaño (enamismo ecológico, peinomorfismo), comparado con su forma habitual de crecimiento en los otros tipos de vegetación.

Un caso muy peculiar en este sentido lo constituyen ciertos sufrútices de Melastomataceae observados en algunas cumbres de Pantepui (Cerro Guarany, Cerro Yaví): algunas especies de *Graffenrieda* que crecen en grietas sobre las rocas, presentan el tronco fuertemente engrosado, como una *Ceiba* en miniatura; toda la planta a veces no supera los 10-20 cm de altura; sin embargo, sobre suelos más profundos inmediatamente adyacentes, estas mismas especies crecen como arbustos normales hasta 2-3 m de alto y con ramas y troncos delgados.

Resumiendo estas breves notas sobre la vegetación de Pantepui, es necesario insistir sobre la gran variedad de diferentes tipos de vegetación encontrada en las diversas montañas de esta extensa región montañosa. Si bien es cierto que en algunos casos pueden reconocerse características comunes en la vegetación de ciertas cumbres, lo cual permite reunir estas en unidades fitogeográficas mayores (p. ej. la cadena de los tepuyes orientales Roraima-Illú, o los tepuyes centro-occidentales Jáua-Sarisañama-Guanacoco), también es necesario reconocer que cada sistema montañoso dentro de Pantepui presenta sus paisajes vegetales bien característicos y lo suficientemente singulares para justificar un examen más detallado de caso en caso. La subdivisión, en el mapa de la Fig. 1, de la provincia de Pantepui en Venezuela en por lo menos cinco grandes sectores, se estableció precisamente por esta variabilidad ecológica, que además refleja hasta cierto grado la conocida variabilidad de la composición florística en los diferentes tepuyes.

#### 4. Relaciones Fitogeográficas

El alto grado de endemismo de la flora de la Región Guayana es bien conocido: según Maguire (1970), de las 2.000 especies exclusivas de las cumbres tepuyanas, no menos de 90-95 % serían endémicas; sin embargo, Steyermark (1979 a), en un minucioso análisis de la flora genérica alto-tepuyana, llega a la conclusión de que solamente 39 de los 459 géneros de helechos y angiospermas deben ser considerados como estrictamente endémicos, ya que otros 40 géneros también ocurren en las laderas y zonas más bajas de los tepuyes. De acuerdo a Steyermark (1979 b), "solamente" un 63 % de las especies de plantas fanerógamas debería considerarse como endémico a las montañas de la Guayana por encima de los 1.500 m s.n.m.

Sin querer entrar en mayores detalles sobre el grado real de endemismo (que probablemente nunca se conocerá con certeza), parece ser más informativo analizar brevemente la flora pan-tepuyana desde el punto de vista fitogeográfico, basándonos nuevamente en los trabajos detallados de Steyermark (1979 a, 1979 b, 1982) y en nuestras experiencias personales en la Guayana.

La presencia de dos familias endémicas, las Saccifoliaceae y las Tepuianthaceae, ciertamente consolida el 'estatus' de unidad fitogeográfica propia para la Región Guayana.



Sin embargo, solamente las Saccifoliaceae pertenecen exclusivamente a la provincia Pantepui [cumbre de la Sierra Neblina (Maguire y Murça Pires 1978)], mientras que las Tepuianthaceae, a pesar de tener el mayor número de especies en Pantepui, también están representadas con dos especies en las tierras bajas del Alto Orinoco y del Vaupés Colombiano (Maguire y Steyermark 1981). El reciente hallazgo de una especie de *Tepuianthus* en la cumbre de la Serra Aracá (Prance, com. pers.), extiende considerablemente el rango geográfico de esta interesante nueva familia y confirma al mismo tiempo que esta sierra aislada en el Norte del Estado brasileño Amazonas pertenece a la Región Guayana y, tal vez, a la provincia Pantepui.

En líneas generales, se observa que la flora de Pantepui se compone esencialmente de los siguientes elementos fitogeográficos (Steyermark 1979 a):

1 – elemento endémico pan-tepuyano; incluye unos 80 géneros de helechos y angiospermas de más de 30 familias, de las cuales las más importantes son las Asteraceae, Ochnaceae, Bromeliaceae, Rubiaceae, Rapateaceae; la mayoría de estos géneros serían autóctonos de la región del Escudo Guayanés.

2 – elementos andinos; unos 50 géneros de pteridófitas y angiospermas presentan estrechas relaciones con la flora de las zonas montañosas de los Andes e, indirectamente, con los reinos florísticos holártico y austral-antártico.

Algunos ejemplos de géneros andinos bien representados en la flora de Pantepui serían: *Schefflera* (Araliaceae), *Disterigma*, *Pernettya* y *Thibaudia* (Ericaceae), *Cortaderia*, *Chusquea* y *Neurolepis* (Poaceae), *Podocarpus* (Podocarpaceae).

Géneros representativos de la flora holártica: *Carex* (Cyperaceae), *Hypericum* (Clusiaceae), *Viburnum* (Caprifoliaceae).

Géneros relacionados con la flora del Sureste Asiático y/o austral-antártica: *Drimys* (Winteraceae), *Weinmannia* (Cunoniaceae), *Laplacea* (Theaceae), *Oreobolus* y *Uncinia* (Cyperaceae).

3 – elementos derivados de la flora de tierra baja guayanesa y/o amazónica; se trata de algunos taxa (básicamente arbóreos) de amplia distribución en el área del Escudo Guayanés y la Hylaea amazónica, que han alcanzado una diferenciación en especies propias en las montañas de la Guayana, tales como *Aspidosperma* y *Mandevilla* (Apocynaceae), *Byrsonima* y *Heteropterys* (Malpighiaceae), *Macairea* (Melastomataceae), *Pagamea* y *Retiniphyllum* (Rubiaceae).

4 – elementos de amplia distribución neotropical; estos constituyen una gran parte de los taxa tepuyanos y están representados tanto por especies locales (la gran mayoría), como por especies de gran amplitud ecológica y habilidad de ocupar extensos rangos altitudinales. Los siguientes géneros incluyen taxa pertenecientes a este grupo fitogeográfico: *Psychotria* y *Palicourea* (Rubiaceae), *Miconia*, *Clidemia* y *Tococa* (Melastomataceae), *Epidendrum* (Orchidaceae), etc.

5 – elementos cosmopolitas; pertenecientes a familias de distribución pantropical o mundial, tales como *Xyris* (Xyridaceae), *Syngonanthus* (Eriocaulaceae), *Ilex* (Aquifoliaceae), *Myrtus* (Myrtaceae), *Myrsine* y *Rapanea* (Myrsinaceae), *Clusia* (Clusiaceae), y varios otros más.

Si bien es innegable que la flora de Pantepui presenta un alto grado de derivación autóctona, debido en primer lugar a la antigüedad de las tierras emergidas del Escudo Guayanés y su relativa estabilidad tectónica en épocas geológicas recientes y sub-recientes, no se puede ignorar que aún un número más alto de taxa es de evidente derivación extra-guayanesa. Steyermark (1979 a) distingue entre taxa de migración centrífuga (desde la Guayana hacia afuera, p. ej. en *Bonnetia*, *Stegolepis* o *Blepharandra*) y taxa de migración centrípeta (desde afuera, i. e. de los Andes, las tierras bajas amazónicas o los Trópicos en general, hacia la Guayana, como p. ej. en los casos de *Orosera*, *Cyrilla*, *Comolia* o *Excremis*).

Probablemente, el complejo cuadro fitogeográfico de la provincia Pantepui, y más aún de toda la Región Guayana requerirá, para su explicación, de unos análisis más detallados a nivel específico, donde sean incluidas también las voluminosas colecciones y amplias exploraciones realizadas en los últimos años. El relativo aislamiento geográfico de las cumbres tepuyananas no permite explicar satisfactoriamente, por sí solo, el actual mosaico fitogeográfico en Pantepui. Aparte de los fenómenos de migración mencionados por Steyermark, habrá que tomar en cuenta otros mecanismos de especiación, como aquellos inducidos por modificaciones temporales de hábitat; también deberán examinarse con mayor detalle las diferenciaciones taxonómicas resultantes de la fragmentación, tanto geográfica como ecológica, de áreas de distribución originalmente más extensas o más uniformes.

## Agradecimientos

Los resultados de la presente contribución fueron obtenidos mediante estudios de campo y de herbario auspiciados y/o financiados por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas [CONICIT, subvenciones DDCT-ECO-4 (1978-1981) y S1-1343 (1983-1987)], el Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables (MARNR, 1976-1983), el Herbario 'OVALLES' de la Facultad de Farmacia de la Universidad Central de Venezuela (1981-presente), la Corporación Venezolana de Guayana – Electrificación del Caroni C.A. (C.V.G. -EDELCA, 1983-presente), y el New York Botanical Garden, New York, EE.UU.AA. (1983-1986).

La presentación de este trabajo en el XXXVIII Congreso Nacional de Botánica de la Sociedade Botânica do Brasil en São Paulo, 25-31 de Enero de 1987 ha sido posible gracias a una gentil invitación recibida por la Sociedad Botânica do Brasil, así como a la Subvención S1-1151 otorgada por el CONICIT, A Nanuza Luiza de Menezes y Ana Maria Giullietti, São Paulo, así como a Alfs Correa (CONICIT) quiero expresar mi sincero agradecimiento. a Judith Rosales agradezco la cuidadosa revisión del manuscrito.

## Referencias Bibliográficas

- COLONNELLO, G. 1984. Contribución al conocimiento del microclima y medio físico-biótico de la cima del Tepuy Marahuaca. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 44 (122): 9-35.
- GOSH, S. 1985. Geology of the Roraima Group and its implications. *Bol. Geol. Publ. Esp.* 10: 33-50.
- GRUPO CIENTÍFICO CHIMANTÁ. 1986. Reconocimiento preliminar del Macizo del Chimantá, Estado Bolívar (Venezuela). *Acta Cienc. Ven.* 37 (1): 25-42.
- HOOGMOED, M.S. 1979. The herpetofauna of the Guianan region. En: W. E. Duellman (ed.) *The South American Herpetofauna: its origin, evolution and dispersal*. Monograph 7: 241-179. Univ. of Kansas, Museum of Natural History, Lawrence.
- HUBER, O. 1976. Observaciones climatológicas sobre la región del Auyán-tepui (Edo. Bolívar). *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.* 32 (132/133): 509-525.
- HUBER, O. 1986. La vegetación de la Cuenca del Río Caroni. *Inter ciencia* 11 (6): 301-310.
- HUBER, O. 1987. Consideraciones sobre el concepto de Pantepui. *Pantepui* 1 (2): 2-10.
- HUBER, O. en prensa. Guayana highlands versus Guayana lowlands, a reappraisal. *Taxon* 36.
- MAGUIRE, B. 1970. On the flora of the Guayana Highland. *Biotropica* 2 (2): 85-100.
- MAGUIRE, B. 1979. Guayana, region of the Roraima Sandstone Formation. En K. Larsen y L. B. Holm Nielsen (eds.) *Tropical Botany*. Academic Press. London, New York, Toronto. p. 223-238.
- MAGUIRE, B. y MURÇA PIRES, J. 1978. Saccifoliaceae. *Mem. New York Bot. Gd.* 29: 230-245.
- MAGUIRE, B. y STEYERMARK, J. A. 1981. Tepuianthaceae, Sapindales. *Mem. New York Bot. Gd.* 32: 4-21.
- MAYR, E. y PHELPS JR., W. H. 1955. Origin of the bird fauna of Pantepui. En: A. Portman y E. Sutter (eds.) *Acta XI Congressus Internationalis Ornithologici, Basel*. p. 399-400.
- MAYR, E. y PHELPS JR., W. H. 1967. The origin of the bird fauna of the South Venezuelan Highlands. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 136 (5): 269-328.
- MÜLLER, P. 1973. The dispersal centres of terrestrial vertebrates in the neotropical realm. En: J. Schmitthüsen (ed.) *Biogeographica* 2: vi + 244 p. W. Junk B. V. The Hague.
- POUYLLAU, M. y SEURIN, M. 1985. Pseudo-karst dans des roches grésos quartzitiques de la formation Roraima. *Karstologia* 5: 45-52.

- STEYERMARK, J. A. 1979 a. Flora of the Guayana Highland: endemicity of the generic flora of the summits of the Venezuela tepuis. *Taxon* 28 (1,2/3): 45-54.
- STEYERMARK, J. A. 1979 b. Peant refuge and dispersal centres in Venezuela: their relict and endemic element. *En*: K. Larsen y L. B. Holm-Nielsen (eds.) *Tropical Botany*. Academic Press, London, New York, Toronto, p. 185-221.
- STEYERMARK, J. A. 1982. Relationships of some Venezuelan forest refuges with lowland tropical floras. *En*: G. T. Prance (ed.) *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York, p. 182-220.
- WALTER, H. 1976. *Die oekologischen Systeme der Kontinente (Biogeosphaere)*. 1. Aufl. G. Fischer, Stuttgart. 131 p.

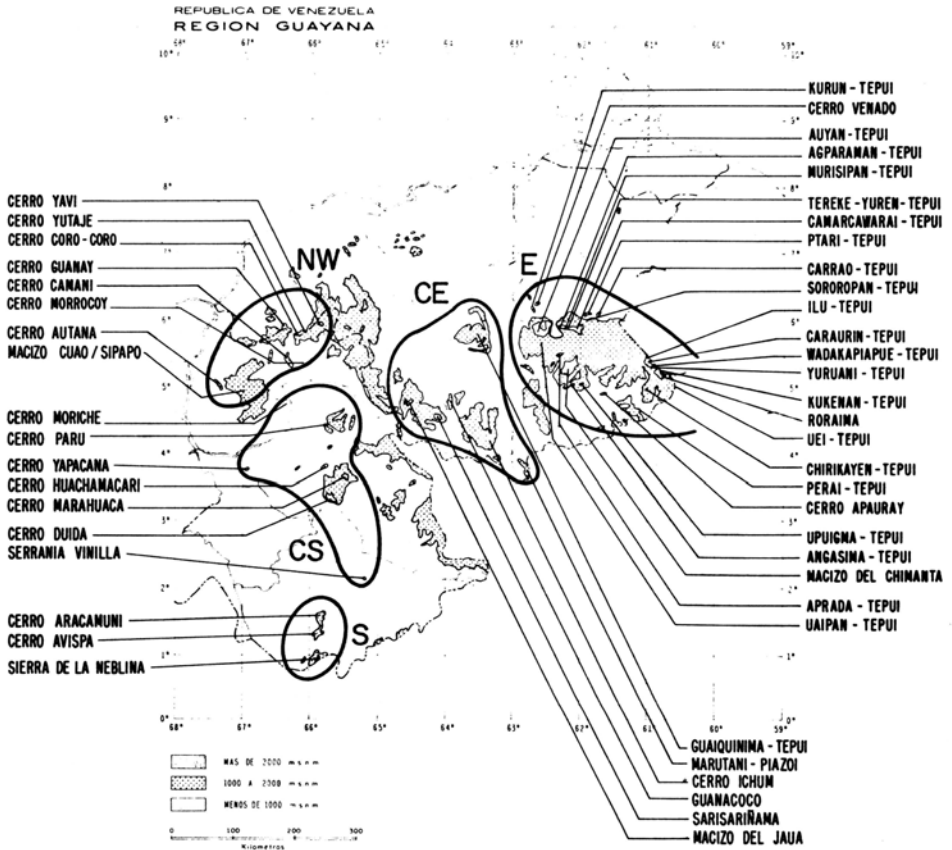


Figura 1: Montañas ("tepuyes") principales de la Provincia Pantepui en Venezuela, indicando los cinco sectores florístico-ecológicos: E= Sector Oriental, CE= Sector Centro-Oriental, NW= Sector Nor-Occidental, CS= Sector Centro-Sur, S= Sector Sur (tomado de Huber 1987).