

ANÁLISIS FITOGEOGRÁFICO DE LA FLORA VASCULAR DE LA CUENCA DEL RÍO CAURA, ESTADO BOLÍVAR, VENEZUELA.

Gerardo A. Aymard C.¹, MariaPia Bevilacqua² y Lya Cárdenas²

Resumen

Se presenta un análisis de las afinidades fitogeográficas de las 184 familias, 1.018 géneros y 2.902 especies de plantas vasculares presentes en la cuenca del río Caura. A nivel de familia, la flora del área estudiada posee tendencias cosmopolita y pantropical, con un alto porcentaje de géneros y especies de distribución neotropical. El 13% de las especies están ampliamente distribuidas en la cuenca Amazónica, el 12% en la provincia florística Imataca, el 10% solamente se conoce de la flora de la Guayana Venezolana, las Guayanas y el estado de Roraima (Brasil) y 104 especies (3.47%) son endémicas del área estudiada. La proporción de especies de los Andes es muy baja (0.70%), el 12% de las especies no fueron ubicadas en ninguna de las categorías propuestas, por presentar distribuciones disyuntas. La familia más diversa es Orchidaceae con el 10.68% (222 spp./83 géneros) del total de las especies estudiadas, seguida por Rubiaceae (135), Melastomataceae (132), Leguminosae-Papilionoideae (125), Poaceae (101) y Cyperaceae (88). Estas seis familias representan el 28 % del total de los taxa de la flora. El patrón de endemismo estuvo determinado por el aislamiento geográfico que presenta la región Pantepui, y por la especiación en los habitats de afloramientos de areniscas sobre suelos oligotróficos, muy ácidos predominantes en las tierras altas de la Guayana Venezolana, los cuales son menos comunes en la Amazonia central, occidental, escudo Brasileiro y los Andes.

Palabras claves: Análisis fitogeográfico, Escudo Guayanés, Tepui, Cuenca del río Caura, endemismo.

Abstract

An analysis of the phytogeographic affinities of a sample of 184 families, 1.018 genera and 2.902 vascular plant species from the Caura basin river is presented. Families tend to have cosmopolitan or pantropical distribution, genera are mostly Neotropical, and most species (47.65%) are well distributed in the Neotropical region: 13% are species known from the Amazon basin, 12% are known from the Imataca phytogeographic province, 10% are only known from the Flora of the Venezuelan Guayana, the Guianas and the Roraima state, Brazil, and so far 104 species (3.47%) are endemic to the study area. The proportion of species also found in the Andes is low (0.70%) and 12% of the species was not placed in any category because they presented disjunct distributions. These results show that the flora composition of the Caura basin has its strongest affinity with northern South America and the Neotropics. The most diverse family (222 spp. or 10.68% of the studied species in 83 genera) is Orchidaceae, followed by Rubiaceae (135), Melastomataceae (132), Leguminosae-Papilionoideae (125), Poaceae (101) and Cyperaceae (88). These six families represent 28 % of the species to Caura basin flora. Patterns of endemism were determined by the isolation of the Pantepui region, and by the speciation in the upland outcrop sandstones habitats over oligotrophic and acid soils, which are less common in Central and Western Amazonia, the Brazilian Shield, and Andes area, compared to the Guiana Shield region.

Keywords: Phytogeographic analysis, Guayana Shield, Tepui, Caura river basin, endemic.

INTRODUCCIÓN

Al noreste de Suramérica se encuentra el Escudo de Guayana, una de las regiones geológicas más antiguas del mundo, ocupando el sureste de Venezuela, las tres Guayanas, las áreas adyacentes del Amazonas de Colombia al oeste y Brasil al norte (Huber, 1995a; 2005). El basamento rocoso del escudo está compuesto por rocas precámbricas ígneo-metamórficas y rocas clásicas del Grupo

Roraima, las cuales se formaron durante repetidos eventos tectónicos-termales (Mendoza, 1977; Gibbs & Barron, 1993; Urbani, en este volumen). Durante el Cretáceo, este basamento ígneo-metamórfico fue cubierto por densas capas de arenas, las cuales fueron comprimidas y fusionadas en lo que hoy se conoce como la formación Roraima (Schubert, 1995). A través de miles de años de erosión, un amplio sector de la formación Roraima fue desmantelado, modelando el paisaje en montañas en forma

¹UNELLEZ-Guanare, Programa de Ciencias del Agro y el Mar, Herbario Universitario (PORT), Mesa de Cavacas, estado Portuguesa. VENEZUELA 3350.

²Asociación Venezolana para la Conservación de Áreas Naturales (ACOANA), Av. Humboldt con calle Coromoto, Res. Breto. Ofic. 9, Urb. Bello Monte Norte, Caracas. VENEZUELA 1050-A.

de mesa conocidas como Tepuyes, los cuales actualmente se encuentran en los estados Amazonas y Bolívar y las regiones de Pakaraima (Guyana), Tafelberg (Suriname), noreste de Brasil, y sureste de Colombia (Maguire, 1970; Huber, 1994; 2005; Giraldo-Cañas, 2001).

Biogeográficamente, la región del escudo guayanés ha sido descrita como excepcional (Maguire, 1970; Berry *et al.*, 1995; Pérez-Hernández y Lew, 2001; Huber, 2005), esta área posee tipos de vegetación únicos y extraordinarios (Huber, 1995b; 1989; 2005; 2006), más de 15.000 especies de plantas (Berry & Riina, 2005), de las cuales entre 30% y 75% han sido consideradas endémicas de esta región (Brown *et al.* 1901; Maguire, 1970; Steyermark, 1986; Berry *et al.*, 1995; Huber, 2005; Berry & Riina, 2005). Sin embargo, con el incremento de las colecciones botánicas en los últimos 20 años, y la publicación de los nueve volúmenes de la Flora de la Guayana Venezolana (Steyermark *et al.*, 1995-2005), actualmente se conoce que cerca del 42% de la flora de la provincia Pantepui es endémica (Berry & Riina, 2005).

La biogeografía moderna tiene sus fundamentos en los trabajos clásicos de Croizat (1958), Rosen (1976), Nelson & Platnick (1981) y Zink *et al.* (2000). Sin embargo, el interés en este tópico se ha incrementado en la últimas tres décadas gracias a los numerosos estudios en biodiversidad (Gentry, 1982, 1992a; Myers *et al.*, 2000; Leigh Jr., 2004; ter Steege *et al.*, 2006; John *et al.*, 2007; Hubbell *et al.*, 2008; Punyasena *et al.*, 2008; Pitman *et al.*, 2008; Stropp *et al.* 2009), a los avances en los estudios moleculares utilizando la sistemática filogenética (Crisci *et al.*, 2003; Lomolino & Heaney, 2004; Antonelli *et al.*, 2009; Pennington *et al.*, 2010), a las estimaciones más precisas del número de especies de plantas (Morawetz & Raeding, 2007; Kreft & Jetz, 2007; Joppa *et al.*, 2010) y a los extensos hallazgos en el campo de la paleoecología (Bush, 1994 Colinvaux *et al.*, 1996; van der Hammen 2000a,b; Bush & de Oliveira, 2006; Hoorn *et al.*, 2010a,b; Jaramillo *et al.*, 2010). Estas contribuciones más recientes han promovido el interés por el estudio de la distribución de los seres vivos y las rutas de dispersión a través de la creación y desarrollo de teorías, métodos, mapas y aplicaciones en biogeografía (Llorente-Bousquests *et al.*, 2000; Llorente-Bousquests & Morrone, 2001; Crisp, 2001; Cox, 2001; Cox & Moore, 2005; Ebach & Goujet, 2006; O' Malley, 2007).

Aparte de la conexión y posterior separación de América y África a comienzos del Jurásico a través de la deriva continental (Hurley & Rand, 1969; Scotese *et al.*, 1988; Macglone, 2005; Pérez-Malvárez *et al.*, 2006) y los procesos de dispersión (Renner, 2004; de Quiroz, 2005; Cowie & Holland, 2006), varias han sido las teorías propuestas para explicar el origen de la flora de Suramérica. Entre las más importantes se encuentra la relacionada con la his-

toria y evolución de la vegetación a través de los eventos geomorfológicos y climatológicos que experimentó la región a partir del Terciario y que se extendió hasta el Cuaternario (van der Hammen, 2000a,b; van der Hammen & Hooghiemstra, 2000; Hooghiemstra & van der Hammen, 1998; 2004; Hooghiemstra *et al.*, 2002; Hoorn *et al.*, 2010; Hoorn & Wesselingh, 2010). De acuerdo con estos autores, tres eventos influyeron en la evolución de la flora neotropical; el surgimiento de la Cordillera de los Andes, el intercambio biótico con Norteamérica a través de la formación del istmo centroamericano y las fluctuaciones climáticas durante el Pleistoceno. La evidencia paleontológica demuestra que la región estuvo sujeta a cambios fisiográficos y climáticos desde el Mioceno hasta los períodos glaciares del Cuaternario (Hooghiemstra *et al.*, 2006). El impacto directo en la región debido al levantamiento andino a partir del Terciario, fraccionó la vegetación de las tierras bajas en dos grandes floras: la flora del Pacífico y Centroamérica y, la flora Amazónica (Gentry, 1982a,b; 1990). Todos estos eventos, más los cambios en los patrones de precipitación durante el último avance de los glaciares ("Last Glacial Maximum", LGM, en inglés) hace aproximadamente 18 mil años (Van der Hammen & Hooghiemstra, 2000; Hooghiemstra *et al.*, 2002; Vonhof & Kaadorp, 2010; Bookhagen & Strecher, 2010) determinaron la extraordinaria diversidad biológica que posee las regiones tropicales actualmente. Durante este período (LGM) el clima fue muy seco y frío, provocando una gran aridez en la región, lo que produjo una contracción o disminución considerable de la vegetación boscosa. Estas modificaciones en la vegetación, tuvieron un efecto importante sobre los patrones de especiación y radiación de las diferentes especies. Esta hipótesis, conocida como la teoría de los refugios del pleistoceno, fue postulada en 1969 (Haffer, 1969), y posteriormente apoyada por Prance (1974; 1978; 1982); Steyermark (1979; 1982), Haffer & Prance (2001) y Haffer (2008).

La teoría de los refugios del pleistoceno asume que la aridez producida por los cambios climáticos, fragmentó la vegetación boscosa, reduciendo sus bosques en islas de vegetación inmersas en una matriz de vegetación propia de las regiones secas (Prado & Gibbs, 1993; Ruiz-Pessenda *et al.*, 2009). Sin embargo, la teoría de los refugios del pleistoceno, ha sido ampliamente debatida por Colinvaux *et al.* (1996; 1997; 2000; 2001), Bush *et al.* (2004a,b), Pennington *et al.* (2004), Colinvaux (2005), Bush & de Oliveira (2006) y recientemente por Hoorn *et al.* (2010). Dichos autores consideran que la región sufrió cambios climáticos y fisiográficos considerables desde el Neogeno hasta el Pleistoceno, sin embargo, no hubo un estado de aridez tan drástico, por lo que su masa boscosa nunca se fragmentó. Por otro lado, el enfriamiento y los bajos niveles de dióxido de carbono (más que la aridez) fueron los

factores que determinaron los cambios en la vegetación durante las épocas glaciales del Pleistoceno. Estas dos variables climáticas, conjuntamente con la altitud, permitieron una especiación mayor en las regiones montañosas en comparación con las tierras bajas (Bush, 1994). Maguire (1970) y Steyermark (1986) plantearon la posibilidad que el origen y el desarrollo del Escudo Guayanés fue contemporáneo al Escudo Brasileiro, resultando en una flora regional muy antigua, caracterizada por numerosas especies relictas.

Huber (1988) sugirió que los ecosistemas de la Guayana son el resultado de procesos de especiación e intercambio genético, tanto dentro como fuera de la región. A partir de comparaciones florísticas, este autor observó que numerosos taxa de las regiones altas y bajas, también se encuentran en áreas de altitudes intermedias. Kubitzki (1989; 1990) propuso que la flora del escudo de Guayana es relativamente reciente, de origen Andino y que el conjunto de elementos fitogeográficos de la región se desarrolló y diferenció en las tierras bajas, sobre substratos derivados de la formación Roraima. Rull (2004a,b,c; 2005), utilizando información de análisis de polen del Cuaternario, determinó que la vegetación estuvo sometida intercambios genéticos entre las tierras bajas y altas (migración vertical) del escudo guayanés durante el último avance de los glaciares y, al mismo tiempo, la vegetación de las cimas de los tepuyes experimentó un aislamiento biótico, el cual generó los altos índices de endemismo que presentan estas regiones actualmente. Sin embargo, también se debe considerar que la topografía, los tipos de suelos, la hidrología, en conjunto con factores biológicos (polinizadores, competencia, hibridación), juegan un papel importante en los diferentes patrones de distribución y en la abundancia de especies de plantas (Kelloff & Funk, 2004; Ricklets, 2005, 2006).

Dentro de este marco conceptual, el presente trabajo estudia las (di) similitudes de la composición florística de especies de plantas vasculares presentes en la cuenca del río Caura (Estado Bolívar, Venezuela), una de las cuencas mejor estudiadas del neotrópico (Rosales y Huber, 1996; Chernoff et al., 2003). Gran parte de la información sobre esta cuenca es el resultado de un amplio programa de actividades de inventario de recursos naturales con fines de conservación en la región promovida por ACOANA (Bevilacqua & Ochoa, 2001).

Área de estudio

El área estudiada comprende la cuenca hidrográfica del Río Caura, localizada sobre el Escudo Guayanés, en la porción centro-occidental del Estado Bolívar, Venezuela, aprox. 03° 37' - 07° 47' N y 63° 23' - 65° 35' O, (Figura No. 1). Incluye una superficie de aproximadamente 45.336 km² a lo largo de más de 700 km de longitud. Las características

físico-ambientales del área del estudio (clima, suelos, geomorfología, fisiografía, aspectos forestales, vegetación, fauna) se encuentran en los informes de CVG-TECMIN-Proyecto Inventario (CVG-TECMIN 1991), en los volúmenes 6 y 7 de la revista *Scientia Guaianae* (Rosales y Huber, 1996; 1997) y en Chernoff et al. (2003). La cuenca del Río Caura ha sido objeto de importantes esfuerzos de exploración botánica en los últimos dos siglos, en especial las sabanas de Maripa y Canaracuni, las selvas ribereñas a lo largo del río (Ll. Williams 1940, 1941, 1942; Veillon 1948, 1986) y de sus principales afluentes (ríos Erebató, Canaracuni, Arichí, Nichare), las cumbres de los tepuyes Jaua, Sarisariñama y Guanacoco (Orejas y Quesada 1976; Brewer-Carías, 1976; Steyermark & Brewer-Carías, 1976) y los sectores adyacentes a la frontera con Brasil, en las cabeceras (Merevari, Pauo, Aresi, Adawa). En los últimos 15 años los bosques ribereños y de tierra firme de esta cuenca han sido ampliamente estudiados, siendo actualmente la cuenca con la mayor cantidad de estudios publicados sobre composición florística, estructura de la vegetación y usos de las plantas, dentro de la región del escudo de la Guayana (Aymard et al., 1997; Briceño et al., 1997; Dezzeo & Briceño 1997, Huber et al., 1997, Rosales et al., 1997, 2001, 2003, Salas et al., 1997, Castellanos, 1998; Knab-Vispo et al., 1997, 1999, 2003; Rodríguez et al., 2008).

METODOLOGÍA

Con la finalidad de establecer la distribución geográfica a nivel de familias, géneros y especies (no se incluyen los taxa infraespecíficos), se estudiaron 2.912 muestras botánicas de la cuenca del río Caura disponibles en los siguientes herbarios: F, MER, MO, MY, NY, PORT, US, VEN. También se consultaron los nueve volúmenes de la Flora de la Guayana Venezolana (Steyermark et al., 1995-2005), los trabajos publicados en los volúmenes 7 y 12 de la revista *Scientia Guaianae*, la base de datos Tropicos (<http://www.Tropicos.org>, Missouri Botanical Garden), datos del informe de avance del componente flora del proyecto FONACIT-98003392 (Aymard, 2000), los trabajos de Knab-Vispo et al. (1999; 2003), Rodríguez et al. (2008), Hoecke et al. (2008) y Duno et al. (2009). Para el análisis florístico y las observaciones fitogeográficas a nivel de familia y género, se utilizó la información de Cleef (1979; 1983), Willis (1988), Mabberley (1997; 2008) y Smith et al. (2003). La clasificación de Cleef (1979; 1983) establece tres componentes principales: el tropical, el cual lo componen los elementos paleotropicales, neotropicales, los elementos tropicales de amplia distribución (pantropicales) y de distribución restringida (anfi-pacíficos y anfi-atlánticos). El templado, al cual pertenecen los elementos austral-antártico, holártico y templado de amplia distribución, y por último el elemento cosmopolita. A nivel de especie se utilizaron los conceptos de las subre-

giones fitogeográficas propuestas por de Oliveira & Daly (1999), para la Amazonia, Cleef & Duivenvoorden (1994) para América del Sur, Huber (1994);

Berry *et al.* (1995) y Aymard (2000) para el norte de Sudamérica.



Figura No. 1. Mapa de la Cuenca del río Caura, estado Bolívar, Venezuela.

En el presente trabajo se proponen once grupos o categorías fitogeográficas, las cuales incluyen a las especies de distribución restringida o endémicas de la cuenca, hasta las de distribución más amplia (Tabla 1). Sin embargo, estas categorías no poseen un límite geográfico preciso, en virtud del efecto de artefacto de las colecciones, la intensidad de las exploraciones botánicas en un área determinada, más los patrones de disyunción de muchas especies, juegan un rol importante a la hora de dilucidar patrones de distribución geográfica de géneros y especies en el Neotrópico (Nelson *et al.*, 1990; Hopkins, 2007; Schulman *et al.*, 2007). Por lo expuesto, las categorías utilizadas en el presente estudio son consideradas unidades fitogeográficas regionales, concepto aplicado anteriormente por Prance (1983) y Huber (1994), y se basaron sola-

mente en comparar la presencia de las especies en las 11 áreas propuestas.

Aspectos Sistemáticos

Actualmente, la información acerca del número de familias y géneros depende mucho de los conceptos taxonómicos utilizados a través de los numerosos estudios y análisis filogenéticos basados en secuencias de ADN (APG, 1998, 2003; 2009; Judd *et al.*, 2002; 2008; Zanis *et al.*, 2003). Las angiospermas representan el primer grupo de organismos que ha sido reclasificado; recientemente se han sugerido y realizado numerosos cambios a nivel de familias y géneros.

En el presente trabajo se ha utilizado el esquema de familias de Steyermark *et al.* (1995) para la elaboración de la Flora de la Guayana Venezolana (i.e. sensu Cronquist, 1981), con algunas excepciones

tales como: Hippocrateaceae separada de Celastraceae, Cochlospermaceae como parte de Bixaceae, *Strychnos* como parte de Loganiaceae (Struwe *et al.*, 1994), Dichapetalaceae separada de Chrysobalanaceae, Erythroxylaceae aparte de Rhizophoraceae y Malvaceae como un gran grupo, el cual incluye Bombacaceae, Sterculiaceae y Tiliaceae (Alverson *et al.*, 1998, 1999; Fryxell, 2001; APG, 2009).

Tabla 1. Categorías de distribución geográfica propuestas para el presente análisis.

- 1: Neotropical de amplia distribución (Sur de México hasta Argentina-Paraguay, Antillas; incluye la provincia florística Caribe).
- 2: Amazonia Central (Brasil: Sur de los estados Amazonas, Pará, Mato Grosso, Rondonia, Tocantins).
- 3: Amazonia Sur-Occidental (Brasil: Acre, oeste del estado Amazonas), Amazonia de Colombia, Ecuador, Peru y Bolivia.
- 4: Amazonia Nor-Occidental Provincia florística Río Negro; Venezuela (Sur del Estado Amazonas); Colombia (Departamentos Guainía, Caquetá); Brasil (Norte del estado Amazonas).
- 5: Estados Bolívar (Noreste), Delta Amacuro (Sur), Monagas (este), Sucre (Sur), Guianas (Guyana, Surinam, Guayana Francesa), estado Amapá-Brasil; Trinidad-Tobago: Provincia florística Imataca.
- 6: Endémica de la cuenca del río Caura.
- 7: Endémica de los estados Amazonas, Bolívar, Guianas (Guyana, Surinam, Guayana Francesa), Brasil (estado Roraima).
- 8: Presente en la cuenca del río Caura y endémica de la Guayana venezolana (estados Amazonas, Bolívar y Delta Amacuro).
- 9: Presente en la cuenca del río Caura y endémica de Venezuela.
- 10: Presente en la cuenca del río Caura y en los Andes
11. Especies disyuntas; presente en varias regiones biogeográficas

RESULTADOS

Análisis florístico (Riqueza)

En base a la información consultada, la flora vascular de la cuenca del río Caura está representada por 184 familias, 1.018 géneros y 2.902 especies. La información de los grupos estudiados se presenta en la Tabla 2.

Tabla 2. Número de especies, géneros y familias por grupo taxonómico presentes en la cuenca del río Caura.

	Familias	Géneros	Especies
GYMNOSPERMAE	2	2	4
PTERIDOPHYTA	21	65	248
MONOCOTYLEDONEAE	27	243	673
DICOTYLEDONEAE	134	708	1.977
TOTALES	184	1.018	2.902

Las 2.902 especies registradas para la región representan 20% de las especies presentes en Vene-

zuela y el 32% de las especies registradas para la Flora de la Guayana Venezolana, respectivamente. Las pteridofitas (helechos y sus grupos afines) están representadas en la área del estudio por 248 especies, cifra que representa el 9% de la flora de la región del estudio, el 39% del total de especies presentes en la Guayana Venezolana (671 ssp.) y el 22% de las especies de helechos y sus grupos afines registrados para Venezuela (1.155 ssp.). En este grupo, las familias con la mayor cantidad de especies son Hymenophyllaceae con 39 y Dryopteridaceae con 34 especies, respectivamente. Los géneros más diversos son *Trichomanes* con 26 y *Hymenophyllum* con 13 especies. Hasta el presente, solamente una especie de este grupo de plantas (*Selaginella thysanophylla* A. R. Sm.) es endémica de la cuenca del río Caura.

De acuerdo con Smith *et al.*, (2003) en el Neotrópico se encuentran 284 familias de plantas. La región de la cuenca del río Caura posee cerca del 56% (184) de las familias conocidas para el Neotrópico, el 79% de las familias presentes en la Guayana Venezolana y el 70% de las familias presentes en Venezuela (ver Tablas 3 y 4). Los familias con 50 o más especies son las siguientes: Orchidaceae (222 spp./83 géneros), Rubiaceae (135 spp./48 géneros), Melastomataceae (132 spp./29 géneros), Leguminosae-Papilionoideae (125 spp./43 géneros), Poaceae (101 spp./47), Cyperaceae (88 spp./22 géneros), Euphorbiaceae (81 spp./35 géneros), Asteraceae (58 spp./37 géneros), Leguminosae-Caesalpinioideae (56 spp./18 géneros), Leguminosae-Mimosoideae (55 spp./18 géneros), Bromeliaceae (53 spp./13 géneros), y Bignoniaceae con 51 spp. y 25 géneros. Estos grupos de plantas representan cerca del 40% (1.157 spp.) del total de las especies registradas para la cuenca. Por otra parte, la región del estudio posee el 35% de las Melastomataceae, el 29% de las Cyperaceae, el 28% de las Orchidaceae y el 22% de las Poaceae presentes en la Guayana Venezolana.

Tabla 3. Número de Familias, géneros y especies en Venezuela (Hoecke *et al.*, 2008), la Guayana Venezolana (Berry *et al.*, 1995) y la Cuenca del Río Caura.

FLORAS	FAMILIAS	GENEROS	ESPECIES
Cuenca del Río Caura	184	1.018	2.902
Venezuela	275	2.482	15.820
Guayana Venezolana	230	1.786	9.411

Patrones de distribución

Familias

De las 184 familias registradas para la cuenca del río Caura, 56% (103) presentan distribución cosmopolita, 38% (70) son familias pantropicales y el 6% (11) poseen distribución neotropical. Cuatro familias (Bromeliaceae, Humiriaceae, Mayacaceae y Rapa-

taceae) tienen sus centros de distribución en América tropical, sin embargo al menos una especie de estas familias se encuentra en África. Tal es el caso en Rapateaceae, una familia casi exclusiva del Escudo Guayanés y la Amazonia, con un género

Tabla 4. Listado de las 10 familias con el mayor número de especies en la Cuenca del Río Caura, la flora de la Guayana Venezolana (Berry et al., 1995) y la flora de Venezuela (Hoecke et al., 2008).

Río Caura		Guayana Venezolana		Venezuela	
	# Spp.		# spp.		# spp.
ORCHIDACEAE	222	ORCHIDACEAE	732	ORCHIDACEAE	1,506
RUBIACEAE	135	RUBIACEAE	524	ASTERACEAE	784
MELASTOMATACEAE	132	MELASTOMATACEAE	427	RUBIACEAE	777
PAPILIONOIDEAE	125	POACEAE	411	POACEAE	744
POACEAE	101	PAPILIONOIDEAE	368	MELASTOMATACEAE	650
CYPERACEAE	88	BROMELIACEAE	284	PAPILIONOIDEAE	489
EUPHORBIACEAE	81	ASTERACEAE	258	CYPERACEAE	430
ASTERACEAE	58	CYPERACEAE	243	BROMELIACEAE	374
ARACEAE	54	EUPHORBIACEAE	237	EUPHORBIACEAE	356
CAESALPINIOIDEAE	56	CAESALPINIOIDEAE	203	PIPERACEAE	272

Solamente 11 familias presentes en la cuenca del río Caura poseen distribución Neotropical, de éstas, Caryocaraceae y Thurniaceae no se han registrado en el Caribe. El resto de las familias de este grupo presentan patrones de distribución similares, tal es el caso de Metaxyaceae, Lacistemaceae, Cyclanthaceae, Cyrillaceae, Marcgraviaceae, Picramniaceae y Quinaceae. Esta última familia, tiene su centro de distribución en el estado Amazonas y el Escudo de Guayana, sin embargo, también se encuentra en bosques del Caribe y norte de Sudamérica. Una familia (Hymenophyllopsidaceae) es endémica del escudo de Guayana y parte de la cuenca Amazónica.

Géneros

De los 1.018 géneros registrados en este estudio, 7% (70) presentan distribución cosmopolita; 25% (258) pantropical, 66.80% (672) neotropical y 0.20% (18) son géneros cultivados. Los elementos cosmopolitas (ej. *Adiantum*, *Asplenium*, *Bidens*, *Blechnum*, *Drosera*, *Eleocharis*, *Ilex*, *Justicia*, *Polygala*, *Rhynchospora*, *Solanum*, *Styrax* y *Utricularia*) están representados por muy pocas taxa en el área del estudio. En el grupo de géneros Neotropicales, 501 (el 74% de esta categoría) son géneros de amplia distribución en la región neotropical (ej. *Polybotria*, *Caladium*, *Philodendron*, *Bactris*, *Geonoma*, *Becquerelia*, *Myriosma*, *Anacardium*, *Goupia*, *Bunchosia*, *Psidium*, *Cybianthus*, *Sorocea*, *Isertia*, *Aegiphila*, *Vochysia*). Dentro de la categoría neotropical, se encuentra el elemento Guayanés, el cual está compuesto por los géneros endémicos del Escudo Guayanés. De acuerdo con Berry et al. (1995) este elemento está representado por 138 géneros, de los cuales 118 se encuentran en la Guayana Venezolana y 110 géneros son exclusivos de la provincia Pantepui (Berry & Riina, 2005). En la Cuenca del Río Caura se han registrado 34 géneros endémicos del Escudo Guayanés (ver Tabla 5) y 97 conocidos del Escudo Guayanés y la Cuenca

(*Maschalocephalus*) en Liberia y Sierra Leona (Givnish et al., 2000). Autores que demostraron a través de evidencia molecular, que la presencia de esta familia en África es producto de un evento de dispersión y no de vicarianza.

Amazónica (ej. *Catostemma*, *Rodonanthus*, *Duckeella*, *Thurnia*, *Guayania*, *Roucheria*, *Stenopadus*, *Eperua*, *Derris*, *Poraqueiba*, *Blepharandra*, *Elvasia*, *Macrocentrum*, *Myriospora*). Es importante destacar que cinco géneros (*Digomphia*, *Euceraea*, *Phainantha*, *Aratitoyopea*, *Pagamea*) pertenecientes al Escudo Guayanés y la Cuenca Amazónica han sido encontrados recientemente en otras regiones fitogeográficas (ej. Llanos, Andes). El género *Heliamphora* (Sarraceniaceae) con 10 especies endémicas de las regiones altas del Escudo Guayanés está ausente en la región del río Caura. Un género, *Huberopappus*, es endémico de la cuenca del río Caura, y dos son endémicos del escudo Guayanés (*Coccochondra* y *Uladendron*). *Pterozonium* es un género con 14 especies, 12 de las cuales son conocidas del Escudo Guayanés. Al igual que *Everardia* y *Dicidia*, géneros casi exclusivos del Escudo Guayanés; el primero con una subespecie (*E. montana* subsp. *montana*) bien distribuida en la cuenca Amazónica y el segundo con una especie (*D. galphimioides* Griseb.) de la Amazonia venezolana. *Celianella* está registrado hasta el presente solamente en la Guayana Venezolana; *Kunhardtia* es un género conocido del Escudo Guayanés y Amazonia de Venezuela, y *Stelestylis* es un género de la Guayana y la Cuenca Amazónica con una sola especie conocida (*S. anomala* Harling) de la Cordillera de la Costa. 61 géneros son conocidos de Sudamérica (ej. *Mauritia*, *Isidrogalvia*, *Abolboda*, *Loxopterygium*, *Catostemma*, *Apuleia*, *Caraipa*, *Mahurea*, *Comolia*, *Marcetia*, *Diclidanthera*, *Toulicia*) y 13 están restringidos a Sudamérica, Panamá y las Antillas (*Otachyrium*, *Craniolaria*, *Spathelia*, *Eloyella*, *Marlierea*, *Paphinia*).

En la categoría pantropical, la flora del río Caura posee 48 géneros con especies en América y África (ej. *Olyra*, *Renealmia*, *Costus*, *Maloutia*, *Wedelia*, *Copaifera*, *Symphonia*, *Tapura*, *Amanoa*, *Maprounea*, *Tetrorchidium*, *Lonchocarpus*) y solamente 10

géneros con distribución en América y Asia (ej. *Sloanea*, *Dendropanax*, *Hedyosmum*, *Ormosia*, *Chomelia*, *Lycianthes*, *Symplocos*, *Spathiphyllum*). A nivel de género, los porcentajes de distribución muestran una tendencia distinta al nivel de familia, al igual que para la región de la Guayana, en este nivel la categoría neotropical fue la predominante.

Tabla 5. Géneros endémicos del Escudo Guayanés presentes en la cuenca del Río Caura (en negritas los géneros solamente conocidos de Venezuela, con asterisco los géneros registrados fuera del escudo Guayanés)

GÉNERO	FAMILIA	DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA
<i>Aratiliyopea*</i>	Xyridaceae	Ven; Col; Bra; Ecu
<i>Celianella</i>	Euphorbiaceae	Ven
<i>Cephalocarpus</i>	Cyperaceae	Col; Ven; Guy; Sur; Bra
<i>Chorisepalum</i>	Gentianaceae	Ven; Guy
<i>Coccochondra</i>	Rubiaceae	Ven
<i>Diacidia</i>	Malpighiaceae	Col; Ven; Bra
<i>Didymiandrum</i>	Cyperaceae	Ven; Guy; Bra
<i>Digomphia*</i>	Bignoniaceae	Col; Ven; Guy; Bra; Ecu
<i>Euceraea*</i>	Flacourtiaceae	Col; Ven; Guy; Sur; Bra; Ecu
<i>Everardia</i>	Cyperaceae	Col; Ven; Guy; Sur; Bra; Per
<i>Huberopappus</i>	Asteraceae	Ven
<i>Hymenophyllopsis</i>	Hymenophyllopsidaceae	Ven; Guy; Bra
<i>Jenmaniellama</i>	Podostemaceae	Ven; Guy; Bra
<i>Ledothamnus</i>	Ericaceae	Ven; Guy
<i>Lindmania</i>	Bromeliaceae	Ven; Guy; Bra
<i>Maguireothamnus</i>	Rubiaceae	Ven
<i>Mycerinus</i>	Ericaceae	Ven
<i>Myriocladus</i>	Poaceae	Ven; Bra
<i>Nietneria</i>	Liliaceae	Ven; Guy; Bra
<i>Notopora</i>	Ericaceae	Ven; Guy
<i>Orectanthe</i>	Xyridaceae	Ven; Guy; Bra
<i>Pagameopsis</i>	Rubiaceae	Ven; Bra
<i>Phainantha*</i>	Melastomataceae	Ven; Guy; Ecu
<i>Poecilandra</i>	Ochnaceae	Col; Ven; Guy; Bra
<i>Raveniopsis</i>	Rutaceae	Ven; Bra
<i>Rhoogeton</i>	Gesneriaceae	Ven; Guy
<i>Rhynchocladium</i>	Cyperaceae	Ven; Guy
<i>Rodonanthus</i>	Eriocaulaceae	Ven; Guy; Bra
<i>Stegolepis</i>	Rapateaceae	Ven; Guy; Bra
<i>Steyerbromelia</i>	Bromeliaceae	Ven
<i>Tateanthus</i>	Melastomataceae	Ven; Bra
<i>Tyleria</i>	Ochnaceae	Ven; Bra
<i>Tylopsacas</i>	Gesneriaceae	Ven; Guy
<i>Uladendron</i>	Sterculiaceae	Ven

La gran mayoría de los géneros registrados comparan especies con otras áreas neotropicales (América Central, Andes, Escudo Brasileiro y Cuenca Amazónica). Sin embargo también se registraron géneros de regiones más distantes (África, Asia), lo que sugiere que la presencia de los mismos en la región, quizás es el remanente de floras antiguas derivadas del continente Gondwana o por los efectos de dispersión entre continentes (Renner, 2004; Barlish *et al.*, 2011). Información acerca de la distri-

bución geográfica de todos los géneros registrados en la cuenca se encuentra en el Apéndice 1.

Especies

De las 2.902 especies registradas para la cuenca del río Caura, 14 son especies cultivadas y 8 representan especies no descritas. Utilizando las categorías establecidas en la Tabla 1 tenemos que el 47,65% (1.381) de las especies presentan distribución neotropical muy amplia (categoría 1); 13% (378) son especies propias de la cuenca Amazónica (categorías 2, 3 y 4); 12 % (366) representan especies comunes del noreste de Sudamérica, las tierras bajas de las Guayanas y la provincia fitogeográfica Imataca (categoría 5). El 3.47% (104) son, hasta el presente, especies endémicas de la cuenca del río Caura; 10% (294) de la especies son endémicas de flora de la Guayana Venezolana (Amazonas, Boívar, Delta Amacuro), las Guayanas y el estado de Roraima en Brasil (categorías 7 y 8). 1.18% (31) son especies endémicas de la flora de Venezuela (categoría 9), 0.70% (20) de las especies se encuentran en los Andes (categoría 10) y el 12% (327) de las especies no ubicaron en ninguna de las 11 categorías propuestas, por presentar distribuciones disyuntas entre las regiones biogeográficas utilizadas en el presente trabajo.

Los resultados señalan que la vegetación del área del estudio posee una mayor relación con los elementos neotropicales de amplia distribución. Estos taxa presentaron los mayores porcentajes de afinidad fitogeográfica de las especies de la flora del Caura (47 %). También es notable la gran cantidad de especies pertenecientes entre las categorías de 2 a la 8, grupo que representa el 40% de las especies, lo cual indica que un alto porcentaje de las especies de este sector tienen su centro de origen en el norte-centro de Sudamérica. Destaca en este grupo las subprovincias del elemento Amazónico, con los elementos de la Amazonía Central (Brasil: sur de los estados Amazonas, Pará, Mato Grosso, Rondonia, Tocantins); la región de la Amazonía Sur-Occidental (Brasil: Acre, oeste del estado Amazonas), región Amazonica del sur de Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia y el sector de la Amazonía Nor-Occidental (provincia florística del Río Negro), la cual está compuesta por el sur del estado Amazonas (Venezuela); sureste de Colombia (Guianía, Caqueta) y el norte del estado Amazonas (Brasil). Algunos ejemplos de esta afinidad fitogeográfica con la flora del alto río Negro lo representan: *Guatteria riparia*, *Distictella arenaria*, *Sandwithia heterocalyx*, *Derris negrensis*, *Cyathea platylepis*, *Asplundia xiphophylla*, *Anaxogorea gigantophylla*, *Couma catingae*, *Laetia coriacea*, *Diacidia galphimoides* y *Cybianthus lepidotus*. Algunos especies comunes en toda la cuenca Amazónica presentes en el área del estudio son las siguientes: *Ampelozizyphus amazonicus*, *Caryocar pallidum*, *Lindsaea cyclophylla*, *Triplophyllum dickosonioides*, *Tachigali chry-*

sophylla, , *Sloanea synandra* (Elaeocarpaceae) y *Abarema barbouriana*. También se observó una marcada afinidad con la provincia florística Imataca (Prance 1974, 1982; Mori 1991) y regiones adyacentes (para el presente estudio esta área abarca el nordeste del Estado Bolívar, las Guayanas, el estado de Amapá en Brasil, Trinidad-Tobago y noreste de Venezuela). Cerca de un 12% de las especies registradas son comunes de estas regiones, la presencia de: *Cyclodium guianense*, *C. inerme*, *Lonchocarpus imatacensis*, *Qualea dinizii*, *Guapira marcano-bertii*, *Couepia sandwithii*, *Licania discolor*, *Mapania macrophylla*, *Heteropsis flexuosa*, *Loxopterygium sagotii*, , *Pouteria cayennensis*, *Ocotea schomburgkiana* y *Manilkara bidentata* subsp. *surinamensis* permite afirmar esta observación. La presencia del elemento Andino y de la Cordillera de la Costa no fue tan notable, sin embargo está presente en las regiones montañosas de la cuenca. Ejemplos de este elemento en el área del estudio lo representan las siguientes especies: *Hymenophyllum karstenianum*, *Danaea moritziana*, *Rhynchospora lechleri*, *Epidendrum pachyphyton*, *Chusquea steyermarkii*, *C. magnifolia*, *Allopectus tetragonoides*, *Besleria gibosa* y *Psychotria lindenii*.

Un número importante de especies (327) se ubica en la categoría No. 11, la cual estuvo representada por taxa sin un patrón fitogeográfico definido, esto es común en regiones donde el aumento de las exploraciones botánicas han incrementado numerosos registros en los últimos años y a las nuevas revisiones taxonómicas de géneros neotropicales. Un ejemplo de esto, lo representan *Pleurothallis erebatensis* y *Elaphoglossum vareschianum*, especies solamente conocidas del estado Táchira (Andes de Venezuela), el río Erebató y región del salto Pará, respectivamente. *Zollernia grandifolia* y *Elaphoglossum zosteriformis*, fueron catalogadas como especies endémicas de la cuenca del río Caura (Aymard, 1999; Hokcke *et al.*, 2008), sin embargo, actualmente el ámbito de distribución de estos taxa se extienden al estado de Roraima en Brasil (Freitas-Mansano *et al.*, 2004) y la Guayana Francesa y Colombia, respectivamente. Otros ejemplos en esta categoría lo representan las siguientes especies: *Chrysochlamis clusiaefolia* (*Clusiaceae*), *Maytenus laevis* (*Celastraceae*), *Myrocarpus venezuelensis* (*Fabaceae*), *Balicia pedicellaris* (*Mimosaceae*), *Cybianthus lineatus* (*Myrsinaceae*), *Randia hebecarpa* (*Rubiaceae*), *Talisia nervosa* (*Sapindaceae*), *Ceradenia pruinosa* (*Grammitidaceae*), *Lastreopsis amplissima* (*Dryopteridaceae*) y *Dacryodes negrensis* (*Burseraceae*). Esta última especie fue descrita como un elemento florístico de la flora del alto Río Negro (Daly & Martínez-Habibe, 2002), aunque es muy común en sectores fuera de la Amazonia, tales como el medio río Caura y en el alto río Orinoco.

También es importante destacar que los trabajos de exploración botánica en los últimos 20 años en esta

parte del país (Proyecto Nichare-Tabaró; Proyecto Inventario CVG-TECMIN,), lograron ampliar el ámbito de distribución geográfica de varias especies entre la Cordillera de los Andes, la Costa, América Central, la Guayana venezolana y la Amazonia. Por ejemplo, el primer registro del género *Chinchonopsis* (*C. amazonicus*), para la flora de Venezuela se logró a través de los trabajos de exploración del proyecto Inventario de la CVG-TECMIN (Aymard *et al.*, 1990).

Endemismo.

La flora de la Guayana Venezolana posee un nivel de endemismo muy importante, siendo actualmente una de las regiones con mayores niveles de endemismo en el mundo (Steyermark, 1968; 1969; Maguire, 1970, Huber, 1988, 2001, 2005 Berry *et al.*, 1995; Berry & Riina, 2005). El 11% (317) de las especies utilizadas para el presente análisis florístico solo se encuentran en Venezuela. De estas, 104 especies presentan distribución restringida (endémicas) a la región de la cuenca del río Caura, ambas vertientes de la Sierra de Maigualida y la Serranía Uasadi (ej. *Navia jauana*, *Odontonema album*, *Tibouchina steyermarkii*, *Bonnetia roseiflora*).

31 especies han sido registradas solamente del país (ej. *Asplundia venezuelensis*, *Calathea lasseriana*, *Pouteria orinocoensis*) y 180 especies al presente son conocidas de la flora de la Guayana Venezolana en los estados Amazonas, Bolívar y Delta Amacuro (ej. *Steyerbromelia ramosa*, *Pentacalia yapacana*, *Talisia chartacea*). Los elementos endémicos alcanzan su mínima expresión en las regiones macrotérmicas, probablemente debido a la ausencia de barreras geográficas efectivas, las cuales no permitieron un aislamiento en las tierras bajas, para que elementos autóctonos se consoliden a gran escala en la región. Algunos ejemplos de especies limitadas a las tierras bajas son el género *Uladendron* (*U. codesuri*), *Rhodospatha bolivarana*, *Piper julianii*, *Guadua fascicularis*, *Epidendrum caurense*, *Chomelia caurenensis* y *C. glabricalyx*. Al igual que en la flora del Escudo Guayanés (Berry *et al.*, 1995; Giraldo-Cañas, 2001), los altos niveles de endemismo en la cuenca del río Caura están restringidos a las tierras altas, principalmente en las regiones de Jaua-Sarisariñama, Sierras de Maigualida, Uasadi, cuencas altas de los ríos Caranacuni, Merevari, Erebató y en el tepui Guanacoco. La cuenca posee ca. 10% de las especies endémicas para toda la región Pantepui; solamente en el área Jaua-Sarisariñama se encuentran 62 especies especies endémicas para esta región. Algunos ejemplos de especies endémicas de las regiones de tierras altas del río Caura son los siguientes: *Tepuianthus sariñamensis*, *Coccochodra laevis*, *Raveniopsis jauensis*, *Psychotria carrenoi*, *Maguireothamnus jauensis*, *Euceraea sleumeriana*, *Navia cardonae*, *N. glandulifera*, *N. lasiantha*, *Schefflera baculosa*,.

Araliaceae y Bromeliaceae con 12 especies, Rubiaceae con 9 y Asteraceae con 8 especies, son las familias con el mayor número de especies endémicas para la región. Los géneros con el mayor número de especies endémicas para la cuenca son *Schefflera* con 12 y *Navia* con 10 especies, respectivamente. Información en detalle acerca de la distribución de todas las especies, nuevos registros para la flora de la región, endemismos (de la cuenca, la Guayana Venezolana y Venezuela), se encuentran disponibles en la base de datos del proyecto que maneja ACOANA.

CONCLUSIONES

Por lo general, floras de las regiones tropicales fueron examinadas utilizando el nivel de familias y géneros (Maguire, 1970; Forero & Gentry, 1988; Estrada-Loera, 1991; de Oliveira & Nelson, 2001). Este tipo de análisis, ha originado afirmaciones muy generalizadas acerca de las afinidades de algunas floras tropicales a una escala regional. Sin embargo, estudios que utilizan información a nivel de especie, aparentemente relacionan mejor la flora de una región en particular a través de la presencia/ausencia de las especies entre las diferentes categorías propuestas. Aunque algunas veces los resultados obtenidos se ven afectados, debido a los cambios en los nombres científicos, la constante transferencia de taxa en diferentes entidades taxonómicas y las nuevas colecciones botánicas que amplían el ámbito geográfico de las especies. Ejemplos de esto, lo representan los registros en los Andes de varios géneros (ej. *Stenopadus*, *Ophiocaryon*, *Phainantha*, *Euceraea*, *Caraipa*) considerados endémicos del Escudo Guayanés y la cuenca Amazónica (Pruski, 1998, 2003; Berry & Riina, 2005; Aymard & Daly, 2006; Ulloa & Neill, 2006; Aymard & Campbell, 2007; 2008). Sin embargo, a pesar de las limitaciones mencionadas, el presente análisis indica que las relaciones fitogeográficas de las especies de la flora de la cuenca del río Caura se manifiestan en dos direcciones opuestas. Hacia el sur con la cuenca Amazónica y hacia el noreste con el Escudo de Guayana, el Caribe (incluye Los Llanos), América Central y en menor número con la flora de los Andes. Este estudio, también demostró que la flora de la región está conformada por la mezcla de componentes florísticos tropicales, los cuales, quizás se adaptaron a las regiones de tierras bajas y altas de la Guayana Venezolana y áreas adyacentes durante los cambios climáticos acontecidos del Plioceno y el Cuaternario en el norte de Sudamérica (Hoorn *et al.*, 2010). Esta apreciable cantidad de elementos neotropicales, quizás es atribuida a los largos procesos de especiación alopátrica o especiación geográfica, el cual es el producto de las presiones locales de selección y la separación por largos períodos de tiempo de áreas que fueron continuas en el pasado (Sauer, 1990;

Brown & Lomolino, 1998; MacDonald, 2000). Las áreas de contacto entre las poblaciones antes separadas, puede ser reconocidas como zonas de desplazamiento de caracteres de una población a otra, en la cual existió una estrecha superposición de atributos morfológicos (Cox & Moore, 2005). Este modelo de diferenciación, trata de explicar la gran diversidad de géneros y especies en el trópico y la vez la extraordinaria concentración de especies de algunos géneros en determinadas regiones del neotropico (Ricklefs & Renner, 1994; Colinvaux, 1996; Van der Hammen, 2000). Al igual que en otras regiones tropicales, el componente cosmopolita y pantropical a nivel de familia fue el mejor representado. Sin embargo, 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 adyacentes a la región del estudio (Boom, 1990; Aymard *et al.*, 2009). Cerca del 80% de las especies de la cuenca pertenecen a la región Neotropical, la cual incluye los elementos del escudo guayanés, de las tierras bajas de la Guayanas, la cuenca Amazónica, el Caribe, los Andes y el escudo brasileiro. Esto indica, que la composición florística actual, en gran parte 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, resultando en una flora de gran diversidad y en un importante centro de endemismo. Como se señaló, los niveles de endemismo fueron muy significativos en las regiones de las tierras altas de la cuenca por encima de los 1500 m. Berry *et al.* (1995) y Berry & Riina (2005) explican que esta gran cantidad de elementos autóctonos, es producto del aislamiento geográfico del sistema Pantepui, en conjunto a la especiación de una gran cantidad de taxa a los ecosistemas oligotróficos, sobre suelos muy ácidos, muy comunes en la región del escudo guayanés.

Finalmente, la región de la cuenca del río Caura puede ser considerada como un área de una alta diversidad vegetal para la región del escudo guayanés, los resultados florísticos del presente estudio (2.902 ssp.), así lo confirman. El número de especies en el área puede aumentar si se continúan con los trabajos de exploración en muchas regiones (cuencas medias y altas de los ríos Erebató, Canaracuni, Arichí, Nichare, Yuruani, Cusimi, Chanaro, Waña, Yudi, las cumbres de los tepuyes Jaua, Sariariñama, Guanacoco y las laderas estudiadas. Por lo que los futuros análisis fitogeográficos de la flora de la región proporcionarán nuevos resultados, a medida que se intensifiquen las exploraciones botánicas, los estudios cuantitativos sobre la estructura y composición florística de la vegetación de una de las regiones más interesantes del Neotropico.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Gerencia de Investigación orientada del FONACIT- (Agenda Biodiversidad) por el financiamiento de los trabajos de campo, herbario y laboratorio, a través de los proyectos No. 98003392. Se agradece a S. S. Renner (Monimiaceae), A. Vincentini y H. van der Werff (Lauraceae), L. Lohmann (Bignoniaceae), C. Taylor (Rubiaceae), R. Barneby+ (Mimosaceae), P. Maas (Annonaceae), D. Daly (Burseraceae), S. Mori (Lecythidaceae), T. D. Pennington (Meliaceae, Sapotaceae), G. T. Prance (Chrysobalanaceae), B. Holst (Myrtaceae), C. C. Berg (Cecropiaceae, Moraceae), L. Marciano-Berti (Vochysiaceae) y N. Cuello (*Swartzia y Tovomita*) por la ayuda en la identificación de las muestras botánicas. A R. Riina y N. Cuello por la revisión del manuscrito y a Gustavo Romero por la búsqueda de bibliografía actualizada.

BIBLIOGRAFÍA

- Alverson, W. S., B. A. Whitlock, R. Nyffeler, C. Bayer & D. A. Baum. 1999. Phylogeny of the core Malvales: evidence from *ndhF* sequence data. *Amer. J. of Botany* 86: 1474-1486.
- _____, K. G. Karol, D. D. Baum, M. W. Chase, S. M. Swensen, R. McCourt & K. J. Systma. 1998. Circumscription of the Malvales and relationships to other Rosidae: evidence from *rbcL* sequence data. *Amer. J. of Botany* 85: 876-887.
- Antonelli, A. J. A. A. Nylander, C. Persson & I. Sanmartín. 2009. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *PNAS* 106: 9749-9754.
- APG. III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.
- _____. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. Jour. of the Linnean Society* 141: 399-436.
- _____. 1998. An ordinal classification of the families of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 85: 531-553.
- Aymard G., 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.
- _____ & L. Campbell. 2008. A new species of *Caraipa* Aublet (Clusiaceae) from the Venezuelan Andes and its biogeographical implications. *Rodriguesia* 59(2): 393-398.
- _____ & L. Campbell. 2007. A new species of *Securidaca* (Polygalaceae) from sandstone outcrops in the Venezuelan Andes. *Brittonia*. 59:328-333.
- _____ & D. C. Daly 2006. Two new species of *Ophiocaryon* (Sabiaceae) from South America. *Brittonia* 58 (3): 270-276.
- _____. 2000. Aspectos generales sobre la fitogeografía y la composición florística de la flora de la cuenca del río Caura, estado Bolívar, Venezuela. Informe proyecto FONACIT-98003392, Caracas.
- _____. 1999. *Zollernia*. (Fabaceae). In: J. A. Steyermark et al. (eds.) *Flora of Venezuelan Guayana*. Vol. 5: 430-431. Missouri Botanical Garden.
- _____, S. Elcoro, E. Marín y A. Chaviel. 1997. Caracterización estructural y florística en bosques de tierra firme de un sector del bajo Río Caura. Estado Bolívar. Venezuela. *Scientia Guaianae* 7:143-169.
- _____, N. Cuello y A. Fernández, 1990. Observaciones sobre el hallazgo de *Cinchona amazonica* Standl. (Rubiaceae) en la Guayana Venezolana. *Biollania* 7:125-130.
- Bartish, I. V., A. Antonelli, J. E. Richardson & U. Swenson. 2011. Vicariance or long-distance dispersal: historical biogeography of the pantropical subfamily Chrysophylloideae (Sapotaceae). *J. of Biogeogr.* 38: 177-190.
- Berry, P. E. & R. Riina. 2005. Insight into the diversity of the Pantepui flora and the biogeographic complexity of the Guayana shield. *Biologiske Skrifter*. 55: 145-167.
- _____. O. Huber & B. Holst. 1995. Floristic Analysis and Phytogeography. *Flora of the Venezuelan Guayana* 1: 161-170.
- Bevilacqua, M. y J. Ochoa. 2001. Conservación de las últimas fronteras forestales de la Guayana Venezolana: propuesta de liniamientos para la cuenca del río Caura. *Interciencia* 26: 491-497.
- Bookgahen, B. & M. R. Strecker. 2010. Modern Andean rainfall variation during ENSO cycles and its impact on the Amazon drainage basin. Pp. 223-224. In: *Amazonia landscape and species evolution: A look into the past*. C. Hoorn & F. P. Wesseling (Eds.). Wiley-Blackwell Publishing.
- Boom. B. M. 1990. Flora and vegetation of the Guayana-Llanos ecotone in Estado Bolívar, Venezuela. *Mem. New York Bot. Garden* 64: 254-278.
- Brewer-Carías, C. 1976. Las simas de Sarisariñama. *Bol. Sociedad Venez. Cien. Nat.* 22 (132/133): 549-624.
- Briceño, E., L. Balbás y J. Blanco. 1997. Bosques ribereños del bajo río Caura: vegetación, suelos y fauna. *Scientia Guaianae* 7:259-290.
- Brown, J. H. & M. V. Lomolino. 1998. *Biogeography*. 2o Edic. Sinauer Assoc. Inc. Sunderland, MA.
- Brown, N. E. 1901. Report on two botanical collections made by F.V. McConnell and J.J. Quelch at Mount Roraima in British Guiana. *The transactions of the Linnean Society of London*, 2nd series, Botany 6: 1-107.
- Bush, M. & P. E. de Oliveira. 2006. The rise and fall of the Refugial Hypothesis of Amazonian Speciation: a paleoecological perspective. *Biota Neotropica* 6: 1-18.
- _____. 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. *Paleoecography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 214: 359-393.
- _____. 1994. Amazonian speciation: a necessarily complex model. *J. of Biogeography* 21: 5-17.
- Castellanos, H. 1998. Floristic composition and structure, tree diversity, and the relationship between florist distribution and soil factors in El Caura forest reserve, southern Venezuela. Pp. 507-534. F. Dallmaier & J. Comiskey (Eds.). In: *Forest Biodiversity in North, Central and South America and the Caribbean: Research and Monitoring, Man and the Biosphere*. Series, Vol. 22. Unesco and the Parthenon Publishing Group. Carnforth, Lancashire, UK.
- Chernoff, B., A. Machado-Allison, K. Riseng & J. R. Montambault (eds.) 2003. A Biological assessment of the aquatic ecosystems of the Caura river basin, Bolivar basin, State, Venezuela. *RAP Bull. of Biological Assessment* 28. Conservation International, Washington, DC.
- Cleef, A. M. & J. F. Duivenvoorden. 1994. Phytogeographic analysis of a vascular species sample from the Araracuara sandstone plateau, Colombian Amazonia. *Mem. Soc. Biogeogr.* 4: 65-81.

- _____. 1983. Fitogeografía y composición florística de las flora vascular de los Páramos. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 15(58):23-29.
- _____. 1979. The Phytogeographical position of the Neotropical vascular Páramo flora with special reference to the Colombian Cordillera Oriental. Pp.176-184. *In:* K. Larsen & L. B. Holm-Nielsen (Eds.) *Tropical Botany*. Academic Press. London
- Colinvaux, P. A. 2005. The pleistocene vector of Neotropical diversity. Pp. 78-106. *In:* Tropical Rain forest, Past, Present and Future. E. Bermingham, C. W. Dick & C. Moritz (Eds.). The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- _____, 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.
- _____, 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.
- _____, M. B. Bush, M. Steinitz-Kannan & M. C. Miller. 1997. Glacial and postglacial pollen records from the Ecuadorian Andes and Amazon. *Quaternary Research* 48: 68-78.
- _____, P. E. Oliveira, J. E. Moreno, M. C. Miller & M. B. Bush. 1996. A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times. *Science* 274:85-88.
- _____. 1996. Quaternary environmental history and forest diversity in the neotropics. Pp. 359-405. *In:* J. B. C. Jackson, A. F. Budd & A. G. Coates (Eds.), *Evolution and Environment in Tropical America*, The University of Chicago Press, Chicago
- Cowie, R. H. & B. S. Holland. 2006. Dispersal is fundamental to biogeography and the evolution of biodiversity on oceanic islands. *J. of Biogeography* 33: 193-198.
- Cox, B. C. & P. D. Moore. 2005. *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*, 7th edition, Blackwell Publishing, Oxford.
- _____. 2001. The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography* 28: 511-523.
- Crisci, J. V., L. Katinas & P. 2003. *Historical biogeography: An introduction*, Cambridge: Harvard University Press, Boston
- Crisp, M. D. 2001. Historical biogeography and patterns of diversity in plants, algae and fungi: introduction. *J. of Biogeography* 28: 153-155.
- Croizat, L., 1958. *Panbiogeography: or, an introductory synthesis of zoogeography, phytogeography, and geology: with notes on evolution, systematics, ecology, anthropology, etc.* The author, Caracas.
- Cronquist, A. 1981. *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press. New York.
- CVG-TECMIN. 1991. Informe de avance e la hoja NB-20-1 (Clima, Geología, Geomorfología, Suelos, Vegetación). Ciudad Bolívar, Venezuela, Mimeografiado.
- Daly, C. D. & M. C. Martínez-Habibe. 2002. Notes on *Dacryodes* Vahl, including a new species from the Rio Negro basin in Amazonia. *Studies in neotropical Burseraceae* XI. *Brittonia* 54: 266-274.
- de Oliveira, A. & B. W. Nelson. 2001. Floristic relationships of terra firme forests in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 146: 169-179.
- _____ & D. Daly. 1999. Geographic distribution of tree species occurring in the region of Manaus, Brazil: implications for regional diversity and conservation. *Biodiversity and Conservation* 8: 1245-1259.
- de Queiroz, A. 2005. The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. *TRENDS in Ecology and Evolution* Vol.20: 68-73.
- Dezzeo, N. & E. Briceño 1997. La vegetación en el río Chanaro: medio río Caura. *Scientia Guaianae* 7: 365-386.
- Duno de Stefano R., F. Stauffer, R. Riina, O. Huber, G. Aymard, O. Hokche, P. E. Berry & W. Meier 2009. Assessment of vascular plant diversity and endemism in Venezuela. *Candollea* 64: 203-212.
- Ebach, M. C. & D. F. Goujet. 2006. The first biogeographical map. *Journal of Biogeography* 33: 761-769.
- Estrada-Loera, E. 1991. Phytogeographic relationships of the Yucatan peninsula. *J. of Biogeography* 18: 687-697.
- Forero, E. & A. Gentry. 1988. Neotropical plant distribution patterns with emphasis on northwestern South America: a preliminary overview. Pp. 21-37. *In:* P. E. Vanzolini & W. R. Heyer (Eds.). *Proceedings of a workshop on Neotropical distribution patterns*. Acad. Bras. De Ciencias, Rio de Janeiro. Brazil
- Freitas-Mansano V. de., A. M. Goulart de A. T. & G. P. Lewis. 2004. A revision of the South American genus *Zollernia* Wied-Neuw. & Nees (Leguminosae, Papilionoideae, Swartzieae) *Kew Bull.* 59: 497-520.
- Fryxell, P. 2001. Malvaceae. *In:* J. A. Steyermark et al. (Eds.) *Flora of Venezuelan Guayana*. Vol. 6: 186-219. Missouri Botanical Garden.
- Gentry, A. 1992. Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos* 63: 19-28.
- _____. 1990. Floristical similarities and differences between Southern Central America and Upper and Central Amazonia. Pp. 141-160. *In:* A. H. Gentry (Ed.), *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press. New Haven.
- Gentry, A. 1982a. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1-84.
- _____. 1982b. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climate fluctuations, or an accident of the Andean orogeny?. *Annals of the Missouri Bot. Gard.* 69: 557-593.
- Gibbs, A. K. & C. N. Barron, 1983. The Guiana Shield reviewed. *Episodes* 1983(2): 7-14.
- Giraldo-Cañas, D. 2001. Relaciones fitogeográficas de las sierras y afloramientos rocosos de la Guayana Colombiana: un estudio preliminar. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 74: 353-364.
- Haffer, J. 2008. Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Braz. J. Biol.*, 68(4, Suppl.): 917-947.
- _____ & G. Prance. 2001. Climatic forcing of evolution in Amazonian during the Cenozoic: on the refuge theory of biotic differentiation. *Amazoniana* 16: 579-607.
- _____. 1969. Speciation in Amazonian forests birds. *Science* 165: 131-137.
- Hokche, O., P. E. Berry & O. Huber. 2008. *Nuevo Catálogo de la Flora Vascular de Venezuela*, Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Dr. T. Lasser". Caracas. Venezuela.
- Hooghiemstra, H., V. M. Wijninga & A. M. Cleef. 2006. The paleobotanical record of Colombia; implications for biogeography and biodiversity. *Ann. of Missouri Bot. Garden* 93: 297-325.
- _____, H. & Van der Hammen, T. 2004. Quaternary ice-age dynamics in the Colombian Andes: developing and understanding of our legacy. *Philosophical Transactions of the Royal Society London. Series B*, 359: 173-181.
- _____, T. 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.

- _____, _____ & _____. 1998. Neogene and Quaternary development of the Neotropical rainforest: the forest refugia hypothesis and a literature overview. *Earth Science Review* 44: 197-183.
- Hoorn, C., F. P. Wesselingh, H. ter Steege, M. A. Bermudez, A. Mora, J. Sevink, I. Sanmartín, A. Sanchez-Meseguer, C. L. Anderson, J. P. Figueiredo, C. Jaramillo, D. Riff, F. R. Negri, H. Googhiemstra, J. Lundberg, T. Stadler, T. T. Särkinen & A. Antonelli. 2010. Amazonia through time: Andean Uplift, climate change, landscape evolution, and Biodiversity. *Science* 330: 927-931.
- _____ & _____. 2010. Amazonia: landscape and species evolution: A look into the past. Wiley-Blackwell Publishing.
- Hopkins, M. J. G. 2007. Modelling the known and unknown plant biodiversity of the Amazon Basin. *J. of Biogeography* 34: 1400-1411.
- Hubbell, S. P., F. He, R. Condit, L. Borda-de Agua, J. Kellner & H. ter Steege. 2008. How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct?. *PNAS* 105: 11498-11504.
- Huber, O. 2006. Herbaceous ecosystems on the Guayana Shield, a regional overview. *J. of Biogeogr.* 33: 464-475.
- _____. 2005. Diversity of vegetation types in the Guayana region: An overview. *Biologiske Skrifter*. 55: 169-188.
- _____, J. Rosales & P. Berry. 1997. Estudios botánicos en las montañas altas de la cuenca del río Caura. *Scientia Guaianae* 7: 441-468.
- _____. 1995a. Geographical and Physical Features. *Flora of the Venezuelan Guayana* 1: 1-51.
- _____. 1995b. Vegetation. *Flora of the Venezuelan Guayana* 1: 97-159.
- _____. 1994. Recent advances in the phytogeography of the Guayana region, South America. *Mem. Soc. Biogeogr.* 4: 53-63.
- _____. 1989. Shrublands of the Venezuelan Guayana. Pp. 271-286. *In*: L. B. Holm-Nielsen, I. C. Nielsen & H. Balslev (Eds.). *Tropical Forests, Botanical dynamics, speciation and diversity*, Academic Press, New York.
- _____. 1988. Guayana highland versus Guayana lowlands, a reappraisal. *Taxon* 37: 595-614.
- Hurley, P. M. & J. R. Rand. 1969. Pre-drift continental nuclei. *Science* 164: 1229-1242.
- Jaramillo, C., D. Ochoa, L. Contreras, M. Pagani, H. Carvajal-Ortiz, L. M. Pratt, S. Krishnan, A. Cardona, M. Romero, L. Quiroz, G. Rodríguez, M. J. Rueda, F. de la Parra, S. Morón, W. Green, G. Bayona, C. Montes, O. Quintero, R. Ramirez, G. Mora, S. Schouten, H. Bermudez, R. Navarrete, F. Parra, M. Alvarán, J. Osorno, J. L. Crowley, V. Valencia & Jeff Vervoort. 2010. Effects of Rapid Global Warming at the Paleocene-Eocene Boundary on Neotropical Vegetation. *Science* 330: 957-961.
- John, R., J. W. Dalling, K. E. Harms, J. B. Yavitt, R. F. Stallard, M. Mirabello, S. P. Hubbell, R. Valencia, H. Navarrete, M. Vallejo & R. B. Foster. 2007. Soils nutrients influence spation distributions of tropical tree species. *PNAS* 104: 864-869.
- Joppa, L. N., D. L. Roberts & S. L. Pimm. 2010. How many species of flowering plants are there? *Proc. R. Soc. B.* published online 7 July 2010, (doi: 10.1098/rspb.2010.1004)
- Judd, W., C. S. Campbell, E. A. Kellogg, P. E. Stevens & M. J. Donoghue. 2008. *Plant Systematics: A phylogenetic approach*. Sinauer Assoc. Second Edition, Sunderland, MA, USA.
- Kelloff, C. L. & V. A. Funk. 2004. Phytogeography of the Kaieteur Falls, Potaro Plateau, Guyana: floral distributions and affinities. *J. of Biogeogr.* 31: 501-513.
- Knab-Vispo, C., J. Rosales, P. Berry, G. Rodríguez, L. Salas, I. Goldstein, W. Díaz & G. Aymard. 2003. Annotated floristic checklist of the riparian corridor of the lower and middle Río Caura with comments on animal use. *Scientia Guaianae* 12: 35-140.
- _____, P. Berry y G. Rodríguez. 1999. Floristic and structural caracterización of a lowland rain forest in the lower Caura watershed, Venezuelan Guayana. *Acta Bot. Venezuelica* 22: 325-359.
- _____, J. Rosales & G. Rodríguez. 1997. Observaciones sobre el uso de plantas por los Ye'kuana en el bajo Río Caura. *Scientia Guaianae* 7: 215-257.
- Kreft, H. & W. Jetz. 2007. Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *PNAS* 104: 5925-5930.
- Kubitzki, K. 1990. The psammophilous flora of northern South America. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 64: 248-253.
- _____. 1989. Amazon Lowland and Guayana highland. Historical and ecological aspects of their floristic development. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 17(65): 271-276.
- Leigh, Jr., E. G., P. Davidar, C. W. Dick, J. P. Puyravaud, J. Terborgh, H. ter Steege & S. J. Wright. 2004. Why do some tropical forests have so many species of trees? *Biotropica* 36: 447-473.
- Llorente-Bousquets, J. y J. J. Morrone. 2001. Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- _____, N. Papavero y A. Bueno-Hernández. 2000. Síntesis histórica de la Biogeografía. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 24(91): 255-278.
- Lomolino, M. V. & L. R. Heaney. 2004. *Frontiers of biogeography: New directions in the geography of nature*, Massachusetts: Sinauer Associates
- Mabberley, D. J. 2008. *Mabberley's Plant-Book (A portable dictionary of plants, their classification and uses)*. 3o. Edic. Cambridge Univ. Press. UK.
- _____. 1997. *The Plant-Book (A portable dictionary of the vascular plants)*. 2o. Edic. Cambridge Univ. Press. UK.
- MacDonald, G. M. 2000. Preparing biogeographers for the third millennium. *Journal of Biogeogr.* 27: 49-51.
- MacGillivray, M. S. 2005. Goodbye Gondwana. *J. of Biogeogr.* 32: 739-740.
- Maguire, B. 1970. On the flora of the Guayana highland. *Biotropica* 2: 85-100.
- Mendoza, V. 1977. Evolución tectónica del Escudo de Guayana. *Bol. Geol. (Venezuela) Publ. Esp.* 7(3): 2237-2270.
- Morawetz, W. & C. Raedig. 2007. Angiosperm biodiversity, endemism and conservation in the Neotropics. *Taxon* 56(4): 1245-1254.
- Mori, S. A. 1991. The Guayana lowland floristic province. *C. R. Soc. Biogéogr.* 67(2): 67-75.
- Myers, n., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. de Fonseca & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Nelson, G. & N. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New, York.
- Nelson, W. B., C. A. C. Ferreira, M. F. da Silva & M. L. Kawasaki. 1990. Endemism centres, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature* 345: 714-716.
- O' Malley, M. A. 2007. The nineteenth century roots of everything is everywhere. *Nature Reviews Microbiology* 5: 647-651.

- Orejas, M. B. y A. Quesada 1976. Ecosistemas frágiles. *Ciencias Interamericana* 17(1): 9-15.
- Pennington, T. R., M. Lavin, T. Särkinen, G. P. Lewis, B. B. Klitgaard & C. E. Hughes. 2010. Contrasting plant diversification histories within the Andean biodiversity hotspot. *PNAS* 107: 13783-13787.
- _____, D. E. Prado, C. A. Pendry, S. K. Pell & C. A. Butterworth. 2004. Historical climatic change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants shows pattern of both Tertiary and Quaternary diversification. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 359: 515-538.
- Pérez-Hernández, R. y D. Lew. 2001. Las clasificaciones e hipótesis biogeográficas para la Guayana Venezolana. *Interciencia* 26: 373-382.
- Pérez-Malvárez, C., A. Bueno H., M. Feria O. y Rosaura Ruiz R. 2006. Noventa y cuatro años de la teoría de la deriva continental de Alfred Lothar Wegener. *Interciencia* 31: 536-543.
- Pitman, N. C., H. Mogollón, N. Dávila, M. Ríos, R. Garía-Villacorta, J. Guevara, T. Baker, A. Monteagudo, O. Phillips, R. Vásquez-Martínez, M. Ahuite, M. Aulestia, D. Cardenas, C. Cerón, P. A. Loizeau, D. Neill, P. Nuñez, W. Palacios, R. Spichiger & E. Valderrama. 2008. Tree community change across 700 km of Lowland Amazonian Forest from the Andean Foothills to Brazil. *Biotropica* 40: 525-535.
- Prado, D. E. & P. E. Gibbs. 1993. Patters of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Ann. Missouri Bot. Garden* 80: 902-927.
- Prance, G. 1983. Soils and vegetation. Pp. 20-45. In: T. C. Whitmore & G. T. Prance (Eds.) *Biogeography and Quaternary history of tropical America*. Clarendon Press. Oxford.
- _____. 1982. A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in the Neotropics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 594-624.
- _____. 1978. The origin and evolution of the Amazon flora. *Interciencia* 3(4): 207-222.
- _____. 1974. Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon Basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Dichapetalaceae and Lecythydaceae. *Acta Amaz.* 3(3): 5-28.
- Pruski, J. 2003. *Stenopadus andicola* (Compositae: Mutisieae) a new generic record for Perú. *Compositae Newslett.* 39: 2-12.
- _____. 1998. *Stenopadus andicola* sp. nov. (Compositae: Mutisieae) a new generic record for Ecuador. *Novon* 8: 67-69.
- Punyasena, S. W., G. Eshel & J. C. McElwain. 2008. The influence of climate on the spatial patterning of Neotropical plant families. *J. of Biogeogr.* 35: 117-130.
- Renner, S. 2004. Plant Dispersal across the tropical Atlantic by wind and sea currents. *J. Plant Sci.* 165(4 Suppl.): S23-S33.
- Ricklefs, R. E. 2006. Evolutionary diversification and the origin of the diversity-environment relationship. *Ecology* 87: S3-S13.
- _____. 2005. Historical and Ecological dimensions of global patterns in plant diversity. *Biol. Skr.* 55: 583-608.
- _____ & S. S. Renner. 1994. Species Richness within families of flowering plants. *Evolution* 48: 1619-1636.
- Rodríguez, L., M. Carlsen, M. Bevilacqua y M. García. 2008. Colección de plantas vasculares de la cuenca del río Caura (estado Bolívar) depositada en el herbario Nacional de Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 31: 107-250.
- Rosales, J., M. Bevilacqua, W. Díaz, R. Pérez, D. Rivas & S. Caura. 2003. Riparian vegetation communities of the Caura river, Bolívar, Venezuela. Pp. 34-43. In: B. Chernoff, A. Machado-Allison, K. Riseng & J. R. Montambault (Eds.) *A Biological assessment of the aquatic ecosystems of the Caura river basin, Bolivar basin, State, Venezuela*. RAP Bull. of Biological Assessment 28. Conservation International, Washington, DC.
- _____, G. Petts & C. Knab-Vispo. 2001. Ecological gradients in riparian forests of the lower Caura River, Venezuela. *Plant Ecology* 152: 101-118.
- _____, C. Knab-Vispo, & G. Rodríguez. 1997. Bosques ribereños del Bajo Caura entre el Salto Pará y los raudales de La Mura: su clasificación e importancia en la cultura ye'kuana. *Scientia Guaianae* 7: 171-214.
- _____ & O. Huber (eds.). 1997. *Ecología de la cuenca del Río Caura, Venezuela II. Estudios especiales*. Scientia Guaianae 7: 7-473.
- _____ & _____. 1996. *Ecología de la cuenca del Río Caura, Venezuela I. Caracterización general*. Scientia Guaianae 6: 1-128.
- Rosen, D.E. 1976. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Systematic Zoology*, 24: 431-464.
- Ruiz-Pessenda, L. C., P. E. de Oliveira, M. Mofatto, V. Brito de Medeiros, R. J. Francischetti García, R. Aravena, J. A. Bendassoli, A. Zuniga Leite, A. R. Saad & M. L. Etchebere. 2009. The evolution of a tropical rainforest/grassland mosaic in southeastern Brazil since 28,000 14C yr BP based on carbon isotopes and pollen records. *Quaternary Research* 71: 437-452.
- Rull, V. 2005. Vegetation and environmental constancy in the Neotropical Guayana Highlands during the last 6000 years?. *Review of Palaeobotany and Palynology* 135: 205-222.
- _____. 2004a. An evaluation of the Lost world and vertical displacement hypotheses in the Chimantá Massif, Venezuelan Guayana. *Global Ecol. Biogeogr.* 13: 141-148.
- _____. 2004b. Biogeography of the 'Lost World': a palaeoecological perspective. *Earth-Science Reviews* 67: 125-137.
- _____. 2004c. Is the 'Lost World' really lost? Palaeoecological insights into the origin of the peculiar flora of the Guayana Highlands. *Naturwissenschaften* 91. 139-142.
- Salas, L., P. Berry & I. Goldstein. 1997. Composición y estructura de una comunidad de árboles grandes en el valle del Río Tabaro, Venezuela: una muestra de 18,75 ha. *Scientia Guaianae* 7: 291-308.
- Sauer, J. D. 1990. Allopatric speciation: deduced but not detected. *J. of Biogeography* 17: 1-3.
- Schubert, C. 1995. Origin of the Gran Sabana in Southeastern Venezuela: no longer a "Lost World. *Scientia Guaianae* 5: 147-174.
- Schulman, L., T. Toivonen & K. Ruokolainen. 2007. Analysing botanical effort in Amazonia and correcting for it in species range estimation. *J. Biogeogr.* 34: 1388-1399.
- Scotese, C. R., L. M. Gahagan & R. L. Larson. 1988. Plate tectonic reconstructions of the Cretaceous and Cenozoic ocean basins. *Tectonophysics* 155: 27-48.
- Smith, N., S. A. Mori, A. Henderson, D. Stevenson & S. Heald. (eds.) 2003. *Flowering plantas of the Neotropics*. Princeton Univ. Press, UK.
- Steyermark, J. A., P. E. Berry, K. Yatskievych & B. K. Holst. (Eds. generales) 2005. *Flora of the Venezuelan Guayana*. Volume 9: Rutaceae-Zygophyllaceae (P. E. Berry, K. Yatskievych y B. K. Holst, eds. vol.). Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- _____, _____. _____. & _____. (Eds. generales) 2004. *Flora of the Venezuelan Guayana*. Volume 8: Poaceae-Rubiaceae (P. E. Berry, K. Yatskievych y B. K. Holst, eds. vol.). Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- _____, _____. _____. & _____. (Eds. generales) 2001. *Flora of the Venezuelan Guayana*. Volume 7: Myrtaceae-Plumbaginaceae (P. E. Berry, K. Yatskievych y B. K. Holst, eds. vol.). Missouri Botanical Garden, St. Louis.

- _____, _____, _____ & _____. (Eds. generales) 2001. Flora of the Venezuelan Guayana. Volume 6: Liliaceae-Myrsinaceae (P. E. Berry, K. Yatskievych y B. K. Holst, eds. vol.). Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- _____, _____, _____ & _____. (Eds. generales) 1999. Flora of the Venezuelan Guayana. Volume 5: Eriocaulaceae-Lentibulariaceae (P. E. Berry, K. Yatskievych, y B. K. Holst, eds. vol.). Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- _____, P. E. Berry & B. K. Holst (Eds. generales) 1998. Flora of the Venezuelan Guayana. Volume 4: Caesalpiniaceae-Ericaceae (P. E. Berry, B. K. Holst y K. Yatskievych, eds. vol.). Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- _____, _____ & _____. (Eds. generales) 1997. Flora of the Venezuelan Guayana. Volume 3: Araliaceae-Cactaceae (P. E. Berry, B. K. Holst y K. Yatskievych, eds. vol.). Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- _____, _____ & _____. (Eds. generales) 1995b. Flora of the Venezuelan Guayana. Volume 2: Pteridophytes; Spermatophytes: Acanthaceae-Araceae (P. E. Berry, B. K. Holst y K. Yatskievych, eds. vol.). Missouri Botanical Garden, St. Louis; Timber Press, Portland.
- _____, _____ & _____. (Eds.). 1995. Flora of the Venezuelan Guayana, Vol. 1. (Introduction). Timber Press, Portland. USA.
- _____. 1986. Speciation and endemism in the flora on the Venezuelan Tepuis. Pp. 317-373. *In*: F. Vuilleumier & M. Monasterio (Eds.), High altitude biogeography. Oxford University Press. UK.
- _____. 1982. Relationships of some Venezuelan forest refuges with lowland tropical floras. Pp. 182-220. *In*: Biological diversification in the Tropics (G.T. Prance, Ed.). Columbia University Press, New York.
- _____. 1979. Plant refuge and dispersal centres in Venezuela: their relict and endemic element. Pp. 185-238. *In*: Tropical Botany, K. Larsen & L. B. Holm-Nielsen, (Eds.), Academic Press, New York.
- _____ & C. Brewer-Carías. 1976. La vegetación de la cima del macizo de Jaua. Bol. Sociedad Venez. Cien. Nat. 22 (132/133): 179-405.
- Struwe, L., V. Albert & B. Bremer. 1994. Cladistics and family level classification of the Gentianales. Cladistics 10: 175-206.
- Stropp, J., H. ter Steege, Y. Malhi, ATDN & RAINFOR. 2009. Disentangling regional and local tree diversity in the Amazon. Ecology 32: 46-54.
- ter Steege, H., N. C. Pitman, O. Phillips, J. Chave, D. Sabatier, A. Duque, J. F. Molino. M. F. Prévost, R. Spichiger, H. Castellanos, P. von Hildebrand & R. Vasquez. 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. Nature 443: 444-447.
- Ulloa, U. C. & D. A. Neill. 2006. Phainantha shuariorum (Melastomataceae) una especie nueva de la Cordillera del Cóndor, disyunta de un género Guayanés. Novon 16: 281-285.
- van der Hammen, T. 2000a. Aspectos de Historia y Ecología de la Biodiversidad Norandina y Amazónica. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 24(91): 231-245.
- _____. 2000b. Ice age tropical South America: what was it really like?. Amazoniana 16 (3/4): 467-652.
- _____ & H. Hooghiemstra. 2000. Neogene and quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. Quaternary Science Reviews 19: 725-742.
- Veillon, J. P. 1986. Especies forestales autóctonas de los bosques de Venezuela. Publicación especial del IFLA. Mérida, Venezuela.
- _____. 1948. Mapa forestal de la cuenca del bajo y medio Río Caura, Estado Bolívar. M.A.C., Caracas.
- Vonhof, H. B. & R. J. G. Kaandorp. 2010. Climate variation in Amazonia during the Neogene and the Quaternary. Pp. 201-210. *In*: Amazonia landscape and species evolution: A look into the past. C. Hoorn & F. P. Wesseling (Eds.). Wiley-Blackwell Publishing.
- Williams, L. 1942. Exploraciones botánicas en la Guayana Venezolana. I. El medio y bajo Caura. Servicio Botánico-Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas.
- Williams, L. 1941. The Caura valley and its forests. Geogr. Rev. (New York) 31(3): 424-429.
- Williams, L. 1940. Botanical exploration in the middle and lower Caura. Venezuela. Trop. Woods 62: 1-20.
- Willis, J. C. 1988. A Dictionary of the flowering plants & ferns. 8o Edic. Cambridge Univ. Press. UK. 1245 Pp.
- Zanis, M. J., P. S. Soltis, Y. Long-Qiu, E. Zimmer & D. E. Soltis. 2003. Phylogenetic analyses and perianth evolution in basal Angiosperms. Ann. Missouri Bot. Garden 90: 129-150.
- Zink, R. M., R. C. Blackwell-Rago & F. Ronquist. 2000. The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. Proc. R. Soc. Lond. B 267: 497-503.

Apéndice 1. Listado de los géneros (1018) presentes en la cuenca del río Caura con sus respectivas categorías fitogeográficas, entre paréntesis se incluye la región donde el género es más diverso.

NEOTROPICAL DE AMPLIA DISTRIBUCIÓN (500)

Acanthaceae: *Anisacanthus*, *Aphelandra*, *Blechum*, *Odontonema*, *Pachystachys*; **Agavaceae:** *Furcraea*; **Amaranthaceae:** *Chamissoa*, *Gomphrena*, *Iresine*, *Pfaffia*; **Anacardiaceae:** *Anacardium*, *Astronium*, *Tapiriira*; **Annonaceae:** *Anaxagorea*, *Cymbopetalum*, *Duguetia*, *Guatteria*, *Oxandra*, *Rollinia*, *Unonopsis*; **Apocynaceae:** *Allamanda*, *Asclepias*, *Aspidosperma*, *Blepharodon*, *Couma*, *Ditassa*, *Forsteronia*, *Himatanthus*, *Mandevilla*, *Matelea*, *Mesechites*, *Nephradenia*, *Odontadenia*, *Plumeria*, *Prestonia*, *Secondatia*, *Stemmadenia*, *Tassadia*, *Thevetia*; **Araceae:** *Anthurium*, *Caladium*, *Monstera*, *Montrichardia*, *Philodendron*, *Rhodospatha*, *Stenospermatum*, *Syngonium*, *Urosphata*, *Xanthosoma*; **Araliaceae:** *Orepanax*; **Arecaceae:** *Acrocomia*, *Astrocaryum*, *Attalea*, *Bactris*, *Desmoncus*, *Euterpe*, *Geonoma*, *Hyospathe*, *Oenocarpus*, *So-*

cratea; **Asteraceae:** *Ayapana*, *Baccharis* (Andes), *Calea*, *Centratherum*, *Chromolaena*, *Clibadium*, *Cyrtocymura*, *Egletes*, *Hebeclinium*, *Ichthyothere*, *Koanophyllon*, *Lepidaploa*, *Oyedaea*, *Pentacalia* (Andes), *Piptocarpha*, *Praxelis*, *Rolandra*, *Synedrella*, *Tilesia*, *Trichospira*, *Unxia*, *Vernonanthura*, *Xiphochaeta*; **Balanopharaceae:** *Helosis*; **Bignoniaceae:** *Memora*, *Adenocalymma*, *Amphilophium*, *Anemopaegma*, *Arrabidaea*, *Callichlamys*, *Mansoa*, *Clytostoma*, *Crescentia*, *Cydista*, *Distictella*, *Godmania*, *Jacaranda*, *Lundia*, *Martinella*, *Melloa*, *Mussattia*, *Paragonia*, *Phryganocydia*, *Schlegelia*, *Tabebuia*, *Xylophragma*; **Blechnaceae:** *Salpichlaena*; **Brassicaceae:** *Capparidastrum*, *Cleome*; **Bromeliaceae:** *Aechmea*, *Araecoccus*, *Guzmania*, *Mezobromelia*, *Pitcairnia*, *Racinaea*, *Tillandsia*, *Vriesea*; **Burmanniaceae:** *Dictyostega*; **Burseraeae:** *Tetragastris*, *Trattinnickia*; **Cabombaceae:** *Cabomba*; **Cactaceae:** *Epiphyllum*, *Pilosocereus*; **Caesalpiniaceae:**

Brownea, *Hymenaea*, *Macrobium*, *Peltogyne*, *Tachigali*;
Campanulaceae: *Centropogon* (Andes); *Siphocampylus*
(Andes); **Caricaceae:** *Vasconcella*; **Caryocaraceae:** *Caryocar*;
Celastraceae: *Goupia*; **Chrysobalanaceae:** *Couepia*,
Hirtella, *Licania*; **Clusiaceae:** *Chrysochlamys*, *Clusia*, *Marila*,
Tovomita, *Vismia*; **Combretaceae:** *Buchenavia*; **Commelina-**
ceae: *Dichorisandra*; **Convolvulaceae:** *Aniseia*, *Dicranostyles*,
Evolvulus, *Maripa*; **Cucurbitaceae:** *Gurania*, *Melothria*,
Psiguria; **Cyatheaceae:** *Cnemidaria*; **Cyclanthaceae:** *Asplundia*,
Dicranopygium, *Ludovia*, *Sphaeradenia*, *Thoracocarpus*;
Cyperaceae: *Becquerelia*, *Calyptracarya*, *Diplacrum*, *Diplasia*,
Lagenocarpus; **Cyrtillaceae:** *Cyrtilla*, *Purdiaea*; **Danaeaceae:**
Danaea; **Dilleniaceae:** *Curatella*, *Davilla*, *Doliocarpus*, *Pinzona*;
Dryopteridaceae: *Offersia*, *Polybotrya*; **Eremolepidaceae:**
Antidaphne, **Ericaceae:** *Bejaria*, *Cavendishia* (Andes), *Disterigma*
(Andes), *Orthaea* (Andes), *Psammisia*, *Satyria*, *Sphyrrospermum*,
Thibaudia; **Eriocaulaceae:** *Tonina*; **Euphorbiaceae:**
Actinostemon, *Aparisthium*, *Cnidoscopus*, *Hura*, *Hyeonima*,
Mabea, *Manihot*, *Pausandra*, *Pedilanthus*, *Pera*, *Piranhea*,
Richeria, *Sapium*; **Fabaceae:** *Acosmium*, *Calopogonium*,
Centrolobium, *Centrosema*, *Dipteryx*, *Hymenolobium*,
Lecointea, *Platymiscium*, *Stylosanthes*, *Swartzia*; **Gentianaceae:**
Chelonanthus, *Coutoubea*, *Symbolanthus* (Andes); **Gesneriaceae:**
Allopectus, *Besleria*, *Chrysothemis*, *Codonanthe*, *Columnea*,
Drymonia, *Nautilocalyx*; **Haemedoraceae:** *Xiphidium*; **Hernandiaceae:**
Sparattanthelium; **Hippocrateaceae:** *Anthodon*; *Cheilochinium*,
Hylenaea, *Peritassa*, *Tontelea*; **Humiriaceae:** *Humiriastrium*; **Icacinaeae:** *Discophora*;
Iridaceae: *Cipura*, *Cypella*, *Trimezia*; **Lacistemaceae:** *Lacistema*;
Lamiaceae: *Aegiphila*; **Lauraceae:** *Aniba*, *Endlicheria*,
Licaria, *Nectandra*, *Persea*, *Rhodostemonodaphne*; **Lecythidaceae:**
Couratari, *Eschweilera*, *Gustavia*, *Lecythis*; **Loranthaceae:**
Gaiadendron, *Oryctanthus*, *Phthirusa*, *Struthanthus*; **Lythraceae:**
Pehria; **Malpighiaceae:** *Banisteriopsis*, *Bunchosia*, *Byrsonima*,
Hiraea, *Mascagnia*, *Mezia*, *Pterandra*, *Stigmaphyllon*,
Tetrapteryx; **Malvaceae (Inc. Bombacoideae, Sterculioideae, Tilioideae):**
Apeiba, *Ceiba*, *Guazuma*, *Herrania*, *Luehea*, *Matisia*,
Pachira, *Peltaea*, *Theobroma*; **Marantaceae:** *Calathea*,
Ischnosiphon, *Maranta*, *Monotagma*, *Myrosma*; **Marcgraviaceae:**
Marcgravia, *Norantea*, *Sarcopora* (Andes), *Sourobea*; **Melastomataceae:**
Aciotis, *Acisanthera*, *Adelobotrys*, *Bellucia*, *Blakea*,
Clidemia, *Graffenrieda*, *Henriettea*, *Henriettea*, *Maieta*,
Meriania, *Miconia*, *Monochaetum* (Andes), *Mouriri*,
Nepsera, *Rhynchanthera*, *Tibouchina* (Escudo Brasileiro),
Toccoca, *Topobea*; **Meliaceae:** *Cedrela*; **Menispermaceae:**
Abuta, *Anomospermum*, *Odontocarya*, *Orthomene*; **Metaxyaceae:**
Metaxia; **Mimosaceae:** *Abarema*, *Balizia*, *Calliandra*,
Enterolobium, *Inga*, *Pentaclethra*, *Pseudopiptadenia*,
Pseudosamanea, *Stryphnodendron*, *Zygia*; **Moraceae:**
Brosimum, *Clarisia*, *Helicostylis*, *Maquira*, *Pseudodolmedia*,
Sorocea; **Myristicaceae:** *Virola*; **Myrsinaceae:** *Cybianthus*,
Stylogyne; **Myrtaceae:** *Calycolpus*, *Calyptrathes*,
Campomanesia, *Eugenia*, *Myrciaria*, *Psidium*, *Ugni*; **Nyctaginaceae:**
Guapira, *Neea*; **Ochnaceae:** *Ouratea*; **Opiaceae:**
Agonandra; **Orchidaceae:** *Acineta*, *Aspasia*, *Aspidogyne*,
Barbosella, *Brassavola*, *Brassia*, *Campylocentrum*, *Catasetum*,
Cattleya, *Caularthron*, *Cleistes*, *Coryanthes*, *Cynoches*,
Cyrtopodium, *Dichaea*, *Elleanthus*, *Encyclia*, *Epidendrum*,
Epistephium, *Eriopsis*, *Erycina*, *Galeottia*, *Gongora*,
Hexisea, *Houlletia*, *Ionopsis*, *Isochilus*, *Jacquinilla*,
Lepanthes, *Lepanthopsis*, *Leucochyle*, *Lockhartia*, *Lycaste*,
Macroclinium, *Masdevalia*, *Maxillaria*, *Mormodes*, *Myoxanthus*,
Nidema, *Notylia*, *Octomeria*, *Oncidium*, *Ornithocephalus*,
Otoglossum, *Peristeria*, *Platystele*, *Plectrophora*, *Pleurothallis*,
Prescottia, *Prosthechea*, *Reichenbachanthus*, *Restrepia*,
Rodriguezia, *Rudolfiella*, *Sarcoglottis*, *Scaphosepalum*,
Scaphyglottis, *Sobralia*, *Stanhopea*, *Stelis*, *Trichocentrum*,
Trichosalpinx, *Trigonidium*, *Wulfschlaegelia*; **Phytolac-**
caceae: *Petiveria*, *Sequiera*; **Picramniaceae:** *Picramnia*;
Poaceae: *Aulonemia*, *Chusquea* (Andes), *Guadua*, *Gynerium*,
Homolepis, *Ichnanthus*, *Lasiacis*, *Leptocoryphium*, *Luziola*,

Merostachys, *Mesosetum*, *Neurolepis* (Andes), *Parodiolyra*,
Pharus, *Raddiella*, *Reimarochloa*, *Rhipidocladum*, *Steinchisma*,
Thrasya; **Podostemaceae:** *Marathrum*; **Polygalaceae:**
Bredeyemera, *Monnina* (Andes), *Moutabea*; **Polygonaceae:**
Coccoloba, *Ruprechtia*, *Triplaris*; **Polypodiaceae:** *Campylo-*
neurum, *Cyclodium*, *Dicranoglossum*, *Micropolipodium*, *Nip-*
hidium, *Pecluma*; **Proteaceae:** *Panopsis*, *Roupala*; **Pterida-**
ceae: *Adiantopsis*, *Eriosorus* (Andes); **Quiniaceae:** *Lacunaria*,
Quiina; **Rubiaceae:** *Alibertia*, *Alseis*, *Amaioua*, *Coccocypselum*,
Cordia, *Cosmibuena*, *Coussarea*, *Declieuxia*, *Duroia*,
Faremea, *Genipa*, *Isertia*, *Ladenbergia*, *Malanea*, *Manettia*,
Notopleura, *Palicourea*, *Posoqueria*, *Randia*, *Ronabea*,
Rosenbergiodendron, *Rudgea*, *Simira*, *Sipanea*; **Rutaceae:**
Angostura, *Ertela*, *Galipea*; **Salicaceae:** *Banara*; **Samyda-**
ceae: *Laetia*, *Ryana*; **Sapindaceae:** *Cupania*, *Dilodendron*,
Matayba, *Serjania*, *Talisia*, *Urvillea*; **Sapotaceae:** *Ecclinusa*,
Micropholis, *Pradosia*; **Scrophulariaceae:** *Anisantherina*,
Bacopa, *Benjaminia*, *Buchnera*, *Conobea*, *Mecardonia*; **Simarou-**
baceae: *Simaba*, *Simarouba*; **Siparunaceae:** *Siparuna*;
Solanaceae: *Brugmansia*, *Capsicum*, *Cestrum*, *Datura*, *Markea*,
Schwenckia; **Theaceae:** *Bonnetia*, *Freziera*; **Theophras-**
taceae: *Clavija*; **Thymelaeaceae:** *Daphnopsis*; **Trigoniaceae:**
Trigonía; **Ulmaceae:** *Ampelocera*; **Urticaceae:** *Cecropia*,
Coussapoa, *Pourouma*; **Verbenaceae:** *Citharexylum*, *Petrea*,
Stachytarpheta; **Violaceae:** *Amphirrhox*, *Corynocostylis*,
Leonia, *Paypayrola*; **Viscaceae:** *Dendrophthora*, *Phoradendron*;
Vittariaceae: *Hecistopteris*; **Vochysiaceae:** *Qualea*,
Vochysia.

GUAYANA Y CUENCA AMAZÓNICA (97)

Annonaceae: *Fusaea*, *Guatterioopsis*, *Pseudoxandra*; **Apocynaceae:**
Macropharynx, *Rhigospira*; **Araceae:** *Heteropsis*; **Arecaceae:**
Iriartella; **Asteraceae:** *Gongylolepis*, *Guayania*, *Huberopappus*,
Stenopadus, *Stomatochaeta*; **Bignoniaceae:** *Digomphia*; **Bromeliaceae:**
Brocchinia, *Lindmania*, *Navia*, *Steyerbromelia*; **Caesalpinaceae:**
Eperua; **Clusiaceae:** *Caraipa*, *Mahurea*; **Cyclanthaceae:**
Stelestylis; **Cyperaceae:** *Cephalocarpus*, *Didymiandrum*,
Everardia, *Rhynchocladium*; **Ericaceae:** *Ledothamnus*,
Mycerinus, *Notopora*; **Eriocaulaceae:** *Philodice*,
Rondonanthus; **Euphorbiaceae:** *Celianella*, *Gavarretia*,
Hevea, *Micrandra*, *Sagotia*, *Sandwithia*; **Fabaceae:**
Aldina, *Alexa*, *Derris*, *Diploptropis*, *Etaballia*, *Taralea*;
Gentianaceae: *Chorisepalum*; **Gesneriaceae:** *Rhoogeton*,
Tylopsacas; **Hymenophyllopsidaceae:** *Hymenophyllopsis*;
Icacinaeae: *Poraqueiba*; **Ixonanthaceae:** *Ochthocosmus*;
Lamiaceae: *Hyptidendron*; **Liliaceae:** *Nietneria*; **Malpighiaceae:**
Blepharanda; **Diacidia**; **Marantaceae:** *Hylaeanthus*;
Malvaceae (Inc. Bombacoideae, Sterculioideae, Tilioideae):
Castostemma, *Mollia*, *Uladendron*, *Vasivaea*; **Melastomata-**
ceae: *Leandra*, *Macrocentrum*, *Myriospora*, *Phainantha*,
Tateanthus; **Mimosaceae:** *Cedrelinga*; **Moraceae:** *Trymatococcus*;
Ochnaceae: *Elvasia*, *Perissocarpa*, *Poecilandra*, *Tyleria*;
Olacaceae: *Dulacia*; **Orchidaceae:** *Duckeella*; **Poaceae:**
Dichantherium, *Myriocladus*; **Polygalaceae:** *Barnhartia*;
Pteridaceae: *Pterozonium*; **Rapateaceae:** *Kunhardtia*, *Rapatea*,
Saxofridericia, *Stegolepis*; **Rhamnaceae:** *Ampelozizyphus*;
Rubiaceae: *Cinchonopsis*, *Coccochondra*, *Gleasonia*,
Maguireothamnus, *Pagameopsis*, *Platycarpum*, *Retiniphyllum*,
Rondeletia; **Rutaceae:** *Raveniopsis*; **Salicaceae:** *Eucaeraea*;
Theaceae: *Archytaea*; **Thymeleaceae:** *Tepuianthus*;
Thurniaceae: *Thurnia*; **Violaceae:** *Rinoreocarpus*; **Vochysiaceae:**
Erisma, *Ruizterania*; **Xyridaceae:** *Abolboda*, *Orecnanthe*.

SOLAMENTE SUDAMÉRICA (74)

Anacardiaceae: *Loxopterygium*, *Thyrsodium*; **Annonaceae:**
Bocageopsis; **Arecaceae:** *Mauritia*, *Mauritiella*; **Bignoniaceae:**
Pyrostegia, *Roentgenia*; **Bromeliaceae:** *Ananas*; **Burmannia-**

ceae: *Campylosiphon*; **Burseraceae:** *Crepidospermum*; **Caesalpinaceae:** *Apuleia*, *Campsiandra*;

Chrysobalanaceae: *Exellodendron*; **Connaraceae:** *Pseudoconnarus*; **Eriocaulaceae:** *Leiothrix*;

Fabaceae: *Bowdichia*, *Clathrotropis*, *Myrocarpus*, *Zollernia*; **Gentianaceae:** *Irlbachia*, *Tachia*, *Tapainostemon*, *Tetrapollinia*; **Hugoniaceae:** *Roucheria*; **Humiriaceae:** *Humiria*; **Icacinateae:** *Emmotum*, **Liliaceae:** *Isidrogalvia*; **Loranthaceae:** *Tripodanthus*; **Magnoliaceae:** *Magnolia*; **Malpighiaceae:** *Alicia*, *Clonodia*; **Martyniaceae:** *Craniolaria* (Antillas); **Melastomataceae:** *Comolia*, *Desmocelis*, *Marcetia*, *Salpinga*, *Siphanchthera*; **Mimosaceae:** *Anadenanthera* (Antillas), *Hydrochorea*; **Myristicaceae:** *Iryanthera*, *Osteophloeum*; **Myrtaceae:** *Marlierea*; **Olacaceae:** *Catedra*; **Orchidaceae:** *Bollea*, *Braemia*, *Chaubardia*, *Eloyella* (Panamá) *Hylaeorchis*, *Lueddemannia*, *Orleanesia*, *Paphinia*, *Quekettia*, *Soledinium*, *Uleiorchis*, *Zygosepalum*; **Passifloraceae:** *Dilkea*; **Poaceae:** *Otachyrium*, *Streptostachys* (Antillas); **Podostemaceae:** *Apinagia*, *Jenmaniella*, *Mourera*, *Ryncholis*; **Polygalaceae:** *Diclidanthera*; **Rubiaceae:** *Spathelia* (Antillas); *Kutchubaea*, *Pagamea*, *Perama*, *Remijia*, *Sphinctanthus*; **Salicaceae:** *Hecatostemon*; **Rutaceae:** **Sapindaceae:** *Toulicia*; **Sapotaceae:** *Elaoluma*; **Strelitziaceae:** *Phenakospermum*; **Verbenaceae:** *Ama-zonia*.

PANTROPICAL DE AMPLIA DISTRIBUCIÓN (198)

Acanthaceae: *Elytraria*, *Hygrophila*, *Lepidagathis*, *Ruellia*, *Staurogyne*; **Amaranthaceae:** *Alternanthera*, *Celosia*, *Cyathula*; **Anacardiaceae:** *Spondias*; **Annonaceae:** *Annona*, *Xylopia*; **Apocynaceae:** *Marsdenia*, *Tabernaemontana*; **Araceae:** *Pistia*; **Araliaceae:** *Schefflera*; **Asteraceae:** *Achryocline*, *Ageratum*, *Emilia*, **Begoniaceae:** *Begonia*; **Bixaceae:** *Bixa*, *Cochlospermum*; **Boraginaceae:** *Cordia*, *Tournefortia*; **Brassicaceae:** *Crateva*; **Burmanniaceae:** *Burmannia*, *Gymnosiphon*; **Burseraceae:** *Dacryodes*, *Protium*; **Caesalpinaceae:** *Bauhinia*, *Crudia*, *Cynometra*, *Dialium*; **Caryophyllaceae:** *Polycarpaea*; **Celastraceae:** *Maytenus*; **Chrysobalanaceae:** *Parinari*; **Clusiaceae:** *Calophyllum*, *Garcinia*;

Combretaceae: *Combretum*, *Terminalia*; **Connaraceae:** *Connarus*, *Rourea*; **Convolvulaceae:** *Ipomoea*, *Merremia*, *Operculina*; **Cyatheaceae:** *Cyathea*; **Cyperaceae:** *Abildgaardia*, *Hypolytrum*, *Kyllinga*, *Lipocarpa*, *Mapania*, *Rhynchospora*, *Scleria*, *Websteria*; **Davalliaceae:** *Nephrolepis*; **Dennstaedtiaceae:** *Blotiella*, *Dennstaedtia*, *Lindsaea*, *Saccoloma*; **Dichapetalaceae:** *Dichapetalum*; **Dilleniaceae:** *Tetracera*; **Dryopteridaceae:** *Bolbitis*, *Ctenitis*, *Cyclopeltis*, *Diplazium*, *Elaphoglossum*, *Lastreopsis*, *Lomagrumma*, *Lomariopsis*, *Olean-dra*, *Tectaria*, *Triplophyllum*; **Ebenaceae:** *Diospyros*; **Eriocaulaceae:** *Eriocaulon*; **Erythroxylaceae:** *Erythroxylum*; **Euphorbiaceae:** *Acalypha*, *Alchornea*, *Chaetocarpus*, *Dalechampia*, *Drypetes*, *Margaritaria*, *Microstachys*, *Phyllanthus*, *Plukenetia*; **Fabaceae:** *Aeschynomene*, *Canavalia*, *Clitoria*, *Crotalaria*, *Dalbergia*, *Desmodium*, *Dioclea*, *Eriosema*, *Erythrina*, *Galactia*, *Indigofera*, *Macroptilium*, *Mucuna*, *Pterocarpus*, *Rhynchosia*, *Vigna*, *Zornia*; **Gleicheniaceae:** *Dicranopteris*, *Sticherus*; **Gnetaceae:** *Gnetum*; **Grammitidaceae:** *Ceradenia*, *Cochlidium*, *Enterosora*, *Grammitis*; **Heliconiaceae:** *Heliconia*; **Hippocrateaceae:** *Elachyptera*, *Hippocratea*, *Prionostemma*, *Salacia*; **Hymenophyllaceae:** *Hymenophyllum*, *Trichomanes*; **Lamiaceae:** *Ocimum*; **Loganiaceae:** *Strychnos*; **Loranthaceae:** *Cassytha*; **Malvaceae (Inc. Bombacoideae, Sterculioideae, Tiliioideae):** *Byttneria*, *Helicteres*, *Melochia*, *Pavonia*, *Sida*, *Sterculia*; **Meliaceae:** *Trichilia*, *Triumfetta*; **Mendocinaceae:** *Mendoncia*; **Menispermaceae:** *Cissampelos*; **Menyanthaceae:** *Nymphoides*; **Mimosaceae:** *Acacia*, *Albizia*, *Mimosa*, *Parkia*; **Molluginaceae:** *Glinus*; **Monimiaceae:** *Mollinedia*; **Moraceae:** *Dorstenia*, *Ficus*; **Myrsinaceae:** *Ardisia*, *Myrsine*; **Nyctaginaceae:** *Boerhavia*; **Ochnaceae:** *Sauvagesia*; **Orchidaceae:** *Bulbophyllum*, *Habenaria*, *Polystachya*, *Vanilla*;

Oxalidaceae: *Biophytum*; **Passifloraceae:** *Passiflora*; **Piperaceae:** *Peperomia*, *Piper*; **Poaceae:** *Digitaria*, *Eleusine*, *Hymenachne*, *Imperata*, *Isachne*, *Leptochloa*, *Paspalum*, *Sporobolus*, *Streptogyna*, *Urochloa*; **Podostemaceae:** *Tristicha*; **Polygalaceae:** *Securidaca*; **Polyodiaceae:** *Microgramma*; **Portulacaceae:** *Portulacca*; **Pteridaceae:** *Doryopteris*, *Pityrogramma*; **Rhamnaceae:** *Gouania*; **Rhizophoraceae:** *Cassipourea*; **Rubiaceae:** *Borreria*, *Diodia*, *Geophila*, *Morinda*, *Oldenlandia*, *Psychotria*, *Uncaria*; **Sabiaceae:** *Meliosma*; **Salicaceae:** *Homalium*; **Salviniaceae:** *Salvinia*; **Samydaceae:** *Casearia*; **Sapindaceae:** *Allophylus*; **Sapotaceae:** *Chrysophyllum*, *Manilkara*, *Pouteria*; **Schizaeaceae:** *Actinostachys*, *Anemia*; **Scrophulariaceae:** *Scoparia*; **Theaceae:** *Gordonia*, *Ternstroemia*; **Thelypteridaceae:** *Thelypteris*; **Ulmaceae:** *Trema*; **Verbenaceae:** *Clerodendrum*, *Lantana*, *Vitex*; **Violaceae:** *Hybanthus*, *Rinorea*; **Vitaceae:** *Cissus*; **Vittariaceae:** *Antrophyum*, *Vittaria*; **Xyridaceae:** *Xyris*.

ÁFRICA-AMÉRICA (48)

Achariaceae: *Lindackeria*; **Apocynaceae:** *Malouetia*; **Aptandraceae:** *Aptandra*; **Asteraceae:** *Wedelia*; **Caesalpinaceae:** *Copaifera*; **Chrysobalanaceae:** *Chrysobalanus*; **Clusiaceae:** *Symphonia*; **Convolvulaceae:** *Calycobolus*; **Costaceae:** *Costus*; **Cucurbitaceae:** *Cayaponia*; **Dichapetalaceae:** *Tapura*; **Eriocaulaceae:** *Paepalanthus*, *Syngonanthus*; **Euphorbiaceae:** *Amanoa*, *Caperonia*, *Conceveiba*, *Maprounea*, *Tetrorchidium*; **Fabaceae:** *Andira*, *Lonchocarpus*, *Machaerium*; **Gentianaceae:** *Schultesia*, *Voyria*; **Hippocrateaceae:** *Cuervea*; **Humiriaceae:** *Saccoglottis*; **Lauraceae:** *Ocotea*; **Lentilulariaceae:** *Genlisea*; **Malpighiaceae:** *Heteropterys*; **Malvaceae:** *Wissadula*; **Mayacaceae:** *Mayaca*; **Meliaceae:** *Guarea*; **Mimosaceae:** *Piptadenia*; **Molluginaceae:** *Mollugo*; **Olacaceae:** *Heisteria*; **Poaceae:** *Axonopus*, *Echinolaena*, *Olyra*, *Orto-clada*, *Trachypogon*; **Polygonaceae:** *Symmeria*; **Pontederiaceae:** *Eichhornia*; **Rubiaceae:** *Bertiera*, *Sabicea*; **Sapindaceae:** *Paullinia*; **Turneraceae:** *Piriqueta*, *Turnera*; **Urticaceae:** *Urera*; **Zingiberaceae:** *Reinealmia*.

ASIA-AMÉRICA (10)

Araceae: *Schismatoglottis*, *Spathiphyllum*; **Araliaceae:** *Dendropanax*; **Chloranthaceae:** *Hedyosmum*; **Elaeocarpaceae:** *Sloanea*; **Fabaceae:** *Ormosia*; **Poaceae:** *Cortaderia*; **Rubiaceae:** *Chomelia*; **Solanaceae:** *Lycianthes*; **Symplocaceae:** *Symplocos*.

COSMOPOLITA (73)

Acanthaceae: *Justicia*; **Alismataceae:** *Sagittaria*; **Amaranthaceae:** *Achyranthes*, *Amaranthus*; **Apiaceae:** *Eryngium*; **Apocynaceae:** *Cynanchum*; **Aquifoliaceae:** *Ilex*; **Aristolochiaceae:** *Aristolochia*; **Aspleniaceae:** *Asplenium*; **Asteraceae:** *Bidens*, *Cyanthillium*, *Erechtites*, *Mikania*;

Blechnaceae: *Blechnum*; **Boraginaceae:** *Heliotropium*; **Caesalpinaceae:** *Cassia*, *Chamaecrista*, *Senna*; **Caprifoliaceae:** *Viburnum*, **Caryophyllaceae:** *Polycarpon*; **Chenopodiaceae:** *Chenopodium*; **Clethraceae:** *Clethra*; **Commelinaceae:** *Commelina*; **Cunnoniaceae:** *Weinmannia* (Austral-Antártico); **Cyperaceae:** *Bulbostylis*, *Cyperus*, *Eleocharis*, *Fimbristylis*, *Fuirena*; **Dennstaedtiaceae:** *Pteridium*; **Dioscoreaceae:** *Dioscorea*; **Droseraceae:** *Drosera*; **Dryopteridaceae:** *Arachnoides*; **Ericaceae:** *Vaccinium*; **Euphorbiaceae:** *Chamaesyce*, *Croton*; **Fabaceae:** *Tephrosia*; **Nymphaeaceae:** *Nymphaea*; **Lamiaceae:** *Hyptis*; **Lentilulariaceae:** *Utricularia*; **Lycopodiaceae:** *Huperzia*, *Lycopodiella*, *Lycopodium*; **Lythraceae:** *Cuphea*; **Malvaceae:** *Hibiscus*, *Waltheria*; **Myrtaceae:** *Myrcia*; **Onagraceae:** *Ludwigia*; **Orchidaceae:** *Liparis*; **Osmondaceae:** *Ceratopteris*; **Phytolaccaceae:** *Phytolacca*; **Poaceae:** *Andropogon*, *Echinocloa*, *Eragrostis*, *Panicum*, *Setaria*; **Podocarpaceae:** *Podocarpus*; **Polygalaceae:** *Polyga-*

la; **Polygonaceae:** *Polygonum*; **Polypodiaceae:** *Polypodium*; **Pteridaceae:** *Adiantum*, *Pteris*; **Rosaceae:** *Prunus*; **Rutaceae:** *Zanthoxylum*; **Schizaeaceae:** *Lygodium*, *Schizaea*; **Scrophulariaceae:** *Lindernia*; **Selaginellaceae:** *Selaginella*; **Smilacaceae:** *Smilax*; **Solanaceae:** *Solanum*; **Styracaceae:** *Styrax*; **Ulmaceae:** *Celtis*; **Winteraceae:** *Drimys* (Austral-Antartico).

CULTIVADOS (18)

Anacardiaceae: *Mangifera*; **Apocynaceae:** *Catharanthus*; **Areaceae:** *Cocos*; **Caesalpiniaceae:** *Delonix*, *Tamarindus*; **Combretaceae:** *Quisqualis*; **Crassulaceae:** *Kalanchoë*; **Cucurbitaceae:** *Citrullus*, *Lagenaria*, *Momordica*; **Lythraceae:** *Lawsonia*; **Malvaceae:** *Abelmoschus*, *Gossypium*; **Nyctaginaceae:** *Bougainvillea*; **Poaceae:** *Coix*, *Cymbopogon*, *Hyparrhenia*; **Rutaceae:** *Citrus*.