

**ESPECIES ARBÓREAS COMO BIOINDICADORES DE LA VARIACIÓN  
DE LA COMPOSICIÓN FLORÍSTICA DE OTRAS FORMAS DE  
CRECIMIENTO: ESTUDIO DE CASO EN LA AMAZONÍA  
COLOMBIANA.**

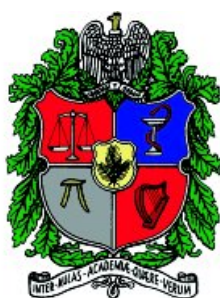
**Por**

**Luis Hernán Barreto Sánchez**

**Director**

**Álvaro J. Duque Montoya**

Presentado como requisito parcial  
para optar al título de Magister



**UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA SEDE MEDELLIN  
FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS  
MAESTRÍA EN BOSQUES Y CONSERVACIÓN AMBIENTAL  
2011**

## CONTENIDO

<b>RESUMEN</b>	<b>4</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>5</b>
Objetivo general	7
<b>2. MÉTODOS</b>	<b>7</b>
Área de estudio	7
Definición de las formas de crecimiento	9
Datos florísticos	10
Datos ambientales	11
Datos espaciales	14
Patrones de distribución de especies	14
Definición de los bioindicadores	15
Variación florística explicada por los bioindicadores, la distancia y/o el ambiente para cada forma de crecimiento	15
<b>3. RESULTADOS</b>	<b>16</b>
<b>4. DISCUSIÓN</b>	<b>21</b>
Especies arbóreas como bioindicador de la variación de otras formas de crecimiento	21
Determinantes de los patrones de distribución de las distintas formas de crecimiento	24
Consideraciones prácticas para la conservación	25
<b>AGRADECIMIENTOS</b>	<b>26</b>
<b>LITERATURA CITADA</b>	<b>27</b>

## ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

### TABLAS

Tabla 1. Variables ambientales y estructurales con su variación (promedio $\pm$ SD)	13
Tabla 2. Análisis de Correspondencia Linealizado (DCA)	17
Tabla 3. Interset Correlation de los análisis de CCA	20

### FIGURAS

Figura 1. Localización del área de estudio	8
Figura 2. Diagrama de ordenación -DCA para las cuatro formas de crecimiento	18
Figura 3. Diagrama de ordenación - DCA para especies arbóreas	19
Figura 4. Análisis de partición de la variación	21

## RESUMEN

En este estudio, se investigó la magnitud a la cual el componente arborescente leñoso del bosque explica la variación del patrón de composición de la comunidad vegetal de otras formas de crecimiento, tales como hierbas, lianas, epífitas vasculares y briofitas terrestres en 40 parcelas de 0.1-ha en cuatro paisajes de la Amazonía colombiana. El área de estudio está situada en el Medio Caquetá a lo largo de los ríos Caquetá, Mesay y Cuñaré en la Amazonía Colombiana. Para el análisis de los patrones de distribución de especies se usó el Análisis de Correspondencia Linealizado (DCA). Para analizar la variación florística se corrieron Análisis de Correspondencia Canónicos (CCA) para cada forma de crecimiento independientemente y para cada grupo de variables (ambientales, espaciales y bioindicadores), con los cuales se llevó a cabo una partición de la variación florística explicada. El mayor porcentaje de variación no explicada se dio en las lianas (53.8%). En todas las formas de crecimiento la distancia fue el factor de mayor peso explicando los patrones de distribución de las especies. Los bioindicadores jugaron un papel secundario. Los resultados de este estudio concluyen que hay poca congruencia entre formas de crecimiento a lo largo de gradientes espaciales y ambientales.

*Palabras clave:* Análisis espacial, partición de la variación, conservación, teoría de nicho, limitación de la dispersión.

## 1. INTRODUCCIÓN

La teoría ecológica propone que mecanismos contrastantes tales como la especialización de hábitat (Tilman 1982) o la limitación de la dispersión (Hubbell 2001), determinan los ensamblajes de especies en el espacio geográfico. Sin embargo, nuestro conocimiento actual sobre la estructura, diversidad y fitogeografía de los bosques neotropicales está basado principalmente en estudios de plantas leñosas (Kreft *et al.* 2004). A pesar de que son los árboles quienes generan las condiciones para dar albergue a muchas otras formas de vida, lo anterior resulta preocupante si tenemos en cuenta que, en los bosques tropicales, las formas de vida de plantas vasculares no leñosas son las principales responsables de la alta riqueza y diversidad de especies (Gentry & Dodson 1987; Nieder *et al.* 1999). De este modo, para poder manejar y conservar la diversidad actual, es indispensable cuantificar comparativamente la magnitud a la cual diferentes formas de crecimiento responden a los mecanismos reguladores de la distribución de las especies.

En lo que concierne a la tasa de cambio en la composición florística y distribución de las especies, algunos autores proponen que formas de crecimiento divergentes como árboles, herbáceas o epífitas responden de manera congruente a la variación de las características del hábitat (Tuomisto *et al.* 2003a,b, Benavides *et al.* 2005, Macía *et al.* 2007). Es más, se ha propuesto incluso que el uso de grupos o familias particulares como helechos, palmas o melastomataceas, predominantemente del sotobosque, pueden ser usados para describir de manera fidedigna el recambio florístico en la composición arbórea (Ruokolainen *et al.* 1997; ver Duque *et al.* 2005). De ser esto factible, el uso de estos grupos bioindicadores permitirían mapear los patrones de variación florística y proteger áreas remotas y/o complejas con relativa facilidad (Salovaara *et al.* 2005). Sin embargo, otros estudios que incluyeron plantas terrestres del sotobosque, reportaron diferencias en su patrón de distribución con respecto a los individuos del dosel, haciendo énfasis en un mayor efecto de la especialización de hábitat en los individuos jóvenes o las especies típicas del sotobosque (Webb *et al.* 1967, Ruokolainen & Vormisto 2000, Duque *et al.* 2002, Comita *et al.* 2007). La menor disponibilidad de luz en los estratos bajos del

bosque, podría estar determinando que una mayor dependencia o especialización con respecto a las condiciones edáficas sea determinante para el establecimiento y sobrevivencia de las especies (Duque *et al.* 2009).

En el caso de las epífitas vasculares, las condiciones microclimáticas o de humedad asociadas con factores como la inundación temporal por desbordamiento de los ríos, parecen ser un factor importante definiendo la abundancia y ensamblaje de especies en los bosques amazónicos de tierras bajas (Leimbeck & Balslev 2001, Benavides *et al.* 2005, Benavides *et al.* 2006). Igualmente, para las epífitas vasculares se ha encontrado que la estructura del bosque, y en particular el tamaño de los individuos, juega un papel determinante sobre la abundancia y composición florística de las mismas (Nieder *et al.* 1999, Freiberg 2001, Laube & Zotz 2006, Benavides *et al.* 2011). En el caso de las características edáficas, solo si fuera posible identificar relaciones dependientes entre epífitas y hospedero al nivel de especie (ver Cardelús *et al.* 2006, Laube & Zotz 2006, Benavides *et al.* 2011), y a su vez existiera una relación directa entre las características de los suelos y la distribución de especies arbóreas dentro de cada sitio (John *et al.* 2007; ver Duque *et al.* 2003), uno podría esperar una relación indirecta entre suelos y epífitas. Por este motivo, la variabilidad estructural del bosque resultaría ser un mejor indicador de las condiciones del hábitat para las especies no leñosas de hábitos no terrestres.

Contrario a todo lo anterior, un patrón determinado por procesos estocásticos o denso independientes (Hubbell 2001), puede por si solo explicar diferencias en la tasa de recambio florístico entre estratos o formas de crecimiento dentro y entre tipos de bosque. En este caso, la efectividad de la conservación de la biodiversidad basada en un grupo específico de individuos o especies se vería cuestionada, ya que no se garantizaría el mantenimiento de la diversidad en su conjunto. De esta manera, en aquellos casos en los que los procesos estocásticos sean los factores dominantes (Condit *et al.* 2002, Vormisto *et al.* 2004), el uso de grupos bioindicadores tendría serias complicaciones en términos de su aplicación para el mapeo, manejo y conservación de la biodiversidad vegetal.

## **Objetivo general**

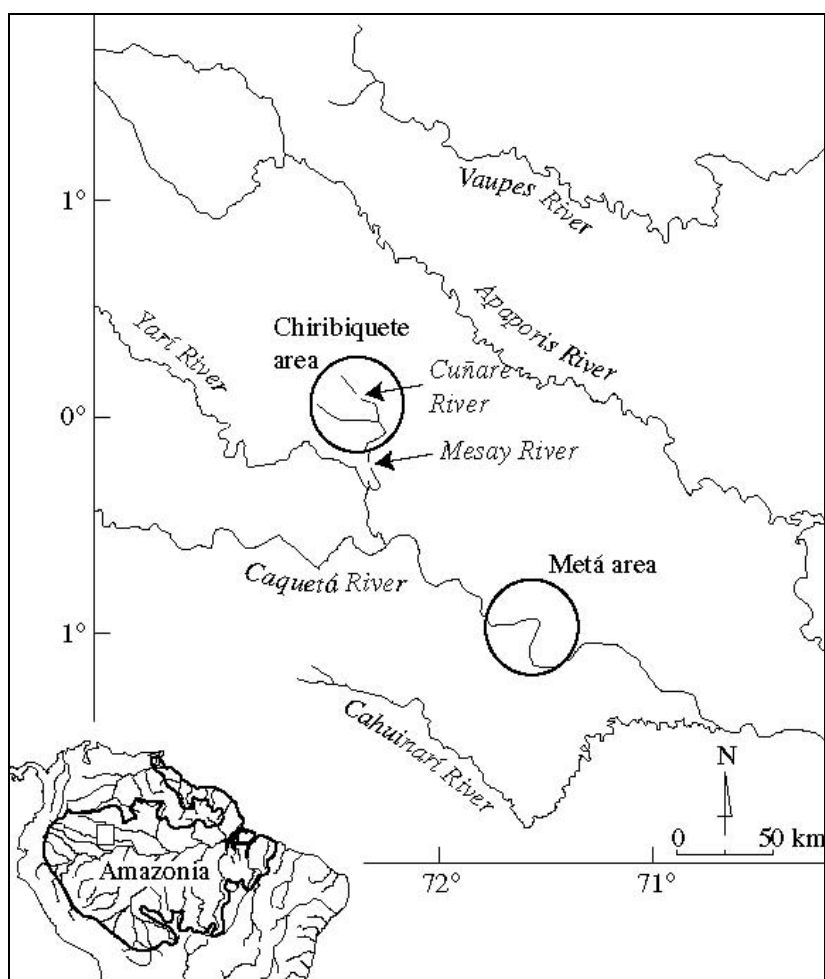
En este estudio, llevado a cabo en la Amazonía colombiana, el objetivo principal es evaluar la magnitud a la cual el componente arborecente leñoso del bosque permite explicar la variación del patrón de composición de la comunidad vegetal de otras formas de crecimiento, tales como hierbas, lianas, epífitas vasculares y briofitas terrestres. Para poderlo hacer, es necesario cuantificar primero cómo responde cada forma de crecimiento a la variación del hábitat y/o a los procesos estocásticos espacialmente estructurados; luego, se debe evaluar si la variación en la composición del componente arbóreo sigue la misma tendencia o patrón que cualquier otra forma de crecimiento (Tuomisto *et al.* 2003a, Duque *et al.* 2005). En los casos en los cuales la composición arbórea sea un buen indicador de la variación florística de las otras formas de crecimiento, o incluso cuando la explicación conjunta entre bioindicadores y las características ambientales sea importante, se podrá concluir que esta forma de crecimiento estructuralmente dominante posee una composición florística congruente con la otra forma de crecimiento. Esto se da por que se espera que sean mecanismos determinísticos comunes los que controlen la distribución de especies. Por el contrario, cuando el mecanismo asociado esté relacionado con procesos estocásticos, la incertidumbre subyacente con el componente aleatorio no permitiría hacer uso de ningún grupo como bioindicador de la variación florística de otras formas de crecimiento.

## **2. MÉTODOS**

### **Área de estudio**

El área de estudio cubre cerca de 2000 Km<sup>2</sup> y está situada en el Medio Caquetá a lo largo de los ríos Caquetá, Mesay y Cuñaré en la Amazonía Colombiana, aproximadamente entre 72°37'E y 71°18'W de longitud y 0°55'S y 0°9'N de latitud (Figura 1). Las principales unidades de paisaje encontradas son planos inundables bien drenados (FP), planos inundables mal drenados o pantanos (SW), áreas cubiertas con suelos de arenas blancas (WS) (que se encuentran en terrazas altas del río Caquetá y en las partes menos disectadas de los planos sedimentarios terciarios) y

tierra firme (TF) (que nunca son inundados por el agua del río e incluye terrazas fluviales altas y bajas, y un plano sedimentario terciario) (Duivenvoorden & Lips 1995; Lips & Duivenvoorden 1996). Los suelos y las unidades de paisaje son llamados bien drenados cuando el drenaje del suelo (de acuerdo a la FAO 1977) es imperfectamente a bien drenado (clase de drenaje de la FAO  $\geq 2$ ) y pobremente drenado cuando los suelos son pobremente a muy pobremente drenados (clase de drenaje de la FAO  $< 2$ ). La zona recibe una precipitación media anual de cerca de 3.060 mm (1979-1990) y la precipitación mensual nunca es inferior a 100 mm (Duivenvoorden & Lips 1993). La temperatura media anual es de 25.7 °C (1980-1989) (Duivenvoorden & Lips 1993).



*Figura 1.* Localización de los sitios de Metá y Chiribiquete en el área del medio Caquetá (Amazonía Colombiana).



## Definición de las formas de crecimiento

Se definieron cinco formas de crecimiento: hierbas, lianas, epífitas, briofitas terrestres y árboles leñosos. Ellas se definen de la siguiente forma:

Las hierbas incluyeron todas las herbáceas terrestres obligadas (no leñosas), especies enraizadas en la tierra, las cuales son mecánicamente independientes y completan su ciclo de vida enraizadas en la tierra (Poulsen & Baslev 1991). Esta definición excluye otras formas de crecimiento tales como hemiepífitas, las cuales obtienen contacto con la tierra secundariamente por medio de raíces aéreas. Los clones de plantas rizomatosas se consideraron como un individuo.

Las lianas fueron definidas en base a la forma de crecimiento final esperada como plantas leñosas que se establecieron en el suelo del bosque, ganando acceso al dosel superior mediante el uso de otras plantas como soporte y permaneciendo enraizadas en el suelo durante toda su vida. De acuerdo con estos criterios, epífitas y hemiepífitas fueron excluidas de esta categoría (Schnitzer & Bongers 2002). En otras palabras, si una especie es un arbusto en el momento del estudio, pero se encontró ya como una liana en el inventario general, o ha sido descrita principalmente como liana en otros inventarios realizados en este ámbito, se trata de esa manera. Esta definición podría promover que algunas especies que se espera que sean lianas encontradas como arbustos o árboles pequeños durante el inventario, podrían permanecer de esta última forma para el resto de sus vidas. Esto podría ser, por ejemplo, el caso de algunos individuos que pertenecen a géneros tales como *Salacia*, *Strychnos* y otros.

El término epífita, en este estudio, es usado en un sentido amplio. Se define como epífita a todas aquellas plantas vasculares que nacen y pasan la mayor parte de su ciclo de vida unida a otras plantas (Kreft *et al.* 2004). Esta definición incluye epífitas verdaderas (holoepífitas) y hemiepífitas. Los clones de plantas rizomatosas se consideraron como un individuo (ver Benavides *et al.* 2005).

El término Briofita, en este estudio, se define como todas aquellas plantas no vasculares (musgos y hepáticas) que se encontraron en el suelo del bosque (incluyendo suelos minerales y hojarasca), troncos muertos o base de los troncos de los árboles (incluyendo palmas) (ver Benavides *et al.* 2006).

Finalmente, los árboles leñosos se definieron como todas las especies leñosas soportadas por sí mismas y enraizadas en la tierra. Esta definición incluye árboles, arbustos y palmas.

### **Datos florísticos**

Entre abril y diciembre de 1997, y desde marzo a noviembre del 2001, se realizó un muestreo de 40 parcelas de 0.1-ha que fueron localizadas en las cuatro unidades de paisaje mencionadas anteriormente. El establecimiento de las parcelas comenzó con la localización a lo largo de los ríos Caquetá, Mesay y Cuñaré; la dirección de las rutas a lo largo de las cuales los bosques fueron registrados, se planificaron sobre la base de interpretación de fotografías aéreas e imágenes de satélite (Duivenvoorden *et al.* 2001). La topografía fue rápidamente descrita y los bosques fueron visualmente examinados en orden, para identificar las unidades de terreno más o menos homogéneas. En estas unidades se localizaron parcelas rectangulares que fueron delimitadas con brújula, cinta y estacas. Todas las parcelas fueron mapeadas con GPS y se establecieron en bosques maduros que no mostraron signos de reciente intervención humana, a una distancia mínima de 500 m entre sí. En cada parcela se registraron y colectaron todas las plantas vasculares con  $DAP \geq 2.5$  cm (DAP = diámetro a la altura del pecho). Treinta de estas parcelas se localizaron en el área del Metá (Duque *et al.* 2001, 2002). Aquí, posteriormente, se estableció una subparcela de 0.025-ha (5 x 50 m) bordeando cada parcela, donde se midieron y colectaron todas las hierbas y plantas vasculares con  $DAP < 2.5$  cm y altura  $> 1$  m. Las otras diez parcelas de 0.1-ha se establecieron en el área de Chiribiquete. Allí, las subparcelas de 0.025-ha se localizaron al mismo tiempo en el interior de las parcelas de 0.1-ha, en lugar de ubicarlas fuera de estas.

Las parcelas de 0.025-ha (5 x 50 m) se subdividieron en subparcelas de 5 x 10 m, en la que se registraron todas las epífitas vasculares que crecen en árboles y lianas con la base del tallo dentro del área de la parcela. La colección de las epífitas en campo fue hecha con la ayuda de indígenas escaladores. Se usaron binoculares para examinar epífitas individuales que crecían en las copas lejanas. Con la ayuda de varas, las copas fueron examinadas y todas las plantas epífitas observadas se colectaron.

En cada parcela de 0.1-ha se tomaron muestras de las colonias de briofitas en diez o más puntos situados de forma aleatoria. En cada punto, todas las especies de briofitas que se encontraron en el suelo del bosque (incluyendo suelos minerales y hojarasca), troncos muertos o troncos de los árboles (incluyendo palmas), arbustos, lianas o hierbas, se muestrearon dentro de un círculo con un radio horizontal de aproximadamente 2.0 m y verticalmente hasta 1.5 m de altura, excluyendo epífitas. Cuando las especies mostraron bajas abundancias locales en un punto de muestreo, se tomaron muestras en bloque para permitir la separación de los individuos de diferentes especies más adelante. El muestreo de briofitas para todas las parcelas puede no haber sido exhaustivo.

La identificación de las colecciones botánicas se llevó a cabo en los herbarios COAH, COL, HUA, MO y AUU (Holmgren *et al.* 1990). Dentro de las familias o grupos de familias muy afines, los especímenes que no pudieron ser identificados como especies por la falta de caracteres diagnósticos suficientes fueron agrupados en morfo-especies sobre la base de comparaciones morfológicas simultáneas con todos los otros especímenes. En lo sucesivo, el término especie se refiere tanto a morfo-especies como a especies botánicas. Para las briofitas, las especies fueron identificadas con la ayuda de especialistas y mediante Gradstein & da Costa (2003) y Churchill (1994). El arreglo taxonómico y la nomenclatura fue de acuerdo con Uribe & Gradstein (1998) para las hepáticas y Crosby *et al.* (1992) para los musgos.

### **Datos ambientales**

Aproximadamente en la parte central de cada parcela de 0.1 ha, se tomaron muestras de suelo del primer horizonte mineral (A), el cual fue ubicado a profundidades variables según la unidad de

paisaje. Para los análisis, las muestras de suelos fueron secadas a temperaturas por debajo de 40°C, desagregadas y pasadas a través de un tamiz de 2 mm en el laboratorio de suelos del Instituto para la Biodiversidad y Dinámica de Ecosistemas en la Universidad de Ámsterdam. El contenido total de Ca, Mg, K, Na y P fue determinado por medio de espectrometría de emisión atómica de una submuestra de 100-200 mg de la fracción tamizada, que habían sido diluidos en una solución de 48% HF y 2 MH<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> (después de Lim & Jackson 1982). El contenido total de C y N fue determinado por la fracción tamizada por medio de un analizador elemental Carlo Erba 1106. La inundación temporal o permanente por desbordamiento de los cauces de los ríos fue codificada como una variable binaria (1 ó 0). Para efecto de los análisis, los datos químicos de los suelos se transformaron a logaritmo natural, con el fin de considerar el principio fisiológico de respuesta de las plantas a cambios absolutos en la disponibilidad de los nutrientes más escasos (Jones *et al.* 2008a). Estas variables fueron usadas para caracterizar la variación del hábitat y su influencia sobre las formas de crecimiento terrestres (Tabla 1).

Para las epífitas vasculares, la variación ambiental se evaluó a partir de los cambios en la estructura del bosque y no de los suelos, ya que especialmente en el caso de las epífitas verdaderas (holoepífitas), éstos no tienen ninguna influencia sobre su establecimiento. No obstante, dado que las características microclimáticas y los contenidos de humedad relativa pueden estar influenciados por la inundación, esta variable se dejó como elemento caracterizador del componente ambiental para esta forma de crecimiento. Las variables estructurales del bosque empleadas para evaluar la variación ambiental para esta forma de crecimiento fueron seis categorías diamétricas y cinco categorías de altura, definidas de la siguiente forma: Clase D1 árboles entre 1 - 2.49 cm de DAP; Clase D2 árboles entre 2.5 – 9.9 cm de DAP; Clase D3 árboles entre 10 – 19.9 cm de DAP; Clase D4 árboles entre 20 – 39.9 cm de DAP; Clase D5 árboles entre 40 – 59.9 cm de DAP; Clase D6 árboles mayores de 60 cm de DAP. Clase H1 árboles entre 1 – 4.9 metros de altura; Clase H2 árboles entre 5 - 9.9 metros de altura; Clase H3 árboles entre 10 – 19.9 metros de altura; Clase H4 árboles entre 20 – 29.9 metros de altura; Clase H5 árboles mayores de 30 m de altura (Tabla 1).

Tabla 1. Variables ambientales y estructurales con su variación (promedio  $\pm$  SD) usadas para los análisis de variación florística registradas en 40 parcelas distribuidas en todas las unidades de paisaje de Metá y Chiribiquete en el área del medio Caquetá (Amazonía Colombiana).

	<b>Tierra Firme</b>	<b>Planos Inundables</b>	<b>Pantanos</b>	<b>Arenas Blancas</b>	<b>Todos</b>
<b>Número de Parcelas</b>	<b>19</b>	<b>9</b>	<b>7</b>	<b>5</b>	<b>40</b>
<b>Variables ambientales</b>					
<b>Na (mmol/Kg)</b>	11.6 $\pm$ 9.3	199.9 $\pm$ 211.5	30.3 $\pm$ 11.0	1.7 $\pm$ 0.9	56.0 $\pm$ 124.4
<b>K (mmol/Kg)</b>	49.1 $\pm$ 41.6	270.0 $\pm$ 148.1	153.8 $\pm$ 43.7	20.3 $\pm$ 11.9	113.5 $\pm$ 121.2
<b>Ca (mmol/Kg)</b>	9.1 $\pm$ 21.0	104.0 $\pm$ 122.5	10.2 $\pm$ 7.7	16.1 $\pm$ 17.3	31.5 $\pm$ 69.9
<b>Mg (mmol/Kg)</b>	25.4 $\pm$ 18.7	193.1 $\pm$ 161.9	79.6 $\pm$ 25.3	13.5 $\pm$ 7.7	71.1 $\pm$ 102.6
<b>P (mmol/Kg)</b>	5.3 $\pm$ 2.7	14.9 $\pm$ 5.6	9.3 $\pm$ 2.5	12.3 $\pm$ 6.8	9.1 $\pm$ 5.6
<b>C (%)</b>	1.7 $\pm$ 0.6	1.9 $\pm$ 1.3	4.9 $\pm$ 5.2	36.2 $\pm$ 23.5	6.6 $\pm$ 13.8
<b>N (%)</b>	0.2 $\pm$ 0.1	0.2 $\pm$ 0.1	0.4 $\pm$ 0.2	1.6 $\pm$ 1.0	0.4 $\pm$ 0.6
<b>C/N (%)</b>	11.1 $\pm$ 1.5	8.4 $\pm$ 1.6	11.7 $\pm$ 4.2	20.3 $\pm$ 4.1	11.8 $\pm$ 4.3
<b>S (%)</b>	0.0 $\pm$ 0.1	0.1 $\pm$ 0.1	0.0 $\pm$ 0.0	0.1 $\pm$ 0.1	0.1 $\pm$ 0.1
<b>Inundación</b>	1.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	1.0 $\pm$ 0.0	0.6 $\pm$ 0.5
<b>Variables estructurales</b>					
<b>Clase_D1</b>	74.3 $\pm$ 28.3	29.2 $\pm$ 13.5	50.1 $\pm$ 21.2	90.6 $\pm$ 80.8	62.0 $\pm$ 40.0
<b>Clase_D2</b>	270.8 $\pm$ 58.8	145.6 $\pm$ 44.5	387.6 $\pm$ 208.7	230.8 $\pm$ 194.6	258.1 $\pm$ 136.7
<b>Clase_D3</b>	44.4 $\pm$ 12.1	33.6 $\pm$ 9.7	97.6 $\pm$ 104.7	32.2 $\pm$ 28.8	49.8 $\pm$ 48.8
<b>Clase_D4</b>	15.7 $\pm$ 3.7	17.7 $\pm$ 10.9	22.9 $\pm$ 8.5	14.2 $\pm$ 11.8	17.2 $\pm$ 8.0
<b>Clase_D5</b>	1.8 $\pm$ 1.6	2.2 $\pm$ 1.9	2.0 $\pm$ 1.2	1.6 $\pm$ 2.1	1.9 $\pm$ 1.6
<b>Clase_D6</b>	1.1 $\pm$ 1.0	1.2 $\pm$ 1.1	0.6 $\pm$ 1.1	0.2 $\pm$ 0.4	0.9 $\pm$ 1.0
<b>Clase_H1</b>	116.1 $\pm$ 25.0	64.0 $\pm$ 19.2	96.6 $\pm$ 36.1	130.2 $\pm$ 82.7	102.7 $\pm$ 42.5
<b>Clase_H2</b>	161.6 $\pm$ 39.7	97.0 $\pm$ 33.8	258.6 $\pm$ 137.1	163.8 $\pm$ 186.0	164.3 $\pm$ 100.2
<b>Clase_H3</b>	101.7 $\pm$ 35.7	54.1 $\pm$ 20.7	186.6 $\pm$ 168.3	63.8 $\pm$ 47.4	101.1 $\pm$ 85.2
<b>Clase_H4</b>	24.7 $\pm$ 8.5	12.1 $\pm$ 9.1	16.7 $\pm$ 3.9	11.4 $\pm$ 14.7	18.8 $\pm$ 10.5
<b>Clase_H5</b>	4.1 $\pm$ 3.6	2.2 $\pm$ 3.0	2.3 $\pm$ 1.6	0.4 $\pm$ 0.9	2.9 $\pm$ 3.1

## **Datos espaciales**

La distancia geográfica, comúnmente asociada con el efecto de la dispersión (Jones *et al.* 2008a y citas referidas), fue determinada usando el método de Análisis de Coordenadas Principales Vecinas (PCNM, en Inglés); se usó como umbral para generar la matriz truncada una distancia de 2 Km, reemplazando todas las distancias mayores por 4 veces esta distancia, es decir 8 Km (Borcard & Legendre 2002). Este método (PCNM) consiste en ondas ortogonales, cuyo rango de longitud de onda incluye todas las escalas espaciales definidas por el muestreo (Jones *et al.* 2008a). Los análisis fueron realizados usando el software R- Package (Casgrain & Legendre 2002).

## **Patrones de distribución de especies**

La información obtenida de los muestreos florísticos fue organizada en matrices de parcelas por especies para cada uno de los grupos de plantas, empleando datos de presencia ausencia. Para los análisis se emplearon aquellas especies que estuvieron presentes en tres o más parcelas. Dado que cuando se uso este criterio de abundancia dos de las parcelas sobre WS no presentaron lianas, los análisis para esta forma de crecimiento se basaron en 38 levantamientos. El uso de datos de presencia-ausencia en vez de los de abundancia se fundamenta en el énfasis que se tiene en nuestros objetivos de identificar patrones asociados con la composición florística, más que con la estructura de las comunidades vegetales. Para el análisis de los patrones de distribución de las especies para cada forma de crecimiento, se usó el Análisis de Correspondencia Linealizado (DCA en inglés, ter Braak 1987). Este análisis, que asume el modelo Gaussiano como modelo de respuesta de las especies (ter Braak 1987), permite evaluar la diversidad beta en términos de desviaciones estándar entre parcelas. En general, valores mayores de cuatro (4) desviaciones estándar entre sitios suponen un alto recambio florístico. En el DCA, se asume que parcelas más cercanas entre sí en el diagrama de ordenación, tienen una mayor similitud florística. Los análisis fueron realizados usando el programa CANOCO 4.52 (ter Braak & Smilauer 2002), siguiendo la opción sin transformación y el método de linealización por segmentos.

## **Definición de los bioindicadores**

Para definir el grupo de variables representativas del bioindicador arbóreo, primero se corrió un Análisis de Correspondencia Canónico (CCA en inglés; ter Braak 1987), usando la matriz de plantas leñosas restringida por los ejes derivados del PCNM o matriz de variables espaciales. Para seleccionar las variables espaciales que fueron significativas explicando la variación florística del componente leñoso, se llevó a cabo una selección manual asumiendo una probabilidad de 0.1 para la retención de cada variable independiente sin hacer transformación logarítmica de los datos. Finalmente, mediante un CCA con respecto al componente leñoso, usando las variables espaciales seleccionadas como covariables, se definieron los primeros cuatro (4) ejes o vectores propios para ser usados como indicadores de la composición arbórea; éstos ejes contienen aún la variación florística explicada por los factores ambientales (ver Tuomisto *et al.* 2003b, Duque *et al.* 2005). Los análisis fueron realizados usando el programa CANOCO 4.52 (ter Braak & Smilauer 2002).

## **Variación florística explicada por los bioindicadores, la distancia y/o el ambiente para cada forma de crecimiento**

Para hacer la selección de las variables ambientales, espaciales y bioindicadoras incluidas en la partición de la variación se corrieron CCAs para cada forma de crecimiento (hierbas, lianas, epífitas y briofitas terrestres), independientemente para cada grupo de variables ambientales, espaciales y bioindicadoras. La selección de las variables significativas dentro de cada conjunto de variables independientes se hizo de forma manual asumiendo una probabilidad de 0.1 bajo el método hacia delante (forward selection). Se usó la opción por defecto, sin transformación logarítmica de los datos de especies por tratarse de variables tipo presencia-ausencia. Excepto para las variables químicas de los suelos, las cuales fueron previamente transformadas a escala logarítmica, no se llevó a cabo ninguna transformación ni para las variables espaciales (ejes del PCNM) ni para los bioindicadores (ejes del CCA con covariables espaciales), antes de ser sometidos al proceso de selección. Aquellas variables ambientales, espaciales y bioindicadoras escogidas independientemente, fueron posteriormente unidas bajo un conjunto único para

analizar el total de variación explicado de los datos de composición florística de cada forma de crecimiento. Para evaluar la significancia de los ejes, se usó la prueba de Monte Carlo bajo el modelo reducido con base en 499 permutaciones (ter Braak & Smilauer 1998). Finalmente, y con base en los CCAs, se realizó una partición de la variación de los diferentes componentes para calcular el porcentaje explicado por los datos ambientales, los datos espaciales, los bioindicadores y la combinación de estos, empleando la metodología propuesta por Anderson & Gribble (1998).

### 3. RESULTADOS

En las 40 parcelas en Metá y Chiribiquete, presentes en tres o más, se registraron en total 43.355 individuos (79% del total) de plantas pertenecientes a 930 especies (36% del total). De estos, 15.593 individuos y 615 especies fueron árboles leñosos ( $\geq 1$  cm de DAP), 1.049 individuos y 79 especies fueron lianas, 18.364 individuos y 53 especies fueron hierbas, 7.735 individuos y 134 especies fueron epífitas, y 614 individuos y 49 especies fueron briofitas.

El valor propio del primer eje del DCA (Tabla 2) fue igual o mayor a 0.5 para todas las formas de crecimiento, excepto para las epífitas (0.37), evidenciando una buena dispersión de los datos a lo largo del eje (ter Braak 1987). En el segundo eje de ordenación el valor propio estuvo por debajo de 0.5 para todas las formas de crecimiento (Tabla 2). En general, la dispersión de los datos estuvo muy marcada por las diferencias en composición provenientes de los FP del río Caquetá y las WS en las especies no leñosas terrestres (herbáceas y briofitas). La mayor longitud de gradiente se dio en las hierbas, seguido muy de cerca por las lianas, mientras que la menor diferenciación florística entre unidades de paisaje se presentó en las epífitas. En la zona de Chiribiquete, para las hierbas no se encontró una diferenciación en la composición florística tan marcada con respecto a las unidades de paisaje como la que se denota en la zona del Metá (Figura 2a). En contraste, las lianas tuvieron una mayor diferenciación en su patrón de distribución en la zona de Chiribiquete que en el Metá (Figura 2b). La briofitas básicamente se diferencian en los FP del río Caquetá (Figura 2c). Para las epífitas vasculares, tuvo más peso la zona de muestreo que la unidad de paisaje determinando el agrupamiento de los sitios según la



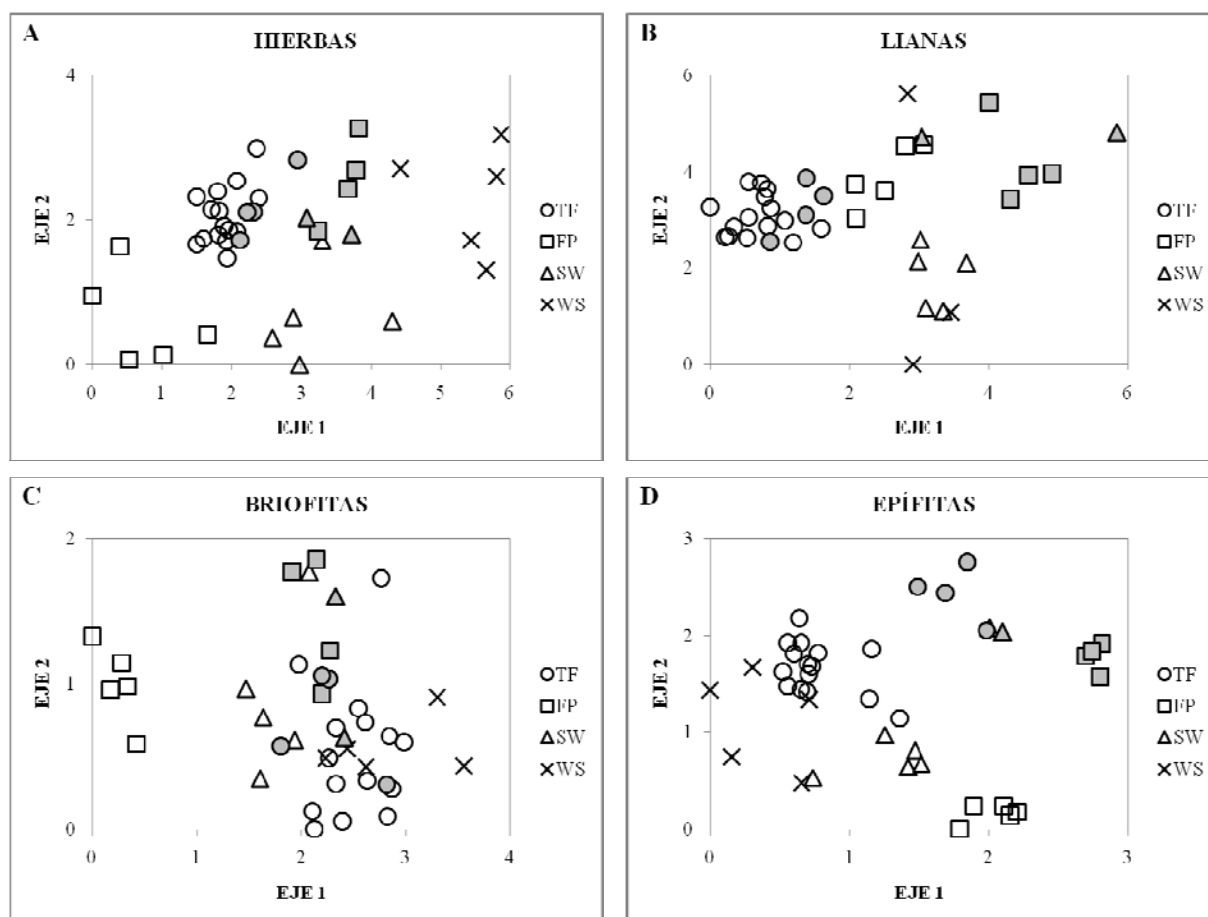
composición florística; lo anterior evidencia un mayor efecto proveniente de procesos espacialmente estructurados determinando los patrones de distribución de especies (Figura 2d).

*Tabla 2.* Análisis de Correspondencia Linealizado (DCA) con base en los datos de presencia-ausencia de especies de 40 parcelas de 0.1 ha en los cuatro paisajes de la Amazonía colombiana (tierra firme, planos inundables, pantanos y arenas blancas).

<b>EJES</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>Inercia Total</b>
<b>HIERBAS</b>					
Valores propios	0.7	0.337	0.265	0.16	<b>5.232</b>
Longitud del gradiente	5.873	3.26	2.654	2.388	
Suma de todos los valores propios					<b>5.232</b>
<b>LIANAS</b>					
Valores propios	0.671	0.418	0.327	0.257	<b>7.787</b>
Longitud del gradiente	5.843	5.598	2.716	4.623	
Suma de todos los valores propios					<b>7.787</b>
<b>BRIOFITAS</b>					
Valores propios	0.497	0.216	0.159	0.111	<b>2.823</b>
Longitud del gradiente	3.564	1.85	2.579	1.772	
Suma de todos los valores propios					<b>2.823</b>
<b>EPIFITAS</b>					
Valores propios	0.366	0.296	0.165	0.12	<b>4.042</b>
Longitud del gradiente	2.811	2.755	2.753	2.046	
Suma de todos los valores propios					<b>4.042</b>

Según el DCA, el patrón de distribución de las especies arbóreas en todos los paisajes, los bosques inundables (FP) fueron diferenciados claramente de los de tierra firme (TF), evidenciando un claro efecto de la inundación sobre el primer eje (Figura 3A). Cuando se sustrajo la variación asociada con la estructura espacial, obteniendo los ejes bioindicadores para esta forma de crecimiento, los levantamientos de la zona del Metá se fusionaron hacia el centro,

dejando en los extremos del gradiente los bosques de Chiribiquete de TF hacia la izquierda y los FP hacia la derecha (Figura 3B).



*Figura 2.* Diagrama de ordenación -Análisis de Correspondencia Linealizado (DCA) con base en los datos de presencia-ausencia de especies de 40 parcelas de 0.1-ha en cuatro paisajes de la Amazonía colombiana. TF = tierra firme, FP = Planos inundables, SW = Pantanos y WS = arenas blancas. Los rellenos sólidos en gris corresponden a las parcelas del área de Chiribiquete.

Las variables explicativas de la variación florística seleccionadas por el CCA en todos los paisajes, fueron diferentes para la mayoría de las formas de crecimiento. No obstante, los dos hábitos terrestres no leñosos considerados (hierbas y briofitas), fueron bastante similares,

compartiendo dos variables ambientales, siete espaciales y uno de los bioindicadores. Para todas las formas de crecimiento, los bioindicadores fueron como mínimo una de las variables explicatorias significativas seleccionada (Tabla 3). El mayor porcentaje de variación no explicada se dio en las lianas (53.8%), lo cual puede ser por el efecto proveniente del submuestreo debido a la relativa menor densidad por unidad de área encontrada para esta forma de crecimiento. En todas las formas de crecimiento la distancia fue el factor de mayor peso explicando los patrones de distribución de especies. Los bioindicadores jugaron un papel secundario explicando la composición florística de todas las formas de crecimiento (Figura 4). En aquellos casos en los que apareció una proporción de la variación asociada con la explicación conjunta entre bioindicadores y distancia, la cual supuestamente ya había sido eliminada, esta se consideró como pura variación espacial, aunque no incluida como tal para la cuantificación de los aportes proporcionales individuales de las variables explicativas. Este problema estadístico se debe al uso de una regresión ponderada para el cálculo de los promedios en el CCA (Peres-Neto *et al.* 2006).

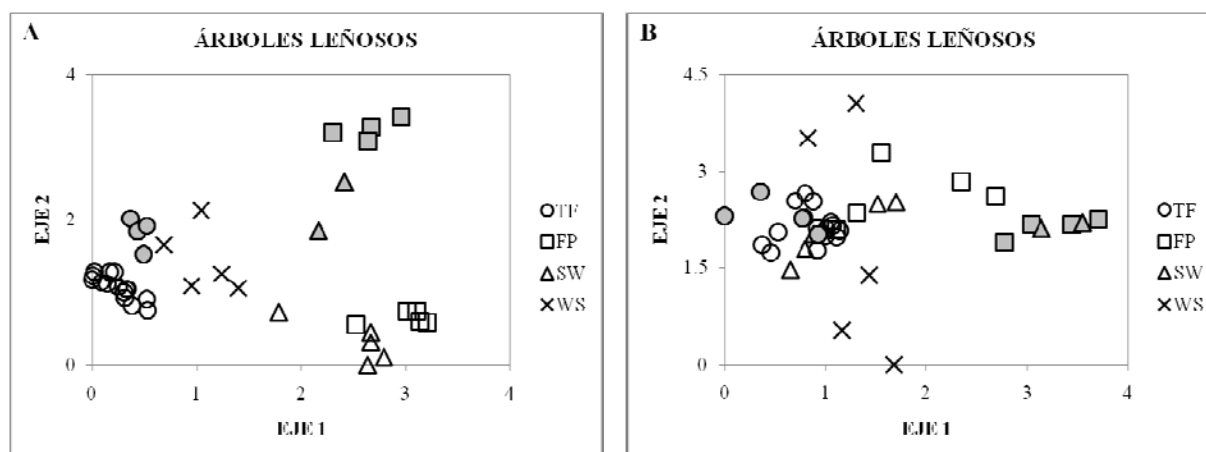


Figura 3. A) Diagrama de ordenación -Análisis de Correspondencia Linealizado (DCA) con base en los datos de presencia-ausencia para especies arbóreas en las 40 parcelas de 0.1 ha de los cuatro paisajes en bosques de la Amazonía Colombiana. B) Similar al anterior después de extraer la variación explicada por la distancia geográfica. TF = tierra firme, FP = Planos inundables, SW= Pantanos y WS = arenas blancas. Los rellenos sólidos en gris corresponden a las parcelas del área de Chiribiquete.

Tabla 3. Interset Correlation de los análisis de CCA de las cuatro formas de crecimiento (Hierbas, Lianas, Briofitas y Epífitas) para las 40 parcelas de 0.1 ha de los cuatro paisajes (TF, FP, SW, WS), localizados en las áreas de Metá y Chiribiquete en la Amazonía Colombiana.

	<b>HIERBAS</b>		<b>LIANAS</b>		<b>BRIOFITAS</b>		<b>EPÍFITAS</b>	
	<b>Interset correlation</b>		<b>Interset correlation</b>		<b>Interset correlation</b>		<b>Interset correlation</b>	
	<b>Eje 1</b>	<b>Eje 2</b>	<b>Eje 1</b>	<b>Eje 2</b>	<b>Eje 1</b>	<b>Eje 2</b>	<b>Eje 1</b>	<b>Eje 2</b>
<b>Na</b>			0.4539	-0.2853	0.7525	0.3016		
<b>K</b>			0.5371	-0.1325				
<b>Ca</b>	0.1054	0.2795	0.2609	-0.1961	0.7595	-0.1387		
<b>N</b>					-0.0644	0.0038		
<b>C/N</b>	0.7066	-0.4693	-0.3064	0.4913				
<b>Inundación</b>	-0.0594	-0.9048	-0.8828	-0.0799	-0.6084	-0.5526	-0.6605	-0.5378
<b>Clase_D2</b>							-0.2314	0.0620
<b>Clase_H4</b>							-0.2093	-0.4740
<b>Clase_H5</b>							-0.2701	-0.2038
<b>Distancia_Eje1</b>	-0.2041	0.2144					0.2839	-0.1226
<b>Distancia_Eje2</b>	-0.1406	-0.0598			0.2763	-0.145	-0.0813	0.1642
<b>Distancia_Eje3</b>	-0.5531	0.2546	0.089	0.2885	0.1051	0.1584	0.1429	-0.1368
<b>Distancia_Eje4</b>							0.5029	-0.296
<b>Distancia_Eje5</b>	0.2475	-0.0191	0.144	0.0478			0.0663	0.1596
<b>Distancia_Eje6</b>	-0.2476	-0.3579	-0.3665	-0.1515	-0.3555	-0.1805	-0.2498	-0.4598
<b>Distancia_Eje7</b>	0.1268	0.2486	0.312	0.1774	0.3011	-0.1347	-0.0417	0.4328
<b>Distancia_Eje8</b>	0.0053	0.3355			0.2158	0.169	0.2610	-0.0625
<b>Distancia_Eje10</b>	0.1244	0.2237			-0.1029	0.4538	0.2687	0.1418
<b>Distancia_Eje13</b>	0.2144	0.2008	-0.0238	0.6598	-0.37	-0.0594	-0.1235	0.0166
<b>Distancia_Eje15</b>							0.2954	-0.088
<b>Distancia_Eje20</b>					-0.1111	-0.2935		
<b>Distancia_Eje26</b>					-0.153	0.3433		
<b>Distancia_Eje32</b>			0.3725	0.1652				
<b>Bioind_Eje1</b>	0.2007	0.6416	0.8047	-0.2411	0.2063	0.5174	0.6195	0.2935
<b>Bioind_Eje2</b>	-0.1028	0.2179	0.0662	-0.2965			0.1739	-0.0029
<b>Bioind_Eje3</b>	-0.0317	0.1486					0.3293	-0.2452

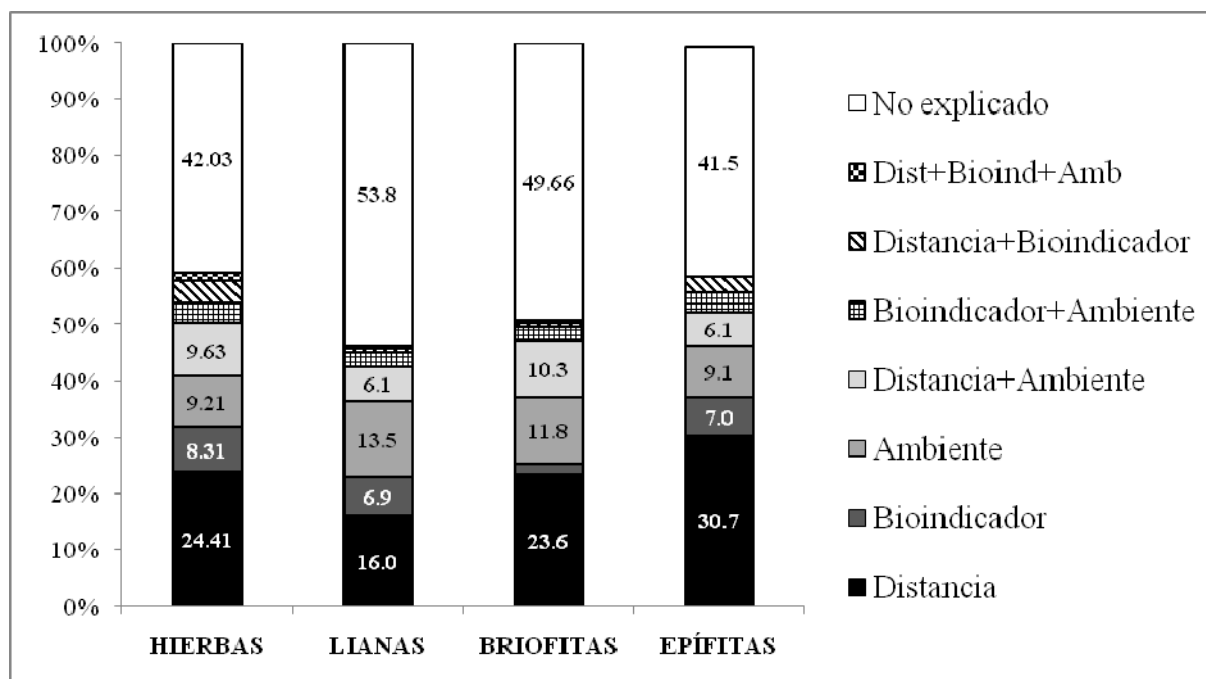


Figura 4. Importancia relativa de diferentes factores que explican la variación en la distribución de especies en los cuatro paisajes (tierra firme, planos inundables, pantanos y arenas blancas) de la Amazonía Colombiana. El diagrama está basado en regresiones múltiples de partición de la varianza entre los ocho componentes. La matriz florística incluyó valores de presencia-ausencia.

#### 4. DISCUSIÓN

##### Especies arbóreas como bioindicador de la variación de otras formas de crecimiento

La composición arbórea, empleada aquí como el grupo bioindicador, explicó un porcentaje relativamente bajo (1.8 - 8.3%) de la variación florística de las otras formas de crecimiento cuando se incluyeron todos los paisajes. Este resultado contrasta con lo reportado en estudios previos donde se concluye acerca de la existencia de cambios pareados en la composición florística de las especies arbóreas con especies herbáceas (Tuomisto *et al.* 2003a,b, Ruokolainen *et al.* 2007), lianas (Macía *et al.* 2007; ver Pérez-Salicrup *et al.* 2001) y epífitas (Benavides *et al.* 2005, 2011), en bosques húmedos de la Amazonia NW. Adicionalmente, los bajos porcentajes de

variación florística explicados por la interacción conjunta de los bioindicadores y el ambiente, sugieren además que los factores ambientales considerados tienen un efecto diferencial sobre las diferentes formas de crecimiento. Esto significa que, por lo menos para las especies terrestres consideradas en este estudio como lianas, herbáceas y briofitas, la magnitud de afectación de la variación en el contenido de minerales en los suelos y/o la inundación por desbordamiento de los ríos como determinantes de la composición florística, difiere entre las especies arbóreas y los otros hábitos de crecimiento. Según este estudio, aún en presencia de un gradiente ambiental amplio y complejo, los procesos biológicos espacialmente estructurados como por ejemplo la limitación de la dispersión (Hubbell 2001), determinan mayormente la distribución de las formas de crecimiento no arbóreas. Por esta razón, no se avala el uso de la composición florística de las especies arbóreas como bioindicador del patrón de cambio en composición de las otras formas de crecimiento, y viceversa.

Esta falta de mayor significancia en la asociación de especies arbóreas con otras formas de crecimiento ha sido explicada en algunos estudios como producto de diferencias en los métodos de análisis (Tuomisto & Ruokolainen 2006), el submuestreo (Macía *et al.* 2007) y la escala espacial bajo estudio (McGlenn & Palmer 2011). Con respecto a los métodos de análisis, el uso de la partición de la variación como herramienta para entender los determinantes de los cambios en la composición florística entre sitios (diversidad beta), ha sido asumido básicamente por dos vías (Legendre *et al.* 2005, 2008, Tuomisto & Ruokolainen 2006): la primera, usando los datos brutos como en este estudio (Anderson & Gribble 1998, Duque *et al.* 2005); la segunda, usando matrices de distancia (Duivenvoorden *et al.* 2002, Tuomisto *et al.* 2003, Duque *et al.* 2009). En el primer caso, según Tuomisto & Ruokolainen (2006), el uso de datos brutos conduce al análisis de la composición florística de la comunidad, mientras que en segundo caso se hace énfasis en la variación en la composición de la comunidad entre sitios o diversidad beta (ver Legendre *et al.* 2008). Debido a estas diferencias asociadas con el modelo ecológico, que además suponen a su vez cambios en el modelo estadístico entre ambos métodos (Legendre & Legendre 1998, Legendre *et al.* 2008), resulta difícil comparar los resultados entre estudios. Por ejemplo, mientras que Macía *et al.* (2007) reportan una distribución pareada entre árboles y lianas con base en una correlación de hasta el 40% usando la prueba de Mantel, el porcentaje explicado de la composición florística de las lianas por la composición arbórea en nuestro estudio, usando los

datos brutos, fue de apenas 10.7% (sumando todas las porciones que incluían los bioindicadores). Cuando se usó la prueba de mantel con todas las lianas y árboles con presencia en 3 ó más parcelas, la correlación entre estas dos formas de crecimiento fue de 68% ( $P = 0.001$ ); este valor supera el total de variación explicado (46.2%) para la composición de lianas por los factores ambientales, espaciales y arbóreos considerados en este estudio. Resultados similares se obtuvieron cuando se comparó el grado de asociación reportado entre la composición arbórea y herbácea y la composición arbórea y las epífitas (no presentados). Esto parece ser una constante: el método lineal con base en matrices de distancias tiende a producir mayores valores explicados que el método con base en datos brutos (Duque, A., datos no publicados). Lo anterior resulta aún más cierto y relevante si se considera que para el CCA, no existe aún un método de corregir la sobreestimación esperada de los  $R^2$  definidos por el porcentaje de variación explicada por los ejes canónicos cuando se emplean datos de presencia ausencia (Peres-Neto *et al.* 2006); aplicando una corrección que tenga en cuenta el número de variables y datos empleados en el análisis, lo que se esperaría es una disminución en la variación total explicada por las variables seleccionadas.

Con respecto al submuestreo, en este estudio se incluyeron únicamente las especies con presencia en tres o más parcelas, para evitar el ruido estadístico producido por la alta abundancia de especies raras en inventarios florísticos en bosques tropicales. En casos como por ejemplo el de las lianas donde la densidad de individuos por unidad de área fue la más baja, uno realmente esperaría que el poco poder explicativo de los árboles estuviera influenciado por la diferencia en intensidad de muestreo entre formas de crecimiento (Macía *et al.* 2007). Sin embargo, cuando se analizaron las hierbas, el porcentaje explicado de la composición florística de esta forma de crecimiento por la composición arbórea fue prácticamente similar al de las lianas (17.6% vs 10.7%), a pesar de que las hierbas presentaron la mayor abundancia en todo el muestreo. Este resultado, soporta la idea de que el patrón de incongruencia florística develado entre formas de crecimiento no es un simple artefacto de muestreo (ver Jones *et al.* 2008b). Los cambios observados entre formas de crecimiento con relación a la agrupación de los sitios en los DCA de acuerdo con las unidades de paisaje, dan plena fe de lo aquí propuesto (Figuras 2 y 3).

La escala espacial de los estudios en cambio, si representó a todas luces un factor determinante de las incongruencias florísticas observadas en los árboles y las otras formas de crecimiento. Por ejemplo, cuando se analizó sólo la zona del Metá, el gradiente ambiental determinando la composición arbórea en los análisis de ordenación estuvo fuertemente controlado por las diferencias en fertilidad y drenaje de los suelos asociados con los paisajes de TF y FP del río Caquetá (Duque *et al.* 2001, 2005). Cuando se adicionó Chiribiquete, este patrón se modificó evidenciando un gradiente de cambio condicionado por las diferencias ambientales entre zonas inundables y no inundables (Figura 3A; nótese por ejemplo la localización de las WS en medio de TF y FP). Esta variación en los patrones de la composición florística entre sitios por efecto de la escala de análisis fue mucho más evidente y fuerte cuando se consideraron las epífitas. Tanto para el Metá como para Chiribiquete, se ha reportado una congruencia entre la composición arbórea y la composición de epífitas entre sitios y unidades de paisaje (Benavides *et al.* 2005, 2011). Sin embargo, cuando se juntaron ambas zonas, las epífitas vasculares mostraron un patrón de agrupación controlado por la distancia geográfica o la región (Figura 2D), completamente diferente al de las especies arbóreas (Figura 3A). Este resultado lo que propone es la existencia de tamaños de parche variables entre formas de crecimiento, los cuales a su vez dependen de diferencias en mecanismos de dispersión, colonización y especiación, asociadas con la historia evolutiva de los grupos biológicos que actualmente componen y estructuran los bosques amazónicos (Hoorn *et al.* 2010).

### **Determinantes de los patrones de distribución de las distintas formas de crecimiento**

Los procesos biológicos espacialmente estructurados (Hubbell 2001) fueron el principal determinante del patrón de distribución de todas las formas de crecimiento no arbóreas estudiadas (Figura 4). Según los diagramas de ordenación, el patrón de distribución de hierbas, lianas, briofitas y epífitas presentó cambios cualitativos con respecto a la posición de los sitios y paisajes. El poco peso relativo que tuvieron las variables ambientales, resalta la necesidad de profundizar en el estudio de las características evolutivas y funcionales (Kraft *et al.* 2007, Wright *et al.* 2010) asociadas con las diferentes formas de crecimiento para poder entender mejor el funcionamiento de los bosques tropicales. Por ejemplo, indagar acerca del efecto que puede tener



las concentraciones (y el aumento teórico) de nitrógeno en la dinámica comparativa de especies herbáceas o epífitas tipo C3 y C4 (Westoby & Wright 2006), podría explicar mejor los cambios en la composición entre unidades de paisaje. La relativa alta proporción de variación no explicada, abre espacios para esperar que factores derivados de la estructura filogenética de las distintas formas de crecimiento, aporten información adicional acerca de los mecanismos estructurantes de los ensamblajes de especies (Webb *et al.* 2002, Anderson *et al.* 2011).

El bajo peso relativo de las variables ambientales encontrado para herbáceas, cuestiona la idea de que las especies que habitan en el piso del bosque deben poseer una mayor especialización edáfica que las especies del dosel (Ruokolainen & Vormisto 2000, Duque *et al.* 2002, 2009). Así mismo, en el caso de las epífitas, nuestros resultados proponen una mayor limitación de la dispersión para este grupo específico que para los árboles, lo cual los conduce a un patrón de gregarismo más intenso sobre todo para los individuos del sotobosque (ver Benavides *et al.* 2005, 2011). Una muy activa reproducción clonal en hierbas y epífitas, debe aumentar a su vez el grado de gregarismo al nivel de especies. En el caso de las lianas, el efecto derivado de los procesos de inundación (Tabla 3) explica en buena medida el incremento relativo de las variables ambientales como determinantes de la composición florística de este grupo florístico. Este resultado sustenta la incidencia positiva que tienen los procesos de disturbio sobre la abundancia y diversidad de lianas (Hegarty & Caballé 1991). Las composición de briofitas varió especialmente en los planos inundables de la región del Metá, donde la inundación anual estacional con una posible alta carga de propágulos provenientes de los Andes, más la deposición continua de sedimentos viables para ser colonizados (Benavides *et al.* 2006), pueden explicar el porcentaje de variación en composición explicado por el ambiente.

### **Consideraciones prácticas para la conservación**

La existencia de congruencias florísticas entre formas de crecimiento sería una característica ideal y deseable que facilitaría el mapeo de los tipos de bosque en la región amazónica en general. Más aún, se ha sugerido que una variación de las especies asociada con la variación de las características de los suelos o en su defecto las unidades de paisaje, permitiría incluso usar

cualquiera de estos como indicador de los cambios en la composición florística de otras especies y formas de crecimiento (Ruokolainen *et al.* 1997, Salovaara *et al.* 2004). Desafortunadamente, los resultados de este estudio concluyen lo contrario. En primer lugar, cuando se usa la composición arbórea como indicador o criterio de decisión para implementar estrategias de conservación, no se garantiza que se captura el patrón de variación de la composición florística de las otras formas de crecimiento. Lo anterior resulta especialmente dramático cuando se incluyen las briofitas. No obstante, las especies de crecimiento arbóreo presentaron tamaños de parche más grandes que otras formas de crecimiento de menor porte tales como epífitas y herbáceas, lo cual los posiciona aún como la mejor opción para definir tamaño mínimo de las áreas de reserva. Lo contrario, sin embargo, no resulta cierto. Es decir, si se fundamenta la definición del área mínima sobre formas de crecimiento con una distribución más generalista o aleatoria como la de las epífitas, o sobre una distribución de grupos que poseen ámbitos de distribución más restringidos, no se captura en muchos casos ni siquiera el tamaño de parche mínimo de algunas especies y comunidades arbóreas. Estudios adicionales que consideren la diversidad vegetal desde una óptica más integral (Schnitzer & Carson 2000), son sin embargo necesarios para poder evaluar de forma fidedigna la (in)congruencia florística entre formas de crecimiento a lo largo de gradientes espaciales y ambientales.

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco a mi director Álvaro Duque por su constante asesoría y orientación.

A mi familia por su apoyo incondicional.

## LITERATURA CITADA

- ANDERSON, M. J., AND N. A. GRIBBLE. 1998. Partitioning the variation among spatial, temporal and environmental components in a multivariate data set. *Australian Journal of Ecology* 23: 158-167.
- ANDERSON, M. J., T. O. CRIST, J. M. CHASE, M. VELLEND, B. D. INOUYE, A. L. FREESTONE, N. J. SANDERS, H. V. CORNELL, L. S. COMITA, K. F. DAVIES, S. P. HARRISON, N. J. KRAFT, J. C. STEGEN, AND N. G. SWENSON. 2011. Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14: 19–28.
- BENAVIDES, A. M., A. J. DUQUE, J. F. DUIVENVOORDEN, A. VASCO, AND R. CALLEJAS. 2005. A first quantitative census of vascular epiphytes in rain forests of Colombian Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 14:739–758.
- BENAVIDES, A.M., A. VASCO, A. DUQUE, AND J. F. DUIVENVOORDEN. 2011. Association of vascular epiphytes with landscape units and phorophytes in humid lowland forests of Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 27:223–237.
- BENAVIDES, J. C., A. DUQUE, J. F. DUIVENVOORDEN, AND A. M. CLEEF. 2006. Species richness and distribution of understory bryophytes in different forest types in Colombian Amazonia. *Journal of Bryology* 28: 182–189.
- BORCARD, D., AND P. LEGENDRE. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* 153: 51-68.
- CARDELÚS, C. L., R. K. COLWELL, AND J. E. WATKINS. 2006. Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak. *Journal of Ecology* 94:144-156.
- CASGRAIN, P., AND P. LEGENDRE. 2002. The R Package for multivariate and spatial analysis. Version 4.0d6. Université de Montréal, Montréal, Canadá.
- CHURCHILL, S. P. 1994. Mosses of Amazonian Ecuador. *AAU Reports* 35: 1-211.
- COMITA, L., R. CONDIT, AND S. P. HUBBELL, 2007. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *Journal of Ecology* 95: 482-492.
- CONDIT, R., N. PITMAN, E. G. LEIGH, J. CHAVE, J. TERBORGH, R. B. FOSTER, V. P. NUÑEZ, S. AGUILAR, R. VALENCIA, G. VILLA, , H. C. MULLER-LANDAU, E.

- LOSOS, AND HUBBELL, S. P. 2002. Betadiversity in tropical forest trees. *Science* 295: 666–669.
- CROSBY, M. R., R. E. MAGILL, AND C. R. BAUER, 1992. Index of mosses. Saint Louis: Missouri Botanical Garden.
- DUIVENVOORDEN, J. F., AND J. M. LIPS. 1993. Ecología del Paisaje del Medio Caquetá. Memoria explicativa de los mapas. Tropenbos-Colombia, Santa Fe de Bogotá. 301 pp.
- DUIVENVOORDEN, J. F., AND J. M. LIPS. 1995. A land-ecological study of soils, vegetation, and plant diversity in Colombian Amazonia. Tropenbos series 12. Fundación Tropenbos, Wageningen, Holanda. 438 pp.
- DUIVENVOORDEN, J. F., H. BALSLEV, J. CAVELIER, C. GRANDEZ, H. TUOMISTO, AND R. VALENCIA (Eds.). 2001. Evaluación de recursos vegetales no maderables en la Amazonía noroccidental. Universiteit van Amsterdam, Amsterdam.
- DUIVENVOORDEN, J. F., J. C. SVENNING, AND S. J. WRIGHT. 2002. Beta Diversity in Tropical Forests. *Science* 295: 636-637.
- DUQUE, A.; M. SÁNCHEZ, J. CAVELIER, J. F. DUIVENVOORDEN; P. MIRAÑA, J. MIRAÑA, AND A. MATAPI, 2001. Relación bosque-ambiente en el Medio Caquetá, Amazonia Colombiana: p. 99-130. *In* J. F. Duivenvoorden, H. Baslev, J. Cavelier, C. Grandez, H. Tuomisto, AND R. Valencia (Eds.). Evaluación de recursos vegetales no maderables en la Amazonía Noroccidental. IBED, Universiteit van Amsterdam, Amsterdam, Holanda.
- DUQUE, A.; M. SÁNCHEZ, J. CAVELIER, AND J. F. DUIVENVOORDEN. 2002. Different floristic patterns of woody understory and canopy plants in Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 18: 499-525.
- DUQUE, A., J. CAVELIER AND A. POSADA. 2003. Strategies of Tree Occupation at a Local Scale in terra firme Forests in the Colombian Amazon. *Biotropica* 35(1): 20–27.
- DUQUE, A., J. F. DUIVENVOORDEN, J. CAVELIER, AND M. SÁNCHEZ. 2005. Ferns and Melastomataceae as indicators of vascular plant composition in rain forests of Colombian Amazonia. *Plant Ecology* 178: 1–13.
- DUQUE, A., J. F. PHILLIPS, P. VON HILDEBRAND, C. A. POSADA, A. PRIETO, A. RUDAS, M. SUESCÚN, AND P. STEVENSON. 2009. Distance Decay of Tree Species

- Similarity in Protected Areas on Terra Firme Forests in Colombian Amazonia. *Biotropica* 41: 599-607.
- FAO. 1977. Guidelines for Soil Profile Description. FAO, Rome, 68 pp.
- FREIBERG, M. 2001. The influence of epiphyte cover on branch temperature in a tropical tree. *Plant Ecology* 153: 241–250.
- GENTRY, A. H., AND C. DODSON. 1987. Contribution of non-trees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19: 149–156.
- GRADSTEIN, S. R., AND D. P. DA COSTA. 2003. The liverworts and hornworts of Brazil. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 88. New York Botanical Garden, New York.
- HEGARTY, E. E., AND G. CABALLÉ. 1991. Distribution and abundance of vines in forest communities. *In* F. E. Putz, AND H. A. Mooney (Eds.). *The biology of vines*, pp 313-336. Cambridge University Press, Cambridge,
- HOLMGREN, P. K., N. H. HOLMGREN, AND L. C. BARNETT. 1990. *Index Herbarium, Part I: The Herbaria of the World*, 8th ed. International Association for Plant Taxonomy, New York Botanical Garden, USA.
- HOORN, C., F. P. WESSELINGH, H. TER STEEGE, M. A. BERMUDEZ, A. MORA, J. SEVINK, I. SANMARTÍN, A. SANCHEZ-MESEGUER, L. ANDERSON, J. P. FIGUEIREDO, C. JARAMILLO, D. RIFF, F. R. NEGRI, H. HOOGHIEMSTRA, J. LUNDBERG, T. STADLER, T. SÄRKINEN, AND A. ANTONELLI. 2010. Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science* 330: 927-931
- HUBBELL, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. *Monographs in Population Biology* 32. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- 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, AND R. B. FOSTER. 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *PNAS* 104. 864-869.

- JONES, M. M., H. TUOMISTO, D. BORCARD, P. LEGENDRE, D. B. CLARK, AND P. C. OLIVAS. 2008a. Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental and spatial data quality. *Oecologia* 155:593–604.
- JONES, M. M., H. TUOMISTO, AND P. C. OLIVAS. 2008b. Differences in the degree of environmental control on large and small tropical plants: just a sampling effect?. *Journal of Ecology* 96: 367–377.
- KRAFT, N., W. CORNWELL, C. WEBB, AND D. ACKERLY. 2007. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist* 170(2): 271-283.
- KREFT, H., N. KÖSTER, W. KÜPER, J. NIEDER, AND W. BARTHLOTT. 2004. Diversity and biogeography of vascular epiphytes in Western Amazonia, Yasuní, Ecuador. *Journal of Biogeography* 31: 1463–1476.
- LAUBE, S., AND G. ZOTZ. 2006. Neither host-specific nor random: Vascular epiphytes on three tree species in a Panamanian lowland forest. *Annals of Botany* 97: 1103-1114.
- LEGENDRE, P., AND L. LEGENDRE. 1998. *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- LEGENDRE, P., D. BORCARD, AND P. R. PERES-NETO. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75: 435-450.
- LEGENDRE, P., D. BORCARD, AND P. R. PERES-NETO. 2008. Analyzing Or Explaining Beta Diversity? Comment. *Ecology* 89(11): 3238-3244.
- LEIMBECK, R. M., AND H. BALSLEV. 2001. Species richness and abundance of epiphytic Araceae on adjacent floodplain and upland forest in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 10: 1579–1593.
- LIM, C. H., AND M. L. JACKSON. 1982. Dissolution for total elemental analysis. *In* A. L. Page, R. H. Miller, AND D. R. Keeney (Eds.). *Methods for soil analysis. Part 2. Chemical and microbiological properties*. (Second edition). American Society of Agronomy AND Soil Science Society of America, Madison.
- LIPS, J. M., AND J. F. DUIVENVOORDEN. 1996. Regional patterns of well drained upland soil differentiation in the middle Caquetá basin of Colombian Amazonia. *Geoderma* 72: 219–257.

- MACÍA, M. J., K. RUOKOLAINEN, H. TUOMISTO, J. QUISBERT, AND V. CALA. 2007. Congruence between floristic patterns of trees and lianas in a southwest Amazonian rain forest. *Ecography* 30: 561-577.
- McGLINN, D. J., AND M. W. PALMER. 2011. Quantifying the influence of environmental texture on the rate of species turnover: evidence from two habitats. *Plant Ecology* 212: 495-506.
- NIEDER, J., S. ENGWALD, AND W. BARTHLOTT. 1999. Patterns of neotropical epiphyte diversity. *Selbyana* 201: 66-75.
- PERES-NETO, P., P. LEGENDRE, S. DRAY, AND D. BORCARD. 2006. Variation partitioning matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87:2614–2625.
- PÉREZ-SALICRUP, D. R., V. L. SORK, AND F. E. PUTZ. 2001. Lianas and trees in a liana forest of Amazonian Bolivia. *Biotropica* 33: 34–47.
- POULSEN, A. D., AND H. BALSLEV. 1991. Abundance and cover of ground herbs in an Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science* 2: 315–322.
- RUOKOLAINEN, K., A. LINNA, AND H. TUOMISTO. 1997. Use of Melastomataceae and pteridophytes for revealing phylogeographic patterns in Amazonian rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 13:243–256.
- RUOKOLAINEN, K., AND J. VORMISTO. 2000. The most widespread Amazonian palms tend to be tall and habitat generalists. *Basic and Applied Ecology* 1: 97-108.
- RUOKOLAINEN, K., H. TUOMISTO, M. J. MACÍA, M. A. HIGGINS, AND M. YLI-HALLA. 2007. Are floristic and edaphic patterns in Amazonian rain forests congruent for trees, pteridophytes and Melastomataceae?. *Journal of Tropical Ecology* 23:13–25.
- SALOVAARA, K. J., G. G. CÁRDENAS, AND H. TUOMISTO. 2004. Forest classification in an Amazonian rainforest landscape using pteridophytes as indicator species. *Ecography* 27: 689-700.
- SALOVAARA, K. J., S. THESSLER, R. N. MALIK, AND H. TUOMISTO. 2005. Classification of Amazonian primary rain forest vegetation using Landsat ETM+ satellite imagery. *Remote Sensing of Environment* 97: 39–51.
- SCHNITZER, S.A., AND W. P. CARSON. 2000. Have we forgotten the forest because of the trees?. *Tree* 15: 375-376.

- SCHNITZER, S. A., AND F. BONGERS. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *TRENDS in Ecology & Evolution* 17: 223-230.
- TER BRAAK, C. J. F. 1987. Ordination. *In* R.H. Jongman, C. J. F. ter Braak, AND O. F. R. van Tongeren (Eds.). *Data analysis in community and landscape ecology*, pp 91–173. Pudoc: Wageningen.
- TER BRAAK, C. J. F., AND P. SMILAUER. 1998. *CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4)*. Microcomputer Power.
- TER BRAAK, C. J. F., AND P. SMILAUER. 2002. *CANOCO Reference manual and Canodraw for Windows user's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)*. Microcomputer Power, Ithaca, NY, USA. 500 p.
- TILMAN, D. 1982. Resource competition and community structure. *Monographs in Population Biology*. Princeton, NJ: Princeton University Press. 296 p
- TUOMISTO, H., K. RUOKOLAINEN, AND M. YLI-HALLA. 2003a. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science* 299: 241-244.
- TUOMISTO, H., A. D. POULSEN, K. RUOKOLAINEN, R. C. MORAN, C. QUINTANA, J. CELI, AND G. CAÑAS. 2003b. Linking floristic patterns with soil heterogeneity and satellite imagery in Ecuadorian Amazonia. *Ecological Applications* 13(2): 352-371.
- TUOMISTO, H., AND K. RUOKOLAINEN. 2006. Analyzing or explaining beta diversity? Understanding the targets of different methods of analysis. *Ecology* 87(11): 2697–2708.
- URIBE, M. J., AND S. R. GRADSTEIN. 1998. *Catalogue of the Hepaticae and Anthocerotae of Colombia*. *Bryophytorum Bibliotheca* 53. Berlin- Stuttgart: J.Cramer.
- VORMISTO, J., J. C. SVENNING, P. HALL, AND H. BALSLEV. 2004. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. *Journal of Ecology* 92: 577-588
- WEBB, L. J., J. G. TRACEY, W. T. WILLIAMS, AND G. N. LANCE. 1967. Studies in the numerical analysis of complex rain-forest communities II. The problem of species-sampling. *Journal of Ecology* 55: 525-538.
- WEBB, C. O., D. D. ACKERLY, M. A. McPEEK, AND M. J. DONOGHUE. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:475-505.



- WESTOBY, M., AND I. J. WRIGHT. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 261-268.
- WRIGHT, S. J., K. KITAJIMA, N. J. KRAFT, P. B. REICH, I. J. WRIGHT, D.E. BUNKER, R. CONDIT, J. W. DALLING, S. J. DAVIES, S. DIAZ, B. M. ENGELBRECHT, K. E. HARMS, S. P. HUBBELL, C. O. MARKS, M. C. RUIZ-JAEN, C. M. SALVADOR, AND A. E. ZANNE. 2010. Functional traits and the growth-mortality tradeoff in tropical trees. *Ecology* 91:3664-3674.