

PATRÓN DE RIQUEZA DE MONILÓFITOS TERRESTRES A LO LARGO DE  
UN GRADIENTE ALTITUDINAL (GIRÓN – PÁRAMO DE BERLÍN) EN  
SANTANDER – COLOMBIA.

ROBERTO ANDRÉS ANGARITA ACOSTA

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ESCUELA DE BIOLOGÍA  
BUCARAMANGA

2011

PATRÓN DE RIQUEZA DE MONILÓFITOS TERRESTRES A LO LARGO DE  
UN GRADIENTE ALTITUDINAL (GIRÓN – PÁRAMO DE BERLÍN) EN  
SANTANDER – COLOMBIA.

ROBERTO ANDRÉS ANGARITA ACOSTA

Trabajo de Grado para optar al título de  
Biólogo

Director  
César Marín  
Profesor UIS

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ESCUELA DE BIOLOGÍA  
BUCARAMANGA

2011

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco enormemente a mis profesores Humberto García y Alicia Rojas, por enseñarme lo hermosa que es la Botánica.

Agradezco además a mi profesor y director César Marín por todo el apoyo brindado a lo largo de la realización del proyecto.

Agradezco a mis buenos amigos, en especial a Jorge Meza Ortiz y Julián Suarez por su valiosa colaboración en la fase de campo. También a Tatiana Navarro por su especial apoyo y compañía incondicional.

Finalmente, agradezco enormemente a mis padres y hermanas, por el apoyo brindado y sobre todo por la paciencia tenida a lo largo del proyecto.

## CONTENIDO

INTRODUCCION	12
1. METODOS	18
1.1. Área de estudio	18
1.2. Método de muestreo	20
1.3. Análisis estadístico	22
2. RESULTADOS	27
2.1. Riqueza de especies	27
2.2. Suelos	31
2.3. Contraste geométrico	34
3. DISCUSION	36
3.1. Riqueza de especies	36
3.2. Suelos	39
3.3. Contraste geométrico	43
4. CONCLUSIONES	45
5. REFERENCIAS	47
6. ANEXOS	58

## LISTA DE TABLAS

pág.

**Tabla 1.** Riqueza de especies de Monilófitos terrestres a lo largo del gradiente elevacional. Se registran además el número de géneros y familias encontradas en cada sitio de muestreo, así como el total de los mismos. La última columna muestra el valor de riqueza de especies esperado bajo el estimador no-paramétrico Chao 2, y el porcentaje de representación de la riqueza observada contra la riqueza esperada. .... 27

**Tabla 2.** Valores de riqueza y diversidad de especies por unidad de muestreo a lo largo del gradiente elevacional. Se registran los valores calculados de los índices de diversidad: Índice de Equidad de Shannon-Wiener, Índice de Diversidad de Simpson e Índice de Diversidad Alfa de Fisher. Se registran además los valores de riqueza de especies y abundancias para cada sitio de muestreo. .... 29

**Tabla 3.** Resultados del análisis físico-químico de los suelos, así como Inclinación y Porcentaje de Transmitancia en cada uno de los 10 sitios analizados a lo largo del gradiente elevacional. Se registran además la riqueza de especies y las abundancias para cada sitio de muestreo. Atura (m alt.), No. sp (Número de especies), No. ind (Número de individuos), % Are (% Arena), % Lim (% Limo), % Arc (% Arcilla), Incl (Inclinación), % Tr (% Transmitancia), Text. (Textura del suelo: FA = Franco-Arenoso, AF = Arenoso-Franco). Los valores de Ca, Mg, Na, K y Al están expresados en cmol(+)/kg, mientras el Fosforo (P) esta expresado en mg/kg. .... 32

**Tabla 4.** Cargas por componente en el PCA. El valor de la varianza indica el porcentaje de la varianza total en las propiedades del suelo, inclinación y porcentaje de transmitancia representada para los PC 1 y 2. .... 34

## LISTA DE FIGURAS

pág.

**Figura 1.** Precipitación y Temperatura promedio multianual a lo largo del gradiente altitudinal. Los registros están basados en valores multianuales promedio de los últimos 32 años. La Precipitación (mm) fue tomada en: **(a)** Estación La Floresta (950 m alt.), **(b)** Estación IDEAM-Bucaramanga (1025 m alt.), **(c)** Estación La Galvicia (1779 m alt.), **(d)** Estación Berlín (3214 m alt.), y **(e)** Estación El Picacho (3310 m alt.). La Temperatura (°C) fue tomada en tres estaciones diferentes **(f)**: **(■)** Estación Llano Grande (777 m alt.), **(▲)** Estación UIS (1018 m alt.) y **(●)** Estación Berlín (3214 m alt.). Datos proporcionados por el Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM). ... 19

**Figura 2.** Curva de rarefacción (basada en las muestras) de los Monilófitos terrestres registrados a lo largo del gradiente elevacional. Se evaluaron los estimadores no-paramétricos basados en incidencias ACE, Chao 2 y Cole frente a la riqueza de especies observada (Sobs). ..... 28

**Figura 3.** Dendrogramas de similitud. (a) Según el Índice de Similitud de Jaccard y (b) según el índice de Similitud de Sørensen. Los números del 1-10 al final de cada una de las ramas de los dendrogramas indican los sitios de muestreo a lo largo del gradiente altitudinal. .... 30

**Figura 4.** Biplot del PCA. Los números del 1 – 10 indican los sitios de muestreo a lo largo del gradiente. De V1 a V15 se evalúan las variables: V1=Número de especies, V2=Número de individuos, V3=pH, V4=Contenido de materia orgánica, V5=P, V6=Ca, V7=Mg, V8=Na, V9=K, V10=Al, V11=% Arena, V12=% Limo, V13=% Arcilla, V14=Inclinación y V15=% Transmitancia. .... 33

**Figura 5.** Curva de riqueza de especies (datos punteados), y las curvas de predicción de muestras del 95% sin reemplazamiento del programa Mid-Domain Null (50.000 simulaciones cada una) (McCain 2004). Las flechas representan zonas de transición entre diferentes tipos de hábitat. .... 35

## LISTA DE ANEXOS

pág.

**Anexo 1.** Precipitación (mm) registrada a lo largo del gradiente elevacional. Los valores están basados en registros multianuales promedio de los últimos 32 años, tomados en 5 diferentes estaciones ubicadas cada una en alturas y sitios estratégicos a lo largo del gradiente elevacional. Estación La Floresta (950 m alt.), Estación IDEAM-Bucaramanga (1025 m alt.), Estación La Galvicia (1779 m alt.), Estación Berlín (3214 m alt.), y Estación El Picacho (3310 m alt.).  
..... 58

**Anexo 2.** Temperatura (°C) registrada a lo largo del gradiente elevacional. Los valores están basados en registros multianuales promedio de los últimos 32 años, tomados en 3 diferentes estaciones ubicadas cada una en alturas y sitios estratégicos a lo largo del gradiente elevacional. Estación Llano Grande (777 m alt.), Estación UIS (1018 m alt.) y Estación Berlín (3214 m alt.).  
..... 59

**Anexo 3.** Índices de similitud (Jaccard y Sørensen) observados entre los 10 sitios de muestreo a lo largo del gradiente. El triángulo superior representa los valores según el índice de similaridad de Sørensen, y el triángulo inferior representa los valores según el índice de similaridad de Jaccard. En negrilla se señalan los valores máximos y mínimos entre cada uno de los sitios. .... 60

**Anexo 4.** Matriz de datos estandarizados para el PCA. # sp (Número de especies), #. ind (Número de individuos), %C (aproximación del contenido de materia orgánica) % Are (% Arena), % Lim (% Limo), % Arc (% Arcilla), Incl (Inclinación), % Tr (% Transmitancia). .... 60

**Anexo 5.** Rangos de elevación de las especies de Monilófitos terrestres registrados a lo largo del gradiente altitudinal Girón-Páramo de Berlín,

Santander-Colombia. Los cuadros sombreados (gris) indican las alturas en las cuales fueron encontradas todas las especies. .... 61

## RESUMEN

**TITULO:** PATRÓN DE RIQUEZA DE MONILÓFITOS TERRESTRES A LO LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL (GIRÓN – PÁRAMO DE BERLÍN) EN SANTANDER – COLOMBIA.\*

**AUTOR:** Roberto Andrés Angarita Acosta \*\*

**PALABRAS CLAVES:** helechos, riqueza de especies, gradiente edáfico, contraste geométrico.

### DESCRIPCIÓN:

Para comprender mejor los cambios en la diversidad y distribución de plantas a lo largo de gradientes altitudinales y los mecanismos potenciales que conducen estos cambios, se estudió la riqueza de Monilófitos terrestres en 10 elevaciones a lo largo del gradiente altitudinal Girón – Páramo de Berlín en Santander (Colombia), con elevaciones mínima y máxima de 832 y 3462 m alt., respectivamente. Se evaluaron características del suelo, inclinación, porcentaje de transmitancia y el efecto del modelo nulo de dominio medio. Se registraron en total 107 especies distribuidas en 42 géneros y 22 familias. El patrón de distribución describió un patrón unimodal de riqueza de especies a manera de joroba, con dos picos máximos a los 2541 y 2838 m alt. La similitud entre los sitios de muestreo se presentó a bajas y altas elevaciones, y sobre todo a elevaciones medias, donde la riqueza de especies fue mayor. En orden de importancia, la toxicidad (Aluminio), el pH, y los cationes Magnesio y Calcio, fueron los principales componentes del suelo que describieron la variación de los datos. La inclinación y la apertura de dosel no jugaron un papel importante en el patrón de riqueza encontrado. Las curvas de predicción en la evaluación de contrastes geométricos demostraron tener un ajuste razonable a las predicciones del modelo nulo, pero con variaciones a los 1296 y 1877 m alt.. El efecto de Dominio-Medio no se cumple debido a los límites de distribución establecidos por las diferentes transiciones boscosas a lo largo del gradiente.

---

\* Trabajo de investigación

\*\* Facultad de Ciencias, Escuela de Biología, Director: César Marín

## ABSTRACT

**TITLE:** PATTERN OF LANDS MONILOPHYTES RICHNESS ALONG ALTITUDINAL GRADIENT (GIRÓN – PÁRAMO DE BERLÍN) IN SANTANDER – COLOMBIA.

**AUTHOR:** Roberto Andrés Angarita Acosta \*\*

**KEY WORDS:** ferns, species richness, edaphic gradient, geometric contrast.

### DESCRIPTION:

In order to understand changes in the diversity and distribution of plants along altitudinal gradients and the potential mechanisms driving these changes, then studied Monilophytes richness along 10 points in a elevation gradient Girón – Páramo de Berlín in Santander (Colombia), with minimum and maximum elevations of 832 and 3462 m alt., respectively. We evaluated physical and chemical characteristics of soil, slope, transmittance percentage and the mid-domain effect null model. A total of 107 species were found distributed in 42 genera and 22 families. The distribution pattern described an unimodal pattern of species richness as a hump, with two peaks at the 2541 and 2838 m alt. Similarity was found between the sampling sites presented at low and high elevations, and especially to middle elevations where species richness was higher. In order of importance, toxicity (Aluminum), pH, and cations magnesium and calcium were the main soil components describing the variation in the data. The slope and canopy openness did not play an important role in the pattern of richness found. The prediction curves in the evaluation of geometric contrasts shown to have a reasonable fit an null model predictions, but with variations to the 1296 and 1877 m alt. The mid-domain effect was not met due to distribution limits set by different forest transitions along the gradient.

---

\* Research

\*\* Faculty of Sciences. School of Biology. Directress: César Marín

## INTRODUCCION

La distribución local de una especie está influenciada por factores ambientales, interacciones inter e intra específicas y por la dispersión de las especies. Comprender estas distribuciones y los factores que las controlan es uno de los objetivos básicos de la ecología y es el centro de la coexistencia de especies y de la teoría de la especiación. Los bosques tropicales ofrecen buenas oportunidades para estudiar los patrones naturales de distribución de las plantas en relación con gradientes ambientales (Tuomisto 2006).

La variación ambiental no es solamente un factor que afecta la distribución de plantas. Algunos estudios sugieren que la dispersión aleatoria de semillas y la mortalidad estocástica pueden ser más importantes para la distribución de plantas en bosques tropicales (Condit 1996; Hubbell 2001). Debido quizás a la idea de homogeneidad a gran escala, estudios sobre hábitats específicos en bosques tropicales han sido comúnmente concentrados en analizar si la distribución de especies de plantas está relacionada con la variación en las condiciones del sitio desde escalas locales hasta escalas regionales (Tuomisto 2006). La topografía y la dinámica de claros han recibido mucha atención (Tuomisto *et al.* 1995, 1998; Tuomisto & Poulsen 2000; Svenning 2001; Harms *et al.* 2001; Valencia *et al.* 2004; Vormisto *et al.* 2004), sin embargo, otros factores ambientales, en particular condiciones del suelo, han sido también estudiadas (Tuomisto & Ruokolainen 1994; Sabatier *et al.* 1997; Vormisto *et al.* 2000; Costa *et al.* 2005). Cada uno de estos estudios ha mostrado invariablemente que por lo menos algunas especies muestran patrones de distribución que no son aleatorios en relación con la disponibilidad local de luz, topografía o suelos, implicando que las diferencias de nichos entre especies puede promover la coexistencia de especies (Silvertown 2004).

La magnitud en la cual las plantas de los bosques tropicales se han especializado hacia diferentes nichos ecológicos se mantiene hoy en día en debate. Algunas investigaciones han propuesto que su coexistencia local es

debida quizás a especializaciones estrechas del nicho para los ambientes físicos, tales como suelos o ambientes bióticos (Svenning 1999; Clark *et al.* 1999). Otros han argumentado que las plantas tropicales pueden ser divisibles justo en unos pocos gremios, en el que las especies son generalistas o especialistas (e.g. Hubbell & Foster 1986; Harms *et al.* 2001; Hubbell 2001; Valencia *et al.* 2004).

Los patrones de riqueza de especies son simples sumatorias de distribuciones de especies, en consecuencia, los efectos de factores ambientales e interacciones de las especies sobre los patrones de riqueza han tomado gran importancia en los estudios actuales, aunque sus resultados aplicativos reales han sido discutidos ampliamente (Huston 1994). Bajo el concepto de ensamble de nicho, se espera que las comunidades de plantas se desarrollen hacia un equilibrio en el cual la abundancia y composición de especies sean estrechamente determinadas por características ambientales del sitio. Existe un acuerdo en que grandes diferencias ambientales entre sitios produce efectos notables sobre la estructura de la vegetación y la composición de especies de plantas (Hubbell 2001).

Existen diferentes puntos de vista sobre cuál o cuáles son los factores más importantes que afectan la distribución de especies de plantas, y si diferentes grupos de plantas reaccionan a dichos factores de manera similar (Ruokolainen *et al.* 2008). Históricamente, el clima fue considerado ser el más importante determinante de la composición de plantas de bosques tropicales. Sin embargo, factores edáficos tales como la topografía, textura del suelo y drenaje han sido también reconocidos como influyentes, pero con pocas excepciones, los suelos tropicales han sido considerados relativamente uniformes en pH y contenido de cationes (Tuomisto *et al.* 2002; Ruokolainen *et al.* 2008).

Pocos estudios incluyen la disponibilidad de luz como un predictor de variación en la comunidad tropical a estas escalas (Jones *et al.* 2006). La radiación solar a nivel del suelo es influenciada cuantitativa y cualitativamente por la estructura

del dosel del bosque (Chazdon *et al.* 1996), la cual conduce a cambios a nivel microclimático y cambios en la composición de especies. Sin embargo, la integración de estos procesos locales a grandes escalas espacio-temporales es raramente investigada. Especialmente para helechos (actualmente Monilófitos y Licófitos según Smith *et al.* 2006), la importancia de luz en la determinación de la distribución de especies a una gran escala en bosques tropicales no ha recibido mucha atención.

Se ha documentado que especies de plantas de bosques tropicales lluviosos, incluyendo Monilófitos y Licófitos (según la clasificación actual de Smith *et al.* 2006), están asociadas con condiciones edáficas, topográficas o sucesionales en muchos estudios (Debski *et al.* 2002; Tuomisto *et al.* 2002; Cannon & Leighton 2004; Hall *et al.* 2004; Paoli *et al.* 2006; Tuomisto 2006, 2007). Sin embargo, asociaciones significantes con microhábitats han sido identificadas en una proporción extremadamente variable de especies. De igual manera, donde las asociaciones de hábitats han sido identificadas para muchas especies, algunos autores (e.g. Harms *et al.* 2001; Valencia *et al.* 2004) concluyen en sus estudios que la especializaciones hábitat no eran los principales mecanismos determinantes de la coexistencia en sus sitios de estudio, por la observación de un solapamiento considerable en patrones de asociación con hábitats a través de diferentes especies.

El grado de asociación de hábitats detectado puede variar entre plantas y sitios en función de la longitud del gradiente ambiental muestreado (Duque *et al.* 2002; Tuomisto *et al.* 2002; Jones *et al.* 2006). Para ello, la calidad de los datos ambientales es también importante. Muchos estudios usaron solamente un conjunto limitado de variables cualitativas, tales como el tipo de suelo o posición topográfica, mientras acceder a un conjunto completo de variables cuantitativas, incluyendo propiedades químicas, podría haber permitido la identificación de microhábitats fraccionados más finos (Clark *et al.* 1999; Hall *et al.* 2004).

La productividad es la relación entre la producción y la biomasa, y es además una característica importante de las poblaciones que sirve también como índice para definir el funcionamiento de cualquier ecosistema (Begon *et al.* 2006). Los gradientes de productividad frecuentemente demuestran relaciones a manera de joroba en riqueza de especies, revelando picos de riqueza de especies a niveles intermedios de productividad a lo largo de un gradiente de baja a alta productividad (Rosenzweig, 1992, 1995; Waide *et al.*, 1999; Mittelbach *et al.* 2001). En varios casos, se correlaciona la productividad con factores ambientales tales como la temperatura, la precipitación, la humedad, etc., los cuales pueden ser usados para estimar picos de riqueza en áreas de productividad (McCain 2004). Desafortunadamente, el problema fundamental con datos climáticos sobre gradientes altitudinales es que a largo plazo, datos especialmente diversos no están disponibles, y a corto plazo los datos pueden ser poco fiables.

Los patrones altitudinales de riqueza de especies han recibido considerable atención, especialmente en las dos últimas décadas (e.g. Kessler 2001; Lomolino 2001; McCain 2005; Rahbek 1995, 2005). Se ha registrado que el patrón de riqueza de especies en gradientes altitudinales puede estar limitado por productividad (Mittelbach *et al.* 2001), filogenia y especiación (Cadle & Patton 1998; Patterson *et al.* 1996), clima (McCain 2007), eventos históricos (Brown 2001; Lomolino 2001), efecto especie-área (Sanders *et al.* 2003; McCain 2007b), efecto ecotono (Rahbek 1997; Hofer *et al.* 2000) o aislamiento (Lomolino 2001).

Estudios sobre gradientes altitudinales han encontrado dos patrones particulares de riqueza de especies: primero, un decrecimiento monótonico en la riqueza conforme aumenta la elevación (o riqueza relativamente constante en las elevaciones más bajas, con decrecimiento de la riqueza en las elevaciones más altas), y segundo, una distribución en "joroba", con una riqueza de especies máxima cerca de la mitad del gradiente (Kessler 2001; Watkins *et al.* 2006). Este patrón de distribución de joroba es el más común.

Rahbek (2005) lo encontró en el 80 % de los 204 estudios que examinó. Varios autores sugieren que el pico medio de riqueza de especies a lo largo del gradiente puede explicarse, en gran parte, a partir de contrastes geométricos o localización de los rangos dentro de un dominio limitado (Colwell & Lees 2000; Grytnes & Vetaas 2002; Grytnes 2003; Colwell *et al.* 2004).

Pocos estudios han relacionado patrones de distribución de helechos a lo largo de gradientes altitudinales, donde se destacan Watkins *et al.* (2006) y Kluge *et al.* (2008) con investigaciones en Costa Rica (Sur América), pero sólo un estudio de éste tipo ha sido llevado a cabo en los Andes Sudamericanos (Kessler 2001). Sin embargo, ninguno de ellos incluye características del suelo como factores predictores de los patrones de distribución y riqueza de especies. Es de destacar además que, sólo una investigación ha sido llevada a cabo en el gradiente altitudinal Girón – Páramo de Berlín (Santander – Colombia) (Amaya & Serrano 2008), pero ésta analizó la riqueza de especies y el recambio de hormigas (Formicidae).

Colwell & Lees (2000) han centrado la atención en simulaciones recientes y modelos analíticos que predicen los gradientes de riqueza de especies y los rangos de distribución de las mismas. La idea básica de estos modelos es simple: si los rangos de las especies son ubicados aleatoriamente dentro del rango (latitudinal, longitudinal, altitudinal) de un área determinada (en la que estas especies son endémicas, una mayor variedad de especies se incluyen entonces en el centro que en los bordes de dicho rango. En consecuencia, el número de especies es más alto en el centro del rango que cerca de sus bordes. Colwell y Lees (2000) llaman a esto “el efecto de dominio medio”, el cual predice que el contraste geométrico impuesto por límites reales, resulta en el mayor solapamiento de rangos de especies en el medio de dominio muestral, en cabeza de un pico de dominio-medio emergente en la riqueza, lo que pone de manifiesto de que un pico a mitad del dominio es inevitable prácticamente para cualquier conjunto de rangos, en especial cuando estos rangos son

colocados al azar dentro de un dominio geográfico limitado (Colwell & Hurtt 1994; Colwell & Lees 2000).

Este estudio pretende modelar patrones florísticos de Monilófitos terrestres con relación a patrones edáficos, climáticos y de contrastes geométricos, con el fin de determinar cual o cuales de estos factores influyen en la diversidad y distribución de las comunidades de helechos a lo largo del gradiente altitudinal tropical.

## 1. METODOS

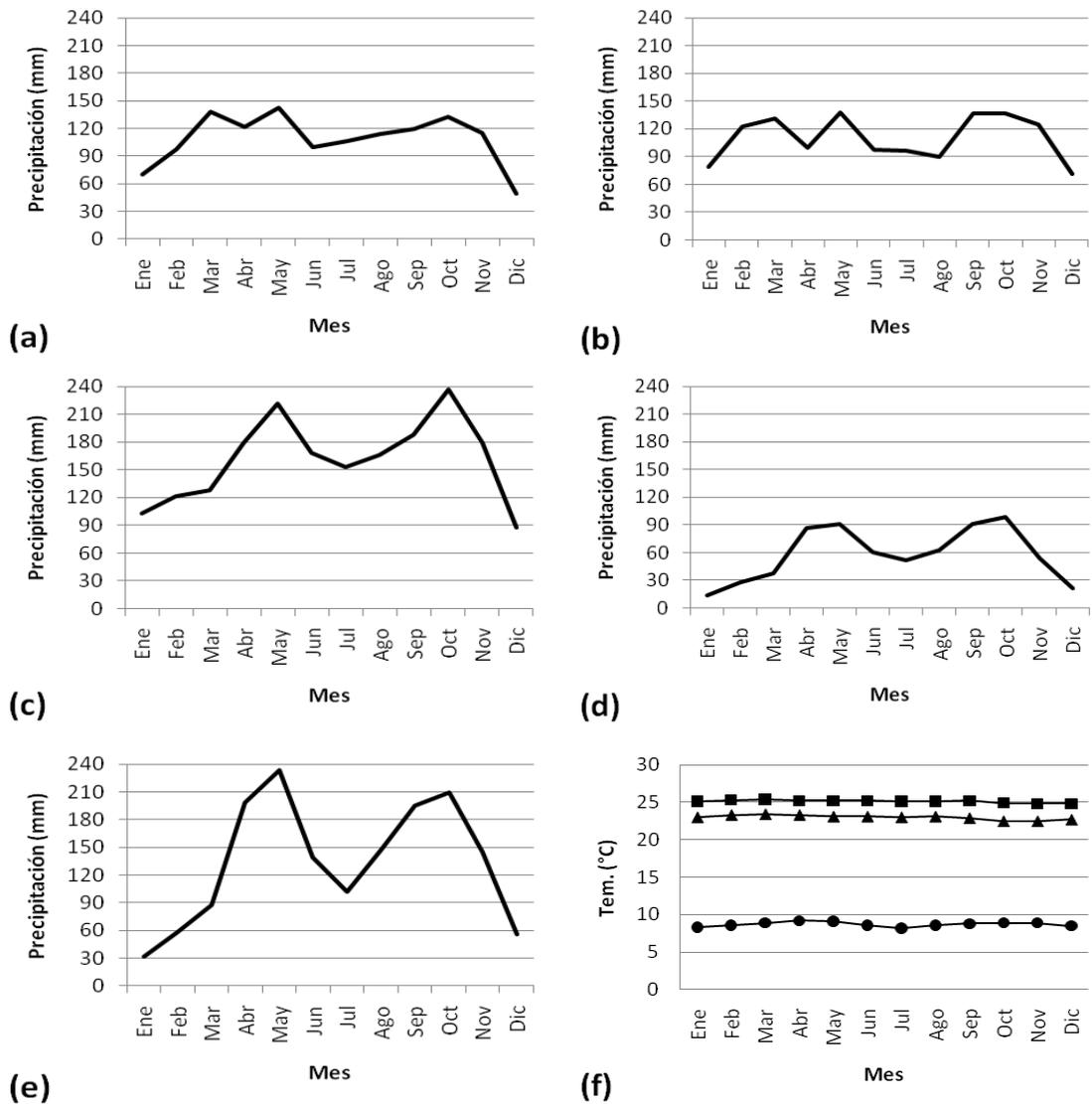
### 1.1. Área de estudio

La investigación fue llevada a cabo a lo largo de un gradiente altitudinal trazado desde la localidad de Girón hasta el Páramo de Berlín, ubicado en el flanco occidental de la Cordillera Oriental de los Andes Colombianos, en el departamento de Santander. El gradiente comprendió una elevación mínima de 832 m alt. y una elevación máxima de 3462 m. alt. En cuanto al clima de la región, se obtuvieron datos multianuales promedio de precipitación (mm) durante los últimos 32 años en 5 estaciones ubicadas a lo largo de todo el gradiente (Figura 1, Anexo 1) en el Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM), donde se describe un patrón bimodal (bianaual) de precipitación con dos periodos de lluvias (de Marzo a Mayo y de Septiembre a Noviembre) y dos periodos secos (de Diciembre a Febrero y de Junio a Agosto) , cada uno de tres meses. Se obtuvieron además datos multianuales de temperatura (°C) en tres estaciones ubicadas a lo largo del gradiente en cuestión, donde se registró una disminución lineal de la temperatura con la elevación en aproximadamente 6°C por cada 1000 m (Lieberman *et al.* 1996). La temperatura multianual promedio registrada fue de 25,1 °C (Estación Llanno Grande – 777 m alt.), 23 °C (Estación UIS – 1018 m alt.) y 8,7 °C (Estación Berlín 3214 m alt.) (Figura 1, Anexo 2).

A lo largo del gradiente elevacional se ubicaron 10 localidades de muestreo, separadas cada una por una distancia promedio de 280 m para evitar autocorrelación entre la presencia de especies y la distribución geográfica de las mismas. Los 10 sitios de muestreo fueron localizados en las siguientes alturas: 832, 1005, 1296, 1642, 1877, 2283, 2541, 2838, 3086 y 3462 m alt.

Para ubicar cada una de las localidades de muestreo, se tuvo en cuenta el estado de conservación de las mismas procurando que fueran espacios con poca intervención. Además, se excluyeron sitios tales como zonas de

riachuelos, zonas pedregosas, lagunas, acantilados, valles profundos y barrancos, debido a que estos sitios pueden tener diferentes condiciones abióticas (cantidad y variabilidad de humedad, luz y temperatura) lo cual podría resultar en vegetaciones extrazonales, produciendo un sesgo en el rango de elevación de las especies (Kluge *et al.* 2006).



**Figura 1.** Precipitación y Temperatura promedio multianual a lo largo del gradiente altitudinal. Los registros están basados en valores multianuales promedio de los últimos 32 años. La Precipitación (mm) fue tomada en: **(a)** Estación La Floresta (950 m alt.), **(b)** Estación IDEAM-Bucaramanga (1025 m alt.), **(c)** Estación La Galvicia (1779 m alt.), **(d)** Estación Berlín (3214 m alt.), y **(e)** Estación El Picacho (3310 m alt.). La Temperatura (°C) fue tomada en tres estaciones diferentes **(f)**: **(■)** Estación Llano Grande (777 m alt.), **(▲)** Estación UIS (1018 m

alt.) y (●) Estación Berlín (3214 m alt.). Datos proporcionados por el Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM).

## 1.2. Método de muestreo

Se instalaron 10 parcelas de 100 x 10 m (1000 m<sup>2</sup>) cada una, las cuales fueron ubicadas cada una en cada localidad de muestreo establecida, obteniéndose un total de 10000 m<sup>2</sup> de área muestreada. Kessler & Bach (1999) reportaron que 400 m<sup>2</sup> es el área mínima requerida para comparaciones adecuadas sobre riqueza de especies de floras pteridológicas en bosques neotropicales. Cada una de las parcelas fue dividida en cuadrantes (subparcelas) de 10 x 10 m, para un total de 10 subparcelas por parcela establecida. Se registraron entonces cada una de las especies de Monilófitos terrestres dentro de cada subparcela, tomando datos de abundancia (número de individuos por especie). En el caso de amplia propagación vegetativa, cada rizoma se contó como un solo individuo. En cada una de las parcelas, se colectaron todas las morfoespecies según el protocolo estándar para conservación y herborizado de material vegetal del Herbario UIS, donde las muestras fueron prensadas en papel periódico y conservadas con alcohol al 70%.

Para obtener datos sobre el Porcentaje de Transmitancia (porcentaje de luz que pasa a través del dosel del bosque), se tomaron fotos hemiesféricas del dosel del bosque, una por cada subparcela, a 1 m de altura al nivel del piso forestal y tomando como punto de referencia el centro de cada subparcela. Para obtener una mayor área del dosel del bosque, se empleó un lente de pescado marca Sigma 8 mm montado en un cuerpo de cámara digital de 35 mm marca Nikon con un trípode nivelado para asegurar la posición horizontal del lente y la altura. Cada foto fue tomada de modo que la misma quedó orientada con referencia al norte magnético. Además, se evitó la influencia directa del sol en la toma de cada una de las fotografías, casi siempre bajo un cielo cubierto de nubes, en un horario de 5 a 6 pm (Roxburgh & Kelly 1995). Para el análisis de las fotos se empleó el software Gap Light Analyzer (Frazer *et al.* 2001). Luego de procesadas las imágenes obtenidas, se obtuvo un valor

promedio (realizando un promedio entre los valores obtenidos para cada parcela según los valores de cada una de las subparcelas) de Porcentaje de Transmitancia para cada parcela.

Se tomaron en total 10 muestras de suelo, una en cada parcela, obtenidas cada una a partir de cinco submuestras tomadas en cada subparcela, las cuales fueron tomadas en cada una de las cuatro esquinas del cuadrante y en el centro de cada subunidad muestral, almacenándolas en bolsas plásticas, limpiándolas de residuos orgánicos tales como restos de hojas y raíces. Las muestras fueron secadas en un horno a 70°C, y analizadas en el Laboratorio Químico de Suelos de la Universidad Industrial de Santander. Análisis físicos y químicos fueron llevados a cabo utilizando procedimientos estándar (van Reeuwijk 1993) donde se incluyeron: iones intercambiables (Calcio (Ca), Magnesio (Mg), Sodio (Na) y Potasio (K) en 1 M de acetato de amonio a pH 7), Aluminio (Al) (en 1 M KCl), pH del suelo (en 1 M KCl), LOI (una aproximación del contenido de materia orgánica), Fósforo (P) (método barométrico), y tamaño de las partículas (porcentaje de arcilla, limo y arena). Muchos de estos factores son reconocidos por afectar el crecimiento de las plantas debido a su rol como nutrientes mayores de las plantas (Ca, K, Mg, y P), potencial de toxicidad (Al), otros efectos fisiológicos (pH), o como determinantes del drenaje del suelo, capacidad de retención de agua, y flujo de nutrientes (LOI-Componente de materia orgánica, textura) (Tuomisto 2006).

Se midió la inclinación con ayuda de un clinómetro en cada una de las subparcelas, donde los valores fueron promediados para obtener el valor de inclinación promedio de cada unidad de muestreo. La altura de cada parcela fue obtenida mediante el empleo de un Geoposicionador GARMIN®GPSmap60CSx.

Terminada la fase de campo, las muestras fueron llevadas directamente al Herbario UIS, donde se procedió inmediatamente a secarlas utilizando un horno con características específicas para material vegetal a una temperatura

aproximada de 70°C durante 24 horas aproximadamente. Cada uno de los individuos colectados fue determinado hasta la mínima categoría taxonómica posible mediante el uso de claves especializadas para la determinación taxonómica y por medio de comparación directa con el material de colección de los Herbarios de la Universidad Industrial de Santander (UIS) y el Herbario Nacional Colombiano (COL) del Instituto de Ciencias Naturales (ICN) de la Universidad Nacional de Colombia. Todas las muestras fueron depositadas en el Herbario UIS.

### **1.3. Análisis Estadístico**

Se realizó una curva de rarefacción basada en las muestras (curva de acumulación de especies) con un intervalo de confianza (CI) del 95% mediante el empleo del software EstimateS 8.2 (Colwell 2009) y la cual fue utilizada para comparar el número de especies en función de las unidades de muestreo, con el fin de analizar la riqueza de especies a nivel local y regional. Esta curva fue utilizada además para determinar si la muestra fue representativa. Se evaluaron los datos provenientes de los muestreos estandarizados, donde se aleatorizó toda la información y se realizaron cálculos del número de especies observado y esperado utilizando estimadores y considerando las desviaciones estándar provenientes del proceso de aleatorización. Se emplearon entonces los datos reales (Sobs) más los estimadores Chao 1, ACE y Cole, los cuales se utilizan para evaluar datos cuantitativos, es decir, datos de abundancias (Colwell 2009). Estos estimadores se basan principalmente en el número de especies de un muestreo que sólo están representadas por uno (Singletons) o dos individuos (Doubletons). La representatividad del muestreo se evaluó teniendo en cuenta el criterio en el cual existe representatividad si las curvas de los estimadores nos indican más del 85% de las especies esperadas (Álvarez *et al.* 2004).

Se implementó el estimador no-paramétrico *Chao 2*, el cual no asume ningún tipo de distribución del conjunto de datos y no los ajusta a un modelo determinado (Smith & van Belle 1984; Colwell & Coddington 1994; Palmer 1990). Este estimador no-paramétrico se utilizó entonces para estimar la riqueza real de especies (riqueza esperada) y se comparó directamente con la riqueza total encontrada mediante la fórmula  $Chao\ 2 = S + L^2/2M$ , donde L= número de especies que aparecen solamente en una muestra (especies “únicas”), y M= número de especies que aparecen en exactamente dos muestras.

Para medir la Diversidad Alfa, se calcularon los siguientes Índices de Diversidad mediante el software PAST 7.0 (Hammer *et al.* 2001):

*Índice de Simpson* (Simpson 1949), el cual manifiesta la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una muestra sean de la misma especie. Está fuertemente influenciado por la importancia de las especies más dominantes (Magurran 1988; Peet 1974). Se calculó empleando la fórmula  $\lambda = \sum p_i^2$ , donde  $p_i$ = abundancia proporcional de la especie  $i$ , es decir, el número de individuos de las especies  $i$  dividido entre el número total de individuos de la muestra.

*Índice de diversidad de Shannon-Wiener* (Shannon & Wiener 1949), el cual expresa la uniformidad de los valores de importancia a través de todas las especies de la muestra. Además, mide el grado promedio de incertidumbre en predecir a que especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una colección (Magurran 1988; Peet 1974; Baev & Penev 1995). Asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra. Se calculó empleando la fórmula  $H' = - \sum p_i \ln p_i$ , donde  $p_i$ = abundancia proporcional de la especie  $i$ , es decir, el número de individuos de las especies  $i$  dividido entre el número total de individuos de la muestra.

*Índice de Diversidad Alfa de Fisher* (Fisher *et al.* 1943), el cual permite realizar comparaciones relativamente fieles a nivel de diversidad de especies entre sitios que, dada una misma área, varían en términos de abundancia. Además, este índice establece de manera explícita que la diversidad (riqueza de especies), depende del número de individuos muestreados. Así, desde el punto de vista matemático, este índice controla y elimina por el tamaño de la muestra el efecto positivo que tiene la abundancia sobre la diversidad, lo que permite determinar si una parcela de muestreo de biodiversidad es realmente más “diversa” que otra (Magurran 1988; Peet 1974). Se calculó empleando la fórmula  $S = a \ln(1 + N/a)$ , donde S= número de especies, N= número de individuos y a= el índice mismo de la diversidad.

Para medir la similitud florística cualitativa se empleó el software PAST 7.0 (Hammer *et al.* 2001), mediante el cual se calculó entonces el coeficiente de Similitud de Jaccard (**IJ**) (Jaccard, 1908) según la fórmula  $IJ = c / a + b - c$ ; éste se utilizó para relacionar el número de especies comunes y el total de especies encontradas en las unidades muestrales, donde a= número de especies presentes en el sitio A, b= número de especies en el sitio B, y c= número de especies presentes en ambos sitios A y B. Además, y con miras a cumplir el mismo objetivo, se calculó el coeficiente de similitud de Sørensen (**IS**) según la fórmula  $IS = 2c / a + b$ . Con éste coeficiente se evaluó la relación entre el número de especies en común con la media aritmética de las especies en los diferentes sitios (Magurran 1988). Estos índices expresan la semejanza entre dos muestras sólo considerando la composición de especies, por lo tanto, se utilizaron datos de presencia-ausencia para el análisis. Se obtuvieron además dendrogramas de similitud para cada uno de los índices de similitud evaluados.

Para determinar cuál o cuáles de las propiedades físico-químicas del suelo tuvieron mayor incidencia en la distribución, diversidad y riqueza de Monilófitos a lo largo del gradiente altitudinal, se llevó a cabo un Análisis de Componentes Principales–(PCA) (Jolliffe 1986). En este tipo de análisis, se proyectan y

representan las unidades de estudio como puntos en un espacio bi o tridimensional. La mayor similitud entre las unidades se expresa por una mayor proximidad entre las mismas. Para llevar a cabo el análisis, se construyó una matriz a partir de los datos obtenidos del análisis de las propiedades físico-químicas de los suelos, la inclinación y el porcentaje de transmitancia (apertura de dosel) en cada uno de los sitios de muestreo. Cada uno de los datos de la matriz fue estandarizado aplicando el logaritmo natural (Ln) de cada valor, excepto para los valores de pH, esto con el fin de eliminar las varianzas extremas que podrían conducir a problemas de singularidad (Jolliffe 1986). El Análisis de Componentes Principales – (PCA) fue llevado a cabo mediante el empleo del software PAST 7.0 (Hammer *et al.* 2001).

Los datos de riqueza de especies fueron comparados con predicciones del modelo nulo con una simulación de Monte Carlo mediante una aplicación en Visual Basic para Excel, denominada Mid-Domain Null (McCain 2004). Se eligió este programa porque simula curvas de riqueza de especies basadas en tamaños de rangos empíricos o rangos de los puntos medios dentro de un dominio limitado basado en los modelos analítico-estocásticos de Colwell (1999) y Colwell & Hurtt (1994). No se utilizó el software RangeModel (Colwell 2006) porque sólo realiza simulaciones con reemplazamiento, mientras que el software Mid-Domain Null ofrece la posibilidad de realizar un número considerable de simulaciones sin reemplazamiento, basándose únicamente en los tamaños de rangos empíricos de las muestras o en los rangos de los puntos medios dentro de un dominio limitado (McCain 2004).

Los modelos predichos por los modelos nulos de dominio medio describen los patrones geométricos que resultan de aleatorizar los tamaños de los rangos y ubicarlos entre los puntos extremos de dos límites duros que están compartidos por todas las especies en el análisis. Además, los rangos de distribución de todas las especies pueden estar completamente dentro del dominio limitado, y los rangos más amplios pueden ser centrados cerca al punto medio del dominio. Cada uno de los contrastes de la riqueza de especies incrementa

hacia el centro del dominio (Colwell & Hurtt 1994; Willig & Lyons 1998; Lees *et al.* 1999; Colwell & Lees 2000; McCain 2003).

Para evaluar el contraste geométrico, se eliminaron los singletons (especies que aparecieron sólo en un sitio de muestreo, con rango de elevación = 0) porque pueden sesgar el patrón de acumulación de los límites de elevación (Shinpley & Keddy 1987), trabajando únicamente con los doubletons (especies que aparecieron en dos sitios de muestreo), pues, se definieron los tamaños de los rangos de distribución de cada especie como la diferencia entre el límite superior y el límite inferior donde cada especie fue registrada. Además, se utilizó el tamaño del rango para cada especie en cuestión, definido como la suma de ambos límites (superior e inferior) dividido por dos (McCain, 2004). Se corrió el análisis con intervalos de predicción de las curvas del 95% basado en 50,000 simulaciones de muestreo sin reemplazamiento de los tamaños de los rangos empíricos. La regresión de los datos empíricos sobre los valores predichos, basados sobre el promedio de 50,000 simulaciones fueron  $media=mediana=moda$ , dando como resultado estimaciones de  $r^2$  para el ajuste del modelo (McCain, 2004). Desviaciones significantes de las áreas identificadas por los modelos nulos de interés biológico y el resto de áreas fueron discutidas a la luz de otras causas potenciales. El patrón general esperado de acuerdo a otras teorías de diversidad elevacional fue también considerado, incluyendo correlaciones climáticas y solapamiento de comunidades.

## 2. RESULTADOS

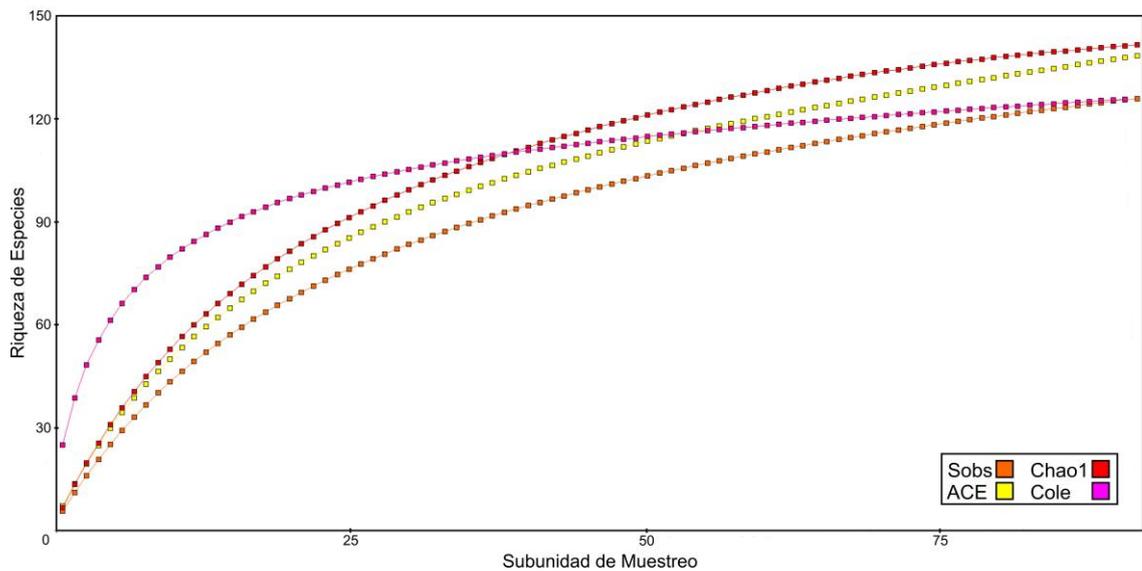
### 2.1. Riqueza de especies

Se registraron en total 107 especies de Monilófitos terrestres a lo largo del gradiente elevacional, distribuidos en 42 géneros y 22 familias (Tabla 1). Los cinco géneros más diversos fueron *Diplazium* (Woodsiaceae, 13 especies), *Thelypteris* (Thelypteridaceae, 11 especies), *Asplenium* (Aspleniaceae, 8 especies), *Cyathea* (Cyatheaceae, 7 especies) y *Blechnum* (Blechnaceae, 6 especies). La mayoría de las especies fueron registradas hacia los sitios intermedios del gradiente, mientras en los sitios de los extremos se registraron pocas especies (Tabla 1), siendo los sitios 7 y 8 (2541 y 2838 m alt., respectivamente) los más ricos con 26 especies registradas en cada uno. Se encontró además que del total de especies registradas a lo largo del gradiente elevacional, el 26% (28 especies) fueron en registradas en dos o más sitios, mientras que el 74% restante (79 especies) registraron en un solo sitio de muestreo (Anexo 5).

**Tabla 1.** Riqueza de especies de Monilófitos terrestres a lo largo del gradiente elevacional. Se registran además el número de géneros y familias encontradas en cada sitio de muestreo, así como el total de los mismos. La última columna muestra el valor de riqueza de especies esperado bajo el estimador no-paramétrico Chao 2, y el porcentaje de representación de la riqueza observada contra la riqueza esperada.

Sitio	Elevación (m alt.)	Especies	Géneros	Familias	Chao 2
1	832	5	5	4	7,2 (68,9%)
2	1005	6	6	5	6,5 (92,3%)
3	1296	10	9	8	14,5 (68,9%)
4	1642	15	7	7	23,1 (64,9%)
5	1877	18	11	10	20,08 (89,6%)
6	2283	19	13	11	25,1 (75,6%)
7	2541	26	15	10	32,7 (79,5%)
8	2838	26	17	13	46,1 (56,3%)
9	3086	14	12	8	15,2 (86,1%)
10	3462	10	6	5	14,5 (68,9%)
<b>TOTAL</b>		<b>107</b>	<b>42</b>	<b>22</b>	

La curva de rarefacción demostró que el muestreo fue representativo según los valores y las curvas de los estimadores utilizados, resultando en una representatividad de aproximadamente 95% (Figura 2), lo que indica que se registró una proporción substancial de la diversidad de especies total en cada sitio. Los estimadores no paramétricos ACE, Chao 2 y Cole, basados en incidencia, fueron similares entre sí, pero mayores que el número de especies observada en todos los sitios.



**Figura 2.** Curva de rarefacción (basada en las muestras) de los Monilófitos terrestres registrados a lo largo del gradiente elevacional. Se evaluaron los estimadores no-paramétricos basados en incidencias ACE, Chao 2 y Cole frente a la riqueza de especies observada (Sobs).

La riqueza de especies de Monilófitos terrestres describió un patrón unimodal similar al comúnmente denominado en “joroba” (Colwell & Lees 2000), registrando un máximo de riqueza hacia el centro, decreciendo progresivamente hacia los extremos del gradiente de elevación (Tabla 1). Sin embargo, la riqueza observada mostró dos picos máximos de riqueza, a 2541 y 2838 m alt., pero con tendencia de la mayor riqueza de especies hacia los sitios medio-superiores del gradiente altitudinal. El estimador de riqueza de

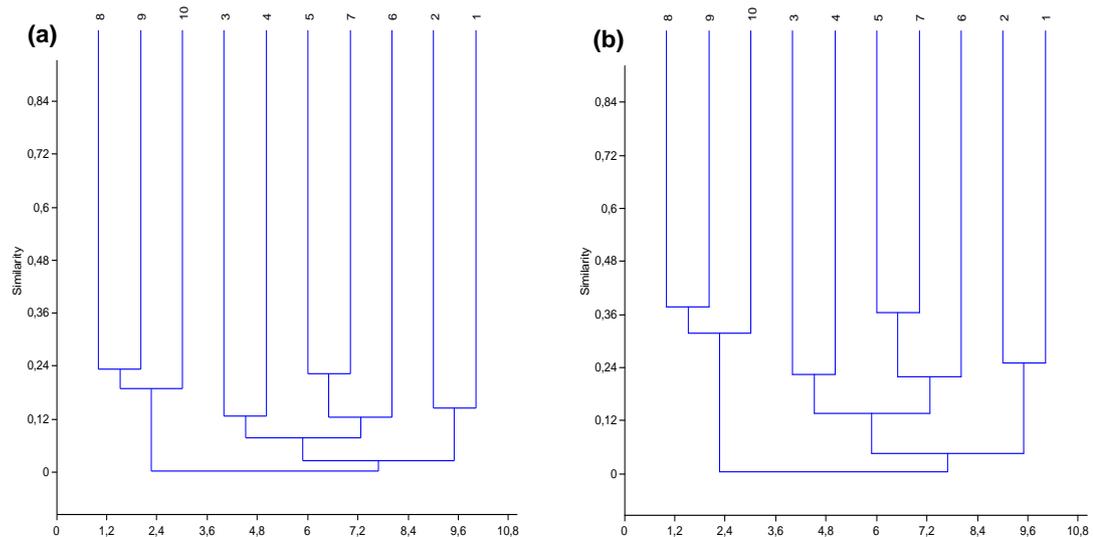
especies Chao 2 demostró el mismo patrón unimodal de riqueza de especies, aunque como era de esperar, los valores estimados fueron superiores a los valores de riqueza observados, con diferencias significativas hacia los sitios con mayor riqueza de especies registradas a lo largo del gradiente (Tabla 1).

Considerando los índices de diversidad evaluados, los sitios que representaron mayor diversidad de especies fueron los sitios 5-8 (elevaciones medio-superiores) según los índices de Shannon-Wiener y de Simpson, registrando valores sin diferencias significativas entre ellos. Los sitios 7 y 8 fueron los más diversos según el índice Alfa de Fisher (Tabla 2). Así, los mayores índices de Shannon lo presentaron, por orden de mayor a menor los sitios 8, 5, 7 y 6. Los mayores índices de Simpson lo presentaron, por orden de mayor a menor, los sitios 8, 5, 6 y 7. Según el índice de diversidad alfa de Fisher, los sitios 8 y 7 registraron los valores de diversidad más altos. Para los tres índices de diversidad evaluados, el sitio 2 registró los valores más bajos de diversidad, siendo éste el sitio con mayor número de individuos registrados. Individualmente, los sitios con mayor riqueza fueron los sitios intermedios del gradiente, aunque no fueron los más abundantes, pues, como se puede observar en la Tabla 2, los sitios con mayor número de individuos (abundancia) fueron los sitios 2, 3 y 4, siendo el sitio 2 el más sobresaliente con un total de 1190 individuos registrados. Estas diferencias se deben a que los índices de diversidad evaluados no tienen en cuenta las abundancias.

**Tabla 2.** Valores de riqueza y diversidad de especies por unidad de muestreo a lo largo del gradiente elevacional. Se registran los valores calculados de los índices de diversidad: Índice de Equidad de Shannon-Wiener, Índice de Diversidad de Simpson e Índice de Diversidad Alfa de Fisher. Se registran además los valores de riqueza de especies y abundancias para cada sitio de muestreo.

	Sitio									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<b>Número de Especies</b>	5	6	10	15	18	19	26	26	14	10
<b>Individuos</b>	17	1190	519	753	232	362	450	325	465	121
<b>Shannon</b>	1,26	0,50	1,60	1,41	2,48	2,24	2,37	2,79	1,92	1,72
<b>Simpson</b>	0,64	0,23	0,74	0,64	0,90	0,86	0,84	0,92	0,79	0,75
<b>Alfa de Fisher</b>	2,39	0,82	1,76	2,65	3,90	3,98	6,61	6,65	2,72	2,59

La similitud florística entre los 10 sitios de muestreo fue relativamente baja. Los resultados obtenidos a partir de los índices de similitud de Jaccard y Sørensen presentaron pocas diferencias entre ellos, aunque cabe destacar que se registró mayor similitud florística entre los sitios según el índice de Sørensen (Figura 3, Anexo 3). Para ambos índices, las relaciones de similitud florística se evidenciaron entre los sitios extremos y entre los sitios intermedios del gradiente elevacional, conformando tres importantes grupos de relación de similitud: dos grupos menores hacia los extremos del gradiente, entre los sitios 1 y 2, y entre los sitios 8, 9 y 10; y un grupo mayor de similitud florística entre los sitios restantes (intermedios) 3, 4, 5, 6 y 7. Tanto para el índice de Sørensen como para el índice de Jaccard, el valor de similitud más alto fue entre los sitios 8 y 9, seguido por la similitud entre los sitios 5 y 7.



**Figura 3.** Dendrogramas de similitud. (a) Según el Índice de Similitud de Jaccard y (b) según el índice de Similitud de Sørensen. Los números del 1-10 al final de cada una de las ramas de los dendrogramas indican los sitios de muestreo a lo largo del gradiente altitudinal.

## 2.2. Suelos

El análisis de suelos reveló diferencias marcadas en las características físico-químicas del suelo entre los sitios (Tabla 3). Todos los sitios consistieron de suelos ácidos, con un rango comprendido entre 4 y 5,9: sólo el sitio 10 presentó un pH inferior a 4 y, sólo los sitios 2 y 3 presentaron valores de pH superiores a 5, siendo el sitio 2 el de mayor registro de abundancia; los otros sitios presentaron suelos con valores de pH poco variables, entre 4 y 4,7.

El porcentaje de materia orgánica varió entre los sitios, aunque a mayores elevaciones se registraron valores más sobresalientes, destacándose los sitios 8 y 10 con los mayores valores de contenido de materia orgánica. El sitio 1 registro el menor valor de contenido de materia orgánica a lo largo del gradiente. En cuanto al contenido de Fósforo (P), se destacan los sitios 1 y 10, con los valores más altos. El resto de los sitios presentaron contenidos de P muy similares, aunque el sitio 4 presento un valor relativamente bajo.

La concentración de iones intercambiables (Ca, Mg, Na y K) fue muy similar en todos los sitios, con mayor similaridad entre los iones Ca y Mg, y entre los iones Na y K. El contenido de Aluminio (Al) en el suelo presentó un rango entre 0 y 6,4 cmol(+)/kg, registrando los valores más altos en elevación medio-superiores, destacándose los sitios 9 y 10 con los valores más altos. En los sitios 2 y 3, el contenido de Al fue inferior al mínimo detectable por el método.

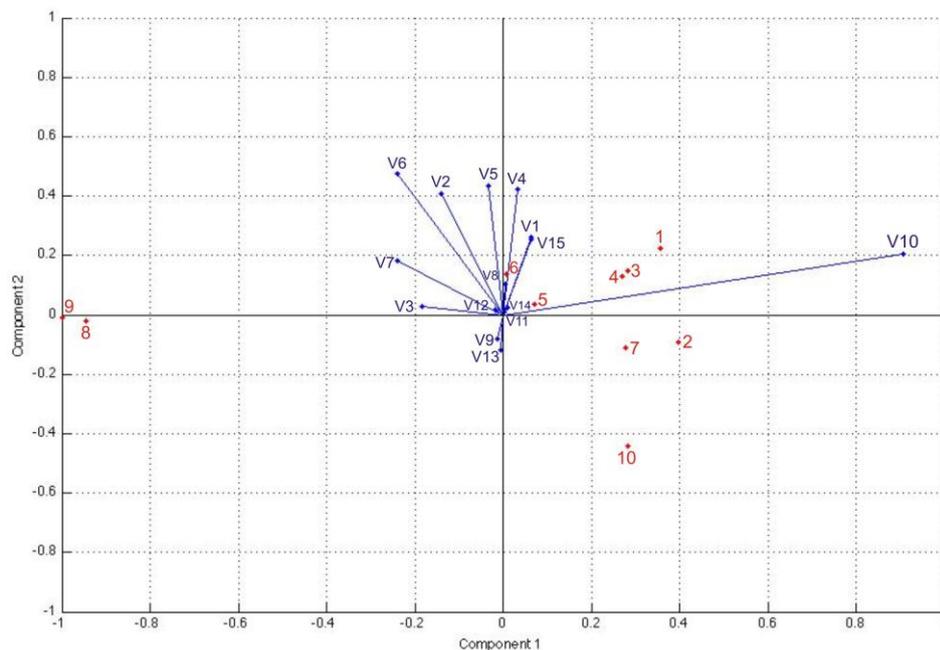
En cuanto a las propiedades físicas del suelo, es decir, porcentajes de Arena, Limo y Arcilla, todos los sitios presentaron características muy similares, conformados en su mayoría por una textura Franco-Arenosa, donde sólo los sitios 5, 7 y 8 presentaron una textura Arenoso-Franco.

**Tabla 3.** Resultados del análisis físico-químico de los suelos, así como Inclinación y Porcentaje de Transmitancia en cada uno de los 10 sitios analizados a lo largo del gradiente elevacional. Se registran además la riqueza de especies y las abundancias para cada sitio de muestreo. Altura (m alt.), No. sp (Número de especies), No. ind (Número de individuos), %C (aproximación del contenido de materia orgánica), % Are (% Arena), % Lim (% Limo), % Arc (% Arcilla), Incl (Inclinación), % Tr (% Transmitancia), Text. (Textura del suelo: FA = Franco-Arenoso, AF = Arenoso-Franco). Los valores de Ca, Mg, Na, K y Al están expresados en cmol(+)/kg, mientras el Fosforo (P) esta expresado en mg/kg.

	Sitio									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<b>Altura</b>	832	1005	1296	1642	1877	2283	2541	2838	3086	3462
<b>No. sp</b>	5	6	10	15	18	19	26	26	14	10
<b>No. ind</b>	17	1190	519	753	271	359	418	320	465	121
<b>pH</b>	4,0	5,9	5,5	4,0	4,7	4,3	4,3	4,1	4,0	3,8
<b>%C</b>	0,86	2,91	2,36	1,82	4,16	1,89	7,11	6,24	4,58	6,03
<b>P</b>	9,39	21,10	53,20	12,60	34,30	31,50	31,80	47,30	13,00	84,90
<b>Ca</b>	0,63	13,10	10,90	0,95	6,30	3,15	2,10	2,50	0,38	4,78
<b>Mg</b>	0,46	7,32	3,79	0,54	2,16	1,54	0,50	0,75	0,42	0,96
<b>Na</b>	0,20	0,15	0,22	0,04	0,20	0,24	0,28	0,15	0,30	0,30
<b>K</b>	0,29	0,35	0,26	0,27	0,38	0,40	0,31	0,36	0,45	0,10
<b>Al</b>	1,60	0,00	0,00	3,00	0,80	1,00	3,00	3,60	5,00	6,40
<b>% Are</b>	74	66	72	60	80	66	74	80	74	68
<b>% Lim</b>	16	24	18	20	14	20	20	14	16	22
<b>% Arc</b>	10	10	10	20	6	14	6	6	10	10
<b>Incl (°)</b>	47,5	35,0	25,0	20,0	42,5	42,5	17,5	50,0	25,0	52,5
<b>% Tr.</b>	16,1	14,8	13,8	15,1	25,4	21,6	23,6	23,4	18,7	97,5
<b>Text.</b>	FA	FA	FA	FA	AF	FA	AF	AF	FA	FA

La inclinación promedio también varió entre los sitios, pues es una característica independiente de la elevación del sitio de muestreo (Tabla 3). Los sitios 8 y 10 presentaron la mayor inclinación promedio, con valores de 50° y 52,5° en promedio. El sitio 7 fue el de menos inclinación promedio, con un valor de 17,5°. El porcentaje de Transmitancia varió definitivamente entre los sitios de muestreo a lo largo del gradiente elevacional (Tabla 3): se registró un valor máximo de 97,5% en el sitio 10, lo que es lógico según la gran cantidad de luz que reciben los suelos paramunos. En el resto de los sitios, los valores fueron muy similares entre sí, alrededor de 15 – 23%.

En el Análisis de Componentes Principales-(PCA) se evaluaron los resultados del análisis físico-químico de los suelos, así como la inclinación promedio y el porcentaje de transmitancia para cada sitio de muestreo, a partir de lo cual, se obtuvieron 11 componentes de evaluación, cada uno con sus valores y vectores propios (Anexo 4). La mayor variabilidad en los resultados fue explicada por el componente 1, el cual describió aproximadamente el 76,3% del total de la variación (Figura 4, Tabla 4), seguido por los componentes 2 y 3, que describieron un porcentaje de variación menor, 9,9% y 7,7% respectivamente. En el componente 1, el Al y el pH del suelo fueron las variables con mayor valor de correlación, seguido por los valores de los iones intercambiables (cationes) Mg y Ca. Además, se observa que la riqueza de especies de Monilófitos terrestres a lo largo del gradiente altitudinal, no se correlaciona con la inclinación promedio del terreno, ni con el porcentaje de transmitancia.



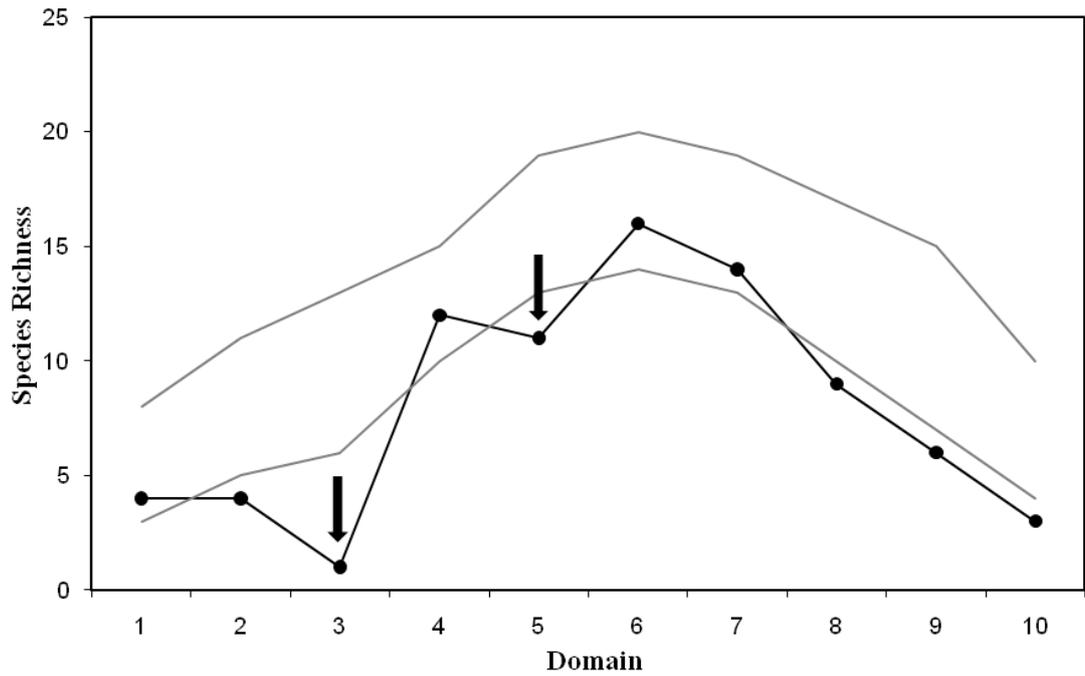
**Figura 4.** Biplot del PCA. Los números del 1 – 10 indican los sitios de muestreo a lo largo del gradiente. De V1 a V15 se evalúan las variables: V1=Número de especies, V2=Número de individuos, V3=pH, V4=Contenido de materia orgánica, V5=P, V6=Ca, V7=Mg, V8=Na, V9=K, V10=Al, V11=% Arena, V12=% Limo, V13=% Arcilla, V14=Inclinación y V15=% Transmitancia.

**Tabla 4.** Cargas por componente en el PCA. El valor de la varianza indica el porcentaje de la varianza total en las propiedades del suelo, inclinación y porcentaje de transmitancia representada para los PC 1 y 2.

<b>Variable</b>	<b>PC 1</b>	<b>PC 2</b>
No. Especies	0,425	0,6245
No. Individuos	-0,4452	0,4657
pH	-0,975	0,05184
%C	0,1852	0,8474
P	-0,171	0,8334
Ca	-0,7571	0,5412
Mg	-0,9104	0,2492
Na	0,02841	0,235
K	-0,1021	-0,2538
Al	0,9957	0,0806
% Arena	0,1548	0,1556
% Limo	-0,3467	0,1219
% Arcilla	-0,03855	-0,4182
Inclinación	0,09926	0,07681
% Transmitancia	0,4275	0,5997
<b>% Varianza</b>	<b>76,359</b>	<b>9,9534</b>

### 2.3. Contraste geométrico

Según en el análisis de Dominio-Medio, la curva de riqueza de especies demostró un pico de elevación media en la riqueza de especies en el sitio 6 (2283 m alt.) (Figura 5). Las curvas de predicción a partir de las 50.000 simulaciones del programa Mid-Domain Null (McCain, 2004) demostraron tener un ajuste razonable a las predicciones del modelo nulo, pero con varias desviaciones. Estas desviaciones ocurrieron en los sitios 3 (1296 m alt.) y 5 (1877 m alt.), sitios que correspondieron a zonas de transición entre diferentes tipos de hábitats.



**Figura 5.** Curva de riqueza de especies (datos punteados), y las curvas de predicción de muestras del 95% sin reemplazamiento del programa Mid-Domain Null (50.000 simulaciones cada una) (McCain 2004). Las flechas representan zonas de transición entre diferentes tipos de hábitat.

### 3. DISCUSION

#### 3.1. Riqueza de especies

Los resultados obtenidos apoyan la idea de que la especialización de hábitats, así como los procesos y variables que eso conlleva, es un importante determinante de dónde crecen y se desarrollan los Monilófitos terrestres a lo largo de gradientes altitudinales.

La riqueza de especies describió un patrón unimodal, con valores máximos hacia las alturas medio superiores del gradiente, pero con decrecimiento progresivo hacia los extremos del mismo. Este decrecimiento es causado por la presencia de zonas de transición boscosa fuertemente marcadas, las cuales fueron registradas a bajas y altas elevaciones. Hacia el comienzo del gradiente, es decir, en los primeros sitios de muestreo ubicados a bajas elevaciones, en el rango comprendido entre los 800 y 1300 m alt., las condiciones microambientales tales como humedad, temperatura y características del hábitat fueron muy similares entre sí, pero muy diferentes a elevaciones superiores a dicho rango, lo que genera condiciones óptimas para el crecimiento y desarrollo de especies únicas (especies raras) de Monilófitos con rangos de distribución estrechos. Dentro de dicho rango se evidenció una transición boscosa: de Bosque Seco a Bosque Sub-Andino. Por encima de dicho rango se evidenciaron dos transiciones boscosas: de Bosque Sub-Andino a Bosque Andino (hacia los 1300 m alt.), y la segunda, de Bosque Andino a Bosque Alto-Andino (hacia los 1900 m alt.). Este mismo comportamiento se registró en altitudes máximas del gradiente, es decir, entre los 3000 y 3500 m alt., donde la disminución de la riqueza de especies fue más abrupta en comparación con bajas alturas, y donde se evidenciaron dos transiciones boscosas: la primera, de Bosque Alto Andino a Subpáramo (hacia los 2800 m alt.), y la segunda, de Subpáramo a Páramo (hacia los 3200 m alt.). En estas transiciones boscosas, la estructura del hábitat cambia de manera abrupta, en concordancia con cambios microambientales marcados en cada una de las

transiciones, creando espacios propicios para el desarrollo de especies únicas (especies raras). Sin embargo, en los sitios de muestreo localizados hacia el centro del gradiente altitudinal, ubicados entre los 1300 y 3000 m alt., no se registraron transiciones marcadas entre los diferentes tipos de bosques estudiados, lo cual se vio reflejado en los amplios rangos de distribución de especies comunes distribuidas en los bosques intermedios del gradiente (Anexo 5).

Con relación a la riqueza de especies estimada, los resultados a partir del estimador no-paramétrico de riqueza Chao 2 y de la curva de rarefacción, indicaron que la riqueza de especies a lo largo del gradiente fue muestreada efectivamente en cada uno de los sitios de estudio (Tabla 1, Figura 2). Estos resultados son similares a los registrados en otros estudios en diferentes biotas tropicales, los cuales han reportado curvas de rarefacción insaturadas (no completamente asintóticas) debido a los altos valores de riqueza de especies (e.g. Fisher 1996; Longino *et al.* 2002; McCain 2004; Kluge *et al.* 2006; Watkins *et al.* 2006; Brehm *et al.* 2007).

La riqueza de especies observada indicó que el sitio 1, ubicado a 832 m.s.n.m., fue el sitio con la riqueza de especies más baja del gradiente, mientras que la riqueza de especies estimada (Chao 2) indicó que la riqueza más baja se encuentra en el sitio 2 (1005 m alt.) (Tabla 1). Esto se debe a que el estimador Chao 2 se fundamenta en el número de singletons y doubletons (Smith & van Belle 1984; Colwell & Coddington 1994), y en el caso de los sitios 1 y 2, la mayoría de las especies registradas sólo aparecieron en uno u otro de esos sitios, convirtiéndolas automáticamente en especies únicas, cuyas diferencias entre ambos sitios definieron el valor estimado de riqueza del Chao 2. De forma contradictoria, tanto la riqueza de especies observada como la estimada por el Chao 2, coincidieron en definir y estimar los sitios 7 (2541 m alt.) y 8 (2838 m alt.), como los sitios con mayor riqueza de especies (Tabla 1). Comportamientos similares han sido reportados para biotas similares (Monilófitos y Licófitos tanto terrestres como epífitos) por varios autores

(Watkins *et al.* 2006; Kluge *et al.* 2008), aunque también se han reportado para biotas diferentes (Brühl *et al.* 1999; Fisher 2002).

Sin embargo, la mayoría de estudios reportan picos de dominio medio en la riqueza de especies. Estas diferencias entre los diferentes patrones de riqueza encontrados están fuertemente ligados al esfuerzo de muestreo y sobre todo a las unidades de muestreo, pues, a pesar de que se reportan áreas superiores al área mínima para comparaciones adecuadas sobre riqueza de especies de floras pteridológicas en bosques neotropicales en todos los estudios relacionados, las unidades de muestreo (parcelas o cuadrantes) varían ampliamente entre autores, lo que puede generar sesgo en el momento de recopilar datos sobre la riqueza de especies en una región determinada.

Los índices de diversidad evaluados para cada uno de los sitios de muestreo a lo largo del gradiente altitudinal mostraron que los sitios ubicados en zonas intermedias de dicho gradiente presentaron mayores valores de diversidad, lo que es explicado por la riqueza de especies registrada para dichos sitios (Tabla 2). Se registraron además pequeñas diferencias entre los índices y los sitios, lo cual es producto de los procedimientos de evaluación de cada uno de ellos. Esto resulta entonces en diferencias entre sitios con mayor diversidad de especies, pero en general, todos definen los sitios intermedios del gradiente como los más diversos, lo cual se relaciona directamente con la riqueza de especies observada. Además, éstos índices describen una disminución progresiva a bajas y altas elevaciones, lo que demuestra la dependencia de la diversidad de especies con la diversidad de hábitats, pues ésta dependencia está definida por los rangos de distribución, los cuales son limitados en mayor proporción a bajas y altas elevaciones por las transiciones boscosas encontradas. Estos resultados son consistentes además con los valores de riqueza de especies observada, y sobre todo con los valores de riqueza estimada por el Chao 2.

Los valores de similitud florística entre los sitios de muestreo fueron relativamente bajos, siendo los resultados de Sørensen un poco más altos que los de Jaccard (Figura 3, Anexo 3). Estas diferencias, al igual que las diferencias encontradas entre los índices de diversidad, son causadas por los métodos de evaluación de cada uno de ellos. Estas diferencias pueden ser causadas por el número de especies comunes (singletons) entre los sitios, donde hacia los extremos del gradiente, el número de especies comunes fue menor, lo que definió rangos de distribución estrechos. De manera contraria, los sitios intermedios del gradiente presentaron un mayor número de doubletons, definidas por amplios rangos de distribución, y resultando en un mayor número de sitios relacionados. Estos resultados se relacionan a su vez, con el número de singletons en cada uno de los sitios, que de manera inversa, se relaciona con el número de especies comunes, es decir, hacia los extremos del gradiente el número de singletons fue mayor al de doubletons, mientras que hacia los sitios intermedios del gradiente, el número de doubletons fue mucho mayor que el de Singletons.

### **3.2. Suelos**

Los suelos de los diferentes sitios de muestreo exhibieron marcadas diferencias en cuanto a sus características físico-químicas (Tabla 3). Estas diferencias pueden variar dentro de un área determinada, incluso dentro de la misma unidad de muestreo. Debido a esto, la ubicación de la parcela pudo definir el tipo de suelo y sus características físico-químicas. Esto puede explicar además los valores de inclinación y porcentaje de transmitancia obtenidos, pues existe una relación de dependencia entre la ubicación de la parcela dentro del área de muestreo, y las características de la vegetación y la topografía del bosque.

En concordancia con lo afirmado por Mackenzie *et al.* (2006), se recomienda tener en cuenta la descripción de patrones en gradientes como un mecanismo

de generación de hipótesis. Los factores causales de las relaciones entre el suelo y la composición de Monilófitos encontrada no es del todo direccionada, pero los resultados indican algunos posibles efectos causales relevantes. Para Monilófitos terrestres en general, las condiciones óptimas del suelo para su desarrollo y crecimiento deben estar en un rango de pH comprendido entre 4 y 5,5, es decir, un pH ligeramente ácido (Tryon & Tryon, 1982). En general, los suelos ácidos ( $\text{pH} < 6,5$ ) se caracterizan por deficiencias de iones tales como Ca, Mg, P, Mo y B, o por toxicidades de Mn, Zn, Al y Fe (Taiz & Zeiger 1998). Según los resultados del PCA para el PC 1, con un 76,3% de la varianza total (Tabla 4), y teniendo en cuenta que todos los sitios analizados a lo largo del gradiente altitudinal presentaron valores de pH ácidos (Tabla 3), el patrón de riqueza de especies encontrado puede ser explicado por la toxicidad (alto contenido de Al) en los suelos. Los valores de pH comprendidos entre 4 y 6,5 causan deficiencia de Mg y Ca, lo que a su vez causa toxicidad (Al) en los suelos, lo cual concuerda con los resultados obtenidos.

Por otra parte, valores altos de Mg causan niveles antagónicos de K (Taiz & Zeiger 1998). De igual manera, el pH del suelo se relaciona directamente con la textura del mismo y se ha reconocido como un importante factor para el desarrollo del esporofito (Ranal 1995), debido a que el pH determina la disponibilidad de nutrientes. Además, la toxicidad (Al) genera deficiencia de los cationes Mg y Ca, donde cabe resaltar que valores altos del ion Mg causan niveles antagónicos de K. Estos resultados concuerdan en gran medida con los de varios autores (Potts *et al.* 2002; Phillips *et al.* 2003; Tuomisto *et al.* 2003; Vormisto *et al.* 2004; Poulsen *et al.* 2006; John *et al.* 2007; Jones *et al.* 2006, 2008).

Los altos valores de arena frente a los de arcilla y limo registrados en los sitios de muestreo, ayudan a mantener la acidez en el suelo, lo que permite la formación de un gradiente de tolerancia para la variación en la disponibilidad en el suelo, jugando un papel fundamental en la viabilidad de crecimiento de

Monilófitos, pues estos organismos son altamente dependientes del agua para la reproducción sexual y para el establecimiento del gametofito (Page 2002).

La ausencia de relación entre la inclinación del terreno y el patrón de riqueza de Monilófitos (Tabla 4) concuerda con lo registrado por Zuquim *et al.* (2009), a pesar de ser diferentes áreas geográficas de estudio, lo cual permite concluir que los patrones topográficos son sitio-específicos (Vormisto *et al.* 2004), o que otras características adicionales o diferentes (independientes) son necesarias para predecir la estructura de una comunidad, y sobre todo para predecir el patrón de distribución y riqueza. El efecto de la inclinación es probablemente una respuesta conjunta entre la comunidad y las diferencias de humedad del suelo, drenaje, baja depositación y otros factores (Zuquim *et al.* 2009). Por lo tanto, la inclinación es un variable poco descriptiva, debido a que inclinaciones similares pueden ser encontradas en dos o más hábitats muy diferentes entre sí, por ejemplo, los valores de inclinación promedio registrados para los sitios 1 y 10 (Tabla 3).

En estudios de composición de comunidades vegetales, la mayor parte de la variación aún se mantiene sin explicación (Duivenvoorden *et al.* 2002; Tuomisto *et al.* 2003 a,b; Jones *et al.* 2006) y parte de esta ausencia puede estar relacionada con variables ambientales que no han sido medidas directamente en campo. La disponibilidad de luz es una de ellas. Según los resultados del PCA (PC 1), muy poca variación es explicada por el porcentaje de transmitancia (Figura 4, Tabla 4). Esto puede deberse quizás a que los helechos son dependientes de la humedad y de los componentes del suelo, más que de la cantidad de luz que entra al sotobosque. Además, algunas plantas del sotobosque pueden eficientemente utilizar las pequeñas cantidades de luz que llegan al piso del bosque (Chazdon *et al.* 1996). En este caso, los helechos del sotobosque tienen adaptaciones evolutivas para bajos niveles de luz (Page 2002) tales como baja saturación en la tasa fotosintética (Ayob *et al.* 1996), lo que puede determinar alta sensibilidad a ligeros incrementos en los niveles de incidencia de luz (Zuquim *et al.* 2009).

Sin embargo, varios autores demuestran que la disponibilidad de luz en el sotobosque puede ser una característica limitante para las plantas, por ejemplo, baja disponibilidad de luz en el sotobosque puede reducir la probabilidad de supervivencia de algunas plántulas de árboles (Montgomery & Chazdon 2002).

Es de mencionar que, otros factores no incluidos en este estudio, tales como la estructura del bosque y la formación de claros (ambos influenciados por la intensidad de luz), pueden también afectar los patrones de riqueza de especies. La disponibilidad de espacio, nutrientes liberados y condiciones adecuadas de luz para el establecimiento y crecimiento causados por ramas y árboles caídos, puede ser un elemento clave influenciando la distribución de plantas en el sotobosque (Grubb 1977; Denslow 1987; Svenning 2000; Palmer *et al.* 2000; Hubbell 2001). La formación de claros tiende además a jugar un rol estocástico en la probabilidad de supervivencia de individuos (Clark & Clark 1989). Además, existe evidencia de que incluso estos factores, la estructura del bosque y la formación de claros, pueden estar relacionados con la topografía (Denslow 1987, 1995; Gale 1997; Trichon 1997).

Poulsen (1996) especuló que la retención de agua en el suelo podría ser un factor muy importante para explicar patrones de riqueza de especies. Sin embargo, y a pesar de que muchas propiedades del suelo están relacionadas con la elevación (la que a su vez se relacionan con la humedad y drenaje del suelo), las funciones relativas de estos factores como determinantes de patrones de riqueza de especies florísticas no pueden ser separadas incluso en un sentido estadístico, y probar que existe una relación causal podría requerir estudios experimentales y más sitios de estudio (Jones *et al.* 2007).

Interacciones bióticas no fueron tenidas en cuenta, pero juegan un papel importante en la distribución de especies. La interacción de presión de herbívora y los diferentes tipos de suelos puede intensificar las diferencias

entre hábitats arcillosos o arenosos y promover la especialización de hábitats en un bosque determinado (Fine *et al.* 2004). A pesar de que no se pueden extrapolar esos resultados con comunidades de Monilófitos, Mehlreter *et al.* (2003) encontró que los daños foliares sobre hojas de helechos son similares a los encontrados en angiospermas. Sin embargo, no existen estudios sobre la influencia de herbívoros sobre patrones de distribución y riqueza de Monilófitos.

### **3.3. Contraste geométrico**

Desviaciones significantes de patrones de riqueza de especies identifican áreas de especial interés biológico, e indican la necesidad de analizar la distribución de recursos abióticos, las interacciones entre especies, la historia evolutiva y la historia ecológica (Colwell *et al.* 2003; McCain 2003). Las desviaciones de las predicciones del modelo nulo proponen examinar cada una de las dos áreas encontradas, es decir, a los 1296 m alt. (Sitio 3) y a los 1877 m alt. (Sitio 5). Estas desviaciones resaltan el cambio en los picos de diversidad hacia bajas elevaciones, aunque pueden ser registradas también a elevaciones superiores, por ejemplo, en zonas de transición entre Bosques Alto Andinos, Subpáramos y Páramos. Una evaluación de factores biológicos puede explicar estos cambios en los picos de riqueza.

La teoría de solapamiento de comunidades predice que la riqueza de especies podría formar un pico en alguna elevación intermedia en la zona de transición entre dos comunidades adyacentes ricas en especies. Además, pequeños picos en la riqueza podrían ocurrir en otras zonas de transición entre comunidades altitudinales con menos riqueza de especies (Lomolino 2001). Claramente, las predicciones de esta teoría no son soportadas por el conjunto de datos en este trabajo, pues los picos más altos de riqueza de especies observada no ocurrieron en las zonas de transición predichas por el modelo nulo (Figura 5), por lo cual, la teoría de solapamiento de comunidades no explica el patrón de riqueza observado. Además, distintas comunidades

vegetales pueden no aparecer como unidades discretas. Lieberman et al. (1996) no encontró evidencia de que la vegetación tropical puede estar dividida en zonas florísticas a lo largo de un gradiente altitudinal en el oriente de Costa Rica. Sus análisis demostraron que la composición de especies varía continuamente con la altura, y que las especies de árboles estuvieron distribuidas por limitaciones independientes del nicho. Hartshorn & Peralta (1988) también encontraron evidencia de que las transiciones entre zonas de vida en Costa Rica fueron más amplias y menos discretas que las predichas por la teoría de zonas de vida (Holdridge 1967; Holdridge *et al.* 1971).

Según los datos de Temperatura y Precipitación (Figura 1, Anexos 1 y 2), la temperatura decreció monótonicamente con la elevación, y los valores de precipitación fueron mayores hacia el centro del gradiente altitudinal. Esto ayudaría a predecir un pico de productividad hacia el centro de dicho gradiente, pero los picos máximos de riqueza de especies observados se encuentran varios cientos de metros por encima de éste punto. Con la disponibilidad de datos climáticos, no parece haber una correlación entre la riqueza de especies observada con los datos de precipitación y temperatura combinados.

En algunos casos, investigaciones identifican el área con condiciones ecológicas óptimas como la región con la mayor abundancia de grupos de especies focales (Terborgh 1977; Heaney 2001), especialmente en casos donde la productividad, variables climáticas, y la diversidad de hábitats son difíciles de medir. Sin embargo, según los datos de abundancias registrados en el presente estudio, el sitio 2 (1005 m alt.) presentó la mayor abundancia frente a los otros sitios: 1190 individuos (Tabla 2). Estos resultados son opuestos a los encontrados por varios autores, y se puede concluir entonces que la abundancia fue un factor independiente de los valores de riqueza de especies observado a lo largo del gradiente altitudinal. Además, según el análisis realizado, existe muy poca evidencia que soporta efectos del contraste geométrico y de influencias climáticas sobre los picos de elevación medio-superiores de riqueza de especies observados a lo largo del gradiente.

#### 4. CONCLUSIONES

La riqueza de especies de Monilófitos terrestres a lo largo del gradiente altitudinal “Girón – Páramo de Berlín” describió un patrón unimodal a manera de “joroba”, con picos de riqueza máximos hacia elevaciones medio-superiores. Este patrón de riqueza se vio afectado por la elevación, y sobre todo por las propiedades del suelo dentro de los sitios de muestreo, tales como el pH y el grado de toxicidad (Al), los cuales variaron conforme cambió la altitud, lo cual indicó que la diversidad observada no es causada por variación aleatoria.

El efecto de dominio-medio explicó en menor proporción el patrón de riqueza observado, pues, los rangos de distribución de las diferentes especies registradas dependieron directamente de los cambios de elevación y de los cambios a nivel de estructura y composición de los bosques, en especial de las zonas de transición detectadas a lo largo del gradiente.

En general, este estudio encontró algunos cambios importantes en las comunidades de helechos en los diferentes tipos de bosque, lo cual está ampliamente relacionado con la heterogeneidad ambiental. Se necesita un mayor número de inventarios en múltiples sitios y a diferentes escalas para permitir una comprensión más profunda sobre la relación de la biodiversidad y el medio ambiente. Esta información es esencial para mejorar la capacidad de predecir los patrones de la biodiversidad que podrían ser claves al momento de delimitar áreas estratégicas y poder adoptar estrategias efectivas de conservación. Por otra parte, el requerimiento de altos niveles de humedad por parte de los helechos, los hace potencialmente vulnerables al cambio climático global, de ahí que la identificación tanto de zonas con más riqueza de especies como de los factores determinantes de una mayor o menor variedad de especies adquiera un interés especial en las políticas de conservación de las especies y de los espacios que las albergan. Además, dado que la composición varía con respecto a la elevación, los suelos pueden formar parches que tienen una composición de especies diferente, por lo cual, las áreas protegidas

deberían planificarse como una red que incluya toda la gama de variación sobre estas características.

## 5. REFERENCIAS

Amaya, E. Y. & Serrano, V. H. Species richness turnover of ants (Formicidae) along an altitudinal gradient (Girón –Páramo de Berlín), Santander Colombia. Trabajo de grado Biología. Bucaramanga: Universidad Industrial de Santander. Facultad de Ciencias, 2008.

Baev, P.V. & Penev, L.D. BIODIV: program for calculating biological diversity parameters, similarity, niche overlap, and cluster analysis. Version 5.1. Pensoft. Sofia-Moscow, 1995. 57 pp.

Begon M., Townsed, C. & Harper, J. Ecology, from individual to ecosystems. 4<sup>th</sup> Ed. Blackwall Publishing, 2006.

Brown, J.H., & Kodric-Brown, A. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction, 1977. Ecology 58,445-449.

Brown, J.H., Gillooly, J.E., Allen, A.P., Savage, V.M. & West, G.B. Toward a metabolic theory of ecology, 2004. Ecology 85,1771-1789.

Cadle, J.E. & Patton, J.L. Distribution patterns of some amphibians, reptiles, and mammals of the eastern Andean slope of southern Peru. En: Proceedings of a Workshop on Neotropical Distribution Patterns (Heyer, W. R. & Vanzolini, P. E., eds), 1998. Academia Brasileira de Ciencias pp. 225-244.,

Cannon, C.H. & Leighton, M. Tree species distributions across five habitats in a Bornean rain forest, 2004. Journal Vegetation Science 15, 257-266.

Chadzon, R.L., Pearcy, R.W., Lee, D.W. & Fetcher, N. Photosyntetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments, 1996. Tropical forest plant ecophysiology. Chapman and Hall, NY.

Clark, D.B., Palmer, M.W. & Clark, D.A. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees, 1999. *Ecology* 80, 2662-2675.

Colwell, R.K. RangeModel, Version 5: a Monte Carlo simulation tool for assessing geometric constraints on species richness. (Simulation and analysis software.), 2006. Freeware for Windows and Mac OS.

Colwell, R.K. RangeModel: tools for exploring and assessing geometric constraints on species richness (the mid-domain effect) along transects, 2008. *Ecography*.

Colwell, R.K. EstimateS, Version 8.2: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (Software and User's Guide), 2009.

Colwell, R.K. & Coddington, J.A. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation, 1994. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 345, 101-118.

Colwell, R.K. & Hurtt, G.C. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect, 1994. *American Naturalist* 144, 570-595.

Colwell, R.K., & Lees, D.C. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness, 2000. *Trends in Ecology and Evolution* 15, 70-76.

Condit, R. Defining and mapping vegetation types in mega-diverse tropical forests, 1996. *Trends in Ecology and Evolution* 11, 4-5.

Costa, F.R., Magnusson, W.E. & Luizao, R.C. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understory herbs in relation to topography, soil and watersheds, 2005. *Journal Ecology* 93, 863-878.

Debski, I., Burslem, D.F., Palmiotto, P.A., Lafrankie, J.V., Lee, H.S. & Manokaran, N. Habitat preferences of *Aporosa* in two Malaysian forests: implications for abundance and coexistence, 2002. *Ecology* 83, 2005-2018.

Denslow, J.S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity, 1987. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18, 431-451.

Dunn, R.R., Colwell, R.K. & Nilsson, C. The river domain: why are there more species halfway up the river?, 2006. *Ecography* 29, 251-259.

Duque, A., Sámchez, M., Cavelier, J. & Duivenvoorden, J.F. Different floristic patterns of woody understorey and canopy plants in Colombian Amazonia, 2002. *J. Trop. Ecol.* 18, 499-525.

Fine, P.V., Mesones, I., & Coley, P.D. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forest, 2004. *Science* 305, 663-665.

Fisher, R.A., Cobert, A.S. & Williams, C.B. The relation between the number of species and number of individuals in a random sample of an animal population, 1943. *J. Anim. Ecol.* 12, 42-58.

Frazer, G.W., Canham, C.D., Sallaway, P. & Marinakis, D. Gap light analyzer. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, Canada, and Institute for Ecosystem Studies, 1999. Millbrook, New York, USA.

Grubb, P.J. Problems posed by sparse and patchily distributed species in species-rich plant communities. En: Diamond, J. & Case, T.J. (eds.) *Community ecology*, 1986 pp. 207-225. Harper & Row, New York, NY, US.

Grytnes, J.A. Species-richness patterns of vascular plants along several altitudinal transects in Norway, 2003. *Ecography* 26, 291-300.

Grytnes, J.A. & Vetaas, O.R. Species richness and altitude: a comparison between simulation models and interpolated plant species richness along the Himalayan gradient, Nepal. 2002. *American naturalist* 159, 294-304.

Jolliffe, I.T. *Principal Component Analysis*, 1986. Springer

Hall, J.S., McKenna, J.J., Mark, P. & Gregoire, T.G. Habitat characterizations underestimate the role of edaphic factors controlling the distribution of *Entandrophragma*, 2004. *Ecology* 85, 2171-2183.

Hammer, Ø., Harper, D.A., & Ryan, P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis, 2001. *Palaeontologia Electronica* 4(1), 9 pp.

Harms, K.E., Condit, R., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot, 2001. *Journal of Ecology* 89, 947-959.

Hubbell, S.P. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*, 2001. Princeton: Princeton University Press.

Hubbell, S.P. & Foster, R.B. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. Pages 314-329. En: Diamond, J. & Case, T. J. (eds.), 1986. *Community Ecology*. Harper & Row, N.Y.

Huston, M.A. *Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes*, 1994. Cambridge: Cambridge University Press.

Jaccard, P. Nouvelles recherches sur la distribution florale, 1908. *Bull. Soc. Vaudoise Sci. Nat.* 44, 223-270.

Jones, M.M., Toumisto, H., Clark, D.B. & Olivas, P. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variations in rain forest ferns, 2006. *J Ecol* 94, 181-195.

John, R., Dalling, J.W., Harms, K.E., Yavitt, J. B., Stallard, R.F., Mirabello, M., Hubbell, S.P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M. & Foster, R.B. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species, 2007. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 864-869.

Jones, M.M., Toumisto, H. & Olivas, P.C. Differences in the degree of environmental control on large and small tropical plants: just a sampling effect ?, 2008. *Journal of Ecology* 96, 367-377.

Kessler, M. Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes, 2001. *Biodiversity and Conservation* 10, 1897-1920.

Kluge, J., Bach, K. & Kessler, M. Elevational distribution and zonation of tropical pteridophyte assemblages in Costa Rica, 2008. *Basic and Applied Ecology* 9, 35-43.

Lomolino, M.V. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views, 2001. *Global Ecology and Biogeography* 10, 3-13.

Mackenzie, D.I., Nichols, J.D., Royle, J.A., Pollock, K., Bailey, L. & Hines, J.E. Occupancy estimation and modelling – inferring patterns and dynamics of species occurrence, 2006. Elsevier Publishing, London.

Magurran, A.E. Ecological diversity and its measurement, 1988. Princeton University Press, New Jersey, 179 pp.

McCain, C.M. North American desert rodents: a test of the mid-domain effect in species richness, 2003. *Journal of Mammalogy* 84, 967–980

McCain, C.M. The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica, 2004. *Journal of Biogeography* 31, 19–31.

McCain, C.M. Elevational gradients in diversity of small mammals, 2005. *Ecology* 86, 366-372.

McCain, C.M. Could temperature and water availability drive elevational diversity? A global case study for bats, 2007. *Global Ecology and Biogeography* 16, 1-13.

Mehltreter, K., Rojas, P. & Palacios-Rios, M. Moth larvae-damaged giant leather-fern *Acrostichum danaeifolium* as host for secondary colonization by ants, 2003. *American Fern Journal* 93, 49-55.

Mittelbach, G.G., Steiner, C.F., Scheiner, S.M., Gross, K.L., Reynolds, H.L., Waide, R.B., Willig, M.R., Dodson, S.I. & Gough, L. What is the observed relationship between species richness and productivity?, 2001. *Ecology* 82, 2381-2396.

Mori, S. & Boom, B. Ecological importance of Myrtaceae in a Eastern Brazilian forest, 1983. *Biotropica* 15 (1), 68-70.

Page C. Ecological strategies in fern evolution: a noeopteridological overview, 2002. *Rev Palaeobot Palynol* 119, 1-33.

Palmer, M.W. The estimation of species richness by extrapolation, 1990. *Ecology* 71, 1195-1198.

Palmer, M.W., Mcalister, S.D., Arévalo, J.R. & Decoster, J.K. Changes in the understory during 14 years following catastrophic windthrow in two Minnesota forests, 2000. *J. Veg. Sci.* 11, 841-854.

Paoli, G.D., Curran, L.M. & Zak, D.R. Soil nutrients and beta diversity in the Bornean Dipterocarpaceae: evidence for niche partitioning by tropical rain forest trees, 2006. *J. Ecol.* 94, 157-170.

Patterson, B.D., Stotz, D.F., Solari, S., Fitzpatrick, J.W. & Pacheco, V. Contrasting patterns of elevational zonation for birds and mammals in the Andes of southeastern Peru, 1998. *Journal of Biogeography* 25, 593-607.

Peet, R.K. The measurement of species diversity, 1974. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5, 285-307.

Phillips, O.L., Núñez, P., Lorenzo, A., Peña, A., Chuspe, M.E., Galiano, W., Yli, M. & Rose, S. Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach, 2003. *Journal of Ecology* 91, 757-775.

Potts, M.D., Ashton, P.S., Kaufman, L.S. & Plotkin, J.B. Habitat patterns in tropical rain forests: a comparison of 105 plots in northwest Borneo, 2002. *Ecology* 83, 2782-2797.

Poulsen, A.D. (1996). Species richness and density of ground herbs within a plot of lowland rainforest in north-west Borneo, 2006. *J. Trop. Ecol.* 12, 177–190.

Poulsen, A.D., Tuomisto, H. & Balslev, H. Edaphic and floristic variation within a 1-ha plot of lowland Amazonian rain forest. *Biotropica* 38, 468-478.

Rahbek, C. The elevational gradient in species richness: a uniform pattern?, 1995. *Ecography* 18, 200-205.

Rahbek, C. The relationship among area, elevation and regional species richness in neotropical birds, 1997. *American Naturalist* 149, 875-902.

Rahbek, C. The role of spatial scale and the perception of large-scale species richness patterns, 2005. *Ecology Letters* 8, 224-239.

Ranal, M.A. Establecimento de pteridófitas em mata mesófila semidecídua do Estado de Sao Paulo, 1995. *Natureza dos substrates. Rev Bras Biol* 55, 583-594.

Roxburgh, J.R. & Kelly, D. Uses and limitations of hemispherical photography for estimating forest light environments, 1995. *New Zealand Journal of Ecology* 19, 213-217.

Ruokolainen, K., Tuomisto, H., Macía, J.M., Higgins, M.A. & Yli-Hallas, M. Are floristic and edaphic patterns in Amazonian rain forest congruent for trees, pteridophytes and Melastomataceae ?, 2007. *Journal of Tropical Ecology* 23, 13-25.

Sabatier, D., Grimaldi, M., Prévost, M-F., Guillaume, J., Gordon, M., Dosso, M. & Curmi, P. The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest, 1997. *Plant Ecol.* 131, 81-108.

Shannon, C.E. & Weaver, W. *The mathematical theory of communication*, 1949. Urbana, IL: University of Illinois Press.

Silvertown, J. Plant coexistence and the niche, 2004. *Trends Ecol. Evol.* 19, 605-611.

Smith, E. P. & Van Belle, G. Nonparametric estimation of species richness, 1984. *Biometrics* 40, 119-129.

Smith, A.R., Pryer, K.M., Schuettpelz, E., Korall, P., Schneider, H. & Wolf, P.G. A classification for extant ferns, 2006. *Taxon* 55(3), 705-731.

Taiz, L. & Zeiger, E. *Plant Physiology*. 2 ed. Sinauer Associates Inc, 1998.

Tryon, R.M. & Tryon, A.F. (1982). *Ferns and allied plants with special reference to tropical America*. Nueva York. Springer-Verlag, 1982.

Tuomisto, H. Edaphic niche differentiation among *Polybotrya* ferns in western Amazonia: implications for coexistence and speciation, 2006. *Ecography* 29, 273-284.

Tuomisto, H. & Ruokolainen, K. Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest, 1994. *J. Veg. Sci.* 5, 25-34.

Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Kalliola, R., Linna, A., Dannjoy, W. & Rodriguez, Z. Dissecting Amazonian biodiversity, 1995. *Science* 269, 63-66.

Tuomisto, H., Poulsen, A.D. & Moran, R.C. Edaphic distribution of some species of the fern genus *Adiantum* in western Amazonia, 1998. *Biotropica* 30, 392-399.

Tuomisto, H. & Poulsen, A.D. Pteridophyte diversity and species composition in four Amazonian rain forests, 2000. *J. Veg. Sci.* 11, 383-396.

Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Poulsen, A.D., Moran, R.C., Quintana, C., Cañas, G. & Celi, J. Distribution and diversity of pteridophytes and Melastomataceae along edaphic gradients in Yasuni National Park, Ecuadorian Amazonia, 2002. *Biotropica* 34, 516-533.

Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Yli, M. Dispersal, environmental, and floristic variation of Western Amazonian forests, 2003a. *Science* 299, 241-244.

Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Aguilar, M. & Sarmiento, A. Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest, 2003b. *J Ecol* 91, 743-756.

Tuomisto, H., Poulsen, A.D., Ruokolainen, K., Moran, R.C., Quintana, C., Celi, J. & Cañas, G. Linking floristic patterns with soil heterogeneity and satellite imagery in Ecuadorian Amazonia, 2003. *Ecological Applications* 13, 352-371.

Valencia, R., Foster, R.B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J.E., Hernández, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magard, E. & Balslev, H. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador, 2004. *Journal of Ecology* 92 (2), 214-229.

Van Reeuwijk, L. P. Procedures for Soil Analysis, 1993. Technical Paper 9. 4<sup>th</sup> ed. International Soil Reference and Information Center. Wageningen. 96 p.

Vormisto, J., Phillips, O.L., Ruokolainen, K., Tuomisto, H. & Vásquez, R. A comparison of fine-scale distribution patterns of four plant groups in an Amazonian rainforest, 2000. *Ecography* 23, 349-359.

Vormisto, J., Tuomisto, H. & Oksanen, J. Palm distribution patterns in Amazonian rainforests: what is the role of topographic variation?, 2004. *J. Veg. Sci.* 15, 485-494.

Vormisto, J., Svenning, J.C., Hall, P. & Balslev, H. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin, 2004. *Journal of Ecology* 92, 577-588.

Watkins, J.E. JR., Cardelús, C., Colwell, R.K., & Moran, R.C. Species richness and distribution of ferns along an elevational gradient in Costa Rica, 2006. *American Journal of Botany* 93(1), 73-83.

Willig, M.R. & Lyons, S.K. An analytical model of latitudinal gradients of species richness with an empirical test for marsupials and bats in the New World, 1998. *Oikos* 81, 93-98.

Zuquim, G., Costa, F. R. & Prado, J. Distribution of pteridophyte communities along environmental gradients in Central Amazonia, Brazil, 2009. *Biodiversity and Conservation* 18,151-166.

## 6. ANEXOS

**Anexo 1.** Precipitación (mm) registrada a lo largo del gradiente elevacional. Los valores están basados en registros multianuales promedio de los últimos 32 años, tomados en 5 diferentes estaciones ubicadas cada una en alturas y sitios estratégicos a lo largo del gradiente elevacional. Estación La Floresta (950 m alt.), Estación IDEAM-Bucaramanga (1025 m alt.), Estación La Galvicia (1779 m alt.), Estación Berlín (3214 m alt.), y Estación El Picacho (3310 m alt.).

<b>PRECIPITACION (mm) - PROMEDIOS MULTIANUALES</b>					
<b>MES</b>	<b>Est. La Floresta</b>	<b>Est. IDEAM B/ga</b>	<b>Est. La Galvicia</b>	<b>Est. Berlín</b>	<b>Est. El Picacho</b>
<b>Enero</b>	70,3	78,7	102,6	13,6	32
<b>Febrero</b>	97,4	122,5	121,6	27,4	57,6
<b>Marzo</b>	138,2	131,1	127,9	37,1	87,8
<b>Abril</b>	122,2	100,1	179,5	86,3	198,4
<b>Mayo</b>	142,4	137,4	221,5	90,8	234,1
<b>Junio</b>	100,1	97,2	167,9	60,2	139,3
<b>Julio</b>	106,8	96,4	152,9	52	102,3
<b>Agosto</b>	114,4	89,4	166,2	62,4	147,7
<b>Septiembre</b>	119	137,2	187,6	90,5	194,7
<b>Octubre</b>	133	137,2	236,7	99,1	208,9
<b>Noviembre</b>	115,3	124,2	178,8	53,7	144,3
<b>Diciembre</b>	49,7	71,8	88,1	20,9	55,7
<b>PROMEDIO</b>	<b>109,1</b>	<b>110,3</b>	<b>160,9</b>	<b>57,8</b>	<b>133,6</b>

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM)

**Anexo 2.** Temperatura (°C) registrada a lo largo del gradiente elevacional. Los valores están basados en registros multianuales promedio de los últimos 32 años, tomados en 3 diferentes estaciones ubicadas cada una en alturas y sitios estratégicos a lo largo del gradiente elevacional. Estación Llano Grande (777 m alt.), Estación UIS (1018 m alt.) y Estación Berlín (3214 m alt.).

<b>TEMPERATURA (°C) - PROMEDIOS MULTIANUALES</b>			
<b>MES</b>	<b>Est. Llano Grande</b>	<b>Est. UIS</b>	<b>Est. Berlín</b>
<b>Enero</b>	25,1	23	8,3
<b>Febrero</b>	25,3	23,3	8,6
<b>Marzo</b>	25,4	23,4	8,9
<b>Abril</b>	25,2	23,3	9,2
<b>Mayo</b>	25,2	23,1	9,1
<b>Junio</b>	25,2	23,1	8,6
<b>Julio</b>	25,1	23	8,2
<b>Agosto</b>	25,1	23,1	8,6
<b>Septiembre</b>	25,2	22,9	8,8
<b>Octubre</b>	24,9	22,5	8,9
<b>Noviembre</b>	24,8	22,5	8,9
<b>Diciembre</b>	24,8	22,7	8,5
<b>PROMEDIO</b>	<b>25,1</b>	<b>23,0</b>	<b>8,7</b>

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM)

**Anexo 3.** Índices de similitud (Jaccard y Sørensen) observados entre los 10 sitios de muestreo a lo largo del gradiente. El triángulo superior representa los valores según el índice de similaridad de Sørensen, y el triángulo inferior representa los valores según el índice de similaridad de Jaccard. En negrilla se señalan los valores máximos y mínimos entre cada uno de los sitios.

		Sitio									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Sitio	1		0,25	<b>0,06</b>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	2	0,14		0,20	<b>0,05</b>	<b>0,06</b>	<b>0,07</b>	0,00	0,00	0,00	0,00
	3	<b>0,03</b>	0,11		0,22	0,18	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00
	4	0,00	<b>0,02</b>	0,13		<b>0,30</b>	0,14	0,09	0,00	0,00	0,00
	5	0,00	<b>0,03</b>	0,10	<b>0,18</b>		0,18	<b>0,36</b>	0,00	0,08	0,00
	6	0,00	<b>0,03</b>	0,05	0,07	0,10		0,26	0,00	0,00	0,00
	7	0,00	0,00	0,00	0,05	<b>0,22</b>	0,15		0,00	0,00	0,00
	8	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		<b>0,38</b>	0,27
	9	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	<b>0,23</b>		<b>0,36</b>
	10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,15	<b>0,22</b>

**Anexo 4.** Matriz de datos estandarizados para el PCA. # sp (Número de especies), #. ind (Número de individuos), %C (aproximación del contenido de materia orgánica)% Are (% Arena), % Lim (% Limo), % Arc (% Arcilla), Incl (Inclinación), % Tr (% Transmitancia).

# sp	# ind	pH	%C	P	Ca	Mg	Na	K	Al	% Are	% Lim	% Arc	Incl	% Tra
1,6	2,8	4,0	-0,2	2,2	-0,5	-0,8	-1,6	-1,2	0,5	4,3	2,8	2,3	3,9	2,8
1,8	7,1	5,9	1,1	3,0	2,6	2,0	-1,9	-1,0	-7,0	4,2	3,2	2,3	3,6	2,7
2,3	6,3	5,5	0,9	4,0	2,4	1,3	-1,5	-1,3	-7,0	4,3	2,9	2,3	3,2	2,6
2,7	6,6	4,0	0,6	2,5	-0,1	-0,6	-3,2	-1,3	1,1	4,1	3,0	3,0	3,0	2,7
2,9	5,6	4,7	1,4	3,5	1,8	0,8	-1,6	-1,0	-0,2	4,4	2,6	1,8	3,7	3,2
2,9	5,9	4,3	0,6	3,4	1,1	0,4	-1,4	-0,9	0,0	4,2	3,0	2,6	3,7	3,1
3,3	6,0	4,3	2,0	3,5	0,7	-0,7	-1,3	-1,2	1,1	4,3	3,0	1,8	2,9	3,2
3,3	5,8	4,1	1,8	3,9	0,9	-0,3	-1,9	-1,0	1,3	4,4	2,6	1,8	3,9	3,2
2,6	6,1	4,0	1,5	2,6	-1,0	-0,9	-1,2	-0,8	1,6	4,3	2,8	2,3	3,2	2,9
2,3	4,8	3,8	1,8	4,4	1,6	0,0	-1,2	-2,3	1,9	4,2	3,1	2,3	4,0	4,6

**Anexo 5.** Rangos de elevación de las especies de Monilófitos terrestres registrados a lo largo del gradiente altitudinal Girón-Páramo de Berlín, Santander-Colombia. Los cuadros sombreados (gris) indican las alturas en las cuales fueron encontradas todas las especies.

ESPECIE	RANGO DE ELEVACIÓN (m alt.)									
	832	1005	1296	1642	1877	2283	2541	2838	3086	3462
<i>Anemia phyllitidis</i>	■									
<i>Anemia villosa</i>		■								
<i>Asplenium castaneum</i>										■
<i>Asplenium heterochroum</i>										■
<i>Asplenium monanthes</i>										■
<i>Asplenium rutaceum</i>									■	■
<i>Asplenium cristatum</i>			■							
<i>Asplenium pteropus</i>								■		
<i>Asplenium sp 1</i>								■		
<i>Asplenium sp 2</i>								■		
<i>Blechnum divergens</i>					■		■			
<i>Blechnum occidentale</i>					■					
<i>Blechnum polypodioides</i>		■	■							
<i>Blechnum sp 1</i>									■	■
<i>Blechnum sp 2</i>								■		
<i>Blechnum sp 3</i>						■	■			
<i>Culcita cuniifolia</i>								■		
<i>Alsophila erinaceae</i>					■					
<i>Cnemidaria sp 1</i>							■			
<i>Cyathea caracasana</i>					■	■	■			
<i>Cyathea poeppigii</i>				■						
<i>Cyathea sp 1</i>						■		■		
<i>Cyathea sp 2</i>							■			
<i>Cyathea sp 3</i>					■					
<i>Cyathea sp 4</i>										
<i>Cyathea sp 5</i>				■	■					
<i>Dennstaedtia dissecta</i>							■	■		
<i>Dennstaedtia globulifera</i>				■		■				
<i>Dennstaedtia sp 1</i>							■			
<i>Dennstaedtia sp 2</i>				■						
<i>Histiopteris incisa</i>							■			
<i>Histiopteris sp 1</i>									■	
<i>Hypolepis paralelogramma</i>					■					
<i>Hypolepis sp 1</i>						■	■	■		
<i>Morfotipo 3</i>								■		

<i>Lophosoria quadripinnata</i>										
<i>Arachniodes denticulata</i>										
<i>Elaphoglossum sp 1</i>										
<i>Elaphoglossum sp 2</i>										
<i>Elaphoglossum sp 3</i>										
<i>Elaphoglossum sp 4</i>										
<i>Megalastrum sp 1</i>										
<i>Megalastrum sp 2</i>										
<i>Megalastrum sp 3</i>										
<i>Polystichum lehmannii</i>										
<i>Polystichum sp 1</i>										
<i>Polystichum sp 2</i>										
<i>Equisetum bogotense</i>										
<i>Sticherus sp 1</i>										
<i>Sticherus sp 2</i>										
<i>Hymenophyllum sp 1</i>										
<i>Ciclopeltis semicordata</i>										
<i>Lygodium venustum</i>										
<i>Danaea cuspidata</i>										
<i>Danaea moritziana</i>										
<i>Danaea sp 1</i>										
<i>Marattia laevis</i>										
<i>Marattia sp 1</i>										
<i>Campyloneurum angustifolium</i>										
<i>Campyloneurum densifolium</i>										
<i>Campyloneurum ophiocaulon</i>										
<i>Campyloneurum phyllitidis</i>										
<i>Lellingeria sp 1</i>										
<i>Lepisorus sp 1</i>										
<i>Pecluma sp 1</i>										
<i>Pecluma sp 2</i>										
<i>Phlebodium sp 1</i>										
<i>Polypodium sp 1</i>										
<i>Serpocaulon fraxinifolium</i>										
<i>Adiantum decurratum</i>										
<i>Eriosorus sp 1</i>										
<i>Morfotipo 5</i>										
<i>aquilinum</i>										
<i>Pteridium sp 1</i>										
<i>Pteris sp 2</i>										
<i>Pteris sp 3</i>										
<i>Pteris sp 4</i>										
<i>Tectaria sp 1</i>										

<i>Tectaria sp 2</i>										
<i>Thelypteris sp 1</i>										
<i>Thelypteris sp 2</i>										
<i>Thelypteris sp 3</i>										
<i>Thelypteris sp 4</i>										
<i>Thelypteris sp 5</i>										
<i>Thelypteris sp 6</i>										
<i>Thelypteris sp 7</i>										
<i>Thelypteris sp 8</i>										
<i>Thelypteris sp 9</i>										
<i>Thelypteris sp 10</i>										
<i>Thelypteris sp 11</i>										
<i>Cystopteris fragilis</i>										
<i>Diplazium grandifolium</i>										
<i>Diplazium hians</i>										
<i>Diplazium macrophyllum</i>										
<i>Diplazium nervosum</i>										
<i>Diplazium striatastrum</i>										
<i>Diplazium wilsonii</i>										
<i>Diplazium sp 1</i>										
<i>Diplazium sp 2</i>										
<i>Diplazium sp 3</i>										
<i>Diplazium sp 4</i>										
<i>Diplazium sp 5</i>										
<i>Diplazium sp 6</i>										
<i>Diplazium sp 7</i>										
<i>Morfotipo 1</i>										
<i>Morfotipo 3</i>										
<i>Morfotipo 4</i>										