

**ANÁLISIS DE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES DE MONILÓFITOS
TERRESTRES EN DIFERENTES COBERTURAS VEGETALES DEL
PARQUE NACIONAL NATURAL SERRANÍA DE LOS YARIGUÍES
(SANTANDER-COLOMBIA)**

JORGE IVAN MEZA ORTIZ

**UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA
BUCARAMANGA**

2011

**ANÁLISIS DE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES DE MONILÓFITOS
TERRESTRES EN DIFERENTES COBERTURAS VEGETALES DEL
PARQUE NACIONAL NATURAL SERRANÍA DE LOS YARIGUÍES
(SANTANDER-COLOMBIA)**

JORGE IVAN MEZA ORTIZ

Trabajo de grado presentado como requisito para optar al título de
BIÓLOGO

Director

CÉSAR MARÍN

Profesor Asistente

Escuela de Biología

Universidad Industrial de Santander

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGÍA

BUCARAMANGA

2011

En muestra de mi eterno agradecimiento a las personas que me ayudaron a lograr todas mis metas, dedico este trabajo a:

Mi Familia por su incondicional e incansable apoyo.

Los profesores Humberto, Alicia y César por brindarme las más valiosas enseñanzas para la vida.

*Silvia Jerez, Silvia Vásquez, Silvia Serrano, Andrea y Katherine por las palabras adecuadas,
en el momento adecuado.*

*Roberto, Carlos, Edwin y Lerney porque con su amistad comprobé que las cargas son más livianas
si la llevamos entre varios.*

*Y con el más especial cariño a Sofía, con quien aprendí que nada en la vida es casual
y que los detalles más pequeños son los más significantes.*

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo hizo parte del proyecto “*Caracterización Florística del Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes*” financiado por Parques Nacionales Naturales de Colombia y ejecutado por el Núcleo de Estudios en Biología Vegetal de la escuela de Biología de la Universidad Industrial de Santander.

Agradezco a los funcionarios del PNN SEYA, Libardo Suárez, Irwin Durte y Jorge Zárate, por las facilidades logísticas ofrecidas en campo, y los lugareños de los sitios de muestreo que siempre nos acogieron con calidez.

A Roberto Angarita-Acosta Acosta por su valioso e incansable apoyo en la fase de campo y la determinación de los ejemplares.

A César Marín por la dirección, dedicación y continuo apoyo en la elaboración de este trabajo.

CONTENIDO

	pág.
INTRODUCCIÓN	13
1. MATERIALES Y MÉTODOS	16
1.1 <i>Área de estudio</i>	16
1.2 <i>Toma de datos</i>	17
1.3 <i>Análisis de datos</i>	19
2. RESULTADOS	20
2.1 <i>Riqueza y diversidad</i>	20
2.2 <i>Análisis de suelos y factores abióticos</i>	22
3. DISCUSIÓN	24
3.1 <i>Riqueza y diversidad</i>	24
3.2 <i>Análisis de suelos y factores abióticos</i>	26
4. CONCLUSIONES	30
BIBLIOGRAFÍA	32
ANEXOS	38

LISTA DE TABLAS

	pág.
Tabla 1. Ubicación y algunas características de las parcelas establecidas en el estudio.	18
Tabla 2. Riqueza y diversidad de cada una de las unidades ecológicas evaluadas.	21
Tabla 3. Riqueza, características del suelo, inclinación y apertura de dosel de las siete parcelas establecidas en el estudio. UE = Unidad Ecológica; Par = Parcela; Sp = Número de especies; Ind = Número de individuos; Incl = Inclinación; AD = Apertura de dosel.	22
Tabla 4. Cargas por componente del PCA para las variables medidas. Se resaltan los valores más importantes para cada componente y las variables más influyentes.	23

LISTA DE FIGURAS

	PÁG.
Figura 1. Ubicación del Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes en Colombia y Santander, de las unidades ecológicas estudiadas y de las parcelas establecidas (puntos en rojo).	16
Figura 2. Curvas de rarefacción basadas en los modelos de abundancia ACE y Chao 1, con 10.000 aleatorizaciones de los datos.	20
Figura 3. Dendrograma de los índices de similitud de Jaccard y de Sorensen de las unidades ecológicas evaluadas.	21
Figura 4. Biplot del PCA. Los números del 1-7 indican las parcelas establecidas en el estudio. La longitud de los vectores indica el coeficiente de correlación de las variables con los ejes.	23

LISTA DE ANEXOS

	PÁG.
Anexo 1. Lista de familias y especies de Monilófitos terrestres y las abundancias reportadas para cada unidad ecológica.	38
Anexo 2. Índices de similitud de Jaccard (sobre la diagonal) y de Sorensen (bajo la diagonal) para las unidades ecológicas evaluadas.	39

RESUMEN

TÍTULO: ANÁLISIS DE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES DE MONILÓFITOS TERRESTRES EN DIFERENTES COBERTURAS VEGETALES DEL PARQUE NACIONAL NATURAL SERRANÍA DE LOS YARIGUÍES (SANTANDER-COLOMBIA)*

AUTOR: Jorge Ivan Meza Ortiz **

PALABRAS CLAVES: Helechos, bosques andinos, diversidad, cationes del suelo, heterogeneidad edáfica.

DESCRIPCIÓN:

Se evaluó la diversidad de Monilófitos terrestres entre coberturas vegetales del PNN Serranía de Los Yariguíes, probando si la misma está influenciada por características edáficas, inclinación del terreno, y/o intensidad lumínica. Para ello, se establecieron 68 unidades de muestreo de 100 m², distribuidas en las cuatro principales unidades ecológicas (UE) del parque, definidas previamente de imágenes de sensores remotos. Se registró la abundancia de cada especie, se midió la inclinación del terreno y la apertura del dosel y se determinó el contenido de C, P, Ca, Mg, Na, K, Al, textura y pH del suelo de cada parcela. Se determinaron la diversidad alfa y beta de cada UE y cuáles variables edáficas y ambientales explicaban mejor los cambios en la diversidad. Se reportaron un total de 2.983 individuos pertenecientes a 58 especies de 24 géneros y 15 familias. Aunque la riqueza de especies fue más o menos constante, la similitud florística fue baja entre UE, sustentando que representan coberturas vegetales diferentes y demostrando la potencialidad del uso de Monilófitos como indicadores para análisis de heterogeneidad de hábitats. La variación en la diversidad estuvo influenciada en una medida considerable por las concentraciones de Ca, Na y Al del suelo, de modo que se comprueba que para el área de estudio, la heterogeneidad edáfica juega un papel importante promoviendo la diversidad, mientras que la inclinación del terreno y la intensidad lumínica resultaron variables poco descriptivas.

* Trabajo de investigación.

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

ABSTRACT

TITLE: DIVERSITY ANALYSIS OF TERRESTRIAL MONILOPHYTES IN DIFFERENT LAND COVERS FROM THE NATIONAL NATURAL PARK SERRANÍA DE LOS YARIGUÍES (SANTANDER-COLOMBIA)*

AUTHOR: Jorge Ivan Meza Ortiz **

KEY WORDS: Ferns, Andean forest, diversity, soil cations, edaphic heterogeneity.

DESCRIPTION:

The diversity of terrestrial Monilophytes between different land cover types in the National Natural Park Serranía de Los Yariguíes was evaluated, testing if such diversity is influenced by edaphic conditions, slope, and/or light intensity. Sixty-eight sampling units were established, each one of 100 m², distributed among the four main Ecological Units (EU) of the park, which were defined previously from remote sensors. We registered the abundance for each species, terrain slope, canopy openness, as well as soil contents of C, P, Ca, Mg, Na, K, Al, texture and pH, for each plot. Alfa and beta diversity for each EU were calculated and both edaphic and environmental variables, which explained most of the diversity variation were determined. A total of 2983 individuals, 58 species, 24 genera and 15 families were recorded. Although species richness was almost constant, floristic similarity was low between EU, supporting that each unit represents a different vegetation type and Monilophytes can be used as habitat heterogeneity indicators. Diversity variation was influenced mainly by soil Ca, Na and Al concentrations and hence, for the study area, edaphic heterogeneity plays an important role in determining diversity, whereas slope and light intensity are not such important variables.

* Research

** Faculty of Sciences, School of Biology. Director: César Marín

INTRODUCCIÓN

La organización de la riqueza de especies en los bosques tropicales es una cuestión que ha intrigado a los biólogos desde hace mucho tiempo (Tuomisto *et al.* 1998). A pesar de los estudios realizados, aún no está claro cómo cambia y qué factores hacen variar la diversidad de especies vegetales dentro de los distintos tipos de vegetación. Sin embargo se ha sugerido que la riqueza local de especies vegetales (diversidad alfa) varía principalmente a lo largo de gradientes edáficos dentro del ámbito del bosque tropical (Tuomisto *et al.* 2002) o que puede verse influenciada por la intensidad lumínica (Jones *et al.* 2006).

Muchos estudios han abordado las tendencias de la riqueza de especies a lo largo del gradiente de nutrientes del suelo, pero los resultados encontrados han sido controversiales (Tuomisto *et al.* 2002). Algunos de esos estudios han indicado que la riqueza de especies incrementa con la fertilidad del suelo (Tuomisto y Poulsen 1996; Tuomisto 1998) mientras que otros han encontrado exactamente lo opuesto (Huston 1980), un pico de riqueza a fertilidades intermedias (Ashton 1992), o que estas no se relacionan en absoluto (Clinebell *et al.* 1995).

Los estudios realizados considerando variables edáficas y ambientales han mostrado que las relacionadas con la composición de especies a escalas local y/o regional, son las características del suelo (contenido de nutrientes y textura) y la topografía (Svenning 1999; Pitman *et al.* 2001; Condit *et al.* 2002; Tuomisto *et al.* 2003a, b; Vormisto *et al.* 2004; Svenning *et al.* 2006) o la disponibilidad de la humedad y duración del periodo seco (ter Steege *et al.* 2003; Engelbrecht *et al.* 2005). Por otra parte, pocos estudios han incluido la intensidad lumínica como un predictor de la variación de la composición de especies. Al respecto Jones *et al.* (2006) reportaron una correlación entre la diversidad y esta variable, mientras que Zuquim *et al.* (2009) encontraron lo contrario.

Aunque se han evaluado hipótesis que relacionan factores ambientales o edáficos y la diversidad de algún grupo vegetal, estas dinámicas aún no están totalmente claras y las respuestas de la diversidad a estos factores no están claramente establecidas. Para el Neotrópico se han realizado varios estudios que tienen como objetivo entender los patrones de variación de la riqueza de especies de helechos con respecto a las variaciones ambientales y edáficas. Estos estudios se han realizado en los bosques tropicales de Costa Rica (Jones *et al.* 2006, 2008), Panamá (Svenning *et al.* 2006) y la Amazonía, los cuales han encontrado resultados muy variables.

Entre los trabajos realizados en la Amazonía se destacan los de Tuomisto y Poulsen (1996), Tuomisto y Ruokolainen (2005) y Ruokolainen *et al.* (2007), los cuales se realizaron en parte en la Amazonía Colombiana, además del realizado por Duque *et al.* (2005), el cual fue ejecutado totalmente en el país. Los anteriores son unos de los pocos registros de este tipo estudios para Colombia. Para las zonas andinas solo se tiene la referencia del trabajo realizado por Angarita-Acosta (2011), en un gradiente altitudinal situado en el departamento de Santander (Colombia).

A causa de que el muestreo de árboles de dosel es muy laborioso, se ha sugerido que los datos de las plantas del sotobosque pueden ser usados como un sustituto para documentar los patrones florísticos más fácilmente (Duque *et al.* 2005; Ruokolainen *et al.* 2007). También se debe tener en cuenta que si la composición de la comunidad vegetal es al menos parcialmente determinística, y los diferentes grupos de plantas reaccionan a un conjunto común de variables, entonces el inventario de solo una pequeña parte de la flora debería dar un indicio de todo el patrón florístico del bosque (Ruokolainen *et al.* 2007). Lo anterior es importante en la medida que el desarrollo de modelos predictivos de distribución de especies basado en estudios locales tiene un amplio rango de aplicaciones para la biología

de la conservación, la biogeografía y estudios de cambio climático (Zuquim *et al.* 2009).

Adicionalmente, Higgins y Ruokolainen (2004) sugieren que la concentración del esfuerzo de muestreo en un taxón preseleccionado (género o familia) es más eficiente en la representación de los patrones florísticos de todo el conjunto de datos, que concentrarse en una clase de tamaño preseleccionado. De este modo el registro de los patrones de distribución y las asociaciones ecológicas de los Monilófitos, pueden ayudar a entender la estructura de las comunidades vegetales en los bosques tropicales en general (Tuomisto y Poulsen 1996).

El grupo de los Monilófitos (*sensu* Pryer *et al.* 2004) corresponde al conjunto de especies comúnmente conocidas como helechos, en el cual además se incluyen las especies de *Equisetum* y Psilotopsida (antes consideradas plantas afines a los helechos). Este grupo se caracteriza por el origen endodérmico de las raíces secundarias, protoxilema mesarco en los tallos, tapetum plasmodial pseudoendospórico y espermatozoides con 30 a 1000 flagelos (Smith *et al.* 2006). Actualmente se estiman unas 9000 especies de Monilófitos en todo el mundo y su máxima diversidad se observa en los trópicos, especialmente en las zonas montañosas, tales como los Andes Colombianos (Tryon y Tryon 1982). Hasta el momento en el país se han registrado 1515 especies de helechos y plantas afines (Murillo-Pulido *et al.* 2008).

Con el fin de evaluar si la diversidad de Monilófitos es distinta entre coberturas vegetales y si está influenciada por características edáficas y/o ambientales, se analizó la variación de la diversidad de Monilófitos terrestres presentes en diferentes unidades ecológicas del Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes, como respuesta a características edáficas, inclinación del terreno e intensidad lumínica.

1. MATERIALES Y MÉTODOS

1.1 Área de estudio

El trabajo se realizó en el Parque Nacional Natural Serranía de Los Yarigués (SEYA), ubicado al norte de la cordillera oriental de los Andes Colombianos, en el departamento de Santander. El parque cuenta con una extensión de 59.063 hectáreas, sus altitudes oscilan entre 500 y 3.200 msnm y la precipitación varía desde 1200 hasta 4.000 mm/año, con períodos de lluvias altas de Marzo a Mayo y de Septiembre a Noviembre y lluvias bajas el resto del año (Díaz 2008). La ubicación del parque y de las parcelas establecidas en este estudio se indica en la figura 1, en la que además se muestran las unidades ecológicas evaluadas.

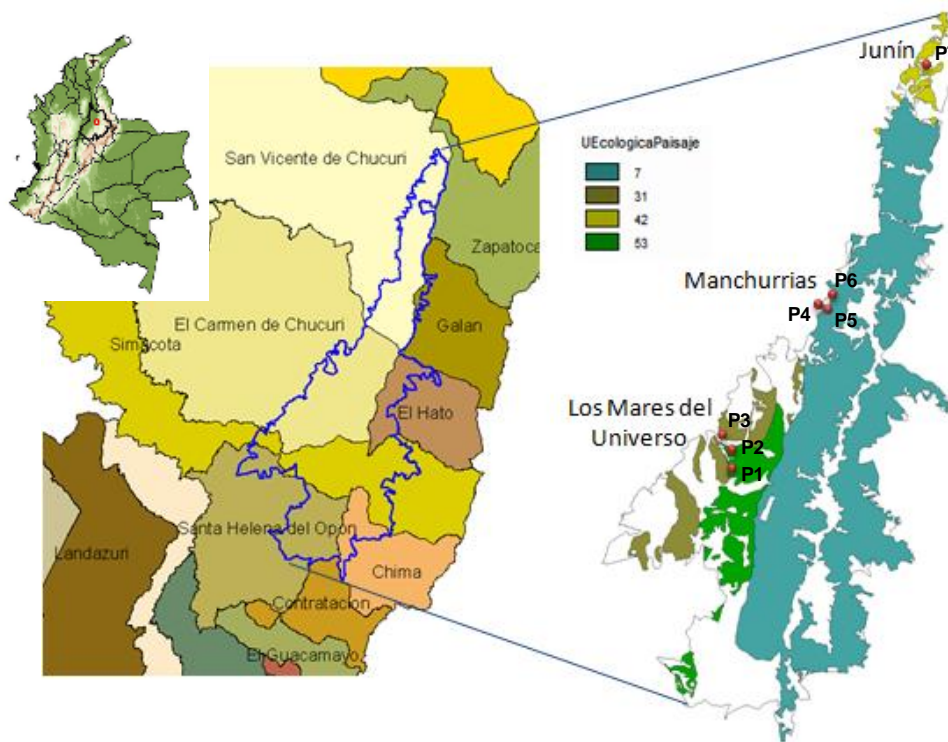


Figura 1. Ubicación del Parque Nacional Natural Serranía de los Yarigués en Colombia Santander, de las unidades ecológicas estudiadas y de las parcelas establecidas (puntos en rojo).

SEYA está compuesto por 73 unidades ecológicas (UE) determinadas por la integración de unidades fisiográficas, la cobertura vegetal y uso de la tierra, y definidas según la metodología de Corin Land Cover adaptada para Colombia Olaya (2011). El 85% de la extensión del parque corresponde a *Bosques densos altos de tierra firme*, los cuales son áreas que forman una extensión continua de cobertura arbórea, poseen una altura superior a los 15 metros y no están en zonas de inundación (Olaya 2011).

1.2 Toma de datos

Se establecieron 68 unidades de muestreo (subparcelas) de 10 x 10 m, distribuidas en las cuatro UE más representativas del parque según su extensión (UE 7, UE31, UE 42 y UE53). Se delimitaron 10 subparcelas contiguas orientadas en sentido Norte-Sur para formar una unidad de 1000 m² llamada parcela, excepto en la UE 42 donde se delimitaron 8 subparcelas contiguas, muestreando así un área de 800 m². En la figura 1 se muestra la distribución de las parcelas en el parque y en la tabla 1 la localización y algunas de sus características.

En cada parcela se tomó 1 kg de suelo, compuesto por la mezcla de 10 submuestras tomadas en el centro de cada subparcela, siguiendo el protocolo propuesto por van Reeuwijk (1993). Estas muestras se analizaron en el Laboratorio Químico de Suelos de la Universidad Industrial de Santander, para determinar los contenidos de materia orgánica (%C), fósforo (P), calcio (Ca), potasio (K), magnesio (Mg), sodio (Na), aluminio (Al), arena, limo, arcilla y el pH.

La inclinación del terreno (pendiente) fue medida con un clinómetro como la diferencia entre el punto más alto y el más bajo de cada subparcela, como lo

sugieren Tuomisto *et al.* (2002). La inclinación de la parcela se asumió como el promedio de la inclinación de las subparcelas.

Tabla 1. Ubicación y algunas características de las parcelas establecidas en el estudio.

Parcela	Ubicación	Altitud (msnm)	UE	Zona de Vida de la UE
1	N 06°33'32,7" W 73°31'01,7"	1.566	53	Bosque muy húmedo premontano.
2	N 06°33'57,6" W 73°30'59,6"	1550		
3	N 06°34'51,1" W 73°31'28,1"	1.076	31	Bosque muy húmedo premontano.
4	N 06°40'50,5" W 73°27'00,2"	1.099	7	Bosque húmedo premontano, Bosque muy húmedo montano bajo, Bosque muy húmedo premontano, Bosque muy húmedo tropical, Bosque pluvial montano.
5	N 06°40'44,4" W 73°26'39,9"	1.772		
6	N 06°41'13,8" W 73°26'14,5"	1.959		
7	N 06°51'41,3" W 73°22'00,5"	1.826	42	Bosque muy húmedo premontano.

La apertura de dosel fue medida tomando una fotografía del dosel en el centro de cada subparcela. Las fotos se tomaron con una cámara digital a 1,5 m del suelo durante las últimas dos horas de sol del día (16:00 - 18:00 horas), para evitar la incidencia directa del sol en el lente de la cámara. Las imágenes se analizaron con el software Gap Light Analyzer (Frazer *et al.* 1999) para determinar el porcentaje de apertura de dosel de cada subparcela. Posteriormente estos valores se promediaron para obtener un único dato para la parcela.

Se contaron todos los individuos de Monilófitos terrestres con al menos una fronda de más de 10 cm de longitud (para evitar la inclusión de individuos juveniles difíciles de identificar), presentes dentro de cada subparcela. En las especies con amplia propagación vegetativa, cada rizoma se contó como un solo individuo. Los

individuos epífitos no se tuvieron en cuenta, debido a que no tienen relación directa con el suelo, y se asume que las variables aquí tratadas no tienen efecto directo en su diversidad.

Se recolectaron dos muestras representativas de cada morfoespecie, siguiendo la metodología estándar para recolecta, conservación y herborizado de muestras botánicas. Cada morfoespecie se determinó hasta la mínima categoría taxonómica posible, utilizando las claves de identificación disponibles en Lellinger (1989), Moran y Riba (1995) y Mickel y Smith (2004), y por comparación con las colecciones de referencia de los Herbarios de la Universidad Industrial de Santander (UIS) y del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (COL). Los ejemplares recolectados se depositaron en el herbario UIS y corresponden a los números de colecta JMO 460 a 590.

1.3 Análisis de datos

Con el fin de evaluar la representatividad del muestreo realizado, se calculó una curva de rarefacción utilizando el programa EstimateS 6.0 (Colwell 2000), haciendo 10.000 aleatorizaciones de los datos. A continuación se determinó la diversidad alfa (índices de Shanon-Wiener y de Simpson) de las especies de Monilófitos para cada una de las UE y la similitud florística (índices de Jaccard y de Sorensen) entre las UE evaluadas, utilizando el programa Past 2.12 (Hammer *et al.* 2001). Posteriormente se realizó un análisis de componentes principales (PCA) con el programa Past 2.12 (Hammer *et al.* 2001) para determinar cuáles variables edáficas y/o ambientales explican mejor los cambios en la diversidad de especies del grupo evaluado. Estas variables fueron normalizadas convirtiéndolas a logaritmo natural (Ln), excepto el pH (porque se trata de un logaritmo), antes de ser analizadas en el PCA.

2. RESULTADOS

2.1 Riqueza y diversidad.

Se reportaron un total de 2.983 individuos de Monilófitos terrestres pertenecientes a 58 especies, de las cuales 42 se encontraron en una sola UE. Las especies más abundantes fueron *Diplazium carnosum* H. Christ y *Saccoloma inaequale* (Kunze) Mett. con 411 y 363 individuos respectivamente. *S. inaequale* y *Asplenium cirratum* Rich. ex Willd. se reportaron en cinco de las siete parcelas establecidas, siendo las especies más frecuentes del estudio. Solo *S. inaequale* fue reportada para las cuatro UE evaluadas. De los 24 géneros reportados, *Cyathea* y *Diplazium* fueron los de mayor riqueza con 8 especies cada uno. De las 15 familias encontradas, la de mayor riqueza fue Dryopteridaceae con 6 géneros y 12 especies (Anexo 1).

La curva de rarefacción demostró una representatividad superior al 85% para los modelos basados en abundancia ACE y Chao 1 (Figura 2). Esto indica un registro significativo de la diversidad de especies esperada para los sitios de muestreo.

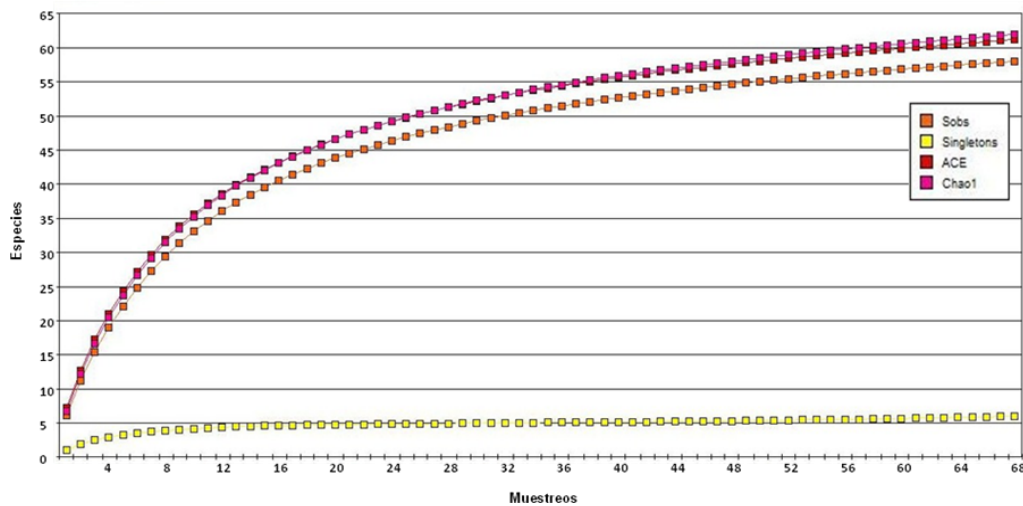


Figura 2. Curvas de rarefacción basadas en los modelos de abundancia ACE y Chao 1, con 10.000 aleatorizaciones de los datos.

La UE 7 presentó la densidad más alta de individuos, así como el mayor número de especies y de individuos, y los valores de índices de diversidad más altos de las cuatro UE evaluadas (Tabla 2).

Tabla 2. Riqueza y diversidad de cada una de las unidades ecológicas evaluadas.

	UE 53	UE 31	UE 7	UE 42
No. Especies	24	11	31	12
No. Individuos	895	346	1437	302
Densidad (ind/m²)	0.448	0.346	0.479	0.378
Shanon-Wiener	2.00	1.737	2.968	1.743
Simpson (1-D)	0.748	0.772	0.932	0.780

La similitud florística entre las UE fue relativamente baja (Figura 3). Los índices de Jaccard y de Sorensen mostraron que, de las UE evaluadas, las 7 y 53 son las más similares en cuanto a su composición de especies, mientras que la unidades 31 y 42 son las menos similares.

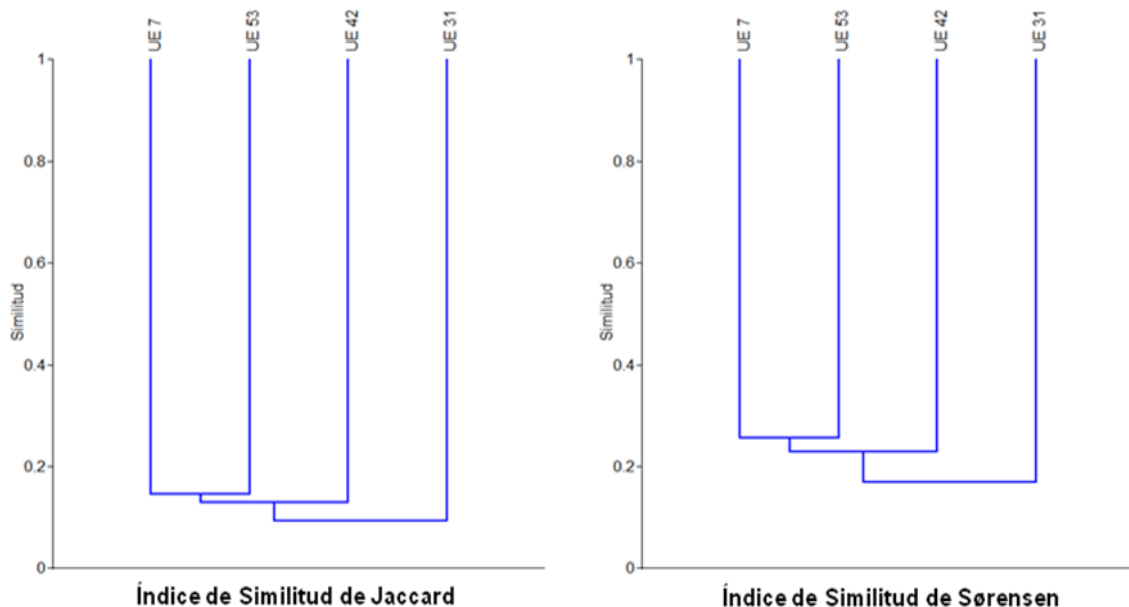


Figura 3. Dendrogramas de los índices de similitud de Jaccard y de Sorensen de las unidades ecológicas evaluadas.

2.2 Análisis de suelos y factores abióticos

Los análisis de suelos de las parcelas revelaron un contenido bajo de materia orgánica (% C), suelos ácidos y en general arenosos (Tabla 4). Igualmente el porcentaje de apertura de dosel fue bajo en todas las parcelas. Para las demás variables edáficas y la inclinación del terreno, se encontró una marcada diferenciación entre parcelas de diferentes UE, como entre parcelas de la misma UE.

Tabla 3. Riqueza, características del suelo, inclinación y apertura de dosel de las siete parcelas establecidas en el estudio.

UE	Par	Sp	Ind.	pH	C (%)	P (ppm)	Concentración de cationes (meq/100 g suelo)					Arena (%)	Limo (%)	Arcilla (%)	Incl. (°)	AD (%)
							Ca	Mg	Na	K	Al					
53	1	17	453	3.4	5.73	31.4	2.38	0.92	0.13	0.42	6.4	70	14	16	8.5	19.28
	2	13	442	4.9	2.15	16.5	3.78	0.71	0.13	0.31	1.0	50	40	10	15	16.75
31	3	11	346	3.4	4.30	21.4	0.10	0.46	0.09	0.4	8.6	80	12	8	16	19.39
	4	12	297	3.3	4.03	8.52	0.85	0.83	0.01	0.17	3.8	80	16	4	57.5	16.72
7	5	16	718	4.2	3.90	52.3	4.50	1.66	0.22	0.59	3.6	74	16	10	35.5	16.61
	6	13	420	3.5	1.14	13.7	0.03	0.25	0.01	0.14	0.4	76	14	10	8	17.86
42	7	13	304	3.8	8.56	20.4	0.50	1.04	0.20	0.36	10.8	90	8	2	30	22.63

UE = Unidad Ecológica; Par = Parcela; Sp = Número de especies; Ind = Número de individuos; Incl = Inclinación; AD = Apertura de dosel

El análisis de componentes principales basado en las variables edáficas y ambientales de las parcelas, mostró que la mayor variabilidad se presentó en los componentes 1 (56,25 %), 2 (22.48%) y 3 (12.87%), los cuales suman el 91.6% de la varianza total. La representatividad de cada variable en la varianza de los componentes 1, 2 y 3 del PCA se observa en la tabla 4. En la figura 4 y la tabla 4 se muestra que los cationes Ca, Na y Al son los que explican la mayor varianza.

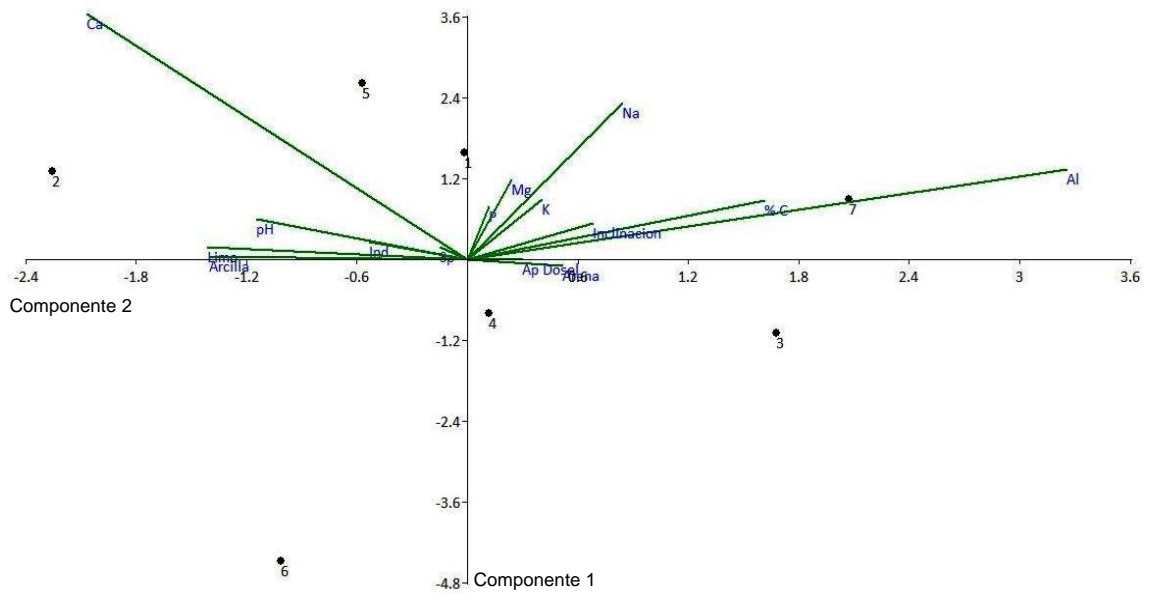


Figura 4. Biplot del PCA. Los números del 1 - 7 indican las parcelas establecidas en el estudio. La longitud de las líneas indica el coeficiente de correlación de las variables con los ejes.

Tabla 4. Cargas por componente del PCA para las variables medidas. Se resaltan los valores más importantes para cada componente y las variables más influyentes.

Variable	PC 1	PC 2	PC 3
No. de especies	0.0358	-0.0304	0.0339
No. de individuos	0.0530	-0.1075	0.1124
pH	0.1193	-0.2308	0.0838
C	0.1747	0.3232	-0.0817
P	0.1569	0.0235	0.3095
Ca	0.7326	-0.4156	-0.3447
Mg	0.2364	0.0479	-0.1418
Na	0.4652	0.1684	0.5776
K	0.1794	0.0812	0.2012
Al	0.2682	0.6529	-0.0699
Arena	-0.0205	0.1036	-0.0282
Limo	0.0378	-0.2840	-0.0293
Arcilla	0.0088	-0.2818	0.3254
Inclinación	0.1074	0.1366	-0.5003
Ap. de dosel	0.0007	0.0595	0.0309
Varianza	56.25	22.48	12.87

3. DISCUSIÓN

3.1 Riqueza y diversidad

La densidad de individuos presentó una variación de 0.133 ind/m² entre la UE más densa y la menos densa (UE 7 y UE 31 respectivamente) (Tabla 2). Teniendo en cuenta que todas las UE evaluadas tuvieron distinta intensidad de muestreo (desde 800 m² para la UE 42 hasta 3.000 m² para la UE 7) y representan coberturas vegetales distintas, esta diferencia de densidad es baja, lo cual resalta la representatividad de muestreo alcanzada con el método utilizado.

El número de individuos encontrados por parcela en este trabajo (Tabla 3) es similar a los reportados por Angarita-Acosta (2011), quien utilizó la misma unidad de muestreo y reportó entre 271 y 753 individuos de Monilófitos terrestres por parcela (con un promedio de 443.3 individuos), en un estudio realizado en un gradiente altitudinal de bosques andinos de Santander, y del cual solo se tuvieron en cuenta las parcelas ubicadas a altitudes similares a las de este trabajo para realizar la comparación.

La riqueza de especies, varió entre 11 y 17 especies por parcela (Tabla 3). Este resultado es similar al reportado por Angarita-Acosta (2011), quien reportó entre 10 y 19 especies por parcela. Lo anterior brinda una idea de la riqueza y abundancia de Monilófitos en los bosques andinos del departamento de Santander, e igualmente muestra la consistencia que se obtiene en los resultados con la implementación del método de muestreo.

La diversidad alfa calculada para las UE (Tabla 2) indicó que la UE 7 es la más equitativa (con base en el índice de Shannon-Wiener) y a su vez la más dominante (según el índice de Simpson). Para las UE 31, 42 y 53, los valores de los índices

de diversidad alfa no mostraron diferencias importantes entre una y otra UE, pero si entre ellas y la UE 7, explicada por la diferencia en el número de especies entre UE, el cual es considerablemente mayor en la UE 7.

En el único trabajo previo sobre diversidad de Monilófitos terrestres en Santander, Angarita-Acosta (2011) utilizando los mismos índices de diversidad reporta valores muy similares a los presentados en este trabajo. Estos resultados muestran que la diversidad de Monilófitos existente en los bosques andinos del departamento puede ser constante, al menos en términos de riqueza y abundancia, teniendo en cuenta que la distancia geográfica existente entre los sitios de muestreo oscila entre 50 y 100 km.

La similitud florística en la composición de especies de Monilófitos terrestres entre las UE obtenida con los índices de similitud de Jaccard y de Sorensen fue en general baja. Los valores obtenidos con el índice de Jaccard fueron notablemente más bajos que los calculados para el de Sorensen (Anexo 2). Esta diferencia entre uno y otro índice está basada en la naturaleza cualitativa del índice de Jaccard (presencia/ausencia de especies), mientras que el índice de Sorensen es de naturaleza cuantitativa, es decir, se basa en las abundancias de las especies.

Lo anterior sustenta que las UE evaluadas representan coberturas vegetales diferentes, aún cuando todas están definidas como bosques altos densos de tierra firme y pertenecen a zonas de vida muy parecidas, como lo sugirió el estudio realizado por Olaya (2011) por el cual el parque fue dividido en UE. En contraste Ayala-Joya (2011) no encontró diferencias en la composición florística entre UE evaluando la diversidad de arboles, indicando que para estas comunidades, las áreas de muestreo requeridas son mayores a las requeridas para Monilófitos. Con los resultados de similitud se confirma que, al menos en cuanto a la composición de especies de Monilófitos terrestres, las UE evaluadas representan comunidades distintas.

3.2 Análisis de suelos y factores abióticos

Las propiedades de los suelos del parque son similares a las reportadas por Angarita-Acosta (2011), quien encontró suelos predominantemente arenosos, ácidos y de bajo contenido de C, Na y K. En ambos sitios de estudio se reportan concentraciones relativamente altas de P y Al, y bajas de Ca y Mg, aunque se presentaron diferencias en las concentraciones de estos elementos entre sitios.

Lo anterior muestra la homogeneidad de los suelos de los bosques andinos del departamento, debido al origen por plegamientos de estratos sedimentarios continentales y marinos, de edad jurásica, cretácica y cuaternaria de las zonas montañosas de Santander (Díaz 2008). Adicionalmente se destaca que las muestras de suelos tomadas en ambos estudios fueron analizadas en el mismo laboratorio, por lo cual se da mayor validez a la comparación de los suelos de estos dos sitios, pues los análisis se hicieron bajo los mismos protocolos de laboratorio.

Las características de los suelos del parque contrastan notablemente con las reportadas para la Amazonía, sitio ampliamente estudiado con trabajos similares. Tuomisto *et al.* (2003c) encontraron concentraciones de cationes que superan por aproximadamente el doble a las de suelos andinos, y que la textura del suelo cambia notoriamente su conformación, con el limo como el componente predominante del suelo en una proporción superior al 50%. Todo esto se debe al origen geológico diferente entre la Amazonía y las zonas andinas.

Respecto de los contenidos de arena, limo y arcilla (textura del suelo), en este estudio se encontró que explican poca varianza del PCA (Tabla 4), y por tanto en este caso se mostraron como variables poco explicativas. Esto contrasta con lo

obtenido en estudios para la Amazonia brasilera, donde la textura del suelo constituye el principal factor relacionado con la variación de la diversidad de Pteridofitos, como lo reportan Zuquim *et al.* (2009).

Tryon y Tryon (1982) mencionan que para obtener condiciones óptimas de crecimiento y desarrollo para Pteridófitos terrestres, el pH del suelo debe estar en un rango de 4.0 a 5.5. Además el pH se relaciona con la textura del suelo y se ha reconocido como un importante factor para el desarrollo del esporofito determinando la disponibilidad de nutrientes (Ranal 1995). También se conoce que los suelos ácidos generalmente presentan deficiencias de cationes como Ca, Mg, P, Mo y B, elementos que pueden ser esenciales en el metabolismo vegetal, o concentraciones altas de Al, Fe, Zn y Mn, los cuales pueden ser tóxicos para muchas especies vegetales (Taiz y Zeiger 1998). De este modo los suelos ácidos son de importancia para la diversidad del grupo de los helechos y afines

Pese a lo anterior el pH no representó una variable de importancia en cuanto a la varianza explicada en el PCA (Tabla 4). Este resultado contrasta con lo encontrado por Angarita-Acosta (2011), quien reportó el pH como la variable más explicativa en la variación de la diversidad de Monilófitos terrestres. Igualmente Jones *et al.* (2008) encontró que el pH tiene una fuerte influencia en la variación de la diversidad de Pteridofitos en bosques tropicales de Costa Rica, mientras que Tuomisto *et al.* (2003c) y Poulsen *et al.* (2006) no encontraron una correlación significativa entre el pH y la diversidad de Pteridofitos en la Amazonía. Cabe mencionar que el rango de valores de pH encontrado en este estudio es menor que el reportado en otros trabajos, de modo que no estaría determinando una variación ambiental suficiente para definir cambios en los patrones de diversidad para el área de estudio.

Las concentraciones relativamente altas de Al encontradas, están relacionadas con la acidez reportada del suelo, y por tanto tienen influencia sobre las

deficiencias de Ca y Mg. Aunque el Mg se encontró en concentraciones muy bajas, junto con el Na y K, solo el Na representó una variable de importancia. De este modo el Ca, Na y Al fueron las variables más significativas en este estudio, dada la varianza explicada del PCA, coincidiendo con lo reportado por Angarita-Acosta (2011), quien encontró que Ca y Al eran dos de las variables más importantes, además del Mg, para explicar la variación de la diversidad. Igualmente Potts *et al.* (2002), Phillips *et al.* (2003), Tuomisto *et al.* (2003c), Vormisto *et al.* (2004), Poulsen *et al.* (2006) y John *et al.* (2007) reportan estos cationes como los más importantes en la variación de la diversidad de la composición de especies de Pteridofitos para la Amazonía.

La inclinación del terreno no representó una variable de importancia para explicar la varianza del PCA (Tabla 4). Esto contrasta con los resultados obtenidos por Zuquim *et al.* (2009) para la Amazonía brasilera, quienes encontraron relación entre la composición de especies y la inclinación del terreno. Sin embargo, se debe tener en cuenta que los patrones topográficos son sitio-específicos (Vormisto *et al.* 2004), y que el efecto de la inclinación es probablemente una respuesta conjunta entre la comunidad y las diferencias de humedad, drenaje, baja deposición y otros factores del suelo (Zuquim *et al.* 2009). A partir de esto podemos inferir que la inclinación del suelo es una variable poco descriptiva, pues se pueden encontrar patrones topográficos similares, en hábitats muy diferentes. Además otros factores del suelo influyen en mayor proporción sobre la diversidad, como se demostró en el PCA, pues dependen en mayor medida del material parental del suelo que de la inclinación del terreno.

En varios estudios sobre la composición de comunidades vegetales, gran parte de la variación aún se mantiene sin explicación (Duivenvoorden *et al.* 2002; Tuomisto *et al.* 2003 a, b; Jones *et al.* 2006) lo cual es atribuido a variables ambientales que no han sido tenidas en cuenta en los estudios, entre ellas la disponibilidad de luz.

Sin embargo, en este estudio la apertura de dosel no fue una variable importante en el PCA (Figura 4 y tabla 4).

Lo anterior puede ser atribuido en parte a que los Monilófitos son dependientes de la humedad y de los componentes del suelo, más que de la intensidad lumínica, ya que pueden utilizar eficientemente la luz que pasa a través del dosel (Chazdon *et al.* 1996), pues los helechos del sotobosque tienen adaptaciones para bajos niveles de luz y además una baja saturación en la tasa fotosintética (Page 2002). Igualmente se debe tener en cuenta que la apertura de dosel puede resultar una variable poco descriptiva, si se considera que podemos encontrar intensidades lumínicas iguales en sitios muy distantes geográficamente o porcentajes similares de apertura de dosel en diferentes hábitats.

4. CONCLUSIONES

Este estudio encontró algunos cambios importantes en las comunidades de Monilófitos en los diferentes tipos de coberturas vegetales evaluadas, lo cual está ampliamente relacionado con la heterogeneidad edáfica. Aunque la riqueza de especies de Monilófitos terrestres fue más o menos constante entre las UE estudiadas, se encontró una similitud florística baja entre ellas. Esto ofrece una ventaja de interés ecológico, pues se demuestra que existe heterogeneidad de hábitats y de composición de especies de Monilófitos en los sitios estudiados, asegurando un espectro más amplio de especies cubiertas por la figura de conservación del parque.

La variación de la diversidad observada entre UE estuvo influenciada en una medida considerable por las concentraciones de Ca, Na y Al del suelo. De este modo el contenido de cationes tiene una mayor influencia en el comportamiento de la diversidad de los Monilófitos terrestres. Esto concuerda con lo planteado por Ruokolainen *et al.* (2007) sobre la heterogeneidad edáfica, la cual juega un papel importante promoviendo la diversidad beta, y que al menos en los Monilófitos, los patrones florísticos responden en gran medida a patrones edáficos, y pueden llegar a ser predecibles si se tiene suficiente información al respecto.

Adicionalmente estos resultados sustentan el uso de Monilófitos como indicadores para análisis de heterogeneidad de hábitats, como lo promueven Faith y Walker (1996), Ferrier (2002) y Ruokolainen *et al.* (2007). Si bien este grupo de plantas no provee información directa sobre taxones no inventariados, al ser plantas de sotobosque, son mucho más rápidas y accesibles para inventariar que los árboles, lo que permite reconocer y mapear patrones florísticos de áreas grandes en tiempo razonables, de acuerdo con lo sugerido con Ruokolainen *et al.* (2007).

Se debe tener en cuenta que la identificación de las zonas con mayor riqueza de especies y de los factores determinantes de la variación de especies, tiene un gran impacto en las políticas de conservación de las especies y de las áreas que las albergan. Así en el caso de SEYA, para obtener información fiable para la predicción de los patrones florísticos, los inventarios deben ser realizados en múltiples sitios y a diferentes escalas para permitir una comprensión más profunda de la relación biodiversidad - medio ambiente, como lo sugieren Zuquim *et al.* (2009). Esta información es esencial para mejorar la capacidad de predicción de los patrones de biodiversidad en el parque, teniendo en cuenta que la composición de especies de Monilófitos cambió ampliamente con la distancia en la escala geográfica de este trabajo.

Finalmente se debe tener en cuenta para próximos estudios la evaluación de los efectos de la inclusión de otras variables ambientales y edáficas, y cómo los resultados obtenidos podrían variar con diferentes escalas espaciales, temporales y ambientales.

BIBLIOGRAFÍA

ANGARITA-ACOSTA, R. A. Patrón de riqueza de Monilófitos terrestres a lo largo de un gradiente altitudinal (Girón-Páramo de Berlín) en Santander-Colombia. Tesis de grado. Biología. Universidad Industrial de Santander. 2011, 63 pp

ASHTON, P. S. Species richness in plant communities. *En* Fiedler, P. L., y Jain, S. K. (Eds.). *Conservation Biology*. 1992, pp. 3–22. Chapman and Hall, New York.

AYALA-JOYA, L. M. Caracterización estructural y estimación de biomasa aérea de las principales coberturas boscosas en el Parque Nacional Natural Serranía de Los Yariquíes, Santander-Colombia. Tesis de grado. Biología. Universidad Industrial de Santander. 2011, 92 pp.

CHADZON, R. L., PEARCY, R. W., LEE, D. W., y FETCHER, N. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. *Tropical forest plant ecophysiology*. 1996. Chapman and Hall, New York.

CLINEBELL, R. R., PHILLIPS, I. O., GENTRY, A. H., STARK N., y ZUURING, H. Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation*. 1995. 4, 56–90.

COLWELL, R. K. EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (Software and User's Guide), Versión 6.0. 2000. Disponible en <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>

CONDIT R., PITMAN, N., LEIGH JR, E. G., CHAVE, J., TERBORGH, J. R., FOSTER, B., NÚÑEZ-V., P., AGUILAR, S., VALENCIA, R., VILLA, G., MULLER-LANDAU, H. C., LOSOS E., y HUBELL S. P. Beta diversity in tropical forest trees. *Science*. 2002, 295, 666–669.

DÍAZ, M. Parque Nacional Natural Serranía de Los Yariquíes. Plan De Manejo, Versión revisada. Parques Nacionales Naturales. Informe. 2008, 114 pp.

DUIVENVOORDEN, J. F., J. C. SVENING y S. J. WRIGHT. Beta diversity in tropical forest. *Science*. 2002, 295, 636-637.

DUQUE, A. J., DUIVENVOORDEN, J. F., CAVELIER, J., SANCHEZ, M., POLANIA, C., y LEON, A. Ferns and Melastomataceae as indicators of vascular plant composition in rain forests of Colombian Amazonia. *Plant Ecology*. 2005, 178, 1-13.

ENGELBRECHT, B. M. J., KURSAR, T. A., y TYREE, M. T. Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees—Structures and Function*. 2005, 19, 312–321.

FRAZER, G. W., CANHAM, C. D., y LERTZMAN, K. P. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour Ws-eye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York. 1999.

HAMMER, Ø., HARPER, D. A. T., y RYAN, P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontología Electrónica*. 2001, 4, 1-9. Disponible en http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.html

HIGGINS, M. A., y RUOKOLAINEN, K. Rapid tropical forest inventory: a comparison of techniques based on inventory data from western Amazonia. *Conservation Biology*. 2004, 18, 799-811.

HUSTON, M. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. *Journal of Biogeography*. 1980, 7, 147–157.

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., y FOSTER, R. B. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2007, 104, 864-869.

JONES, M., TUOMISTO, H., CLARK, D. B., y OLIVAS, P. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology*. 2006, 94, 181–195.

JONES, M., TUOMISTO, H., y OLIVAS, P. C. Differences in the degree of environmental control on large and small tropical plants: just a samplint effect? *Journal of Ecology*. 2008, 96, 367-377.

LELLINGER, D.B. The ferns and ferns-allies of Costa Rica, Panamá and the Chocó (Part 1: Psilotaceae through Dicksoniaceae). *Pteridologia*, American Fern Society. 1989, 364 pp.

MICKEL, J.T., y SMITH, A.R. The Pteridophytes of Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden*. 2004, Vol 88.

MORAN, R.C., y RIBA, R. Flora Mesoamericana. Vol 1: Psilotaceae a Salviniaceae. 1995, 470 pp.

MURILLO-PULIDO, M. T., MURILLO-ALDANA, J., y LEÓN-PARRA, A. Los Pteridófitos de Colombia. 2008. Biblioteca José Jerónimo Triana No. 18. Bogotá.

OLAYA, E. Zonificación ambiental del Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes. Unidad de Parques Nacionales Naturales-Tragsa. 2011, 133 pp.

PAGE, C. Ecological strategies in fern evolution: a noeopteridological overview. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2002, 119, 1-33.

PHILLIPS, O. L., NÚÑEZ, P., LORENZO, A., PEÑA, A., CHUSPE, M. E., GALIANO, W., YLI, M., y ROSE, S. Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology*. 2003, 91, 757-775.

PITMAN, N. C. A., TERBORGH, J. W., SILMAN, M. R., NÚÑEZ, P., NEILL, D. A., CERÓN, C. E., PALACIOS, W. A., y AULESTIA, M. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology* 2001, 83, 2101-2117.

POTTS, M. D., ASHTON, P. S., KAUFMAN, L. S., y PLOTKIN, J. B. Habitat patterns in tropical rain forests: a comparison of 105 plots in northwest Borneo. *Ecology*. 2002, 83, 2782-2797.

POULSEN, A. D., TUOMISTO, H., y BALSLEV, H. Edaphic and floristic variation within a 1-ha plot of lowland Amazonian rain forest. *Biotropica*. 2008, 38, 468-478.

PRYER, K. M., SCHUETTPELZ, E., WOLF, P. G., SCHNEIDER, H., SMITH, A. R., y CRANFILL, R. Phylogeny and evolution of ferns (monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences. *American Journal Botany*. 2004, 91, 1582–1598.

RANAL, M. A. Establecimiento de Pteridófitas em mata mesófila semidecídua do Estado de Sao Paulo. 2. Natureza dos substrates. *Revista Brasileira de Biologia*. 1995, 55, 583-594.

RUOKOLAINEN, K., TUOMISTO, H., MACÍA, M. J., HIGGINS, M. A., y YLI-HALLA., M. Are floristic and edaphic patterns in Amazonian rain forests congruent for trees, pteridophytes and Melastomataceae? *Journal of Tropical Ecology*. 2007, 23, 13–25.

SMITH, A. R., PRYER, K. M., SCHUETTPELZ, E., KORALL, P., SCHNEIDER, H., y WOLF, P. G. A classification for extant ferns. *Taxon*. 2006, 55, 705–731

SVENNING, J. C. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. *Journal of Ecology*. 1999, 87, 55–65.

SVENNING, J. C., ENGELBRECHT, B. M. J., KINNER, D. A., KURSAR, T. A., STALLARD, R. F., y WRIGHT, S. J. The relative roles of environment, history and local dispersal in controlling the distributions of common tree and shrub species in a tropical forest landscape, Panama. *Journal of Tropical Ecology*. 2006, 22, 575-586.

TAIZ, L., y ZEIGER, E. Plant Physiology. 2nd Edition. Sinauer Associates, Inc. 1998.

TER STEEGE H., PITMAN, N., SABATIER, D., CASTELLANOS, H., VAN DER HOUT, P., y DALY, D. C. A spatial model of tree α -diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation*. 2003, 12, 2255–2277.

TRYON, R. M., y TRYON, A. F. Ferns and allied plants with special reference to tropical America. Springer-Verlag. Nueva York. 1982.

TUOMISTO, H. What satellite imagery and large-scale field studies can tell about biodiversity patterns in Amazonian forests. *Annals of Missouri Botanical Garden*. 1998, 85, 48–62.

TUOMISTO, H., y POULSEN, A. D. Influence of edaphic specialization on the distribution of pteridophyte in neotropical forests. *Journal of Biogeography*. 1996, 23, 283–293.

TUOMISTO, H., POULSEN, A. D., y MORAN, R. C. Edaphic distribution of some species of the fern genus *Adiantum* in Western Amazonia. *Biotropica*. 1998, 30, 392-399.

TUOMISTO, H., RUOKOLAINEN, K., POULSEN, A. D., MORAN, R. C., QUINTANA, C., CAÑAS, G., y CELI, J. Distribution and Diversity of Pteridophytes and Melastomataceae along Edaphic Gradients in Yasuní National Park, Ecuadorian Amazonia. *Biotropica*. 2002, 34, 516–533

TUOMISTO, H., RUOKOLAINEN, K., y YLI-HALLA, M. Dispersal, environmental, and floristic variation of Western Amazonian forests. *Science*. 2003a, 299, 241–244.

TUOMISTO, H., RUOKOLAINEN, K., AGUILAR, M., y SARMIENTO, A. Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology*. 2003b 91, 743–756.

TUOMISTO, H., POULSEN, A. D., RUOKOLAINEN, K., MORAN, R. C., QUINTANA, C., CELI, J., y CAÑAS, G. Linking floristic patterns with soil

heterogeneity and satellite imagery in Ecuadorian Amazonia. *Ecological Applications*. 2003c 13, 352–371.

TUOMISTO, H., y RUOKOLAINEN, K. Environmental heterogeneity and the diversity of pteridophytes and Melastomataceae in western Amazonia. *Biologiske Skrifter Kongelige Danske Videnskabernes Selskab*. 2005, 55, 37-56.

VAN REEUWIJK, L. P. Procedures for soil analysis. Fourth edition. ISRIC Technical Paper 9. Wageningen, The Netherlands. 1993. 95 pp.

VORMISTO, J., TUOMISTO, H., y OKSANEN, J. Palm distribution patterns in Amazonian rainforests: what is the role of topographic variation? *Journal of Vegetation Science*. 2004, 15, 485–494.

ZUQUIM, G., COSTA, F. R. C., PRADO, J., y BRAGA-NETO, R. Distribution of pteridophyte communities along environmental gradients in Central Amazonia, Brazil. *Biodiversity and Conservation*. 2009, 18, 151–166.

ANEXOS

Anexo 1. Lista de familias y especies de Monilófitos terrestres y las abundancias reportadas para cada unidad ecológica.

Familia	Especie	Autor	Abundancia			
			UE 53	UE 31	UE 7	UE 42
ASPLENIACEAE	<i>Asplenium alatum</i>	Ching	0	0	8	0
	<i>Asplenium auritum</i>	Sw.	0	0	54	0
	<i>Asplenium cirrhatum</i>	Rich. ex Willd.	7	28	101	0
	<i>Asplenium riparium</i>	Liebm.	0	0	46	0
BLECHNACEAE	<i>Blechnum lherminieri</i>	(Bory) C. Chr.	0	1	0	0
	<i>Blechnum organense</i>	Brade	0	0	0	1
CYATHEACEAE	<i>Alsophila erinacea</i>	(H. Karst.) D.S. Conant	13	0	0	88
	<i>Cyathea bicrenata</i>	Liebm.	1	0	0	0
	<i>Cyathea bipinnatifida</i>	(Baker) Domin	0	0	61	0
	<i>Cyathea caracasana</i>	(Klotzsch) Domin	0	0	19	0
	<i>Cyathea cf. dissoluta</i>	Baker ex Jenman	24	0	0	0
	<i>Cyathea multiflora</i>	Sm.	0	0	23	0
	<i>Cyathea</i> sp 1		8	0	0	0
	<i>Cyathea</i> sp 2		7	0	0	0
	<i>Cyathea</i> sp 3		0	6	0	0
DENNSTAEDTIACEAE	<i>Dennstaedtia globulifera</i>	(Poir.) Hieron.	0	0	87	0
	<i>Hypolepis hostilis</i>	(Kunze) C. Presl	8	0	0	4
DRYOPTERIDACEAE	<i>Arachniodes denticulata</i>	(Sw.) Ching	0	0	2	0
	<i>Didymochlaena truncatula</i>	(Sw.) J. Sm.	17	0	19	0
	<i>Elaphoglossum</i> sp 1		0	0	66	0
	<i>Elaphoglossum</i> sp 2		0	0	18	0
	<i>Elaphoglossum</i> sp 3		0	0	0	1
	<i>Megalastrum andicola</i>	(C. Chr.) A.R. Sm. y R.C. Moran	0	0	152	25
	<i>Megalastrum cf. lunense</i>	(Christ) A.R. Sm. y R.C. Moran	8	0	0	0
	<i>Megalastrum</i> sp		27	0	0	0
	<i>Peltapteris peltata</i>	(Sw.) C.V. Morton	1	0	0	0
	<i>Polybotrya hickeyi</i>	R.C. Moran	0	8	0	0
	<i>Polybotrya</i> sp		74	0	30	0
<i>Polybotrya stolzei</i>	R.C. Moran	0	0	13	0	

	<i>Hymenophyllum microcarpum</i>	Desv.	0	0	9	0
HYMENOPHYLLACEAE	<i>Trichomanes daucooides</i>	C. Presl	2	0	0	0
	<i>Trichomanes elegans</i>	Rich.	0	106	0	0
	<i>Trichomanes plumosum</i>	Kunze	0	0	9	0
LINDSAEACEAE	<i>Lindsaea lancea</i>	(L.) Bedd.	0	11	24	0
MARATTIACEAE	<i>Danaea cuspidata</i>	Liebmann	0	0	0	14
	<i>Danaea</i> sp		144	51	26	0
OLEANDRACEAE	<i>Oleandra costarricensis</i>	Maxon	4	0	0	0
POLYPODICACEAE	<i>Polypodium</i> sp		0	0	54	0
	<i>Serpocaulon fraxinifolium</i>	(Jacq.) A.R. Sm.	1	18	0	0
	<i>Serpocaulon</i> sp		0	0	73	0
PTERIDACEAE	<i>Pteris altissima</i>	Poir.	0	6	0	0
	<i>Pteris cf. decurrens</i>	C. Presl	0	0	61	3
	<i>Pteris deflexa</i>	Link.	8	0	5	0
	<i>Pteris transparens</i>	Mett.	0	1	0	0
SACCOLOMATAEAE	<i>Saccoloma domingense</i>	(Spreng.) Prantl	6	0	0	0
	<i>Saccoloma inaequale</i>	(Kunze) Mett.	57	110	108	88
TECTARIACEAE	<i>Tectaria antioquiiana</i>	(Baker) C. Chr.	21	0	0	5
THELYPTERIDACEAE	<i>Thelypteris</i> sp 1		8	0	0	0
	<i>Thelypteris</i> sp 2		0	0	44	0
	<i>Thelypteris</i> sp 3		0	0	62	0
WOODSIACEAE	<i>Diplazium bogotense</i>	Hieron	0	0	2	0
	<i>Diplazium carnosum</i>	H. Christ	411	0	0	0
	<i>Diplazium</i> sp 2		4	0	0	0
	<i>Diplazium grandifolium</i>	(Sw.) Sw.	0	0	231	0
	<i>Diplazium hians</i>	Kunze ex Klotzsch	0	0	3	1
	<i>Diplazium macrophyllum</i>	Desv.	34	0	23	0
	<i>Diplazium</i> sp 1		0	0	0	12
	<i>Diplazium striatum</i>	(L.) C. Presl	0	0	4	63

Anexo 2. Índices de similitud de Jaccard (sobre la diagonal) y de Sorensen (bajo la diagonal) para las unidades ecológicas evaluadas.

	UE 53	UE 31	UE 7	UE 42
UE53		0.12903	0.14583	0.125
UE31	0.22857		0.10526	0.04545
UE 7	0.25455	0.19948		0.13158
UE 42	0.22222	0.086957	0.23256	