

Patrones de distribución de especies arbóreas de dosel y sotobosque a escala local en bosques de tierra firme, Amazonia colombiana

Juan Sebastian Barreto-Silva^{1,2}, Dairon Cárdenas López³ & Álvaro Javier Duque Montoya⁴

1. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI, Avenida Vásquez Cobo entre calles 15 y 16, Leticia, Amazonas, Colombia; jbarreto@sinchi.org.co
2. Maestría en Bosques y Conservación Ambiental. Departamento de Ciencias Forestales. Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín
3. Herbario Amazónico Colombiano COAH. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI; dcardenas@sinchi.org.co
4. Departamento de Ciencias Forestales. Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín; ajduque@unal.edu.co

Recibido 08-III-2013. Corregido 08-VIII-2013. Aceptado 05-IX-2013.

Abstract: Distribution patterns of canopy and understory tree species at local scale in a Tierra Firme forest, the Colombian Amazonia. The effect of environmental variation on the structure of tree communities in tropical forests is still under debate. There is evidence that in landscapes like Tierra Firme forest, where the environmental gradient decreases at a local level, the effect of soil on the distribution patterns of plant species is minimal, happens to be random or is due to biological processes. In contrast, in studies with different kinds of plants from tropical forests, a greater effect on floristic composition of varying soil and topography has been reported. To assess this, the current study was carried out in a permanent plot of ten hectares in the Amacayacu National Park, Colombian Amazonia. To run the analysis, floristic and environmental variations were obtained according to tree species abundance categories and growth forms. In order to quantify the role played by both environmental filtering and dispersal limitation, the variation of the spatial configuration was included. We used Detrended Correspondence Analysis and Canonical Correspondence Analysis, followed by a variation partitioning, to analyze the species distribution patterns. The spatial template was evaluated using the Principal Coordinates of Neighbor Matrix method. We recorded 14 074 individuals from 1 053 species and 80 families. The most abundant families were Myristicaceae, Moraceae, Meliaceae, Arecaceae and Lecythidaceae, coinciding with other studies from Northwest Amazonia. Beta diversity was relatively low within the plot. Soils were very poor, had high aluminum concentration and were predominantly clayey. The floristic differences explained along the ten hectares plot were mainly associated to biological processes, such as dispersal limitation. The largest proportion of community variation in our dataset was unexplained by either environmental or spatial data. In conclusion, these results support random processes as the major drivers of the spatial variation of tree species at a local scale on Tierra Firme forests of Amacayacu National Park, and suggest reserve's size as a key element to ensure the conservation of plant diversity at both regional and local levels. *Rev. Biol. Trop.* 62 (1): 373-383. Epub 2014 March 01.

Key words: abundance, Amazon flora, beta diversity, spatial analysis, species distribution.

La composición florística de un sitio en particular es el resultado de la interacción entre los factores ambientales, los procesos biológicos y un conjunto de especies que coexisten en el espacio geográfico (Krebs, 2001). De esta manera, entender la magnitud a la cual, la adaptación a las condiciones del hábitat y/o de la limitación en dispersión determinan los

arreglos de las especies según la configuración espacial (Condit et al., 2002; Tuomisto, Ruokolainen & Yli-Halla, 2003), permite optimizar el diseño de reservas y de estrategias de conservación. En otras palabras, si la dispersión es el mecanismo dominante sobre los patrones de distribución de las especies, el tamaño de las áreas de conservación es un elemento

influyente para prevenir la extinción. Por el contrario, si la especialización de hábitat es el mecanismo dominante, asegurar la inclusión de la mayor heterogeneidad ambiental posible dentro de las áreas protegidas resulta funcional para garantizar el mantenimiento de la diversidad.

El estudio de la distribución de especies de acuerdo con categorías de abundancia y según el estado de desarrollo, además de indagar acerca de los efectos del tamaño de la muestra, busca explicar si la relación de las especies con el medioambiente se refleja en la distribución de las abundancias relativas (Brown, Mehlman & Stevens, 1995; Alonso, Ostling & Etienne, 2008). Según Preston (1962), las especies de abundancia intermedia pueden ser especialmente útiles como indicadores diferenciales de la adaptación al nicho. Entender qué tanto las abundancias relativas pueden o no ser usadas como marcadores de la adaptación al hábitat es de alta relevancia especialmente en los bosques tropicales, donde muy pocas especies están representadas por un alto porcentaje de individuos, mientras la mayoría tienden a ser localmente raras (He, Legendre & LaFrankie, 1996; Condit et al., 2000; Hubbell, 2001; Pitman et al., 2001; He, LaFrankie & Song, 2002; McGill et al., 2007; Zillio & Condit, 2007). Con respecto al grado de desarrollo, algunos estudios han reportado una respuesta diferencial de la adaptación ambiental de las especies vegetales según el tamaño o grado de desarrollo de los individuos, la cual parece incrementar en los individuos jóvenes (Svenning, 1999; Harms, Condit, Hubbell & Foster, 2001; Duque, Sánchez, Cavellier & Duivenvoorden, 2002; Comita, Condit & Hubbell, 2007; Zillio & Condit, 2007).

En el presente estudio, llevado a cabo en una Parcela Permanente en el Parque Nacional Natural de Amacayacu, Amazonía colombiana, se tuvo como objetivo principal investigar en qué grado, las características topográficas - edáficas y/o los procesos biológicos espacialmente estructurados, como la limitación en dispersión, determinan los ensambles de especies arbóreas a escala local. Adicionalmente, se

busca entender el efecto diferencial que pueden tener los factores ambientales y/o espaciales según la variación en las abundancias relativas de las especies y el estado de desarrollo de los individuos. Con esta investigación, se espera aportar información básica que derive en herramientas de apoyo para el manejo y conservación de los bosques de la Amazonía noroccidental.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El área de estudio se localizó en los bosques de tierra firme (3°48'33"02» S - 70°16'04"29» W). La temperatura media anual es de 26°C. La humedad relativa tiene un promedio anual de 86%. La precipitación media es de 3 000mm/año, presentándose un periodo más húmedo entre octubre y mayo; y un período menos lluvioso entre junio y septiembre. La zona de vida según la clasificación de Holdridge (1979) es bosque húmedo tropical (Bh-T). La unidad geológica a la cual pertenece la zona es la Formación Pebas, que data del Terciario superior y tiene un origen Andino. Los suelos derivados de esta formación poseen una fertilidad natural relativamente más alta que la de los suelos derivados del Escudo Guyanés, provenientes del Precámbrico, los cuales poseen una mayor fracción de arena (Hoor, 1994a, b; Duivenvoorden & Lips, 1995). El relieve del terreno es ligeramente ondulado y uniforme.

Trabajo de campo: El muestreo de la vegetación se realizó durante todo el año 2007 y los seis primeros meses del 2008. En la Parcela Permanente Amacayacu cada hectárea es un rectángulo o faja de 20x500m, que se divide en 25 cuadrantes adyacentes de 20x20m; para este estudio cada cuadrante se consideró como una unidad de muestreo. Para el dosel se consideraron diez hectáreas ó 250 unidades de muestreo, en las cuales, se marcaron, codificaron, mapearon y midieron todos los árboles, helechos arbóreos y palmas con diámetro a la altura del pecho (DAP; 1.3m de altura) mayor o igual a 10cm siguiendo la metodología del CTFS (Condit, 1998). Mientras que para el

sotobosque, se estudiaron dos hectáreas separadas 60m entre sí (50 unidades de muestreo, similares a las anteriormente descritas), donde, se marcaron, codificaron, mapearon y midieron todos los árboles, helechos arbóreos y palmas con DAP entre 1 y 10cm. Se colectaron muestras botánicas de todas las especies diferentes encontradas en campo. Las muestras botánicas se dispusieron en periódicos marcados con la placa de los individuos y posteriormente fueron empacadas y alcoholizadas, para ser enviadas al Herbario Amazónico Colombiano COAH del Instituto SINCHI, donde fueron secadas por 48 horas a 60°C en un horno de convección. Todas las muestras que no pudieron ser asignadas a una especie botánica fueron separadas en morfo-especies y tratadas en los análisis como especies diferentes.

Adicionalmente, en cada unidad de muestreo se tomaron tres sub muestras de suelo del primer horizonte mineral, una cada cinco metros en la línea central del cuadrante (5, 10 y 15m) y entre 0 y 10cm de profundidad, las cuales se mezclaron para completar un kilogramo por unidad. Los análisis de suelo se realizaron en el Laboratorio de Ecología y Conservación Ambiental LECA de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Se determinó el contenido de Ca, Mg y K en meq/100g de suelo por el método de Acetato de Amonio 1N, neutro y absorción atómica; la Capacidad de Intercambio Catiónica Efectiva (CICE) fue la suma total de las bases intercambiables obtenidas; el porcentaje de materia orgánica (MO) se obtuvo con la prueba de Walkley & Black y por volumetría; el pH con el método potenciométrico de suelo: agua 1:2 y la textura por el método de Bouyoucos, para obtener el porcentaje de arena (A), limo (L) y arcilla (Ar) (IGAC 2006). Las variables topográficas consideradas fueron: altitud, pendiente y curvatura, definidas de acuerdo a la metodología utilizada por Harms et al. (2001) y por Valencia et al. (2004).

Las abundancias de las especies de dosel y sotobosque se agruparon cada una en octavas (Preston 1948) y posteriormente se clasificaron en tres categorías de abundancia: alta (>16 individuos), media (5-16) y baja (1-4).

Sin embargo, no se consideró la categoría de abundancia baja por las limitaciones de análisis derivadas del muy pequeño tamaño de muestra. La distribución de especies se analizó empleando métodos de ordenación (gradiente) indirectos y directos (Ter Braak, 1987). El análisis de correspondencia linealizado (DCA en inglés), definido como análisis de gradiente indirecto, asume el modelo Gaussiano como modelo de respuesta de las especies, y permite evaluar la diversidad beta en términos de desviaciones estándar entre unidades muestrales (Ter Braak, 1987). Como método directo de ordenación se empleó el análisis de correspondencia canónico (CCA en inglés), que permite correlacionar la distribución de las especies con los factores medioambientales y/o espaciales (Ter Braak, 1987). Se empleó el programa estadístico CANOCO for Windows Versión 4.52 (Ter Braak & Smilauer, 2002).

El espacio geográfico o configuración espacial, comúnmente asociado con el efecto de la dispersión (Jones, Tuomisto, Borcard, Legendre, Clark & Olivas, 2008), fue analizado por medio del método de análisis de Coordenadas Principales de Matrices Vecinas (PCNM, en inglés). Este método consiste en ejes ortogonales, cuyo rango de longitud de onda comprende todas las escalas definidas de acuerdo al muestreo (Jones et al., 2008). Se usó como umbral para generar la matriz truncada una distancia de 20m, reemplazando todas las distancias mayores por cuatro veces esta distancia, es decir 80m (Borcard & Legendre, 2002; Jones et al., 2008). Los ejes ortogonales que resulten significativos, se asocian con estrategias de adquisición de recursos, la regeneración del nicho y las historias de vida de las especies (Kraft, Valencia & Ackerly, 2008).

Todos estos análisis fueron llevados a cabo para todos los datos de especies y para cada una de las categorías de abundancia de especies arbóreas de dosel y de sotobosque. Para hacer la selección de las variables medioambientales y espaciales, incluidas en la partición de la variación, se corrieron CCAs independientes para cada grupo de variables (medioambientales o espaciales) y para cada categoría de

abundancia. Para la selección de variables medioambientales y espaciales se llevó a cabo una selección manual (*i.e. manual forward selection*), asumiendo una probabilidad P de 0.05 para la retención de cada variable independiente. Las variables ambientales químicas, asociadas con la fertilidad, fueron logarítmicamente transformadas antes de ser incluidas en los análisis.

Aquellas variables escogidas independientemente fueron unidas para analizar el total de variación de los datos de composición florística en las parcelas. Sin embargo, las variables se escogieron mediante una selección manual para el CCA y finalmente, se realizó una partición de la variación total explicada de los diferentes componentes para calcular la proporción según la variación de los datos medioambientales, los datos espaciales, o ambos (Borcard, Legendre & Drapeau, 1992; Legendre, Borcard & Peres-Neto, 2008). La fracción ambiental espacialmente explicada (Amb+esp), cuando es negativa, denota, que las variables ambientales y espaciales se explican mejor por separado (Borcard et al., 1992). Este análisis se llevó a cabo de nuevo para todos los datos y para cada una de las categorías de abundancia de las especies arbóreas de dosel y de sotobosque.

RESULTADOS

Composición florística y abundancia:

En total, se registraron 14074 individuos que pertenecen a 1053 especies arbóreas agrupadas en 80 familias botánicas. Las especies más abundantes fueron *Otoba parvifolia* con 396 individuos, seguida por *Eschweilera coriacea* con 348. Considerando solamente las especies de dosel, se registraron un total de 5827 individuos pertenecientes a 670 especies arbóreas, agrupadas en 73 familias botánicas. Para las especies arbóreas de sotobosque se registraron un total de 8247 individuos pertenecientes a 796 especies, agrupadas en 68 familias botánicas (Fig. 1).

Las cinco familias del dosel más abundantes sumaron el 36% del total de individuos. Las familias de mayor riqueza fueron Mimosaceae

(56), Moraceae (45), Sapotaceae (43), Lauraceae (43) y Annonaceae (34). Las especies de dosel más abundantes fueron: *Eschweilera coriacea* (215 ind), *Otoba parvifolia* (215 ind), *Astrocaryum ferrugineum* (194 ind), *Iriarteia deltoidea* (189 ind) y *Eschweilera itayensis* (126 ind).

Las familias más abundantes del sotobosque representaron el 35% del total de individuos. Las familias más ricas en especies fueron Rubiaceae (49), Mimosaceae (48), Lauraceae (46), Annonaceae (42), y Sapotaceae (39). Las especies de sotobosque más abundantes fueron: *Rinorea flavescens* (217 ind), *Otoba parvifolia* (181 ind), *Siparuna guianensis* (167 ind), *Sorocea steinbachii* (157 ind) e *Iryanthera ulei* (146 ind).

Las categorías de abundancias de especies de dosel analizadas fueron: especies con abundancia alta (>16 individuos) 93 especies, que corresponden a 3738 individuos; especies con abundancia media (5 a 16 individuos) 162 especies, que corresponden a 1314 individuos. Para las especies de sotobosque las categorías de abundancias, definidas al igual que en el dosel, fueron: Especies con abundancia alta, 126 especies, que correspondieron a 5270 individuos; especies con abundancia media 248 especies, que correspondieron a 2186 individuos.

Patrones de variabilidad florística: La diversidad beta, de acuerdo con los resultados del DCA, fue relativamente baja dentro de la parcela tanto para el dosel, como para el sotobosque. Respecto a las especies de dosel, la variabilidad se maximizó cuando se empleó la categoría de especies de dosel de abundancia media, alcanzando aproximadamente 7.809 desviaciones estándar a lo largo del eje 2. De igual manera, en las especies de sotobosque, la diversidad beta se maximizó cuando se empleó la categoría de especies de abundancia media, alcanzando aproximadamente 3.870 desviaciones estándar a lo largo del eje 1 (Cuadro 1).

Suelos: El análisis de fertilidad determinó que los suelos son ácidos, con altas

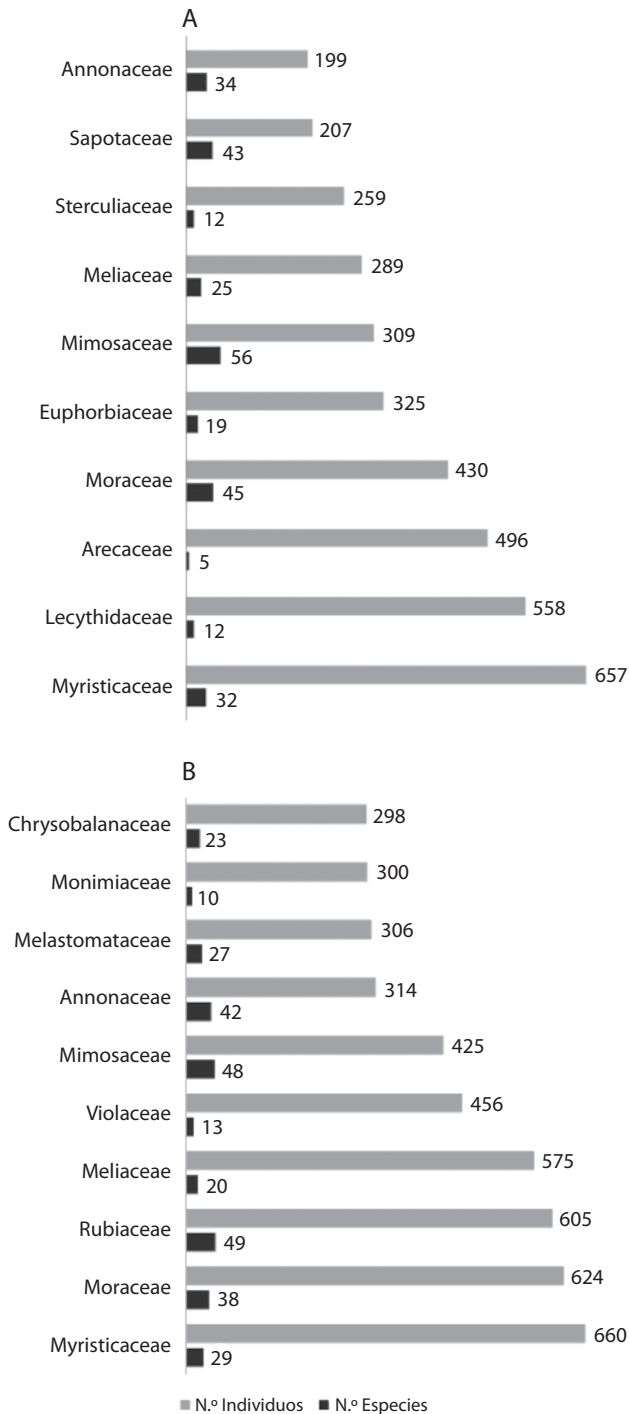


Fig. 1. Familias arbóreas más importantes por abundancia. a. Dosel. b. Sotobosque.
Fig. 1. Most abundant tree families. a. Canopy. b. Understory.

CUADRO 1
DCA especies arbóreas por categorías de abundancia

TABLE 1
DCA tree species by abundance categories and grown form

Categoría de Abundancia	Dosel				Sotobosque			
	Ejes				Ejes			
	1	2	3	4	1	2	3	4
a. Valores propios	0.331	0.254	0.240	0.231	0.293	0.205	0.186	0.146
Longitud de gradiente	3.914	3.760	3.826	3.007	2.717	2.763	2.539	2.118
Inercia total	22.467				5.659			
b. Valores propios	0.306	0.208	0.174	0.153	0.196	0.142	0.098	0.071
Longitud de gradiente	3.110	2.636	2.694	2.844	2.216	1.488	2.122	1.513
Inercia total	7.062				2.068			
c. Valores propios	0.545	0.530	0.483	0.463	0.321	0.264	0.219	0.177
Longitud de gradiente	6.689	7.809	6.457	7.474	3.870	2.778	2.334	2.169
Inercia total	32.202				7.198			

a. Total. b. Alta. c. Media. / a. Total. b. High. c. Medium.

concentraciones de Aluminio. La CICE varió en las 250 unidades de muestreo, debido principalmente a la variación en la concentración de Calcio y Magnesio. Los suelos tienen una fracción alta de grano fino representada por limos y arcillas (Cuadro 2).

Distribución de especies arbóreas y variación ambiental y espacial: De acuerdo

al CCA (Cuadro 3), para el dosel, las variables ambientales y espaciales con mayor significancia estadística por unidad de muestreo fueron: 1) Total de especies: porcentaje de materia orgánica, concentración de Magnesio, fracción de arcillas y altitud. Y 42 ejes; 2) Especies con abundancia alta: concentración de Aluminio, concentración de Magnesio, altitud, pendiente y convexidad. Y 61 ejes; 3) Especies con

CUADRO 2
Análisis de fertilidad de los suelos

TABLE 2
Analysis of soil fertility

Variable	Promedio	Intervalo	Desviación estándar	Coefficiente de variación **
pH	4.42	3.75 - 5.13	0.32	7
Materia orgánica**	2.56	0.57 - 6.12	0.99	38
Aluminio (Al)*	0.62	0.10 - 1.00	0.19	30
Calcio (Ca)*	0.75	0.12 - 6.22	0.72	95
Magnesio (Mg)*	0.42	0.03 - 2.44	0.29	69
Potasio(K)*	0.23	0.07 - 0.59	0.10	43
CICE*	1.98	0.69 - 8.33	0.95	48
Arena (A)**	30	16 - 58	6.72	22
Limo (L)**	47	22 - 68	8.61	18
Arcilla (Ar)**	23	2 - 40	6.74	30

*(cmol (+)/Kg).

** (%).

CUADRO 3
CCA especies arbóreas por categorías de abundancia, fertilidad del suelo, topografía y variables espaciales.
Donde todos fueron significativos*

TABLE 3
CCA tree species by abundance categories, soil, topography and space variables

Categoría de abundancia	Dosel				Sotobosque			
	Ejes							
	1	2	3	4	1	2	3	4
a. Valores propios	0.274	0.198	0.180	0.162	0.239	0.211	0.191	0.181
Suma valores propios	22.467				5.659			
Suma valores propios canónicos	5.013				1.557			
F (%)	1 eje: 0.828, todos: 1.084				1 eje: 0.89, todos: 1.61			
b. Valores propios	0.257	0.151	0.107	0.101	0.186	0.144	0.125	0.116
Suma valores propios	7.062				2.068			
Suma valores propios canónicos	2.261				1.188			
F (%)	1 eje: 1.222, todos: 2.487				1 eje: 0.75, todos: 2.78			
c. Valores propios	0.249	0.215	0.199	0.193	0.276	0.235	0.221	0.197
Suma valores propios	32.202				7.198			
Suma valores propios canónicos	2.027				1.719			
F (%)	1 eje: 0.80, todos: 1.54				1 eje: 1.31, todos: 1.34			

* (p<0.05).

a. Total. b. Alta. c. Media. / a. Total. b. High. c. Medium.

abundancia media: Fracción de arenas y altitud. Y 15 ejes. Para las especies arbóreas de sotobosque fueron: 1) Total de especies: CICE y altitud. Y 8 ejes; 2) Especies con abundancia alta: porcentaje de materia orgánica, CICE y altitud. Y 16 ejes; 3) Especies con abundancia media: pH y CICE. Y 6 ejes.

Partición de la variación florística total:

La partición de la variación total de la composición florística, realizada de acuerdo al total

de especies y para las diferentes categorías de abundancia de especies de dosel y sotobosque, se tiene que: entre el 1 y 14% de la variación total se explica por las variables ambientales. Las variables espaciales explican entre el 5 y 43%. La fracción ambiental espacialmente explicada obtuvo porcentajes de variación entre -1% y 2%. Finalmente, el porcentaje de variación total no explicada, varió entre 42 y 94% (Cuadro 4).

CUADRO 4
Partición de la variación total explicada para las especies arbóreas de dosel y sotobosque por categorías de abundancia en porcentaje (%)

TABLE 4
Partition of total variation for canopy and understory tree species for abundance categories in percent (%)

Categoría de abundancia	Total		Abundancia alta		Abundancia media	
	Dosel	Sotobosque	Dosel	Sotobosque	Dosel	Sotobosque
Variación total explicada						
Ambiente	2	6	3	14	1	7
Espacio	20	20	28	43	5	15
Amb + esp	-	1	1	-1	-	2
No explicado	78	73	68	42	94	76

DISCUSIÓN

El patrón de dominancia florística al nivel de familias y especies encontrado en este estudio fue similar al reportado en otras regiones de la Amazonia noroccidental (Pitman et al., 2001, 2002; Condit et al., 2002; Valencia et al., 2004), lo cual coincide con la idea de que existe de una alta dominancia regional de pocos taxones debido al carácter generalista de la mayoría de las especies arbóreas en tierra firme (Pitman et al., 1999). Por ejemplo, cuatro de las cinco especies más abundantes en este estudio fueron reportadas como especies comunes en áreas aledañas de la Amazonia en Ecuador y Perú (Pitman et al., 2001). Similar a lo reportado en estos estudios, en Amacayacu, la mayor parte de la diversidad (aprox. 70% de las especies) la componen especies representadas por muy pocos individuos (Pitman, 2000; Romero-Saltos, Valencia & Macía, 2001). Dado que dicha rareza se espera que sea producto más de un artefacto del muestreo que de una condición natural, este resultado confirma la subestimación de la diversidad alfa o local aún en muestras de este tamaño (Condit, 1998; Condit, Leigh & Loo de Lao, 2004).

A escala local en los bosques de tierra firme del Parque Nacional Natural Amacayacu, las diferencias florísticas explicadas para el dosel y sotobosque estuvieron principalmente asociadas con procesos biológicos espacialmente estructurados, como la limitación en dispersión (Condit et al., 2002; Duque, Cavelier & Posada 2003; Valencia et al., 2004), representada por la fracción de la variación total explicada por el espacio geográfico. Esta tendencia se mantuvo para las diferentes categorías de abundancia, así como para especies individuales (Peña, Cárdenas-López & Duque-Montoya, 2010). Este resultado contrasta con otros estudios donde se ha reportado que las variaciones de hábitat a escala local, determinan los patrones de distribución de especies herbáceas (Poulsen, Tuomisto & Baslev, 2006) y arbóreas (John et al., 2007). En el caso de las especies de porte herbáceo, una mayor correlación entre la distribución de especies puede sustentarse en la idea

de que debido a su bajo porte se espera que presenten una mayor especialización edáfica por vivir en condiciones de sombra y competir menos intensamente por la luz (Ruokolainen & Vormisto, 2002; Duque, Sánchez, Cavelier & Duivenvoorden, 2002; Duque et al., 2009). En el estudio de John et al., (2007) la inclusión de todos los individuos leñosos del sotobosque, los cuales aparentemente responden a cambios en los nichos a lo largo de su ontogenia (Comita et al., 2007), podría explicar el 30% de especies asociadas con la variación de la topografía y fertilidad natural en otros bosques del neotrópico. Este resultado, no obstante, se ve contrariado por el incremento de la importancia de la fracción espacial observada en el presente estudio cuando sólo se consideraron a las especies del sotobosque.

Es importante aclarar sin embargo, que en este estudio, la mayor parte de la variación florística total no fue explicada por las variables ambientales o espaciales consideradas. Este resultado se puede explicar en buena medida por el submuestreo asociado con el tamaño de la unidad de muestreo relativamente pequeña (20x20m), especialmente cuando sólo se consideran individuos del dosel. El aumento relativo de la variación explicada cuando se consideró el sotobosque, puede en buena medida deberse a la inclusión de un mayor número de individuos de menor porte por unidad de muestra. Sin embargo, el uso de unidades de 20x20m era la única forma de explorar a una misma resolución la heterogeneidad ambiental con el fin de maximizar la inclusión de la variación topográfica a escala fina como determinante de la distribución de especies a escala local.

Finalmente, es necesario considerar que la variación no explicada podría estar asociada con un patrón de distribución predominantemente aleatorio, determinado por procesos denso dependientes, como la mortalidad masiva por el ataque de plagas y enfermedades a cohortes de plántulas e individuos jóvenes (Janzen, 1970; Harms, Wright, Calderón, Hernández & Herre, 2000). De igual forma, variables no consideradas en este estudio tales como las características funcionales de las especies

(Kraft et al., 2008), pueden estar influyendo sobre el alto porcentaje de variación no explicada y sobre el bajo porcentaje de variación explicado por la especialización de hábitat. No obstante, los resultados encontrados apoyan la idea de que la coexistencia de las especies arbóreas del dosel y sotobosque en el Parque Nacional Natural de Amacayacu, está determinada en mayor proporción por procesos biológicos espacialmente estructurados como la limitación en dispersión (Hubbell, 2001), que por procesos determinísticos asociados con las características del hábitat, para este caso, topográficas y de fertilidad de los suelos (Clark, Clark & Read, 1998). Esto propone al área o tamaño de la reserva como el elemento primordial para garantizar la conservación de la diversidad vegetal regional y local.

AGRADECIMIENTOS

A todos los participantes de las actividades de campo: Estudiantes de Ingeniería Forestal de la Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín y en general a toda la Comunidad Indígena de Palmeras. A la Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales. Esta investigación fue posible gracias a la financiación de COLCIENCIAS (CT 1118-333-18676), Center for Tropical Forest Science (CTFS; subcontrato # 08-440-0000137735) y el Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI, proyecto “Inventario Florístico en Áreas Estratégicas de la Amazonia Colombiana”.

RESUMEN

El efecto de la variación ambiental en la estructura de las comunidades arbóreas en bosques tropicales, aún se debate. En paisajes como los bosques de tierra firme, donde el gradiente ambiental disminuye, el efecto de los suelos sobre los patrones de distribución de especies es mínimo. En contraste, un mayor efecto de la variación edáfica y topográfica sobre la composición florística, se ha reportado en estudios con diferentes tipos de plantas en bosques tropicales. Este estudio se realizó en diez hectáreas de una parcela permanente. Se evaluó el efecto de la variación ambiental y la configuración espacial sobre los patrones

florísticos de las especies arbóreas a escala local, según el estado de desarrollo y categorías de abundancia relativa. Se registraron 14074 individuos de 1053 especies y 80 familias. Los suelos son ácidos, presentan altas concentraciones de Aluminio y son predominantemente arcillosos. La diversidad beta fue baja. Las diferencias florísticas explicadas fueron asociadas con procesos biológicos espacialmente estructurados, particularmente, con la limitación en dispersión. Aunque, la mayor parte de la variación no fue explicada por las variables consideradas. Estos resultados sugieren que procesos aleatorios son determinantes esenciales de la variación florística en bosques de tierra firme de la amazonia.

Palabras clave: abundancia, análisis espacial, diversidad beta, limitación en dispersión, flora amazónica.

REFERENCIAS

- Alonso, D., Ostling, A., & Etienne, R. S. (2008). The implicit assumption of symmetry and the species abundance distribution. *Ecology Letters*, *11*, 93-105.
- Borcard, D., Legendre P., & Drapeau, P. (1992). Partialing out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, *73*, 1045-1055.
- Borcard, D., & Legendre, P. (2002). All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, *153*, 51-68.
- Brown, J. H., Mehlman, D. W., & Stevens, G. C. (1995). Spatial variation in abundance. *Ecology*, *76*, 2020-2043.
- Clark, D., Clark, D., & Read, J. (1998). Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology*, *82* (1), 101-112.
- Comita, L., Condit, R., & Hubbell, S. P. (2007). Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *Journal of Ecology*, *95*, 482-492.
- Condit, R. (1998). *Tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots*. Berlin, Alemania: Springer-Verlag Berlin Heidelberg and R.G. Landes Company Georgetown.
- Condit, R., Ashton, P. S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hubbell, S. P., Foster, R. B., Itoh, A., LaFrankie, J. V., Lee, H. S., Losos, E., Manokaran, N., Sukumar, R., & Yamakura, T. (2000). Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, *288*, 1414-1418.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R. B., Nuñez, P., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-Laundau, H., Losos, E., & Hubbell,

- S. P. (2002). Beta diversity in tropical forest trees. *Science*, 295, 666-668.
- Condit, R., Leigh, E. G., Loo de Lao, S., & Group, C. W. (2004). Species-area relationships and diversity measures in the forest dynamics plots (pp. 79-89). In E. Losos, & E. Leigh (Eds.), *Tropical Forest Diversity and Dynamism: Findings from a Large-Scale*. Network University of Chicago Press.
- Duque, A., Sánchez, M., Cavelier, J., & Duivenvoorden, J. F. (2002). Different floristic patterns of woody understorey and canopy plants in Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 18, 499-525.
- Duque, A., Cavelier, J., & Posada, A. (2003). Strategies of tree occupation at a local scale in terra firme Forests in the Colombian Amazon. *Biotropica*, 35(1), 20-27.
- Duque, A., Phillips, J., Hildebrand, P., Posada, C., Prieto, A., Rudas, A., Suescún, M., & Stevenson, P. (2009). Distance decay of tree species similarity in protected areas on terra firme forest in Colombian Amazonia. *Biotropica*, 41 (5), 599-607.
- Duivenvoorden, J. F., & Lips, J. M. (1995). *A land-ecological study of soils, vegetation, and plant diversity in Colombian Amazonia*. Wageningen, Holanda. Tropenbos series 12. Fundación Tropenbos.
- Harms, K. E., Wright, S. J., Calderón, O., Hernández, A., & Herre, E. A. (2000). Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, 404, 493-495.
- Harms, K. E., Condit, R., Hubbell, S. P., & Foster, R. B. (2001). Habitat associations of trees and shrubs in a neotropical forest. *Journal of Ecology*, 89, 947-959.
- He, F., Legendre, P., & LaFrankie, J. (1996). Spatial pattern of diversity in a tropical rain forest in Malaysia. *Journal of Biogeography*, 23, 57-74.
- He, F., LaFrankie, J., & Song, B. (2002). Scale dependence of tree abundance and richness in a tropical rain forest, Malaysia. *Landscape Ecology*, 17, 559-568.
- Holdridge, L. R. (1979). *Ecología basada en zonas de vida*. San José, Costa Rica: Editorial IICA.
- Horn, C. (1994a). Fluvial paleoenvironments in the intercratonic Amazonas Basin (Early Miocene to EARLY Middle Miocene, Colombia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 109, 1-55.
- Horn, C. (1994b). An environmental reconstruction of the palaeo-amazon river system (Middle to late Miocene, NW Amazonia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 112, 187-238.
- Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. New Jersey. Monographs in population biology 32. Princeton University Press.
- IGAC. (2006). *Métodos analíticos del laboratorio de suelos*. Bogotá. Instituto Geográfico Agustín Codazzi IGAC. Laboratorio Nacional de Suelos. 6a ed. 648 p.
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104, 501-528.
- John, R., Dalling, J. W., Harms, K. E., Yavitt, J. B., Stillard, R. F., Mirabello, M., Hubbell, S. P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M., & Foster, R. B. (2007). Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *PNAS*, 104(3), 864-869.
- Jones, M. M., Tuomisto, H., Borcard, D., Legendre, P., Clark, D. B., & Olivas, P. C. (2008). Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental and spatial data quality. *Oecologia*, 155, 593-604.
- Kraft, N. J. B., Valencia, R., & Ackerly, D.D. (2008). Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322, 580-582.
- Krebs, C. (2001). *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. San Francisco, California: Benjamin Cummings.
- Legendre, P. (2008). Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *Journal of Plant Ecology*, 1(1), 3-8.
- Legendre, P., Borcard, D., & Peres-Neto, P. R. (2008). Analyzing or explaining beta diversity? *Ecology*, 89(11), 3238-3244.
- McGill, B. J., Etienne, R. S., Gray, J. S., Alonso, D., Anderson, M. J., Bence, H. K., Dornelas, M., Enquist, B. J., Green, J. L., He, F., Hurlbert, A. H., Magurran, A. E., Marquet, P. A., Maurer, B. A., Ostling, A., Soykan, C. U., Ugliand, K. I., & White, E. P. (2007). Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters*, 10, 995-1015.
- Peña, M. A., Cárdenas-López, D., & Duque-Montoya, A. J. (2010). Distribución de especies y su relación con la variación ambiental y espacial a escala local en un bosque de tierra firme en la Amazonia colombiana. *Revista Actualidades Biológicas*, 32(92), 41-51.
- Pitman, N. C. A., Terborgh, J., Silman, M. R., & Nuñez, P. (1999). Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology*, 80(8), 2651-2661.
- Pitman, N. C. A. (2000). *A large-scale inventory of two Amazonian communities*. Dissertation. Duke University, Durham, North Carolina, USA.
- Pitman, N. C. A., Terborgh, J., Silman, M. R., Nuñez, P., Neill, D. A., Cerón C. E., Palacios, W. A., & Aulestia, M. (2001). Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian tierra firme forest. *Ecology*, 82, 2101-2117.
- Pitman, N. C. A., Terborgh, J., Silman, M. R., Nuñez, P., Neill, D. A., Cerón C. E., Palacios, W. A., & Aulestia,

- M. (2002). A comparison of tree species in two upper Amazonian forests. *Ecology*, 83, 3210-3224.
- Poulsen, A. D., Tuomisto, H., & Baslev, H. (2006). Edaphic and Floristic Variation a 1-ha Plot of Lowland Amazonian Rain Forest. *Biotropica*, 38, 468-478.
- Preston, F. W. (1948). The commonness, and rarity, of species. *Ecology*, 29, 254-283.
- Preston, F. W. (1962). The Canonical Distribution of Commonness and Rarity: Part I. *Ecology*, 43(2), 185-215.
- Romero-Saltos, H., Valencia, R., & Macía, M. F. (2001). Patrones de diversidad, distribución y rareza de plantas leñosas en el Parque Nacional Yasuní y la Reserva Étnica Huaorani, Amazonia ecuatoriana. In J. F. Duivenvoorden, H. Baslev, J. Cavelier, C. Grandez, H. Tuomisto, & R. Valencia (Eds.), *Evaluación de recursos vegetales no maderables en la Amazonia noroccidental*. Ámsterdam. IBED, Universiteit van Ámsterdam.
- Ruokolainen, K., & Vormisto, J. (2002). The most widespread Amazonian palms tend to be tall and habitat generalist. *Journal of Tropical Ecology*, 23, 13-25.
- Svenning, J. C. (1999). Microhabitat specialization en a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. *Journal of Ecology*, 87, 55-65.
- Ter Braak, C. J. F. (1987). Ordination. In R. G. H. Jongman, C. J. F. Ter Braak, & O. F. R. Van Tongeren (Eds.), *Data analysis in community and landscape ecology* (pp. 91-173). Wageningen, Netherlands: Centre for Agricultural Publishing and Documentation (PUDOC).
- Ter Braak, C. J. F., & Smilauer, P. (2002). CANOCO Reference manual and Canodraw for Windows user's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Ithaca, NY, USA. Microcomputer Power.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., & Yli-Halla, M. (2003). Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, 299, 241-244.
- Valencia, R., Foster, R. B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J. E., Hernández, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magard, E., & Balslev, H. (2004). Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology*, 92, 214-229.
- Zillio, T., & Condit, R. (2007). The impact of neutrality, niche differentiation and species input on diversity and abundance distributions. *Oikos*, 116, 931-940.