

**AFINIDADES FLORÍSTICAS EN BOSQUES DE TIERRAS BAJAS
NEOTROPICALES, EN TERMINOS DE RIQUEZA DE ESPECIES DENTRO
DE FAMILIAS Y GÉNEROS: EFECTOS DEL CLIMA Y SUELOS**

Juliana Agudelo T, Pablo Stevenson, María Clara Castellanos

Resumen

Gentry relacionó las diferencias en composición entre comunidades de plantas con factores históricos y con diferencias ecológicas entre sitios. Para muchas de sus comparaciones usó análisis de riqueza de especies en familias y géneros. Por ejemplo, él notó que localidades muy húmedas incluían familias de plantas epífitas dentro de las más ricas en especies (ej. Orchidaceae, Araceae y familias de helechos), mientras que en otros lugares dominaban las leguminosas, enfatizando así la influencia de factores ambientales en la composición de la flora. Hasta el momento no se ha realizado un análisis cuantitativo para soportar sus ideas. Adicionalmente, otras hipótesis indican que la similitud florística puede estar relacionada con la distancia geográfica como lo predice la teoría neutral unificada de Hubbell. En este estudio buscamos probar si a partir de 26 flóculas de tierras bajas Neotropicales tomadas de la literatura, la afinidad florística en términos de riqueza de especies en familias y géneros está determinada por factores macroecológicos o por la distancia geográfica. Para esto incluimos los valores de 27 variables climáticas y 7 de propiedades de suelos de los lugares de estudio, tomados de bases de datos georreferenciadas (Worldclim y ORNL DAAC). Se cuantificó la afinidad florística entre lugares a partir de las 20 familias y los 22 géneros con mayor número de especies mediante un análisis basado en rangos. Luego hicimos una ordenación NMS con distancias euclidianas con la que determinamos los factores ecológicos y geográficos que están más asociados a las diferencias encontradas en la ordenación. Luego a partir de tres tipos de matrices (similaridad florística, distancia de las variables ecológicas y distancia geográfica), hicimos pruebas de Mantel para evaluar interdependencia entre ellas. Tanto a nivel de familias y de géneros, factores ecológicos como el número de meses secos, la temperatura máxima del mes más caliente, la temperatura estacional y la precipitación anual, estuvieron correlacionadas con la afinidad florística. A nivel de familias no hubo relación con la distancia geográfica, pero sí a nivel de géneros. Los resultados indican que al analizar la flora en términos de riqueza de especies en familias y géneros, la similitud está influenciada por variables macroecológicas. Sin embargo el hecho de que la distancia geográfica estuviera significativamente asociada a la similitud florística a nivel de géneros sugiere que a escalas taxonómicas finas los procesos azarosos y de migración pueden afectar las afinidades florísticas, al igual que las variables ecológicas.

Introducción

Las plantas vasculares son algunos de los componentes más importantes de la riqueza de especies de los bosques neotropicales (Gentry 1982). Estos bosques varían en diversidad y composición florística de lugar a lugar (Gentry 1988, Terborgh & Andresen 1998), pero aún quedan dudas acerca de los factores biogeográficos y ecológicos que determinan la existencia de especies de plantas en lugares particulares. Gentry (1982) relacionó las diferencias en la composición entre las comunidades de plantas con factores históricos que pueden afectar las tasas de especiación. Entre los factores históricos, él habló de la existencia de dos centros de distribución de las especies en el Neotrópico: los Andes del Norte y la Amazonia Central, en donde distintas familias tuvieron procesos de diversificación diferentes y por lo tanto se generaron diferencias florísticas entre lugares.

Otra hipótesis propuesta por Gentry para explicar variaciones florísticas es que éstas son determinadas por las diferencias ecológicas entre los sitios (Gentry 1988, 1990, Vormisto et al. 2000, Tuomisto et al. 2003). Por ejemplo, Gentry propuso que la vegetación puede variar a escalas locales en respuesta a las condiciones edáficas y a los sitios de sucesión (Gentry et al 1993) o Condit (1998) que muestra que la estación seca es probablemente el factor ambiental más importante que afecta la distribución florística. A escalas espaciales más amplias, distintas partes de la Amazonia pueden tener suelos diferentes, ya que en la base de los Andes los sedimentos son relativamente jóvenes y ricos en

nutrientes, mientras que zonas antiguas en Amazonia central puede tener suelos pobres en nutrientes, por ser altamente lixiviados (Gentry 1990). La diversidad y la composición florística serían entonces predecibles a partir de factores ambientales como los suelos y el clima (i.e. precipitación anual y estacionalidad de la precipitación variables explicatorias de la riqueza de especies -Clinebell et al. 1995-, o en donde la riqueza de especies de palmas son controladas por la disponibilidad de agua como precipitación anual y número de meses húmedos- Bjorholm 2005 Phillips et al 2004, ter Steege et al 2006-).

Varios trabajos han evaluado la posibilidad de que la similitud florística se dé por similitudes ecológicas o por distancia geográfica. Estos trabajos se han realizado con grupos taxonómicos limitados, a escalas geográficas restringidas o usando datos de parcelas de vegetación (Terborgh & Andresen 1998, Ruokolainen & Tuomisto 1993; Duque et al. 2002, Vormisto et al. 2004; Pitman et al. 1999). Sin embargo, hay estudios que han demostrado que la diversidad de plantas se relaciona con factores climáticos y con características edáficas, pues mostraron asociaciones entre condiciones ambientales y la ocurrencia de especies (Swaine 1996; Clark et al. 1999; Phillips 2003; Jhon 2007; Engelbrecht et al. 2007).

Por otra parte, en los últimos años se han propuesto teorías neutrales que también pueden explicar los patrones de distribución de las especies y por ende afectan los patrones de similitud florística entre sitios. Por ejemplo, Hubbell (2001) en su teoría neutral unificada, sugiere que

las principales fuerzas que determinan la similitud florística se pueden considerar independientes de las características ecológicas de los sitios. Las especies están ahí porque no han podido llegar a otros sitios, están regidas por el azar. Según esta teoría esperaríamos encontrar más similitud florística a menos distancia geográfica. Según sus planteamientos, lo más relevante son los procesos de especiación y dispersión, donde lo que se espera es que lugares más cercanos sean más similares en su composición de especies.

Aunque una comparación de cuatro bosques Neotropicales sugiere que las afinidades entre lugares en los patrones de riqueza de especies en familias y géneros de plantas se pueden explicar por factores macroecológicos climáticos y edáficos (Gentry 1990), no se han realizado análisis cuantitativos al respecto, lo que requeriría considerar un mayor número de lugares. Tampoco se ha revisado si estas afinidades florísticas se pueden asociar a las diferencias en distancia geográfica, como lo predice la teoría neutral. Este trabajo pretende cuantificar si factores macroecológicos, como algunas propiedades del clima y el suelo, están asociados con los patrones de distribución de riqueza de especies en familias y géneros de bosques de tierras bajas neotropicales. Para probar la hipótesis de Gentry, examinamos si existe una alta asociación entre las variables ambientales y la similitud florística, medida a partir de la riqueza de especies en distintas familias y géneros. Además, este trabajo busca determinar si la similitud florística entre los sitios de estudio también se asocia con la distancia geográfica entre sitios. Trabajamos con

estos niveles taxonómicos porque a nivel de especies no hay suficiente información y la información suele ser de difícil interpretación (e.g., especies diferentes que reciben el mismo nombre en distintas localidades o una especie que recibe nombres distintos porque esta en lugares diferentes).

Metódos

Localidades

A partir de búsquedas en la literatura de flómulas y floras de áreas de tierras bajas neotropicales, se obtuvo una base de datos de las familias de 26 lugares, y de los géneros de 25 lugares. La inclusión de lugares se determinó a partir de la existencia de flómulas, en lugares en los que se compiló información de factores macroecológicos como precipitación promedio anual, número de meses secos y temperatura. Adicionalmente, se revisó que el esfuerzo de colección fuera alto, para estar seguros de que la flómula fuera representativa de la región (i.e., al menos 1000 especies para bosques húmedos y 500 para bosques secos).

El área de bosque incluida en estas colecciones varía entre los sitios. También tomamos las coordenadas geográficas de cada lugar y en caso de tener una zona con un área grande, usamos su centroide para calcular las distancias geográficas a los otros lugares (**Tabla 1**).

Para facilitar las comparaciones entre lugares, usamos las categorías florísticas propuestas por Foster & Hubbell (1990). Los helechos son incluidos como un solo grupo sin diferenciación entre familias. Los diferentes grupos de leguminosas son considerados como una sola familia, y

Moraceae y Urticaceae (antiguamente separadamente.
Cecropiaceae) son tratadas

Tabla 1: Sitios de estudio.

Site	Rainfall	Dry mo.	Temp	Reference	Coordinates		
	(mm)				(°C)	long	lat
Iquitos (Per)	2949	0	25.9	Vásquez, 1997	73.30	3.50	S
Rio Palenque (Ecu)	2650	0	23	Dodson & Gentry, 1978	79.40	0.40	S
La Selva (CR)	3962	0	25.8	McDale et al., 1994	84.00	10.40	N
Choco (Col)	6573	0	27	Forero & Gentry 1989	77.00	6.00	N
Caqueta (Col)	3060	0	25.7	Duivenvoorden, 1996	71.00	1.00	S
Jatun Sacha (Ecu)				http://www.mobot.org/MOBOT/research/ecuador/jatun/checklist.shtml	77.6	1.07	S
Leticia (Col)	3215	0	25.8	Rudas & Prieto 1998	70.20	3.40	S
Los Tuxtlas (Mex)	4725	1	23.2	Ibarra-Manriquez & Sinaca, 1995	95.10	18.60	N
Tinigua (Col)	2702	2	26	Stevenson 2000	74.20	2.70	N
Nouragues (FG)	3124	2	27	Forget, 1994	52.70	4.10	N
Iwokrama (FG)	2200	2		www.iwokrama.org	59.00	4.50	N
Mabura Hill (FG)	2700	2	25.9	ter Steege H., 1992	58.80	5.20	N
Cocha Cashu (Per)	2028	3	24	Gentry, 1990	71.40	11.90	S
Bahia (Bra)	1502	3.5	24.5	Mori <i>et al.</i> , 1983	41.50	15.60	S
Ducke (Bra)	2186	4	26.7	Gentry, 1990	60.00	2.50	S
BCI (Pan)	2656	4	27	Gentry, 1990	79.90	9.20	N
Maracá (Bra)	2300	5	26.5	Thompson 1992, Moskovits 1985	61.30	3.30	N
Saul (FG)	2413	6	27.1	Mori S.A. 1987	53.20	3.60	N
Beni (Bol)	2550	2.5		Smith D. N. & Killeen T.J. 1994	67.12	15.53	S
Las Quinchas (Col)	2654.7	0.5	27.8	Balcazar-Vargas et al 2000	74.27	6.05	N
Chiribiquete (Col)	4000	0		Cortés-B R. & Franco-R P. 1997	72.80	0.80	N
Tuparro (Col)	2708	4		Mendoza et al. (2004)	68.50	5.28	N
Yasuni (Ecu)	2717	0		Condit et al. 2000	76.5	0.95	S
Caparú (Col)	4000	0		Clavijo et al. <i>en prensa</i>	69.52	1.65	S
Guanacaste (CR)	1503	6	27.4	Enquist & Sullivan, 2001	85.20	10.50	N
Chiquitania (Bol)	1129	7	24.3	Killeen et al., 1998	61.80	16.20	S

Datos de propiedades de clima y suelos

Para cada lugar de estudio, obtuvimos datos de los suelos a partir de una base de datos geoquímicos y ecológicos que son útiles para estudiar procesos ambientales (ORNL DAAC). Los datos fueron recolectados en campo, por satélite o generados por modelos hechos por computador. Seleccionamos siete variables que describen algunas propiedades del suelo y que además abarcan las tierras bajas neotropicales: densidad aparente del suelo (g/cm^3), densidad de carbono en el suelo (kg/m^2), conductividad térmica del suelo, punto de marchitamiento o punto mínimo de humedad del suelo para que la planta no se marchite (mm), densidad total de nitrógeno (g/m^2), cantidad de humedad en el suelo o de contenido de agua retenido en el suelo después de ser drenado (mm) y finalmente, capacidad disponible de agua del perfil (mm).

En cuanto a datos climáticos, caracterizamos cada uno de nuestros lugares de estudio con base en 25 variables climáticas que se encuentran en WorldClim (<http://www.worldclim.org/bioclim.htm>; Hijmans et al. 2005). Estas variables bioclimáticas son derivadas de valores mensuales de lluvia y temperatura y representan tendencias anuales como por ejemplo la temperatura promedio anual, la precipitación anual, o la estacionalidad medida como el rango anual en temperatura y precipitación. También representan factores ambientales limitantes, como la temperatura del mes más frío y más caliente, y la precipitación del periodo, de tres meses, más húmedo

y más seco (Hijmans et al. 2005). Adicionalmente, la información para la variable de número de meses secos, fue tomada de datos de campo o de la literatura, ya que esta variable explica buena parte de la variación en diversidad máxima de plantas en bosques amazónicos (ter Steege et al. 2003).

Para caracterizar cada uno de los sitios de estudio con base en las variables de suelo y de clima, ubicamos cada uno de ellos espacialmente usando el programa ArcGis. A partir de esto, cuantificamos un promedio de cada variable para cada polígono, y este fue el dato de cada lugar que utilizamos para luego hacer la comparación entre sitios.

Análisis Florísticos

Dado que el esfuerzo de muestreo es disimilar entre flóculas, cuantificar la vegetación según el número absoluto de especies no es factible. Por esta razón usamos un índice basado en rangos. Primero hicimos un listado para cada sitio con las familias de mayor número de especies y también listados por géneros con mayor riqueza. Incluimos las 20 familias con mayor número de especies para cada sitio. A la familia que tuviera el mayor número de especies se le asignó un valor de 20, a la siguiente un valor de 19 y así sucesivamente hasta la familia número 20, que recibió un valor de 1. Usamos rangos enés de valores brutos pues puede haber muchas diferencias por el esfuerzo de muestreo diferencial. La similitud florística entre sitios se calculó a partir de la siguiente fórmula, usada por Stevenson (2004):

(1)

$$D_{ab} = \sum_i | \text{rango } i_a - \text{rango } i_b | / (n(n+1))$$

En esta ecuación, D_{ab} es la distancia florística para cada par de localidades (a y b), i es cada una de las familias en la lista de ambas localidades, y n es el número de familias incluidas (20 en este caso). Sitios similares florísticamente van a tener un índice más cercano a 0 y sitios con familias preponderantes totalmente diferentes, un valor de uno. Este índice lo usamos para hacer la matriz de similitud florística, que luego usamos en las pruebas de Mantel.

De igual forma, usamos el mismo índice para los 22 géneros más ricos en especies de cada lugar. Este número se estableció (al igual que las 20 familias) dado que en algunas publicaciones no se mostraban todas las familias presentes, sino un listado de los géneros y familias más ricos en especies.

Para conocer las similitudes entre sitios construimos una matriz basada en el índice mencionado, que fue calculado para cada par de sitios. También generamos una matriz de distancias geográficas entre sitios (calculada como una distancia a lo largo de la curvatura de la Tierra), y calculamos las distancias (euclidianas) entre las diferentes variables con el programa "The R Package for Multivariate and Spatial Analysis" versión 4.0.

Análisis estadísticos

Empezamos haciendo un análisis de correlación entre las 26 variables ambientales y de suelos, con el fin de excluir las variables altamente

correlacionadas, y poder considerar variables independientes entre sí. Las variables que se asociaran con un índice de correlación de más de 0,6, fueron excluidas en los análisis posteriores (Anexo 1).

Para los análisis de variación en composición florística primero hicimos una ordenación NMS ("Nonmetric Multidimensional Scaling") y luego hicimos pruebas de Mantel. La ordenación de las localidades la hicimos de acuerdo a los datos iniciales asignados a cada sitio con el fin de explorar los patrones de composición. Este análisis fue hecho usando NMS en PCord (Pc-Ord for Windows. Multivariate Analysis of Ecological Data. Versión 5). Esta ordenación es un método que organiza las muestras en un número limitado de dimensiones definido por el usuario, de tal manera que el orden del rango de las distancias es tan similar como sea posible, al rango de los datos originales. Para este análisis usamos distancias euclidianas a partir de las matrices de rangos. Una segunda matriz era la de los valores de las variables de clima y suelo asociadas a cada sitio. Después determinamos para familias y géneros los factores ecológicos que mostraron los coeficientes de correlación mayores con los dos ejes principales de la ordenación y con respecto al valor crítico de la r de Pearson ($>0,33$). Las familias o los géneros, y los factores ecológicos más relevantes pueden ser gráficamente superpuestos en la ordenación.

Las pruebas de Mantel posteriores (Mantel 1967), se hicieron para evaluar la interdependencia de las variables más importantes que habíamos escogido anteriormente (Anexo1). Para esto

hicimos matrices de distancia (diferencias entre lugares para cada una de las variables), e hicimos comparaciones bivariadas, es decir entre cada par de matrices, para determinar si los patrones observados en la ordenación se explicaban por distancias geográficas o por factores ecológicos. Las correlaciones bivariadas son un paso importante para identificar patrones de variación generales, pero no pueden estimar qué tan importante es cada variable con respecto a los efectos de las otras. Por esta razón, a partir de cada matriz de distancias entre variables, primero hicimos pruebas de Mantel para evaluar la relación de las diferentes variables con la distancia florística. A partir de esto identificamos las variables que más explicaban la distancia florística. Luego hicimos pruebas de Mantel parciales controlando en cada análisis por el efecto de la distancia geográfica, para ver qué tanta variación en la distancia florística estaba explicada por ésta. Las pruebas de Mantel las hicimos con Excel Stats (XLStats, Statistical Software for MS Excel), y los coeficientes de significancia se hicieron mediante pruebas de permutaciones con 10000 iteraciones.

Resultados

Comparación a nivel de Familias

Ordenación

El resultado de la ordenación de las 26 localidades, de acuerdo a sus similitudes de composición a nivel de familias mostró un agrupamiento de ciertas localidades, y la posición de los lugares a lo largo del primer eje de la ordenación parece estar relacionada con su humedad (Fig. 1.a y Fig. 1.b). Además, la distribución de los sitios en la ordenación está altamente

correlacionada con la dominancia de algunas familias de plantas; las familias de mayor correlación están dadas en la tabla 1.a. Por ejemplo la figura 1.c muestra la importancia relativa de Annonaceae en las localidades y también muestra la alta correlación en los dos ejes.

Pruebas Mantel

Las afinidades florísticas entre los lugares están correlacionadas con los descriptores ecológicos del bosque, y no con las distancias geográficas entre ellos. Cuando hicimos las pruebas de Mantel bivariadas, es decir que comparábamos la matriz de distancia florística con cada una de las variables independientes, obtuvimos una asociación significativa para tres variables climáticas que son el número de meses secos, la temperatura máxima del mes más cálido y la temperatura promedio diurna (Tabla 3 a). Cuando hicimos las pruebas de Mantel parciales y controlamos por la distancia geográfica, no obtuvimos resultados diferentes, sugiriendo un efecto bajo de la distancia geográfica. En la ordenación de localidades, la variable de número de meses secos explicaba la mayoría de la variación (Fig 1 b), con un valor de correlación de -0.591 para el eje 1 y -0.066 para el eje 2.

Comparaciones a nivel de géneros

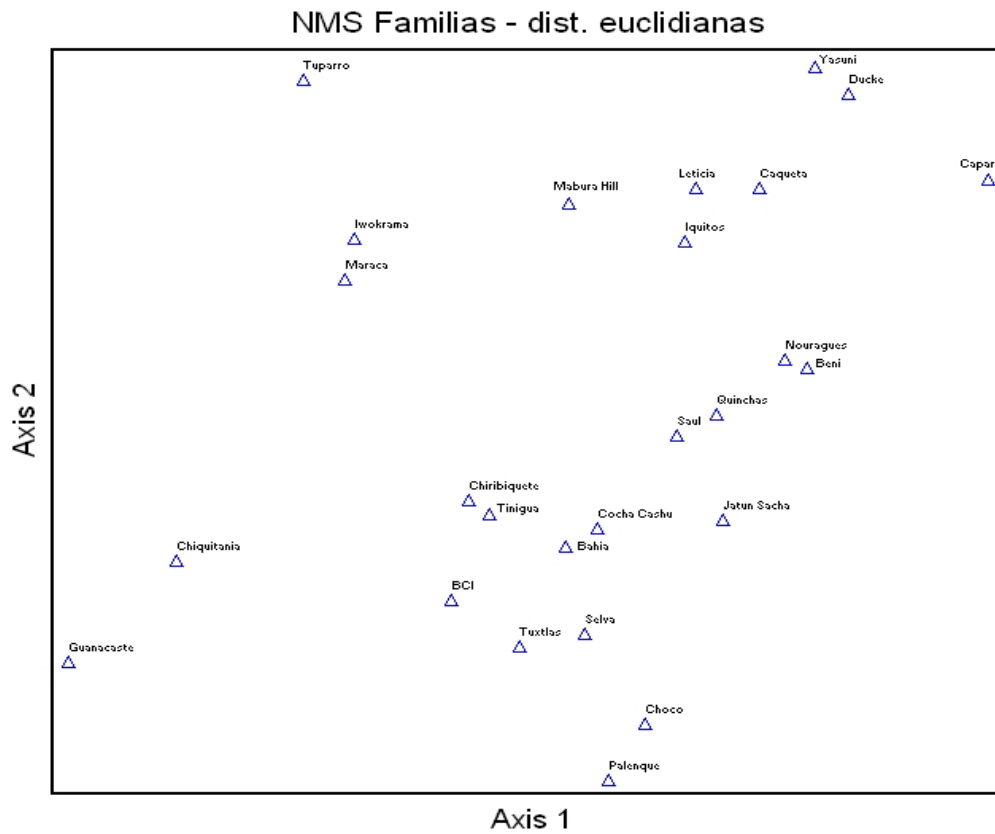
Ordenación

El resultado de la ordenación de las 25 localidades, usando sus similitudes en la composición de géneros muestra muchos lugares en una extensa nube de puntos y a Guanacaste, como un lugar atípico (Fig 2.a). Esta localidad de Costa Rica, es un bosque muy seco que tiene una

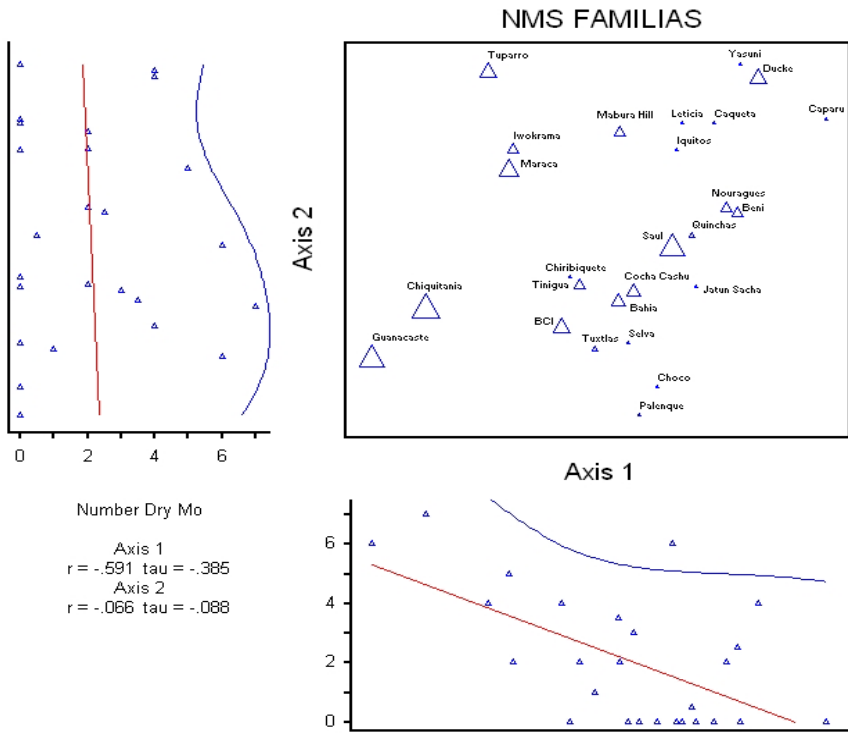
composición genérica característica (Fig. 2.b). La distribución de los sitios en la ordenación está altamente correlacionada con algunos géneros de plantas (Tabla 2.b). Algunos de los géneros correlacionados positivamente con el eje

1, son géneros que están muy bien representados en Guanacaste como por ejemplo *Desmodium*, *Sida*, *Acacia*, etc (Fig 2.c).

a)



b)



c)

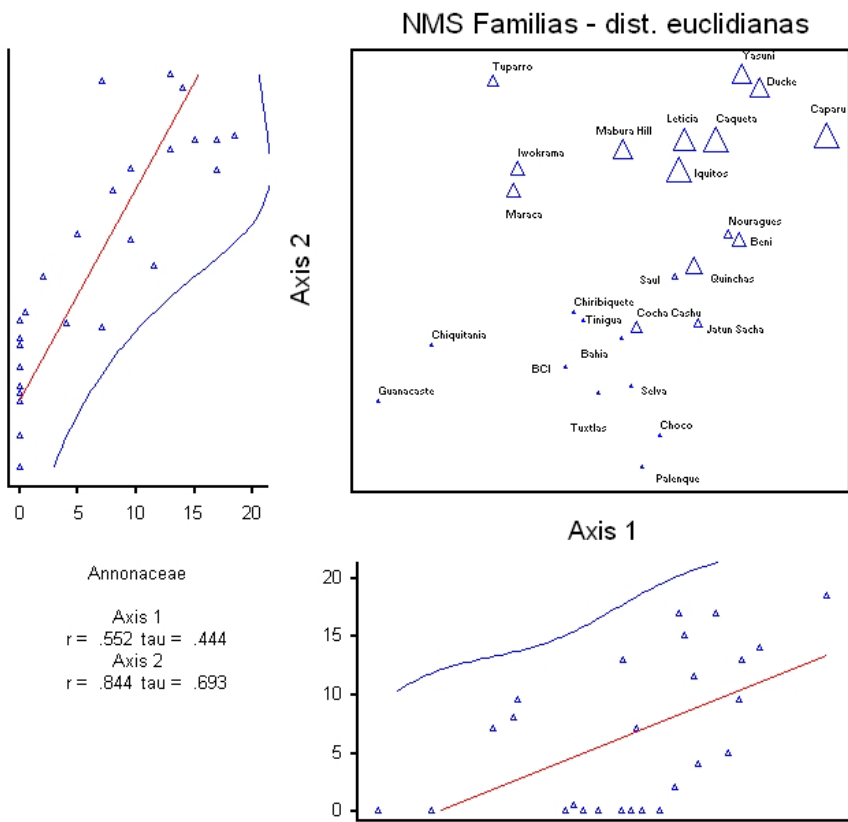
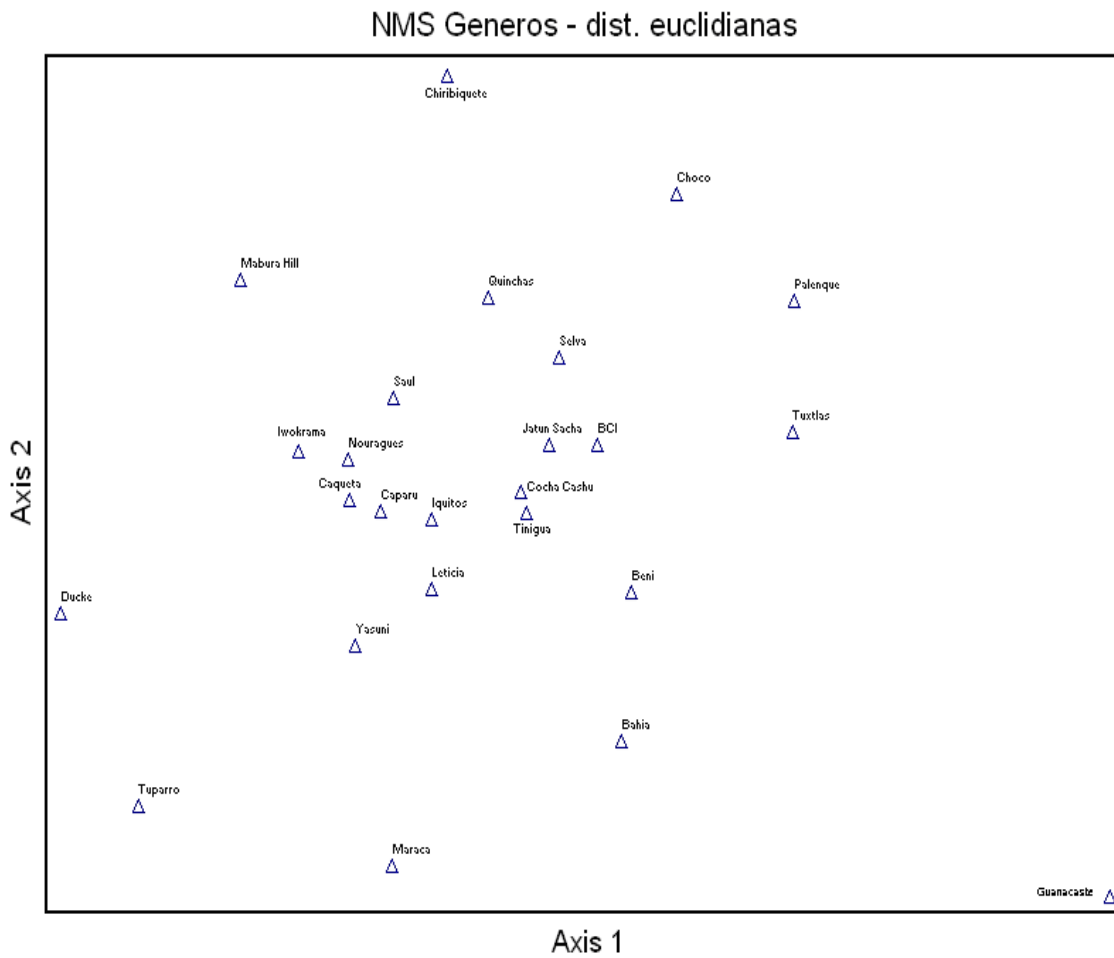


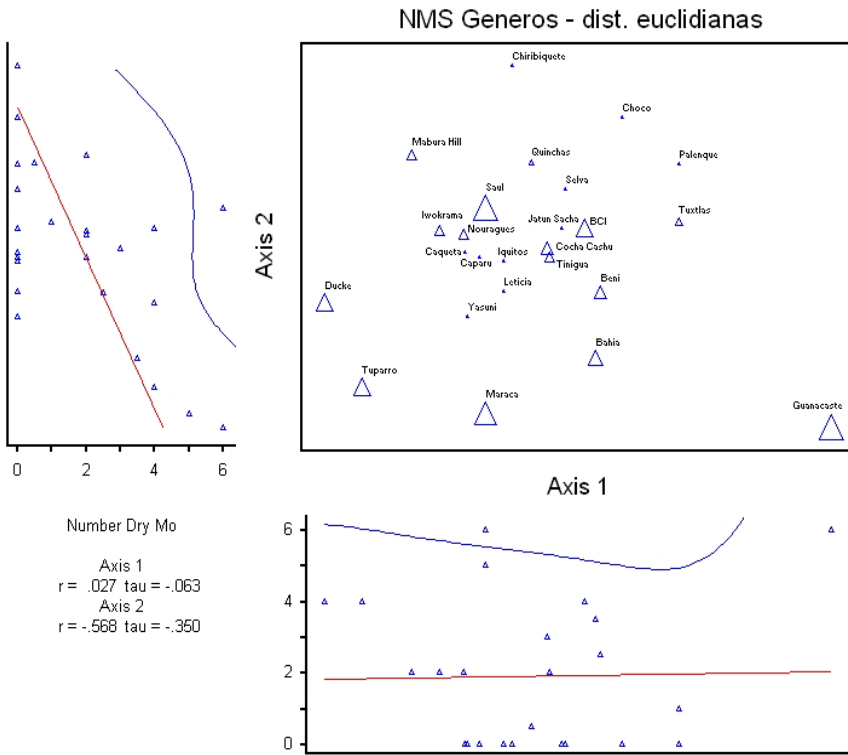
Figura 1: Ordenación NMS de las 26 localidades neotropicales, de acuerdo al número de especies por familia(a), y (b) relación entre el número de meses secos dentro de la

ordenación a partir de las afinidades florísticas en términos de riqueza de especies por familia. Un triángulo de mayor tamaño indica una mayor duración de la estación seca y las gráficas indican la relación entre el número de meses secos y los dos ejes de la ordenación. (c) ejemplo de la familia Annonaceae. El tamaño de los triángulos representa la importancia de la familia en cada localidad. En este caso la familia está altamente correlacionada con el eje 2.

a)



b)



c)

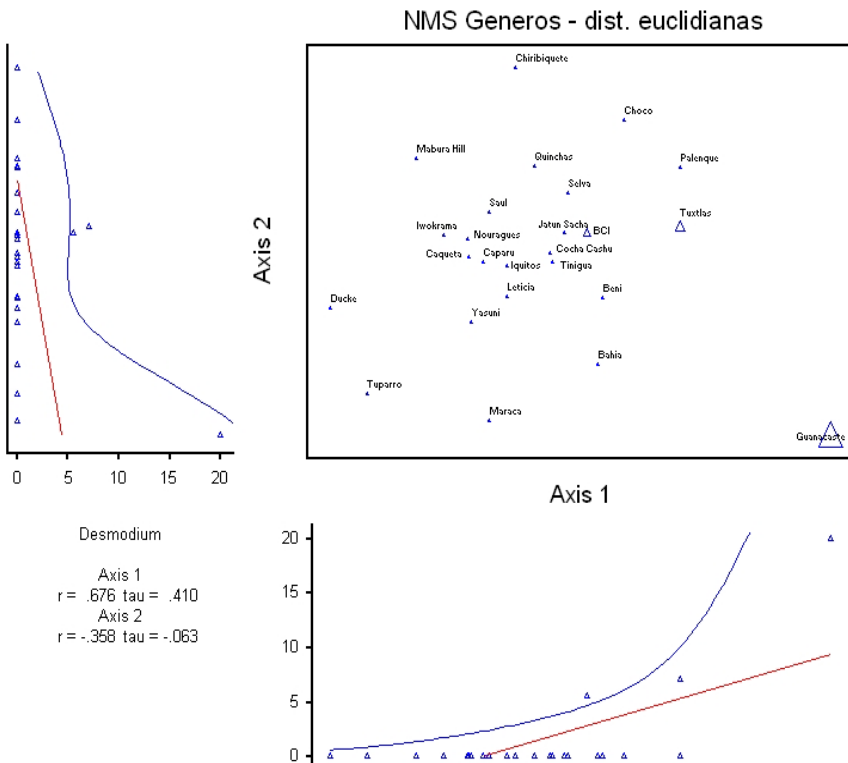


Figura 2: Ordenación NMS de las 25 localidades neotropicales, de acuerdo al número de especies por géneros (a), y (b) relación entre el número de meses secos dentro de la ordenación a partir de las afinidades florísticas en términos de riqueza de especies por género. Un triángulo de mayor tamaño indica una mayor duración de la estación seca y las gráficas indican la relación entre el número de meses secos y los dos ejes de la

ordenación. Uno de los géneros que más se correlaciona con el eje 1, *Desmodium* y que está presente sobretodo en Guanacaste (c).

Tabla 2: Familias (a) y géneros (b) más dominantes que se correlacionan con la distribución de los sitios en la ordenación.

a)

	Eje 1	Eje 2
	r	r
Annonaceae	0,552	0,844
Lauraceae	0,562	0,753
Chrysobalanaceae	0,252	0,627
Guttiferae	0,422	0,607
Sapotaceae	0,619	0,523
Bignoniaceae	-0,619	0,011
Cyperaceae	-0,66	-0,002
Gramineae	-0,758	-0,392
Orchidaceae	-0,193	-0,626
Piperaceae	0,167	-0,722
Solanaceae	-0,209	-0,759
Compositae	-0,456	-0,832

b)

	Eje 1	Eje 2
	r	r
<i>Desmodium</i>	0,676	-0,358
<i>Hyptis</i>	0,665	-0,321
<i>Ipomea</i>	0,608	-0,416
<i>Acacia</i>	0,604	-0,43
<i>Trichomanes</i>	-0,069	0,636
<i>Psychotria</i>	-0,094	0,542
<i>Solanum</i>	0,592	-0,005
<i>Acalypha</i>	0,59	-0,42
<i>Calliandra</i>	0,59	-0,42
<i>Capparis</i>	0,59	-0,42
<i>Cassia</i>	0,59	-0,42
<i>Lonchocarpus</i>	0,59	-0,42
<i>Mimosa</i>	0,59	-0,42
<i>Sida</i>	0,59	-0,42
<i>Piper</i>	0,566	0,396
<i>Croton</i>	0,555	-0,396
<i>Casearia</i>	-0,248	-0,639
<i>Pouteria</i>	-0,525	0,009
<i>Miconia</i>	-0,601	0,004
<i>Eschweilera</i>	-0,604	0,09
<i>Licania</i>	-0,796	-0,238

Tabla 3: Resultados de pruebas de Mantel bivariadas de cada variable vs la distancia florística para familias (a) y para géneros (b). Las variables resaltadas fueron las variables que tuvieron un valor significativo.

a)

	r(AB)	p-valor (bilateral)
Número de meses secos	0.245	0.000
Temperatura máx mes más caluroso	0.179	0.002
Temperatura promedio diurna	0.170	0.003
Temp Estacional	0.106	0.053
Precipitación anual	0.077	0.166
Distancia geográfica	0.069	0.208
Densidad de nitrógeno total	0.016	0.768
Capacidad de campo	-0.032	0.432
Humedad en el suelo	-0.051	0.368

b)

	r(AB)	p-valor (bilateral)
Número de meses secos	0.340	0.000
Temperatura máx mes más caluroso	0.269	0.000
Temperatura promedio diurna	0.268	0.000
Temp Estacional	0.242	0.000
Precipitación anual	0.167	0.000
Distancia geográfica	0.050	0.223
Densidad de nitrógeno total	-0.014	0.740
Capacidad de campo	-0.032	0.437
Humedad en el suelo	-0.053	0.200

Pruebas de Mantel

Las afinidades florísticas entre los lugares están nuevamente correlacionadas con los descriptores macroecológicos del bosque. Sin embargo, en el caso de los géneros, las distancias geográficas también explican parte de la variación. En las pruebas de Mantel bivariadas, obtuvimos asociaciones significativas entre la distancia florística y cuatro variables climáticas y también con la distancia geográfica (número de meses secos, temperatura máxima del mes más

cálido, temperatura estacional, la precipitación anual, tabla 1.b). Sin embargo, cuando superponemos las variables con la ordenación, la que se correlaciona con el coeficiente de correlación más alto es la variable de número de meses secos (Fig. 2.b). Las pruebas de Mantel parciales muestran que ninguna variable está siendo significativa por el efecto de la distancia geográfica.

Discusión

Nuestros resultados apoyan las ideas de Gentry (1990) que indican que las afinidades florísticas, en términos de riqueza de especies de plantas, están determinadas principalmente por factores ecológicos. Específicamente, nuestros análisis tanto a nivel de familias y de géneros, indican que factores ecológicos pueden explicar las afinidades florísticas basadas en riqueza de especies. Sin embargo, la variación en composición florística no pudo ser explicada por las variables de suelos. La distancia geográfica fue importante a nivel de géneros, esto puede estar explicando que hay dependencia de procesos asociados a dispersión limitada o a variables ambientales que también pueden mostrar cierta disminución con la distancia.

Influencia de factores ambientales

De modo concordante con nuestros resultados, varios estudios anteriores habían documentado una correlación entre la distribución de especies de árboles y variables ambientales. Entre esas variables estaba la lluvia, la longitud de la estación seca y características edáficas (Swaine 1996, Bongers et al. 1999, Clark et al 1999, Phillips et al. 2003). En nuestro estudio, las variables ambientales con mayor poder explicativo, tanto a nivel de familias como a nivel de géneros, fueron el número de meses secos y la temperatura máxima del mes más cálido. Estas son variables que muestran que la estacionalidad de los diferentes sitios es determinante para las características florísticas, pues el déficit hídrico puede estar determinando que ciertas especies puedan establecerse y otras no. Además, tanto la longitud de las estaciones secas como la temperatura

máxima del mes más cálido, pueden estar determinando la supervivencia y reproducción de las plantas, pues en estudios que se han hecho en claros, se ha visto que el déficit ocasional de agua, causado por aumento en temperatura puede ocasionar cambios en el suelo y en los microclimas aéreos, afectando la supervivencia y crecimiento de las plantas (Wright 1992; Brown 1993; Becker et al 1988).

Cuando pasamos a nivel de géneros, encontramos que la estacionalidad en la temperatura y la precipitación anual también están asociadas significativamente con las diferencias florísticas. Cuando el bosque se encuentra bajo condiciones de alta lluvia, generalmente tenemos más riqueza de especies pues el agua es un recurso limitante. La precipitación está relacionada con la productividad, y más productividad permite tener más especies. Estudios a nivel global muestran que un modelo basado en productividad puede explicar bastante de la variación en riqueza de familias de plantas (Francis & Currie 2003). Puede que entonces a baja precipitación haya menor riqueza de especies. Otros estudios muestran diferencias en las especies dependiendo del gradiente ambiental en el que se encuentren (Baltzer 2008). Especies de distribución seca crecen más lento que las especies de distribución húmeda, lo que sugiere una adaptación a la sequía y un limitante a establecerse a lo largo de un gradiente lluvioso (Brenes-Arguedas et al 2008). Estas especies están sometidas a temperaturas más altas, viven bajo estrés de agua, y por eso el número de especies que pueden crecer allí es limitado dependiendo del tipo de bosque (Agudelo 2006). Con poca precipitación, el número

de especies caducifolias aumenta y los bosques presentan menor estatura (Hall & Swaine 1976). Estos bosques también dependerán de la temperatura estacional en la medida en que deben mantener unas temperaturas en ciertos rangos para que no se afecte la supervivencia de las poblaciones. Por estas razones las precipitaciones en los bosques de tierras bajas neotropicales son importantes para establecer la riqueza de especies.

Adicionalmente, la variación en las lluvias frecuentemente está asociada con variación en condiciones de suelos, pues los bosques más lluviosos suelen tener bajo pH, ser filtrados, con pobre intercambio de cationes y baja disponibilidad de fósforo y nitrógeno total (Hall & Swaine 1976). Por lo tanto, algunas plantas pueden estar limitadas por los suelos y otras por las lluvias, o por una combinación de los dos factores (Hall & Swaine 1976). Sin embargo, en este estudio no encontramos un fuerte efecto de las condiciones de suelo sobre patrones florísticos al igual que Pitman et al. (1999) y Hubbell & Foster (1986). Hay varias posibles explicaciones para esto, pues en principio puede que sea necesario usar variables con un nivel de detalle mayor para detectar este tipo de efectos. Por ejemplo, inicialmente queríamos incluir la fertilidad de los suelos. Sin embargo no la incluimos porque es muy difícil tener un mapa de fertilidad a gran escala, porque cada suelo está determinado por características diferentes a escalas muy pequeñas y no se encuentran datos detallados bajo los mismos parámetros (Swaine 1996). Cuando estudiamos asociaciones de plantas con suelos, es importante notar que las covariables ambientales son

diferentes dependiendo de la escala espacial de las asociaciones (Brenes-Arguedas 2008). Dentro de los lugares podemos tener mucha heterogeneidad espacial que puede estar determinando la composición de especies, como lo sugiere Jhon et al en su estudio (2007). Las relaciones entre el suelo y las plantas se pueden entonces estar dando a una escala muy fina, por ejemplo a nivel de individuos de árboles.

Influencia de la distancia geográfica

Los análisis a nivel de géneros (pero no aquellos a nivel de familias) muestran una correlación significativa entre la distancia geográfica y la afinidad florística, como lo predicen los procesos estocásticos (Hubbell 2001) relacionados con una disminución en las posibilidades de dispersión a medida que aumenta la distancia entre lugares. Sin embargo, el efecto de la distancia que encontramos puede también ser explicado por una interacción con los factores edáficos o con los factores ambientales, que también pueden mostrar mayor grado de diferencia con mayor distancia (Phillips 2003). Por ejemplo se ha visto que a lo largo de un transecto de 700 km hay discontinuidades en la variación florística por pocos cambios abruptos (Pitman et al. 2008). Los gradientes de precipitación anual y variabilidad en la precipitación son algo consistentes con discontinuidad florística presente en el borde de Ecuador-Peru, y estos gradientes pueden llevar a diferencias en los suelos, patógenos, comunidades de animales, y otros factores importantes a la comunidad de plantas en ambos lados de la discontinuidad. Estos cambios florísticos se mantienen en grandes distancias y son

claves para entender la variación florística de la Amazonía occidental y central (Pitman et al. 2008).

Sin embargo en este estudio, son principalmente los factores macroecológicos los que juegan roles significativos determinando los patrones florísticos en términos de riqueza de plantas. ¿Puede ésto decirnos que las comunidades de plantas neotropicales están estructuradas por diferencias de nicho? Es imposible contestar esta pregunta con base a las aproximaciones usadas, en las cuales las unidades de análisis no son las especies, sino el número de especies en dos categorías taxonómicas. Sin embargo, con las evidencias ambientales que hemos encontrado, en donde la precipitación es importante y se relaciona con la productividad, podemos sugerir que los rangos de distribución de las especies se encuentran afectados por variables ambientales que hacen parte de su nicho ecológico. Los nichos incluyen factores bióticos y abióticos que se dan dependiendo de los recursos del ambiente y aquí lo puede estar determinando las estaciones secas, las temperaturas y la precipitación. A nivel de suelos no obtenemos esta correlación porque probablemente ésta se presenta a escalas mucho más pequeñas, porque la heterogeneidad espacial que actúa a nivel de individuos y porque no todas las especies son especialistas de hábitat (Duque et al. 2002). Adicionalmente existen factores regionales que pueden afectar comunidades locales, ya que si una especie no ha tenido suficiente tiempo para llegar a una región, entonces no podrá hacer parte de la comunidad local. Por esta razón no solamente importan los factores ambientales, sino

que también son importantes las diferencias históricas (Ricklefs 2004).

La distancia geográfica se hizo una variable con mayor poder de predicción a medida que vamos bajando de nivel taxonómico. La correlación con esta variable, nos puede estar explicando que hay dependencia de procesos asociados a dispersión limitada o a variables ambientales que también pueden mostrar cierta disminución en la similaridad con la distancia. Sin embargo, al analizar las matrices florísticas de géneros con las variables ecológicas con mayor poder explicativo, estas seguían teniendo poder predictivo. Esto sugiere que a estos niveles las variables ambientales también son relevantes. Algún grado de estocasticidad en la dinámica de poblaciones y en los patrones de especiación pueden ocurrir de manera simultánea con los factores macroecológicos que determinan la variación de la composición florística.

Referencias

- Agudelo J. et al (2006) Densidad de madera en cuatro áreas de la región de Leticia, Amazonía Colombiana. *Actualidades biológicas* v.29, n 1 2007.
- Balcazar-Vargas et al (2000) Diversidad florística de la Serranía de las Quinchas, Magdalena Medio (Colombia). *Caldasia* 22(2) 191-224.
- Baltzer J. L. et al. (2008) The role of desiccation tolerance in determining tree species distributions along the Malay-Thai Peninsula. *Functional Ecology* 22: 221-231.
- Becker P. et al. (1988) Water potential gradients for gaps and slopes in a Panamanian tropical moist forest's

- dry season. *Journal of Tropical Ecology* 4: 173-184.
- Bjorholm S. et al. (2005) Environmental and spatial controls of palm (Arecaceae) species richness across the Americas. *Global Ecology and Biogeography* 14: 423-429.
- Bongers F., et al. (1999) Distribution of twelve moist forest canopy tree species in Liberia and Cote d'Ivoire: response curves to a climatic gradient. *Journal of vegetation Science* 10: 371-382.
- Brenes-Arguedas T. et al. (2008) The effect of soil on the growth performance of tropical species with contrasting distributions. *Oikos* 117: 1453-1460.
- Brown N. (1993) The implications of climate and gap microclimate for seedling growth in a Bornean lowland rain forest. *Journal of tropical ecology* 9: 153-168.
- Clark, D. B. et al. (1999) Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80: 2662-2675.
- Clavijo, L., J. Betancur & D. Cárdenas. En prensa. Las plantas con flores de la Estación Biológica Mosiro-Itajura (Caparú), Vaupés (Amazonia colombiana).
- Clinebell R. R. (1995) Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and conservation* 4: 56-90.
- Condit R. (1998) Ecological implications of changes in drought patterns: shifts in forest composition in Panamá. *Climatic Change* 39: 413-427.
- Condit, R., et al. (2000) Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 288, 1414-1418.
- Cortés-B R. & Franco-R P., Análisis panbiogeográfico de la flora de Chiribiquete, Colombia. *Caldasia* 19(3): 465-478
- Dodson C.H., Gentry A. H. (1978) Flora of the Rio Palenque science centre, Los Rios Province, Ecuador. *Selbyana* 4 (1 – 6): 1 – 628.
- Duivenvoorden, J.F. (1996) Patterns of tree species richness in rain forest-environment relationship in the middle Caqueta area, Colombia, NW Amazonia. *Biotropica*, 28: 142-158.
- Duque et al. (2002) Different floristic patterns of woody understorey and canopy plants in Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 18: 499-525.
- Engelbrecht et al (2007) Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* vol 447.
- Enquist, B.J. and J.J. Sullivan (2001) Vegetative key and descriptions of tree species of tropical dry forests of upland Sector Santa Rosa, Area de Conservacion Guanacaste, Costa Rica. Published on-line Area de Conservacion Guanacaste .
- Forero E. & Gentry, A. (1989). Lista anotada de plantas del departamento del Chocó, N° 10. Bogotá D.E.: Editorial Guadalupe Ltda.
- Forget, P.M (1994) Recruitment pattern of *Vouacapoua Americana* (Caesalpinaceae), a rodent-dispersed tree species in French Guiana. *Biotropica* vol 26, 4: 408-419.
- Foster R.B. & Hubbell S.P. (1990) The floristic composition of The Barro Colorado Island forest. Four neotropical rainforests. Yale University Press.
- Francis, A.P., & Currie D.J. (2003) A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *American Naturalist* 161:523-536.

- Gentry, A.H. (1982) Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69, 557-593.
- Gentry, A.H. (1988) Changes in plant community diversity and floristic composition on geographical and environmental gradients. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75, 1-34.
- Gentry, A.H. (1990) Floristic similarities and differences between Southern Central America and Upper and Central Amazonia. Four Neotropical Rainforests (ed. by A.H. Gentry). pp. 141-157. Yale University Press. New Haven.
- Gentry, A.H. & Terborgh, J. (1990) Composition and dynamics of the Cocha Cashu "mature" floodplain forest. Four neotropical rainforests. Yale University Press, New Haven and London, pp. 542-563.
- Gentry, A.H. & Ortiz, R. (1993) Patrones de composición florística en la Amazonia Peruana. Amazonia Peruana - vegetación húmeda tropical en el llano subandino, capítulo 10. Editores: R. Kalliola, M. Puhakka & W. Danjoy.
- Hall J. B.; Swaine M. D. (1976) Classification and ecology of closed-canopy forest in Ghana. *Journal of Ecology* 64(3): 913-951.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978.
- Hubbell, S. P. (2001) The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press.
- Hubbell S.P. & Foster R. B. (1986a) Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities. *Community Ecology* (eds. J. Diamond & T.J. Case), pp 314-329. Harper & Row, New York, NY.
- Ibarra-Manríquez, G y S. Sinaca (1995). Lista florística de la estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. México. *Rev. Biol. Trop.* 43 : 75-115
- Jhon, R. et al. 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 104: 864-869.
- JMP SAS Institute. 1994. JMP Statistics and Graphics Guide. Version 3 of JMP. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina.
- Mantel, N. (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27: 209-220.
- Killeen, T, et al. (1998) Diversity, composition, and structure of a tropical deciduous forest in the chiquitania region of Santa Cruz, Bolivia. *Journal of tropical Ecology*, 14: 803-827.
- McDale et al. (1994) Physiological ecology of plants at La Selva. La Selva: ecology and natural history of a neotropical forest. Chicago, USA: University of Chicago Press.
- Mendoza H. et al. (2004) Caracterización Biológica del PNN El Tuparro. Instituto de Investigaciones Alexander von Humboldt.
- Mori, S.A., & Boom, B.M. (1983). Southern Bahian moist forest. *The Botanical Review* 49:146-232.
- Mori, S.A. (1991). The Guayana Lowland Floristic Province. *Compt. Rend. Séances Soc. Biogéogr.* 67: 67-75.

- Pc-Ord for Windows. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 5.
- Phillips, O. L. et al. (2003) Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *J. Ecol.* 91: 757-775.
- Phillips, O. L. et al (2004) Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 359: 381-407.
- Pitman, N. C., et al. (1999). Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology* 80: 2651-2661.
- Pitman, N. C., et al (2008) Tree community change across 700 km of lowland Amazonian Forest from the Andean foothills to Brazil. *Biotropica* vol 40 (5)
- Ricklefs R. E. (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7 : 1-15.
- Rudas, A. & Prieto, A. (1998). Análisis florístico del Parque Nacional Natural Amacayacu e isla Mocagua, Amazonas (Colombia). *Caldasia* 20: 142-172.
- Ruokolainen K., Tuomisto H. (1993) La vegetación de terrenos no inundables (tierra firme) en la selva baja de la Amazonia Peruana. Amazonia Peruana - vegetación húmeda tropical en el llano subandino, capítulo 9. Editores: R. Kalliola, M. Puhakka & W. Danjoy.
- Smith, D. N. & Killeen T.J., (1994) Annotated Checklist of the Vascular Plants of the Serranía de Pílon Lajas and the Adjacent Piedmont, Ballivian Province, Beni, Bolivia.
- Stevenson P.R, et al. (2000) Guía de Frutos de los Bosques del Río Duda, Macarena, Colombia. Asociación de la defensa de la reserva de la Macarena. Netherlands Committee for IUCN, Tropical Rain Forests Programme.
- Stevenson P. R. (2004) Phenological patterns of woody vegetation at Tinigua Park, Colombia: methodological comparisons with emphasis on fruit production. *Caldasia* 26(1): 125-150.
- Swaine, M. D. 1996. Rainfall and soil fertility as factors limiting forest species distributions in Ghana. *J. Ecol.* 84: 419-428.
- Terborgh, J. & Andresen, E. (1998) The composition of Amazonian forests: patterns at local and regional scales. *J. Trop. Ecol.* 14, 645-664.
- Ter Steege, H. (1992). Checklist to plants collected around Mabura Hill. Tropenbos Programme Guyana.
- Ter Steege et al. (2003) A spatial model of tree alpha-diversity and density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation* 12: 2255-2277.
- Ter Steege et al. (2006) Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* vol 443:28.
- Thompson, J. et al. (1992) Ecological Studies on a Lowland Evergreen Rain Forest on Maraca Island, Roraima, Brazil. Physical Environment, Forest Structure and Leaf Chemistry, *The Journal of Ecology* .
- Tuomisto H., Ruokolainen K., Yli-Halla M., (2003) Dispersal, Environment, and Floristic Variation of Western Amazonian Forests. *Science* 10 January 2003: Vol. 299. no. 5604, pp. 241 – 244.
- Vásquez R. (1997) Flórmula de las reservas Biológicas de Iquitos. *Monogr Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 63:259.
- Vormisto J., Phillips O.L., Ruokolainen K., Tuomisto H., Vásquez R. (2000). A comparison of fine-scale distribution patterns of four plant groups in an

Amazonian rainforest. *Ecography*.
Volume 23 Issue 3 Page 349-359.

Vormisto J. et al. (2004) Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. *Journal of Ecology* 92: 577-588.

Wright S. J. (1992) Seasonal drought, soil fertility and the species densities of tropical forest plant communities. *Tree* vol 7, no 8, august 1992.

XLStats, Statistical Software for MS Excel.

Anexo 1: Análisis de correlación entre las 26 variables ambientales y de suelos. Resaltadas en gris las variables excluidas que se asociaran con un índice de correlación de más de 0.6.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
1. Punto de marchitamiento	1																									
2. Densidad total de Nitrógeno	-0.548	1																								
3. Conductividad térmica	0.230	-0.813	1																							
4. Humedad en el suelo	0.06	-0.24	0.00	1.00																						
5. Capacidad de campo	0.87	-0.58	0.20	0.54	1.00																					
6. Densidad aparente del suelo	0.23	-0.81	1.00	0.00	0.19	1.00																				
7. Densidad de carbono del suelo	-0.68	0.95	-0.75	-0.34	-0.74	-0.75	1.00																			
8. Temperatura promedio anual	-0.01	0.10	-0.06	-0.24	-0.13	-0.06	0.07	1.00																		
9. Temperatura promedio diaria	0.18	-0.46	0.37	0.37	0.34	0.37	-0.49	-0.43	1.00																	
10. Isotermalidad (P2/P7) (* 100)	0.24	-0.11	-0.06	0.01	0.21	-0.05	-0.14	0.42	-0.15	1.00																
11. Temperatura estacional	-0.21	-0.01	0.14	0.16	-0.10	0.14	0.02	-0.58	0.44	-0.87	1.00															
12. Temp mes más caluroso	0.00	-0.07	0.15	-0.05	-0.02	0.15	-0.13	0.74	0.07	-0.09	-0.03	1.00														
13. Temp min mes más frío	0.00	0.23	-0.21	-0.27	-0.14	-0.21	0.20	0.90	-0.71	0.56	-0.77	0.44	1.00													
14. Rango de Temp anual	0.00	-0.30	0.32	0.28	0.14	0.32	-0.29	-0.60	0.82	-0.68	0.84	0.06	-0.87	1.00												
15. Temp promedio cuarto más húmedo	-0.20	0.14	-0.06	-0.11	-0.22	-0.05	0.11	0.92	-0.32	0.27	-0.37	0.76	0.75	-0.42	1.00											
16. Temp promedio del cuarto más seco	0.06	0.12	-0.11	-0.18	-0.04	-0.10	0.08	0.94	-0.58	0.40	-0.62	0.65	0.94	-0.69	0.82	1.00										
17. Temp promedio del cuarto más caluroso	-0.12	0.17	-0.06	-0.22	-0.21	-0.06	0.14	0.95	-0.39	0.16	-0.33	0.85	0.79	-0.42	0.93	0.89	1.00									
18. Temp promedio del cuarto más frío	0.04	0.12	-0.12	-0.23	-0.08	-0.12	0.07	0.96	-0.50	0.61	-0.79	0.57	0.96	-0.75	0.83	0.93	0.84	1.00								
19. Precipitación anual	0.04	-0.06	-0.14	0.15	0.11	-0.14	-0.02	0.16	-0.37	0.42	-0.41	-0.14	0.36	-0.48	0.10	0.31	0.06	0.27	1.00							
20. Precipitación mes más húmedo	-0.22	0.24	-0.37	0.18	-0.09	-0.37	0.29	0.18	-0.47	0.07	-0.20	0.04	0.36	-0.38	0.18	0.38	0.19	0.23	0.81	1.00						
21. Precipitación del mes más seco	0.23	-0.25	0.05	0.18	0.28	0.06	-0.24	0.06	-0.19	0.63	-0.49	-0.33	0.25	-0.46	0.00	0.14	-0.12	0.20	0.83	0.41	1.00					
22. Precipitación estacional	-0.43	0.32	-0.08	0.00	-0.37	-0.08	0.32	-0.19	0.23	-0.60	0.53	0.23	-0.32	0.49	-0.08	-0.25	0.00	-0.31	-0.60	-0.12	-0.82	1.00				
23. Precipitación del cuarto más húmedo	-0.21	0.21	-0.38	0.27	-0.04	-0.38	0.24	0.15	-0.41	0.14	-0.21	-0.01	0.32	-0.36	0.15	0.32	0.14	0.21	0.86	0.98	0.51	-0.19	1.00			
24. Precipitación del cuarto más seco	0.24	-0.26	0.06	0.17	0.29	0.06	-0.24	0.10	-0.22	0.65	-0.52	-0.29	0.30	-0.49	0.03	0.20	-0.07	0.25	0.87	0.45	0.99	-0.84	0.54	1.00		
25. Precipitación del cuarto más caluroso	-0.29	0.21	-0.36	0.44	-0.03	-0.36	0.21	-0.29	0.02	0.21	-0.02	-0.44	-0.15	-0.07	-0.15	-0.25	-0.33	-0.20	0.61	0.50	0.60	-0.29	0.61	0.57	1.00	
26. Precipitación del cuarto más frío	0.33	-0.17	-0.04	-0.08	0.24	-0.04	-0.15	0.41	-0.38	0.51	-0.56	0.12	0.57	-0.56	0.20	0.54	0.29	0.50	0.81	0.61	0.65	-0.56	0.63	0.71	0.15	1.00