

**COMPOSICIÓN Y DISTRIBUCIÓN DE EPÍFITAS VASCULARES  
EN CUATRO BOSQUES DE LA CUENCA DE PUERTO ABEJA  
(CHIRIBIQUETE, AMAZONIA COLOMBIANA)**

**RAFAEL ARÉVALO BURBANO**

Trabajo de grado presentado para optar al título de Biólogo

Director

**JULIO BETANCUR**

Profesor Asociado

Instituto de Ciencias Naturales

Universidad Nacional de Colombia

Co-director

**SANTIAGO MADRIÑAN**

Profesor Asistente

Laboratorio de Botánica & Sistemática

Universidad de los Andes

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
BOGOTÁ D.C.  
JULIO, 2003

“.... no es que en aquel momento se quedara del todo ocioso o que fuera remiso en sus tareas; lejos de ello, la dificultad consistía en su propensión a ser demasiado enérgico...”

Daniel Carrillo

## TABLA DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	v
RESUMEN	vi
ABSTRACT	viii
ÍNDICE DE TABLAS	ix
ÍNDICE DE FIGURAS	x
INTRODUCCIÓN	1
1. MARCO TEÓRICO	4
1.1. Características de las epífitas	4
1.2. Diversidad de epífitas	5
1.3. Distribución de las epífitas	5
2. OBJETIVOS	8
3. ÁREA DE ESTUDIO	9
4. MATERIALES Y MÉTODOS	13
4.1. Muestreo	13
4.2. Procesamiento de la información	14
5. RESULTADOS	17
5.1. Diversidad florística de las epífitas	17
5.1.1. Riqueza	17
5.1.2. Abundancia	19
5.1.3. Diversidad	23
5.2. Distribución de las epífitas	25
5.2.1. Los forofitos y las epífitas hospedadas	25
5.2.2. Distribución espacial	28
5.2.2.1. Distribución vertical	28
5.2.2.2. Distribución horizontal	34
5.3. Similitud florística entre los bosques	35

6. DISCUSIÓN	37
7. CONCLUSIONES	46
LITERATURA CITADA	49
ANEXOS	53
ANEXO 1.	53
ANEXO 2.	58
ANEXO 3.	59

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer muy especialmente al Profesor Julio Betancur, Director de este trabajo, por haberme acogido como estudiante y por la gran motivación que me brindó a lo largo de todo el proceso. Al Profesor Santiago Madriñan, Codirector del trabajo, por apoyarme y facilitar el Laboratorio de Botánica y Sistemática como lugar de trabajo en Bogotá (gracias por el tinto).

A la Fundación Puerto Rastrojo, por la financiación de la fase de campo y por permitirme trabajar en la Estación de Investigación Puerto Abeja. A su Director, Patricio von Hildebrand, por llevarme de expedición y enseñarme lo increíblemente maravilloso que es la Serranía de Chiribiquete.

A la Universidad de los Andes, por la formación académica recibida a lo largo de estos años y por permitirme realizar esta tesis. Al Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, por la facilidades prestadas en el Instituto de Ciencias Naturales, en el Herbario Nacional Colombiano (COL) y la Biblioteca Armando Dugand. Al Instituto SINCHI del Ministerio del Medio Ambiente, por facilitar el uso del Herbario Amazónico Colombiano (COAH).

Gracias a todos los botánicos y especialistas que me ayudaron en la determinación y/o confirmación de los especímenes, así: Julio Betancur (Bromeliaceae), Ricardo Callejas (Piperaceae), Zaleth Cordero (Marcgraviaceae, Melastomataceae), Thomas Croat (Araceae), Iván A. Gil (Moraceae y Cecropiaceae), Eduardo Goncalves (Araceae), Carolina Polanía (Pteridófitos), Francisco J. Roldán (Loranthaceae *s.l.*), Nelson Salinas (Ericaceae) y Jorge Sarmiento (Orchidaceae).

Un agradecimiento muy especial al cacique de Puerto Abeja Silverio Garcia, “Meche” y a mi guía de campo Alfredo Andoque, “Cuña”, quienes me mostraron una forma diferente de ver la vida y el monte. Gracias también a todos aquellos que hicieron de la fase de campo una

temporada tan agradable, especialmente a Germán Mejía, Alejandra Vega, Diego Melgarejo y Javier Cajiao.

Igualmente deseo agradecer a todos los compañeros y amigos que me acompañaron en la segunda etapa de este proceso. A los amigos del Laboratorio de Botánica y Sistemática de la Universidad de los Andes: Santiago Madriñan, Juliana Chacón, Adriana Sánchez, Alfredo Navas y Jorge Salgado. A los demás estudiantes del profesor Julio Betancur: Nicolas Castaño, Laura Clavijo, Nelson Salinas y Zaleth Cordero. A todos aquellos que me colaboraron o asesoraron con materiales, bibliografía o programas estadísticos: Julio Betancur, Catalina Giraldo, Patricio von Hildebrand, Santiago Madriñan, Juan Fernando Phillips, Oscar Ramos, Alejandro Velez y Oscar Laverde.

A Adriana Sánchez, por su compañía y ayuda en esta última parte del proceso y sobre todo por la infinita paciencia que me ha tenido.

Finalmente, quiero agradecer a mi familia por todo el apoyo que me han dado a lo largo de mi carrera, especialmente a Elsa, Esteban, Lany y Carolina, sin olvidar a la abuela Abiga, quien ha sido mi fuente de inspiración desde que soy un niño.

## RESUMEN

Se estudio la composición y la distribución espacial de epífitas vasculares en cuatro tipos de bosques de la cuenca de Puerto Abeja, región suroriental del Parque Nacional Natural Chiribiquete, Amazonia colombiana. Se muestrearon 500 m<sup>2</sup> en cada tipo de bosque, los cuales se denominaron como bosque inundable de “Rebalse” (R), bosque de “Tierra Firme” (TF), bosque de “Transición” (T) y bosque de “Varizal” (V). Se encontraron 2016 individuos epífitos en total, correspondientes a 182 especies, distribuidas en 71 géneros y 27 familias. Proporcionalmente al área muestreada, los resultados revelan que esta es uno de las localidades con más especies de epífitas en el neotropico. La composición y distribución espacial de las epífitas fue diferente en cada bosque, posiblemente debido a las diferencias en las variables estructurales de los forofitos y a la humedad e intensidad lumínica diferencial en cada uno de ellos. Los bosques R y TF presentaron la mayor riqueza, abundancia y diversidad de epífitas vasculares. En los bosques T y V una o dos especies de pífitas presentaron valores de densidad relativa muy altos, mientras que en R y TF ninguna especie sobresalió entre las otras. Las familias Orchidaceae y Dryopteridaceae siempre estuvieron entre las mas importantes de los cautro bosques, mientras que familias como Araceae, Clusiaceae, Bromeliaceae, Grammitidaceae, Hymenophyllaceae y Polypodiaceae tuvieron una importancia significativa en algunos de ellos. Las variables estructurales medidas a los forofitos (DAP, altura total y de la primera rama) presentaron diferencias significativas entre los cuatro tipos de bosque, siendo V el menos estructurado. En todos los bosques hubo correlación positiva entre el número de epífitas hospedadas y el DAP de los forofitos, al igual que entre el número de epífitas y la altura de los forofitos, excepto está última para V. La mayoría de los forofitos presentaron muy pocos individuos epífitos y solamente en R el 20% de los forofitos presentó más de diez epífitas. La cercanía al río del bosque R y las inundaciones periódicas a las que está sometido (fuentes de humedad constatne), parecen explicar su mayor riqueza, abundancia y complejidad en la comunidad de epífitas que hospeda. En todos los bosques se encontró una distribución vertical agregada de las epífitas para la comunidad en general y para la mayor parte de las familias y especies. El hábito de crecimiento (holoepífita, hemiepífita y hemiparásita) fue determinante en la ubicación espacial de las especies y en la estratificación que mostraron algunas familias.

## ABSTRACT

The composition and spatial distribution of vascular epiphytes was studied in four types of forests in the Puerto Abeja river basin, southeast region of the Chiribiquete National Natural Park, Colombian Amazonia. The forests were named as: Riparian or periodically flooded forest (R), Upland forest (TF), Transition forest (T) and “Varizal” forest (sclerophyllous forest – V). In each type of forest, 500 m<sup>2</sup> were sampled. A total of 2016 epiphytic individuals were recorded, including 182 species, 71 genera and 27 families. These results show that proportionally to the sampled area, this is one of the most species rich neotropical site. The composition and spatial distribution of epiphytes was different in each forest, possibly due to differences in the structural variables of the host trees (phorophytes) and in the humidity and light conditions each forest exhibits. The Orchidaceae and Dryopteridaceae families, were part of the most important families in all the forests; while families like Araceae, Clusiaceae, Bormeliaceae, Grammitidaceae, Hymenophyllaceae and Polypodiaceae, had an important significance in some them. In all four forests there was a positive correlation between the number of epiphytes hosted by the phorophytes and their DBH (diameter at breast height). There was also a positive correlation between the number of epiphytes and the total height of the phorophytes in R, TF and T. Most of the phorophytes had few epiphytes and only in R, 20% of them hosted more than ten epiphytes. The higher humidity of R, due to its proximity to the river and the periodical flooding, may explain its greater richness, abundance and complexity of the epiphyte community. In all types of forests, the vertical distribution of the epiphyte community was clumped, as in most of the families and species. The *growth program* of each plant (holoepiphyte, hemiepiphyte and hemiparasite), was determinant in the spatial location of each species and in the stratification that some families showed.



## ÍNDICE DE TABLAS

		Páginas
Tabla 1.	Riqueza de epífitas vasculares en los cuatro bosques estudiados.	17
Tabla 2.	Familias de epífitas vasculares con más especies en los cuatro bosques estudiados.	18
Tabla 3.	Abundancia de epífitas vasculares en los cuatro bosques estudiados.	19
Tabla 4.	Especies de epífitas vasculares más abundantes en los cuatro bosques estudiados.	20
Tabla 5.	Familias con mayor valor de importancia (VIF) en los bosques estudiados.	22
Tabla 6.	Índices de diversidad y equidad para los cuatro bosques estudiados.	24
Tabla 7.	Número de árboles y forofitos con DAP > 2.5 cm, sus respectivas variables estructurales y los promedios de individuos y epífitas por forofito de cada bosque.	26
Tabla 8.	Índice de dispersión de Morisita estandarizado ( $I_p$ ) para la distribución vertical de los individuos epífitos encontrados en los bosques estudiados.	28
Tabla 9.	Porcentajes de representación en cada bosque de los patrones de distribución vertical de las especies epífitas con más de ocho individuos, según el índice de dispersión de Morisita estandarizado ( $I_p$ ).	29
Tabla 10.	Índices de dispersión estandarizado de Morisita para las familias con mayor valor de importancia en cada uno de los bosques estudiados.	33
Tabla 11.	Matrices de similitud entre los cuatro bosques estudiados, con base en coeficientes de similitud de Jaccard y Sorensen, el índice de Morisita y el porcentaje de similitud.	36
Tabla 12.	Diversidad de epífitas vasculares registrada para diferentes localidades neotropicales.	38

## ÍNDICE DE FIGURAS

	Páginas
Figura 1. Localización del PNN Chiribiquete y de la Estación de Investigaciones Puerto Abeja.	10
Figura 2. Mapa y unidades fisiognómicas vegetales de la cuenca de Puerto Abeja, sector suroriental del Parque Nacional Natural Serranía de Chiribiquete, Amazonia colombiana.	12
Figura 3. Familias de epífitas vasculares más importantes en los cuatro bosques estudiados.	23
Figura 4. Índices de diversidad de Simpson, con sus respectivos intervalos de confianza, para los cuatro bosques estudiados.	24
Figura 5. Índices de diversidad de Shannon, con sus respectivos intervalos de confianza, para los cuatro bosques estudiados.	25
Figura 6. Número de individuos epífitos por forofito en los cuatro bosques estudiados.	27
Figura 7. Distribución vertical de los individuos epífitos en los cuatro bosques.	29
Figura 8. Distribución vertical de las familias con mayor valor de importancia en el bosque de Rebalse.	30
Figura 9. Distribución vertical de las familias con mayor valor de importancia en el bosque de Tierra Firme.	31
Figura 10. Distribución vertical de las familias con mayor valor de importancia en el bosque de Transición.	32
Figura 11. Distribución vertical de las familias con mayor valor de importancia en el bosque de Varizal.	32
Figura 12. Distribución de los individuos epífitos respecto a la distancia desde el eje principal del forofito en que se encontraban.	34
Figura 13. Distribución espacial de las epífitas vasculares en los cuatro bosques estudiados, teniendo en cuenta la altura a la cual fue encontrada (distancia vertical) y la distancia desde el tronco principal (distancia horizontal).	43

## INTRODUCCIÓN

Las epífitas son plantas herbáceas o leñosas que habitan sobre árboles o arbustos que les sirven de sostén (forofitos). Las epífitas generalmente no obtienen el agua y los nutrientes de los forofitos, sino del medio en el que residen, en la forma de suelos suspendidos y otras fuentes aéreas, como tejidos muertos, polvo transportado por el aire, niebla y lluvia (Moffet 2000). Las epífitas pueden crecer adheridas a los troncos y las ramas de árboles y otros tipos de plantas, o también en la superficie de hojas vivas (epifilas) (Richards 1996). Las epífitas, en general, tienen un modo de vida altamente especializado ya que viven bajo condiciones que son muy variadas y extremas, como las derivadas de la vida en los estratos superiores de un bosque y de la independencia de las facilidades que brinda la vida en la tierra.

Las epífitas vasculares son componentes significativos de los bosques tropicales, tanto por el número de especies como por la biomasa que acumulan (Gentry & Dodson 1987, Benzing 1990). Así mismo, gran parte de la diversidad que se registra en diferentes estudios neotropicales de inventarios florísticos la proporcionan los componentes herbáceos, especialmente las epífitas vasculares (Galeano *et al.* 1998). Las especies de epífitas pueden llegar a contribuir hasta con el 25 % del total de especies de plantas vasculares muestreadas en un bosque tropical húmedo y pueden representar hasta la mitad de los individuos muestreados (Wolf 1994).

Las epífitas se encuentran distribuidas espacialmente, tanto horizontal como verticalmente. Su distribución horizontal puede variar entre bosques y entre las especies de árboles hospederos, mientras que su distribución vertical puede variar dentro de un mismo árbol (ter Steege 1989). Por otra parte, varios estudios ecológicos han demostrado que muchas especies de epífitas tienden a crecer consistentemente dentro de ciertos rangos de altura vertical, relacionados a las diferentes variables críticas para su establecimiento y desarrollo (Todzia 1986, ter Steege 1989, Wolf 1994, Moffet 2000). Algunas variables micro climáticas, como humedad, temperatura e intensidad lumínica, y otras como las características de los sustratos y la

distribución de los agentes dispersores, pueden determinar la distribución de las diferentes especies de epífitas dentro de los bosques y dentro de un mismo árbol.

Entre los bosques húmedos tropicales, los situados en el neotrópico son los más ricos en especies de epífitas (Richards 1996). Se sabe que hay muchas más especies de epífitas vasculares en el neotrópico que en cualquier otro lugar del planeta y que su diversificación se manifiesta más fuertemente hacia el noroccidente de Sur América y el sur de Centro América (Gentry & Dodson 1987).

Dentro de la región neotropical se encuentra la gran cuenca amazónica, que en su extremo más noroccidental incluye algunas formaciones rocosas pertenecientes al Escudo Guayanés. Actualmente se reconoce a estas formaciones como parte de la gran región fitogeográfica de Guayana, la cual está dividida en varias provincias. La provincia de la Guayana Occidental, que es una de las regiones menos conocidas del mundo, abarca parte del territorio colombiano, en lo que se reconoce como el distrito Araracuara (Berry *et al.* 1995). A este distrito pertenecen varias formaciones rocosas aisladas ubicadas en la Amazonia colombiana, como son los cerros Isibukuri, Yapobodá, Araracuara y la Serranía de Chiribiquete, entre otras.

La Serranía de Chiribiquete esta conformada por una serie de mesetas rocosas conocidas como tepuis y hace parte del Parque Nacional Natural Chiribiquete, adscrito al Sistema Nacional de Parques Nacionales Naturales del Ministerio del Medio Ambiente de Colombia. Esta es una de las zonas de Colombia menos exploradas, especialmente en su parte sur. La Fundación Puerto Rastrojo, desde hace varios años, ha estudiado las características abióticas, biológicas y humanas de la región sur de Chiribiquete, siendo uno de sus mayores esfuerzos la caracterización de la estructura y composición florística de las diferentes formaciones vegetales.

Esta investigación se enmarca dentro de los esfuerzos de la Fundación Puerto Rastrojo por conocer la composición florística del sector sur de Chiribiquete y por generar información sobre las epífitas de Colombia. Los estudios de epífitas que se conocen para el territorio colombiano son principalmente derivados de inventarios florísticos. No obstante, se han

realizado unos pocos estudios con énfasis en la diversidad y distribución de especies de epífitas vasculares y no vasculares en diferentes regiones del país (Sugden 1979, Serna 1994, Wolf 1995, VanDunné 2001, Isaza 2002, Vasco 2002).

En este trabajo se estudia la composición florística y la distribución espacial de las epífitas vasculares presentes en diferentes formaciones boscosas de la cuenca de Puerto Abeja, ubicada en la zona sur oriental del Parque Nacional Natural Serranía de Chiribiquete. Se censaron las epífitas vasculares con el propósito de encontrar diferencias florísticas y estructurales entre las comunidades epífitas presentes en los diferentes tipos de bosques.

## 1. MARCO TEÓRICO

### 1.1. Características de las epífitas

Las epífitas se pueden definir y clasificar desde diferentes puntos de vista de acuerdo a la importancia particular que cada autor le da a un aspecto de su crecimiento, morfología, fisiología o ecología. Benzing (1990), por ejemplo, hizo una síntesis de todos los sistemas de clasificación, haciendo énfasis tanto en la función como en la forma. Agrupó a las epífitas teniendo en cuenta las relaciones con el árbol hospedero (forofito), los requerimientos de luz y humedad, los hábitos de crecimiento y su adaptabilidad al medio.

Teniendo en cuenta su relación con el árbol hospedero, Benzing (1990) clasificó a las plantas epífitas en dos categorías principales: autótrofas y heterótrofas. Dentro de las epífitas autótrofas se encuentran accidentales, facultativas, hemiepífitas y epífitas verdaderas u holoepífitas (Benzing 1990). Las epífitas accidentales son plantas que pueden llegar a crecer sobre otras plantas, pero que no tienen modificaciones especiales para desarrollarse en el dosel. Las epífitas facultativas pueden crecer y reproducirse en diferentes tipos de sustrato, por lo que pueden encontrarse en el piso del bosque o sobre otras plantas. Las holoepífitas son las plantas que crecen y se reproducen sin entrar en contacto con el suelo en ninguna etapa de su vida y pueden encontrarse a diferentes alturas dentro del bosque. Por último, las hemiepífitas son plantas que utilizan a otras plantas como soporte y que en algún momento de su vida tienen conexión con el suelo. Las hemiepífitas incluyen dos tipos de crecimiento, las que germinan en el dosel y luego producen raíces hasta el suelo y las que germinan en el suelo y, posteriormente, suben hasta el dosel adheridas al tronco de los árboles. De éstas últimas, algunas mantienen su conexión con el suelo, en tanto que otras se tornan epífitas cuando desaparece la conexión con el suelo. Dentro de las epífitas heterótrofas, se incluyen aquellas plantas que utilizan el contenido del xilema de los árboles hospederos y que generalmente son hemiparásitas (Benzing 1990).

Por otra parte, existen varias formas de definir y agrupar a las epífitas en comunidades vegetales distinguibles (Benzing 1990, Richards 1996, Moffet 2000), pero ha sido difícil establecer una clasificación absoluta.

## 1.2. Diversidad de epífitas

Se estima que las epífitas, incluyendo sólo holoepífitas, hemiepífitas y epífitas facultativas (según Benzing 1990), abarcan el 10% de todas las plantas vasculares existentes (Kress 1986). De las 84 familias con por lo menos una especie epífita, la mitad ocurren en los bosques neotropicales (Gentry & Dodson 1987). Estas familias se encuentran mejor representadas en hábitats favorables como los prodigados por los bosques húmedos, especialmente los bosques de niebla andinos (Sugden 1979, Gentry & Dodson 1987), otrora ampliamente distribuidos.

De las 42 familias epífitas registradas para el neotrópico, Orchidaceae es la que está mejor representada, con diez veces más especies que las familias que le siguen en riqueza, como lo son Araceae y Bromeliaceae (Gentry & Dodson 1987). Entre los pteridófitos y las dicotiledóneas también hay familias con epífitas, incluso dentro de las gimnospermas hay dos familias que tienen una especie epífita. Muchos estudios han encontrado que las orquídeas y los pteridófitos son los dos grupos más ricos en especies dentro de la comunidad epífita de los bosques neotropicales (Gentry & Dodson 1987, ter Steege 1989, Bøgh 1992, Ingram *et al.* 1996, Nieder *et al.* 1999, Freiberg 2000, Nieder *et al.* 2000, Barthlott 2001).

## 1.3. Distribución de las epífitas

Se ha propuesto que varios factores determinan o influyen en el establecimiento y la distribución de las epífitas sobre los árboles hospederos. Su distribución es una función de la reproducción, el movimiento de las semillas, la adhesión de las semillas al sustrato, la germinación, el crecimiento, la supervivencia y la estabilidad del sustrato (Heitz 1997). Wolf (1994) analizó la distribución de propágulos en bosques andinos y concluyó que el azar parecía determinar la composición y la distribución de las epífitas. Bøgh (1992) y Nieder (2000) concuerdan en que la disponibilidad de un sustrato apropiado es el factor más importante para determinar el establecimiento y el desarrollo de las epífitas.

Consecuentemente, la composición de las especies de árboles forofitos puede afectar la

vegetación epifítica, en razón a las diferencias de sustrato que provee cada especie (Nieder *et al.* 1989, Barthlott 2001). De hecho, se ha encontrado especificidad entre algunas epífitas y sus respectivos árboles hospederos (ter Steege 1989). Así mismo, el diámetro, el ángulo de inclinación y la textura de las ramas también afectan la habilidad de una epífita para agarrarse al sustrato. Kernan y Fowler (1995) sugirieron que la abundancia, la distribución y el mantenimiento de las epífitas en el bosque de Corcovado (Costa Rica), estaban determinados por mecanismos de coexistencia y persistencia que dependen de la variedad de la superficie de las cortezas, la estructura del dosel, los disturbios y las fluctuaciones climáticas.

La altura a la que se encuentra una epífita dentro del bosque indica su resistencia a los gradientes de luz y humedad, siendo muy probable que el rango de distribución de una especie lo establezcan sus requerimientos de luz y humedad. Para ter Steege (1989) la distribución vertical de las epífitas está determinada principalmente por la densidad del flujo de fotones (PFD) y por la humedad de los diferentes estratos del bosque. Esta combinación de humedad y disponibilidad de luz no solo es determinante en la distribución vertical de las epífitas sino en su distribución horizontal (Fischer & Araujo 1995, Annaselvam 2001). Richards (1996) considera que la disponibilidad de luz, más que la humedad relativa del aire, explica más las diferencias encontradas en la distribución vertical de las epífitas. Él observó que en algunos bosques primarios tropicales pobremente iluminados hay muy pocas epífitas en los estratos inferiores del bosque, mientras que en los bosques mejor iluminados las epífitas se pueden encontrar en estratos muchos más bajos. Por otra parte, algunos estudios muestran que la disponibilidad de agua es uno de los factores más importantes que afectan la distribución y crecimiento de las epífitas (Putz *et al.* 1986). Gentry & Dodson (1987) demostraron que las epífitas disminuyen drásticamente, tanto en número de especies como en individuos, en áreas secas y que adicionalmente hay un cambio en el hábito de crecimiento de las especies en áreas más húmedas, de epífitas a hemiepífitas.

Por otra parte, las diferencias en la arquitectura de la corona, la caída de las ramas y la densidad del follaje de los forofitos contribuyen a la heterogeneidad de hábitat y a la variación en la distribución de las epífitas (Heitz 1999). Se ha dicho que la estratificación vertical es uno de los mecanismos que además de mantener la diversidad de especies, contribuye con el



origen de ésta (Bennet 1986). En los árboles grandes, por ejemplo, hay un mayor número de especies de epífitas, debido principalmente a la mayor cantidad de área y micro hábitats ofrecidos (Annaselvam 2001). Estos árboles poseen más variedad de diámetros de ramas, bifurcaciones, agujeros y nudos, que pueden formar diferentes micro hábitats. También se ha encontrado una relación significativa entre las especies de epífitas y el ancho de los troncos, así, especies de epífitas grandes habitan en troncos gruesos y medianos, mientras que epífitas pequeñas se presentan en troncos con diámetros más pequeños (Kernan & Fowler 1995, Annaselvam 2001).

La gran mayoría de los estudios sobre estratificación vertical se han realizado mediante observaciones desde el suelo, sin tener un acercamiento directo al dosel del bosque. Sin embargo, al ascender al dosel, la diversidad de especies epífitas puede aumentar en un 16–23% (Flores-Palacios & Garcia Franco 2001) y, además, se pueden realizar estudios sobre su distribución espacial con mayor exactitud. El desarrollo de sistemas de acceso al dosel ha mejorado ostensiblemente las descripciones del dosel y ha facilitado estudios más detallados sobre las epífitas (Lowman & Wittman 1996, Flores-Palacios & Garcia-Franco 2001).

## **2 OBJETIVOS**

### **2.1. Objetivo general**

Estudiar la composición y distribución de las epífitas vasculares en cuatro tipos de bosque que conforman la cuenca de Puerto Abeja; región sur-oriental del Parque Nacional Natural Serranía de Chiribiquete, Caquetá (Colombia).

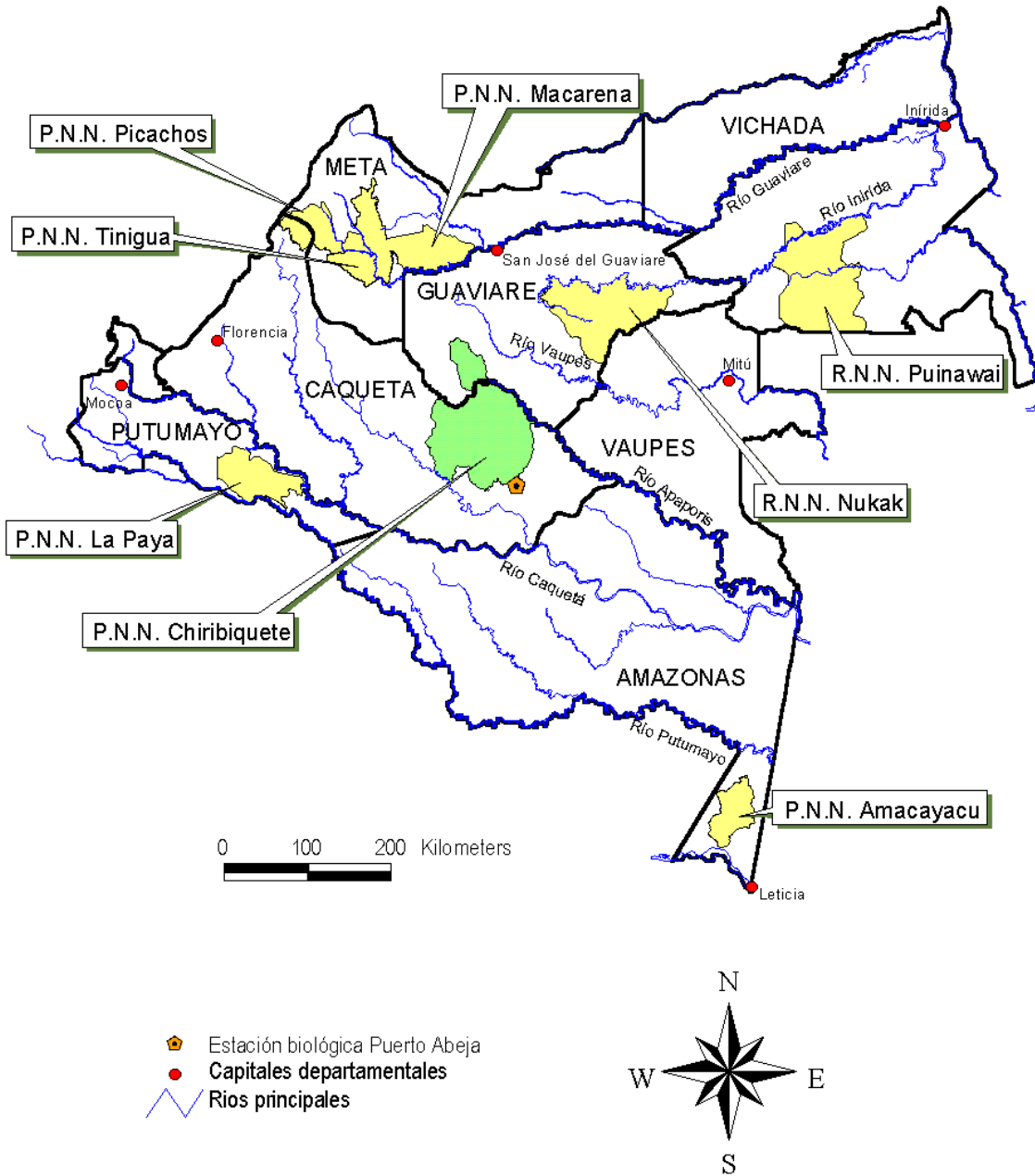
### **2.2. Objetivos específicos**

- Determinar la composición y diversidad florística de la comunidad de epífitas vasculares en los cuatro tipos de bosque presentes en la cuenca de la quebrada Puerto Abeja.
- Determinar la distribución vertical y horizontal de las epífitas en cada tipo de bosque.
- Relacionar la distribución de las epífitas con las variables estructurales de los forofitos que las hospedan.
- Establecer diferencias en la composición y la distribución de las epífitas vasculares entre los cuatro bosques de la cuenca.

### 3. ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo en la Estación de Investigación Puerto Abeja, de la Fundación Puerto Rastrojo, localizada en la región sur oriental del Parque Nacional Natural Serranía de Chiribiquete, Amazonia colombiana. Dadas su composición geológica, origen y ubicación geográfica, la gran región de Chiribiquete hace parte de las formaciones rocosas pertenecientes a la provincia Occidental de la región fitogeográfica de Guayana y más concretamente del Distrito de Araracuara (Berry *et al.* 1995). El Parque Nacional Natural Chiribiquete esta localizado entre los departamentos de Caquetá y Guaviare y cuenta con una extensión de 1,280,000 ha, constituyéndose en la unidad de conservación más grande del Sistema de Parques Nacionales Naturales colombianos (Figura 1).

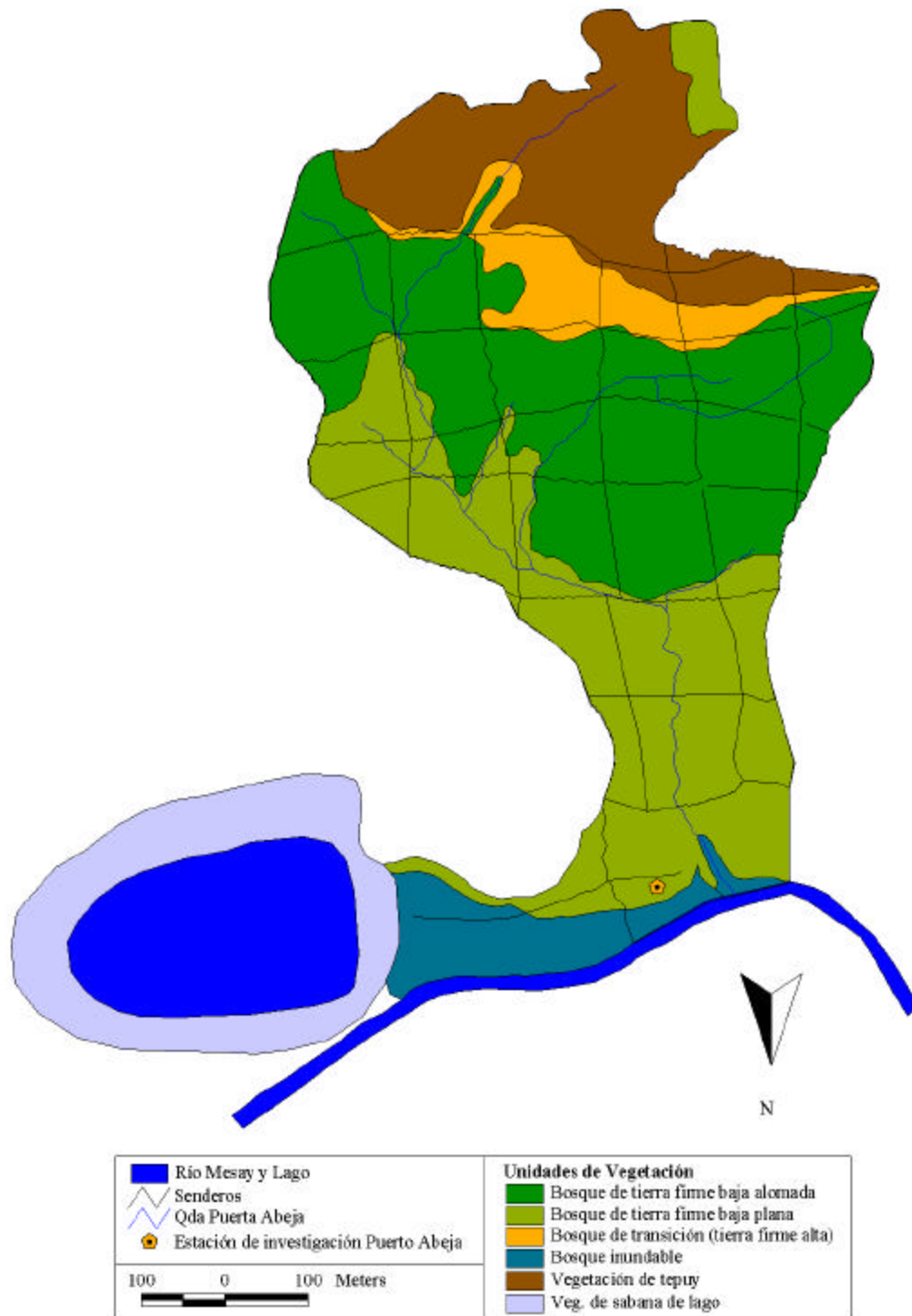
La Estación se encuentra sobre la cuenca de la quebrada Puerto Abeja, a orillas del río Mesay, afluente del río Yará, a 0° 04' 16'' de Latitud Norte y 72° 26' 48'' de Longitud Oeste. La cuenca se extiende desde la orilla del río Mesay hasta la cima de un afloramiento rocoso, entre 250 y 350 m de altitud y tiene una extensión aproximada de 300 ha. La región de Chiribiquete se encuentra dentro de la zona climática ecuatorial calurosa y húmeda, en donde las variaciones de temperatura, precipitación y humedad durante el año son pequeñas. El promedio de humedad relativa anual es alto, variando entre 86 y 87 % (Peñuela & von Hildebrand 1999). Los regímenes de precipitación de Chiribiquete se aproximan a los conocidos para la Orinoquía (Estrada & Fuertes 1993), ya que la época de menor precipitación se presenta entre los meses de diciembre y enero. Según los registros de la Fundación Puerto Rastrojo, entre los años 1998 a 2002, la precipitación media anual varía entre los 3100 y 3876 mm, con la época de máxima precipitación entre los meses de junio y julio, y la temperatura promedio mensual oscila entre 25 y 28°C.



**FIGURA 1.** Localización del PNN Chiribiquete y de la Estación de Investigaciones Puerto Abeja.

Para la cuenca de Puerto Abeja, Phillips y von Hildebrand (2002) consideran cuatro unidades fisiognómicas de vegetación, que han denominado como “Bosque estacionalmente inundable o de Rebalse”, “Bosque de Tierra Firme”, “Bosque de Transición” y “Bosque de Varizal” (Figura 2). El bosque estacionalmente inundable es un bosque denso, medianamente rico en

especies, donde dominan especies de árboles pertenecientes a las familias Lecythidaceae, Sapotaceae, Fabaceae y Chrysobalanaceae. El bosque de Tierra Firme es un bosque más denso y con diversidad alta, en donde dominan especies de árboles de las familias Fabaceae, Vochysiaceae, Euphorbiaceae, Sapotaceae y Myristicaceae. El bosque de Transición corresponde a un bosque denso, medianamente rico en especies, en donde dominan los árboles de las familias Sapotaceae, Fabaceae, Lauraceae, Rubiaceae y Euphorbaiceae. En la cima de los afloramientos rocosos, crecen bosques ralos, con pocas especies y una baja diversidad, que corresponden a los Varizales del tepuy y en donde dominan árboles y arbustos de las familias Tepuianthaceae (*Tepuianthus colombianus*), Flacourtiaceae y Asteraceae (*Gongylolepis martiana*). En los bosques de Rebalse, Tierra Firme y Transición pocos árboles superan los 50 cm de DAP y la mayoría de árboles tienen una altura entre los 10 y 20 m. Solo en los bosques de Rebalse y Tierra Firme se presenta un porcentaje notorio de árboles entre 20 y 30 m de altura y aparecen algunos árboles emergentes con alturas mayores a 30 m.



**FIGURA 2.** Mapa y unidades fisiognómicas vegetales de la cuenca de Puerto Abeja, sector suroriental del Parque Nacional Natural Serranía de Chiribiquete, Amazonia colombiana.

## 4. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1. Muestreo

El muestreo se realizó entre enero y junio del año 2002. Se muestrearon los cuatro tipos de bosques descritos anteriormente. En cada tipo de bosque se muestreó un área de 500 m<sup>2</sup> a través de parcelas, cuyo número y tamaño varió dependiendo de las características de cada bosque. Así, en Rebalse y Tierra firme se establecieron dos parcelas de 50 x 5 m en cada bosque, mientras que en Transición y Varizal se establecieron cuatro parcelas en cada bosque, dos de 20 x 5 m y dos de 30 x 5 m. Las parcelas se orientaron en dirección norte-sur y al azar, mediante la división del área de la cuenca en cuadrículas numeradas y el posterior uso de una tabla de números aleatorios.

En el bosque de Rebalse la primera parcela se estableció a orillas de la quebrada Puerto Abeja y la segunda a orillas del río Mesay, ambas dentro de un área que se inunda periódicamente durante la época en que los ríos aumentan de caudal. En el bosque de Tierra Firme se estableció una parcela sobre un área de loma, con una inclinación aproximada del 30°, y la otra sobre un área de planicie, ambas hacia el costado occidental de la quebrada Puerto Abeja. Las ocho parcelas correspondientes a los bosques de Transición y Varizal se establecieron en bosques de coluvio, ubicados a ambos lados de la quebrada Puerto Abeja (Figura 2).

En cada parcela se censaron todos los árboles con Diámetro a la Altura del Pecho (DAP, aproximadamente 1.3 m del suelo) mayor o igual a 2.5 cm. Se marcaron todos los árboles que hospedaban epífitas vasculares (forofitos) y se les registró el DAP, la altura total y la altura de la primera ramificación.

Posteriormente, se censaron todos los individuos de epífitas vasculares presentes en los forofitos, registrando el tipo de bosque y el forofito respectivo. Cada individuo epífito fue numerado, identificado y se le registró la altura desde el suelo y la distancia horizontal desde el tronco principal a la que se encontraba, haciendo uso de un distanciador laser manual

“DISTO classic” (marca Leica). Para subir a los árboles y acceder al dosel se utilizaron técnicas propias de los indígenas de la región y para alcanzar las epífitas se contó con un corta ramas (podador de árboles). Todas aquellas epífitas que se hallaron en flor y/o fruto se fotografiaron, teniendo en cuenta detalles de su hábito, flores, frutos o cualquier otra característica importante que presentaran.

Los especímenes recolectados fueron procesados y secados en el campo. Luego, fueron embalados para su posterior transporte a Bogotá.

#### **4.2. Procesamiento de la información**

**Colecciones botánicas.** Los especímenes recolectados fueron determinados con la ayuda de claves taxonómicas, de especialistas en algunos grupos y mediante la comparación con colecciones de referencia depositadas en el Herbario Nacional Colombiano (COL), de la Universidad Nacional de Colombia, y en el Herbario Amazónico Colombiano (COAH), del Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas -SINCHI- del Ministerio del Medio Ambiente de Colombia. La primera serie de colección fue depositada en COL y algunos duplicados fértiles en COAH. Otros duplicados esperan ser repartidos a diferentes herbarios de Colombia y del extranjero.

Para catalogar las angiospermas se utilizó el sistema de clasificación de Cronquist (1981). Para los pteridófitos se siguió el sistema de Kramer y Green (1990), con leves modificaciones presentadas en la Flora de la Guayana Venezolana (Smith 1995), en las que las familias Lomariopsidaceae (*Elaphoglossum*) y Oleandraceae (*Oleandra*) se incluyen dentro de Dryopteridaceae.

**Análisis estadístico.** Para cada bosque se calculó la densidad relativa de las especies (Mueller-Dombois & Ellemberg 1974) y la densidad y diversidad relativa de las familias, así como su valor de importancia (modificado de Mori & Boom 1983), según las expresiones:



$$\text{Densidad relativa} = \frac{\# \text{ de individuos de una especie o familia}}{\# \text{ total de individuos}} \times 100$$

$$\text{Diversidad relativa} = \frac{\# \text{ de especies en una familia}}{\# \text{ total de especies}} \times 100$$

$$\text{VIF}^* = \text{densidad relativa} + \text{diversidad relativa}$$

\* Valor de importancia familiar

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software SPSS 10.0 para Windows y Statistix 7.0 para Windows. Se utilizaron pruebas estadísticas no paramétricas en las que los valores de  $P < 0.05$  fueron aceptados como significativos. Se empleó la prueba de Kruskal-Wallis para probar si existían diferencias significativas en los promedios de riqueza (especies por familia) y abundancia (individuos por especie) entre los cuatro bosques.

Con el fin de determinar la diversidad de epífitas en cada bosque se utilizaron medidas de heterogeneidad y equidad. Para cuantificar la heterogeneidad se utilizó el recíproco del índice de Simpson y la forma exponencial de la función de Shannon-Wiener. Para estimar la equidad se utilizó el índice de Smith & Wilson y la medida de equidad de Simpson (Krebs 1998). Se aplicaron técnicas de bootstrap (accelerated bias-corrected confidence limits) para estimar la precisión de los índices de diversidad de Simpson y Shannon y para evaluar sus intervalos de confianza (Dixon 1993, Manly 1997).

También se empleó la prueba de Kruskal-Wallis para buscar diferencias en las variables estructurales de los forofitos (DAP, altura total y altura a la primera ramificación) y en los promedios de individuos y especies que presentaron. Cuando las diferencias eran significativas se hicieron pruebas de comparación múltiple (Zar 1999). Se calcularon los coeficientes de correlación de Spearman (Zar 1999) para estimar la relación entre la altura y el DAP de los forofitos, con el número de individuos epífitos que albergaban.

Con el propósito de analizar la distribución espacial de las epífitas en cada bosque se examinó su distribución vertical y horizontal en los forofitos. Para determinar el patrón de distribución vertical de las epífitas se empleó el índice de dispersión de Morisita estandarizado (Krebs 1998), haciéndolo independientemente para toda la comunidad epifítica, para las familias más importantes y para las especies con más de ocho individuos. Este índice es una medida de dispersión que establece si el patrón de distribución es al azar, uniforme o agregado, si el índice es igual, menor o mayor que cero, respectivamente, con un límite de confianza del 95% en +0.5 y -0.5. Para buscar diferencias en la distribución vertical de las familias más importantes en cada bosque se examinó su distribución vertical utilizando las pruebas de Kruskal-Wallis y de comparación múltiple (Zar 1999).

Finalmente, para cuantificar la similitud florística entre los cuatro bosques se realizaron comparaciones entre ellos empleando coeficientes de similitud. Se aplicaron medidas de similitud cualitativas, como los coeficientes de Jaccard y Sorensen, que están basados en presencia/ausencia de especies. Para las medidas de similitud cuantitativas se aplicó el porcentaje de similitud y el índice de similitud de Morisita (Krebs 1998), que están basados en la abundancia relativa de las especies.

## 5. RESULTADOS

### 5.1. Diversidad florística de las epífitas

#### 5.1.1. Riqueza

En los cuatro bosques muestreados se registraron 182 morfoespecies de epífitas vasculares, distribuidas en 71 géneros y 27 familias. Las angiospermas estuvieron representadas por 20 familias y 156 especies, mientras que los pteridófitos por 7 familias y 25 especies. De las 182 morfoespecies encontradas, el 82.9% (151 especies) pudo ser determinado hasta especie, el 15.9% (29 especies) hasta género, una morfoespecie hasta familia y otra quedó indeterminada (Anexo 1).

Los bosques de Rebalse y Tierra Firme presentaron característicamente el mayor número de especies, géneros y familias, mientras que el bosque de Varizal presentó los valores menores (Tabla 1). Sin embargo, no hubo diferencias significativas en el promedio de especies por familia entre los cuatro bosques (prueba de Kruskal-Wallis,  $N=66$ ,  $\chi^2=1.69$ ,  $p>0.05$ ).

**TABLA 1.** Riqueza de epífitas vasculares en los cuatro bosques estudiados.

	No. familias	No. géneros	No. especies	No. especies / familia
Rebalse	21	46	100	4.8 ± 8.5
Tierra Firme	19	41	94	4.9 ± 8.3
Transición	16	32	55	3.4 ± 5.1
Varizal	10	20	29	2.9 ± 4.4

En general, en cuanto al número de especies, la familia Orchidaceae siempre estuvo entre las dos familias con más diversidad de cada bosque. La familia Dryopteridaceae que también se destacó como una de las más diversas, ocupó el tercer, cuarto o quinto lugar de diversidad en cada uno de los cuatro bosques. Otras familias, a pesar de haberse presentado en los todos los bosques (Clusiaceae, Bromeliaceae, Grammitidaceae, Hymenophyllaceae y Polypodiaceae), tuvieron una diversidad importante solamente en dos o tres de los cuatro bosques estudiados (Tabla 2).

**TABLA 2.** Familias de epífitas vasculares con más especies en los cuatro bosques estudiados.

<b>Familia</b>	<b>No. de especies</b>	<b>No. de géneros</b>
Rebalse		
Araceae	33	6
Orchidaceae	25	13
Bromeliaceae	10	7
Clusiaceae	8	1
Dryopteridaceae	3	1
Polypodiaceae	3	2
Gesneriaceae	2	2
Tierra Firme		
Araceae	33	7
Orchidaceae	22	9
Clusiaceae	7	1
Dryopteridaceae	6	3
Gesneriaceae	4	3
Polypodiaceae	3	2
Transición		
Orchidaceae	21	12
Clusiaceae	7	1
Araceae	6	3
Dryopteridaceae	5	2
Hymenophyllaceae	4	2
Polypodiaceae	2	2
Varizal		
Orchidaceae	15	9
Bromeliaceae	4	3
Dryopteridaceae	2	1
Grammitidaceae	2	1

Las dos familias más ricas en especies de los bosques de Rebalse y de Tierra Firme fueron las mismas, Araceae, con 33 especies en ambos bosques, y Orchidaceae, con 25 y 22 especies, respectivamente (Tabla 2). Sin embargo, a pesar que Araceae presentó más especies en los dos bosques, Orchidaceae tuvo más géneros. Por otra parte, la familia Orchidaceae también

presentó la mayor cantidad de especies y géneros en los bosques de Transición y Varizal (21 y 16 especies respectivamente), alcanzando característicamente muchas más especies que las familias que le siguen en cada uno de estos bosques (Tabla 2).

### 5.1.2. Abundancia

**General.** En los cuatro bosques muestreados se registraron 2016 individuos de epífitas vasculares. El bosque de Rebalse presentó el mayor número de individuos epífitos en la comunidad, mientras que el menor número lo presentó el bosque de Varizal (Tabla 3). No se encontraron diferencias significativas en el número de individuos por especie entre los cuatro bosques estudiados (prueba de Kruskal-Wallis,  $N=280$ ,  $\chi^2=6.8$ ,  $p>0.05$ ). Sin embargo, el bosque de Rebalse presentó el mayor valor promedio de epífitas por especie, mientras que los bosques de Transición y Varizal mostraron valores intermedios similares. Si bien el bosque de Tierra Firme fue el segundo bosque con más individuos epífitos, obtuvo el menor promedio de individuos por especie (Tabla 3).

**TABLA 3.** Abundancia de epífitas vasculares en los cuatro bosques estudiados.

	<b>No. Individuos</b>	<b>Individuos / especie</b>
Rebalse	879	$8.8 \pm 11.3$
Tierra Firme	515	$5.4 \pm 7.3$
Transición	405	$7.4 \pm 13.5$
Varizal	217	$7.2 \pm 13.2$

**Por especies.** Los bosques de Transición y Varizal tuvieron una o dos especies con valores sobresalientes de densidad relativa, mientras que en los bosques de Rebalse y Tierra Firme ninguna especie sobresalió entre las otras por su mayor densidad (Tabla 4).

**TABLA 4.** Especies de epífitas vasculares más abundantes en los cuatro bosques estudiados.

<b>Especie</b>	<b>No. Individuos</b>	<b>Densidad relativa (%)</b>
<b>Rebalse</b>		
<i>Anthurium trinerve</i>	57	6.48
<i>Guzmania brasiliensis</i>	45	5.12
<i>Elaphoglossum</i> cf. <i>luridum</i>	45	5.12
<i>Elaphoglossum styriacum</i>	41	4.66
<i>Codonanthe crassifolia</i>	36	4.10
<i>Clusia amazonica</i>	32	3.64
<b>Tierra Firme</b>		
<i>Elaphoglossum</i> cf. <i>obovatum</i>	34	6.60
<i>Maxillaria crassifolia</i>	32	6.21
<i>Philodendron linnaei</i>	28	5.44
<i>Monstera</i> sp	25	4.85
<i>Heteropsis flexuosa</i>	24	4.66
<i>Microgramma baldwinii</i>	23	4.47
<b>Transición</b>		
<i>Elaphoglossum glabellum</i>	89	21.98
<i>Elaphoglossum</i> cf. <i>tantalinum</i>	32	7.90
<i>Adipe longicornis</i>	26	6.42
<i>Elaphoglossum discolor</i>	24	5.93
<i>Trichomanes cristatum</i>	23	5.68
<i>Trichomanes bicorne</i>	22	5.43
<b>Varizal</b>		
<i>Encyclia aspera</i>	57	26.27
<i>Scaphyglottis amethystina</i>	48	22.12
<i>Phthirusa stelis</i>	19	8.76
<i>Epidendrum nocturnum</i>	16	7.37
<i>Tillandsia paräensis</i>	11	5.07

En el bosque de Rebalse las especies más abundantes fueron una Araceae (*Anthurium trinerve*), una Bromeliaceae (*Guzmania brasiliensis*) y una Dryopteridaceae (*Elaphoglossum* cf. *luridum*), cada una con una densidad relativa mayor al 5%. En el bosque de Tierra Firme

las especies más abundantes fueron una Dryopteridaceae (*Elaphoglossum cf. obovatum*), una Orchidaceae (*Maxillaria crassifolia*) y una Araceae (*Philodendron linnaei*), cada una con una densidad relativa mayor al 5%. Por el contrario, en el bosque de Transición una sola especie, *Elaphoglossum glabellum* (Dryopteridaceae), presentó cerca del 22% de los individuos epífitos encontrados en el bosque, seguida lejanamente por otras especies de pteridófitos de los géneros *Elaphoglossum* y *Trichomanes* y una especie de Orchidaceae (*Adipe longicornis*). Por su parte, en el bosque de Varizal dos orquídeas (*Encyclia aspera* y *Scaphyglottis amethystina*) presentaron casi el 50% de los individuos epífitos del bosque, seguidas lejanamente por una lorantácea, una orquídea y una bromelia (Tabla 4).

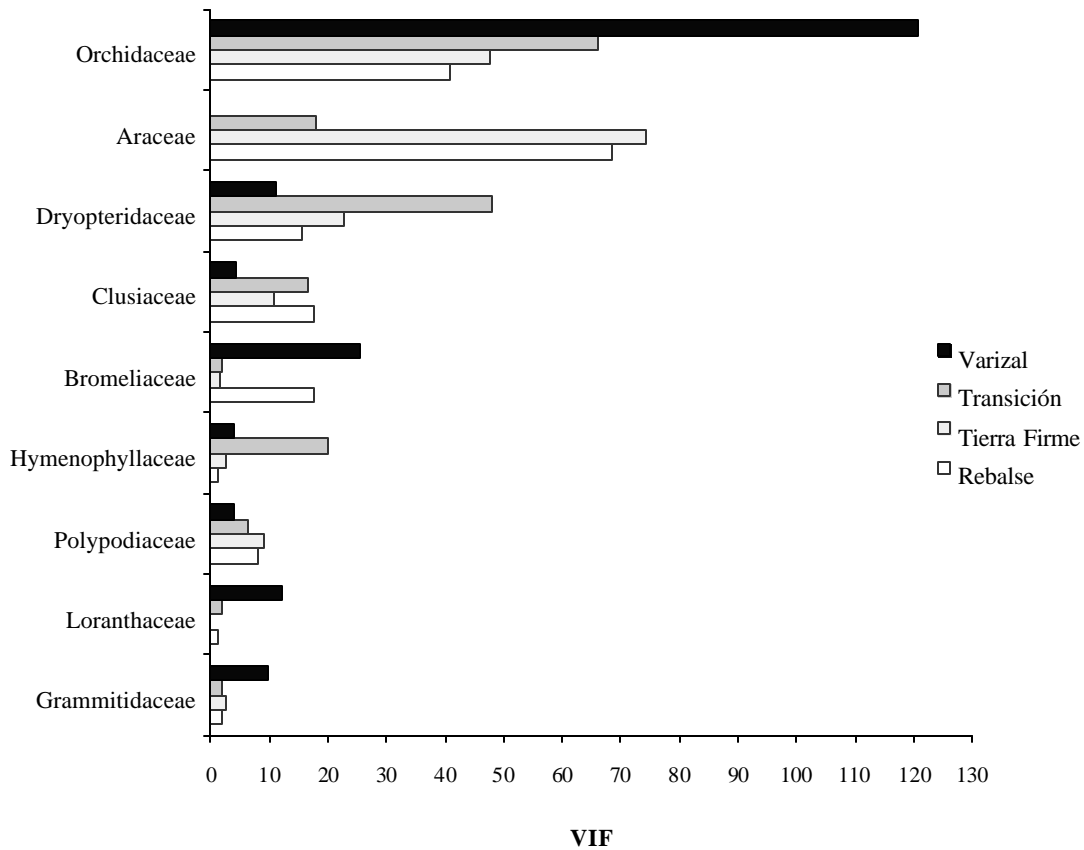
**Por familias.** Característicamente, en cada bosque estudiado siempre hubo una o dos familias cuya diversidad y/o abundancia fue mucho mayor que las demás. Estas familias correspondieron a Araceae y Orchidaceae en los bosques de Rebalse y Tierra Firme, a Orchidaceae y Dryopteridaceae en el de Transición, y a Orchidaceae y Bromeliaceae en el Varizal (Tabla 5). Por otra parte, teniendo en cuenta el valor de importancia las familias Orchidaceae y Dryopteridaceae fueron las únicas que estuvieron presentes dentro de las familias con mayor VIF en los cuatro bosques estudiados. Aunque dentro de las familias más importantes predominan las monocotiledóneas y los pteridófitos, se destacan también las familias Clusiaceae (en Rebalse, Tierra Firme y Transición) y Loranthaceae (en Varizal). La primera de estas familias estuvo representada por varias especies, mientras que la segunda con un número considerable de individuos (Tabla 5).

La importancia que algunas familias presentaron sólo en alguno de los bosques se debió a su aporte significativo en la diversidad o en la densidad relativas (Tabla 5, Figura 3, Anexo 1). Por ejemplo, la familia Loranthaceae con solo una especie contribuyó con el 8.8 % de los individuos del Varizal, mientras que su presencia en los otros bosques fue casi nula. Así mismo, la familia Hymenophyllaceae con 4 especies aportó el 12.6 % de los individuos encontrados en el bosque de Transición, mientras que en los demás bosques su aporte fue muy bajo. La familia Bromeliaceae con 10 especies aportó el 7.6 % de los individuos en el bosque de Rebalse, mientras que con solo 4 especies aportó el 11.5 % de los individuos en el bosque de Varizal, (Tabla 5, Anexo 2).

**TABLA 5.** Familias con mayor valor de importancia (VIF) en los bosques estudiados.

<b>Familia</b>	<b>Diversidad relativa (%)</b>	<b>Densidad relativa (%)</b>	<b>VIF</b>
<b>Rebalse</b>			
Araceae	33.00	35.38	68.38
Orchidaceae	25.00	15.70	40.70
Clusiaceae	8.00	9.67	17.67
Bromeliaceae	10.00	7.62	17.62
Dryopteridaceae	3.00	12.51	15.51
<b>Tierra Firme</b>			
Araceae	35.11	39.03	74.14
Orchidaceae	23.40	24.27	47.68
Dryopteridaceae	6.38	16.31	22.69
Clusiaceae	7.45	3.50	10.94
Polypodiaceae	3.19	5.83	9.02
<b>Transición</b>			
Orchidaceae	38.18	27.90	66.08
Dryopteridaceae	9.09	38.77	47.86
Hymenophyllaceae	7.27	12.59	19.87
Araceae	10.91	6.91	17.82
Clusiaceae	12.73	3.70	16.43
<b>Varizal</b>			
Orchidaceae	50.00	69.12	120.85
Bromeliaceae	13.33	11.52	25.31
Loranthaceae	3.33	8.76	12.20
Dryopteridaceae	6.67	4.15	11.04
Grammitidaceae	6.67	2.76	9.66





**FIGURA 3.** Familias de epífitas vasculares más importantes en los cuatro bosques estudiados. **VIF** = valor de importancia familiar.

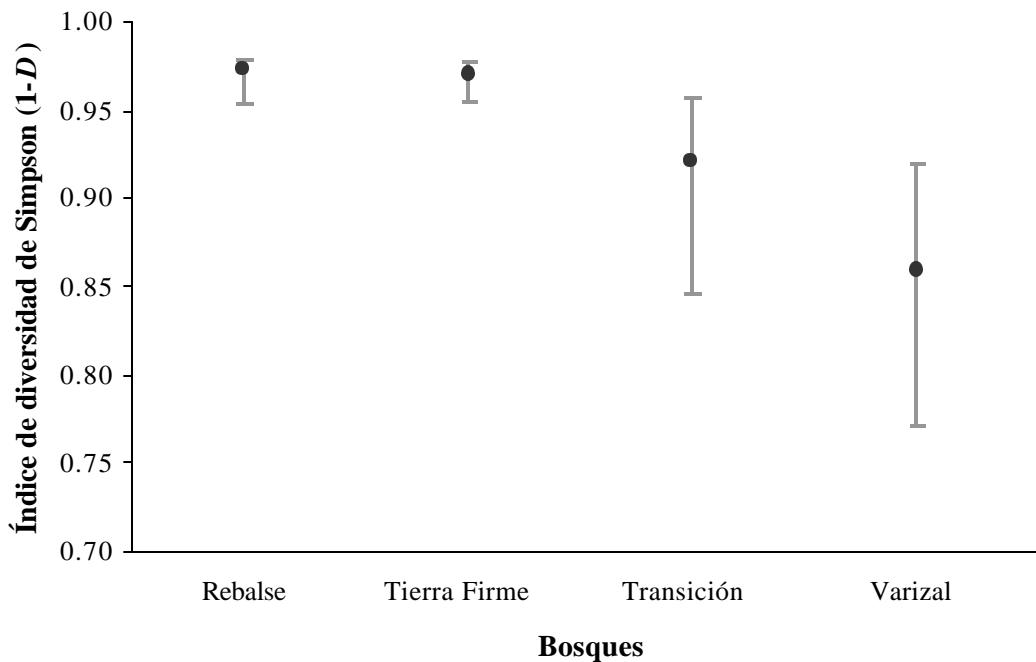
### 5.1.3. Diversidad

Los dos índices de diversidad utilizados (Simpson y Shannon-Wiener) muestran que los bosques de Rebalse y Tierra Firme son los más diversos, mientras que el Varizal es el menos diverso (Tabla 6). La medida de equidad de Simpson señala que en los bosques de Rebalse y Tierra Firme las especies están distribuidas más equitativamente que en los bosques de Transición y Varizal. Sin embargo, el índice de equidad de Smith & Wilson señala que el bosque de Tierra Firme posee la distribución menos equitativa, mientras que en los otros bosques la distribución es similar y un poco más equitativa (Tabla 6).

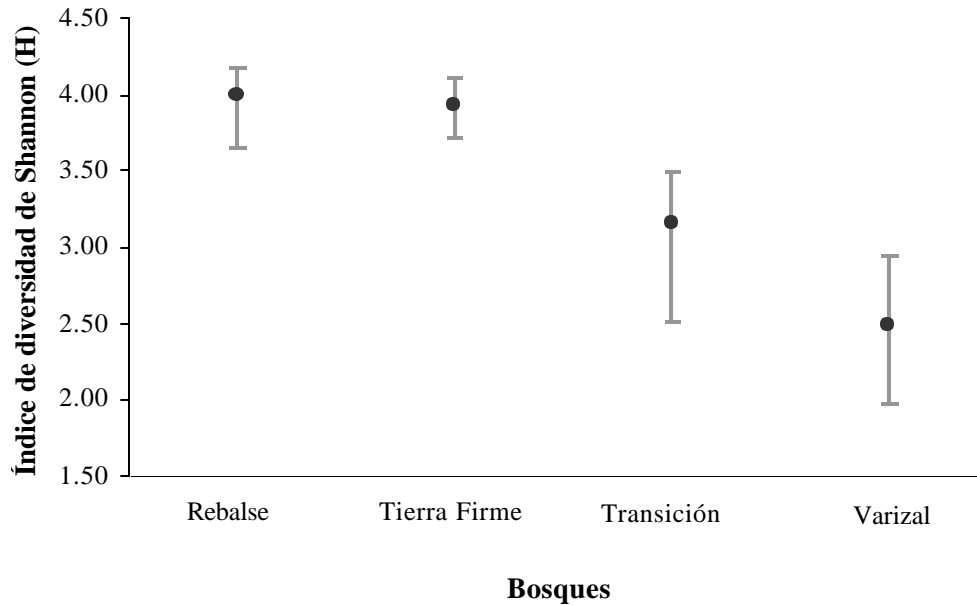
**TABLA 6.** Índices de diversidad y equidad para los cuatro bosques estudiados.

	Rebalse	Tierra Firme	Transición	Varizal
<b>Diversidad</b>				
Simpson	0.9737	0.9704	0.9220	0.8602
Shannon-Wiener	3.9921	3.9337	3.1620	2.4932
<b>Equidad</b>				
Simpson	0.3807	0.3556	0.2332	0.2384
Smith & Wilson	0.3271	0.2004	0.3330	0.3341

Según los intervalos de confianza que presentan los índices de diversidad de Simpson y de Shannon no se observan diferencias entre los bosques de Rebalse y de Tierra Firme (Figuras 4 y 5). Estos bosques además de presentar los índices más altos, muestran intervalos de confianza cortos que se traslapan casi totalmente entre sí. Por otra parte, aunque éstos dos índices son menores en el Varizal, con respecto a los otros bosques, los intervalos de confianza son más amplios y se traslapan en más de la mitad con los del bosque de Transición (Figuras 4 y 5).



**FIGURA 4.** Índices de diversidad de Simpson, con sus respectivos intervalos de confianza, para los cuatro bosques estudiados.



**FIGURA 5.** Índices de diversidad de Shannon, con sus respectivos intervalos de confianza, para los cuatro bosques estudiados.

## 5.2. Distribución de las epífitas

### 5.2.1. Los forofitos y las epífitas hospedadas

**Forofitos.** En los cuatro bosques muestreados se encontraron 1110 árboles con  $DAP \geq 2.5$  cm y, de ellos, 406 albergando epífitas (forofitos). El número de árboles con  $DAP \geq 2.5$  cm fue mucho más alto en el Varizal, mientras que en los demás bosques este número fue relativamente similar. Por el contrario, el número de forofitos con  $DAP \geq 2.5$  cm no varió tan drásticamente entre los diferentes bosques. En consecuencia, la proporción de forofitos fue mayor en los bosques de Rebalse y Tierra Firme y mucho menor en el Varizal (Tabla 7).

**Variables estructurales de los forofitos.** Las variables estructurales medidas a los forofitos, DAP, altura total y altura de la primera rama, presentaron diferencias significativas entre los cuatro bosques (pruebas de Kruskal-Wallis,  $N = 406$ ,  $\chi^2 = 45.6$ ,  $p < 0.001$  para el DAP;  $\chi^2 = 194.9$ ,  $p < 0.001$  para la altura total;  $\chi^2 = 161.6$ ,  $p < 0.001$  para la altura de la primera rama). Las pruebas posteriores de comparación múltiple mostraron que los bosques de Rebalse, Tierra Firme y Transición forman un sólo grupo en el que no hay diferencias significativas,

mientras que el Varizal es diferente, con valores promedios mucho menores para las variables estructurales (Tabla 7).

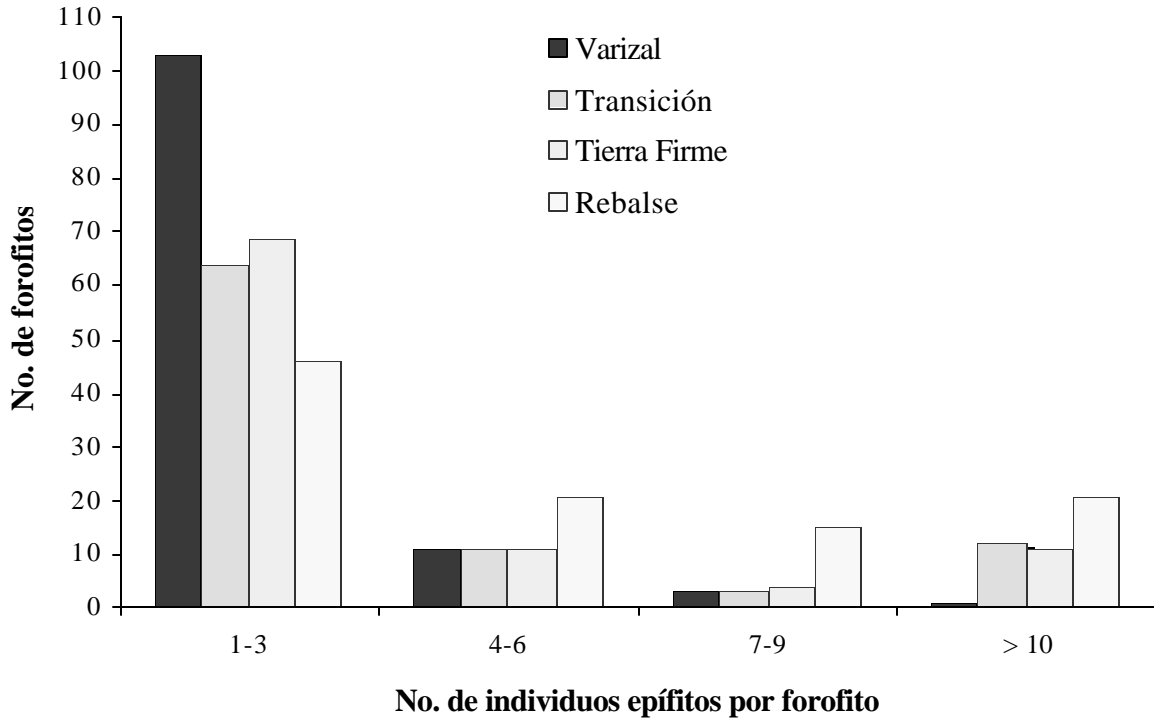
**TABLA 7.** Número de árboles y forofitos con DAP  $\geq 2.5$  cm, sus respectivas variables estructurales y los promedios de individuos y epífitas por forofito de cada bosque.

	<b>Rebalse</b>	<b>Tierra Firme</b>	<b>Transición</b>	<b>Varizal</b>
Total de árboles con DAP $\geq 2.5$ cm	209	207	241	453
Forofitos con DAP $\geq 2.5$ cm	103	95	90	118
Porcentaje de forofitos	49.28	45.89	37.34	26.05
DAP promedio de forofitos	11.24 $\pm$ 10.55	10.75 $\pm$ 14.5	10.78 $\pm$ 8.71	5.17 $\pm$ 2.99
Altura total promedio de forofitos	11.78 $\pm$ 5.22	12.57 $\pm$ 7.59	11.10 $\pm$ 4.87	4.58 $\pm$ 1.36
Altura promedio de la primera rama de los forofitos	7.14 $\pm$ 4.33	7.88 $\pm$ 5.0	6.61 $\pm$ 3.92	2.09 $\pm$ 1.34
Promedio de individuos epífitos por forofito	8.5 $\pm$ 13.4	5.4 $\pm$ 11.7	4.5 $\pm$ 6.9	1.8 $\pm$ 1.8
Promedio de especies epífitas por forofito	5.1 $\pm$ 5.5	3.0 $\pm$ 4.2	2.5 $\pm$ 2.3	1.3 $\pm$ 0.7

**Abundancia de epífitas por forofito.** Los promedios de individuos y de especies epífitas por forofito presentaron diferencias significativas entre los cuatro bosques (prueba Kruskal-Wallis,  $N=406$ ,  $\chi^2 = 64.7$ ,  $p < 0.001$  y  $\chi^2 = 88.5$ ,  $p < 0.001$ , respectivamente). La prueba de comparación múltiple mostró que los bosques de Tierra Firme y Transición forman un sólo grupo, mientras que el de Rebalse forma un grupo independiente con los promedios más altos y el Varizal otro grupo con los promedios más bajos (Tabla 7).

En los cuatro bosques estudiados la mayoría de los forofitos presentaron muy pocos individuos epífitos, pues más del 70% de los forofitos muestreados en los bosques de Tierra Firme, Transición y Varizal tuvieron solamente entre uno y tres individuos de epífitas vasculares (Figura 6). Así mismo, el número de epífitas por forofito fue mucho menor en el Varizal, en donde el 68% de los forofitos presentaron sólo un individuo epífito (Figura 6). Por otra parte, el 20% de los forofitos del bosque de Rebalse presentaron más de diez epífitas, así como el 12% de los forofitos del bosque de Tierra Firme y el 11% de los forofitos del bosque de Transición, mientras que en el Varizal sólo un forofito presentó más de diez epífitas (Figura 6). El forofito que más epífitas presentó fue un individuo de *Eschweilera* sp. (Lecythidaceae)

en el bosque de Rebalse, el cual tenía 93 individuos epífitos, los que corresponden al 10.6% de los individuos totales presentes en ese bosque.



**FIGURA 6.** Número de individuos epífitos por forofito en los cuatro bosques estudiados.

**Distribución de las epífitas según la altura y el diámetro de los forofitos.** De acuerdo con el coeficiente de correlación de Spearman en todos los bosques hubo una correlación positiva entre el número de individuos epífitos hospedados y el DAP del forofito, relación que fue mucho más débil para el Varizal ( $r_{(Rebalse)}=0.4959$ ,  $p<0.0001$ ;  $r_{(Tierra Firme)}=0.4689$ ,  $p<0.0001$ ;  $r_{(Transición)}=0.5845$ ,  $p<0.001$ ;  $r_{(Varizal)}=0.2178$ ,  $p=0.0180$ ).

En los bosques de Rebalse, Tierra Firme y Transición hubo correlaciones positivas y estadísticamente significativas entre el número de epífitas hospedadas y la altura del forofito ( $r_{(Rebalse)}=0.4553$ ,  $p<0.001$ ;  $r_{(Tierra Firme)}=0.4881$ ,  $p<0.001$ ;  $r_{(Transición)}=0.5135$ ,  $p<0.01$ ). Por el contrario, en el bosque de Varizal no se encontró correlación entre estas dos variables ( $r_{(Varizal)}=-0.0014$ ,  $p=0.9883$ ).

## 5.2.2. Distribución espacial

### 5.2.2.1. Distribución vertical

**General.** Las comunidades de epífitas vasculares de los cuatro bosques presentaron un patrón de distribución agregado, según lo muestra el índice de dispersión de Morisita (Tabla 8).

**TABLA 8.** Índice de dispersión de Morisita estandarizado ( $I_p$ ) para la distribución vertical de los individuos epífitos encontrados en los bosques estudiados.

Bosque	Índice de dispersión estandarizado ( $I_p$ )	Patrón de distribución
Rebalse	0.5065	Agregado
Tierra Firme	0.5069	Agregado
Transición	0.5718	Agregado
Varizal	0.7009	Agregado

En los bosques de Transición y Varizal se presentó una marcada agrupación de las epífitas en los primeros tres metros de altura del bosque, a partir de lo cual su disminución fue progresiva, para mostrar una curva en forma de jota invertida (Figura 7). Por su parte, en los bosques de Rebalse y Tierra firme la distribución de las epífitas presentó un comportamiento diferente. En el bosque de Tierra Firme hubo gran concentración de epífitas en los tres primeros metros de altura, con cerca del 25% de los individuos, para luego disminuir y volver a incrementar por encima de los nueve metros, a partir de donde se presentaron oscilaciones más o menos leves (Figura 7).

En el bosque de Rebalse se encontraron muy pocas epífitas en los sectores más bajos del bosque, pues sólo el 9% de los individuos epífitos registrados estuvo en los primeros tres metros de altura. A partir de este punto empieza un pronunciado incremento en el número de individuos epífitos hasta alcanzar su máxima expresión entre 4 y 7 m de altura, con un promedio de  $82.6 \pm 4.6$  individuos por metro. Luego, aunque la cantidad de individuos disminuye a partir de los siete metros, el número de epífitas se mantiene relativamente similar hasta los 18 metros de altura y siempre por encima de los otros bosques (Figura 7).

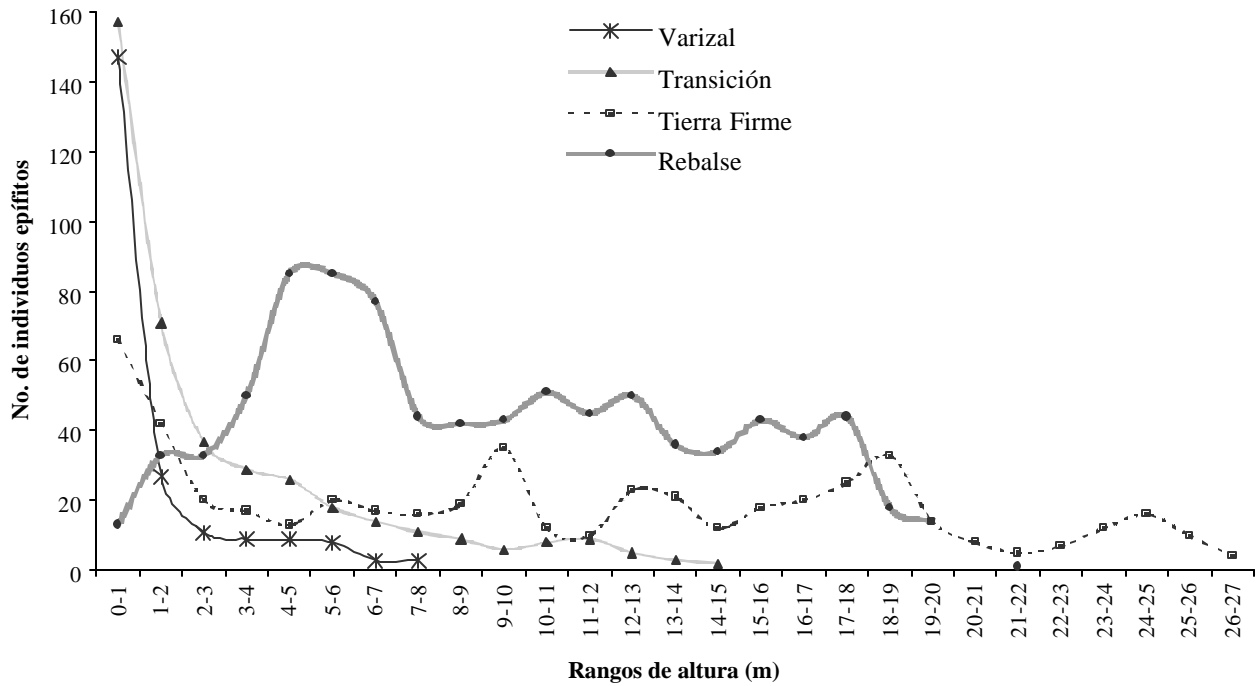


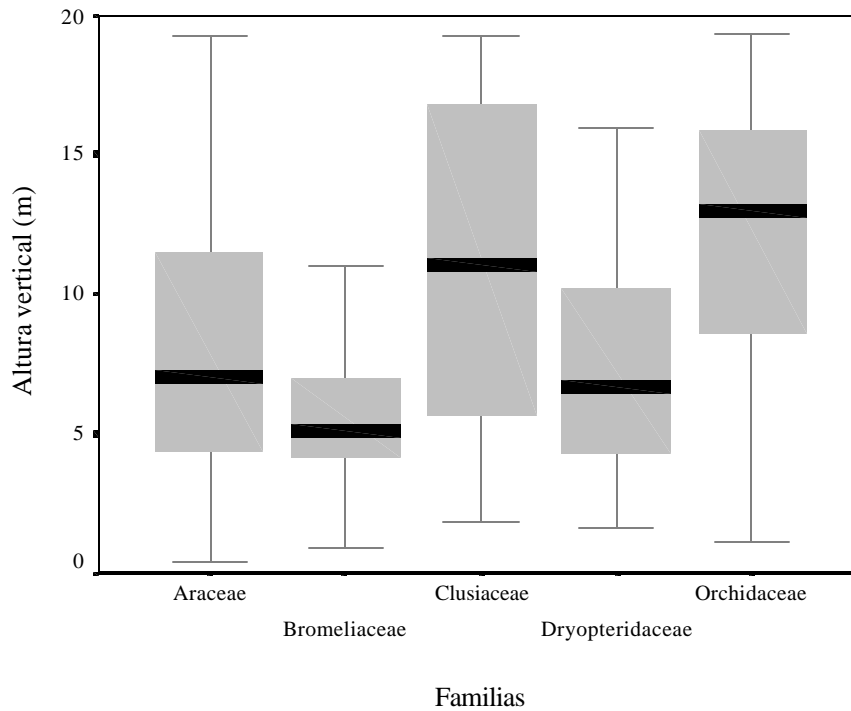
FIGURA 7. Distribución vertical de los individuos epífitos en los cuatro bosques.

**Por especies.** El índice de dispersión de Morisita estandarizado ( $I_p$ ) calculado para las especies con más de ocho individuos en cada bosque (Anexo 3) mostró que más de la mitad de ellas tuvieron un patrón de distribución vertical agregado, siendo éste proporcionalmente mayor en el bosque de Varizal (Tabla 9). Especies con patrón de distribución vertical al azar se presentaron en todos los bosques, pero fue menor su proporción en el Varizal. Por último, solamente en los bosques de Rebalse y de Transición se presentaron algunas especies con tendencia a una distribución uniforme (Tabla 9).

TABLA 9. Porcentajes de representación en cada bosque de los patrones de distribución vertical de las especies epífitas con más de ocho individuos, según el índice de dispersión de Morisita estandarizado ( $I_p$ ).

Bosque	No. total de especies	No. de especies con más de 8 individuos	Patrón de distribución (%)		
			Uniforme	Azar	Agregado
Rebalse	100	35	8.57	34.29	57.14
Tierra Firme	94	18	0.00	27.78	72.22
Transición	55	5	6.67	26.67	66.67
Varizal	29	6	0.00	16.67	83.33

**Por familias.** En el bosque de Rebalse las cinco familias que presentaron mayor valor de importancia tuvieron una distribución vertical estadísticamente diferente (prueba de Kruskal-Wallis,  $N=710$ ,  $\chi^2 = 103.5$ ,  $p < 0.001$ ), distribuyéndose en dos grupos, de acuerdo con la prueba de comparación múltiple. El primer grupo estuvo conformado por las familias Orchidaceae y Clusiaceae, que concentraron sus individuos en los sectores más altos del bosque; el segundo grupo lo conformaron las familias Araceae, Bromeliaceae y Dryopteridaceae, cuyos individuos prefirieron las partes más bajas del bosque (Figura 8).

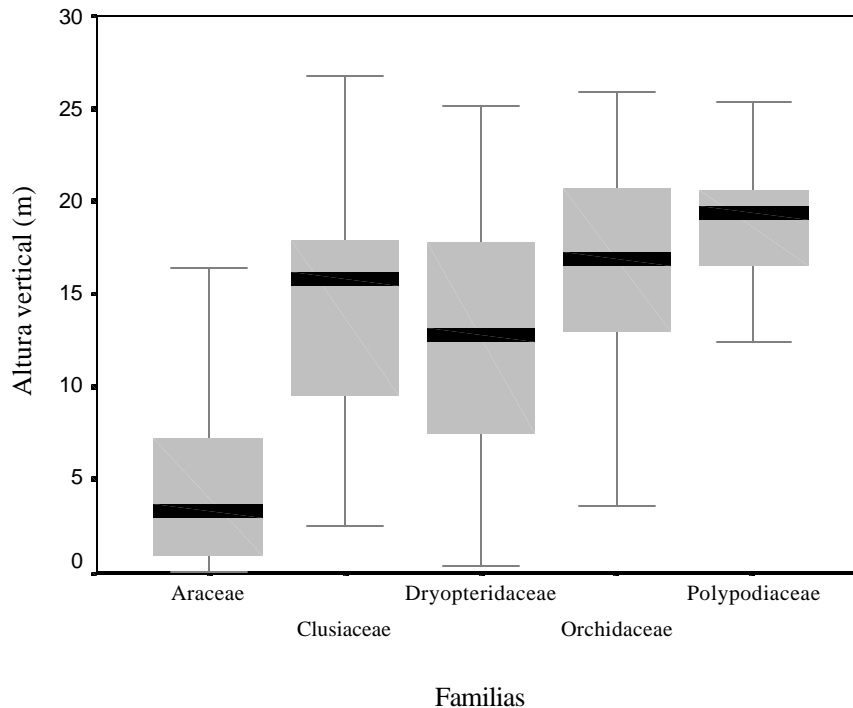


**FIGURA 8.** Distribución vertical de las familias con mayor valor de importancia en el bosque de Rebalse.

En el bosque de Tierra Firme las familias con mayor valor de importancia tuvieron una distribución estadísticamente diferente (prueba de Kruskal-Wallis,  $N=458$ ,  $\chi^2 = 213.9$ ,  $p < 0.001$ ), conformando tres grupos, según las pruebas de comparación múltiple. La familia Araceae forma un grupo independiente, ubicándose en los sectores más bajos del bosque; Dryopteridaceae y Clusiaceae conformaron otro grupo, concentrando sus individuos en los estratos intermedios del bosque (Figura 9). Por último, el tercer grupo lo conformaron las



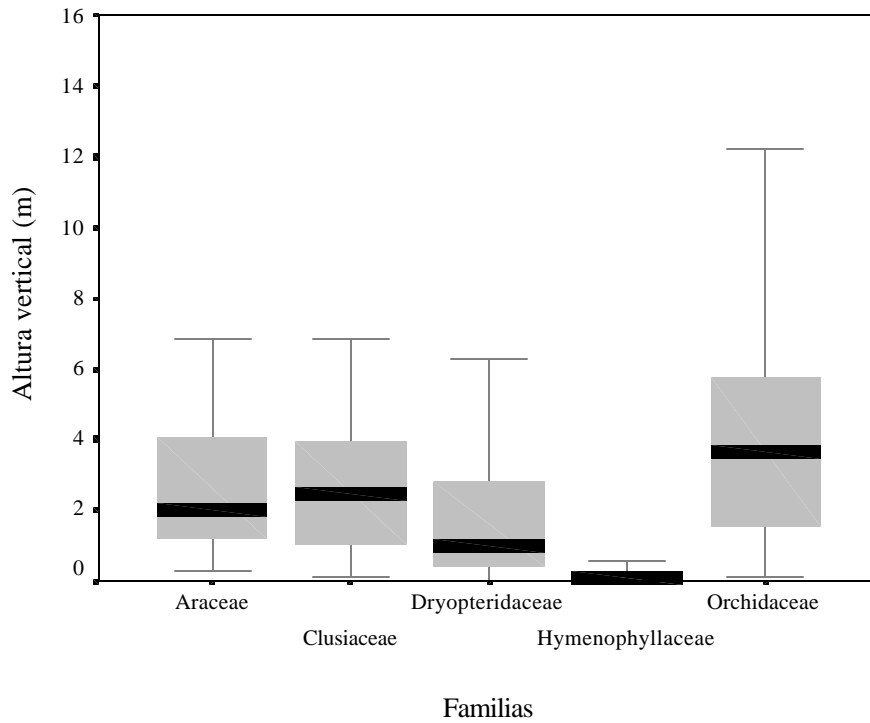
familias Clusiaceae, Orchidaceae y Polypodiaceae, aunque ésta última mostró una distribución más restringida a los estratos superiores.



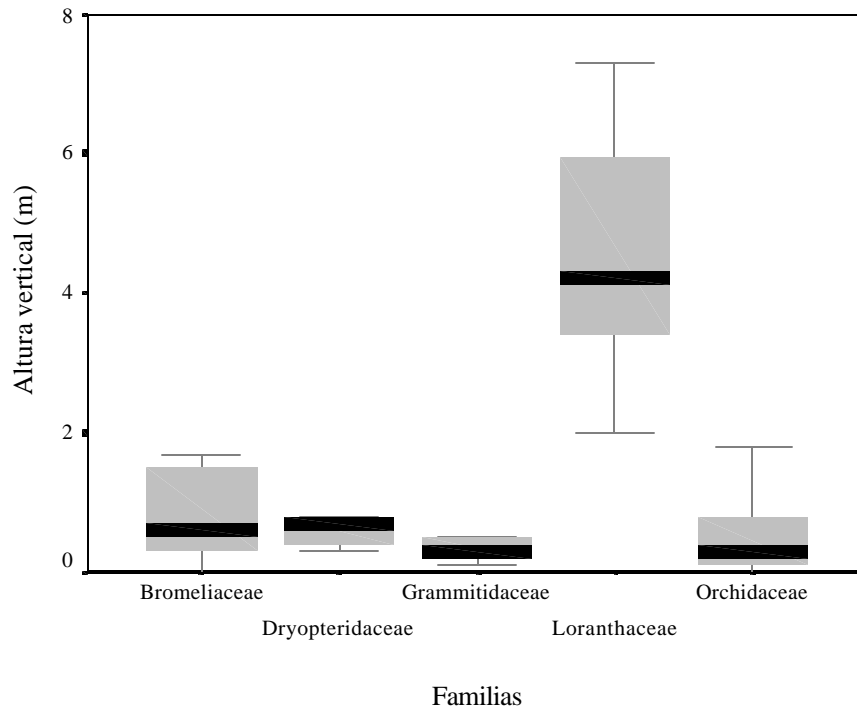
**FIGURA 9.** Distribución vertical de las familias con mayor valor de importancia en el bosque de Tierra Firme.

La distribución vertical de las familias con mayor valor de importancia en el bosque de Transición fue estadísticamente diferente (prueba de Kruskal-Wallis,  $N=364$ ,  $\chi^2 = 129.5$ ,  $p < 0.001$ ), conformándose tres grupos. El primer grupo lo formó sólo la familia Hymenophyllaceae, la cual se distribuyó preferentemente en los lugares más bajos del bosque. Otro grupo lo conformaron las familias Araceae, Clusiaceae y Orchidaceae, mientras que Araceae, Clusiaceae y Dryopteridaceae constituyeron el último grupo (Figura 10).

Por último, la distribución vertical de las familias con mayor valor de importancia en el bosque Varizal fue estadísticamente diferente (prueba de Kruskal-Wallis,  $N=209$ ,  $\chi^2 = 47.8$ ,  $p < 0.001$ ), conformándose dos grupos. El primer grupo estuvo compuesto por Bromeliaceae, Dryopteridaceae, Grammitidaceae y Orchidaceae, prefiriendo los sectores más bajos del bosque, mientras que en el segundo grupo estuvo sólo Loranthaceae, con preferencia por las partes superiores (Figura 11).



**FIGURA 10.** Distribución vertical de las familias con mayor valor de importancia en el bosque de Transición.



**FIGURA 11.** Distribución vertical de las familias con mayor valor de importancia en el bosque de Varizal.

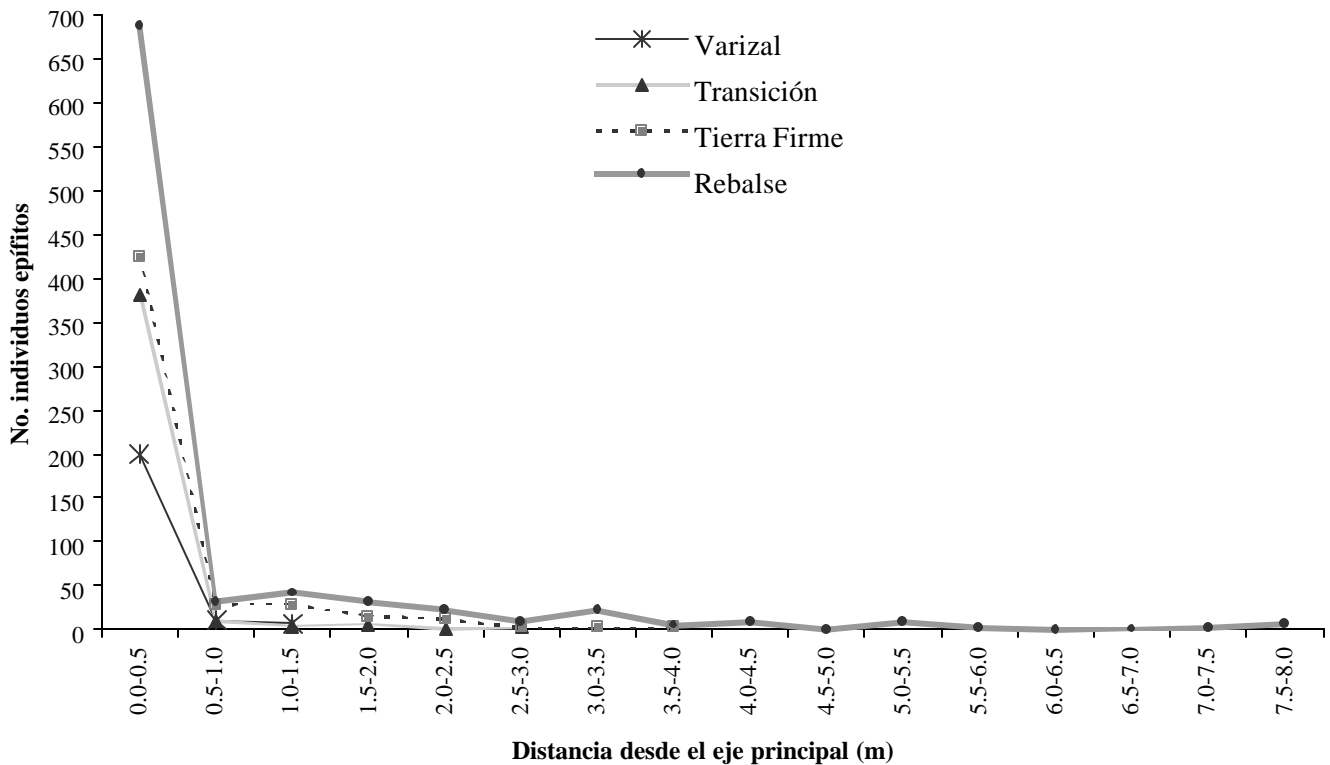
La mayoría de las familias con mayor valor de importancia en los cuatro bosques presentaron patrón de distribución agregado y solo dos de ellas mostraron un patrón diferente. Así, la familia Clusiaceae presentó un patrón de distribución al azar, al igual que la familia Loranthaceae en el bosque Varizal (Tabla 10).

**TABLA 10.** Índices de dispersión estandarizado de Morisita para las familias con mayor valor de importancia en cada uno de los bosques estudiados.

Familia	Índice de dispersión	
	estandarizado de Morisita ( $I_d$ )	Patrón de distribución
<b>Rebalse</b>		
Araceae	0.5056	Agregado
Bromeliaceae	0.5369	Agregado
Clusiaceae	0.5039	Agregado
Dryopteridaceae	0.5097	Agregado
Orchidaceae	0.5056	Agregado
<b>Tierra Firme</b>		
Araceae	0.5393	Agregado
Clusiaceae	-0.0823	Al azar
Dryopteridaceae	0.5036	Agregado
Orchidaceae	0.5111	Agregado
Polypodiaceae	0.5122	Agregado
<b>Transición</b>		
Araceae	0.5227	Agregado
Clusiaceae	0.4997	Agregado
Dryopteridaceae	0.6205	Agregado
Hymenophyllaceae	0.9384	Agregado
Orchidaceae	0.5183	Agregado
<b>Varizal</b>		
Bromeliaceae	0.6176	Agregado
Dryopteridaceae	0.7162	Agregado
Grammitidaceae	1.0000	Agregado
Loranthaceae	-0.0496	Al azar
Orchidaceae	0.7821	Agregado

### 5.2.2.3. Distribución horizontal

**Por individuos.** La distribución horizontal de los individuos epífitos en relación a la distancia desde el eje principal del forofito fue muy similar en los cuatro bosques, mostrando que la gran mayoría de ellas crecen sobre el eje principal del forofito o muy cerca de él (Figura 12). Así, entre el 78 y el 94% de los individuos epífitos de cada bosque se encontraron sobre el eje principal o a menos de 50 cm de éste.



**FIGURA 12.** Distribución de los individuos epífitos respecto a la distancia desde el eje principal del forofito en que se encontraban.

Por otra parte, en los bosques de Transición y Varizal solamente el 3.2% de los individuos epífitos se ubicaron a más de un metro de distancia desde el eje principal, mientras que en los bosques de Tierra Firme y Rebalse el 12% y 18.3% de las epífitas, respectivamente, se encontraban a más de un metro de distancia desde el eje principal del forofito. Por otra parte, el bosque de Rebalse fue el que presentó las epífitas más alejadas del eje principal del forofito (figura 12).

**Por especies.** Más de la mitad de las especies de epífitas vasculares que se hallaron en cada bosque se encontraron sobre el eje principal del forófito o a menos de un metro de éste.

En el bosque de Rebalse casi la mitad de las especies (47) presentaron individuos a más de un metro de distancia desde el eje principal del forofito, 39 de las cuales tuvieron por lo menos un individuo a más de dos metros de distancia del eje principal. Sin embargo, más de la mitad de estas especies (20) se encontraron en un solo forofito, la misma *Eschweilera* sp.

(Lecythidaceae) que presentó el mayor número de individuos epífitos.

El 30% de las especies (28) del bosque de Tierra Firme presentaron individuos a más de un metro de distancia del eje principal del forofito (Figura 10). Sin embargo, sólo nueve de estas especies se encontraron a más de dos metros y una de ellas, *Monstera obliqua*, estaba ubicada sobre las raíces tubulares del forofito.

En el bosque de Transición, siete especies de epífitas (12%) se hallaron a más de un metro de distancia del eje principal y solo dos orquídeas (*Encyclia aspera* y *Octomeria amazonica*) presentaron individuos a más de dos metros de distancia.

Por último, en el bosque de Varizal sólo se encontraron individuos de tres especies a más de un metro de distancia desde el eje principal del forofito, correspondientes a la bromelia *Tillandsia päraensis*, a la lorantácea *Phthirusa stelis* y a la orquídea *Encyclia aspera*).

### 5.3. Similitud florística entre los bosques

Del total de especies epífitas encontradas 117 de ellas (63.2%) estuvieron sólo en un bosque, mientras que 68 especies (36.8%) se presentaron en dos bosques o más. Por otra parte, sólo cinco especies se encontraron en los cuatro bosques, siendo estas la polipodiácea *Microgramma baldwinii* y las orquídeas *Octomeria erosilabia*, *Octomeria surinamensis*, *Scaphyglottis amethystina* y *Trichosalpinx orbicularis* (Anexo 1).

Según los coeficientes de similaridad de Jaccard y Sorensen, el índice de Morisita y el porcentaje de similaridad, los bosques que mostraron la mayor similitud florística fueron los

de Rebalse y Tierra Firme (Tabla 11), teniendo en cuenta tanto la presencia/ausencia de las especies como sus respectivas abundancias en cada bosque. La menor similitud florística se presentó entre los bosques de Rebalse y Varizal.

**TABLA 11.** Matrices de similitud entre los cuatro bosques estudiados, con base en los coeficientes de similitud de Jaccard y Sorensen, el índice de Morisita y el porcentaje de similitud.

<i>Jaccard</i>	<b>Rebalse</b>	<b>Tierra Firme</b>	<b>Transición</b>	<b>Varizal</b>	<i>Sorensen</i>	<b>Rebalse</b>	<b>Tierra Firme</b>	<b>Transición</b>	<b>Varizal</b>
<b>Rebalse</b>	1	0.2933	0.1742	0.0840	<b>Rebalse</b>	1	0.4513	0.2968	0.1550
<b>Tierra Firme</b>		1	0.1825	0.0885	<b>Tierra Firme</b>		1	0.3067	0.1613
<b>Transición</b>			1	0.2000	<b>Transición</b>			1	0.3333
<b>Varizal</b>				1	<b>Varizal</b>				1

<i>Porcentaje</i>	<b>Rebalse</b>	<b>Tierra Firme</b>	<b>Transición</b>	<b>Varizal</b>	<i>Morisita-Horn</i>	<b>Rebalse</b>	<b>Tierra Firme</b>	<b>Transición</b>	<b>Varizal</b>
<b>Rebalse</b>	100	38.20	14.69	6.39	<b>Rebalse</b>	1	0.4632	0.0953	0.0645
<b>Tierra Firme</b>		100	22.64	10.14	<b>Tierra Firme</b>		1	0.1873	0.1142
<b>Transición</b>			100	14.20	<b>Transición</b>			1	0.1999
<b>Varizal</b>				100	<b>Varizal</b>				1

## 6. DISCUSIÓN

**Diversidad florística.** La alta riqueza de especies encontrada en Puerto Abeja en pteridófitos y familias como Orchidaceae, Araceae y Bromeliaceae está de acuerdo con la gran representación de estos grupos en la composición total de epífitas vasculares (Kress 1986). Por otra parte, teniendo en cuenta lo registrado por Kress (1986), en este trabajo se presentan seis nuevos géneros de angiospermas con representantes epífitos, correspondientes a dos géneros de Bromeliaceae (*Pepinia* y *Werahuia*) y a cuatro de Orchidaceae (*Acacallis*, *Adipe*, *Braemia* y *Koellensteinia*). Así mismo, según lo conocido para la región del Medio Caquetá (Sánchez 1997) se presentan 76 nuevos registros de especies para el área, pertenecientes a 16 familias y 45 géneros (25 de los cuales se registran también por primera vez para el área).

El número de especies y familias encontradas en Puerto Abeja es el más grande que se ha registrado para la Amazonia, e incluso supera lo encontrado en otras localidades andinas (Tabla 12). A pesar de las diferencias en metodologías utilizadas en los diferentes estudios, principalmente en el tamaño del área y el tipo de muestreo, se ha podido establecer que el número de especies epífitas en la Amazonia tiende a incrementar gradualmente al aumentar el área (Nieder *et al.* 1999, Tabla 12). También se debe tener en cuenta que cuando se accede directamente al dosel se pueden registrar muchas más especies de epífitas que cuando se hacen las observaciones desde el suelo (Flores–Palacios & García–Franco 2001).

En la mayoría de las localidades neotropicales (Tabla 12) Orchidaceae es la familia con mayor número de especies epífitas, lo que corresponde a que es la familia con más especies de epífitas en el mundo (Kress 1986). Sin embargo, a diferencia de lo registrado para los bosques andinos, en los bosques amazónicos de tierras bajas (Puerto Abeja, Chiribiquete, Cuyabeno y Surumoni) la familia Araceae contiene un número considerable de especies, llegando incluso a superar a Orchidaceae en algunos casos (Tabla 12).

**TABLA 12.** Diversidad de epífitas vasculares registrada para diferentes localidades neotropicales.

Sitio de estudio (fuente)	Altitud (m)	Región	No. especies / familias epífitas en muestreo	Tamaño muestreo (ha)	Orchidaceae	Pteridophyta	Araceae	Otras familias
La Selva, Costa Rica (Hartshorn et al. 1994)*	30–200	Centro América	380 / >16	~1400	24	17	20	39
Monteverde 2, Costa Rica (Ingram et al. 1996)	1500	Centro América	256 / 37	4	36	22	5	37
Sehuencas, Bolivia (Ibisch 1996) <sup>a</sup>	2100	Andes	204 / 17	0.08	57	21	1	21
Otonga, Ecuador (Nowicki 1998) <sup>a</sup>	2000	Andes	196 / 21	varios bosques	25	22	18	35
La Carbonera, Venezuela (Barthlott 2001)	2450	Andes	191 / 20	~0.7	50	30	4	16
<b>Puerto Abeja, Colombia (este estudio)</b>	<b>250–350</b>	<b>Amazonia</b>	<b>181 / 27</b>	<b>0.2</b>	<b>26</b>	<b>14</b>	<b>28</b>	<b>32</b>
Cuyabeno, Ecuador (Balslev et al. 1998)*	---	Amazonia	172 / 15	1	4	16	39	41
Rio Guajalito, Ecuador (Rauer 1995) <sup>a</sup>	2000	Andes	166 / 18	varios bosques	42	21	15	22
Chiribiquete, Colombia (Vasco 2002)	160	Amazonia	157 / 29	10 x 0.1	18	20	30	32
Cajanuma, Ecuador (Bogh 1992)	2900	Andes	138 / 33	0.0175	46	31	3	20
La Montaña, Venezuela (Kelly 1994) <sup>a*</sup>	2600	Andes	116 / 12	---	54	26	4	26
Monteverde 1, Costa Rica (Nadkarni 1985)*	1400	Centro América	109 / 26	~1400	22	27	6	45
Nuqui, Colombia (Galeano 1998)*	300	Chocó Biogeográfico	~101 / ?	300	--	--	--	--
Hog House Hill, Jamaica (Kelly 1985)	465	Caribe	80 / 13	~180	25	44	6	25
Guatemala (Catling 1989) <sup>a</sup>	2225	Centro América	68 / 12	---	43	29	3	25
Surumoni, Venezuela (Nieder 2000)	100	Amazonia	53 / 12	1.5	36	21	28	15
Veracruz, Mexico (Heitz 1995)	2000	Centro América	39 / 12	---	26	56	0	18
Puerto Rico (Smith 1970) <sup>a</sup>	480	Caribe	42 / 14	---	24	55	0	21

<sup>a</sup> Tomado de Nieder et al. 1999

\* Producto de inventario florístico



Si bien la composición específica de epífitas vasculares fue diferente en cada uno de los cuatro bosques estudiados, las orquídeas y los pteridófitos siempre estuvieron entre los grupos mejor representados en todos los bosques, al igual que las familias Araceae y Bromeliaceae. Estos resultados concuerdan con estudios similares realizados en otros sitios de la Amazonia (Nieder 2000, Vasco 2002) y del Neotrópico (Hartshorn & Hammel 1994, Ingram *et al.* 1996, Nieder *et al.* 1999, Freiberg *et al.* 2000).

**Diversidad y similitud entre los bosques** Las diferencias en riqueza, abundancia y diversidad que se presentaron entre algunos bosques, son el resultado de variables micro climáticas en relación con la estructura de los bosques. En los bosques estudiados esas variables se refieren básicamente a la humedad y a la intensidad lumínica, tal como también se ha registrado en otros estudios (Todzia 1986, ter Steege 1989, Wolf 1994, Moffet 2000).

Se ha determinado que existe una mayor colonización de epífitas en localidades caracterizadas por ser húmedas y riparias (Annaselvam 2001), tal como ocurrió en el bosque de Rebalse. Los bosques de Rebalse, Tierra Firme y Transición son estructuralmente más complejos que el Varizal, pero el de Rebalse por su cercanía a una fuente de humedad continua, dada por la influencia permanente de río, facilita y propicia una mayor colonización de epífitas en todos los estratos y durante todas las temporadas del año (lluviosa y seca).

De igual forma, se ha establecido que las epífitas disminuyen en número de especies y abundancia hacia los hábitats secos (Gentry & Dodson 1987), lo que se evidenció a escala local en los bosques de Puerto Abeja. El bosque de Varizal, que presentó la menor riqueza y abundancia de epífitas también es el bosque menos húmedo. Además de estar ubicado sobre superficies rocosas, planas y bien drenadas en la cima de una meseta, su estructura menos compleja también facilita una mayor penetración de luz. Todos estos factores reducen la humedad y restringen el establecimiento de las epífitas.

De otro lado, árboles más altos y de mayor envergadura proveen gradientes micro ambientales más amplios y por lo tanto se espera que alberguen mayor diversidad (Bennet 1986). Esta es otra razón que puede explicar la menor diversidad encontrada en el bosque de Varizal,

estructuralmente menos complejo (Tabla 7). Sin embargo, las diferencias en diversidad que se presentaron entre los bosques de Rebalse y Tierra Firme con los de Transición y Varizal pueden ser el resultado de la distribución de los individuos en las comunidades epífitas, tal y como lo mostró el índice de equidad de Simpson (Tabla 6). Tanto en el bosque de Transición como en el de Varizal, las dos especies más abundantes tenían entre el 29 y el 48% del total de los individuos, mientras que en los bosques de Rebalse y Tierra firme ninguna especie sobresalió por concentrar diferencialmente mayor número de individuos (Tabla 4).

Al examinar los dos índices de diversidad calculados (Simpson y Shannon-Wiener) se observan resultados muy similares para los cuatro bosques. Sin embargo, el índice de Shannon-Wiener, estrictamente hablando, sólo debería ser utilizado en muestras tomadas al azar de una comunidad en la que el número total de especies es conocido de antemano (Krebs 1998). Por esta razón, resulta ser más confiable emplear sólo el índice de Simpson para comparar la diversidad de los cuatro bosques. Aunque en general este índice muestra valores de diversidad altos, las comunidades epífitas de los cuatro bosques son diferentes. Solamente el 37% de las especies registradas para toda la cuenca se presentaron en dos o más bosques y sólo cinco especies, pertenecientes a los dos grupos más abundantes (orquídeas y helechos), se encontraron en los cuatro bosques. Según las medidas de similitud empleadas, los bosques de Rebalse y Tierra Firme se muestran como los más similares entre los cuatro. No obstante, los coeficientes y porcentajes que se obtuvieron para estos bosques no fueron lo suficientemente altos como para considerarlos muy similares (Jacacard = 0.29/1, Sorensen = 0.45/1, Porcentaje = 38.2/100, Morisita-Horn = 0.46/1). Estos resultados basados sólo en las comunidades de epífitas corroboran las estimaciones de la Fundación Puerto Rastrojo para la cuenca de Puerto Abeja (Phillips *et al.* 2003), las cuales establecen cuatro unidades de paisaje que corresponden a los cuatro bosques estudiados.

Aunque en este estudio el bosque inundable de Rebalse presentó mas epífitas que el de Tierra Firme, un trabajo similar realizado en la misma zona de estudio (Vasco 2002) mostró lo contrario. Las diferencias encontradas en estos estudios pueden deberse al tipo de muestreo, pues en el primero se accedió directamente al dosel y en el segundo se hicieron las

observaciones desde el suelo, lo que en otros estudios ha explicado las diferencias de diversidad (Flores–Palacios & García–Franco 2001).

**Los forofitos y las epífitas.** El número de árboles y forofitos registrados en cada tipo de bosque refleja la estructura de cada uno de ellos. El bosque con la estructura menos compleja (el Varizal), tuvo más árboles pero menos forofitos, revelando que todos los árboles son de pequeño porte y que el bosque es menos estratificado. Los bosques mejor formados y con forofitos más altos, como son los bosques de Rebalse, Tierra Firme y Transición (Tabla 7), pueden albergar un mayor número de epífitas debido principalmente a la mayor cantidad de micro hábitats que ofrecen, representados en una mayor área, variedad en diámetros de ramas, bifurcaciones y nudos disponibles para la colonización (Annaselvam 2001). Por ello, sólo en estos bosques entre el 11 y el 20 % de los forofitos presentaron más de diez epífitas. Como era de esperarse, fue sólo en estos bosques estructuralmente más complejos donde se encontraron correlaciones positivas entre el número de epífitas hospedadas y algunas de las variables estructurales, como DAP y altura de los forofitos.

**Distribución espacial.** La distribución espacial de las epífitas representa indirectamente la diversidad de hábitats dentro de un bosque (Bennet 1986) y, así mismo, las características estructurales de los forofitos son las que determinan el espacio físico bajo el cual se pueden establecer las epífitas. A lo largo del gradiente vertical de los bosques se establecen diferencias en algunas condiciones ambientales, como luz, humedad, temperatura, corrientes de vientos, nutrientes, etc. (ter Steege 1989, Benzing 1990, Richards 1996, Nieder 1999). La interacción de estos gradientes ambientales con otros factores propios de los forofitos, como el tipo de sustrato, la arquitectura, corteza, edad, altura, etc., son los que definen los micro hábitats y determinan los patrones de distribución espacial de las comunidades epífitas en los bosques (Bennet 1986, Putz et al. 1986, Freiberg 1996, Nieder 2000).

Las comunidades epífitas de los cuatro bosques estudiados mostraron un patrón de distribución agregado, pero los rangos de agregación o estratificación en cada bosque fueron diferentes (Tabla 8, Figuras 7, 13). Por ejemplo, mientras que los bosques de Tierra Firme y Transición presentaron entre el 25 y 50% de los individuos epífitos en los primeros tres metros

de altura, el bosque de Rebalse presentó la menor proporción de individuos en este rango (Figura 7). Lo anterior puede ser consecuencia directa de las inundaciones periódicas que sufre este tipo de bosque, pues durante la época de lluvias el nivel del río puede subir hasta cuatro metros de altura, lo que inhibe el establecimiento y desarrollo de algunas epífitas en los sectores inferiores del bosque.

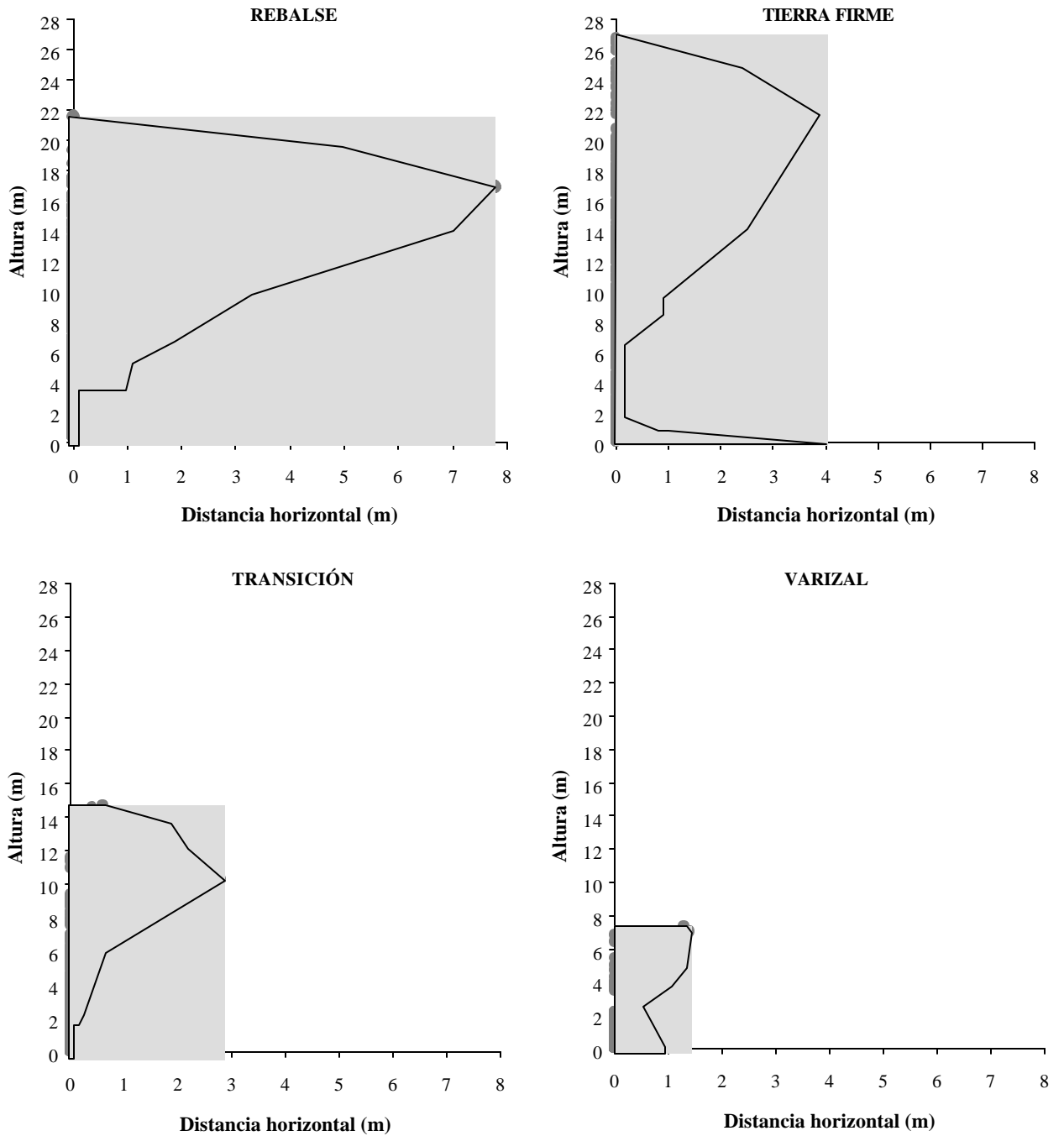
En el bosque de Tierra Firme, por el contrario, se forman micro hábitats a nivel de las raíces tablares de algunos de los forofitos, en las que pueden establecerse y crecer algunas epífitas (Figura 13). Por otra parte, las características estructurales y micro climáticas del bosque de Varizal seguramente restringieron el crecimiento de la mayoría de las epífitas a los estratos inferiores, razón por la que obtuvo el patrón de distribución agregado con el valor más alto de los cuatro bosques (Tabla 8).

Independientemente de la comunidad, al analizar el patrón de distribución de las familias botánicas, se pudieron observar tendencias de estratificación vertical en algunas de ellas, especialmente en Orchidaceae, Clusiaceae, Araceae, Hymenophyllaceae y Loranthaceae. Esta estratificación puede corresponder a las diferentes formas de vida y características morfo-estructurales de sus especies.

Así por ejemplo, la familia Orchidaceae en los bosque altos (Rebalse, Tierra Firme y Transición) siempre se ubicó dentro del grupo de familias que preferían las partes superiores de los bosques (Figuras 8, 9, 10 y 11) y sus individuos estaban distribuidos desde el tronco principal de los forofitos hasta los extremos de las ramas. Todas las especies que se encontraron son exclusivamente hierbas holoepífitas (Anexo 1) de pequeño porte, cuyo síndrome de dispersión (anemocoria de semillas muy pequeñas) y características de las raíces (velamen), les permite colonizar los estratos superiores del bosque y ubicarse a distancias alejadas del tronco principal.

La familia Clusiaceae, representada por especies epífitas (algunas en jardines de hormigas) y hemiepífitas (Anexo 1), también se encontró en los sectores superiores de los bosques y tuvo una distribución vertical más amplia. Esta distribución se vio reflejada en el patrón al azar que

presentó en el bosque de Tierra Firme (Tabla 10). Tanto las dos formas de vida en que se encontraron (epífita y hemiepífita), como su presencia en jardines de hormigas, son factores determinantes que promueven una distribución más amplia de estas especies



**FIGURA 13.** Distribución espacial de las epífitas vasculares en los cuatro bosques estudiados, teniendo en cuenta la altura a la cual fue encontrada (distancia vertical) y la distancia desde el tronco principal (distancia horizontal).

La familia Araceae, por su parte, que prefirió los sectores bajos de los bosques (Figuras 8, 9 y 10) presentó la gran mayoría de sus individuos sobre el tronco principal de los forofitos o muy cerca de este. Esta distribución refleja el hábito de hemiepífitas trepadoras de la mayor parte de sus especies. Además, muy similar a lo encontrado por Nieder (2001), la importancia de las Araceae fue mayor en el bosque de Tierra Firme que en el de Rebalse.

Por otra parte, las especies de la familia Hymenophyllaceae, encontradas exclusivamente en el estrato más bajo del bosque de Transición (Figura 10), solo pueden crecer en estos lugares debido a sus características morfológicas. Las especies epífitas de esta familia presentan hojas membranosas altamente susceptibles a desecación y solo pueden crecer sobre troncos cubiertos de musgo que les proporcionan la humedad necesaria para su desarrollo (Iwatsuki 1990).

La especie *Phthirusa stelis*, de la familia Loranthaceae, resultó ser un elemento muy importante dentro de la comunidad de epífitas del bosque Varizal (Figura 11). Además de presentar un patrón de distribución al azar (Anexo 3), su distribución fue diferente a la de las especies restantes, pues se ubicó en los estratos más altos de este bosque. Esta planta presenta características eco-fisiológicas propias a su hábito hemiparásito que le permiten colonizar estos estratos, pues su distribución no depende de la disponibilidad de sustratos diferentes a los que le ofrece los tejidos conductores del hospedero (forofito). La disponibilidad de agua y nutrientes para estas plantas no es una limitante y entonces pueden ubicarse en los estratos superiores del bosque donde la irradiación lumínica es mayor. Así mismo, las otras dos especies de esta familia también se ubicaron en los estratos más altos de los bosques de Rebalse y Transición.

Las propiedades eco-fisiológicas de las lorantáceas y su distribución espacial diferencial muestran que esta familia tiene un comportamiento exclusivo. Los resultados obtenidos en este estudio reflejan las controversias de si considerar a las hemiparásitas como componentes de la flora epífitica. Autores como Benzing (1990) las consideran como epífitas heterótrofas, mientras que otros las excluyen por no ser plantas de vida libre (Moffet 2000). Los resultados de este estudio también muestran que la distribución espacial de las hemiepífitas es diferente

al comportamiento mostrado por las holoepífitas, por lo que también se debe considerar la exclusión de las hemiepífitas de lo que se considera como epífitas verdaderas, tal como lo han expresado otros autores (Moffet 2000, Nieder et al. 2001).

La distribución espacial de las epífitas en los cuatro bosques estudiados concuerda con los resultados obtenidos en otros estudios en los que la mayor diversidad y abundancia de epífitas se ha encontrado en el centro de las copas de los forofitos (Bogh 1992, Freiberg 1996). Aunque la gran mayoría de las epífitas se ubicó a menos de un metro de distancia del eje principal del forofito, sólo en el bosque de Rebalse se presentó un número considerable de epífitas, tanto en número de especies como en el de individuos, lejos del eje principal del forofito (Figura 13). Esto puede ser el resultado de una mayor disponibilidad de luz y humedad en estos bosques de “borde” y también, de la mayor extensión horizontal de las ramas, que ofrecen mayor posibilidad de ser hospederos de diásporas con dispersión anemocórica. En los bosques estudiados, excepto en el Varizal, las especies más abundantes encontradas a más de un metro de distancia del eje principal de los forofitos corresponden a orquídeas y pteridófitos, todas holoepífitas. Las Araceae, que fueron importantes en los tres bosques altos, no se encontraron alejadas de los troncos de los forofitos, debido principalmente a que domina en ellas el hábito hemiepifito (trepador) entre sus especies (Anexo 1).

## 7. CONCLUSIONES

- La composición y distribución espacial de las epífitas vasculares fue diferente en cada uno de los bosques estudiados. Estos datos están de acuerdo con las consideraciones preliminares de la Fundación Puerto Rastrojo que, basados en el componente arbóreo, establecieron para la cuenca de Puerto Abeja cuatro unidades fisiognómicas de vegetación.
- Las diferencias en la composición y la distribución espacial de las epífitas pueden deberse principalmente a las variables estructurales de los forofitos (altura, DAP y disponibilidad de ramas) y a los factores micro climáticos diferenciales de cada bosque, especialmente la humedad y la intensidad lumínica.
- Teniendo en cuenta el área muestreada, el número de especies epífitas encontradas en Puerto Abeja (182 especies, agrupadas en 71 géneros y 27 familias), es el más grande registrado hasta ahora para cualquier localidad de la Amazonia y superior a otras localidades neotropicales situadas en zonas bajas.
- Los bosques de Rebalse y Tierra Firme presentaron el mayor número de especies, géneros y familias, mientras que el bosque de Varizal presentó los valores más pequeños.
- El bosque de Rebalse presentó la mayor riqueza y abundancia de epífitas vasculares, tanto a nivel vertical como horizontal, posiblemente porque su cercanía a una fuente de humedad constante facilita la colonización por parte de las epífitas. Las inundaciones periódicas a las que está sometido el bosque de Rebalse pueden actuar como un mecanismo de selección y adaptación de algunas especies epífitas.
- En los bosques de Transición y Varizal hubo una o dos especies marcadamente dominantes en cuanto a número de individuos, mientras que en los bosques de Rebalse y Tierra Firme ninguna especie sobresalió entre las otras por su mayor densidad relativa. En el



bosque de Varizal sobresalieron las orquídeas *Encyclia aspera* y *Scaphyglottis amethystina*, mientras que en el bosque de Transición sobresalió el helecho *Elaphoglossum glabellum*.

- En cada bosque estudiado siempre hubo una o dos familias que sobresalieron por su diversidad y/o abundancia. Las familias más importantes en los bosques de Rebalse y Tierra Firme fueron Araceae y Orchidaceae, en su mismo orden, mientras que en el de Transición fueron Orchidaceae y Dryopteridaceae. En el Varizal, la familia Orchidaceae sobresalió entre las demás.
- Las variables estructurales medidas a los forofitos (DAP, altura total y de la primera rama), presentaron diferencias significativas entre los cuatro tipos de bosques estudiados, siendo el Varizal el menos estructurado.
- En todos los bosques hubo una correlación positiva entre el número de individuos epífitos hospedados y el DAP de los forofitos, relación que fue mucho más débil para el bosque de Varizal. Así mismo, en los bosques de Tierra Firme, Rebalse y Transición hubo correlaciones positivas entre el número de epífitas hospedadas y la altura del forofito, mientras que en el bosque de Varizal no hubo esta correlación.
- Se encontró una estratificación espacial vertical agregada de las epífitas en cada bosque, para la comunidad en general y para la mayor parte de las familias y de las especies.
- El hábito de crecimiento o tipo de epífita fue determinante en la ubicación espacial de la especie en cada tipo de bosque. Las holoepífitas, como las Orchidaceae, prefirieron los estratos altos; las hemiepífitas trepadoras, como algunas Araceae, prefirieron los estratos bajos y medios y cerca al tronco principal de los forofitos; y las hemiparasitas, como las Loranthaceae, habitaron exclusivamente los sectores más altos de los bosques.
- Algunas especies de epífitas mostraron tendencias particulares en cuanto a su distribución vertical de acuerdo a sus características estructurales. Los pteridófitos, que generalmente necesitan sustratos bastante húmedos, se encontraron principalmente en los sectores inferiores

del bosque, como ocurrió con las especies de la familia Hymenophyllaceae en el bosque de Transición. Las especies de Loranthaceae se encontraron exclusivamente en los estratos más altos e iluminados de los bosques, debido principalmente a su condición de hemiparásitas, para las que la disponibilidad de nutrientes y humedad deja de ser una limitante.

- El término epífita es muy general y no refleja la biología de las plantas. Las holoepífitas se comportan diferente a las hemiepífitas y las hemiparásitas son muy diferentes a estas.

## LITERATURA CITADA

- Annaselvam, J. and N. Parthasarathy. 2001. Diversity and distribution of herbaceous vascular epiphytes in a tropical evergreen forest at Varagalaiar, Western Ghats, India. *Biodivers. Conserv.* 10: 317–329.
- Balslev, H., R. Valencia, G. Paz y Miño, H. Christensen and I. Nielsen. 1998. Species count of vascular plants in one hectare of humid lowland forest in Amazonian Ecuador. Pp. 585–594 *in* F. Dallmeier and J.A. Comiskey, eds. *Forest Biodiversity in North, Central and South America, and Caribbean: Research and Monitoring*. CRC Press-Parthenon Publishers, Paris, France.
- Barthlott, W., V. Schmit-Neuerburg, J. Nieder and S. Engwald. 2001. Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecol.* 152: 145–156.
- Bennet, B.C. 1986. Patchiness, diversity, and abundance relationships of vascular epiphytes. *Selbyana* 9: 70–75.
- Benzing, D.H. 1990. *Vascular Epiphytes*. Cambridge University Press, Cambridge, USA.
- . 1995. The physical mosaic and plant variety in forest canopies. *Selbyana* 16 (2): 159–168.
- Berry, P.E., O. Hubber and B.K. Holst. 1995. Floristic analysis and phytogeography. Pp. 161–191 *in* J.A. Steyermark, P.E. Berry and B.K. Holst, eds. *Flora of the Venezuelan Guayana*. Missouri Botanical Garden. Timber Press, Inc., Oregon, USA.
- Bøgh, A. 1992. Composition and distribution of the vascular epiphyte flora of an Ecuadorian montane rain forest. *Selbyana* 13: 25–34
- Dixon, P. M. 1993. The bootstrap and the jackknife: describing the precision of ecological indices. Pp. 290–318 *in* S.M. Scheiner and J. Gurevitch, eds. *Design and Analysis of Ecological Experiments*. Chapman & Hall, New York, USA.
- Estrada, J. y J. Fuertes. 1993. Estudios botánicos en la Guayana Colombiana, IV. Notas sobre la vegetación y la flora de la Sierra de Chiribiquete. *Rev. Acad. Colomb. Ci. Exact.* 18 (71): 483–498.

- Fischer, E.A. and A.C. Araujo. 1995. Spatial organization of a bromeliad community in the Atlantic rainforest, south-eastern Brazil. *J. Trop. Ecol.* 11: 559–567.
- Freiberg, M. 1996. Sapatial distribution of vascular epiphytes on three emergent canopy trees in French Guiana. *Biotropica* 28(3): 345–355.
- and E. Freiberg. 2000. Epiphyte diversity and biomass in the canopy of lowland and montane forests in Ecuador. *J. Trop. Ecol.* 16: 673–688.
- Flores-Palacios, A. and J.G. García-Franco. 2001. Sampling methods for vascular epiphytes: their effectiveness in recording species richness and frequency. *Selbyana* 22 (2): 181–191.
- Galeano, G., S. Suarez and H. Balslev. 1998. Vascular plant species count in a wet forest in the Chocó area on the Pacific coast of Colombia. *Biodivers. Conserv.* 7: 1563–1575.
- Gentry, A.H., and C. H. Dodson. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 205–233.
- Hartshorn, G.S. and Hammel B.E. 1994. Vegetation types and floristic patterns. Pp. 73–89 *in* L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespenehede and G.S. Hartshorn, eds. *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rainforest*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Heitz, P. 1997. Population dynamics of epiphytes in Mexican humid montane forest. *J. Trop. Ecol.* 85: 767–775.
- Ingram, S.W., K. Ferrell-Ingram and N.M. Nadkarni. 1996. Floristic composition of vascular epiphytes in a neotropical cloud forest, Monteverde, Costa Rica. *Selbyana* 17: 88–103.
- Isaza, C., J. Betancur, and J.V. Estévez-Varón. 2003 (sometido). Vertical distribution of bromeliads in a montane forest in the eastern cordillera of the Colombian Andes. *Selbyana*.
- Iwatsuki, K. 1990. Hymenophyllaceae. Pp. 157–163 *in* K. Kubitzki, K.U. Kramer and P.S. Green, eds. *The Families and Genera of Vascular Plants; Vol. I Pteridophytes and Gymnosperms*. Springer-Verlag, Berlin.
- Kelly, D.L. 1985. Epiphytes and climbers of a Jamaican rain forest: vertical distribution, life forms and life histories. *J. Biogeogr.* 12: 223–241.
- Kernan, C. and N. Fowler. 1995. Differential substrate use by the epiphytes in Corcovado National Park, Costa Rica: a source of guild structure. *J. Ecol.* 83: 65–73.

- Krebs, C.J. 1998. *Ecological Methodology*. 2nd edition. Benjamin/Cummings. Menlo Park (Calif.)
- Kress, W.J. 1986. The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana* 9: 2–22.
- Manly, B.F.J. 1997. *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology*, 2nd edition, Chapman & Hall, New York, USA.
- Moffet, M.W. 2000. What's "up"? A critical look at the basic terms of canopy biology. *Biotropica* 32: 569–596.
- Mori, S. and B. Boom. 1983. Ecological importance of Myrtaceae in eastern Brazilian forest. *Biotropica* 15 (1): 68–70.
- Mueller-Dombois, D. and H. Ellenberg. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Nadkarni, N.M. 1985. An ecological overview and checklist of vascular epiphytes in the Monteverde cloud forest reserve, Costa Rica. *Brenesia* 24: 55–62.
- Nieder, J., S. Engwald and W. Barthlott. 1999. Patterns of neotropical epiphyte diversity. *Selbyana* 20(1): 66–75.
- , ———, M. Klawun and W. Barthlott. 2000. Spatial distribution of vascular epiphytes (including hemiepiphytes) in a lowland Amazonian rain forest (Surumoni crane plot) of southern Venezuela. *Biotropica* 32(3): 385–396.
- , J. Prosperí and G. Michaloud. 2001. Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecology* 153: 51–63.
- Phillips, J.F. y P. von Hildebrand. 2002 (manuscrito inédito). Spatial distribution and characteristics of the forests of the Puerto Abeja watershed, Chiribiquete National Park. En: UAESPNN y Fundación Puerto Rastrojo, eds. *Plan de Manejo para el Parque Nacional Natural Serranía de Chiribiquete*. Bogotá, Colombia.
- Peñuela, M.C. y P. von Hildebrand. 1999. *Parque Nacional Natural Chiribiquete*. Fundación Puerto Rastrojo. Instituto San Pablo Apóstol, Bogotá, Colombia.
- Putz, F.E. and M. Holbrook. Notes on the natural history of hemiepiphytes. *Selbyana* 9: 61–69.
- Richards, P.W. 1996. *The Tropical Rain Forest: an ecological study*. Cambridge University Press, Cambridge, USA.

- Serna-I., R.A. 1994. Distribución vertical de epífitas vasculares en un relicto de bosque de *Weinmannia tomentosa* y *Drymis granadensis* en la región de Monserrate, Cundinamarca, Colombia. Pp. 521–543 en L.E. Mora-Osejo y H. Sturn, eds. Estudios Ecológicos del Páramo y del Bosque Altoandino Cordillera Oriental de Colombia. Tomo II. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras No. 6.
- Smith, A.R. 1995. Introduction to the Pteridophytes. Pp. 1–3 in J.A. Steyermark, P.E. Berry and K. Holst, eds. Flora of the Venezuelan Guayana, Vol. 2. Missouri Botanical Garden, Timber Press, Portland, USA.
- Sugden, A.M. and R.J. Robins. 1979. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian cloud forests, I. The distribution of the epiphytic flora. *Biotropica* 11 (3): 173–188.
- ter Steege, H. and J.H.C. Cornelissen. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21 (4): 331–339.
- Todzia, C. 1986. Growth habits, host tree species and density of hemiepiphytes on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 18 (1): 22–27.
- VanDunne, H.J.F. 2001. Establishment and development of epiphytes in secondary neotropical forests. Dissertation, Universiteit van Amsterdam; The Netherlands.
- Vasco, A. 2002. Composición florística y distribución de epífitas vasculares en el parque nacional natural Chiribiquete, Amazonia colombiana. Trabajo de Grado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Instituto de Biología, Universidad de Antioquia. Medellín, Colombia.
- Wilson, E.O. 1992. *The Diversity of Life*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, USA.
- Wolf, J.H.D. 1994. Factors controlling the distribution of vascular and non-vascular epiphytes in the northern Andes. *Vegetatio* 112: 15–28.
- . 1995. Non-vascular epiphyte diversity patterns in the canopy of an upper montane rain forest (2550–3670 m), central cordillera, Colombia. *Selbyana* 16(2): 185–195.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Fourth edition. Prentice Hall. Upper Saddle River, New Jersey, USA.

## Anexo 1

**ANEXO 1.** Lista de especies y familias de epífitas vasculares encontradas en cuatro bosques de la cuenca de Puerto Abeja, región suroriental del PNN Serranía de Chiribiquete, Caquetá. Tipos de bosque: **R** = Rebalse, **TF** = Tierra Firme, **Tr** = Transición, **V** = Varizal. Hábito: e = holepífita, h = hemiepífita, ep = epífita hemiparásita, (a) = epífita accidental, \* = epífita en jardín de hormigas.

No. Col.	Familia / especie	Hábito	No. Individuos				Densidad relativa (%)				
			R	TF	Tr	V	Total	R	TF	Tr	V
ARACEAE			311	201	28		540				
RA 212	<i>Anthurium clavigerum</i> Poepp. & Endl.	e	1				1	0.11			
RA 304	<i>Anthurium ernestii</i> Engl.	e		8			8		1.55		
RA 131	<i>Anthurium gracile</i> (Rudge) Schott	e *	5				5	0.57			
RA 289	<i>Anthurium kunthii</i> Poepp. & Endl.	h		1			1		0.19		
RA 174	<i>Anthurium polydactylum</i> Madison	h	4				4	0.46			
RA 191	<i>Anthurium</i> cf. <i>sinuatum</i> Benth. ex Schott	h	1				1	0.11			
RA 89	<i>Anthurium trinerve</i> Miq.	e	57	3	1		61	6.48	0.58	0.25	
RA 189	<i>Anthurium uleanum</i> Engl.	e *	7				7	0.80			
RA 31	<i>Anthurium vaupesianum</i> Croat	e *	7				7	0.80			
RA 173	<i>Anthurium</i> sp. (sect. <i>Dactylophyllum</i> )	h	10				10	1.14			
RA 177	<i>Heteropsis flexuosa</i> (Kunth) G.S. Bunting	h	16	24			40	1.82	4.66		
RA 354	<i>Heteropsis oblongifolia</i> Kunth	e			8		8			1.98	
RA 93	<i>Heteropsis</i> aff. <i>spruceana</i> Schott	e	1				1	0.11			
RA 203	<i>Heteropsis steyermarkii</i> G.S. Bunting	h	1	1			2	0.11	0.19		
RA 180	<i>Heteropsis</i> sp. 1	h	2				2	0.23			
RA 122	<i>Heteropsis</i> sp. 2	h	8				8	0.91			
RA 292	<i>Heteropsis</i> sp. nov.	h		3			3		0.58		
RA 300	<i>Monstera obliqua</i> Miq.	e	5	1			6	0.57	0.19		
RA 220	<i>Monstera</i> sp.	h		25			25		4.85		
RA 116	<i>Philodendron applanatum</i> G.M. Barrosa	e	3	2			5	0.34	0.39		
RA 303	<i>Philodendron</i> cf. <i>chinchamayense</i> Engl.	h		2			2		0.39		
RA 202	<i>Philodendron elaphoglossoides</i> Schott	h	4	4			8	0.46	0.78		
RA 328	<i>Philodendron fragrantissimum</i> (Hook.) G. Don	e, h	2	4			6	0.23	0.78		
RA 115	<i>Philodendron</i> cf. <i>heterophyllum</i> Poepp.	h	1				1	0.11			
RA 299	<i>Philodendron humile</i> Goncalves	h		1			1		0.19		
RA 181	<i>Philodendron hylaeae</i> G.S. Bunting	h *	5	3			8	0.57	0.58		
RA 416	<i>Philodendron insigne</i> Schott	e *	18	3	5		26	2.05	0.58	1.23	
RA 302	<i>Philodendron</i> cf. <i>leucanthum</i> Krause	h		1			1		0.19		
RA 194	<i>Philodendron linnaei</i> Kunth	e *, h	27	28	5		60	3.07	5.44	1.23	
RA 130	<i>Philodendron megalophyllum</i> Schott	e *, h *	8	3			11	0.91	0.58		
RA 118	<i>Philodendron</i> cf. <i>panduriforme</i> Schott	e, h	3				3	0.34			
RA 80	<i>Philodendron</i> cf. <i>pulchrum</i> G.M. Barroso	e	10				10	1.14			
RA 297	<i>Philodendron</i> cf. <i>surinamense</i> (Miq. ex Schott) Engl.	h		2			2		0.39		
RA 371	<i>Philodendron</i> cf. <i>venezuelense</i> G.S. Bunting	e, h			7		7			1.73	
RA 366	<i>Philodendron solimoesense</i> A.C. Smith	h			2		2			0.49	
RA 255	<i>Philodendron steyermarkii</i> G.S. Bunting	e, h	2	2			4	0.23	0.39		
RA 327	<i>Philodendron wittianum</i> Engl.	h		3			3		0.58		
RA 231	<i>Philodendron</i> sp.1	e *, h	2	7			9	0.23	1.36		
RA 234	<i>Philodendron</i> sp.2	h		15			15		2.91		
RA 324	<i>Philodendron</i> sp. 3	h	10	1			11	1.14	0.19		

## Anexo 1

No. Col.	Familia / especie	Hábito	No. Individuos					Densidad relativa (%)				
			R	TF	Tr	V	Total	R	TF	Tr	V	
RA 337	<i>Philodendron</i> sp. 4 (subg. <i>Pteromischum</i> )	h		3			3			0.58		
RA 230	<i>Philodendron</i> sp. 5, aff. <i>P. elaphoglossoides</i> Schott	h		2			2			0.39		
RA 64	<i>Philodendron</i> sp. 6, aff. <i>P. megalophyllum</i> Schott	e		2			2		0.23			
RA 307	<i>Philodendron</i> sp. nov. 1	h		3			3			0.58		
RA 337	<i>Philodendron</i> sp. nov. 2 (subg. <i>Philodendron</i> )	e, h	28	10			38	3.19	1.94			
RA 288	<i>Rhodospatha</i> cf. <i>mucuntachia</i> Croat	h	20	21			41	2.28	4.08			
RA 298	<i>Rhodospatha oblongata</i> Poepp.	e, h		4			4			0.78		
RA 114	<i>Stenospermation</i> aff. <i>angustifolium</i> Hemsl.	h	10	3			13	1.14	0.58			
RA 148	<i>Stenospermation</i> cf. <i>maguirei</i> A.M.E. Jonker & Jonker	e, h	4				4	0.46				
RA 335	<i>Stenospermation multiovulatum</i> (Engler) N. E. Brown	e		4			4			0.78		
RA 159	<i>Stenospermation</i> aff. <i>spruceana</i> Schott	e *	27				27	3.07				
RA 336	<i>Syngonium yurimaguense</i> Engl.	h		4			4			0.78		
	ASPLENIACEAE			9	1		10					
RA 253	<i>Asplenium serratum</i> L.	e	9	1			10	1.02	0.19			
	BROMELIACEAE		67	2	1	25	95					
RA 179	<i>Aechmea contracta</i> (Mart. ex Schult. f.) Mez	e *	3				3	0.34				
RA 100	<i>Aechmea corymbosa</i> (Mart. ex Schult. f.) Mez	e	3				3	0.34				
RA 412	<i>Aechmea chantini</i> (Carrière) Baker	e				1	1					0.46
RA 164	<i>Aechmea mertensii</i> (Meyer) Schult. f. in Roemer & Schultes	e *	2				2	0.23				
RA 145	<i>Aechmea tillandsioides</i> (Mart. ex Schult. f.) Baker	e *	1				1	0.11				
RA 208	<i>Araeococcus flagellifolius</i> Harms	e *	3	2			5	0.34	0.39			
RA 109	<i>Guzmania brasiliensis</i> Ule	e	45				45	5.12				
RA 139	<i>Noeregelia myrmecophila</i> (Ule) L.B. Sm.	e *	5				5	0.57				
RA 155	<i>Pepinia caricifolia</i> (Mart. ex Schult. f.) Varadarajan & Gilmartin	e	2				2	0.23				
RA 151	<i>Streptocalyx longifolius</i> (Rudge) Baker	e	2				2	0.23				
RA 403	<i>Tillandsia adpressifolia</i> Mez	e				7	7					3.23
RA 410	<i>Tillandsia pariënsis</i> Mez	e				11	11					5.07
RA 404	<i>Vriesea chrysostachys</i> E. Morren	e			1	6	7			0.25	2.76	
RA 207	<i>Werahulia gladioliflora</i> (H. Focke) C.V. Morton	e	1				1	0.11				
	CACTACEAE			6			6					
RA 77	<i>Epiphyllum phyllanthus</i> (L.) Haw.	e	6				6	0.68				
	CECROPIACEAE			2	3		5					
RA 258	<i>Coussapoa parvifolia</i> Standl.	h	1	2			3	0.11	0.39			
RA 238	<i>Coussapoa</i> sp. 1	h		1			1		0.19			
RA 172	<i>Coussapoa</i> sp. 2	h	1				1	0.11				
	CLUSIACEAE		85	18	15	2	120					
RA 96	<i>Clusia amazonica</i> Planch. & Triana	e *, h	32		3		35	3.64		0.74		
RA 374	<i>Clusia columnaris</i> Engl.	e *, h	2		3		5	0.23		0.74		
RA 373	<i>Clusia</i> cf. <i>grammadenioides</i> Pipoly	e, h	1	4	2		7	0.11	0.78	0.49		
RA 360	<i>Clusia hammeliana</i> Pipoly	h			3		3			0.74		
RA 343	<i>Clusia insignis</i> Mart.	h		1			1		0.19			
RA 232	<i>Clusia microstemon</i> Planch. & Triana	h		2			2		0.39			
RA 391	<i>Clusia obovata</i> (Spruce ex Planch. & Triana) Pipoly	e				2	2					0.92
RA 372	<i>Clusia</i> cf. <i>penduliflora</i> Engl.	h			1		1			0.25		



Anexo 1

No. Col.	Familia / especie	Hábito	No. Individuos					Densidad relativa (%)			
			R	TF	Tr	V	Total	R	TF	Tr	V
RA 74	<i>Clusia</i> cf. <i>spathulaefolia</i> Engl.	e	5	2			7	0.57	0.39		
RA 111	<i>Clusia</i> sp. 1	e, h	14				14	1.59			
RA 326	<i>Clusia</i> sp. 2	e*, h*	8	3			11	0.91	0.58		
RA 329	<i>Clusia</i> sp. 3	e, h	11	4	2		17	1.25	0.78	0.49	
RA 71	<i>Clusia</i> sp. 4	e, h	12	2			14	1.37	0.39		
RA 389	<i>Clusia</i> sp. 5	h			1		1			0.25	
	CUCURBITACEAE				1		1				
RA 293	Cucurbitaceae indeterminada	h		1			1		0.19		
	CYCLANTHACEAE		23	7	1		31				
RA 286	<i>Asplundia</i> cf. <i>rhodea</i> Harling	e		3			3		0.58		
RA 73	<i>Ludovia lancifolia</i> Brongn.	e*	23	4	1		28	2.62	0.78	0.25	
	DRYOPTERIDACEAE		110	84	157	9	360				
RA 364	<i>Arachniodes</i> cf. <i>macrostegia</i> (Hook.) R.M.	e			6		6			1.48	
RA 351	<i>Elaphoglossum discolor</i> (Kuhn) C. Christ.	e			24		24			5.93	
RA 345	<i>Elaphoglossum glabellum</i> J. Sm.	e			89	5	94			21.98	2.30
RA 27	<i>Elaphoglossum</i> cf. <i>luridum</i> (Fée) H. Christ	e	45	10			55	5.12	1.94		
RA 248	<i>Elaphoglossum</i> cf. <i>obovatum</i> Mickel	e		34	6	4	44		6.60	1.48	1.84
RA 42	<i>Elaphoglossum styriacum</i> Mickel	e	41	16			57	4.66	3.11		
RA 28	<i>Elaphoglossum tantalinum</i> Mickel	e	24	19	32		75	2.73	3.69	7.90	
RA 250	<i>Oleandra pilosa</i> Hook.	e		2			2		0.39		
RA 282	<i>Olfersia</i> aff. <i>cervina</i> (L.) Kze.	e, h		3			3		0.58		
	ERICACEAE		2		10		12				
RA 359	<i>Satyria panurensis</i> (Benth. ex Meisn.) Benth. & Hooker ex Nied	e, h	2		10		12	0.23		2.47	
	GESNERIACEAE		56	19	8		83				
RA 310	<i>Codonanthe</i> cf. <i>calcarata</i> (Miq.) Hanst.	e*		3			3		0.58		
RA 55	<i>Codonanthe crassifolia</i> (H. Focke) C.V. Morton	e*	36	11	8		55	4.10	2.14	1.98	
RA 323	<i>Codonanthesis</i> cf. <i>dissimulata</i> (H.E. Moore) Wiehler	e		2			2		0.39		
RA 65	<i>Paradrymonia ciliosa</i> (Mart.) Wiehler	e*	20	3			23	2.28	0.58		
	GRAMMITIDACEAE		8	3	1	6	18				
RA 402	<i>Cochlidium furcatum</i> (Hook. & Grev.) C. Chr.	e			1	5	6			0.25	2.30
RA 21	<i>Cochlidium linearifolium</i> (Desv.) Maxon	e	8	1		1	10	0.91	0.19		0.46
RA 334	<i>Micropolypodium taenifolium</i> (Jenman) A.R. Smith	e		2			2		0.39		
	HYMENOPHYLLACEAE		1	2	51	1	55				
RA 365	<i>Hymenophyllum hirsutum</i> (L.) Sw.	e			4		4			0.99	
RA 295	<i>Trichomanes ankersii</i> Parker	e		1			1		0.19		
RA 350	<i>Trichomanes bicornis</i> Hook.	e			22		22			5.43	
RA 156	<i>Trichomanes cristatum</i> Kauf	e	1		23	1	25	0.11		5.68	0.46
RA 344	<i>Trichomanes vandenboschii</i> Windisch	e		1	2		3		0.19	0.49	
	LORANTHACEAE		1		1	19	21				
RA 161	<i>Oryctanthus alveolatus</i> (H.B.K.) Kuijt	e	1				1	0.11			
RA 386	<i>Oryctanthus florulentus</i> (Rich.) Tiegh.	ep			1		1			0.25	
RA 390	<i>Phthirusa stelis</i> (L.) Kuijt	ep				19	19				8.76
	MARANTACEAE				1		1				
RA 370	<i>Ischnosiphon gracilis</i> (Rudge) Körn	e (a)			1		1			0.25	

## Anexo 1

No. Col.	Familia / especie	Hábito	No. Individuos					Densidad relativa (%)					
			R	TF	Tr	V	Total	R	TF	Tr	V		
	MARCGRAVIACEAE		2				2						
RA 205	<i>Marcgravia longifolia</i> J.F. Macbr.	h	2				2			0.23			
	MELASTOMATACEAE		3				3						
RA 119	<i>Salpinga secunda</i> Schr. & Mart. ex. DC.	h	3				3			0.34			
	METAXYACEAE			1			1						
RA 294	<i>Metaxya rostrata</i> (H.B.K.) Prest.	h		1			1			0.19			
	MORACEAE		1	1			2						
RA 150	<i>Ficus guianensis</i> Desv. s.l.	e	1	1			2			0.11	0.19		
	ORCHIDACEAE		138	125	113	150	526						
RA 170	<i>Acacallis cyanea</i> Lindl.	e	2				2			0.23			
RA 338	<i>Adipe longicornis</i> (Lindl.) M. Wolff	e		4	26		30			0.78	6.42		
RA 120	<i>Batemanianthus colleyi</i> Lindl.	e	13				13			1.48			
RA 197	<i>Bifrenaria rudolfii</i> (Hoehne) Carnevali & Romero	e	1			1	2			0.11			0.46
RA 347	<i>Braemia vittata</i> (Lindl.) Jenny	e			3		3					0.74	
RA 363	<i>Bulbophyllum</i> sp.	e			3		3					0.74	
RA 311	<i>Catasetum discolor</i> (Lindl.) Schltr.	e*		1	1	2	4			0.19	0.25	0.92	
RA 306	<i>Dichaea trulla</i> Rchb. f.	e	1	1			2			0.11	0.19		
RA 210	<i>Encyclia aspera</i> Lindl.	e			9	57	66					2.22	26.27
RA 91	<i>Epidendrum magnicallosum</i> C. Schweinf.	e	3		1		4			0.34		0.25	
RA 201	<i>Epidendrum microphyllum</i> Lindl.	e	2				2			0.23			
RA 236	<i>Epidendrum myrmecophorum</i> Barb. Rodr.	e		1			1			0.19			
RA 395	<i>Epidendrum nocturnum</i> Jacq.	e	1		1	16	18			0.11		0.25	7.37
RA 135	<i>Koellensteinia graminea</i> (Lindl.) Rchb. f.	e	3				3			0.34			
RA 162	<i>Maxillaria amazonica</i> Schltr.	e	4	16		1	21			0.46	3.11		0.46
RA 215	<i>Maxillaria camaridii</i> Rchb. f.	e	1				1			0.11			
RA 340	<i>Maxillaria crassifolia</i> (Lindl.) Rchb. f.	e	8	32			40			0.91	6.21		
RA 218	<i>Maxillaria discolor</i> (Lodd.) Rchb. f.	e	5	1	1		7			0.57	0.19	0.25	
RA 325	<i>Maxillaria parkeri</i> Hook.	e	3	2	1		6			0.34	0.39	0.25	
RA 398	<i>Maxillaria parviflora</i> (R. & P.) Garay	e				1	1						0.46
RA 384	<i>Maxillaria tarumaensis</i> Hoehne	e				9	9						4.15
RA 362	<i>Maxillaria tenuis</i> Schweinf.	e	18		2		20			2.05		0.49	
RA 213	<i>Maxillaria uncatata</i> Lindl.	e	4	1			5			0.46	0.19		
RA 228	<i>Maxillaria xylobiiflora</i> Schltr.	e		1			1			0.19			
RA 263	<i>Maxillaria</i> sp. 1	e		1	2		3			0.19	0.49		
RA 244	<i>Maxillaria</i> sp. 2	e		1			1			0.19			
RA 240	<i>Octomeria amazonica</i> Pabst.	e	3	8	1		12			0.58	1.98	0.46	
RA 262	<i>Octomeria brevifolia</i> Cogn.	e	2	1			3			0.39	0.25		
RA 356	<i>Octomeria deltoglossa</i> Garay	e				1	1						0.46
RA 332	<i>Octomeria erosilabia</i> Schweinf.	e	14	12	1	4	31			1.59	2.33	0.25	1.84
RA 367	<i>Octomeria grandiflora</i> Lindl.	e			1		1					0.25	
RA 163	<i>Octomeria minor</i> Schweinf.	e	5	3			8			0.57	0.58		
RA 90	<i>Octomeria surinamensis</i> Focke	e	21	16	20	2	59			2.39	3.11	4.94	0.92
RA 401	<i>Octomeria taracuana</i> Schltr.	e				3	3						1.38
RA 305	<i>Octomeria</i> sp. 1	e		4			4			0.78			
RA 321	<i>Octomeria</i> sp. 2	e		1			1			0.19			

Anexo 1

No. Col.	Familia / especie	Hábito	No. Individuos				Densidad relativa (%)					
			R	TF	Tr	V	Total	R	TF	Tr	V	
RA 382	<i>Octomeria</i> sp. 3	e			4		4			0.99		
RA 394	<i>Ornithocephalus</i> cf. <i>bicornis</i> Lindl.	e				2	2					0.92
RA 217	<i>Pleurothallis</i> <i>picta</i> Lindl.	e	1		1		2	0.11		0.25		
RA 239	<i>Pleurothallis</i> sp. 1	e		1			1		0.19			
RA 136	<i>Pleurothallis</i> sp. 2	e*	5				5	0.57				
RA 198	<i>Prostechea vespa</i> (Vell.) W.E. Higgins	e	1				1	0.11				
RA 88	<i>Scaphyglottis amethystina</i> (Rchb. f.) Schltr.	e	18	17	18	48	101	2.05	3.30	4.44	22.12	
RA 214	<i>Scaphyglottis sickii</i> Pabst.	e	2				2	0.23				
RA 346	<i>Sobralia violacea</i> Linden ex Lindl.	e			1		1			0.25		
RA 92	<i>Trichosalpinx orbicularis</i> (Ldl.) Luer	e	1	3	8	1	13	0.11	0.58	1.98	0.46	
RA 87	<i>Trigonidium acuminatum</i> Bateman	e	1				1	0.11				
	PIPERACEAE		7	6			13					
RA 128	<i>Peperomia angustata</i> Kunth	h	3				3	0.34				
RA 178	<i>Peperomia cardenasii</i> Trel.	e*	4				4	0.46				
RA 309	<i>Peperomia rotundifolia</i> (L.) Kunth	e		5			5		0.97			
RA 287	<i>Piper vitaceum</i> Yunck.	h		1			1		0.19			
	POLYPODIACEAE		44	30	11	1	86					
RA 141	<i>Microgramma baldwinii</i> Brade	e	25	23	10	1	59	2.84	4.47	2.47	0.46	
RA 284	<i>Microgramma megalophylla</i> (Desv.) de la Sota	e	18	4			22	2.05	0.78			
RA 192	<i>Polypodium bombycinum</i> Maxon	e	1		1		2	0.11		0.25		
RA 333	<i>Polypodium triseriale</i> Sw.	e		3			3		0.58			
	RUBIACEAE		1		1		2					
RA 204	<i>Hillia</i> sp.	e	1		1		2	0.11		0.25		
	SOLANACEAE		2	2			4					
RA 117	<i>Markea longiflora</i> Miers	e*	2				2	0.23				
RA 322	<i>Markea</i> cf. <i>pavonii</i> (Miers) D'Arcy	e*		2			2		0.39			
	TEPUINTHACEAE					1	1					
	<i>Tepuianthus colombianus</i> Maguire & Steyerm.	e (a)				1	1				0.46	
	VISCACEAE				5	3	8					
RA 358	<i>Phoradendron crassifolium</i> (Pohl ex DC.) Eichler	ep			5		5			1.23		
RA 408	<i>Phoradendron racemosum</i> (Aubl.) Krug & Urb.	ep				3	3				1.38	
	VITTARIACEAE			3	1		4					
RA 296	<i>Hecistopteris pumila</i> (Spreng.) J. Sm.	e	2		1		3		0.39	0.25		
RA 251	<i>Polytaenium guayanense</i> (Hieron.) Alston	e		1			1		0.19			
	Indeterminada			6			6					
RA 222	Indeterminada	h		6			6		1.17			

**ANEXO 2.** Lista de familias de epífitas vasculares encontradas en cuatro bosques de la cuenca de Puerto Abeja, región suroriental del PNN Serranía de Chiribiquete, Caquetá. Tipos de bosque: **R** = Rebalse, **TF**=Tierra Firme, **Tr** = Transición, **V** = Varizal. **VIF** = Valor de importancia familiar.

Familias	Densidad relativa (%)				Diversidad relativa (%)				VIF			
	R	TF	Tr	V	R	TF	Tr	V	R	TF	Tr	V
Araceae	35.38	39.03	6.91	---	33.00	35.11	10.91	---	68.38	74.14	17.82	---
Aspleniaceae	1.02	0.19	---	---	1.00	1.06	---	---	2.02	1.26	---	---
Bromeliaceae	7.62	0.39	0.25	11.5	10.00	1.06	1.82	13.79	17.62	1.45	2.07	25.31
Cactaceae	0.68	---	---	---	1.00	---	---	---	1.68	---	---	---
Cecropiaceae	0.23	0.58	---	---	2.00	2.13	---	---	2.23	2.71	---	---
Clusiaceae	9.67	3.50	3.7	0.92	8.00	7.45	12.73	3.45	17.67	10.94	16.43	4.37
Cucurbitaceae	---	0.19	---	---	---	1.06	---	---	---	1.26	---	---
Cyclanthaceae	2.62	1.36	0.25	---	1.00	2.13	1.82	---	3.62	3.49	2.07	---
Dryopteridaceae	12.51	16.31	38.8	4.15	3.00	6.38	9.09	6.90	15.51	22.69	47.86	11.04
Ericaceae	0.23	---	2.47	---	1.00	---	1.82	---	1.23	---	4.29	---
Gesneriaceae	6.37	3.69	1.98	---	2.00	4.26	1.82	---	8.37	7.94	3.79	---
Grammitidaceae	0.91	0.58	0.25	2.76	1.00	2.13	1.82	6.90	1.91	2.71	2.07	9.66
Hymenophyllaceae	0.11	0.39	12.6	0.46	1.00	2.13	7.27	3.45	1.11	2.52	19.87	3.91
Loranthaceae	0.11	---	0.25	8.76	1.00	---	1.82	3.45	1.11	---	2.07	12.20
Marantaceae	---	---	0.25	---	---	---	1.82	---	---	---	2.07	---
Marcgraviaceae	0.23	---	---	---	1.00	---	---	---	1.23	---	---	---
Melastomataceae	0.34	---	---	---	1.00	---	---	---	1.34	---	---	---
Metaxyaceae	---	0.19	---	---	---	1.06	---	---	---	1.26	---	---
Moraceae	0.11	0.19	---	---	1.00	1.06	---	---	1.11	1.26	---	---
Orchidaceae	15.70	24.27	27.9	69.1	25.00	23.40	38.18	51.72	40.70	47.68	66.08	120.8
Piperaceae	0.80	1.17	---	---	2.00	2.13	---	---	2.80	3.29	---	---
Polypodiaceae	5.01	5.83	2.72	0.46	3.00	3.19	3.64	3.45	8.01	9.02	6.35	3.91
Rubiaceae	0.11	---	0.25	---	1.00	---	1.82	---	1.11	---	2.07	---
Solanaceae	0.23	0.39	---	---	1.00	1.06	---	---	1.23	1.45	---	---
Tepuianthaceae	---	---	---	0.46	---	---	---	3.45	---	---	---	3.91
Viscaceae	---	---	1.23	1.38	---	---	1.82	3.45	---	---	3.05	4.83
Vittariaceae	---	0.58	0.25	---	---	2.13	1.82	---	---	2.71	2.07	---
Indeterminada	---	1.17	---	---	---	1.06	---	---	---	2.23	---	---
Totales	100	100	100	100	100	100	100	100	200	200	200	200

## Anexo 3

**ANEXO 3.** Índice de dispersión de Moristia estandarizado ( $I_p$ ) para las especies de epífitas vasculares encontradas en cuatro bosques de la cuenca de Puerto Abeja, región suroriental del PNN Serranía de Chiribiquete, Caquetá. Solo se calculó para las especies con más de ocho individuos epífitos. Tipos de bosque: **R** = Rebalse, **TF** = Tierra Firme, **Tr** = Transición, **V** = Varizal. Patrones de distribución:  $I_p = 0$  al azar,  $I_p > 0$  agregado,  $I_p < 0$  uniforme, con límites de confianza del 95% en +0.5 y -0.5.

Familia / especie	$I_p$			
	R	TF	Tr	V
ARACEAE				
<i>Anthurium ernestii</i> Engl.	-	-0.2673	-	-
<i>Anthurium trinerve</i> Miq.	0.5046	-	-	-
<i>Anthurium</i> sp. (sect. <i>Dactylophyllum</i> )	0.521	-	-	-
<i>Heteropsis flexuosa</i> (Kunth) G.S. Bunting	-0.4549	0.511	-	-
<i>Heteropsis oblongifolia</i> Kunth	-	-0.03	-	-
<i>Heteropsis</i> sp. 2	-0.4432	-	-	-
<i>Monstera</i> sp.	-	0.5418	-	-
<i>Philodendron insigne</i> Schott	0.5004	-	-	-
<i>Philodendron linnaei</i> Kunth	-0.3076	0.5081	-	-
<i>Philodendron megalophyllum</i> Schott	0.502	-	-	-
<i>Philodendron</i> cf. <i>pulchrum</i> G.M. Barroso	-0.6065	-	-	-
<i>Philodendron</i> sp.2	-	0.5656	-	-
<i>Philodendron</i> sp. 3	-0.1959	-	-	-
<i>Philodendron</i> sp. nov. 2 (subg. <i>Philodendron</i> )	-0.3532	-0.3702	-	-
<i>Rhodospatha</i> cf. <i>mucuntachia</i> Croat	0.5966	0.6914	-	-
<i>Stenospermatum</i> aff. <i>angustifolium</i> Hemsl.	0.584	-	-	-
<i>Stenospermatum</i> aff. <i>spruceana</i> Schott	0.5171	-	-	-
ASPLENIACEAE				
<i>Asplenium serratum</i> L.	0.5223	-	-	-
BROMELIACEAE				
<i>Guzmania brasiliensis</i> Ule	0.5834	-	-	-
<i>Tillandsia paräensis</i> Mez	-	-	-	0.5111
CLUSIACEAE				
<i>Clusia amazonica</i> Planch. & Triana	0.5094	-	-	-
<i>Clusia</i> sp. 1	-0.5665	-	-	-
<i>Clusia</i> sp. 2	-0.4432	-	-	-
<i>Clusia</i> sp. 3	-0.4665	-	-	-
<i>Clusia</i> sp. 4	0.5298	-	-	-
CYCLANTHACEAE				
<i>Ludovia lancifolia</i> Brongn.	0.502	-	-	-
DRYOPTERIDACEAE				
<i>Elaphoglossum discolor</i> (Kuhn) C. Christ.	-	-	-	-
<i>Elaphoglossum glabellum</i> J. Sm.	-	-	0.61	-
<i>Elaphoglossum</i> cf. <i>luridum</i> (Fée) H. Christ	0.5033	0.5048	-	-
<i>Elaphoglossum</i> cf. <i>obovatum</i> Mickel	-	0.503	-	-
<i>Elaphoglossum styriacum</i> Mickel	0.5365	0.5534	-	-
<i>Elaphoglossum tantalinum</i> Mickel	0.5063	-0.3117	0.5378	-
ERICACEAE				
<i>Satyria panurensis</i> (Benth. ex Mersn.) Benth. & Hooker ex Nied	-	-	-0.1792	-

## Anexo 3

Familia / especie	$I_p$			
	R	TF	Tr	V
GESNERIACEAE				
<i>Codonanthe crassifolia</i> (H. Focke) C.V. Morton	-0.056	-0.4113	-0.7018	-
<i>Paradrymonia ciliosa</i> (Mart.) Wiehler	-0.2426	-	-	-
GRAMMITIDACEAE				
<i>Cochlidium linearifolium</i> (Desv.) Maxon	-0.1866	-	-	-
HYMENOPHYLLACEAE				
<i>Trichomanes bicornis</i> Hook.	-	-	1	-
<i>Trichomanes cristatum</i> Kauf	-	-	0.9074	-
LORANTHACEAE				
<i>Phthirusa stelis</i> (L.) Kuijt	-	-	-	-0.0496
ORCHIDACEAE				
<i>Adipe longicornis</i> (Lindl.) M. Wolff	-	-	0.527	-
<i>Batemanianthus colleyi</i> Lindl.	0.5013	-	-	-
<i>Encyclia aspera</i> Lindl.	-	-	0.607	0.6083
<i>Epidendrum nocturnum</i> Jacq.	-	-	-	0.9219
<i>Maxillaria amazonica</i> Schltr.	-	0.5489	-	-
<i>Maxillaria crassifolia</i> (Lindl.) Rchb. f.	-0.1866	0.5098	-	-
<i>Maxillaria tarumaensis</i> Hoehne	-	-	-	0.8487
<i>Maxillaria tenuis</i> Schweinf.	0.5004	-	-	-
<i>Octomeria amazonica</i> Pabst.	-	-	-0.2538	-
<i>Octomeria erosilabia</i> Schweinf.	0.5319	-0.473	-	-
<i>Octomeria surinamensis</i> Focke	-0.6309	0.5263	0.5451	-
<i>Scaphyglottis amethystina</i> (Rchb. f.) Schltr.	0.5468	0.5276	0.513	0.9521
<i>Trichosalpinx orbicularis</i> (Ldl.) Luer	-	-	0.6725	-
POLYPODIACEAE				
<i>Microgramma baldwinii</i> Brade	0.502	0.525	-0.1791	-
<i>Microgramma megalophylla</i> (Desv.) de la Sota	-0.1089	-	-	-