



DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE LOS HELECHOS Y LICÓFITOS DE UN BOSQUE SUBANDINO DEL NORTE DE LOS ANDES

DIVERSITY AND DISTRIBUTION OF FERNS AND LYCOPHYTES FROM A SUB-ANDEAN FOREST IN THE NORTHERN ANDES

José Murillo-A.^{1*} & Luz A. Triana-Moreno²

1. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
2. Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de Caldas, Manizales, Colombia

*jcmurilloa@unal.edu.co

Citar este artículo

MURILLO-A., J. & L. A. TRIANA-MORENO. 2024. Diversidad y distribución de los helechos y licófitos de un bosque subandino del norte de los Andes. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 59: 321-334.

DOI: <https://doi.org/110.31055/1851.2372.v59.n3.44728>

Recibido: 11 Abr 2024
Aceptado: 22 Jul 2024
Publicado en línea: 30 Sep 2024
Publicado impreso: 30 Sep 2024
Editora: Agustina Yañez

ISSN versión impresa 0373-580X
ISSN versión on-line 1851-2372

SUMMARY

Background and aims: Ferns and lycophytes are highly diverse in Neotropical forests, and their distribution is influenced by various biotic and abiotic factors, including disturbance. This study analyzes the effect of some of these factors on the diversity of these plants in a sub-Andean forest.

M&M: Four transects of 400 m² (80×5 m) were established, two in highly disturbed sites, grassland, and stream edge, and two in the forest. Each transect was divided into 16 plots where all terrestrial and epiphytic individuals were recorded. Clustering analyses were performed to recognize the presence of floristic groups, and a canonical correlation analysis was performed to identify how soil chemistry and vegetation structure affect the composition and diversity of these plants.

Results: A total of 4935 individuals were found, representing 42 species. *Amauropelta rudis* (Kunze) Pic. Serm. (2485 individuals) and *Asplenium flabellulatum* Kunze (1190 individuals) were the dominant terrestrial species. The clustering and ordination analyses revealed that the plots of open sites are more related to each other than to those of the forest. Species of open sites are more correlated with a lower layer of litter, a lower height and coverage of trees or saplings, a higher concentration of aluminum and a lower concentration of sodium.

Conclusions: Ferns and lycophytes are influenced by the environmental, structural and disturbance conditions of the site where they grow.

KEY WORDS

Disturbance, diversity, edaphic factors, multivariate analysis, pteridophytes, richness, structural factors.

RESUMEN

Introducción y objetivos: Los helechos y licófitos son muy diversos en los bosques neotropicales y su distribución está influenciada por diversos factores bióticos y abióticos, incluida la perturbación. En este estudio se analiza el efecto de algunos de estos factores sobre la diversidad de estas plantas en un bosque subandino.

M&M: Se establecieron cuatro transectos de 400 m² (80×5 m), dos en sitios altamente perturbados, pradera y borde de quebrada, y dos en el bosque. Cada transecto se dividió en 16 parcelas donde se registraron todos los individuos terrestres y epífitos. Se realizaron análisis de agrupamiento para reconocer la presencia de grupos florísticos, y un análisis de correlación canónica para identificar cómo la química del suelo y la estructura de la vegetación afectan la composición y diversidad de estas plantas.

Resultados: Se encontraron 4935 individuos que representan 42 especies. *Amauropelta rudis* (Kunze) Pic. Serm. (2485 individuos) y *Asplenium flabellulatum* Kunze (1190 individuos) fueron las especies terrestres dominantes. Los análisis de agrupamiento y ordenación revelaron que las parcelas de sitios abiertos están más relacionadas entre sí que con las del bosque. Las especies de zonas abiertas están más correlacionadas con una menor capa de hojarasca, una menor altura y cobertura de árboles grandes y pequeños, una mayor concentración de aluminio y una menor concentración de sodio.

Conclusiones: Los helechos y licófitos están influenciados por las condiciones ambientales, estructurales y de perturbación del sitio donde crecen.

PALABRAS CLAVE

Análisis multivariado, disturbio, diversidad, factores edáficos, factores estructurales, pteridófitos, riqueza.

INTRODUCCIÓN

En el Neotrópico los helechos y licófitos contribuyen significativamente a la diversidad de la flora vascular, particularmente en las zonas montañosas, donde tienen una alta representación taxonómica (Moran, 1995; Kessler *et al.*, 2011; Acebey *et al.*, 2017). Entre los países de la región, Colombia es reconocido por tener una flora pteridológica altamente diversa. Posee un registro superior a 1600 especies, con la diversidad más alta concentrada en la región Andina (Murillo-A. & Murillo, 2017). La gran heterogeneidad ambiental asociada a las irregularidades del relieve en montañas tropicales se ha sugerido como un factor que determina la alta diversidad de helechos y licófitos. Dichas irregularidades del relieve determinan la existencia de diferentes microclimas y tipos de hábitats, que promueven las migraciones, adaptaciones y especiación (Moran, 1995). Asimismo, se ha reconocido que las perturbaciones influyen tanto en la distribución como en la composición taxonómica de estas plantas (Marini *et al.*, 2011; Carvajal-Hernández *et al.*, 2014, 2017; Carvajal-Hernández & Krömer, 2015; Acebey *et al.*, 2017; Moulatlet *et al.*, 2023)

Resulta interesante estudiar los patrones ecológicos de los helechos y licófitos en hábitats heterogéneos, porque permiten explicar cómo su composición taxonómica y su distribución espacial están influenciadas por factores ambientales específicos. Este tipo de estudios se ha realizado en diversas regiones del Neotrópico y buscan interpretar la diversidad a lo largo de gradientes topográficos (Tuomisto & Poulsen, 2000) y altitudinales (Kessler *et al.*, 2011; Salazar *et al.*, 2015; Carvajal-Hernández *et al.*, 2017; Merino *et al.*, 2023). También se han estudiado las preferencias edáficas (Young & León, 1989; van der Werff, 1992; Ruokolainen *et al.*, 1994; Tuomisto & Poulsen, 1996).

En la Amazonia se ha investigado intensamente cómo la distribución y la composición de los helechos son condicionadas por el tipo de suelo (Young & León, 1989; van der Werff, 1992; Ruokolainen *et al.*, 1994; Tuomisto & Poulsen, 2000; Zuquim *et al.*, 2009, 2012, 2014). Se evidencia que la riqueza aumenta con la especialización edáfica y que el número de especies presentes en un solo tipo de suelo es mayor que el de las especies generalistas. La especialización edáfica en algunos helechos podría

ser utilizada como un indicador de la fertilidad del suelo, ya que existen evidencias de que suelos ricos en nutrientes determinan mayor riqueza específica (Moulatlet *et al.*, 2019). También se ha sugerido que la distribución de los helechos y licófitos se ve afectada por el drenaje (Tuomisto & Poulsen, 2000), y que los helechos podrían ser indicadores de la presencia de otros grupos vegetales (Ruokolainen *et al.*, 1994; Duque *et al.*, 2005).

Estudios similares se han realizado en regiones montañosas de Mesoamérica (Carvajal-Hernández *et al.*, 2014; Carvajal-Hernández & Krömer, 2015; Acebey *et al.*, 2017). En los mismos se demuestra y se resalta la relación entre el grado de perturbación antropogénica y la riqueza.

A lo largo de los Andes se ha evaluado la distribución con respecto a la altitud y a la latitud (Salazar *et al.*, 2015; Riaño & Moulatlet, 2022). Sin embargo, llama la atención la carencia de datos sobre la región más septentrional de los Andes (Salazar *et al.*, 2015), en donde solo se ha explorado preliminarmente el patrón de distribución altitudinal en una región del flanco oriental de la cordillera Oriental de Colombia (Murillo *et al.*, 2002). Esta escasez de conocimiento representa una oportunidad para estudiar cómo algunos factores edáficos y estructurales de la vegetación determinan la distribución y composición de helechos y licófitos en un bosque subandino de Colombia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se encuentra localizada en la vertiente occidental de la cordillera Oriental, en la vereda Las Marías, municipio de Albán. Se encuentra al occidente del departamento de Cundinamarca, Colombia, aproximadamente en las coordenadas 4° 52' N, 74° 26' W. Tiene una extensión de 70 ha y abarca un rango altitudinal que va de 1900 a 2100 m.s.n.m. La zona cuenta con un relicto de bosque de cerca de 22 ha (Obando, 2003). Esta unidad de vegetación se clasifica como Selva Subandina (Cuatrecasas, 1998; Pinto, 1993), Bosque Húmedo Montano Bajo de acuerdo con el sistema de Holdridge (Espinal & Montenegro, 1963) u Orobioma Medio de los Andes (Galeano, 2016).

El área de estudio cuenta con una temperatura media de 15,4 °C, y está influenciada en gran parte por los

altos niveles de vapor de agua traídos por los vientos provenientes del valle del Magdalena (Caicedo, 1997). Esto provoca una humedad relativa promedio anual del 90% y una evaporación total anual de 668,9 mm. La precipitación media anual es de 1269,5 mm y presenta un régimen climático bimodal. Los valores de precipitación y humedad más altos se presentan entre febrero y abril y de octubre a diciembre; la época más seca corresponde a los meses de julio y agosto (Triana-Moreno & Murillo-A., 2005).

Muestreo

Se realizaron cuatro transectos de 400 m² (80×5 m), dos en sitios abiertos y altamente perturbados como consecuencia de la tala del bosque. El primero, aquí considerado la pradera (PRAD), se ha usado para la ganadería; el segundo, correspondiente a un borde de quebrada (QUEB), no posee uso aparente. En estos sitios hay elementos arbóreos escasos y árboles pequeños o arbustos menores de 3 m de altura. Otros dos transectos se establecieron en el bosque (BOS1, BOS2), donde se observó un menor grado de perturbación y donde el dosel alcanza hasta 20 m de altura. La mayor separación entre transectos (600 m) se presentó entre las parcelas del bosque. Cada transecto se dividió en 16 subparcelas de 25 m² (5×5 m) en donde se registraron todos los individuos terrestres y epífitos. Para ello se siguió la metodología propuesta por Øllgaard & Ståhl (2000) para helechos y licófitos. Para los individuos terrestres se registró la altura, cobertura, ubicación espacial y porcentaje de herbivoría; para los individuos epífitos se midió la altura sobre el suelo. Para caracterizar las parcelas se contó el número de árboles, y se midió la altura y cobertura del dosel. La altura de la capa de hojarasca se midió cada 2,5 m a lo largo de cada parcela, y adicionalmente se estimó su cobertura. Se tomaron muestras de suelo superficial de cada una de las esquinas del transecto y del centro, las muestras se homogeneizaron y se secaron a temperatura ambiente. Los análisis químicos y físicos se realizaron en el Laboratorio de Aguas y Suelos de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá, de acuerdo con los métodos estandarizados en el laboratorio para cada parámetro químico y físico.

Análisis de datos

La similitud florística entre parcelas fue evaluada con un diagrama de agrupamiento UPGMA, y para

reconocer las relaciones entre parcelas se realizó un análisis de coordenadas principales (COP). En ambos casos se usó la matriz de abundancias y se aplicó el índice de Bray-Curtis.

Para identificar cómo es la estructura de la comunidad en términos de abundancias se elaboraron gráficas semilog (Krebs, 1999), las cuales permitieron determinar el modelo de distribución de las especies que corresponde al lognormal. Con base en este modelo se comparó la diversidad observada con la esperada para cada una de las parcelas. Para determinar el modelo de distribución de las especies se graficaron las más abundantes y el patrón de dispersión se corroboró con el índice estandarizado de Morisita, el cual es uno de los mejores índices por ser independiente de la densidad de la población y del tamaño de la muestra. Se aplicó el método de los cuadrantes contiguos para explicar la variación en la distribución a lo largo del transecto. Este método se basa en analizar el comportamiento y forma de la curva resultante al graficar la varianza, y de las abundancias y el tamaño de bloques de parcelas (Ludwig & Reynolds, 1988; Krebs, 1999).

Para identificar la relación de la composición en cada parcela con las variables ambientales y estructurales, se realizó un Análisis de Correlación Canónica (ACC). Para tal efecto se construyó una matriz con las abundancias de las especies terrestres para cada parcela. Para evitar subestimar el efecto de las especies raras, la matriz se transformó con $\log(x+1)$. La matriz de variables se construyó con los datos de los análisis químicos del suelo (14, Tabla 1) y con los datos estructurales de cada parcela (4, Material suplementario Tabla S1). Esta se estandarizó a media 0 y desviación estándar 1. Todos los análisis se realizaron con el software PAST v4.09 (Hammer *et al.*, 2001).

RESULTADOS

Riqueza de especies y composición

La riqueza específica de helechos y licófitos en los cuatro transectos fue 42 (Tabla 2, y S1). Éstas se distribuyen en 12 familias y 27 géneros. Las familias con mayor riqueza específica son Polypodiaceae (6 géneros, 10 especies) y Pteridaceae (4 géneros, 6 especies), que representan el 33% de la diversidad (Fig. 1). En los transectos del bosque se registró la mayor diversidad, siendo Polypodiaceae la familia

Tabla 1. Composición química del suelo para cada transecto evaluado. Abreviaturas= BOS1: bosque 1; BOS2: bosque 2; QUEB: borde de quebrada; PRAD: pradera.

	BOS1	BOS2	QUEB	PRAD
Al (meq/100 g)	2,9	0,1	1,4	4,7
pH	3,9	5,7	4,92	3,91
CIC (meq/100 g)	38,7	19,2	20,5	38,5
Na (meq/100 g)	0,36	0,31	0,19	0,27
C %	8,89	2,73	4,78	9,91
N %	0,76	0,23	0,41	0,85
C:N	11,69	11,86	11,65	11,65
P (ppm)	92,4	81,1	8,1	25,8
Ca (meq/100 g)	4,51	8,04	7,89	0,52
Mg (meq/100 g)	0,68	2,5	2,19	0,33
K (meq/100 g)	0,51	0,23	0,38	0,34
Mn (ppm)	22,3	9,81	17,51	8,71
Fe (ppm)	1360	4,38	1097	728
Zn (ppm)	26	6,8	18,8	7,3
Cu (ppm)	1,8	2,1	1,9	1,8

más diversa. En BOS1 se encontraron 7 familias, 14 géneros y 18 especies, mientras que en BOS2 se registraron 8 familias, 16 géneros y 21 especies. En los sitios abiertos y altamente perturbados la diversidad disminuyó a 9 familias, 16 géneros y 19 especies. La familia más rica en PRAD fue Polypodiaceae con 3 géneros e igual número de especies. En QUEB Polypodiaceae y Pteridaceae fueron las más diversas, con 3 géneros y 3 especies en cada una.

Densidad

El número total de individuos en los cuatro transectos fue de 4935 (Tablas 3, S2). El transecto con más individuos fue QUEB (2336) seguido por las parcelas del bosque (BOS1, 742; BOS2, 1169), y la que tuvo menor número de individuos fue PRAD (688).

Los ambientes muestreados presentaron baja dominancia específica (Tabla 2). Dentro de las especies terrestres, *Amauropelta rudis* con 2485 individuos y *Asplenium flabellulatum* con 1190

individuos fueron las especies más abundantes en sitios abiertos y en el bosque, respectivamente. La diversidad de epífitas es alta: se encontraron 20 especies, siendo la más abundante *Asplenium theciferum*.

Similitud florística

El análisis de agrupamiento de UPGMA (Fig. 2) y el de COP (Fig. 3) mostraron que, de acuerdo con la composición florística, las parcelas forman dos grupos, que representan el grado de alteración ambiental. En el primero están las parcelas con un dosel arbóreo (BOS1 y BOS2) y en el segundo están las de sitios abiertos (QUEB y PRAD). El alto coeficiente de correlación cofenética (0,9603) en el análisis con UPGMA indica una baja distorsión, es decir una buena correspondencia entre la matriz original y el agrupamiento. En COP las parcelas de sitios abiertos están asociadas al eje 1 (Eigenvalue= 10,099, 42,02%), mientras, que las del bosque aparecen a la derecha del gráfico, con una disposición conglomerada y asociadas al segundo eje (Eigenvalue= 3,485, 14,5%).

Diversidad

Las relaciones entre las abundancias y el número de especies terrestres para cada una de las parcelas siguen un modelo de distribución lognormal (Fig. 4). Es decir que en pocas especies se concentra la mayor cantidad de individuos. De acuerdo con este modelo, el número esperado de especies es similar al observado para las parcelas del bosque y para PRAD (Tabla 4). No obstante, para QUEB la diversidad esperada es mucho mayor a la encontrada.

Distribución espacial

El mapeo de la distribución espacial de los individuos pertenecientes a las especies más abundantes permitió reconocer que *Amauropelta rudis*, en los sitios abiertos, y *Asplenium flabellulatum*, en el bosque, presentan una distribución agrupada (Fig. 5). Esto puede ser corroborado con los valores del índice estandarizado de Morisita I_p ($p= 0,05$) (Tabla S3).

El método de cuadrantes contiguos permitió corroborar el modelo agregado de las especies y a su vez explicar la variación en la distribución a lo largo del transecto (Fig. 6). *Asplenium flabellulatum* se presenta en grupos cada 5 a 20 m (Fig. 6A) en BOS1 y de 5 a 35 m en BOS2

Tabla 2. Composición y abundancia de especies por transecto y parcela. Abreviaturas= BOS1: bosque 1; BOS2: bosque 2; QUEB: borde de quebrada; PRAD: pradera; T: terrestre; E: epífita; R: rupícola).

Familia	Especie	Hábito	BOS1	BOS2	QUEB	PRAD
Aspleniaceae	<i>Asplenium pteropus</i>	T	63	0	0	0
Aspleniaceae	<i>Asplenium flabellulatum</i>	T, E	487	703	0	0
Aspleniaceae	<i>Asplenium praemorsum</i>	E	0	10	1	17
Aspleniaceae	<i>Asplenium theciferum</i>	E	26	232	0	67
Blechnaceae	<i>Austroblechnum lherminieri</i>	T	15	0	0	0
Blechnaceae	<i>Blechnum occidentale</i>	T, R	21	41	160	38
Cyatheaceae	<i>Alsophila erinacea</i>	T	42	7	0	0
Cyatheaceae	<i>Cyathea multiflora</i>	T	7	0	0	0
Dennstaedtiaceae	<i>Dennstaedtia arborescens</i>	T	0	11	0	0
Dennstaedtiaceae	<i>Dennstaedtia cicutaria</i>	T	0	15	0	0
Dennstaedtiaceae	<i>Mucura globulifera</i>	T	0	6	0	0
Dryopteridaceae	<i>Elaphoglossum aff. glabellum</i>	E	0	0	1	0
Dryopteridaceae	<i>Elaphoglossum hirtum</i>	E	0	2	0	0
Dryopteridaceae	<i>Elaphoglossum aff. muscosum</i>	E	5	0	0	0
Dryopteridaceae	<i>Elaphoglossum sp.1</i>	E	1	0	0	0
Dryopteridaceae	<i>Elaphoglossum sp.2</i>	E	1	0	4	0
Dryopteridaceae	<i>Megalastrum andicola</i>	T	0	5	0	0
Dryopteridaceae	<i>Polystichum platyphyllum</i>	T	0	11	0	0
Equisetaceae	<i>Equisetum bogotense</i>	T	0	0	26	3
Hymenophyllaceae	<i>Hymenophyllum aff. myriocarpum</i>	E	0	1	0	0
Hymenophyllaceae	<i>Trichomanes reptans</i>	E	0	2	0	0
Lycopodiaceae	<i>Phlegmariurus hartwegianus</i>	E	0	0	0	2
Polypodiaceae	<i>Campyloneurum angustifolium</i>	E	0	0	0	12
Polypodiaceae	<i>Melpomene flabelliformis</i>	E	0	2	0	0
Polypodiaceae	<i>Melpomene xiphopteroides</i>	E	1	0	0	0
Polypodiaceae	<i>Microgramma percussa</i>	E	7	88	1	0
Polypodiaceae	<i>Pecluma divaricata</i>	E	5	5	0	0
Polypodiaceae	<i>Pleopeltis buchtienii</i>	E	0	0	1	0
Polypodiaceae	<i>Pleopeltis macrocarpa</i>	E	16	18	0	6
Polypodiaceae	<i>Serpocaulon adnatum</i>	T	0	6	0	0
Polypodiaceae	<i>Serpocaulon fraxinifolium</i>	E	5	0	1	0
Polypodiaceae	<i>Serpocaulon lasiopus</i>	E	0	0	0	1
Pteridaceae	<i>Adiantum concinnum</i>	T	0	0	2	0
Pteridaceae	<i>Pityrogramma ebenea</i>	T	0	0	76	0
Pteridaceae	<i>Pteris deflexa</i>	T	0	1	0	0
Pteridaceae	<i>Pteris muricata</i>	T	38	1	0	0
Pteridaceae	<i>Pteris podophylla</i>	T	0	2	6	0
Pteridaceae	<i>Vittaria graminifolia</i>	E	1	0	0	0
Selaginellaceae	<i>Selaginella sp.</i>	T	0	0	89	0
Thelypteridaceae	<i>Amauropelta linkiana</i>	T	1	0	0	0
Thelypteridaceae	<i>Amauropelta rudis</i>	T	0	0	1949	536
Thelypteridaceae	<i>Macrothelypteris torresiana</i>	T	0	0	19	6

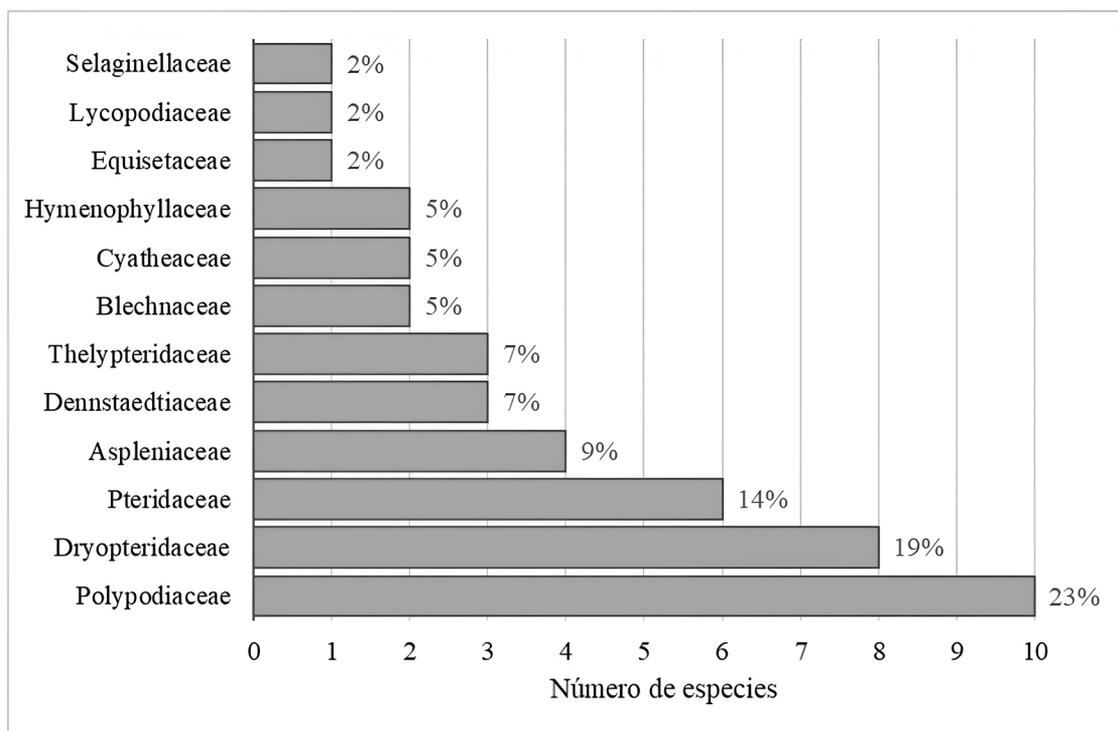


Fig. 1. Composición total de especies en bosque y sitios abiertos.

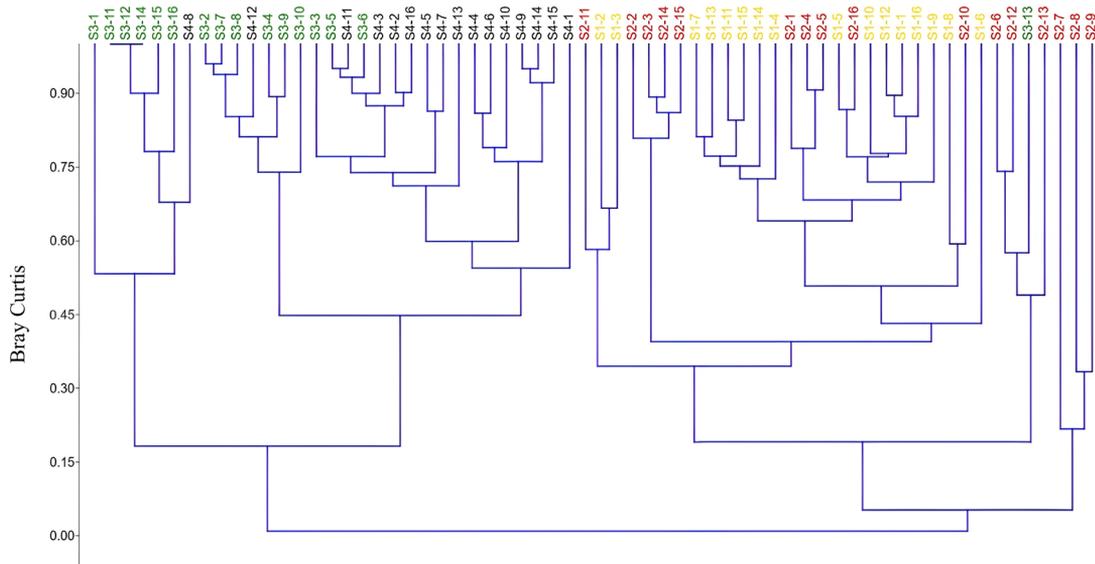


Fig. 2. Dendrograma obtenido por un análisis de agrupamiento UPGMA. Se muestran dos grupos, en uno aparecen las parcelas del bosque (BOS1, S1 1-16, amarillos, BOS2, S2 2-16, rojos) y en el otro las parcelas de sitios abiertos (QUEB, S3 1-16, verdes; PRAD, S4 1-16, negros). Abreviaturas= BOS1: bosque 1; BOS2: bosque 2; QUEB: borde de quebrada; PRAD: pradera.

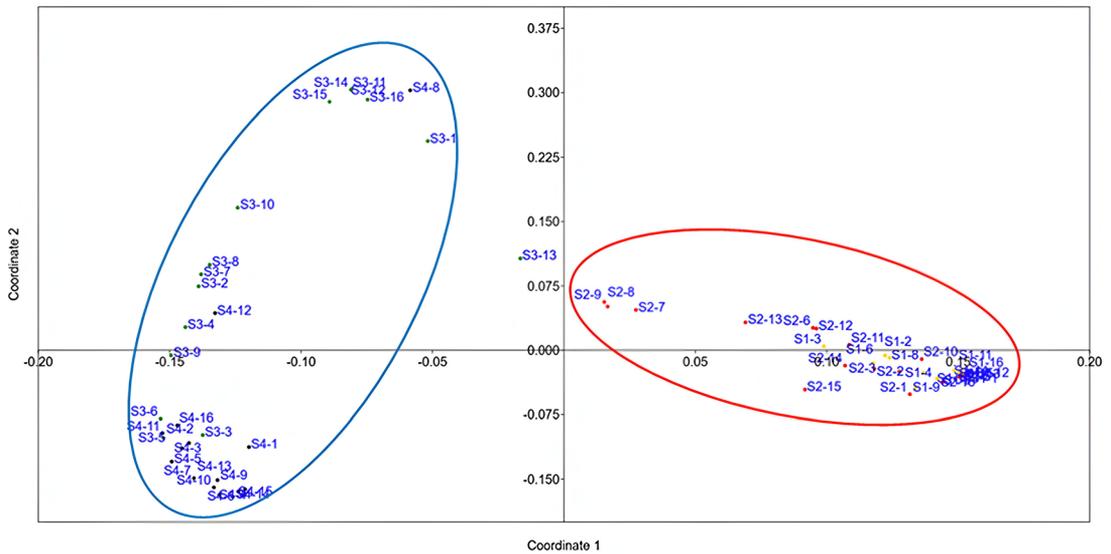


Fig. 3. Análisis de coordenadas principales. Se muestran dos agrupamientos, a la izquierda las parcelas de sitios abiertos (QUEB, PRAD, elipse azul) y a la derecha las parcelas del bosque (BOS1 y BOS2, elipse roja). Abreviaturas= BOS1: bosque 1; BOS2: bosque 2; QUEB: borde de quebrada; PRAD: pradera.

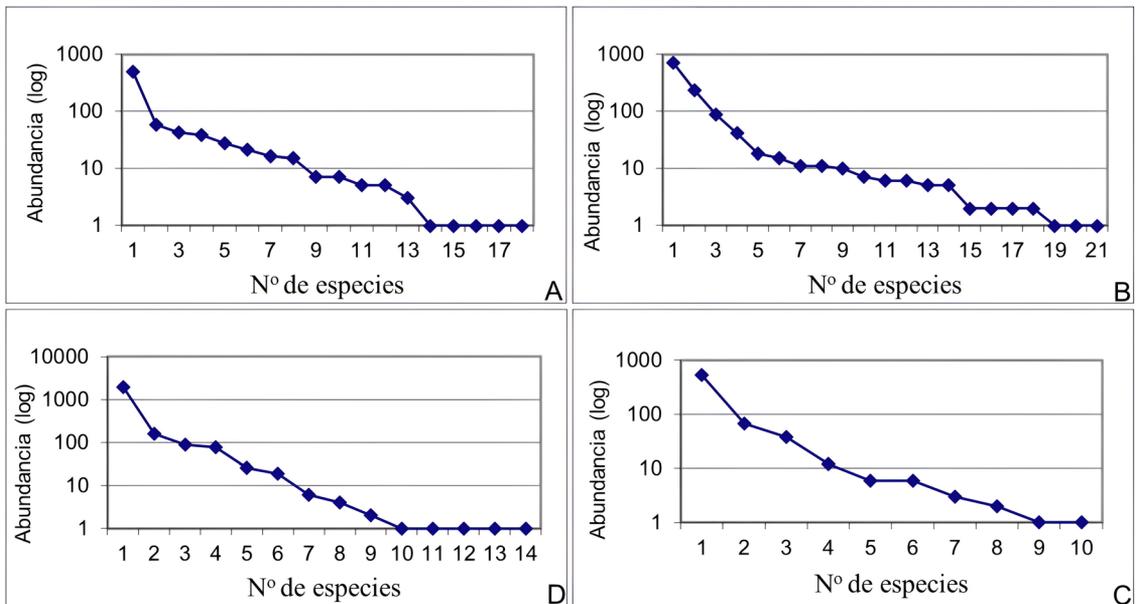


Fig. 4. Diversidad de especies de acuerdo con el modelo Lognormal. A: BOS1. B: BOS2. C: QUEB. D: PRAD. Abreviaturas= BOS1: bosque 1; BOS2: bosque 2; QUEB: borde de quebrada; PRAD: pradera.

Tabla 3. Número de individuos y de especies por transecto. Abreviaturas= BOS1: bosque 1; BOS2: bosque 2; QUEB: borde de quebrada; PRAD: pradera.

Parcela	Total de especies	Epífitas	Terrestres	Número de individuos
BOS1	18	11	8	742
BOS2	21	9	12	1169
QUEB	14	6	8	2336
PRAD	10	6	4	688

Tabla 4. Número esperado de especies siguiendo el modelo Lognormal. Abreviaturas= BOS1: bosque 1; BOS2: bosque 2; QUEB: borde de quebrada; PRAD: pradera.

Parcela	Especies observadas	Especies esperadas
BOS1	18	21,97
BOS2	21	25,57
QUEB	14	52,88
PRAD	10	14,67

(Fig. 6B). Una distribución similar se presenta en *A. rudis* (5 a 20 m) para QUEB (Fig. 6C). Sin embargo, en PRAD la parcela no fue lo suficientemente grande como para determinar la distancia entre los grupos (Fig. 6D).

Ordenación

El valor propio en el ACC para el primer eje es de 0,82 (56,11%), para el segundo es 0,311 (21,33%) y para el tercero 0,116 (7,99%) (Fig. 7). La varianza explicada en estos tres ejes es de 85,43%. Estos tres primeros ejes son significativos en cuanto a su correlación con las variables estudiadas, según la prueba de permutación sin restricciones de Monte Carlo ($P < 0,001$).

De los parámetros químicos solo el pH y la concentración de aluminio (Al) y sodio (Na) no presentaron multicolinealidad o varianza insignificante, por lo cual solo estos se incluyeron en el análisis. Las parcelas del bosque se separan a la derecha y se asocian al eje 2. A la izquierda las parcelas de sitios abiertos, PRAD y QUEB, se asocian al eje 1. Las variables con mayor correlación en el eje 1 son altura máxima de árboles o árboles pequeños (0,829), concentración de Na (-0,82), y porcentaje de cobertura del dosel (0,761). En el eje 2 las de mayor correlación son pH (0,613), profundidad de la capa de hojarasca (-0,599), y concentración de Al (0,597).

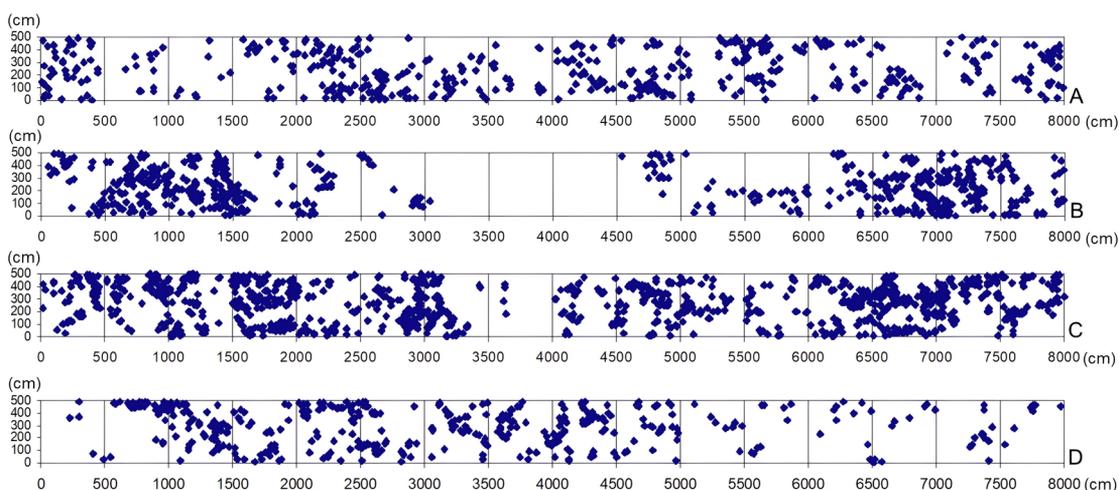


Fig. 5. Distribución espacial de las especies terrestres más importantes en Albán. *Asplenium flabellulatum*: A: BOS1 y B: BOS2. *Amauropelta rudis*: C: QUEB. D: PRAD. Abreviaturas= BOS1: bosque 1; BOS2: bosque 2; QUEB: borde de quebrada; PRAD: pradera.

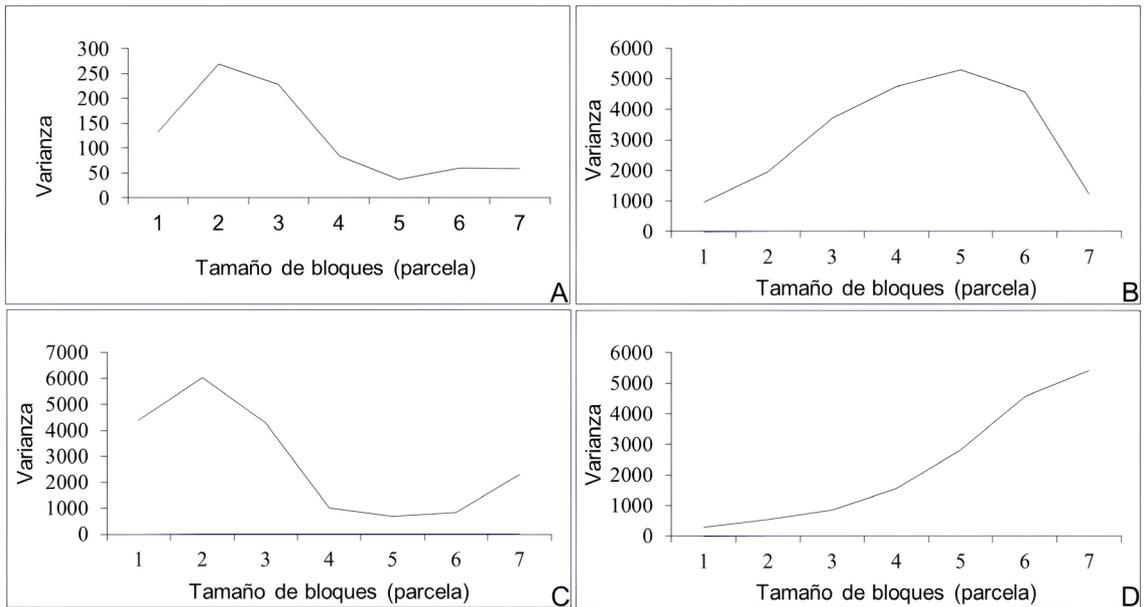


Fig. 6. Distribución de individuos según el método de cuadrantes contiguos. *Asplenium flabellulatum*: A: BOS1 y B: BOS2. *Amauropelta rudis*: C: QUEB y D: PRAD. Abreviaturas = BOS1: bosque 1; BOS2: bosque 2; QUEB: borde de quebrada; PRAD: pradera.

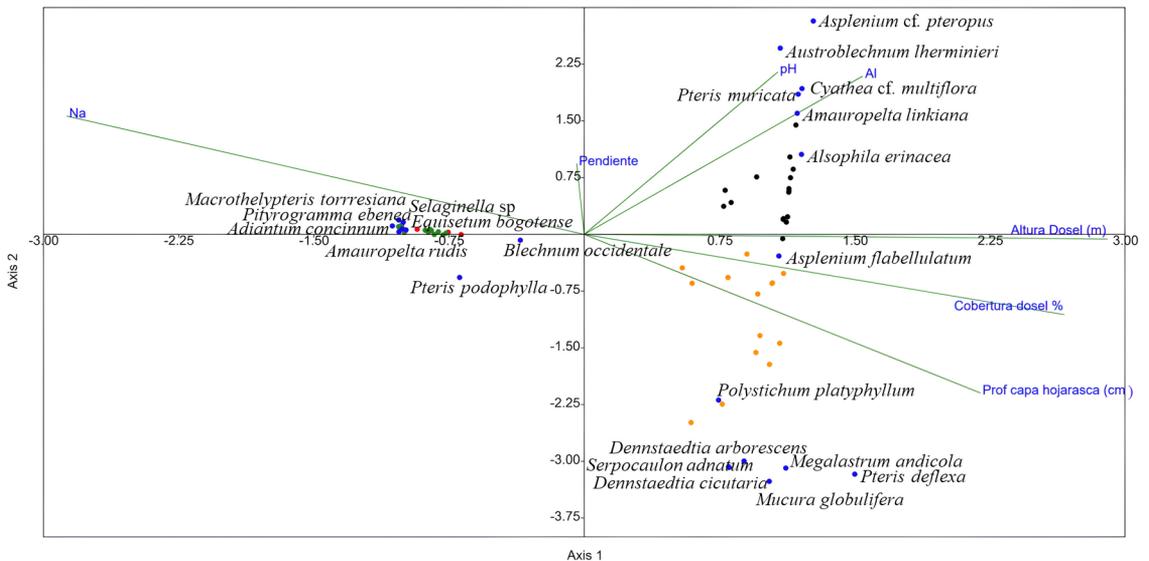


Fig. 7. Análisis de Correlación Canónica para sitios abiertos (PRAD, puntos rojos; QUEB, puntos verdes) y los sitios con bosque (BOS1, puntos negros y BOS2, naranja). Abreviaturas= BOS1: bosque 1; BOS2: bosque 2; QUEB: borde de quebrada; PRAD: pradera.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En este estudio registramos 42 especies de helechos y licófitos en un área de 0,16 ha. Según el modelo de distribución lognormal (Fig. 4), el número esperado de especies es relativamente similar al observado para las parcelas del bosque y para PRAD (Tabla 2). Sin embargo, para QUEB la diversidad esperada es más de tres veces la encontrada. Esto plantea la necesidad de ampliar el transecto para cubrir la variabilidad del terreno en cuanto a pendiente, drenaje y suelo. Estos factores determinan un mayor número de sitios para el crecimiento de helechos y licófitos. Un aumento de tamaño de la parcela para este último sitio posiblemente incrementaría el número de taxones, permitiendo considerar al municipio de Albán una zona muy diversa en comparación con otras regiones como la Amazonia. En esta última se han registrado 50 y 61 especies en 1 y 2 ha respectivamente (Young & León, 1989; Poulsen & Nielsen, 1995). No obstante, la diversidad hallada en este trabajo es baja en comparación a las 21 especies por ha registradas en un bosque de Costa Rica (Whitmore *et al.*, 1985).

La evaluación de la distribución espacial de las especies más frecuentes en los transectos de bosque (*Asplenium flabellulatum*) y en sitios abiertos (*Amauropelta rudis*), permitió establecer que estas especies se distribuyen en forma agrupada. Similares resultados fueron encontrados para especies amazónicas por Richard *et al.* (2000), quienes relacionaron esta distribución con la fertilidad, la humedad, y el pH del suelo. Debido a que no tenemos datos de estos valores para cada parcela del transecto no se puede concluir si estos mismos factores están afectando la distribución espacial de las especies en el bosque subandino. Sin embargo, se pudo evidenciar que hay variaciones en la cobertura de rocas, capa de hojarasca, drenaje, altura y cobertura del dosel y pendiente. Algunas de estas variables fueron fuertemente correlacionadas con la diversidad de especies en los ambientes abiertos y del bosque (Fig. 7). Tampoco se puede ignorar la competencia o asociación entre especies (Richard *et al.*, 2000) como factores influyentes en la distribución espacial.

Adicionalmente, la forma de reproducción podría estar influyendo en la distribución de estas plantas. Muchas de las esporas podrían caer en cercanías de la planta madre y por tanto desarrollar

nuevos individuos que finalmente crecen agregados (Richard *et al.*, 2000), lo que podría estar ocurriendo con *Amauropelta rudis*. En el caso de *Asplenium flabellulatum*, la presencia de una yema prolífica en el ápice flageliforme de la lámina determina que nuevas plantas crezcan cerca de la planta madre. Estas características permiten concluir que hay otros elementos que podrían estar influenciando la distribución espacial de las especies.

En los helechos y licófitos en Albán se reconocen dos grupos. Uno de ellos está constituido por las especies de sitios abiertos (PRAD, QUEB) como *Amauropelta rudis*, *Equisetum bogotense*, *Macrothelypteris torresiana* y *Pityrogramma ebenea*, entre otras, y en un segundo grupo se encuentran las que crecen hacia el interior del bosque, como *Asplenium flabellulatum*, *Alsophila erinacea* y *Trichomanes reptans*. La distribución de las especies en una comunidad puede ser explicada por eventos estocásticos, en lo que se conoce como un ensamblaje de dispersión, o por el efecto de los factores ambientales sobre las especies, denominado ensamblaje de nicho (Hubbell, 2001; Jones *et al.*, 2006; Nóbrega *et al.*, 2011). En el ensamblaje de dispersión una comunidad local dependerá más de la tasa de inmigración desde las comunidades que la rodean, y por tanto la similitud disminuye con la distancia (Jones *et al.*, 2006). El bajo índice de similitud encontrado entre los dos grupos de especies de este estudio (Fig. 2) y la cercanía entre los transectos no permiten concluir que en el bosque de Albán se presente un ensamblaje de este tipo. Por el contrario, los resultados del análisis de ACC permiten sugerir que las diferencias entre los dos grupos están dadas por otros factores, entre los que se podrían incluir ambientales y de la estructura de la vegetación. Por tanto, la comunidad estaría afectada por factores determinísticos, es decir, presentan un ensamblaje de nicho (Hubbell, 2001). Recientemente, Loke & Chisholm (2023) propusieron que las especies de una comunidad local pueden estar influenciadas tanto por factores determinísticos como estocásticos. Para identificar si esto ocurre en Albán, son necesarios estudios adicionales. No obstante, en la evaluación de la distancia, Jones *et al.* (2006) no encontraron un buen soporte para reconocer ensamblaje de dispersión en comunidades de helechos amazónicos.

En este estudio se determinó que la diversidad de especies en zonas abiertas es menor que en bosques y que la composición también es diferente. Por tanto,

el grado de perturbación ambiental es un factor que determina la diversidad y composición (Köster *et al.*, 2009; Bulafu *et al.*, 2022), y que las especies podrían ser exclusivas de cada ambiente, salvo por las que son generalistas, como *Blechnum occidentale*. Esto sugiere que puede haber un desplazamiento de las especies poco tolerantes y las cuales pueden ser reemplazadas por especies más tolerantes a los efectos negativos en los sitios alterados (Sharpe & Mehltreter, 2010). Por lo tanto, el efecto antropogénico también está afectando la distribución de estos grupos vegetales, y se hace necesario incluir en las políticas de manejo y conservación a los helechos y licófitos. Hasta ahora, estos han pasado desapercibidos en todos los planes de manejo de los bosques andinos y subandinos, donde se concentra la mayor diversidad de estas plantas en el país (Murillo-A. & Murillo, 2017).

La composición y distribución de los helechos y licófitos en la zona subandina también está afectada por las condiciones ambientales y por la heterogeneidad de los sitios en los que crecen. Se han registrado resultados semejantes en varios lugares y tipos de bosques del neotrópico como Brasil (Nóbrega *et al.*, 2011; Carmes *et al.*, 2019), México (Rodríguez *et al.*, 2008), Costa Rica (Jones *et al.*, 2006), Ecuador y Perú (Tuomisto & Poulsen, 1996, 2000).

Para los cuatro sitios muestreados en este estudio, la relación carbono:nitrógeno (C:N) se encuentra entre 11.65 y 11.86 (Tabla 1), indicando una buena fertilidad del suelo (Lwanga *et al.*, 1998; Richardson & Walker, 2010). Este parámetro, junto con el alto contenido de intercambio catiónico (CIC) (19,2-38,7 meq/100 g), sugieren que en Albán la fertilidad del suelo no es el factor que esté afectando la composición y diversidad de helechos y licófitos, contrariamente a lo encontrado en la Amazonia (Tuomisto & Poulsen, 1996) o en Uganda (Lwanga *et al.*, 1998), donde la mayor diversidad de helechos está correlacionada con suelos ricos en nutrientes. A partir de estos resultados, Tuomisto & Poulsen (1996) propusieron que estas plantas podrían ser indicadoras de la fertilidad de los suelos amazónicos. Estudios adicionales sobre la fertilidad del suelo en la zona Andina son necesarios para indagar cómo se afecta la diversidad y composición de estas plantas en este tipo de bosques.

El análisis de algunos elementos químicos mostró que éstos podrían explicar la distribución de estos grupos (Fig. 7). No obstante, debido a que la mayoría de las variables químicas del suelo

estuvieron correlacionadas, no es fácil concluir cuál o cuáles podrían estar afectando la diversidad y composición de las especies. En este sentido, en las parcelas de sitios abiertos hay mayor concentración de Al (1,4-4,7 meq/100 g) y menor concentración de Na (0,19-0,27 meq/100 g), mientras que en las parcelas del bosque hay menor concentración de Al (0,1-2,9 meq/100 g) y mayor concentración de Na (0,31-0,36 meq/100 g). Los nutrientes del suelo mencionados también han ayudado a explicar la diversidad de estos grupos vegetales en la Amazonia (Tuomisto *et al.*, 2014) y México (Sánchez-González *et al.*, 2016).

En cuanto a las variables estructurales, la altura máxima de árboles grandes y pequeños y la cobertura del dosel son los principales factores que afectan el establecimiento de los helechos y licófitos en Albán (Fig. 7). Dependiendo de la altura de los árboles y de la sombra que puedan generar, la cantidad de luz y la humedad varían, y por tanto la composición de especies, en particular de los helechos y licófitos, los cuales necesitan humedad alta (Hietz, 2010). En sitios con árboles de baja altura y poca cobertura hay mayor intensidad solar y por consiguiente mayor temperatura y menor humedad ambiental (Paciência & Prado, 2005). Allí pueden crecer especies tolerantes a estas condiciones como *Amauropelta rudis*, *Macrothelypteris torresiana* y *Pityrogramma ebenea*, las cuales están ampliamente distribuidas en zonas abiertas, y en Albán son muy frecuentes en estos ambientes alterados. Lo anterior contrasta con el caso de *Asplenium flabellulatum*, una especie muy frecuente que se encuentra al interior del bosque, donde hay mayor humedad ambiental. Lo anterior sugiere respuestas diferenciales de los helechos al disturbio, siendo positiva para algunas especies y negativa para otras (Jones *et al.*, 2006).

La capa de hojarasca es otro factor que afecta el establecimiento de los helechos terrestres. En los sitios abiertos una capa delgada de hojarasca (0-3 cm, 0,55 cm en promedio) favorece el establecimiento de los helechos, mientras que, en el bosque, a pesar de haber una capa de hojarasca más gruesa (0,5-14 cm, 5,43 cm en promedio), se puede encontrar abundancia y diversidad alta de helechos terrestres. Esto podría ser favorecido por una mayor cantidad de materia orgánica que estaría abasteciendo nutricionalmente a estas plantas (Richardson & Walker, 2010).

En este estudio se encontró que algunos elementos químicos del suelo como el Al y el Na podrían estar afectando la distribución de los helechos terrestres (Fig. 7). La fertilidad del suelo no es la principal causa de la variación en la composición y distribución de estas plantas en los transectos evaluados. No obstante, se observó una correlación alta entre variables estructurales como la altura y cobertura del dosel y la composición de especies, lo que sugiere en gran medida que el disturbio afecta la diversidad de los helechos y licófitos en el bosque subandino de Albán. Nuestros resultados sobre el número de especies observadas y esperadas son muy similares para los transectos del Bosque y de PRAD, lo que sugiere que se estimó de forma representativa la variación en la composición y distribución para cada transecto, indicando alta robustez en los resultados. Para QUEB el incremento en la longitud del transecto permitirá confirmar los resultados con mayor seguridad en este ambiente.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

JMA diseñó la investigación y realizó el análisis de datos, JMA y LATM llevaron a cabo el trabajo de campo, la determinación de especímenes, la discusión de resultados y la escritura del manuscrito.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por la Dirección de Investigaciones de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá. María Cristina Ardila, Germán Amat, Santiago Schmidt, Andrea León y Carolina Polanía nos acompañaron al campo. Agradecemos a dos evaluadores anónimos y a Agustina Yáñez por los comentarios al manuscrito, los cuales permitieron mejorarlo.

BIBLIOGRAFÍA

- ACEBEY, A. R., J. C. LÓPEZ-ACOSTA, J. D. TEJERO-DÍEZ & T. KRÖMER. 2017. Riqueza y composición de helechos y licófitos en tres áreas de bosque mesófilo en Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 88: 625-635. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.07.009>
- BULAFU, C., P. MUCUNGUZI & P. ZIRIBAGWA. 2022. Species richness and distribution of terrestrial ferns in tropical forest fragments in and around Kampala central, Uganda. *Afr. J. Ecol.* 60: 702-713. <https://doi.org/10.1111/aje.12987>
- CAICEDO, R., I. H. 1997. *Esquema de ordenamiento territorial del municipio de Albán – Cundinamarca 2000/2009*. Secretaría de Planeación, Gobernación de Cundinamarca, Bogotá.
- CARMES, A. A., M. S. DECHOUM & P. FIASCH. 2019. The predominant role of soil in determining species composition of fern communities in subtropical coastal forest ecosystems. *Neotrop. Biol. Conserv.* 14: 559-575. <https://doi.org/10.3897/neotropical.14.e49028>
- CARVAJAL-HERNÁNDEZ, C. I. & T. KRÖMER. 2015. Riqueza y distribución de helechos y licófitos en el gradiente altitudinal del Cofre de Perote, centro de Veracruz, México. *Bot. Sci.* 93: 601-614. <https://doi.org/10.17129/botsci.165>
- CARVAJAL-HERNÁNDEZ, C. I., T. KRÖMER & M. VÁZQUEZ-TORRES. 2014. Riqueza y composición florística de pteridobiontes en bosque mesófilo de montaña y ambientes asociados en el centro de Veracruz, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 85: 491-501. <https://doi.org/10.7550/rmb.41292>
- CARVAJAL-HERNÁNDEZ, C. I., T. KRÖMER, J. C. LÓPEZ-ACOSTA, J. A. GÓMEZ-DÍAZ & M. KESSLER. 2017. Conservation value of disturbed and secondary forests for ferns and lycophytes along an elevational gradient in Mexico. *Appl. Veg. Sci.* 20: 662-672. <https://doi.org/10.1111/avsc.12318>
- CUATRECASAS, J. 1958. Aspectos de la vegetación natural en Colombia. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* 10: 221-264.
- DUQUE, A. J., J. F. DUIVENVOORDEN, J. CAVELIER, M. SÁNCHEZ, C. POLANÍA, & A. LEÓN. 2005. Ferns and Melastomataceae as indicators of vascular plant composition in rain forests of Colombian Amazonia. *Pl. Ecol.* 178: 1-13.
- ESPINAL, S. & E. MONTENEGRO. 1963. *Formaciones vegetales de Colombia*. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Bogotá.
- GALEANO, G. 2016. Vegetación natural de Colombia. En: BERNAL, R., S. R. GRADSTEIN & M. CELIS (eds.). *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia*, Vol. 1: 71-113. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- HAMMER, Ø., D. A. T. HARPER & P. D. RYAN. 2001. PAST: Paleontological statistics software

- package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* 4: 1-9.
- HIETZ, P. 2010. Fern adaptations to xeric environments. En: MEHLTRETER, K., L. R. WALKER & J. SHARPE (eds.), *Fern Ecology*. pp. 140-176. University Press, Cambridge.
- HUBBELL, S. P. 2001. The Unified Theory of Biodiversity and Biogeography. *Monographs in Population Biology* 32. Princeton University Press, Princeton.
- JONES, M. M., H. TUOMISTO, D. B. CLARK & P. OLIVAS. 2006. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *J. Ecol.* 94: 181-195. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01071.x>
- KESSLER, M., J. KLUGE, A. HEMP & R. OHLEMÜLLER. 2011. A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20: 868-880. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00653.x>
- KREBS, C. J. 1999. *Ecological methodology*. 2ª ed. Benjamin Cummings, Menlo Park.
- KÖSTER, N., K. FRIEDRICH, J. NIEDER & W. BARTHLOTT. 2009. Conservation of epiphyte diversity in an Andean landscape transformed by human land use. *Conserv. Biol.* 23: 911-919. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01164.x>
- LOKE, L. & R. A. CHISHOLM. 2023. Unveiling the transition from niche to dispersal assembly in ecology. *Nature* 618: 537-542. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06161-x>
- LUDWIG, J. A., & J. F. REYNOLDS. 1988. *Statistical ecology: a primer in methods and computing*. Vol. 1. John Wiley & Sons, Nueva York.
- LWANGA J. S., A. BALMFORD & R. BADAZA. 1998. Assessing fern diversity: relative species richness and its environmental correlates in Uganda. *Biodivers. Conserv.* 7: 1387-1398. <https://doi.org/10.1023/A:1008865518378>
- MARINI, L., E. BONA, W. E. KUNIN, & K. J. GASTON. 2011. Exploring anthropogenic and natural processes shaping fern species richness along elevational gradients. *J. Biogeogr.* 38: 78-88. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02376.x>
- MERINO, G., S. RAMÍREZ-BARAHONA, M. E. OLSON, J. NÚÑEZ-FARFÁN, F. GARCÍA-OLIVA & L. E. EGUIARTE. 2023. Distribution and morphological variation of tree ferns (Cyatheaceae) along an elevation gradient. *Plos one* 18: e0291945. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0291945>
- MOULATLET, G., G. ZUQUIM & H. TUOMISTO. 2019. The role of soils for pteridophyte distribution in tropical american forests. *Fern Gaz.* 21: 1-20.
- MOULATLET, G. M., K. RIAÑO, F. R. RODRIGUES, P. MENESES, & G. ZUQUIM. 2023. Diversity and composition of ferns and lycophytes in a fragmented landscape in Ecuadorian Amazonia. *Rodriguésia* 74: e00592023. <http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860202374069>
- MORAN, R. C. 1995. The importance of mountains to pteridophytes, with emphasis on neotropical montane forests. En: CHURCHILL, S. P. (ed.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest*, pp. 359-363. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- MURILLO-A., J. & M. T. MURILLO. 2017. Diversidad de los helechos y licófitos de Colombia. *Acta Bot. Malacit.* 42: 23-32. <https://doi.org/10.24310/abm.v42i1.2654>
- MURILLO-A., J., A. LEÓN & C. POLANÍA. 2002. Efecto del gradiente altitudinal en la distribución de los pteridófitos del Guavio Cundinamarca (Colombia). En: RANGEL-CH., J. O., J. AGUIRRE-C. & M. G. ANDRADE-C. (eds.), *Libro de resúmenes Octavo Congreso Latinoamericano y Segundo Colombiano de Botánica*, p. 340. Unibiblos, Bogotá.
- NÓBREGA, G. A., P. V. EISENLOHR, M. L. B. PACIÊNCIA, J. PRADO & M. P. M. AIDAR. 2011. A composição florística e a diversidade de pteridófitas diferem entre a floresta de restinga e a floresta ombrófila densa das terras baixas do núcleo Picinguaba/PESM, Ubatuba/SP. *Biota Neotrop.* 11: 153-164. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032011000200015>
- OBANDO P., S. H. 2003. *Frutos y semillas de un bosque subandino en Cundinamarca, Colombia*. Trabajo de Grado. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- ØLLGAARD, B. & B. STÅHL. 2000. Inventario botánico. En: DIVA (eds.), *Oyacachi – La gente y la biodiversidad*, pp. 70-73. Centro para la Investigación de la Diversidad Cultural y Biológica de los Bosques Pluviales Andinos (DIVA), Editorial Abya Yala, Quito. https://digitalrepository.unm.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=1234&context=abya_yala
- PACIÊNCIA, M. L. B. & J. PRADO. 2005. Effects of forest fragmentation on pteridophyte diversity in a tropical rainforest in Brazil. *Plant Ecol.* 180: 87-104. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-3025-x>
- PINTO E., P. 1993. *Vegetación y flora de Colombia*. 1ª ed. Fundación Segunda Expedición Botánica, Fondo Nacional Universitario, Bogotá.

- POULSEN, A. D. & H. I. NIELSEN. 1995. How many ferns are there in one hectare of tropical rain forest? *Am. Fern J.* 85: 29-35.
<https://doi.org/10.2307/1547678>
- RIAÑO, K. & G. M. MOULATLET. 2022. Floristic and functional diversity of ferns and lycophytes at three elevational zones in the eastern slopes of the northern Andes, Ecuador. *Acta Amazon.* 52: 149-157. <https://doi.org/10.1590/1809-439220210223>
- RICHARD, M., T. BERNHARDT & G. BELL. 2000. Environmental heterogeneity and the spatial structure of fern species diversity in one hectare of old-growth forest. *Ecography* 23: 231-245.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2000.tb00279.x>
- RICHARDSON, S. J. & L. R. WALKER. 2010. Nutrient ecology of ferns. En: MEHLTRETER, K., L. R. WALKER & J. SHARPE (eds.), *Fern Ecology*. pp. 111-139. University Press, Cambridge.
- RODRÍGUEZ, L., L. PACHECO & J. ZAVALA. 2008. Pteridofitas indicadoras de alteración ambiental en el bosque templado de San Jerónimo Amanalco, Texcoco, México. *Rev. Biol. Trop.* 56: 641-656.
<https://doi.org/10.15517/rbt.v56i2.5614>
- RUOKOLAINEN, K., H. TUOMISTO, R. RÍOS, A. TORRES & M. GARCÍA. 1994. Comparación florística de doce parcelas en bosque de tierra firme en la Amazonia peruana. *Acta Amazon.* 24: 31-48.
- SÁNCHEZ-GONZÁLEZ, A., E. ÁLVAREZ-ZÚÑIGA & L. LÓPEZ-MATA. 2016. Diversity and distribution patterns of ferns and lycophytes in a cloud forest in Mexico. *Rev. Chapingo Ser. Cienc. For. Ambiente* 22: 235-253.
<https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2015.09.042>
- SHARPE, J. & K. MEHLTRETER. 2010. Ecological insights from fern population dynamics. En: MEHLTRETER, K., L. R. WALKER & J. SHARPE (eds.), *Fern Ecology*. pp. 61-110. University Press, Cambridge.
- SALAZAR, L., HOMEIER, J., KESSLER, M., ABRAHAMCZYK, S., LEHNERT, M., KRÖMER, T. & KLUGE, J. 2015. Diversity patterns of ferns along elevational gradients in Andean tropical forests. *Plant. Ecol. Divers.* 8: 13-24.
<https://doi.org/10.1080/17550874.2013.843036>
- TRIANA-MORENO, L. A. & J. MURILLO-A. 2005. *Helechos y plantas afines de Albán (Cundinamarca): El bosque subandino y su diversidad*. Instituto de Ciencias Naturales - Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá. <http://hdl.handle.net/20.500.11761/34609>
- TUOMISTO, H. & A. POULSEN. 1996. Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in neotropical rain forest. *J. Biogeogr.* 23: 283-293.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1996.00044.x>
- TUOMISTO, H. & A. POULSEN. 2000. Pteridophyte diversity and species composition in four Amazonian rain forests. *J. Veg. Sci.* 11: 383-396.
<https://doi.org/10.2307/3236631>
- TUOMISTO, H., G. ZUQUIM & G. CÁRDENAS. 2014. Species richness and diversity along edaphic and climatic gradients in Amazonia. *Ecography* 37: 1034-1046. <https://doi.org/10.1111/ecog.00770>
- VAN DER WERFF, H. 1992. Substrate preferences of Lauraceae and Ferns in the Iquitos Area, Perú. *Candollea* 47: 11-20.
- YOUNG, K. R. & B. LEÓN. 1989. Pteridophyte species diversity in the central Peruvian Amazon: Importance of edaphic specialization. *Brittonia* 41: 388-395. <https://doi.org/10.2307/2807552>
- WHITMORE, T. C., R. PERALTA & K. BROWN. 1985. Total species count in a Costa Rican tropical rain forest. *J. Trop. Ecol.* 1: 375-378.
<https://doi.org/10.1017/S0266467400000481>
- ZUQUIM, G., F. R. C. COSTA, J. PRADO, R. BRAGA-NETO. 2009. Distribution of pteridophyte communities along environmental gradients in Central Amazonia, Brazil. *Biodivers. Conserv.* 18: 151-166.
<https://doi.org/10.1007/s10531-008-9464-7>
- ZUQUIM, G., H. TUOMISTO, F. R. C. COSTA, J. PRADO, W. E. MAGNUSSON, T. PIMENTEL, R. BRAGA-NETO & F. O. G. FIGUEIREDO. 2012. Broad scale distribution of ferns and lycophytes along environmental gradients in central and northern Amazonia, Brazil. *Biotropica* 44: 752-762.
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2012.00880.x>
- ZUQUIM, G., H. TUOMISTO, M. M. JONES, J. PRADO, F. O. G. FIGUEIREDO, G. M. MOULATLET, F. R. C. COSTA, C. A. QUESADA & T. EMILIO. 2014. Predicting environmental gradients with fern species composition in Brazilian Amazonia. *J. Veg. Sci.* 25: 1195-1207.
<https://doi.org/10.1111/jvs.12174>