

Distribución de heliconias a lo largo de un gradiente altitudinal en Florencia (Caquetá, Colombia)

Pilar Villegas-Reina^{1*}, Marco Aurelio Correa-Múnera¹

¹ Grupo de Investigación en Botánica. Universidad de la Amazonia. Florencia (Caquetá). Colombia

Recibido 19 de Enero de 2010; aceptado 4 de Mayo de 2010

Resumen

En un gradiente altitudinal del Municipio de Florencia (Caquetá, Colombia), se evaluó la presencia y dinámica poblacional de las especies de flora de la familia Heliconiaceae. Se determinaron 217 individuos, pertenecientes a 17 especies de heliconias. Con respecto a la distribución altitudinal, se encontró una tendencia por sitios ubicados entre los 200-1 000 m, observándose la mayor riqueza sobre los 400-600 m con nueve especies. Los rangos de altitud con menor número de especies están entre los 1 200-1 400 m, 1 400-1 600 m y los 1800-2 000 m con tres especies cada uno. *Heliconia gilbertiana* presentó el rango altitudinal más amplio (600-2000 m) y tres especies presentaron un patrón de distribución restringido. La abundancia, riqueza y diversidad de heliconias disminuye conforme aumenta la altitud, debido a la influencia de la temperatura y la elevación. Factores como la humedad, luminosidad, las características del suelo, topografía, disturbios, competencia y dispersión de semillas, probablemente intervienen en la distribución de heliconias. Aunque el mayor número de especies se encontró en el interior del bosque, las heliconias mostraron preferencia por sitios con sombra parcial como borde de quebradas y claros dentro del bosque. Se amplió el rango altitudinal de cuatro especies y se destaca un nuevo reporte para la ciencia *Heliconia* sp. nov., la cual está aun en revisión.

© 2010 Universidad de la Amazonia. Todos los derechos reservados.

Palabras clave: diversidad, gradiente altitudinal, Heliconiaceae, patrones de distribución.

Abstract

Through an altitudinal gradient of the Municipality of Florencia (Caquetá, Colombia), the presence and population dynamic of flora's species of Heliconiaceae family were evaluated. Two hundred seventeen individuals belonging to seventeen species of heliconias were determined. Respecting to altitudinal distribution, a trend by sites located between 200-1 000 m was established, with highest richness in the range 400-600 m (9 species). Lowest number of species were found in the altitudinal ranges 1 200-1 400 m, 1 400-1 600 m and 1 800-2 000 m (3 species each one). Widest altitudinal range was shown by the species *Heliconia gilbertiana* (600-2 000 m) and three species showed restricted distribution pattern. It was also found that the higher the altitude, the lower the abundance, richness and diversity of Heliconiaceae, due to influence of temperature and elevation. A probable intervention of aspects as moisture, luminosity, soil characteristics, topography, disturbances, competition and seed spread on the heliconia's distribution was also considered. Despite Heliconiaceae showed the major number of species inside the forest, it seems to prefer partial shadowed places, as river banks and forest clearances. Altitudinal ranges was extended for four species and a possible new species for the science was reported (*Heliconia* sp. nov.), which is still on review.

© 2010 Universidad de la Amazonia. All rights reserved.

Key words: diversity, altitudinal gradient, Heliconiaceae, distribution patterns.

Introducción

La Amazonia Colombiana es la mayor reserva forestal del país, cubierta por una vegetación de tipo arbóreo (selva tropical lluviosa o bosque húmedo tropical) que sustenta gran abundancia y heterogeneidad florística (Rincón 2003). Dentro de esta diversidad hay que destacar la presencia de la familia Heliconiaceae, como componente importante de los bosques tropicales (Hernández 1984, Martínez & Galeano 1994).

La Familia Heliconiaceae pertenece al Orden

Zingiberales y posee un único género *Heliconia* (Cronquist 1981); este género se encuentra representado por plantas herbáceas, con crecimiento rizomatoso e inflorescencias erectas o péndulas (Kress *et al.* 1999) de llamativos colores y vistosa arquitectura.

Este grupo de plantas está constituida por aproximadamente 250 especies ampliamente distribuidas en Centro América y Sur América, en la región del Pacífico Sur del Continente Asiático se encuentran solo seis especies (Berry & Krees 1991, Kubitzki *et al.* 2002).

* Autor para correspondencia. E-mail: mpilar14@hotmail.com

En Colombia, se han registrado cerca de 100 especies distribuidas en todas las regiones biogeográficas del país, concentrando la mayor diversidad en la región Occidental y la Región Andina (Berry & Kress 1991).

La Región Amazónica colombiana alberga relativamente pocas especies distribuidas sobre una gran extensión territorial confirmando la poca diversificación de *Heliconias* en la Cuenca Amazónica (Betancur & Kress 1995).

Su distribución altitudinal va desde el nivel del mar hasta los 2 300 m, siendo más abundantes en elevaciones inferiores a los 500 m, pero con mayor diversidad de especies entre 500-1400 m (Betancur & Kress 1995).

Así, se evidencia una relación inversa entre la diversidad y la abundancia con respecto al incremento en altitud, similar a lo encontrado en otros grupos vegetales (Galeano 1992, Salinas & Betancur 2002, Malagón 2003, Márquez *et al.* 2004) y animales (Muñoz 1990, Blake & Loiselle 2000).

El manejo potencial de este grupo taxonómico radica en la medicina tradicional, en el uso horticultural, en la protección de cuencas, en los procesos de sucesiones ecológicas, colonizadoras de áreas degradadas y por su crecimiento rizomatoso evitan deslizamientos en terrenos frágiles (Kress *et al.* 1999, Betancur 2005).

Pero a pesar de su importancia y del incremento de estudios en este grupo; aún hay muchos aspectos de su biología, diversidad regional y niveles de distribución altitudinal (óptimo y amplitud altitudinal para cada especie) que son desconocidos y que por lo tanto dificulta adelantar programas de conservación e implementación de estrategias de uso y manejo sostenible de dicho recurso.

Debido a lo anterior, se planteó este estudio para determinar la distribución de heliconias a lo largo de un gradiente altitudinal en el Municipio de Florencia (Caquetá, Colombia), con el fin de estimar su riqueza, el cambio en la composición de estas especies y los rangos de distribución (el óptimo y amplitud máxima de las especies).

De la misma forma, se considera este trabajo como el primer registro de heliconias que se hace en el Municipio de Florencia (Caquetá, Colombia). Por lo tanto, constituye un aporte al conocimiento de la diversidad y distribución de este grupo de plantas.

Adicionalmente, estos registros servirán de base para futuros estudios de biogeografía, ecología, conservación y manejo sostenible de dicho recurso, entre otros.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El Municipio de Florencia, se encuentra ubicado en el Departamento de Caquetá, en el sector Sur-occidental de Colombia, haciendo parte de la Cuenca Amazónica, limitando al Norte con el Departamento de Huila, al Este con el Municipio de La Montañita, al Sur con el Municipio de Milán y al Oeste con los Municipios de Morelia y Belén de los Andaquíes (Figura 1). Presenta coordenadas geográficas 01° 37' 07" de latitud Norte y 75° 37' 04" de longitud Oeste. Con un área de 2 311 km², posee altitudes que varían de 266 a 2500 m, con precipitación promedio de 3 840 mm y temperatura de 24,8 °C (Gobernación del Caquetá *et al.* 2002).



Figura 1. Localización del área de estudio dentro del territorio colombiano.

En el extremo Occidental del Departamento de Caquetá, se extiende una masa boscosa desde la Cordillera Oriental hasta el piso basal, interrumpida por el área colonizada donde los bosques han sido prácticamente talados, las tierras dedicadas a las actividades pecuaria y agrícola y donde se han establecido praderas sobre las colinas altas y las márgenes de algunos ríos. La mayor extensión

boscosa se encuentra en el flanco oriental de la Cordillera Oriental (Saldarriaga & Van der Hammen 1993).

Importancia biogeográfica del área de estudio

La zona de interés está ubicada en la provincia biogeográfica de la Amazonía (Hernández *et al.* 1992a), figurando como refugio de Florencia (Hernández *et al.* 1992b), la cual presenta un complejo de enorme diversidad como resultado de su pasado biogeográfico.

En ella se sustenta un alto nivel de endemismo de la vegetación, condicionada principalmente por los afloramientos rocosos que, a su vez, determinan un gran número de subunidades biogeográficas que aún no se conocen lo suficiente (Hernández *et al.* 1992b).

Dentro de esta heterogeneidad y, refiriéndose a bosques con alto grado de conservación, la selva exuberante está reducida sólo al sur del Caquetá, a excepción de pequeños enclaves en las mesas de Araracuara y los cerros del alto Igaraparaná, donde también aparecen afloramientos rocosos, al Trapecio Amazónico y penetra como cuña hacia el piedemonte del Caquetá (Hernández *et al.* 1992b).

Los Distritos Florencia y Caguán son dos unidades biogeográficas que incluyen la parte Occidental del Departamento de Caquetá, las cuales, además muestran una estrecha relación con el piedemonte del Departamento de Putumayo. Se ha reportado que el piedemonte del Caquetá es uno de los mayores centros de biodiversidad de la Amazonía Colombiana pero, por desgracia, constituye uno de los frentes de colonización más activos, donde la deforestación y la intervención en los últimos 20 a 30 años han arrasado una buena parte de las selvas. Por lo tanto, el sector de la cordillera entre Huila y Caquetá, es una de las zonas más ricas de la selva húmeda de piedemonte, de selva subandina, alcanzando incluso las alturas que corresponden a la selva andina (Hernández *et al.* 1992b)

Estaciones de muestreo

Los sitios muestreados correspondieron a dos formaciones vegetales propuestas por Cuatrecasas (1958), la selva tropical de tierra baja que se extiende desde el nivel del mar hasta los 1 000 m y la selva subandina que va desde los 1 000 a 2 400 m. Se establecieron tres estaciones de muestreo, dentro de las cuales se tipifican las diferentes cotas

altitudinales que varían en número de acuerdo a la extensión de la respectiva estación.

Estación I. Corresponde a la Estación de Monitoreo de Biodiversidad del Centro de Investigación Macagual, en la Vereda La Viciosa, localizada a 20 km de la ciudad de Florencia (Caquetá, Colombia). Situada en las coordenadas geográficas 1° 37' de latitud N y 75° 36' de longitud W, a 250 *msnm*, la zona pertenece a un bosque húmedo tropical (bh-T) con una temperatura 25,5 °C en promedio, una humedad relativa promedio de 85,5 %, una precipitación promedio de 3 600 *mm.año⁻¹*, el periodo de mayor precipitación está entre abril y julio, y una radiación solar de 1 707 *h.año⁻¹* (Malagón *et al.* 1993, Maya 2002).

Estación II. Comprende cinco sitios dentro de la Cordillera Oriental, ubicados a partir de los 400 hasta los 1 000 *msnm*. Villapaz (430 *msnm*), El Carañón (550 *msnm*), la Vereda el Dedito (620 *msnm*), quebrada La Rebolcosa (730 *msnm*) y Villaraz en el km 20 (900 *msnm*). La vereda el Dedito posee una temperatura media de 23,6 °C, humedad relativa promedio de 84 %, precipitación promedio anual de 3 973 *mm* (Hoyos & Castro 2004). La proximidad de esta zona a la ciudad de Florencia ha hecho que los procesos de intervención antrópica sean más marcados por debajo de los 1 000 m, la cual coincide en parte con el denominado Piedemonte Caqueteño, en donde la topografía ha facilitado el establecimiento de grandes pastizales a costa de la tala y quema del bosque natural (INVÍAS 2002). En las márgenes de la planicie amazónica (< 500 *msnm*) la colonización es total y la vegetación original ha sido reemplazada por pasturas y reducida a pequeños relictos (IGAC 1993, Integral S.A. 1993).

Estación III. La última estación se ubicó en La Vereda Las Brisas, donde se establecieron cinco cotas altitudinales a lo largo de su extensión, entre 1000-2000 *msnm*. Esta área comprende a la zona de influencia de la carretera Florencia-Suaza, ubicada dentro de la Zona de Reserva Forestal Amazónica (ZRFA), región Noroccidental del Departamento de Caquetá, hasta la depresión el Vergel (parte alta) y limítrofe con el Departamento de Huila. A lo largo de su gradiente altitudinal presenta bosques basal (ecuatorial), subandino y Andino, desde los 1 000 hasta los 2 300 *msnm*, con extensiones importantes de bosque de niebla poco intervenido (INVÍAS 2000). Este ecosistema de

montaña incluye bosques higrofiticos y mesofiticos; el relieve presenta variaciones desde quebrado a muy escarpado. La vegetación de esta zona se encuentra en los estados de bosque natural no intervenido, bosque natural intervenido y relictos de bosque. El bosque es siempre verde pero menos heterogéneo que el del piso basal; el ambiente de humedad alta hacen posible la proliferación de plantas epifitas sobre los troncos o fustes (musgos, Aráceas, Bromeliaceas y líquenes) (IGAC 1993).

Por su abundante y variada vegetación, la ZRFA es considerada como una de las zonas con mayor biodiversidad, heterogeneidad y menor grado de conocimiento del país (INVÍAS 2003). El promedio anual de lluvias en ese lugar es de 4 500 a 6000 mm, y presenta una humedad relativa superior al 80 %; y temperatura que fluctúa entre los 10 °C y los 20 °C, característicos del piso montano bajo (Rivas & Ramos 2002). Como especies de interés biogeográfico resaltan *Quercus granatensis*, *Juglans columbiensis* y *Podocarpus spp.* (Calderón 2007).

Dinámica de la vegetación

Para evaluar la dinámica de la vegetación, se establecieron cuatro cuadrantes de 10 m x 10 m (100 m²) entre los 200 m a 2 000 m de altitud, a intervalos de 200 m cada uno, siguiendo la propuesta de Vries & Jaramillo (2004) y Vásquez (2007). En total, fueron 11 los sitios muestreados (Tabla 1).

En cada estación de muestreo se hizo una determinación preliminar de las especies y recolección de muestras botánicas, las cuales se determinaron con claves taxonómicas propuestas por Kress (1996), Berry *et al.* (1999), Stevens *et al.* (2002) y guías ilustradas (Berry & Kress 1991; Kress *et al.* 1999). En algunos casos se contó con la colabora-

ción del especialista en heliconias el Dr. Julio Betancur del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia. El material fue herborizado siguiendo el protocolo de la colección de referencia en el Herbario de la Universidad de la Amazonia (HUAZ), bajo normas internacionales.

Con base en la ecuación de regresión lineal propuesta por el INVÍAS (2002), se pudo establecer la relación altura-temperatura, mediante la siguiente ecuación válida para la zona de estudio:

$$T_{(C)} = 26,693 - (0,005).H$$

Donde:

T: temperatura en grados Celsius

H: elevación sobre el nivel del mar (m)

Análisis de datos

Las muestras se analizaron por medio del estadístico PAST 1.7, para estimar los índices de diversidad de Shannon-Wiener y Simpson, el índice de riqueza de Margalef y el de equitatividad (Magurran 1989). Con el programa EstimateS Win 7.51 se graficó la curva de acumulación de especies para comprobar que tan efectivo fue el muestreo. Con el análisis de Kruskal Wallis se determinaron diferencias significativas entre la abundancia de especies por rango de elevación. La abundancia relativa se estableció utilizando el siguiente criterio:

Raro: 1-10 registros de individuos
 Escaso: 10-20
 Abundante: >20 registros

Tabla 1. Ubicación geográfica, altitud y temperatura de los diferentes sitios de muestreo.

Localidad	Elevación (msnm)	Temperatura	Latitud (N)	Longitud (W)
Macagual	253	25,5	1° 37' 0,09"	75° 36' 22"
Villapaz	430	24,5	1° 37' 11,5"	75° 39' 0,1"
El Caraño	556	23,9	1° 37' 26,1"	75° 39' 11,6"
Vereda El Dedito	620	23,6	1° 37' 28,3"	75° 39' 36,2"
Qda. La Rebolcosa	730	23	1° 38' 32,3"	75° 40' 16,2"
Villaraz, km 20	900	22	1° 40' 46"	75° 40' 26"
Vereda Las Brisas	1 100	21	1° 42' 16,3"	75° 41' 22,7"
km 27	1 311	20	1° 42' 34,4"	75° 42' 52,9"
km 29	1 490	19	1° 43' 16,7"	75° 42' 59,8"
km 34	1 708	18	1° 44' 08,6"	75° 43' 48,5"
km 37	1 974	16,8	1° 45' 03,1"	75° 44' 35,4"

Se establecieron seis tipos de hábitat: borde de quebrada, borde de carretera, borde de bosque, claros dentro del bosque, interior de bosque secundario y zonas abiertas, de esta manera se pretende establecer las preferencias de microhábitat de las heliconias de acuerdo a sus requerimientos fisiológicos. El óptimo de las especies fue determinado a través del método de los promedios ponderados (Ellenberg 1979, Ter & Barendregt 1986) usando la siguiente ecuación:

$$VI_{ij} = (Ae_{ij} \cdot VA_{kj}) / Ae_{ij}$$

Donde:

VI_{ik} : promedio de la especie i para el factor k (altitud)

Ae_{ij} : abundancia de la especie i en el sitio j

VA_{kj} : variable ambiental en la altitud k del sitio j .

Además, se utilizó la fórmula de Wilson & Shmida (1984), modificada por Weiguo (2009), para detallar por cada cota cómo se da el recambio de especies, teniendo en cuenta la siguiente fórmula:

$$\beta = [g(H) + l(H)] / [\alpha(H) + \alpha(H-1)]$$

Donde $g(H)$ y $l(H)$ son el número de especies ganadas y perdidas respectivamente, de la altitud $H-1$ a la altitud H y, $\alpha(H)$ es la riqueza de especies en la altitud H .

Esta ecuación se relaciona directamente con el recambio de especies a lo largo del gradiente ambiental, siendo independiente del tamaño de la muestra.

Utilizando el programa estadístico XLSTAT para Windows, se realizó el análisis de correspondencia y correlación entre la altitud, temperatura y distribución de las especies. Por la confiabilidad en el análisis de datos de presencia-ausencia, se utilizó el índice de Jaccard, para evaluar la similitud en la composición de especies a lo largo del gradiente altitudinal.

Resultados

Se registraron 17 especies, con un total de 217 individuos (Tabla 2). La especie más abundante fue *Heliconia dielsiana* (30 individuos), seguida de *H. gilbertiana*, mientras que *H. pastaze* y *H. lourtegiae* presentaron pocos individuos (3 y 1 individuos, respectivamente); cabe destacar que *Heliconia latispatha* fue hallada por fuera de los cuadrantes. En este estudio se da a conocer una novedad

taxonómica para la ciencia que está en proceso de identificación y revisión para posterior publicación.

Tabla 2. Composición y abundancia de heliconias registradas en el Municipio de Florencia (Caquetá, Colombia).

Especie	Abundancia relativa	N° individuos
<i>H. aemygdiana</i>	E	9
<i>H. burleana</i>	R	6
<i>H. caquetensis</i>	E	12
<i>H. chartacea</i>	E	13
<i>H. dielsiana</i>	A	30
<i>H. gilbertiana</i>	A	29
<i>H. hirsuta</i>	R	5
<i>H. lourtegiae</i>	R	1
<i>H. orthotricha</i>	A	22
<i>H. pastaze</i>	R	3
<i>H. rostrata</i>	R	9
<i>H. schumanniana</i>	E	16
<i>H. spathocircinata</i>	R	8
<i>H. stricta</i>	A	19
<i>H. velutina</i>	A	24
<i>H. sp. nov. 1</i>	E	11
TOTAL		217

A: abundante. E: escaso. R: raro.

Con respecto a las curvas de acumulación de especies para las pruebas estadísticas no paramétricas (Figura 2), aunque el estimador Chao 1 no forma claramente la asíntota, se puede establecer con el número de especies observadas y esperadas que el inventario es aproximadamente completo y representativo y, por lo tanto el número de especies que falta por reportar son pocas. El estimador Chao 2 fue más sensible a las diferencias en la composición de especies.

Abundancia de heliconias en el gradiente altitudinal

La distribución de la abundancia presentó una forma logarítmica (Figura 3); es decir, que pocas especies fueron abundantes con más de 20 individuos (*H. dielsiana*, *H. gilbertiana*, *H. velutina* y *H. orthotricha*), y una gran proporción raras (*H. aemygdiana*, *H. rostrata*, *H. spathocircinata*, *H. hirsuta*, *H. burleana*, *H. pastaze* y *H. lourtegiae*) (Tabla 2).

Distribución altitudinal de las especies

En el análisis de correspondencia (Figura 4) se evidencian cuatro grupos definidos por el gradiente altitudinal.

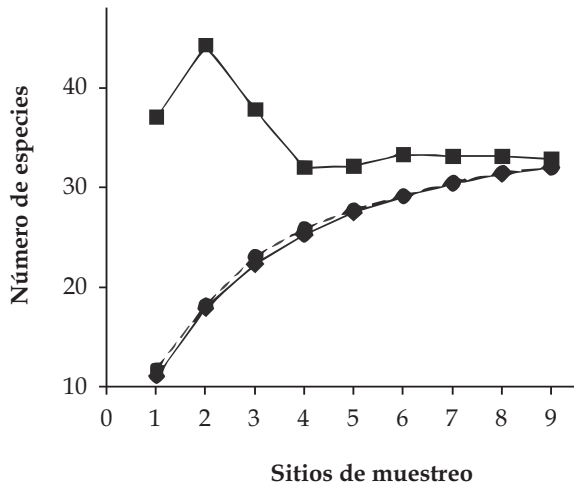


Figura 2. Curva de acumulación de especies de heliconias donde se presenta la riqueza observada (◆) y curvas del estimador Chao 1 (●) y Chao 2 (■). Los sitios de muestreo están representados en cotas altitudinales (1-9) donde se realizaron los diferentes muestreos cada 200 m de altitud en el municipio de Florencia (Caquetá, Colombia).

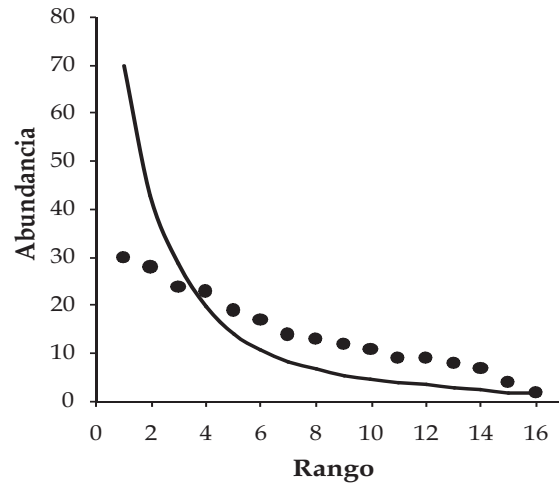


Figura 3. Distribución logarítmica de la abundancia con una gran proporción de especies de heliconias raras y pocas abundantes.

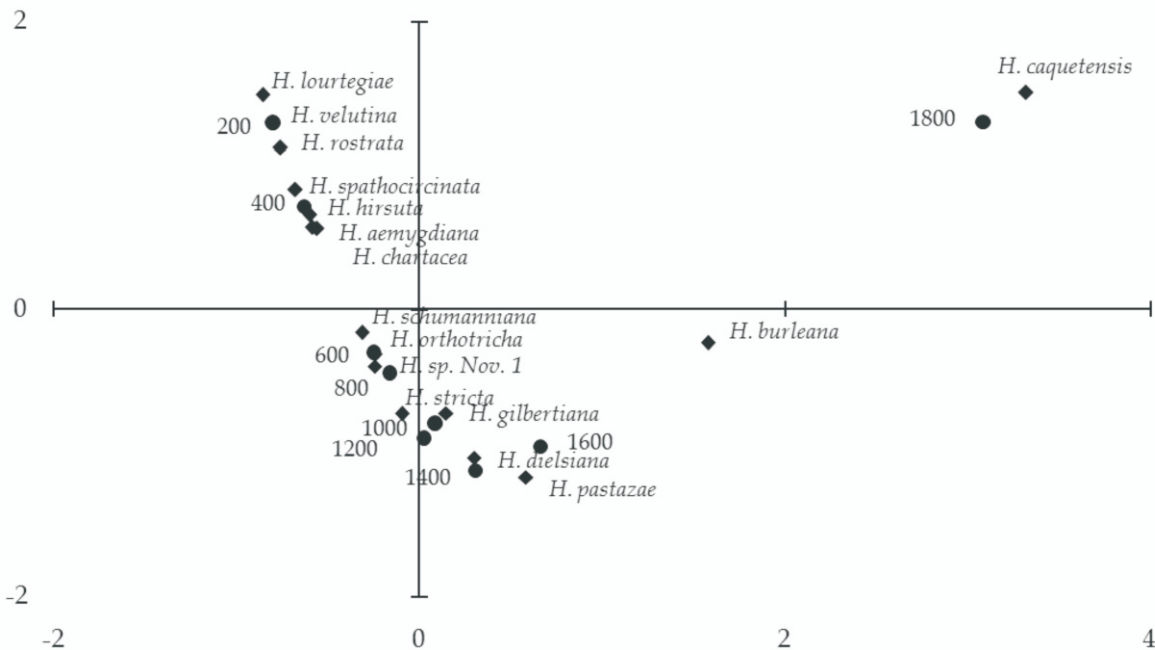


Figura 4. Análisis de correspondencia de la abundancia (◆) de especies de heliconias sobre el gradiente altitudinal (●) establecido en Florencia (Caquetá, Colombia).

En la parte superior del segundo eje, la abundancia está asociada a los ambientes por debajo de los 600 m. En el extremo opuesto se aprecian dos grupos, uno cuyas especies son más tolerantes a zonas intermedias y el otro aquellas heliconias que presentan distribuciones sobre altitudes por encima de los 1 000 m. El primer eje, corresponde a especies alejadas del centro de asociación, como *H.*

caquetensis y *H. burleana* que son exclusivas de elevaciones entre los 1600-1800 m. En cuanto a la contribución que se da al grado de dependencia entre las variables, los primeros dos grupos formados en este análisis, son los que más aportan a la inercia con un 28,8% y el 24,92% respectivamente.

Según la Correlación de Spearman, la riqueza y

abundancia presentaron correlación negativa con la altitud ($r^2 = -0,814$ y $r^2 = -0,83$ respectivamente).

Con respecto a la distribución altitudinal, se encontró una tendencia por sitios ubicados entre los 200 a 1000 m, donde se observa la mayor riqueza sobre los 400-600 m con nueve especies. Los sitios con el menor número de especies se registraron entre los 1200-1400 m, 1400-1600 m y los 1800-2000 m con tres especies cada uno.

Siguiendo la clasificación de las formaciones vegetales de Colombia hecho por Cuatrecasas (1958), ocho especies se encontraron en la región Amazónica, tres en la zona Andina y cinco representadas en ambas regiones biogeográficas. Los valores máximos de abundancia se hallaron por debajo de los 600 m, a partir de estas elevaciones el número de especies y de individuos disminuye gradualmente, aunque en la octava cota altitudinal (1600-1800 m) se aprecia un leve aumento en estos dos parámetros (Figura 5).

Rangos de distribución

H. gilbertiana fue la única especie que presentó el rango altitudinal más amplio, entre 600-2 000 m (Figura 6).

De las cinco especies que tuvieron una distribución media, *H. dielsiana* fue la más abundante.

Se registraron siete especies con una distribución reducida, entre estas *H. velutina* y *H. schumanniana*. Tres especies estuvieron restringidas a una cota altitudinal, entre ellas *H. caquetensis* y *H. lourtegiae*.

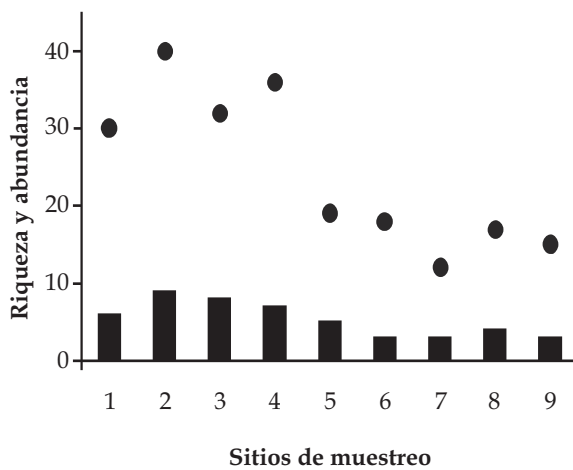


Figura 5. Distribución de la abundancia (■) y riqueza (●) de heliconias a lo largo del gradiente altitudinal. Los sitios de muestreo están representados en nueve cotas altitudinales a partir de los 200-2000 m a intervalos de 200 m cada una.

Distribución de especies según preferencia de hábitat

Las heliconias fueron encontradas en seis tipos de hábitat tales como borde de bosque, borde de carretera, borde de quebrada, claros dentro del bosque, interior del bosque y en zonas abiertas (Tabla 3). El mayor número de especies se registró en el interior del bosque y en borde de quebrada donde se presentó el valor más alto de abundancia (73 individuos); mientras que el valor más bajo, con dos especies, se presentó en zonas abiertas y borde de bosque, junto con el menor número de individuos (21 y 20 respectivamente).

Teniendo en cuenta, el mayor o menor grado de abundancia con respecto a la particularidad de hábitats (Figura 7) se puede apreciar los sitios de preferencia de las heliconias.

En el interior del bosque se evidencia la mayor conglomeración de especies, seguida del borde de quebrada junto con el valor más alto del número de individuos, el cual se encuentra dominado por *H. dielsiana* y *H. gilbertiana*; luego, se observan censos segregados por presentar la menor afinidad, como el borde de bosque donde se registraron 20 de los 217 individuos y el cual se encuentra dominado por *H. schumanniana*, el hábitat preferido para esta especie en particular.

Basado en aquellas especies que tienen una correlación elevada, se puede citar, *H. gilbertiana* y *H. orthotricha* cuyas mayores densidades se logran en el borde de quebrada y en zonas abiertas respectivamente.

De las especies que se restringen a un solo

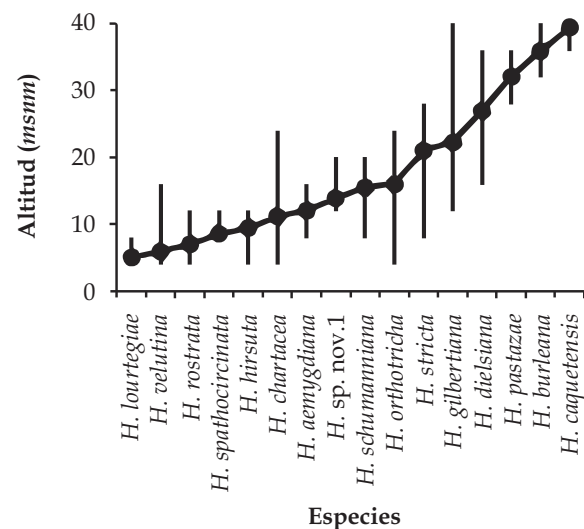


Figura 6. Distribución de especies de heliconias en el gradiente altitudinal. Óptimo altitudinal calculado (●).

Tabla 3. Composición y abundancia de especies de heliconias halladas en los seis tipos de hábitat en el municipio de Florencia (Caquetá, Colombia).

Especies	Borde de bosque	Borde de carretera	Borde de quebrada	Claros dentro del bosque	Interior del bosque	Zonas abiertas
<i>H. aemygdiana</i>			7		2	
<i>H. burleana</i>					6	
<i>H. caquetensis</i>				12		
<i>H. chartacea</i>				10	3	
<i>H. dielsiana</i>		7	23			
<i>H. gilbertiana</i>	4		19		6	
<i>H. hirsuta</i>		5				
<i>H. lourtegiae</i>					1	
<i>H. orthotricha</i>		1	11			10
<i>H. pastaza</i>		2			1	
<i>H. rostrata</i>		9				
<i>H. schumanniana</i>	16					
<i>H. spathocircinata</i>			8			
<i>H. stricta</i>			1		7	11
<i>H. velutina</i>				19	5	
<i>H. sp. Nov.</i>			4		7	
Riqueza	2	5	7	3	8	2
Abundancia	20	24	73	41	42	21

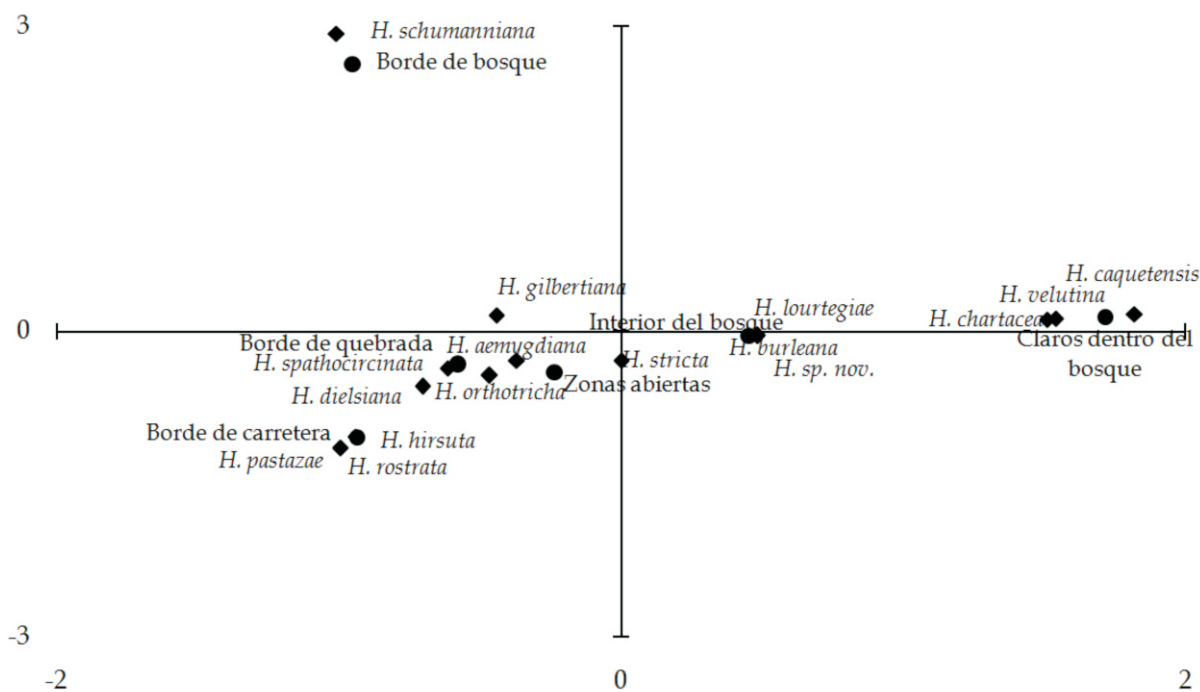


Figura 7. Asociación entre la abundancia (◆) y la preferencia de hábitat (●) basado en el Análisis de Correspondencia de heliconias en un gradiente altitudinal en el municipio de Florencia-Caquetá.

hábitat, *H. lourtegiae* y *H. burleana* se encuentran en el interior del bosque. *H. rostrata* y *H. pastazae* son características de los bordes de carretera y *H. caquetensis* propias de los claros dentro del bosque.

Índices ecológicos

La mayor diversidad de Shannon-Wiener se encontró entre los 400–600 m, junto con el valor más alto de Margalef, mientras que a mayores altitudes estos índices disminuyen proporcionalmente registrándose la menor diversidad sobre la última cota altitudinal de los 1 800-2 000 m, con el valor más bajo del índice de Margalef (Tabla 4).

Equitatividad y dominancia de Simpson

Aunque a los 1 800 m se presentó una equitatividad baja, la abundancia se distribuyó homogéneamente en cada rango altitudinal. Contrario a lo sucedido en el índice de dominancia de Simpson, la última cota altitudinal (1 800-2 000 m), presentó el valor más alto para este parámetro con 0,66, sugiriendo que la diversidad en este sitio es baja y por lo tanto hay una especie que está dominando sobre las otras, en este caso *H. caquetensis* con 12 individuos, mientras que las demás especies sólo presentaron 1 y 2 individuos.

Análisis de similitud

El análisis de similaridad de Jaccard (Figura 8) calculado entre las diferentes cotas altitudinales y la composición de especies, sugiere que las estaciones más similares se encuentran a mayores altitudes; mientras, a altitudes intermedias y menores la afinidad tiende a disminuir. Por el contrario, el índice de remplazo de especies fue mayor a elevaciones bajas y varió mucho con la altitud.

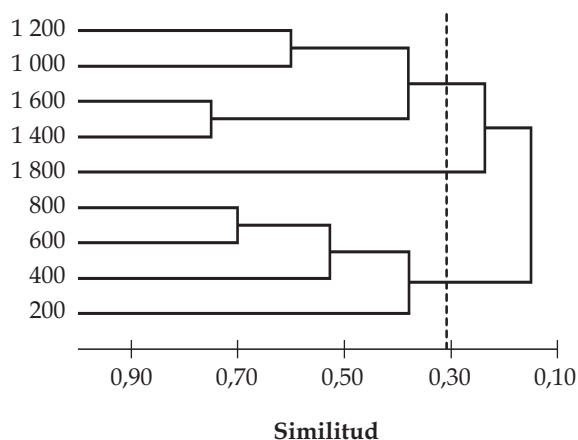


Figura 8. Dendrograma de similitud de Jaccard entre las diferentes cotas altitudinales (msnm) establecido basado en la composición de especies de heliconias en el municipio de Florencia (Caquetá, Colombia).

Esto demuestra el cambio en la composición de especies que se presentó en las diferentes cotas altitudinales.

Discusión

Distribución altitudinal de las heliconias

El número de especies de heliconias es inversamente proporcional al gradiente altitudinal, tal como ocurre en mariposas (Palacios & Constantino 2006), hormigas (Samson *et al.* 1997), aves, mamíferos (Heaney *et al.* 1989 y Tuttle 1970), plantas (Betancur & Kress 1995, Murillo 1999, Álvarez *et al.* 1999, Trujillo & Otero 2009) entre otros. La mayor concentración de especies se dio por debajo de los 800 msnm, siguiendo una curva monótonica (Galeano 1992, Lieberman *et al.* 1996, Wang 2002, Malagón 2003), contrario a lo reportado por Mardres (1970), Terborgh (1971, 1977), Fermín (1999), Kessler (2001), Marín & Aguilar

Tabla 4. Índices de diversidad para cada cota altitudinal.

Cotas Altitud (msnm)	Shannon-Wiener	Margalef	Equitatividad	Dominancia de Simpson
200	1,19	1,47	0,66	0,43
400	2,06	2,17	0,94	0,14
600	1,89	2,04	0,91	0,17
800	1,68	1,69	0,86	0,21
1 000	1,33	1,36	0,83	0,31
1 200	0,93	0,69	0,85	0,45
1 400	0,82	0,80	0,75	0,51
1 600	1,18	1,06	0,85	0,36
1 800	0,63	0,74	0,57	0,66

(2004), Biotrade (2006) y Carrero & Ortiz (2008).

Este patrón de distribución altitudinal en las heliconias, indica la preferencia por hábitats cálidos y muy húmedos (Acosta 2002) los cuales favorecen su establecimiento, mientras que pocas especies quedan restringidas a altitudes altas (Leal 2006).

El anterior modelo sigue los planteamientos de Stevens (1992) y Hausdorf (2006), acerca de la hipótesis rescate Rapoport, en el cual sugieren que en grupos de aves, mamíferos y reptiles, entre otros, la riqueza es mayor en zonas bajas que en picos de montaña, siendo este patrón análogo a la regla Rapoport, pero aplicado a altitudes.

La distribución altitudinal de heliconias está correlacionada con la temperatura y la elevación. Estudios en bosques tropicales realizados por Hamilton *et al.* (1989), Gentry (1995) y Vázquez & Givnish (1998) sugieren que la altitud es el factor más importante para determinar el cambio en la composición de las especies (Sherman *et al.* 2005 y Hemp 2006). Además, este factor tiene una fuerte correlación negativa con la abundancia y riqueza de especies, que sustenta dicha predicción (Pausas 1994, Rey 1995).

En otros estudios, Pendry & Proctor (1996), Teneb *et al.* (2004), Zhao *et al.* (2005) y Hemp (2006) concluyen que la temperatura es un factor que influye directamente en la distribución de las especies a lo largo del gradiente altitudinal. Sin embargo, no es posible aseverar que la altitud y la temperatura son las responsables de dicho comportamiento en las especies, ya que, posiblemente se debe a la interacción de diferentes variables abióticas como los factores edáficos (Gentry & Ortiz 1993, Kessler 2000), la topografía (Weaver 1991 y Kessler 2000), la humedad (Beals 1969), entre otros factores que están influyendo de alguna manera en la composición de especies a lo largo del gradiente altitudinal (Lieberman *et al.* 1985, Frahum & Gradstein 1991, Rangel 1995, Hemp 2002, Weiguo 2009).

Por lo tanto, las diferencias en la composición de especies entre localidades puede ser producto de las características abióticas y bióticas de los sitios o de su historia geológica (Burger 1995, Mesquita 2001, Barreto & Irama 2002, Solís & Panseri 2004). Vázquez & Givnish (1998) plantean otra explicación, estableciendo que las regiones locales a máximas elevaciones están en áreas pequeñas y más aisladas de hábitats similares que aquellas especies a elevaciones bajas, suponiendo así un equilibrio inferior del número de especies.

Otro factor que influye en dicho comportamiento es la competencia interespecífica (Whittaker 1972, Kotze & G.O'Connor 2000, Fitter & Hay 2002, Gurevitch *et al.* 2002, Tilman 2007, Erschbamer *et al.* 2008, Weiguo 2009), observada principalmente por la presencia de *Musa paradisiaca* que abunda a altitudes entre los 1 000 a 1 600 m, ocupando el nicho ecológico de las heliconias. Por lo tanto, es el factor que explica el declive inesperado de abundancia a los 1 400–1 600 msnm. La competencia interespecífica, aunque en menor proporción, es un factor que influye indirectamente en la distribución de la abundancia y riqueza de especies.

Análogo a esto, la dispersión de semillas principalmente por aves, es otro mecanismo que posibilita la distribución espacial de heliconias (Abraham de Noir *et al.* 2002)

Además de los factores climáticos, del suelo y de la competencia interespecífica que posiblemente intervienen en la distribución de heliconias, se evidenció que el grado de conservación de un bosque puede, en parte, explicar la alta diversidad de especies en determinados sitios. Grime (1973), Connell (1978) y Huston (1979) proponen la hipótesis de las perturbaciones intermedias, en la cual una diversidad alta es el resultado de un constante cambio en las condiciones del ecosistema.

Entonces, a elevaciones bajas, donde la presión antrópica ejerce su papel provocando perturbaciones a frecuencias e intensidades intermedias se refleja en un alto número de especies y en un alto grado de rareza de especies, como se verá más adelante. Lieberman *et al.* (1985) y Sherman *et al.* (2005) concluyeron que este elemento influye en la distribución de las especies.

Los patrones espaciales de las especies no se pueden determinar únicamente por factores climáticos (Teneb *et al.* 2004), sino que se debe integrar un gran número de factores tanto bióticos como abióticos que juegan un papel importante en la distribución de las especies, entre ellos se puede mencionar: la temperatura, humedad, precipitación, luminosidad, características físicas y químicas del suelo, historia de los disturbios, topografía, competencia y dispersión de semillas (Loucks 1970, Bull 1991, Weaver 1991, Rahber 1995, 1997, Molina *et al.* 1998, Zeilhofer & Schessl 1999, Monier & Abd El-Ghani 2000, Luna 2000, Lomolino 2001, Pausas & Austin 2001, Takyu *et al.* 2002, Oommen & Shanker 2005, Sherman *et al.* 2005 y Benavides *et al.* 2007).

Abundancia y amplitud altitudinal de las especies

La distribución de la abundancia sugiere la presencia de pocas especies abundantes y muchas raras (Log-series), como se ha reportado en varios estudios (Simpson & Todzia 1990, Samson *et al.* 1997, Vázquez & Givnish 1998, Magurran 2004).

La abundancia y amplitud de las especies equivale a la porción del nicho que ocupa y al límite de condiciones fisiológicas que pueden tolerar (Marshall 1968, Whittaker 1972, Root 1988, Bull 1991, Lieberman *et al.* 1996, Miyakawa *et al.* 2004, Barry & Moore 2005).

El modelo de nicho fue establecido inicialmente por Hutchinson (1957), en el cual sugiere que el nicho de muchas especies puede estar representado cuantitativamente en términos de la combinación multidimensional de variables abióticas y bióticas requeridas para la supervivencia y persistencia de la población. Por lo tanto, la variación en la abundancia refleja los requerimientos de nicho en las diferentes especies vegetales (Brown 1995, Guisan & Zimmermann 2000, Guo *et al.* 2000, Silman 2007, Vázquez 2008).

Otra posible causa que se aproxima en dar a conocer los patrones de la dinámica del bosque es la hipótesis de Hill & Hamer (1998), quien afirma que una comunidad con cierto nivel de disturbio se ajusta a la serie logarítmica y una comunidad no perturbada se ajusta a la serie log-normal.

Por lo tanto, se podría sugerir que el área de estudio está perturbada, principalmente la parte baja que desde varias décadas ha estado sometida a diferentes grados de presión antrópica (Sherman *et al.* 2005). Pese a estas explicaciones, es posible suponer que este ajuste a serie logarítmica puede deberse a que los muestreos realizados están describiendo muestras pequeñas de una comunidad más grande, que en realidad es lognormal (Hugues 1986).

H. gilbertiana y *H. dielsiana* fueron las especies que presentaron la mayor abundancia, debido a que alcanzaron la mayor amplitud altitudinal (600–2 000 m y 800–1 800 m, respectivamente). Esta distribución es acorde a la hipótesis planteada por Sklenar & Jorgensen (1999), quienes predicen que las especies con un rango altitudinal amplio ocupan grandes áreas y contienen potencialmente ecotipos importantes, ya que pueden migrar hacia áreas vecinas y, finalmente, ocurrir sobre zonas con hábitat estrechos como el bosque de montañas (Stevens 1992). *H. caquetensis*, *H. lourtegiae* y *H. spathocircinata* son las especies que estuvieron

restringidas a una cota altitudinal.

En esta investigación se amplió el rango altitudinal de las siguientes especies:

1. *H. chartacea* fue registrada hasta los 1 200 m, con límites hacia la transición del piso tropical al subandino, mientras que Kress *et al.* (1999) y Andersson (1999) la reportaron sólo en el piso tropical.
2. *H. dielsiana* y *H. gilbertiana*, que habían sido registradas en el piso premontano o subandino, se encontraron en la selva tropical desde los 800–1 800 m y 600–2 000 m, respectivamente (Kress *et al.* 1999). El mismo autor estableció la distribución altitudinal de *H. orthotricha* hacia el piso tropical, pero en esta investigación su límite se presentó a comienzos de la selva subandina, hacia los 1 200 m.

Debido a que, *H. caquetensis* es una especie con rareza biogeográfica (Halffter & Ezcurra 1992) será más susceptible a los grados de amenaza antrópica y, por ende, tenderá a una irremediable extinción. Por lo tanto, salvar esta especie se torna un tanto complicado, ya que, al encontrarse en elevaciones altas, sus poblaciones son pequeñas y menos probables de ser rescatadas por la dispersión a otras zonas, esto se conoce como el “efecto rescate” (Brown & Kodric 1977 y Lomolino 2001).

Además, *H. lourtegiae* es una especie de la cual solo se encontró un individuo restringido en el interior del bosque secundario. Por lo tanto, sería otra de las especies que necesita mayor atención a la hora de establecer las estrategias de conservación y manejo adecuado de las poblaciones de heliconias presentes en el Municipio de Florencia (Caquetá, Colombia). Si no se implementan estrategias de conservación a corto plazo esta especie tendrá la misma suerte de muchas heliconias que se han reportado como extintas o en algún tipo de amenaza.

Abalo & Morales (1991) reportan la pérdida de dos especies de Heliconias en el Ecuador y cuatro más categorizadas en estado vulnerable y una en peligro para el Brasil (Lima 1998, Ribeiro *et al.* 2001). La Lista Roja de la UICN (1997) ha identificado a 43 especies de esta familia en algún tipo de amenaza, gran parte de estas se encuentra en estado vulnerable. En el último siglo, el Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt (2001) reportó 44 especies, lo que indica que este número puede seguir aumentando si no se toman medidas para prevenir la amenaza de supervivencia de las especies.

Hábitat

Aunque la mayoría de las especies se registraron en el interior del bosque, las heliconias prefirieron sitios bien iluminados como borde de carreteras, borde de bosque, bosque ripario y claros dentro del bosque, y muy pocas se han adaptado a sitios como potreros donde la luz incide directamente (*H. stricta* y *H. orthotricha*).

Por lo tanto, estas plantas proliferan en ecosistemas perturbados y con sombrero parcial (Devia 1995, Kress *et al.* 1999).

Esta información es un indicativo del riesgo que corre este tipo de plantas al no adaptarse a los cambios de su hábitat producidos por la insaciable intervención antrópica. De seguir así, se produciría un declive severo de las especies restringidas únicamente al interior del bosque y una reducción en el rango altitudinal (Thiollay 1996 y Criley & Broschat 1992).

Recambio de especies

El alto recambio de especies a lo largo de un gradiente altitudinal ha sido reportado por Hamilton 1975, Hamilton *et al.* 1989, Kotze & G.O'Connor (2000) y Weiguo (2009), reflejando el cambio en las condiciones ambientales y los límites del rango de adaptabilidad de las especies (Thiollay 1996).

La mayor similitud en la composición de especies se encontró entre los 1 400–1 600 m, el mismo patrón reportado por Malagón (2003). A elevaciones bajas la similitud disminuye porque la diversidad beta es alta, mientras que sobre altitudes altas el recambio de especies es menor y, por lo tanto, la similitud entre sitios contiguos aumenta (Vargas & Hernández 2001, Vázquez 2008).

MacArthur (1972), Phillips *et al.* (1994) y Vázquez & Givnish (1998) sugieren que los bosques tropicales de tierras bajas pueden ser más diversos que altitudes altas porque muestran más recambio espacial en la composición de especies.

Conclusiones

A lo largo del gradiente altitudinal evaluado, se registraron 17 especies, donde *H. gilbertiana* fue la más abundante, mientras que *H. lourtegiae* sólo presentó un individuo en todo el muestreo. El alto número de especies catalogadas podría indicar que el gradiente altitudinal presenta algún tipo de disturbio.

La abundancia, riqueza y diversidad de especies presentó un declive a medida que el gradiente altitudinal aumentaba, siguiendo una curva monótonica debido a la influencia de factores como la altitud y la temperatura; adicionalmente, la humedad, factores edáficos, luminosidad, topografía y competencia posiblemente juegan un papel importante en los patrones biogeográficos de las heliconias.

Aunque el mayor número de especies se registró en el interior del bosque, las heliconias mostraron preferencia por sitios bien iluminados, como borde de carretera, borde de quebradas, claros dentro del bosque y zonas abiertas. *H. orthotricha* y *H. stricta* confinadas en potreros, son especies colonizadoras y por lo tanto, desempeñan un papel prescindible en los procesos sucesionales del bosque.

La coexistencia de especies simpátricas se vería favorecida por las variaciones microclimáticas que se pueden presentar dentro de una misma área; además las características del suelo a pequeña escala podrían constituir factores de selección.

Se amplió la distribución altitudinal de *H. chartacea* y *H. orthotricha* hacia los 1 200 m. *H. dielsiana* y *H. gilbertiana* se registraron en la zona tropical.

Finalmente, se destaca el nuevo reporte de *Heliconia* sp. nov., cuyas poblaciones fueron escasas y restringidas a dos cotas altitudinales sobre el piedemonte amazónico.

Agradecimientos

A Edwin Trujillo y Alexander Velásquez por las correcciones del manuscrito, especialmente a Alexander por su colaboración en el análisis estadístico. A Camila, Don Arsenio y Luis Eduardo por facilitar el ingreso y estudio en sus predios. A Eder Checa, Yarelis Mora, Luisa Torres, María Diez, Laura Rivera, Guillermo Betancourt, Cielo Marín, Cecilia Calderón.

Literatura citada

- Abalo, J. & G. Morales. 1991. Seis (6) Heliconias nuevas del Ecuador. Separata del Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. N° 147 Tomo XLIV. 137-151.
- Abraham de Noir, F.; S. Bravo & R. Abdala. 2002. Mecanismos de dispersión de algunas especies de leñosas nativas del Chaco Occidental y Serrano. Quebracho, 9:140-150.
- Acosta, J. 2002. Análisis de la producción de flores y follajes Tropicales en Putumayo. Proyecto de desarrollo alternativo en Colombia (CAD). Colombia Alternative Development Project. Chemonics International Inc.
- Álvarez, M., F. Escobar, H. Mendoza, H. Villarreal. 1999.

- Caracterización de la Biodiversidad en áreas prioritarias de la vertiente oriental de la cordillera oriental. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Bogotá, D.C.
- Andersson, L. 1999. Heliconiaceae. En: Berry, P.; K. Yatskievych and B. Holst. Flora of the Venezuela Guayana. Missouri Botanical Garden Press. Vol. 5, pp: 583-591.
- Barreto, L. & C. Irama. 2002. Caracterización de las plantas asociadas a los suelos serpentínicos de Loma de Hierro. Venezuela. En: Resúmenes VIII Congreso Latinoamericano de Botánica.
- Barry, C. & P. Moore. 2005. Biogeography: An ecological and evolutionary approach. Seventh edition.
- Beals, E. 1969. Vegetational change along Altitudinal Gradients. p 981. Science, New Series. Vol. 165(3987):981-985.
- Benavides, I., D. Burbano, S. Urbano, M. Solarte. 2007. Efecto del gradiente altitudinal sobre aspectos autoecológicos de *Espeletia pycnophylla* ssp. *Angelensis* Cuatrec. (Asteraceae) en el páramo el Infiernillo (Nariño-Colombia). En: Actual. Biol., 29(86):41-53.
- Berry, F. & J. Kress. 1991. *Heliconia*, an Identification Guide. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Berry, P., K. Yatskievych, B. Holst. 1999. Heliconiaceae. Flora of the Venezuelan Guayana. Missouri Bot. Gard. Press. Vol. 5, pp: 583-590.
- Betancur, J. & J. Kress. 1995. Distribución geográfica y altitudinal del género *Heliconia* (Heliconiaceae) en Colombia. In: S. P. Churchill, H. Balslev, E. Ferero & J. L. p513-523.
- Betancur, J. 2005. Familia Heliconiaceae. Universidad Nacional de Colombia Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá, D.C.
- Biotrade. 2006. Diagnóstico de la cadena productiva de heliconias y follajes en los Departamentos del eje cafetero y Valle del Cauca (Colombia).
- Blake, J. & B. Loiselle. 2000. Diversity of birds along an elevational gradient in the Cordillera Central, Costa Rica. The Auk, 117(3):663-686.
- Brown, J. & A. Kodric. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction ecology. 58:445-449.
- Brown, J. 1995. Macroecology. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- Brown, J., G. Stevens, D. Kaufman. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. Annu. Rev. Ecol. Syst., 27, 597-623.
- Bull, C. 1991. Ecology of parapatric distributions. Annual Review Ecology System, 22:19-36.
- Burger, W. 1995. Biodiversity and conservation of neotropical montane forests. New York Botanical Garden. p. 127-133.
- Calderón, N. 2007. Construyendo Agenda 21 para el Departamento de Caquetá: Una construcción colectiva para el Desarrollo Sostenible de la Amazonia Colombiana. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. Bogotá, D.C.
- Carrero, V. & L. Ortiz. 2008. Diversidad de aves en un gradiente altitudinal en la Reserva Forestal Amazónica-Caquetá. Trabajo de Grado. Programa de Biología. Universidad de la Amazonia. Florencia (Caquetá, Colombia).
- Castro, Y. 2008. Planificación y evaluación de los recursos de la tierra de la granja de Macagual para determinar alternativas de usos más sostenibles (Levantamiento Topográfico con GPS). Trabajo de grado. Programa Ingeniería Agroecológica. Facultad de Ingeniería. Universidad de la Amazonia. Florencia (Caquetá, Colombia).
- Connell, J. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science, 199, 1302-1310.
- Criley, R. & T. Broschat. 1992. Heliconia: Botany and Horticulture of a New Floral Crop. Department of Horticulture. University of Hawaii. [citado en: 28 de octubre de 2008] disponible en: <http://books.google.com.ar/book>.
- Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York.
- Cuatrecasas, J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, 10(40):221-268.
- Devia, A. 1995. Heliconias del Valle del Cauca. Instituto Vallecaucano de Investigaciones. Marín y Mora Ltda. Tuluá (Valle del Cauca, Colombia).
- Ellenberg, H. 1979. Zeigerwerte der gefasspflanzen mitteleuropas. Second edition. Scripta Geobotanica, 9, 1-122.
- Erschbamer, B., T. Kiebacher, M. Mallaun, P. Unterluggauer. 2008. Short-term signal of climate change along an altitudinal gradient in the South Alps. Plant Ecology, 11, p.2.
- Fermín, M. 1999. Apuntes sobre Biodiversidad y Conservación de Insectos: Dilemas, ficciones y ¿soluciones? Boletín electrónico de Entomología: Aracnet. Vol. 2.
- Fitter, A. & R. Hay. 2002. Environmental physiology of plants. 3rd ed. Academic Press.
- Frahm, J. & S. Gradstein. 1991. An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. Journal of Biogeography, 18:669-678.
- Galeano, G. 1992. Patrones de distribución de las palmas de Colombia. Insituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional. Bogotá, Colombia. Bull. Inst. fr. études andines, 21(2):599-607.
- Gentry, A. & R. Ortiz. 1993. Patrones de composición florística en la Amazonia Peruana. En: Kalliola, R., M. Puhakka, W. Danjoy (ed.). Vegetación húmeda Tropical en el Llano Subandino. Proyecto Amazonia, Universidad de Turku, Filandia-PAUT. Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales-ONERN. Perú. pp: 155-166.
- Gentry, A. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forests. Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests. New York Botanical Garden. New York.
- Gobernación del Caquetá, Universidad de la Amazonia, Instituto SINCHI, IGAC-Regional Amazonia. 2002. Atlas General del Caquetá, Ordenamiento territorial. Edit. Ministerio del Interior. Florencia (Caquetá, Colombia).
- Grime, J. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242:344-347.
- Guisan, A. & N. Zimmemarnn. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecological Modelling, 135:147-186.
- Guo, Q., J. Brown, T. Valone. 2000. Abundance and distribution of desert annuals: are spatial and temporal patterns related?. *Journal of Ecology*, 88:551-560.
- Gurevitch, Scheiner, Fox. 2002. The ecology of plants.
- Halffter, G. & E. Ezcurra. 1992. ¿Qué es la biodiversidad? En: La diversidad biológica de Iberoamérica I. Acta Zoológica Mexicana. Programa Iberoamericano de ciencia y tecnología para el desarrollo. Instituto de Ecología, A.C. México, D.F.
- Hamilton A. C., C. K. Ruffo, I. V. Mwashia, C. Mmari, J. C. Lovett. 1989. A survey of forest types on the East Usambaras using the variable-area tree plot method. In: Hamilton, A. C. & R. Bensted-Smith (eds). Forest conservation in the East Usambara Mountains, Tanzania. The IUCN Tropical Forest Programme. pp. 213-225.
- Hamilton, A. 1975. A quantitative analysis of altitudinal zonation in Uganda forests. *Vegetatio*, 30, 99-106.

- Hausdorf, B. 2006. Latitudinal and altitudinal diversity patterns and Rapoport effects in North-West European land snails and their causes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 87:309-323.
- Heaney, L., P. Heideman, A. Rickart, B. Uzzurum, S. Klompen. 1989. Elevational zonation of mammals in the Central Philippines. *Journal of Tropical Ecology*, 5:259-280.
- Hemp, A. 2002. Ecology of the pteridophytes on the southern slopes of Mt. Kilimanjaro. *Plant Ecology*, 159:211-239.
- Hemp, A. 2006. Continuum or zonation? Altitudinal gradients in the forest vegetation of Mt. Kilimanjaro. *Plant Ecology*, 184:27-42.
- Hernández, J. 1984. Vistazo general sobre la protección de la naturaleza en Colombia. INDERENA. Bogotá, D. C. Inédito.
- Hernández, J., T. Walschburger, R. Ortiz, A. Hurtado. 1992a. Origen y Distribución de la Biota Suramericana y Colombiana. En: *La Diversidad Biológica de Iberoamérica I*. Primera Edición. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED-B). Instituto de Ecología, A.C. Secretaría del Desarrollo Social. p 55-98.
- Hernández, J., T. Walschburger, R. Ortiz, A. Hurtado. 1992b. Unidades biogeográficas de Colombia. En: *La Diversidad Biológica de Iberoamérica I*. Primera Edición. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED-B). Instituto de Ecología, A.C. Secretaría del Desarrollo Social. p 105-149.
- Hill, J. & K. Hamer. 1998. Using species abundance models as indicator of habitat disturbance in tropical forests. *Journal of Applied Ecology*, 35:458-460.
- Hoyos, H. & A. Castro. 2004. Evaluación de *Metarhizium anisopliae*, como control biológico de la hormiga *Atta cephalotes* bajo condiciones climatológicas del piedemonte Caqueteño especialmente en la Granja Santo Domingo, en el Departamento de Caquetá. En: Trabajo de grado. Programa Ingeniería Agroecológica. Universidad de la Amazonia. Florencia (Caquetá, Colombia).
- Hugues, R. 1986. Theories and Models of Species Abundance. *Am. Nat.*, 128(6):879-899.
- Huston, M. A. 1979. A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.*, 113:81-101.
- Hutchinson, G. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium in Quantitative Biology, 22:415-457.
- IGAC (Instituto Geográfico Agustín Codazzi). 1993. Aspectos ambientales para el ordenamiento territorial del occidente del departamento del Caquetá. Estudios en la Amazonia Colombiana-VIA. Programa Investigaciones para la Amazonia-INPA. Tomo I. Cap. I, II y III. Tropenbos. Bogotá, D. C. Instituto de Investigaciones biológicas Alexander Von Humboldt. 2001. Estrategia Nacional de Conservación de plantas. Biodiversidad. Siglo XXI. Bogotá, D. C.
- Integral S. A. (Ingenieros consultores). 1993. Estudio de Impacto Ambiental carretera Altamira-Florencia tramo las Doradas-Depresión el Vergel. Ministerio de Obras Públicas y Transporte. Primera parte. Plan de restauración. Medellín.
- INVÍAS (Instituto Nacional de Vías). 2000. Plan de Ordenamiento y manejo de la Cuenca Alta del Río Bodoquero. Florencia (Caquetá, Colombia).
- INVÍAS (Instituto Nacional de Vías). 2002. Estudio de declaración de una zona de reserva forestal protectora en el área de influencia de la vía Altamira-Florencia, sector municipio de Florencia. Corporación para el desarrollo sostenible del sur de la Amazonia-CORPOAMAZONIA. Florencia (Caquetá, Colombia).
- INVÍAS (Instituto Nacional de Vías). 2003. Manejo Geotécnico de la carretera Altamira-Florencia. Manual Geotécnico. Bogotá, D. C.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources). 1997. IUCN Red List of Threatened Plants.
- Kessler, M. 2000. 2001. Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes. *Biodiversity and Conservation*, 10:1897-1921.
- Kessler, M. 2000. Altitudinal Zonation of Andean Cryptogam Communities. *Journal of Biogeography*, 27(2):275-282.
- Kotze, D. & G. O'Connor. 2000. Vegetation variation within and among palustrine wetlands along an altitudinal gradient in KwaZulu-Natal, South Africa. *Plant Ecology*, 146:77-96.
- Kress, J. 1996. A synopsis of the genus *Heliconia* (Heliconiaceae) in Venezuela, with one new variety. Department of Botany, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D. C. Special Edition N° 6: 407-430.
- Kress, J. J. Betancur, B. Echeverry. 1999. Heliconias: Llamardas de la selva colombiana. Cristina Uribe Editores.
- Kubitzki, K., K. Kramer, C. Bayer, J. Green, J. Rohwer, J. Kadereit, V. Bittrich, H. Huber, C. Jeffrey. 2002. The Families and Genera of Vascular Plants: Flowering plants Monocotyledons. Springer. Berlin.
- Leal, I. 2006. Serviço Brasileiro de Respostas Técnicas (SBRT). Rede de Tecnologia de Bahia-RETEC. [citado en: 28 de octubre de 2008] disponible en: <http://www.sbrt.ibict.br>.
- Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peralta, G. Hartshorn. 1996. Tropical Forest Structure and Composition on a Large-Scale Altitudinal Gradient in Costa Rica. *The Journal of Ecology*, 84(2):137-152.
- Lieberman, M., D. Lieberman, G. Hartshorn, R. Peralta. 1985. Small-Scale Altitudinal Variation in Lowland West Tropical Forest Vegetation. *The Journal of Ecology*, 73(2):505-516.
- Lima, M. 1998. Categorias de espécies ameaçadas de extinção e seu significado para a conservação da biodiversidade. *Floresta e Ambiente*, 5(1):146-159.
- Lomolino, M. 2001. Elevational gradients of species density: Historical and Prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1):3-13.
- Loucks, O. 1970. Evolution of diversity, efficiency, and community stability. *Am. Zool.*, 10:17-25.
- Luna, D. 2000. Biogeografía ecológica actual de Araceae epífitas en los bosques tropicales del piedemonte Amazónico y la costa Pacífica nariñense. Trabajo de Grado. Programa de Biología con énfasis en Ecología. Facultad de Ciencias Naturales y Matemáticas. Universidad de Nariño. Medellín.
- MacArthur, R. 1972. *Geographical Ecology*. Harper & Row. New York.
- Magurran, A. 1989. *Diversidad ecológica y su medición*. Ediciones Vedral, Barcelona.
- Magurran, A. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Ediciones Vedral, Barcelona.
- Malagón, D., C. Pulido, D. Llinas, C. Chamorro. 1995. Suelos de Colombia. Origen, evolución, clasificación, distribución y uso. Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC). Santafé de Bogotá, D.C.
- Malagón, W. 2003. Caracterización de la flora de palmas a lo largo de un gradiente altitudinal en el eje del corredor vial Florencia-Suaza, Cordillera Oriental (Colombia). Trabajo de Grado. Programa de Biología con énfasis en Biorrecursos. Facultad de Ciencias Básicas. Universidad de la Amazonia. Florencia (Caquetá, Colombia).
- Mardres, J. 1970. Distribution of Melastomataceae along environmental gradients in Peru and the Dominican Republic. Master's thesis. Univ. of Maryland.
- Marín, A. & A. Aguilar. 2004. Diversidad de murciélagos en un

- gradiente altitudinal en la vertiente oriental de la Cordillera Oriental de los andes colombianos (Florencia-Caquetá). Trabajo de Grado. Programa de Biología con énfasis en Biorrecursos. Facultad de Ciencias Básicas. Universidad de la Amazonia. Florencia (Caquetá, Colombia).
- Marquez, E., M. Fariñas, B. Briceño, F. Rada. 2004. Distribution of grasses along an altitudinal gradient in a Venezuelan paramo. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77:649-660.
- Marshall, J. K. 1968. Factors limiting the survival of *Corynephorus canescens* (L.) Beauv. in Great Britain at the northern edge of its distribution. *Oikos*, 19:206-16
- Martínez, X. & G. Galeano. 1994. Los platanillos del Medio Caquetá: Las heliconias y el *Phenakospermum*. Editorial Tropenboa. Florencia (Caquetá, Colombia).
- Maya, I. 2002. Macagual: Investigación agroforestal y desarrollo tecnológico para el área intervenida de la Amazonia Colombiana. *Revista innovación y cambio tecnológico*, 2(3):46-48.
- Mesquita, R., K. Ickes, G. Ganade, G. Williamson. 2001. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology*, 89:528-537.
- Miyakawa, V., J. Alvarez, F. Encarnación, J. Gasché, V. Montreuil, E. Otarola. 2004. Guía para estudiar patrones de distribución de especies amazónicas. Biodamaz. Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana-IIAP. Documento técnico N° 5. Iquitos-Perú.
- Molina, L., E. Serna, L. Urrego. 1998. Clasificación fitosociológica de un bosque de niebla en la Reserva Natural Karagabi, Pueblo Rico, Risaralda. *Crónica Forestal y del Medio Ambiente*, 13(1):1-17.
- Monier, M. & M. Abd El-Ghani. 2000. Floristic and environmental relation in two extreme desert zones of western Egypt. *Global Ecology and Biogeography*, 9:449-516.
- Muñoz, J. 1990. Diversidad y hábitos de murciélagos en transectos altitudinales a través de la Cordillera Central de los Andes en Colombia. *Studies on Neotropical fauna and environment*, 25 (1):1-17.
- Murillo, J. 1999. Composición y distribución del género *Croton* (Euphorbiaceae) en Colombia, con cuatro especies nuevas. *Caldasia*, 21(2):141-166.
- Oommen, M. & K. Shanker. 2005. Elevational species richness patterns emerge from multiple local mechanisms in Himalayan woody plants. *Ecology*, 86(11):3039-3047.
- Palacios, M. & L. Constantino. 2006. Diversidad de Lepidópteros Rhopaloceros en un gradiente altitudinal en la Reserva Natural El Pangan, Nariño, Colombia. *Boletín Científico. Museo de Historia Natural*, vol 10, p.258-278.
- Pausas, J. & M. Austin. 2001. Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal. *Journal of Vegetation Science*, 12:153-166.
- Pausas, J. 1994. Species richness patterns in the understorey of Pyrenean *Pinus sylvestris* forest. *J. Veg. Sci.*, 5:517-524.
- Pendry, C. & J. Proctor. 1996. The causes of Altitudinal Zonation of Rain Forests on Bukit Belalong, Brunei. *The Journal of Ecology*, 84(3):407-418.
- Phillips, O. L., P. Hall, A. H. Gentry, S. A. Sawyer, R. Vasquez. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests. *National Academy of Sciences of the United States of America*, 91(7):2805-2809.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient in species richness: a uniform pattern? *Ecography*, 18:200-205.
- Rahbek, C. 1997. The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. *American Naturalist*, 149:875-902.
- Rangel, Ch. 1995. La diversidad florística en el espacio andino de Colombia. *Biodiversity and conservation of neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden. New York.
- Rey, J. 1995. Patterns of diversity in the strata of boreal forest in British Columbia. *J. Veg. Sci.*, 6:95-98.
- Ribeiro, S., X. Buitrón, L. Oliveira & M. Martins. 2001. Plantas Medicinales del Brasil: Aspectos generales sobre legislación y comercio.
- Rincón, E. 2003. Amazonia Colombiana: Geografía, Ecología y Medio Ambiente. Florencia (Caquetá, Colombia).
- Rivas, R. & C. Ramos. 2002. Estructura y composición florística de la vegetación con DAP 10 cm para el análisis de la situación ecológica del Roble (*Quercus humboldtii*) en el bosque de la Vereda Las Brisas, Municipio de Florencia. Trabajo de Grado. Programa Ingeniería Agroecológica. Facultad de Ingeniería. Universidad de la Amazonia. Florencia (Caquetá, Colombia).
- Root, T. 1988. Energy constraints on avian distributions and abundances. *Ecology*, 69:330-339.
- Saldarriaga, J. & T. Van der Hammen. 1993. Capítulos IV-V-VI. En: IGAC. 1993. Aspectos para el ordenamiento territorial de occidente del Departamento del Caquetá. Tomo II. Instituto Geográfico Agustín Codazzi-IGAC, Tropenbos. Bogotá, D. C.
- Salinas, N. & J. Betancur. 2002. Distribución de las Costáceas en Colombia. En: Resúmenes VIII Congreso Latinoamericano de Botánica.
- Samson, D., E. Rickart, P. Gonzáles. 1997. Ant Diversity and Abundance Along an Elevational Gradient in the Philippines. *Biotrópica*, 29(3):349-363.
- Sherman, R., P. Martin, T. Fahey. 2005. Vegetation environmental relationships in forest ecosystems of the Cordillera Central Dominican Republic. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 132(2):293-310.
- Silman, M. 2007. Plant species diversity in Amazonian forests. In: Bush, M. and J. Flenley. *Tropical Rainforest Responses to Climatic Change*.
- Simpson, B. & C. Todzia. 1990. Patterns and processes in the development of the high Andean Flora. *Amer. J. Bot.*, 77(11):1419-1432.
- Sklenar, P. & P. Jorgensen. 1999. Distribution Patterns of Paramo Plants in Ecuador. *Journal of Biogeography*, 26(4):681-691.
- Solís, V. & A. Panseri. 2004. Análisis de los patrones de distribución geográfica de las poblaciones del complejo *Turnera sidoides* L. Universidad Nacional del Nordeste. Comunicaciones Científicas y Tecnológicas 2004. Resumen: B-031.
- Stevens, G. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist*, 140:893-911.
- Stevens, W., C. Ulloa, A. Pooland, O. Montiel. 2002. Flora de Nicaragua: Angiospermas. Tomo II. Missouri Botanical Garden Press. p 1131-1140.
- Takyu, M., S. Aiba, & K. Kitayama. 2002. Effects of topography on tropical lower montane forests under different geological conditions on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecol.*, 159:35-49.
- Teneb, E.; L. Cavieres; M. Parra & A. Marticorena. 2004. Patrones geográficos de distribución de árboles y arbustos en la zona de transición climática mediterráneo-templada de Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 77(1):51-71.
- Ter, B. & Barendregt, L. 1986. Weighted averaging of species indicator values: its efficiency in environmental calibration. *Mathematical Biosciences*, 78:57-72.
- Terborgh, J. 1971. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Perú.

- Ecology, 52:23-40.
- Terborgh, J. 1977. Bird Species Diversity on an Andean Elevational Gradient. *Ecology*, 58(5):1007-1019.
- Thiollay, J. 1996. Distributional patterns of raptors along altitudinal gradients in the northern Andes and effects of forest fragmentation. *Journal of Tropical Ecology*, 12(4):535-560.
- Tilman, D. 2007. Interspecific competition and multispecies coexistence. p 84-97. In: May, R. and McLean, A. *Theoretical Ecology: Principles and applications*. 3rd ed. University of Oxford. Oxford.
- Trujillo, E. & J. Otero. 2009. Distribución altitudinal de aráceas epífitas en la vertiente este de la cordillera oriental del municipio de Florencia (Caquetá-Colombia). En: V Congreso Colombiano de Botánica. Resúmenes. San Juan de Pasto. p. 144.
- Tuttle, M. 1970. Distribution and zoogeography of Peruvian bats, with comments on natural history. *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 49:45-86.
- Vargas, J. & A. Hernández. 2001. Distribución altitudinal de la mastofauna en la Reserva de la Biosfera "El Cielo", Tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 82:83-109.
- Vásquez, M. 2007. Aspectos de la estructura y dinámica de la vegetación herbácea de las lomas de Villa María (Lima) mediante la comparación de dos métodos de muestreo. Universidad Nacional Federico Villarreal. Lima.
- Vázquez A. & T. Givnish. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *J. Ecol.*, 86:999-1020.
- Vázquez, S. 2008. Ecología de comunidades de macromicetos a lo largo de un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepejl, Oaxaca. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Investigación para el desarrollo integral regional, Unidad Oaxaca. Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca.
- Vries, T. & J. Jaramillo. 2004. Dinámica de la vegetación del Paramo de La Virgen del Antisana. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. *Nuestra Ciencia*, N° 6, p: 33-35.
- Wang, G. 2002. Species diversity of plant communities along an altitudinal gradient in the middle section of northern slopes of Qilian Mountains, Zhangye, Gansu, China. *Biodiv. Sci.*, 10:7-14.
- Weaver, P. 1991. Environmental gradients affect forest composition in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Interciencia*, 16:142-151.
- Weiguo, S. 2009. Plant diversity patterns and their relationships with soil and climatic factors along an altitudinal gradient in the middle Tianshan Mountain area, Xinjiang, China. *Ecol. Res.*, 24:203-314.
- Whittaker, R. 1972. Evolution And measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2/3):213-251.
- Wilson M. & A. Shmida. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *J. Ecol.*, 72:1055-1064.
- Zeilhofer, P. & M. Schessl. 1999. Relationship between vegetation and environmental conditions in the northern Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Journal of Biogeography*, 27:159-168.
- Zhao, Ch., W. Chen, Z. Tian, Z. Xie. 2005. Altitudinal Patterns of Plant Species Diversity in Shennongjia Mountains, Central China. *Journal Integrative Plant Biology*, 47(12):1431-1449.