

**PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES  
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Diversidad, análisis estructural y aspectos florísticos relevantes de  
las lianas en una parcela de bosque muy húmedo premontano,  
Amazonía Ecuatoriana**

**Disertación previa a la obtención del título de  
Licenciado en Ciencias Biológicas**

**HUGO G. ROMERO-SALTOS**

**Quito, Marzo 1999**

Pontificia Universidad Católica del Ecuador  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales  
Departamento de Ciencias Biológicas

Yo, Renato Valencia, certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas titulada “Diversidad, análisis estructural y aspectos florísticos relevantes de las lianas en una parcela de bosque muy húmedo premontano, Amazonía Ecuatoriana”, presentada por el señor Hugo Geovanny Romero Saltos, ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Dr. Renato Valencia  
Director de disertación

Quito, 22 de marzo de 1999

*A mi padre, mi madre, mis hermanas  
y a toda mi familia  
por abrigar y amparar lo que trasciende.*

*...y, claro, a Ti*

## AGRADECIMIENTOS

Esta tesis no hubiese sido posible sin la ayuda de mil personas e instituciones, pero hay quienes debo demasiado:

A la Fundación OMAERE, al Parque Pedagógico Etnobotánico OMAERE y a la Comisión Europea por todo el apoyo económico y logístico brindado, en especial a su personal en Quito y en Puyo.

Al Herbario QCA del Dpto. de Ciencias Biológicas de la PUCE por el respaldo institucional y científico. La sincera amistad de su personal administrativo y científico no será olvidada.

Al Herbario QCNE por facilitar enormemente la identificación de las colecciones. Su personal administrativo y científico siempre estuvo dispuesto a colaborar.

A Renato Valencia, director de esta tesis, quien oportunamente supo corregir y evaluar el desarrollo del presente estudio en un ambiente de paciencia y confianza.

A Laurence Lebrun, directora ejecutiva de la Fundación OMAERE, cuya comprensión y apoyo jamás falló.

A Felipe Wampash, indígena shuar, y su familia por todo lo que significó el permitir el acceso a su bosque y hospedarnos en su propiedad. Gracias también a Cristobal Kasent y Paola Barriga, ustedes hicieron más fácil el trabajo de campo y de herbario.

A Patricio Yáñez, Mauricio Gavilanes y Fredy Cáceres, mis amigos de siempre, por leer y comentar sobre la tesis cuando ésta era solo un proyecto y cuando ya era realidad.

A Guillermo Paz y Miño, del Departamento de Biología de la Universidad de Missouri–St. Louis, por todo el asesoramiento oportunamente recibido.

A Robyn Burnham, del Museo de Paleontología de la Universidad de Michigan, por iniciarme en la taxonomía de lianas, asistir en la búsqueda bibliográfica y revisar parte de uno de los manuscritos preliminares.

A Jacob Nabe-Nielsen de la Universidad de Aarhus por compartir sus importantes datos sobre diversidad y distribución de lianas en Yasuní y ser uno de los más efusivos lectores de uno de los manuscritos preliminares.

A Jaime Jaramillo y Julio Sánchez, miembros del Comité Lector, por sus sugerencias y tiempo gentilmente prestado al autor de la presente tesis.

Toda o parte de la colección de lianas fue revisada por los siguientes científicos, a quienes agradezco por ayudar con no pocas identificaciones: Robyn Burnham (MICH), Carlos Cerón (QAP), David Neill (QCNE y MO), Carl Lewis y Bente Klitgaard (AAU y K), Elvira Cotton (AAU) y Hanna Tuomisto y Kalle Ruokolainen (TUR).

A mis amigos(as) biólogos: Rommel, Mauricio, Giovanni, Karin, Silvia, Doris, Paulina, Selene, Iván, Catalina, Esteban, Manolo, Gorky, Nigel, Hugo M., Hugo N., Andrea, Miguel, Vero... gracias por todos sus consejos y ayuda desinteresada.

A quienes me conocen solo menos de lo que me conocen mis padres: Misioneras y Misioneros Identés. Un *gracias solo* por saber que están ahí (que no es lo mismo que un *solo gracias*).

En fin, gracias a todos los que faltan y... ¡Gracias a Dios que esto se acabó!

## TABLA DE CONTENIDOS

|  |      |
|--|------|
| Agradecimientos  | v    |
| Tabla de contenidos  | vi   |
| Lista de figuras   | viii |
| Lista de tablas  | x    |
| Lista de anexos  | xi   |
| <br>   |      |
| RESUMEN .....  | 1    |
| ABSTRACT .....   | 2    |
| 1. INTRODUCCIÓN .....                                      | 3    |
| 1.1. ¿QUÉ ES UNA LIANA? .....                              | 5    |
| 1.2. ECOLOGÍA DE LIANAS .....                              | 7    |
| 1.2.1. Diversidad .....                                    | 7    |
| 1.2.2. Distribución y abundancia.....                      | 8    |
| 1.2.3. Biomasa de las lianas en el bosque.....             | 10   |
| 1.2.4. Fenología de lianas .....                           | 10   |
| 1.2.5. Interrelaciones entre lianas y árboles.....         | 10   |
| 1.2.6. Interrelaciones entre lianas y animales .....       | 12   |
| 1.3. ASPECTOS ANATÓMICOS Y FISIOLÓGICOS DE LAS LIANAS..... | 13   |
| 1.4. ASPECTOS EVOLUTIVOS DE LAS LIANAS.....                | 15   |
| 1.5. IMPORTANCIA DE LAS LIANAS PARA EL HOMBRE.....         | 17   |
| 1.5.1. Importancia etnobotánica y económica.....           | 17   |
| 1.5.2. Importancia forestal .....                          | 18   |
| 2. MATERIALES Y MÉTODOS .....                              | 19   |
| 2.1. ÁREA DE ESTUDIO.....                                  | 19   |
| 2.2. METODOLOGÍA.....                                      | 20   |
| 3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN .....                            | 23   |
| 3.1. DIVERSIDAD Y ASPECTOS FLORÍSTICOS .....               | 23   |
| 3.1.1. A nivel de especies .....                           | 23   |
| 3.1.1.1. Estudios de lianas en áreas mayores a 0,1 ha..... | 26   |
| 3.1.1.2. Estudios de lianas en áreas de 0,1 ha.....        | 30   |
| 3.1.2. A nivel de géneros .....                            | 31   |
| 3.1.3. A nivel de familias .....                           | 31   |

|   |    |
|---|----|
| 3.2. ANÁLISIS ESTRUCTURAL.....  | 33 |
| 3.2.1. Densidad.....  | 33 |
| 3.2.2. Frecuencia .....   | 35 |
| 3.2.3. Dominancia .....   | 36 |
| 3.2.4. Longitud .....   | 37 |
| 3.2.5. Tamaño de las lianas.....  | 39 |
| 3.3. ÍNDICE DE VALOR DE IMPORTANCIA PARA LAS ESPECIES DE LIANAS<br>(IVIL) y VALOR DE IMPORTANCIA PARA LAS FAMILIAS DE LIANAS<br>(VIFL)..... | 41 |
| 4. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES .....   | 42 |
| 5. LITERATURA CITADA .....  | 43 |
| 6. FIGURAS .....  | 51 |
| 7. TABLAS.....  | 66 |
| 8. ANEXOS .....   | 76 |

## LISTA DE FIGURAS

### Figura 1

Ubicación del área de estudio en las cercanías de la comunidad de Chuwitayo, provincia de Pastaza, Amazonía Ecuatoriana ( $1^{\circ}53'5''$  S,  $77^{\circ}46'50''$  O ; 850 m de altitud). Adjunto, diagrama climático del Puyo, la estación meteorológica más cercana.

### Figura 2

Mapa topográfico de la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud). La diferencia en altitud entre las líneas de contorno es de 5 m. Las líneas entrecortadas representan los claros presentes en la parcela.

### Figura 3

Curva especies – área de tres estudios de lianas en la Amazonía Ecuatoriana: Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud), Cuyabeno (1 ha: 100 x 100 m; 250 m de altitud; Paz y Miño 1990) y Yasuní (2 x 0,2 ha; 240 m de altitud; Nabe-Nielsen 1998).

### Figura 4

Número de especies de lianas con diámetro  $\geq 2,5$  cm en muestras de 0,1 ha (10 x [2x50] m) en el Neotrópico según la altitud y la precipitación (datos y referencias en el Anexo 4).

✦ = Presente estudio.

### Figura 5

Diversidad de familias en tres estudios ecológicos de lianas en la Amazonía Ecuatoriana: Cuyabeno (Paz y Miño 1990), Yasuní (Nabe-Nielsen 1998) y Chuwitayo (presente estudio). Se indica el número de especies presentes en cada familia.

### Figura 6

Porcentajes acumulados de densidad, área basal y longitud vs. porcentaje de especies de lianas en Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud).

### Figura 7

Densidad de lianas con diámetro  $\geq 2,5$  cm en muestras de 0,1 ha (10 x [2x50] m) en el Neotrópico según la altitud y la precipitación (datos y referencias en el Anexo 4).

✦ = Presente estudio.

### Figura 8

Distribución espacial de las especies más abundantes de lianas que presentan un patrón agregado o semiagregado en la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud).

Las líneas entrecortadas representan los claros encontrados en la parcela.  $\bar{X}$  = media,  $s^2$  = varianza.

### Figura 9

Distribución espacial de las especies más abundantes de lianas que presentan un patrón aleatorio en la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud). Las líneas entrecortadas

representan los claros encontrados en la parcela.  $\bar{X}$  = media,  $s^2$  = varianza.

**Figura 10**

Distribución espacial de las lianas de la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud) con los claros existentes dibujados con líneas entrecortadas. Se encontraron en promedio 21,7 individuos de lianas por cada 10 x 10 m ( $s^2 = 78.6$ ).

**Figura 11**

Distribución en rangos de diámetro de 5 mm de las lianas de la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud). Valor en paréntesis excluido del rango.

**Figura 12**

Distribución en rangos de longitud de 5 m de las lianas de la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud). Valor en paréntesis excluido del rango.

**Figura 13**

Diagrama de dispersión en rangos de 5 m de longitud y 5 mm de diámetro de las lianas en la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud). Dentro de los círculos se indica el número de lianas presentes en cada combinación.

**Figura 14**

Valores de Importancia para las Familias de Lianas (VIFL) en la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud).

## LISTA DE TABLAS

### Tabla 1

Comparación entre dos inventarios cuantitativos de lianas en la Amazonía ecuatoriana realizados con similar metodología: Cuyabeno (Paz y Miño 1990) y Chuwitayo (presente estudio). Los valores en corchetes incluyen hemiepífitas.

### Tabla 2

Especies de hemiepífitas leñosas registradas en Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud) y en Cuyabeno (1 ha: 100 x 100 m; 250 m de altitud; Paz y Miño 1990). Estas especies se excluyen del análisis cuantitativo del presente estudio, pero se incluyen en Cuyabeno.

### Tabla 3

Especies trepadoras cuya forma de vida no es claramente definida en la literatura, pero que fueron consideradas en el análisis cuantitativo del presente estudio (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud) y en el de Cuyabeno (1 ha: 100 x 100 m; 250 m de altitud; Paz y Miño 1990).

### Tabla 4

Número de especies (# spp.) y de individuos (# ind.) de lianas en la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud) según diferentes rangos de diámetro y métodos de muestreo.

### Tabla 5

Diversidad de géneros compartidos entre tres estudios ecológicos de lianas en la Amazonía Ecuatoriana: Cuyabeno (1 ha: 100 x 100 m; 250 m de altitud; Paz y Miño 1990), Yasuní (2 x 0,2 ha; 240 m de altitud; Nabe-Nielsen 1998) y Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud; presente estudio). Se incluyen los géneros de hemiepífitas.

### Tabla 6

Valores relativos (rel.) de densidad (Dens.), dominancia (Dom.), diversidad (Div.), longitud (Long.), y Valores de Importancia para las familias de lianas en Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud) y Cuyabeno (1 ha: 100 x 100 m; 250 m de altitud; Paz y Miño 1990). Los dos estudios han utilizado similar metodología.

### Tabla 7

Especies de lianas con mayor Índice de Valor de Importancia (IVIL) registradas en la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud). Se reportan los valores absolutos (abs.) y relativos (rel.) de cada variable.

### Tabla 8

Lianas de mayor diámetro encontradas en la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud).

### Tabla 9

Área basal total de lianas en diferentes estudios en el mundo. Se incluye el número de individuos (# ind.) registrado en cada sitio.

## LISTA DE ANEXOS

### Anexo 1

Especies en estado reproductivo registradas en la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud) entre febrero y mayo de 1997 según las colecciones de campo.

### Anexo 2

Valores absolutos (abs.) y relativos (rel.) de las 137 especies de lianas (82 géneros, 39 familias) registradas en la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud). Se excluyen hemiepífitas.

### Anexo 3

Riqueza de especies (# spp.) y número de individuos (# ind.) de lianas en muestras neotropicales, excluyendo aquellas realizadas con la metodología de Gentry. En cada país, las localidades se ordenan por altitud.

### Anexo 4

Riqueza de especies (# spp.) y número de individuos (# ind.) de lianas en muestras neotropicales de 0,1 ha realizadas con la metodología de Gentry (10 transectos de 2 x 50 m; lianas con diámetro  $\geq 2,5$  cm). No se incluyen datos de hemiepífitas trepadoras. En cada país, las localidades se ordenan por altitud.

### Anexo 5

Valores absolutos (abs.) y relativos (rel.) de las 98 especies de lianas (51 géneros, 35 familias) registradas en la parcela de Cuyabeno (1 ha: 100 x 100 m; 250 m de altitud). Se incluyen hemiepífitas. (Reorganizado de Paz y Miño 1990 tomando en cuenta criterios taxonómicos actuales).

### Anexo 6

Diagrama posición ('rank') – abundancia relativa (Pi) ('rank-abundance diagram') de las especies de lianas en Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud) y Cuyabeno (1 ha: 100 x 100 m; 250 m de altitud; Paz y Miño 1990). Los dos estudios han utilizado similar metodología. Se indica el valor del índice de diversidad (H) y equidad (J) de Shannon.

## RESUMEN

En una parcela de 0,5 ha (50 x 100 m), ubicada en las cercanías de la comunidad shuar de Chuwitayo, Amazonía Ecuatoriana (1°53'5" S, 77°46'50" O), en bosque muy húmedo premontano (850 m de altitud, ~3000 mm de precipitación anual), se estudiaron las lianas con diámetro  $\geq 0,5$  cm. Se encontraron 1085 lianas en 137 especies, 82 géneros y 39 familias. Las lianas presentaron un área basal total de 3224 cm<sup>2</sup> y una longitud total de 12,5 km. La riqueza de especies fue considerablemente superior a otros estudios comparables en el Neotrópico, aunque similar a la reportada en 2 x 0,2 ha en el Parque Nacional Yasuní, Ecuador (Nabe-Nielsen 1998). La longitud fue proporcionalmente menor que la reportada en la parcela de 1 ha en la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno, Ecuador (Paz y Miño 1990). En general, la composición florística, la densidad y el área basal total se encuentran dentro de los patrones descritos para bosques neotropicales lluviosos de tierras bajas. Alrededor de la tercera parte de las especies de lianas registradas en la Amazonía Ecuatoriana  $\leq 1000$  m estuvieron presentes en tan solo 0,5 ha del bosque premontano en Chuwitayo, el cual también muestra una influencia Andina reflejada en el alto valor de importancia de Asteraceae y la presencia de elementos montanos como *Sarcorhachis sydownii*, *Celastrus* sp. y *Mikania* spp. La riqueza de especies y densidad de lianas con diámetro  $\geq 2,5$  cm en una muestra de 0,1 ha del bosque de Chuwitayo se ajustó, en general, a los patrones fitogeográficos regionales. A nivel local, la densidad de lianas en la parcela fue influenciada particularmente por la presencia de claros.

**Palabras claves:** bosque premontano, diversidad, estructura, florística, lianas

## ABSTRACT

All lianas with diameter  $\geq 0.5$  cm in a 0.5 ha plot (50 x 100 m) established near the shuar community of Chuwitayo, Ecuadorian Amazon (1°53'5" S, 77°46'50" W), were inventoried. The study area is classified as premontane wet forest (altitude: 850 m, annual precipitation: ~3000 mm). I found 1085 lianas in 137 species (82 genera, 39 families). The lianas had a total basal area of 3,224 cm<sup>2</sup> and a total length of 12.5 km. The number of species was notably higher than in other sites in the Neotropics, though similar to the data from 2 x 0.2 ha in Yasuni National Park, Ecuador (Nabe-Nielsen 1998). Total length was proportionally lower than similar data reported for a 1 ha plot in the Cuyabeno Faunistic Reserve, Ecuador (Paz y Miño 1990). In general, floristic composition, total density and basal area were in agreement with lowland neotropical rainforest patterns. About one third of the liana species occurring in the Ecuadorian Amazon  $\leq 1000$  m were present in the 0.5 ha plot, which also showed an Andean influence distinguished by the high importance value of Asteraceae and the presence of some montane elements such as *Sarcorrhachis sydownii*, *Celastrus* sp. and *Mikania* spp. Species richness and density of lianas with diameter  $\geq 2.5$  cm in a 0.1 ha sub-sample of the plot fitted, in general, regional phytogeographic patterns. At a local scale, liana density in the plot was particularly influenced by the presence of gaps.

**Keywords:** premontane forest, diversity, structure, floristics, lianas

## 1. INTRODUCCIÓN

Las lianas tienen un rol importante en el equilibrio del ecosistema tropical. Sin lianas, un bosque tropical lluvioso sería 20-25% menos diverso (Gentry 1982, 1991, Emmons & Gentry 1983, Gentry & Dodson 1987), el suelo del bosque perdería hasta un 40% de hojarasca (Hegarty 1990) y muchos animales sufrirían al escasear la comida y los refugios (Montgomery & Sunquist 1978, Emmons & Gentry 1983, Galetti & Pedroni 1994 citado por Morellato & Leitão-Filho 1996). Estructuralmente, las lianas constituyen una red natural de fibras tramadas entre los árboles que proveen estabilidad arquitectural al bosque (Putz 1984a,b), aunque su presencia paradójicamente representa un fuerte perjuicio para la salud del árbol huésped (Putz 1984a,b, Stevens 1987, Clark & Clark 1990, Dillenburg *et al.* 1993).

Las lianas son también importantes para el ser humano. Por ejemplo, son fuente de muchas sustancias (venenos, medicinas, estimulantes), materiales (fibras) y alimentos (frutos, semillas, raíces) importantes en el desarrollo y preservación de la cultura de los grupos humanos nativos de las selvas tropicales (Phillips 1991, Bennett 1992, Paz y Miño *et al.* 1995) y de otros sitios (Acevedo-Rodríguez & Woodbury 1985, Arenas & Giberti 1987).

Este estudio describe primordialmente la diversidad, estructura y aspectos florísticos de las lianas en una parcela de 0,5 ha (50 x 100 m) ubicada en un bosque premontano de las estribaciones orientales de los Andes, en las cercanías de la comunidad shuar de Chuwitayo, provincia de Pastaza, Amazonía Ecuatoriana (1°53'5" S, 77°46'50" O; 850 m de altitud). La metodología empleada para el muestreo fue similar a la del inventario cuantitativo de lianas en la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno (Paz y Miño 1990, Paz y Miño *et al.* 1995).

Los objetivos del presente estudio son: 1. Proveer información ecológica básica de las lianas en un tipo de bosque donde datos de esta naturaleza son escasos y que pertenece a uno de los tipos de vegetación más amenazados por la deforestación (Webster 1995); 2. Examinar cómo la diversidad y estructura (densidad, frecuencia, área

basal y longitud) de las lianas en la muestra de bosque premontano de este estudio cambia respecto a otras muestras análogas en bosques neotropicales, y cómo las diferencias y semejanzas encontradas se relacionan con patrones a gran escala de diversidad, abundancia y florística, o con la influencia de factores locales; 3. Discutir brevemente aproximaciones metodológicas para el estudio fisonómico-estructural de una comunidad de lianas; y, 4. Motivar en el lector un interés especial por esta singular forma de vida.

El último objetivo de esta tesis justifica el relativamente amplio marco teórico que a continuación se expone. Una visión general del mundo de las lianas -abarcando también aspectos no directamente relacionados con el tema de la tesis- es quizás pertinente dada la substancial ausencia de un nivel de conocimiento adecuado sobre esta forma de vida entre los colegas biólogos ecuatorianos.

## 1.1. ¿QUÉ ES UNA LIANA?

Científicamente definida, una liana es una planta leñosa cuya forma de vida (o forma de crecimiento, Crawley 1997) consiste en trepar generalmente hasta el dosel o subdosel mediante diferentes estructuras de soporte mecánico como tallos volubles, tendrilos, ganchos, espinas o raíces adventicias. Sus tallos alcanzan un crecimiento secundario (excepto en *Arecaceae*) llegando a tener, excepcionalmente, más de 20 cm de diámetro y 200 m de longitud (Putz 1984a, Gentry 1985). Las lianas inician su ciclo de vida en el suelo y jamás pierden conexión con éste (Gentry 1985).

Acevedo-Rodríguez & Woodbury (1985) y Castellanos *et al.* (1989), en un intento por equiparar la definición de liana en inglés ('woody vine', Putz 1984a), definen a las lianas como bejucos leñosos. Sin embargo, la palabra bejuco se viene utilizando últimamente solo para referirse a las especies herbáceas, reservando el término liana para las especies leñosas o subleñosas (Gentry 1985, 1991, Jørgensen & Ulloa 1994, Morellato & Leitão-Filho 1996, Renner *et al.* 1990). Este es el criterio que se sigue en la presente investigación, aunque en un lenguaje no técnico liana y bejuco son palabras que se usan indistintamente.

Debido a que las lianas crecen sobre otras plantas, algunos científicos, bajo un argumento estrictamente etimológico, confunden a las lianas con las epífitas; pero las epífitas son una forma de vida y las lianas, otra. Las epífitas, en el sentido amplio, incluyen a las epífitas verdaderas (holoepífitas), a las hemiepífitas (algunas veces consideradas una forma de vida diferente), a las epífitas casuales e incluso a ciertas trepadoras semiepífitas (Kress 1986). Estas trepadoras semiepífitas (*Adelobotrys* o *Schlegelia*, por ejemplo) son en realidad lianas o bejucos que trepan con raíces adventicias absorbentes por lo que su inclusión dentro de las epífitas es discutible (Kress 1986, Renner 1986).

En el campo, las hemiepífitas suelen confundirse con lianas, en especial las hemiepífitas secundarias leñosas (Gentry 1985, Putz & Holbrook 1986, Jørgensen & Ulloa 1994, Richards 1996). Ambas formas de vida tienen la misma textura y forma de crecimiento (trepan), pero, a diferencia de las hemiepífitas, las lianas mantienen

contacto con el suelo durante todo su ciclo de vida. Además, las hemiepífitas secundarias pertenecen a familias no típicas de lianas como Marcgraviaceae, Ericaceae, Moraceae o Araliaceae (Gentry 1985, 1993, Putz & Holbrook 1986). Un caso representativo en este embrollo es *Marcgravia*: en este género hay especies consideradas hemiepífitas (Kress 1986, Putz & Holbrook 1986, Gentry 1985, 1993), arbustos epífitos (Bennett 1992) y también lianas (Acevedo-Rodríguez & Woodbury 1985, Paz y Miño 1990, Nabe-Nielsen 1998). Dada la similitud ecológica entre lianas y hemiepífitas trepadoras leñosas, algunos científicos piensan que deberían en un estudio considerarse conjuntamente (Clark & Clark 1990, Londoño-Vega & Álvarez-Dávila 1997, R. Burnham com. pers.).

En su etapa juvenil, muchas especies de lianas tienen crecimiento libre hasta 4-5 m de altura por lo que pueden confundirse con árboles juveniles (Putz 1984a, 1990, Acevedo-Rodríguez & Woodbury 1985, Pires & Prance 1985, Longino 1986, Putz & Chai 1987, Aide & Zimmerman 1990, Caballé 1993). Esta condición puede durar desde pocos años hasta décadas, dependiendo de la especie y de las condiciones para el crecimiento, como disponibilidad de soportes o luz (Putz 1984a, Caballé 1993).

Aunque ciertas especies pueden adquirir una apariencia escandente (como *Memora*), la mayoría de lianas y bejucos trepan mediante estructuras mecánicas de sujeción como tendrilos o zarcillos a veces adhesivos (como *Passiflora*), tallos volubles o enroscantes (como *Ipomoea*), ganchos (como *Strychnos*), espinas (como *Desmoncus*), raíces adventicias (como *Sarcorhachis*) o crecimiento de ramas laterales (como *Salacia*). Si carecen de estas estructuras especializadas, las lianas y bejucos pueden trepar apoyándose directamente sobre otras plantas, pero sin un mecanismo de sujeción como tal (Janzen 1975, Putz 1984a, 1995, Acevedo-Rodríguez & Woodbury 1985). Ciertas lianas presentan dos ó más de estos mecanismos en una misma especie (Putz 1984a).

## 1.2. ECOLOGÍA DE LIANAS

### 1.2.1. DIVERSIDAD

Las especies de plantas trepadoras son frecuentes en muchos tipos de plantas vasculares, no solo lianas y bejucos. Más de 130 familias de angiospermas, un género de gimnospermas (*Gnetum*, Gnetaceae) y varias familias de helechos contienen especies trepadoras, aunque solo 39 familias -en su mayoría dicotiledóneas- representan el 95% de las especies de lianas del Nuevo Mundo (Gentry 1991). De éstas, las más típicas son Bignoniaceae, Fabaceae *s.l.*, Sapindaceae, Apocynaceae, Malpighiaceae, Hippocrateaceae, Menispermaceae, Passifloraceae, Vitaceae, Cucurbitaceae, Aristolochiaceae, Dilleniaceae, Combretaceae, Connaraceae, Convolvulaceae, Loganiaceae y Asteraceae, entre otras (Janzen 1975, Putz 1984a, Gentry 1991, 1993, Richards 1996).

El 91% de las especies de lianas ocurren en regiones tropicales, alcanzando su mayor diversidad en los bosques americanos (Schenck 1892 citado por Acevedo-Rodríguez & Woodbury 1985, Peñalosa 1983 y Putz 1984a; Richards 1996). Por ejemplo, las lianas representan 11% de las especies de la isla de Barro Colorado (Croat 1978 citado por Gentry & Dodson 1987) y 20% de la flora de los bosques deciduos secos de México (Bullock 1985 citado por Castellanos *et al.* 1989). En muestras de 0,1 ha, Gentry (1982) encontró que en el Neotrópico, de los individuos leñosos con diámetro  $\geq 2,5$  cm, entre 19 y 23% eran lianas. En África, este porcentaje alcanzó el 37%, mientras que en Australia solo un 13% (Emmons & Gentry 1983). Gentry & Dodson (1987) afirman que de incluirse lianas, bejucos y algunas trepadoras hemiepífitas leñosas en los censos florísticos tropicales de árboles con diámetro a la altura del pecho  $\geq 10$  cm, éstas duplicarían el total de especies reportado. De hecho, probablemente 10% de todas las especies neotropicales sean trepadoras (Gentry 1991).

### 1.2.2. DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA

La mayoría de estudios de lianas enfatizan aspectos ecológicos relacionados con la abundancia y distribución de las especies (Putz 1984a, Putz & Chai 1987, Clark & Clark 1990, Hegarty & Caballé 1991, Balfour & Bond 1993, Molina-Freaner & Tinoco-Ojanguren 1997, Nabe-Nielsen 1998). Las metodologías empleadas varían desde la utilización de parcelas (*e.g.* Nabe-Nielsen 1998) hasta la aplicación del método Braun-Blanquet (Hara 1988). En el caso de las parcelas, su forma varía desde circulares a rectangulares o cuadradas y varían en tamaño desde 0,04 ha hasta 1,8 ha (Grubb *et al.* 1963, Putz 1983, 1984a, Paz y Miño 1990, Balfour & Bond 1993, Londoño-Vega & Álvarez-Dávila 1997, Nabe-Nielsen 1998). También se han empleado transectos (Gentry 1982, 1995) y un método de mapeo tridimensional (Castellanos *et al.* 1992).

Estas investigaciones han dado como resultado varios patrones generales. Por ejemplo, según muestras de 0,1 ha y censando únicamente individuos con diámetro  $\geq 2,5$  cm, los bosques neotropicales al parecer tienen menos lianas que los bosques africanos, más que los bosques australianos y similar densidad que los bosques asiáticos continentales, si bien estos últimos contienen muchos individuos de palmas trepadoras (Emmons & Gentry 1983, Gentry 1991). En el Neotrópico, a pesar de una notable variación en la densidad de lianas entre diferentes sitios, el promedio de un tipo de bosque cambia muy poco respecto a otro, manteniéndose en alrededor de 52 individuos con diámetro  $\geq 2,5$  cm en 0,1 ha (Gentry 1991). En general, en los bosques neotropicales bajos hay tantas lianas con diámetro  $\geq 2,5$  cm como árboles con diámetro a la altura del pecho  $\geq 10$  cm (Gentry 1991).

Al igual que en árboles, a mayor altitud o latitud, existe menor abundancia y diversidad de lianas (Gentry 1982, 1988, 1991, Putz & Chai 1987, Balfour & Bond 1993, Jørgensen *et al.* 1995). Lo mismo ocurre en ambientes fríos o en suelos pobres (Holdridge *et al.* 1971, Janzen 1975, Gentry 1982, 1991, Proctor *et al.* 1983, Putz & Chai 1987, Hara 1988, Balfour & Bond 1993, Richards 1996, Molina-Freaner & Tinoco-Ojanguren 1997). En contraste, en los bosques húmedos neotropicales de tierras bajas, alrededor del 20% de los individuos  $\leq 2$  m de alto suelen ser lianas, aunque en su mayoría juveniles de crecimiento libre (Putz 1983, 1984a). Las más altas densidades de

lianas se encuentran en bosques con una marcada estación seca y en bosques ribereños de inundación temporal (Gentry 1991, Hegarty & Caballé 1991), en estos últimos probablemente debido al enriquecimiento de los suelos y la mayor caída de árboles (Proctor *et al.* 1983). Las comunidades secas tienen en promedio tantas lianas como las comunidades tropicales húmedas (Gentry 1982); así, por ejemplo, en el desierto de Sonora en México se estimó un total de 2859 individuos/ha, valor que está dentro del rango registrado en varios inventarios de lianas en los trópicos húmedos (Molina-Freaner & Tinoco-Ojanguren 1997).

A nivel local, la disponibilidad de soportes es quizás el factor más importante que determina la distribución y abundancia de las lianas en un bosque (Putz 1984a, Hara 1988, Balfour & Bond 1993, Molina-Freaner & Tinoco-Ojanguren 1997, Nabe-Nielsen 1998). Un soporte importante es la primera liana que se sujeta a un árbol, ya que incrementa considerablemente la susceptibilidad de éste a ser invadido por otras lianas (Putz & Chai 1987, Nabe-Nielsen 1998). Normalmente, en las áreas de bosque sucesional (como los claros) son comunes las lianas tendriladas dada la presencia de muchas ramas de diámetro pequeño; en cambio, las lianas con tallos volubles suelen dominar en las zonas de bosque maduro, si bien no dejan de ser abundantes en zonas de sucesión o bajo dosel (Putz 1984a, Putz & Chai 1987, Hegarty & Caballé 1991). Las lianas con otros mecanismos de sujeción -como ganchos, espinas, raíces adventicias o ramas laterales- no tienen ninguna preferencia clara a determinada zona del bosque (Putz & Chai 1987, Hegarty & Caballé 1991).

Otros factores reguladores de la distribución y abundancia de las lianas son los mecanismos de dispersión (anemocoria, zoocoria u otro; Ibarra-Manríquez *et al.* 1991) y de propagación vegetativa (Peñalosa 1983, 1984, Caballé 1994). La mayoría de especies de lianas se dispersan por el viento (Ibarra-Manríquez *et al.* 1991, Solórzano *et al.* 1998), a diferencia de lo que ocurre con árboles donde es más común la zoocoria (Gentry 1982). El ritmo y la forma de propagación vegetativa (formación de rametes) difiere entre las especies, pero sus implicaciones son similares: permiten a las lianas mantener su genete en el tiempo, sobrevivir a condiciones de desestabilidad y explorar nuevos ambientes favorables para su crecimiento (Peñalosa 1983, 1984, Caballé 1994).

### **1.2.3. BIOMASA DE LAS LIANAS EN EL BOSQUE**

Acevedo-Rodríguez & Woodbury (1985) consideran que las lianas constituyen una parte significativa de la biomasa foliar del bosque ya que sus copas pueden ser tan grandes como la del árbol que las sostiene. Aunque la biomasa de las lianas (excluyendo la de sus raíces) rara vez representa más del 5% de la biomasa total del bosque, entre 20-30% o más de la biomasa foliar de un bosque tropical proviene de lianas (Putz 1983, 1984a, Hegarty 1990, Hegarty & Caballé 1991). De hecho, la biomasa de hojarasca en un bosque tropical puede estar formada hasta en un 40% por las hojas caídas de las lianas, en especial durante las primeras etapas de una sucesión (Hladik 1974 citado por Gentry 1985, Hegarty 1990, Hegarty & Caballé 1991). Las hojas de una liana contribuyen entre 5 y 20% a su biomasa total, a diferencia de lo que ocurre con árboles donde este porcentaje está entre el 1 y 2% (Hegarty & Caballé 1991).

### **1.2.4. FENOLOGÍA DE LIANAS**

Los ritmos de fenología reproductiva y vegetativa de las lianas, salvo pocas excepciones (ver Hegarty 1990), son complementarios y temporalmente sincronizados con aquellos de los árboles, y pueden o no ser estacionales (Ibarra-Manríquez *et al.* 1991, Opler *et al.* 1991, Morellato & Leitão-Filho 1996). Este hecho resulta en una producción y disponibilidad de néctar, polen, frutos y hojas en el bosque durante todo el año, lo cual es aprovechado por muchos animales (Morellato & Leitão-Filho 1996). Puesto que todavía son pocos los estudios que han investigado la fenología reproductiva de las lianas (Gentry 1974, Putz & Windsor 1987, Ibarra-Manríquez *et al.* 1991, Opler *et al.* 1991, Morellato & Leitão-Filho 1996, Solórzano *et al.* 1998) y menos aún la fenología vegetativa (Longino 1986), es difícil establecer con certeza los factores abióticos y bióticos responsables de los ritmos fenológicos observados.

### **1.2.5. INTERRELACIONES ENTRE LIANAS Y ÁRBOLES**

Indudablemente que lianas y árboles están relacionados fisiológicamente, ecológicamente y evolutivamente. Algunas lianas pueden ser tan antiguas como los

árboles que las sostienen y las formas extrañas que suelen presentar son un indicativo de qué barreras encontraron durante su crecimiento (Acevedo-Rodríguez & Woodbury 1985) y hasta cierto punto delatan la fisonomía y grado de disturbio de la vegetación en el pasado y en el presente (Janzen 1975, Putz 1995, Richards 1996, Caballé 1998).

La presencia de lianas en un árbol puede deteriorar su salud y provocar un aumento en su riesgo de mortalidad (Putz 1984a). Debido al efecto de la fricción y la competencia efectiva por agua, luz y nutrientes (Dillenburg *et al.* 1993), las lianas pueden provocar a sus huéspedes daño mecánico a troncos y ramas (Putz 1984a,b, Richards 1996), disminución en las tasas de crecimiento en altura y diámetro (Putz 1984a,b, Clark & Clark 1990) y reducción de la fecundidad (Stevens 1987).

La capacidad de un árbol para evitar las lianas es resultado de una selección de caracteres y, por tanto, las lianas deben considerarse una importante fuerza selectiva en la evolución de los árboles (Putz 1984b). Estas características serían: 1. Rápido crecimiento en altura y ancho que conllevaría a superar el diámetro máximo al que puede sujetarse una liana (Putz 1984b, Clark & Clark 1990); 2. Hojas pequeñas y no compuestas que disminuirían la disponibilidad de soportes para una liana, especialmente a nivel del dosel (Putz 1995); 3. Hojas o frondas caducifolias que al caer acarrearían consigo a las lianas, como en algunas especies de árboles y prácticamente todas las palmas y helechos arborescentes (Putz 1980, Page & Brownsey 1986, Clark & Clark 1990, Campbell & Newbery 1993); 4. Corteza lisa, desprendente, con propiedades alelopáticas (es decir que inhibe el crecimiento de otras plantas mediante compuestos químicos) (Putz 1980, 1984a, 1995, Talley *et al.* 1996, Nabe-Nielsen 1998); 5. Flexibilidad de tronco y ramas que, al momento de una oscilación asíncrona (dos árboles que se balancean en sentido contrario debido al viento), favorecería un desprendimiento o rompimiento de los tallos juveniles de las lianas (Putz 1980, 1995); 6. Asociación simbiótica de hormigas defoliadoras (Janzen 1975, Schupp 1986, Clark & Clark 1990); y, 7. Patrones de ramificación en ángulos verticales (en teoría sería más difícil sujetarse firmemente a una rama con un ángulo de crecimiento muy inclinado que a una que crece casi horizontalmente) (Putz 1995). En sitios alterados, donde por la mayor disponibilidad de soportes y cantidad de luz las lianas crecen exuberantemente, las especies de árboles pioneros evolutivamente han adquirido algunas de estas

características, especialmente alta flexibilidad, rápido crecimiento y hojas grandes caducifolias (Putz 1984b).

Las lianas, por último, al enlazar unos árboles con otros proveerían mayor estabilidad e integridad estructural al dosel, lo que proporcionaría mayor resistencia a vientos huracanados (Janzen 1975, Acevedo-Rodríguez & Woodbury 1985). Aunque esta hipótesis es probable, este beneficio repercutiría solo a nivel de todo el bosque pues, como se ha visto, para un árbol individual toda la evidencia indica lo contrario (Putz 1995).

#### **1.2.6. INTERRELACIONES ENTRE LIANAS Y ANIMALES**

Muchos vertebrados e invertebrados (murciélagos, perezosos, ratones, marsupiales, monos, felinos, serpientes, colibríes, mariposas, abejas, entre otros) dependen de las lianas para comida, refugio, sitios de anidación, escape de los predadores o como vías de acceso entre el dosel de los árboles. Los mamíferos herbívoros y otras criaturas aprovechan las lianas para alcanzar el dosel y alimentarse, provocando mayor predación de hojas, flores y frutos (Montgomery & Sunkist 1978, Emmons & Gentry 1983). Los perezosos, por ejemplo, frecuentan más los árboles con lianas (Montgomery & Sunkist 1978) y la comida de algunas especies de primates depende hasta en un 35-40% de los frutos, flores y hojas de ciertas especies de lianas (Emmons & Gentry 1983, Galetti & Pedroni 1994 citado por Morellato & Leitão-Filho 1996).

Los insectos cumplen también funciones muy diversas en la ecología de las lianas. Las abejas y avispas son imprescindibles para la polinización de muchas especies de *Aristolochia* (Wolda & Sabrosky 1986) y Malpighiaceae (Anderson 1979). En Bignoniaceae, los polinizadores principales también son abejas, aunque murciélagos, colibríes, polillas y mariposas son igualmente importantes (Gentry 1974, 1990). Los insectos también actúan como depredadores: las larvas de ciertos escarabajos y mariposas, así como las hormigas, tienen un papel en la defoliación y depredación de los tallos jóvenes de las lianas, pudiendo tener un efecto negativo en las tasas de crecimiento, sobrevivencia y reclutamiento de ciertas especies como *Passiflora pittieri* (Longino 1986) y *Connarus turczaninowii* (Aide & Zimmerman 1990).

### 1.3. ASPECTOS ANATÓMICOS Y FISIOLÓGICOS DE LAS LIANAS

Las lianas son plantas que aprovechan el dosel asoleado de un bosque sin pagar el costo de un tronco de soporte ni un sistema de ramificación, y cualquier adaptación fisiológica o anatómica está relacionada con esta estrategia de vida (Darwin 1867). Los requerimientos estructurales y fisiológicos necesarios en dicha estrategia de crecimiento pueden resumirse en:

1. Órganos prensiles complejos (tendrils, raíces adventicias, ganchos, espinas) desarrollados a partir de órganos relativamente no especializados (foliolos, vaina foliar, ramas, estípulas o pedicelos de la inflorescencia) (Putz 1984a, Acevedo-Rodríguez & Woodbury 1985, Gentry 1985).
2. Tropismos (movimiento direccional de los órganos vegetales inducido por un estímulo exterior) y nastias (movimiento de los órganos vegetales en una dirección prefijada por la estructura interna de la planta) altamente perfeccionados, que son característicos según la especie y que se reflejan en tallo (movimiento de circumnutación), raíz (movimiento de los estolones), hojas y órganos prensiles (Darwin 1867, Dean & Smith 1978, Caballé 1994, Peñalosa 1983, 1984).
3. Xilema y floema caracterizados por la presencia de grandes vasos conductores y crecimiento secundario anómalo con masivas bandas de parénquima, cambium múltiple o cilindros de xilema divididos (Gartner *et al.* 1990, Fishers & Ewers 1992, Caballé 1993). Este tipo de crecimiento secundario da lugar a formas y diseños del tallo distintivos para muchas especies y algunas familias, y afecta al mecanismo trepador en aspectos como el incremento de la flexibilidad y la resistencia, la clonación de filamentos conductores, el confinamiento de necrosis, el aumento de la fricción en el ascenso, la protección de los tejidos suaves del floema, el incremento de los tejidos parenquimáticos de reserva y la rápida curación de tallos dañados (Caballé 1993). La adaptación del xilema y floema en el tallo es paralela a la adaptación en las raíces; de hecho, las raíces de ciertas lianas, cuya función de anclaje es prácticamente nula, suelen extraer mejor los nutrientes del suelo que los árboles de los que dependen para soporte (Dillenburg *et al.* 1993).
4. Tallo flexible, resistente y de rápido crecimiento longitudinal. Los recursos asignados en árboles para crecimiento en diámetro son, en cambio, utilizados en

lianas para crecimiento longitudinal (Darwin 1867), lo que explica en parte los rápidos ritmos de crecimiento observados (Putz 1990), aunque su extensión vertical suele limitarse por la disponibilidad de soportes (Putz 1984a). La resistencia del tallo de las lianas les permite soportar, por unidad de área basal, tres o cuatro veces más peso de hojas que los tallos de los árboles, lo que seguramente se debe al mayor diámetro y tiempo de vida útil de los vasos del xilema (Putz 1983). Para una misma sección de diámetro, las lianas no asignan menos biomasa a sus tallos que los árboles, ni tampoco asignan menos biomasa a sus tallos que a sus hojas (Niklas 1994), como usualmente se creía (Givnish & Vermeij 1976, Castellanos *et al.* 1989, Bigelow 1993). Estudios sobre el ritmo de crecimiento del tallo han producido resultados inesperados como aquel obtenido por Longino (1986) para *Passiflora pittieri*: En esta especie el ritmo de crecimiento del tallo está, al contrario de lo que se esperaría, negativamente correlacionado con la precipitación, sugiriendo la presencia de un control endógeno de la tasa de crecimiento que, junto a otros factores internos y externos, provocaría una respuesta rápida de inhibición durante períodos de alta precipitación (Longino 1986).

5. Acumulación de reservas nutricionales en las raíces puesto que poco alimento puede ser guardado en el tallo de las lianas (Mooney & Gartner 1991). En bosques deciduos tropicales es común encontrar, en géneros como *Ipomoea* y *Dioscorea*, gruesas raíces tuberosas resultado de la acumulación de nutrientes en la etapa juvenil (de crecimiento libre); estas suculentas raíces evitan la depredación gracias a sus defensas químicas y a su condición subterránea (Janzen 1975, Molina-Freaner & Tinoco-Ojanguren 1997).
6. Propagación vegetativa más que reproductiva. Todas las formas de propagación vegetativa son conocidas en lianas (Beekman 1981) por lo que muchas especies muestran patrones gregarios de distribución. El conocimiento de los mecanismos fisiológicos involucrados en este tipo de propagación es escaso, pero se ha propuesto que la propagación vegetativa permite a las lianas adaptarse mejor a condiciones frecuentes de desequilibrio o disturbio en un hábitat (Caballé 1994). La relativa facilidad con que se producen rametes, tarde o temprano fisiológicamente independientes, aseguraría la permanencia del genete en el ecosistema por largo tiempo (Peñalosa 1984).

#### 1.4. ASPECTOS EVOLUTIVOS DE LAS LIANAS

La necesidad de trepar aparentemente evolucionó independientemente en una diversa gama de taxa como las gimnospermas (*Gnetum*, Gnetaceae), las angiospermas y las pteridofitas. Las lianas propiamente dichas alcanzan su mayor diversidad en el grupo de las dicotiledóneas, si bien la mitad de las familias de angiospermas probablemente contienen especies trepadoras (Gentry 1985, 1991). Las familias que más exitosamente se han diversificado son generalmente aquellas que poseen los mecanismos más especializados (Gentry 1991).

En los registros fósiles del Carbonífero, se evidencia ya la presencia de plantas trepadoras dentro de Callistophytales, un grupo extinto de helechos con semilla. La hipótesis de que estos helechos eran probablemente lianas se fundamenta en las características morfológicas que muestran los fósiles y que ahora son típicas de muchas lianas: entrenudos muy largos, presencia de espinas, un vestigio de sistema vascular anormal y hojas grandes dispuestas perpendicularmente al tallo (R. Burnham com. pers.).

Puesto que muchas especies de lianas, antes de comenzar a trepar, tienen crecimiento libre en las primeras etapas de su vida, Caballé (1993) sostiene que evolutivamente estas lianas representan una forma leñosa de crecimiento libre que ha adquirido esta forma de crecimiento, es decir, algo así como una forma intermedia entre los árboles y aquellas otras lianas que sí trepan desde el inicio de su ciclo de vida.

Adicionalmente, Carter & Teramura (1988) piensan que la adaptabilidad fisiológica de las lianas y bejucos a ambientes de poca o mucha luz puede estar relacionada evolutivamente con su mecanismo de crecimiento (tendrils, raíces adventicias o tallos volubles). Esta afirmación se basa en que en un sotobosque templado, donde la entrada de luz era escasa, ellos encontraron que la capacidad fotosintética de las especies tendriladas y de raíces adventicias era superior a la de las especies de tallos volubles.

Los patrones evolutivos propuestos para Bignoniaceae ejemplifican uno de los mecanismos de evolución en lianas (Gentry 1990, 1991). En general, el proceso de

especiación en esta familia no ha involucrado mecanismos complicados (como cambios en el número cromosómico, hibridación o autogamia) sino más bien modificaciones a nivel de caracteres vegetativos/reproductivos y en el modo de dispersión de las semillas, lo que ha hecho posible ocupar nichos poco o nada explotados. Gentry (1990) opina que la diferenciación a nivel de género está relacionada más con la estrategia de polinización asociada con la morfología floral, mientras que a nivel de especie se relaciona más con cambios vegetativos, asociados a la especialización edáfica y al modo de dispersión.

Los ejemplos de coevolución entre insectos y lianas son abundantes. Uno de los más conocidos es aquel entre las mariposas *Heliconius* y la gran especificidad que tienen con las muchas especies de *Passiflora* (Gentry 1985). Otro ejemplo es la familia Malpighiaceae donde, a pesar de los grandes cambios que ha tenido en hojas y frutos, ha conservado su morfología floral; Anderson (1979) sugiere que esto es resultado de una temprana evolución con polinizadores especializados dentro del grupo de los himenópteros.

La relación evolutiva de las lianas con los árboles es poco conocida. Como se mencionó antes, Putz (1984b) sugiere que las lianas fueron y son una fuerza evolutiva importante para los árboles en cuanto a selección de caracteres que ayuden a impedir la colonización de las lianas sobre sus huéspedes, pero las implicaciones evolutivas de estas interrelaciones todavía están por comprenderse (Putz 1995). Se podría pensar también que las lianas son tan antiguas como los árboles si consideramos que cuando aparecen los árboles, aparece también la sombra dentro del bosque y la posibilidad de que otras formas de vida adquieran la capacidad de trepar para alcanzar la luz (Gentry 1985).

## 1.5. IMPORTANCIA DE LAS LIANAS PARA EL HOMBRE

### 1.5.1. IMPORTANCIA ETNOBOTÁNICA Y ECONÓMICA

Muchas lianas y bejucos (*e.g.* *Arrabidaea*, *Uncaria*, *Strychnos*, *Banisteriopsis*, *Mansoa*, *Paullinia*, *Passiflora*, *Gouania*, *Odontocarya*) tienen trascendencia medicinal, ritual, artesanal, comestible o de otro tipo en la cultura de los pueblos amazónicos (Gentry 1986b, Phillips 1991, Bennett 1992, Paz y Miño *et al.* 1995) y otras muchas culturas, como en Puerto Rico (Acevedo-Rodríguez & Woodbury 1985) y en el Chaco (Arenas & Giberti 1987).

Ciertas especies de lianas podrían constituir fuentes de ingresos económicos para las poblaciones locales si se las explotara adecuadamente. Por ejemplo, las semillas del género *Fevillea* (Cucurbitaceae) tienen un gran potencial oleífero ya que contienen más cantidad de aceite que cualquier otra dicotiledónea (Gentry & Wettach 1986). Otro caso son las palmas trepadoras asiáticas ('rattans') cuyos productos generan un mercado de billones de dólares en esa región (Myers 1984 citado por Gentry 1986b). En Iquitos, Perú, las palmas trepadoras neotropicales *Desmoncus* son tradicionalmente utilizadas para trabajos artesanales que han devenido en una notable microempresa familiar (Gentry 1986b).

En el Ecuador, la mayoría de estudios que incluyen lianas son trabajos etnobotánicos que parten desde el conocimiento humano hacia la planta (Bennett 1992, Marles *et al.* 1988), siendo pocos los estudios que relacionen los procesos ecológicos de las lianas en el bosque con la utilidad de éstas para el hombre nativo (la relación hombre-planta-ecosistema) y menos aún con su potencial económico. A través del estudio de Paz y Miño *et al.* (1995), en el cual se planteó esta relación, se sabe que las lianas mayormente utilizadas por los indígenas Siona-Secoya eran también, según los índices ecológicos de importancia, las más importantes en la estructura del bosque.

### **1.5.2. IMPORTANCIA FORESTAL**

Las lianas son un problema para la práctica forestal, especialmente en ensayos silviculturales y durante y después del proceso de extracción de madera (Putz 1991). Estas plantas, al crecer enredándose entre los árboles, pueden ocasionar daños a los mismos (deformidades o bajas tasas de crecimiento) reduciendo así su valor maderable; además, debido a las lianas, un árbol al ser talado puede arrastrar consigo otros árboles o, por el contrario, ni siquiera caerse. Por estas razones, la práctica común es cortar continuamente las lianas (“desbejudada”) en bosques con fines extractivos, lo que a veces se refuerza con un envenenamiento químico de las plantas. Esta operación, costosa y ambientalmente cuestionable, si bien puede ser eficiente en el corto plazo (Salicrup 1998), en el largo plazo no suele tener buenos resultados debido a la excepcional capacidad regenerativa asexual de las lianas (Putz 1984a, 1991, Richards 1996).

En el afán de un manejo sustentable del bosque, es aconsejable conocer la biología de las lianas, y sus relaciones con los árboles, si queremos implementar prácticas de control natural de estas formas de vida sobre los árboles de importancia económica (Putz 1984a, 1991, Acevedo-Rodríguez & Woodbury 1985, Putz & Chai 1987). Tales alternativas de manejo no deben olvidar la importancia ecológica de las lianas para las poblaciones animales (Emmons & Gentry 1983, Putz 1984a, 1991, 1995) y para el equilibrio mismo del ecosistema.

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1. ÁREA DE ESTUDIO

La parcela de estudio se encuentra ubicada a 850 m de altitud (1°53'5" S, 77°46'50" O, aproximadamente) en un bosque de tierra firme en el km 60 de la carretera Puyo-Macas, 5 km antes de la comunidad shuar de Chuwitayo y a 10 km del puente sobre el río Pastaza (Figura 1). El bosque forma parte de la finca Sta. Rosa de 150 ha, propiedad de una familia shuar, y es accesible caminando desde la carretera hacia el Este alrededor de 2,5 km. En cerca de una hora de caminata se baja de 1000 m de altitud (en la carretera) a 850 m (en la parcela). En los últimos 20 años no se ha extraído madera de esta finca y posee todavía más de 50 ha de bosque maduro, que es donde se ubica la parcela. Este bosque es en la actualidad ocasionalmente disturbado por la cacería, la extracción de palmito y la apertura de senderos. La finca está rodeada por otras fincas que hacia el Este contienen también grandes extensiones de bosque. El sendero de acceso inicia en la carretera en un bosque secundario rodeado de pastizales que, poco a poco, cambia fisonómicamente hasta bosque maduro; este sendero continúa hasta el río Oso. El bosque del sector tiene pequeñas quebradas, a veces con pendientes muy fuertes.

Según Holdridge (1967), la zona de estudio corresponde a Bosque Muy Húmedo Pre-Montano, con una temperatura media anual de 18 - 24°C y un régimen de lluvias de 2000 - 4000 mm anuales (Cañadas 1983). El área de estudio se encuentra en el límite de la Depresión Arajuno-Canelos, un tipo de paisaje natural caracterizado por colinas altas y angulosas y suelos ferrolíticos a pseudo-ferrolíticos erosionados; este tipo de paisaje forma parte de las estribaciones orientales subandinas de transición y tiene altitudes entre 500-1000 m, temperaturas medias anuales entre 21-24 °C y precipitaciones que se aproximan a los 3000 mm (Sourdat & Winckell 1997). La estación meteorológica más cercana, ubicada aproximadamente 50 Km al noroeste del área de estudio, es la de la ciudad del Puyo (INAMHI 1994; Figura 1), pero ésta se ubica en una zona ecológica, edafológica y climatológicamente algo diferente.

El mapa topográfico muestra una hondonada al sur de la parcela, y una diferencia en altitud, entre el punto más alto y más bajo, de alrededor de 22 m; no existen riachuelos en la parcela, pero sí tres claros grandes de formación natural (caída de árboles) (Figura 2).

## 2.2. METODOLOGÍA

La parcela, aleatoriamente establecida, es un rectángulo de 50 x 100 m (0,5 ha: 5000 m<sup>2</sup>) dividido en subunidades de 10 x 10 m. Para la elaboración del mapa topográfico, entre cada esquina de las subunidades se midió el ángulo de inclinación con un clinómetro Suunto. Se marcaron todos los individuos vivos de lianas y bejucos con un diámetro  $\geq 0,5$  cm enraizados dentro o en el límite de la parcela, excluyendo lianas aún con crecimiento libre excepto cuando fue posible identificarlas. El diámetro de cada tallo trepador fue medido con un calibrador Vernier a la altura del pecho (1,3 m), siempre y cuando no existan irregularidades; en el caso de una malformación a la altura del pecho, el diámetro del tallo se medía más abajo, donde no presentase irregularidades. Para los tallos no cilíndricos se midió el diámetro máximo y mínimo.

En el presente estudio, se consideró como un individuo a aquel con su propio sistema de raíces y un cuerpo físicamente continuo (Gentry 1982, Peñalosa 1983, Putz & Chai 1987, Paz y Miño 1990, Molina-Freaner & Tinoco-Ojanguren 1997, Nabe-Nielsen 1998). Si se sospechaba que dos plantas tenían conexión subterránea, se comprobó excavando alrededor de sus raíces.

En el muestreo se incluyeron hemiepífitas secundarias leñosas ('vine-like plants', Putz & Holbrook 1986) que a veces se consideran como lianas (Gentry 1982, 1985, Richards 1996). Estas pertenecen a familias como Marcgraviaceae, Araliaceae, Ericaceae, Cecropiaceae y, ocasionalmente, Clusiaceae y Moraceae, que suelen ser más bien hemiepífitas primarias (Putz & Holbrook 1986). Se excluyeron los tallos y raíces aéreas leñosas tanto de Araceae y Cyclanthaceae (generalmente hemiepífitas secundarias herbáceas) como de Clusiaceae (usualmente hemiepífitas primarias) por considerarlas formas de vida lo suficientemente distinguibles de una liana (Putz 1983, 1984b, Nabe-Nielsen 1998).

Para cada individuo se registró: ubicación relativa de su raíz más gruesa en la parcela (coordenadas en metros), diámetro del tallo (o tallos) y longitud estimada (definida como la suma de las distancias suelo - altura máxima de cada uno de los tallos trepadores más la longitud aproximada de los estolones y curvaturas del tallo cerca del suelo, si existieren). Debido a la dificultad de estimar apropiadamente la longitud de los individuos muy altos, a partir de los 20 m la longitud fue aproximada a los siguientes valores: 20, 25, 30 y 40 m. Con fines de identificación taxonómica se registró la siguiente información: forma del tallo, características de la corteza (textura, emergencias, color, olor, grosor), de los exudados (color, consistencia) y de las hojas (olor principalmente). Se registró también el estado fenológico de la muestra (estéril, botones, flores, frutos) (Anexo 1). Todos los datos se ingresaron en una base de datos electrónica.

Las colecciones de hojas y tallo fueron realizadas únicamente en los casos en que se podía asegurar la sobrevivencia del individuo. Los especímenes fueron procesados según la manera convencional y determinados en los Herbarios QCA y QCNE. La bibliografía existente y la experiencia de científicos reconocidos ayudó en la identificación como en la separación adecuada de la colección en morfoespecies. Un conjunto completo de las especies se encuentra depositado en estos dos herbarios y en el pequeño herbario educativo de la Fundación OMAERE en Quito. Las siglas de los autores de las especies son expresadas de acuerdo a Brummitt & Powell (1992).

Los cálculos fueron iguales a los utilizados por Paz y Miño (1990). Las fórmulas para los índices de diversidad y equitabilidad se obtuvieron de Ludwig & Reynolds (1988) y Begon *et al.* (1990). En la siguiente página se detallan los cálculos.

**Para cada individuo:**

Área basal (cm<sup>2</sup>) =  $\pi r^2$  donde r = radio = diámetro / 2

Diámetro total en el caso de tallos múltiples (cm) =  $2 \sqrt{\sum r_i^2}$

**Para cada especie o familia:**

Densidad absoluta = # individuos de una especie o familia en la 0,5 ha

Densidad relativa (%) = Densidad absoluta x 100 / # total de individuos en la 0,5 ha

Dominancia absoluta (cm<sup>2</sup>) =  $\sum \pi r_i^2$  = Suma de las áreas basales de todos los individuos de una especie o familia

Dominancia relativa (%) = Dominancia absoluta de una especie o familia x 100 / Area basal total

Frecuencia absoluta = # subunidades (10 x 10 m) en las que está presente una especie

Frecuencia relativa (%) = Frecuencia absoluta de una especie x 100 /  $\sum$  todas las frecuencias

Diversidad absoluta por familia = # especies en una familia

Diversidad relativa por familia (%) = Diversidad absoluta de una familia x 100 / Diversidad total

Longitud absoluta (m) =  $\sum l_i$  = Suma de las longitudes estimadas (l) de cada individuo de una especie o familia

Longitud relativa (%) = Longitud absoluta de una especie o familia x 100 / Longitud total

IVIL = Índice de Valor de Importancia para las Especies de Lianas =

Densidad relativa + Dominancia relativa + Frecuencia relativa + Longitud relativa

VIFL = Valor de Importancia para las Familias de Lianas =

Densidad relativa + Dominancia relativa + Diversidad relativa + Longitud relativa

**Para todas las lianas:**

Diversidad total (como riqueza de especies) = # total de especies en la 0,5 ha

Area basal total (cm<sup>2</sup>) =  $\sum \pi r_i^2$  = Suma de las áreas basales de todos los individuos en la 0,5 ha

Longitud total (m) =  $\sum l_i$  = Suma de las longitudes estimadas de todos los individuos en la 0,5 ha

Índice de diversidad de Simpson ( $\lambda$ ) =  $\sum P_i^2$

Índice de equitabilidad de Simpson (E) =  $1/(\lambda * S)$

Índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') =  $-\sum P_i \ln P_i$

Índice de equitabilidad de Shannon-Wiener (J) =  $H'/\ln S$

... donde  $P_i$  es la proporción con que cada especie aporta al total de individuos

... donde S es # total de especies en la 0,5 ha

### 3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La gran variedad de metodologías y las múltiples definiciones de liana complican la comparación de resultados entre diferentes estudios de lianas (Hegarty & Caballé 1991). Por este motivo, en el presente estudio se empleó como referencia el método utilizado en el inventario cuantitativo de lianas en la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno efectuado en una hectárea de bosque de tierra firme de la Amazonía Ecuatoriana (Paz y Miño 1990, Paz y Miño *et al.* 1995).

En la presente sección, cada variable ecológica (diversidad, densidad, frecuencia, dominancia o área basal y longitud) se considera separadamente. Los resultados obtenidos se comparan con el estudio de Paz y Miño (1990) en la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno (Tabla 1), con el estudio de Nabe-Nielsen (1998) en el Parque Nacional Yasuní y con otras investigaciones en regiones tropicales, particularmente en el Neotrópico.

#### 3.1. DIVERSIDAD Y ASPECTOS FLORÍSTICOS

Para el presente análisis se utilizaron los siguientes criterios taxonómicos: Caesalpiniaceae, Mimosaceae y Fabaceae se consideran como Fabaceae *s.l.* (*sensu lato*), Mendonciaceae como Acanthaceae y todas las especies determinadas como Celastraceae en Cuyabeno se consideran dentro de Hippocrateaceae.

##### 3.1.1. A NIVEL DE ESPECIES

Se encontraron 137 especies de lianas con diámetro  $\geq 0,5$  cm en la 0,5 ha (50 x 100 m) de Chuwitayo (Anexo 2). Este dato excluye ocho especies de hemiepífitas secundarias leñosas (Tabla 2), pero incluye siete especies trepadoras cuya forma de vida no está bien definida en la literatura (Tabla 3), pues suelen tratarse también como hierbas escandentes, bejucos o 'viny' (Poulsen & Balslev 1991, Gentry 1993,

Duivenvoorden 1994). De estas siete especies, solo *Piper* sp. 1 y *Piper* sp. 2 presentaron algunos individuos subleñosos, por lo que quizás sí es apropiado clasificar a estas dos especies como lianas. Las cinco especies restantes se encontraron creciendo solo como herbáceas, considerando como “herbáceas” a las dos especies de helechos. Los individuos en estas siete especies de forma de vida indefinida nunca registraron más de 1 cm de diámetro ni una altura mayor a 15 m. Por otra parte, otras dos especies en familias típicas de lianas presentaron también solo individuos herbáceos: *Anguria* sp. (Cucurbitaceae) y *Cissus* sp. 2 (Vitaceae) (Anexo 2); probablemente es mejor considerar a estas dos especies como bejucos.

La riqueza de especies de lianas en la 0,5 ha de Chuwitayo es bastante dependiente del rango de diámetro empleado. Por ejemplo, al considerar el rango  $\geq 2,5$  cm de diámetro, el 63,5% de las especies de lianas quedan excluidas (Tabla 4). Esta importante cantidad de especies presentes solamente en el rango de 0,5-2,5 cm de diámetro se observa también en otros estudios. En Yasuní, de 34,8 especies en promedio por transecto de 0,1 ha (10 x 100 m), bajó a 13 especies si se excluían individuos con diámetro  $< 2,5$  cm, una disminución de más del 60% (Nabe-Nielsen 1998). Gentry & Dodson (1987), en sus muestras de 0,1 ha en la Costa Ecuatoriana, igualmente reportan una substancial disminución en el número de especies de trepadoras al incluir solo individuos con diámetro  $\geq 2,5$  cm: En Río Palenque y Capeira se excluyen alrededor del 67% de las especies y en Jauneche alrededor del 25%. Al parecer, en el caso de las lianas, este rango de diámetro ( $\geq 2,5$  cm) no es ciertamente el mejor para evaluar la diversidad, porque excluye demasiadas especies. Al igual que lo sugerido por Nabe-Nielsen (1998), los datos del presente estudio sugieren que un rango de diámetro  $\geq 1$  cm puede ser más apropiado, si bien exigiría mayor esfuerzo de muestreo y más experiencia taxonómica.

En la Figura 3 se muestran las curvas especies-área de los tres estudios exclusivos de lianas en el Ecuador: Cuyabeno (Paz y Miño 1990), Yasuní (Nabe-Nielsen 1998) y Chuwitayo (presente estudio). La curva de Chuwitayo presenta una pendiente mayor que cualquiera de los otros sitios, lo que reflejaría que la riqueza de especies es mayor en el área de estudio. Además, según esta curva, el tamaño del área muestreada (0,5 ha) no fue suficiente para evaluar la riqueza de especies de lianas de este bosque. Esto es

contrario a lo que ocurrió en Cuyabeno, donde la curva sí tiende a estabilizarse a 0,5 ha. Seguramente, la curva de Chuwitayo no alcanza una asíntota por el tamaño relativamente pequeño de la parcela y el hecho que muchas especies de lianas están presentes en muy bajas densidades o en patrones agregados de distribución. Este argumento, junto a potenciales requerimientos de hábitat específicos para las diferentes especies de lianas, explicarían también la no estabilización de las curvas de Yasuní (Nabe-Nielsen 1998).

En el Ecuador, el aporte de las lianas a la diversidad total de una región puede estimarse comparando los registros de lianas con el número total de especies registradas en flóruas y listas anotadas de diferentes partes del país. Por ejemplo, las trepadoras aportan un 24% (10% lianas, 14% bejucos) a la flórua de Capeira (bosque seco), un 20% (10% lianas, 10% bejucos) a la de Jauneche (bosque húmedo) y un 16% (8% lianas, 8% bejucos) a la de Río Palenque (bosque muy húmedo) (Gentry & Dodson 1987). En todo el país, se han reportado 720 especies de lianas y 966 especies de bejucos (P. Jørgensen com. pers.).

La riqueza de especies de lianas en la 0,5 ha de Chuwitayo representa aproximadamente el 30% del total de especies de lianas reportadas para la Amazonía Ecuatoriana  $\leq 1000$  m (457 especies) y casi el 20% del total de especies de lianas más bejucos registrados en la misma zona (692 especies) (P. Jørgensen com. pers.). Esto sugiere que, en lianas, la diversidad alfa (intra-comunidad) es superior a la diversidad beta (inter-comunidad) y gama (regional), siendo de esperarse un considerable número de especies con amplio rango de distribución.

La distribución geográfica de las especies de lianas es un aspecto florístico importante para aclarar en próximos estudios. Preliminarmente -y a pesar de que tradicionalmente se consideran como andinas a las plantas que crecen desde los 1000 ó 1500 m (Gentry 1995)- la presencia de dos especies propias de bosque montano, *Sarcorhachis sydowii* y *Celastrus* sp. (según Grubb *et al.* 1963 y Gentry 1993) y el relativamente alto número de especies de Asteraceae y Piperaceae, evidencian la influencia florística de los Andes (según Gentry 1991) en la parcela estudiada. En efecto, juzgando por su altitud y sus condiciones climáticas (850 m de altitud y  $\sim 3000$

mm de precipitación anual), el área de estudio, como se describió antes, corresponde a un bosque muy húmedo premontano (Holdridge 1967, Cañadas 1983), es decir, una zona de transición entre el bosque amazónico de tierras bajas y el bosque montano (Sourdat & Winckell 1997). En el Neotrópico, esta región fitogeográfica puede iniciar tan bajo como 500-600 m y llegar hasta los 1100-1400 m (Webster 1995).

Un análisis de los resultados en diversidad de lianas en varios estudios en el Neotrópico se profundiza a continuación. En los Anexos 3 y 4, se muestra el número de especies e individuos de lianas reportados en más de 130 estudios en el Neotrópico, incluyendo los datos de Chuwitayo. La comparación directa con el presente estudio es difícil debido a las diferentes metodologías y definiciones de liana o bejuco empleadas, el tamaño del área muestreada (desde 0,04 ha en Pasochoa, Ecuador, hasta 1,8 ha en Araracuara, Colombia) y el rango de diámetro considerado. Por esta razón, los datos de la parcela de Chuwitayo se han dividido en 4 diferentes rangos de diámetro ( $\geq 0,5$  cm,  $\geq 1$  cm,  $\geq 2,5$  cm y  $\geq 10$  cm) y 3 áreas de muestreo (0,5 ha: suma de 5 transectos de 10 x 100 m; 0,4 ha: suma de 2 transectos de 20 x 100 m; y 0,1 ha: suma de 10 transectos paralelos de 2 x 50 m) (Tabla 4).

#### **3.1.1.1. Estudios de lianas en áreas mayores a 0,1 ha**

La riqueza total de especies en la parcela de Chuwitayo es una de las más altas en el Neotrópico. Por ejemplo, las dos parcelas de 1,8 ha en Nonuya (Medio Caquetá, Colombia, Londoño y Álvarez 1997), donde se estudiaron lianas  $\geq 0,5$  m de alto, registraron menos especies que la 3,6 veces más pequeña parcela de Chuwitayo (Anexo 3). Similar situación ocurre con el muestreo de 1 ha (área acumulada) en Barro Colorado (Putz 1984a) donde, muestreando todas las lianas sin importar su diámetro, se registra apenas el 47% del total de especies de Chuwitayo (Anexo 3).

En el Ecuador, Paz y Miño (1990) reporta solo 98 especies de lianas con diámetro  $\geq 0,5$  cm en una parcela de 1 ha en la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno (Anexo 5), incluyendo entre ellas a cinco especies de hemiepífitas (Tabla 2), dos especies que luego fueron consideradas por Poulsen & Balslev (1991) como hierbas escandentes (Tabla 3) y una especie que, según la literatura, no es trepadora (*Adenaria* sp.,

Lythraceae). A diferencia del presente estudio, en Cuyabeno no se muestrearon individuos herbáceos con diámetro  $\geq 0,5$  cm (excepto por las dos especies de escandentes); en Chuwitayo, esta metodología se aplicó con la intención de incluir lianas juveniles (herbáceas) en el muestreo. Esto resultó en un incremento de siete especies que se encontraron creciendo solo como herbáceas, considerando como “herbáceas” a las dos especies de helechos (Anexo 2); algunas de estas siete especies serían seguramente mejor clasificadas como bejucos o hierbas escandentes. Otra diferencia con Paz y Miño (1990) es que en el presente estudio sí se distingue entre lianas y hemiepífitas secundarias leñosas, sacando a éstas últimas del análisis cuantitativo. La riqueza de especies de lianas en estas dos parcelas de la Amazonía Ecuatoriana, estudiadas con similar metodología, es de todas maneras comparable si seleccionamos solo aquellas especies que pertenecen, sin duda alguna, a la forma de vida liana y excluimos aquellas de clasificación dudosa (hemiepífitas secundarias, las llamadas escandentes y los bejucos). Así, en Cuyabeno se encontraron 90 especies y en Chuwitayo, 128 especies, es decir, un 42% más.

Otro estudio comparable es el del bosque maduro de tierra firme en el Parque Nacional Yasuní, Ecuador, donde se reportan 96 y 86 especies de lianas en dos transectos de 20 x 100 m (Nabe-Nielsen 1998) (Anexo 3). En el presente estudio, de dos transectos de 20 x 100 m (dentro de la 0,5 ha) se obtuvo un promedio de 93 especies de lianas (Tabla 4, Anexo 3), es decir, que la riqueza de especies de lianas es muy semejante entre estas dos muestras.

El hecho de que en la parcela de Chuwitayo se encuentren más especies de lianas en un área que corresponde a la mitad de la parcela de Cuyabeno, y un número similar de especies que los dos transectos de 0,2 ha en Yasuní, debe ser interpretado con cautela. Aunque, por una parte, los datos del presente estudio junto a los de Nabe-Nielsen (1998) apoyen la afirmación de Gentry (1988, 1995) que en la Amazonía la riqueza de especies leñosas de una comunidad de bosque premontano (600-1500 m *sensu* Holdridge *et al.* 1971, Webster 1995) es generalmente similar a la de un bosque de tierras bajas, por otra parte, los resultados del presente estudio también sugieren que las lianas pueden ser más ricas en especies en bosques premontanos que en ciertos bosques bajos de la Amazonía, como el de Cuyabeno.

En cuanto a las lianas de mayor diámetro ( $\geq 10$  cm) tenemos que el número promedio de especies encontradas en cuatro parcelas de 1 ha en Perú (15 especies, Gentry 1986b) es cinco veces más alto que el reportado en el presente estudio (Anexo 3). La parcela de Queheirio-no en la Amazonía Ecuatoriana (Cerón & Montalvo 1997), sin embargo, tiene una riqueza de especies de lianas con diámetro  $\geq 10$  cm similar a la de Chuwitayo (Anexo 3).

Cómo la diversidad de lianas cambia entre los tres estudios en la Amazonía Ecuatoriana (Paz y Miño 1990, Nabe-Nielsen 1998 y el presente estudio) es una pregunta que los índices de diversidad pueden ayudar a responder. La relación entre el número de especies y la distribución de la abundancia relativa de las especies (qué tan raras o comunes son, es decir, la equitabilidad) puede evaluarse mediante índices de diversidad como el de Shannon-Wiener y el de Simpson, los índices más comúnmente utilizados en ecología. Lo ideal, por supuesto, sería tener áreas muestreadas de igual tamaño donde se establezcan comparaciones de diversidad tomando en cuenta el número de especies por individuos en vez del número de especies por área; pero esto no es posible aquí por obvias razones. Sin embargo, dada la similitud en la metodología entre estos tres estudios, y puesto que Chuwitayo y Cuyabeno presentan una densidad y área basal bastante proporcional al área muestreada (Tabla 1), además de un diagrama posición relativa – abundancia ('rank-abundance diagram') similar (Anexo 6), una comparación directa entre los valores de estos índices es quizás justificada.

En Chuwitayo, el valor calculado del índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ) es mayor que el de Cuyabeno (Tabla 1), pero ligeramente menor que el de Yasuní ( $H'=4,43$ , Nabe-Nielsen 1998). Este índice es particularmente útil para vegetación porque sus valores son relativamente independientes del área muestreada (Condit *et al.* 1996). El valor del índice de Shannon ( $H'$ ) indica el grado promedio de incertidumbre en predecir a cuál especie pertenecería un individuo escogido al azar en una muestra, o sea, qué tan difícil es adivinar la especie (Ludwig & Reynolds 1988). A mayor número de especies y a mayor homogeneidad en la distribución de los individuos por especie (mayor equitabilidad de las abundancias) corresponde mayor incertidumbre, o sea valores más altos del índice. En Chuwitayo es, por lo tanto, más difícil adivinar la especie a la que pertenecería un individuo tomado al azar, que en Cuyabeno; y en Yasuní aún más difícil. Intuitivamente, esto se esperaba pues la cantidad de especies en

Chuwitayo es mayor, en relación al número de individuos, que en Cuyabeno (137 spp. en 1085 individuos versus 98 spp. en 2403 individuos; Tabla 1). Para el presente estudio, el valor máximo de  $H'$  sería 4,91 (el logaritmo natural de 137, o sea en el caso de que las 137 especies tuvieran igual abundancia; ver Begon *et al.* 1990), mientras que para Chuwitayo sería 4,58 (si las 98 especies tuvieran igual abundancia). Justamente de evaluar esta relación entre el  $H'$  calculado y el  $H'$  máximo es de lo que se encarga el índice de equitabilidad de Shannon (J).

Los índices de equitabilidad, tanto de Shannon (J) como de Simpson (E), nos dicen cómo los individuos de las diferentes especies aportan a la abundancia total. Si existe una gran homogeneidad en la distribución de los individuos entre las especies (valores similares de abundancia para cada especie), estos índices serán cercanos a 1, sino se acercarán a 0. Al parecer, los individuos de las diferentes especies del presente estudio aportan más homogéneamente a la abundancia total que las especies de Cuyabeno (Tabla 1). Esto quiere decir que en Cuyabeno las especies con mayor densidad tienen una influencia más fuerte en la abundancia total que en Chuwitayo, o sea como que son más dominantes que sus contrapartes de la parcela del presente estudio (ver Anexo 6).

El índice de diversidad de Simpson ( $\lambda$ ) varía entre 0 y 1 e indica la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de la muestra sean de la misma especie (Colinvaux 1986, Ludwig & Reynolds 1988). Este índice indica cómo los individuos en una muestra se concentran en pocas especies, por lo que suele conocerse como un índice de dominancia; en cierto sentido, es una medida inversa de la diversidad (Colinvaux 1986). El valor de esta probabilidad es mayor en la parcela de Cuyabeno que en la de Chuwitayo (Tabla 1), lo cual se explica por la menor cantidad de especies y mayor cantidad de individuos presentes en Cuyabeno. Como se notará, este es el mismo argumento por el que se explica también los valores obtenidos con el índice de Shannon; las conclusiones a las que se ha llegado, con uno u otro índice, en este caso, son las mismas.

### 3.1.1.2. Estudios de lianas en áreas de 0,1 ha

El siguiente análisis se refiere básicamente a estudios realizados con la metodología descrita por Gentry (1982): 10 transectos de 2 x 50 m (0,1 ha), normalmente paralelos, cubriendo entre 1 y 2 ha de bosque, y donde se muestrean todos los individuos con diámetro  $\geq 2,5$  cm. Esta es la metodología con la mayor cantidad disponible de datos de diversidad y abundancia de lianas (Anexo 4). Los datos han sido recopilados de Gentry (1982, 1986a, 1988, 1991, 1995).

La riqueza de especies de lianas en estas muestras de 0,1 ha está negativamente correlacionada con la altitud ( $r = -0,62$ ,  $P < 0,01$ ) (Figura 4), un patrón que fue originalmente expuesto en varios trabajos de Gentry (1982, 1988, 1991, 1995). La muestra de 0,1 ha de Chuwitayo posee una riqueza de especies intermedia: no tiene tantas especies como los bosques más bajos peruanos ni tan pocas como los bosques  $>3000$  m colombianos (Figura 4, Anexo 4). La Figura 4 evidencia, por último, que entre los 500 y 1500 m de altitud, realmente pocos inventarios de este tipo se han reportado en el Neotrópico.

Aunque se ha sugerido que la diversidad de lianas es proporcional a la precipitación anual (Gentry 1982), la correlación entre número de especies de lianas y precipitación no fue significativa en muestras de 0,1 ha ( $r = 0,16$ ,  $P > 0,05$ ) (Figura 4). Probablemente, si se analiza en conjunto datos de lianas más hemiepífitas, este patrón será más obvio, y apoyará la afirmación de Gentry (1982).

Las dos únicas muestras de 0,1 ha climática y altitudinalmente similares al presente estudio son Murri en Colombia y Río Candamo en Perú; ambas con mayor riqueza de especies que Chuwitayo (Anexo 4). Esto evidencia que la alta riqueza de especies de lianas encontrada en la 0,5 ha de Chuwitayo ya no es tal cuando se la analiza a diferente escala (0,1 ha: 10 x [2 x 50 m]) e incluyendo solo lianas con diámetro  $\geq 2,5$  cm. Incluso, si se analiza únicamente las lianas con diámetro  $\geq 10$  cm en 0,1 ha, el número de especies del presente estudio (2 especies; Tabla 4) corresponde al promedio reportado para bosques montanos neotropicales (promedio=2,4; desviación estándar=2,43; n=20 localidades; Gentry 1995). En definitiva, según esta escala de muestreo, la riqueza de

especies de lianas en Chuwitayo es concordante con el rango esperado de diversidad según el gradiente altitudinal anteriormente descrito.

### 3.1.2. A NIVEL DE GÉNEROS

La diversidad de géneros de lianas en Chuwitayo es alta. Se encontraron 82 géneros de lianas y 4 géneros de hemiepífitas, es decir, 35 géneros más que en Cuyabeno (1 ha, Paz y Miño 1990) (Tabla 1) y 7 géneros más que en Yasuní (0,4 ha, Nabe-Nielsen 1998). Los géneros más diversos fueron *Mikania*, *Machaerium* y *Paullinia* con 6 especies cada uno y *Mendoncia* y *Arrabidaea* con 4 especies (Anexo 2).

Un gran número de géneros son compartidos entre las tres localidades en la Amazonía Ecuatoriana (Tabla 5). El área de estudio comparte 40 géneros con Yasuní y 29 géneros con Cuyabeno, mientras que 21 géneros son comunes a los tres sitios. *Paullinia* es el único género que en los tres estudios contiene muchas especies. Tanto en el presente estudio como en Yasuní, *Mendoncia* y especialmente *Mikania* fueron mucho más diversos que en Cuyabeno. La notable diversidad de *Mikania* puede relacionarse con el hecho de que este es el género más diverso de Asteraceae en la Amazonía <600 m y uno de los más diversos en los Andes >2400 m (Jørgensen & Ulloa 1994, Renner *et al.* 1990).

### 3.1.3. A NIVEL DE FAMILIAS

Se encontraron 39 familias de lianas en la 0,5 ha del presente estudio (Tabla 1 y 6), incluyendo 4 familias con especies trepadoras cuya forma de vida no es claramente definida en la literatura (Tabla 3). Las nueve familias más diversas de este estudio representan casi el 60% del total de especies; las 35 familias restantes (incluyendo las hemiepífitas) tienen 4 ó menos especies (Figura 5). La 0,5 ha de Chuwitayo presenta 8 familias más que lo reportado en la 1 ha de Cuyabeno (Paz y Miño 1990) y 3 familias menos que lo reportado en los dos transectos de 0,2 ha de Yasuní (Nabe-Nielsen 1998). El número de familias compartidas con Cuyabeno y Yasuní es similar: 30 y 31 respectivamente.

En general, Bignoniaceae y Fabaceae *s.l.* suelen ser las familias de lianas más diversas en bosques neotropicales bajos (Gentry 1988, 1991). Este patrón se ha encontrado en los tres estudios de lianas en la Amazonía Ecuatoriana (Paz y Miño 1990, Nabe-Nielsen 1998 y el presente estudio) y otros estudios en la Amazonía Noroccidental como aquel en Araracuara, Colombia, donde se encontraron 15 especies de Fabaceae y 12 especies de Bignoniaceae en 1,8 ha de tierra firme, y 12 y 11 especies de Fabaceae y Bignoniaceae, respectivamente, en 1,8 ha de várzea (Londoño-Vega & Álvarez-Dávila 1997). Fabaceae *s.l.* es también la familia más diversa en los bosques dipterocárpicos del Lambir National Park en Sarawak, Malasia (Putz & Chai 1987) y, junto a Sapindaceae y Bignoniaceae, constituye una de las más ricas en especies de lianas en los bosques atlánticos brasileros (Alves & Taroda 1998, Kim *et al.* 1998). Familias comunes de lianas como Hippocrateaceae, Menispermaceae, Sapindaceae y Malpighiaceae (Gentry 1988, 1991, Duivenvoorden 1994, Londoño y Álvarez 1997) aportaron numerosas especies en los tres estudios de lianas en la Amazonía Ecuatoriana (Figura 5). En síntesis, las familias más diversas en los tres estudios de lianas en la Amazonía Ecuatoriana son las mismas, excepto por la baja representación de Malpighiaceae en Cuyabeno y la notable presencia de Asteraceae, Apocynaceae y Cucurbitaceae en Chuwitayo (Figura 5).

El hecho que la familia Asteraceae se ubique entre las tres familias más diversas de la parcela de Chuwitayo (Figura 5) se ajusta al patrón esperado de más especies a mayor altitud observado para Asteraceae (Jørgensen & Ulloa 1994), aunque sería de esperar que esta familia andina no alcance tal diversificación ya a esta altitud, sino mucho más arriba, según Gentry (1995) a partir de los 2000 m.

Las familias que prevalecen en los individuos con diámetro  $\geq 2,5$  cm son Fabaceae *s.l.* y Bignoniaceae, si bien estas familias están también bastante representadas en los individuos  $< 2,5$  cm de diámetro. Entre las lianas  $< 2,5$  cm de diámetro prevalecen, en cambio, Asteraceae, Cucurbitaceae y Menispermaceae. Las familias que, sin importar el rango de diámetro, están siempre bien representadas son Apocynaceae, Hippocrateaceae, Malpighiaceae y Sapindaceae. La notable diversidad de Fabaceae y Bignoniaceae en las lianas con diámetro  $\geq 2,5$  cm fue también reportada en Yasuní (Nabe-Nielsen 1998) y en los estudios de Gentry (1982, 1988, 1991, 1995).

## 3.2. ANÁLISIS ESTRUCTURAL

### 3.2.1. DENSIDAD

En la parcela de Chuwitayo se encontraron 1085 lianas y 29 hemiepífitas secundarias leñosas trepadoras con diámetro  $\geq 0,5$  cm (Tabla 1). Solo 73 individuos se encontraron en forma herbácea; estos individuos pertenecen a siete especies que siempre registraron individuos herbáceos (Anexo 2) y a otras especies que también presentaron individuos leñosos.

Las 10 especies más abundantes en la 0,5 ha representan el 40,5% del total de individuos (Tabla 7); de hecho, alrededor del 10% de las especies ya contribuyen con la mitad de la abundancia total de lianas en la 0,5 ha del presente estudio (Figura 6), un resultado similar al de Cuyabeno (Paz y Miño 1990). Veinte y seis de las 137 especies tienen diez o más individuos, mientras que 41 especies están representadas por solo un individuo.

*Adelobotrys adscendens*, la especie más común en la parcela de Chuwitayo, estuvo en cambio representada por muy pocos individuos en Yasuní y Cuyabeno (Paz y Miño 1990, Nabe-Nielsen 1998). La densidad de esta especie, que se ha incrementado por la existencia de clones muy juntos pero fisiológicamente independientes, es difícil de explicar. Entre las razones podrían incluirse su mecanismo de crecimiento por raíces adventicias (y por tanto sin preferencia alguna a determinado tipo de soporte en el bosque; Putz & Chai 1987, Hegarty & Caballé 1991) y su carácter más bien generalista (poca preferencia a suelos arcillosos y prácticamente ninguna preferencia a determinada topografía o drenaje, K. Ruokolainen com. pers.).

Las cinco familias con mayor densidad relativa (Tabla 6) en Chuwitayo (0,5 ha), Cuyabeno (1 ha) y Yasuní (0,4 ha) representan el 50, 60 y 50,3 % del total de individuos respectivamente, es decir que en estos estudios al menos la mitad de individuos corresponde a solo cinco familias. La gran abundancia de Asteraceae y del género *Mikania* es también propio de la parcela estudiada y no ocurre en los otros estudios en la Amazonía Ecuatoriana. Esta familia se ha reportado como muy abundante en bosques

alterados (Jaramillo & Jørgensen 1989, Gortaire *et al.* 1998), pero esta es una hipótesis a probar en próximas investigaciones.

En el presente estudio, para facilitar la comparación, se han procesado los datos según diferentes categorías de diámetro y métodos de muestreo (Tabla 4). La densidad de lianas reportada en Chuwitayo (0,5 ha), si excluimos las hemiepífitas, corresponde aproximadamente a la mitad de individuos que en Cuyabeno (1 ha), es decir, que el promedio de individuos por m<sup>2</sup> es similar entre los dos sitios. En Cuyabeno (Paz y Miño 1990) también se registró exactamente la mitad de lianas con diámetro  $\geq 10$  cm que en Chuwitayo. Inclusive, el valor de 262 lianas en un transecto de 10 x 100 m escogido al azar en la 1 ha de Cuyabeno (Paz y Miño 1990) está dentro del rango de abundancia de transectos de igual tamaño en la parcela del presente estudio (Tabla 4).

La densidad de lianas de todos los diámetros reportada para cada uno de los transectos de 20 x 100 m en Yasuní (Nabe-Nielsen 1998) es menor a la densidad promedio de lianas con diámetro  $\geq 0,5$  cm en los dos transectos de igual tamaño ubicados en Chuwitayo (Anexo 3). La densidad de Yasuní es tan baja como la registrada en Barro Colorado: 1597 individuos de todos los diámetros en un área de muestreo acumulada de una hectárea, excluyendo las lianas con crecimiento libre (Putz 1984a). Es importante observar que, al incluirse lianas con crecimiento libre, la abundancia en Barro Colorado se incrementaba notablemente (Anexo 3, Putz 1984a).

En muestras de 0,1 ha (10 transectos de 2 x 50 m) que han incluido plantas con diámetro  $\geq 2,5$  cm (Gentry 1982, 1986a, 1988, 1991, 1995; Anexo 4), incluido el presente estudio, la abundancia de las lianas muestra una leve tendencia a correlacionarse negativamente con la precipitación y la altitud ( $r = -0,29$  y  $-0,45$  respectivamente,  $P < 0,01$ ; Figura 7). De manera similar a lo que pasaba con la riqueza de especies, la relación entre la abundancia y la altitud es más fuerte que la encontrada entre la abundancia y la precipitación. Gentry (1991) y Hegarty & Caballé (1991) observaron que aunque en el Neotrópico no existen patrones generales de abundancia de lianas, sitios con suelos más ricos, con una marcada estación seca (bosques entre húmedos y secos) y bosques inundables suelen tener gran cantidad de lianas. La muestra de 0,1 ha del bosque de Chuwitayo, en suelos relativamente pobres con presencia de

caolinita (IGM 1995), presenta una densidad intermedia de 35 lianas en 0,1 ha (Figura 7, Anexo 4). No hay que olvidar que, a pequeña escala, muchos otros factores también afectan la abundancia de lianas, por ejemplo, la formación de un claro o el disturbio antropogénico.

Las lianas son una forma de vida cuyos individuos son difíciles de contar y en consecuencia su abundancia es difícil discutirla. Ciertas especies de lianas pierden su conexión de raíces subterráneas o estolones rápidamente (Putz 1983, Putz & Chai 1987, Peñalosa 1984) por lo que un mismo individuo suele considerarse como dos individuos diferentes (rametes), a pesar de pertenecer a un mismo genete inicialmente. Es posible también que una liana suba y baje del dosel varias veces por lo que puede cometerse el error de contarla o medirla como si se tratara de varios individuos (Putz 1990, G. Paz y Miño com. pers.). El diámetro mínimo de referencia es también importante porque en lianas la inmensa mayoría de individuos se encuentran en las categorías de diámetro  $\leq 1$  cm (Putz & Chai 1987, Hegarty & Caballé 1991). El tamaño de la muestra, la definición de liana y la inclusión o no de bejucos y lianas con crecimiento libre afectan también los datos de abundancia (Hegarty & Caballé 1991). Por todo esto, y para hacer más comparables los futuros estudios, últimamente se vienen proponiendo ciertos estándares para muestreos de lianas y bejucos (Foster 1998, Nabe-Nielsen 1998).

### 3.2.2. FRECUENCIA

En general, las especies con mayor densidad son, aunque no en el mismo orden, las más frecuentes (Tabla 7). La excepción es *Passiflora cf. riparia* que, debido a su patrón de distribución muy agregado, es abundante, mas no frecuente (Figura 8). La alta disponibilidad de luz y soportes, resultado de la formación de uno de los claros más grandes en la parcela, ha favorecido su propagación vegetativa (Figura 8). En áreas alteradas, donde abundan los soportes de diámetro pequeño, especies tendriladas como ésta se ven favorecidas (Putz 1984a, Putz & Chai 1987, Hegarty & Caballé 1991). Ninguna otra especie muestra un patrón agregado tan evidente como el de esta especie.

La especie más abundante, *Adelobotrys adscendens*, muestra una aglomeración de individuos en ciertos lugares de la parcela (Figura 8). Este tipo de distribución espacial

influye para que la varianza de la muestra ( $s^2 = 5,01$ ) sea considerablemente superior a la media de la población ( $\bar{X} = 1,74$ ) y por lo tanto muestre la tendencia a presentar un patrón de distribución espacial semiagregado. Esta tendencia también se observa en las especies *Cissampelos* cf. *pareira* y cf. *Ectopopterys* sp. cuya distribución se asocia -de manera análoga a *Passiflora* cf. *riparia*- a la presencia de claros (Figura 8).

Aunque la distribución de *Mikania leiostachya* parece asociarse con la distribución de los claros, esta especie, junto con *Forsteronia acouci*, *Salacia* sp. 2 y *Cissus* sp. 1, presenta un patrón de distribución espacial aleatorio reflejado en su relativamente alta frecuencia y la poca diferencia entre la media y la varianza de su población (Figura 9).

El análisis de la varianza con respecto a la media de toda la población de lianas en la parcela (Figura 10) muestra una tendencia hacia una distribución espacial agregada (la varianza es 3,6 veces mayor que la media). Esta distribución es la más comúnmente registrada en la naturaleza (Mateucci & Colma 1982) y especialmente en las lianas debido a su propagación clonal (Beekman 1981, Peñalosa 1984, Caballé 1994). El patrón agregado es más evidente alrededor de uno de los claros al sur de la parcela (Figura 10).

El efecto de la topografía sobre la frecuencia y densidad de las especies de lianas en la parcela del presente estudio no es claro. Si pensamos que una sola liana puede cubrir un área de 0,5 ha (Putz 1984a), es obvio que la parcela es muy pequeña para discriminar patrones de distribución espacial de las especies.

### 3.2.3. DOMINANCIA

Los 1085 individuos encontrados en la 0,5 ha presentan un área basal acumulada de 0,32 m<sup>2</sup> (Tabla 1). Las 10 especies que aportan con mayor área basal representan alrededor del 42% del área basal total (Tabla 7) e incluyen a varias especies con representantes entre los 10 individuos más gruesos: *Machaerium* sp. 5, *Hiraea* sp. 1, *Gouania* cf. *lupuloides*, *Salacia* sp. 2 y *Piptocarpha* sp. 2 (Tabla 8). En su mayoría, las especies con mayor área basal son otras que las más abundantes debido a que pocos individuos de gran diámetro aportan con más área basal que muchos pequeños.

A nivel de familias, las 10 más dominantes representan el 76,4% del área basal total (Tabla 6), mientras que en Cuyabeno representaban el 83% (Paz y Miño 1990). Las siguientes familias están representadas entre las 10 más dominantes de los dos estudios: Bignoniaceae, Fabaceae *s.l.*, Hippocrateaceae, Menispermaceae y Malpighiaceae.

Los estudios cuya área basal total de lianas es similar a la de Chuwitayo son, con pocas excepciones, aquellos realizados en bosques tropicales lluviosos, como el de un bosque subtropical lluvioso siempre-verde en Australia (Hegarty 1988 citado por Hegarty & Caballé 1991), el de un bosque tropical lluvioso en la Guayana Francesa (Lescure *et al.* 1983 citado por Hegarty & Caballé 1991) y el estudio en Cuyabeno (Paz y Miño 1990) (Tabla 9). Este último estudio (Cuyabeno) presenta el área basal más parecida a la del presente estudio porque corresponde aproximadamente al doble del área basal total en un área de estudio también el doble de tamaño. Estos dos estudios se parecen estructuralmente en su abundancia y área basal. Es más, en los dos estudios cerca del 10% de las especies contribuyen con el 50% del área basal total (Figura 6). La mayoría de los otros estudios no son comparables porque pertenecen a tipos muy diferentes de bosques (Tabla 9).

El área basal de las lianas es muy pocas veces reportado en la literatura ya que no es un buen indicador de su dominancia en el bosque (Paz y Miño 1990). Nabe-Nielsen (1998) sugiere usar el número de individuos como un índice de la dominancia de las lianas, pero esto podría confundirse con la densidad.

#### **3.2.4. LONGITUD**

En la Tabla 1 se muestran los valores de longitud total de Chuwitayo y Cuyabeno. A diferencia de lo que ocurre con la densidad y la área basal, la longitud total de las lianas en la parcela de Chuwitayo no es aproximadamente la mitad que la de Cuyabeno, es decir, que no es proporcional al tamaño de la parcela (Tabla 1). Puesto que en estos estudios la longitud estimada de una liana depende en parte de la altura que alcanza, esta diferencia en la longitud quizás se debe a que la altura promedio de los árboles de Chuwitayo es menor que la altura promedio de los árboles en Cuyabeno, lo que sería

consistente con la observación de que los árboles en la Amazonía baja son en promedio más altos que aquellos de los bosques andinos (Valencia 1988). Otra razón por la marcada diferencia en longitud entre estos dos estudios puede relacionarse con la metodología empleada para estimarla.

Establecer con precisión la longitud real de una liana es prácticamente imposible, a menos que se emplee un modelo tridimensional (Castellanos *et al.* 1992). En Cuyabeno se estimó la longitud solo tomando como referencia la altura promedio del dosel del bosque (Paz y Miño 1990), pero esta forma de medir la longitud no es conveniente porque confunde dos variables diferentes: la altura (un vector) y la longitud (una distancia). Estas dos variables, si bien relacionadas, deberían analizarse independientemente, tal como lo hizo Putz (1984a) con la altura y Nabe-Nielsen (1998) con la longitud. En cualquier caso, medir la longitud o altura de aquellos individuos que alcanzan el dosel será frecuentemente resultado de aproximaciones subjetivas.

Como se describe en la Metodología, en el presente estudio la longitud de las lianas representa una fusión entre la altura (tomando como referencia la altura del árbol huésped) y la longitud de las curvaturas del tallo(s) cerca del suelo, llamándola “longitud estimada”. Con esta metodología, las lianas de hasta 20 m fueron estimadas con bastante precisión. Sin embargo, a partir de este valor, fue más realista y práctico redondear la longitud a los siguientes valores: 20, 25, 30 y 40 m. Estos valores se decidieron luego de los primeros muestreos en la parcela y fueron suficientes para evaluar la longitud de las lianas en el tipo de bosque estudiado.

Las 10 especies que más aportan a la longitud total contribuyen con 42% de la longitud total (Tabla 7) y todas contienen individuos que llegan al dosel. La gran densidad de varias de estas especies contribuye a la longitud total de la especie. En forma similar a lo de Cuyabeno (Paz y Miño 1990), alrededor del 10% de las especies contribuyen con el 50% de la longitud total (Figura 6).

Entre las familias con mayor longitud (Tabla 6), cinco están también representadas en Cuyabeno: Bignoniaceae, Fabaceae *s.l.*, Hippocrateaceae, Malpighiaceae y Menispermaceae. Estas familias son también las de mayor área basal en los dos

estudios, por lo que seguramente muchos individuos de estas familias son tan anchos como extensos.

### 3.2.5. TAMAÑO DE LAS LIANAS

En la Figura 11 se muestra la distribución de las lianas en rangos de diámetro de 5 mm. Más de la mitad de los individuos (52,9%) tienen diámetros entre 5-10 mm; en Cuyabeno, en cambio, solo la tercera parte de los individuos (33%) se encontraron dentro de este rango. En la isla de Barro Colorado, al igual que en Chuwitayo y Cuyabeno, los individuos con diámetros <1 cm fueron los más numerosos (Putz 1984a). La preponderancia de las lianas pequeñas ha sido frecuentemente reportada en otros bosques alrededor del mundo (Proctor *et al.* 1983, Putz & Chai 1987, Bullock 1990).

Hegarty & Caballé (1991) enfatizan que la distribución de las categorías de diámetro de una población de lianas no es útil, a diferencia de en árboles, para indicar la estructura por edades de la población porque los diámetros máximos y mínimos son demasiado pequeños, los patrones de crecimiento son complejos y las lianas usualmente incrementan sus diámetros muy lentamente.

Un análisis del número de individuos presentes en las categorías de diámetro superiores ( $\geq 2,5$  cm) en los tres estudios de lianas en la Amazonía Ecuatoriana y otros en el Neotrópico, mostró que en general hay más lianas gruesas en Cuyabeno, en Yasuní y en otras parcelas neotropicales de tierras bajas que en el presente estudio. Si recordamos que en bosques sometidos a un disturbio fuerte, o leve pero continuo, suelen proliferar las lianas (Janzen 1975, Putz 1983, 1984a, Putz & Chai 1987, Balée & Campbell 1990, Richards 1996), la mayor abundancia relativa de lianas pequeñas y la menor abundancia de lianas gruesas registrada en el bosque de Chuwitayo, podría implicar que éste ha sido sometido a cierta alteración. Al respecto, Gentry (1985) sugiere que la presencia de lianas de gran diámetro en un bosque es mejor indicador de su estado primario que la presencia de árboles altos y de gran diámetro.

La distribución de las lianas en categorías de longitud cada 5 m se muestra en la Figura 12. La mayoría de lianas se encuentra, al igual que en Cuyabeno (Paz y Miño

1990), entre 5-10 m y son probablemente individuos juveniles en competencia por alcanzar el dosel y mejores condiciones de luz. Luego de los 10 m, el número de lianas disminuye, siendo relativamente pocas las que llegan el dosel.

El diagrama de dispersión longitud vs. diámetro (Figura 13) muestra la tendencia, lógicamente esperada, de que las lianas de mayor diámetro tienen en promedio mayor longitud. A diferencia de lo que ocurre con árboles, muchos individuos de lianas con diámetro pequeño (<2,5 cm) son capaces de alcanzar grandes longitudes ( $\geq 20$  m). Esta característica es muy obvia en algunos individuos de *Mikania cf. aschersonii* y *Adelobotrys adscendens*, especies que pertenecen a familias mejor representadas en las lianas <2,5 cm de diámetro.

Hay pocas lianas que, a pesar de poseer diámetros relativamente grandes ( $\geq 4$  cm) no sobrepasan los 10 m de longitud; muchos de estos individuos son probablemente restos de lianas antiguas que están regenerándose e iniciando nuevamente su camino hacia la luz.

### 3.3. ÍNDICE DE VALOR DE IMPORTANCIA PARA LAS ESPECIES DE LIANAS (IVIL) y VALOR DE IMPORTANCIA PARA LAS FAMILIAS DE LIANAS (VIFL)

En la Tabla 7 se enumeran las 25 especies con el mayor IVIL. *Adelobotrys adscendens* es la que presentó los valores más altos en tres de los cuatro componentes del índice: frecuencia, abundancia y longitud total. Esta especie nunca alcanza más de 2,5 cm de diámetro y por esto su área basal total no es tan importante. Obviamente, esta especie generalista predomina en la parcela.

De las 10 familias con mayor VIFL (Figura 14), seis también están entre las más importantes de Cuyabeno (Paz y Miño 1990): Bignoniaceae, Fabaceae *s.l.*, Hippocrateaceae, Sapindaceae, Menispermaceae y Malpighiaceae (Tabla 6). Estas son familias típicas de lianas y normalmente dominan en bosques amazónicos.

El alto VIFL de Asteraceae es una característica ecológica distintiva del bosque de Chuwitayo. Su importancia se sustenta en el notable aporte a la densidad, longitud y diversidad total en la parcela. Probablemente, Asteraceae, una familia principalmente andina, como resultado del efecto altitudinal se ve ecológicamente favorecida en bosques premontanos. Fabaceae *s.l.* y Bignoniaceae, a diferencia de lo que ocurre en Cuyabeno, no alcanzaron los más altos Valores de Importancia. Por lo tanto, la afirmación de Gentry (1985, 1988, 1993) de que Bignoniaceae es la familia predominante de lianas es aplicable en cuanto a riqueza de especies, pero no siempre en cuanto a abundancia, área basal y longitud. Lo mismo es aplicable para Fabaceae *s.l.*, una familia tan diversa en lianas como Bignoniaceae (Londoño-Vega & Álvarez-Dávila 1997, Alves & Taroda 1998, Kim *et al.* 1998, Nabe-Nielsen 1998), pero que en Chuwitayo no presentó los valores más altos de densidad, área basal y longitud total.

#### 4. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Los patrones regionales de diversidad de lianas analizados muestran que esta forma de vida tiene un patrón similar al de árboles, especialmente en cuanto al gradiente altitudinal. Si la muestra de Chuwitayo resulta ser típica de bosques premontanos será conveniente evaluar más profundamente en el futuro cómo la mezcla de elementos montanos con elementos de tierras bajas influye en esta diversidad. Estudios sobre la distribución geográfica de las especies, junto a datos de herbario y un buen nivel taxonómico, aclararán estos aspectos; un rango altitudinal de interés es entre los 500 y 1500 m. Dada la gran diversidad de lianas encontrada en Chuwitayo, los esfuerzos de conservación de los bosques premontanos orientales parecen justificados.

Existe una creciente necesidad de unificar criterios de investigación en lianas para facilitar comparaciones interregionales. En el caso de la longitud y la altura, dos de los parámetros ecológicos indispensables para el análisis de la estructura de las lianas en una comunidad, su uso se ve limitado por la dificultad en la medición. Futuros estudios deberán considerar ambas variables independientemente, evaluando diferentes maneras de medirlas o estimarlas. La distribución vertical de los árboles en distintas comunidades puede afectar la altura de las lianas ahí presentes.

Conocer la diversidad y estructura de la comunidad de lianas en un bosque tal vez podría ser útil para determinar efectos de disturbios pasados o estados de sucesión. Las lianas podrían ser utilizadas como potenciales indicadores biológicos. Por ejemplo, en el presente estudio ciertas especies están respondiendo activamente, mediante un crecimiento exuberante, a los claros formados por la caída de árboles.

## 5. LITERATURA CITADA

- Acevedo-Rodríguez, P. & R. Woodbury. 1985. Los Bejucos de Puerto Rico, Vol. I. General Technical Report SO-58 of the Department of Agriculture. New Orleans, USA.
- Aide, T. & J. Zimmerman. 1990. Patterns of insect herbivory, growth, and survivorship in juveniles of a neotropical liana. *Ecology* 71(4): 1412-1421.
- Alves, R.A. & R. Taroda. 1998. Levantamento das Espécies de Lianas da Estação Ecológica do Noroeste Paulista, São José do Rio Preto / Mirassol, São Paulo, Brasil. En: Libro de Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica, p. 241. Asociación Latinoamericana de Botánica, Red Latinoamericana de Botánica y Sociedad Botánica de México.
- Anderson, W. 1979. Floral Conservatism in Neotropical Malpighiaceae. *Biotropica* 11(3): 219-223.
- Arenas, P. & G.C. Giberti. 1987. The Ethnobotany of *Odontocarya asarifolia* (Menispermaceae), an Edible Plant from the Chaco. *Economic Botany* 41(3): 361-369.
- Balée, W. & D. Campbell. 1990. Evidence for the Successional Status of Liana Forest (Xingu River Basin, Amazonian Brasil). *Biotropica* 22(1): 36-47.
- Balfour, D.A. & W.J. Bond. 1993. Factors limiting climber distribution and abundance in a southern African forest. *Journal of Ecology* 81: 93-99.
- Beekman, F. 1981. Structural and dynamic aspects of the occurrence and development of lianas in the tropical rain forest. Department of Forestry, Agricultural University, Wageningen, USA.
- Begon, M., J.L. Harper, C.R. Townsend. 1990. Ecology: Individuals, Populations and Communities (2<sup>nd</sup> ed.). Blackwell Science Ltd.
- Bennett, B. 1992. Uses of epiphytes, lianas, and parasites by the Shuar people of Amazonian Ecuador. *Selbyana* 13: 99-114.
- Bigelow, S.W. 1993. Leaf nutrients in relation to stature and life form in tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science* 4: 401-408.
- Brummitt, R.K. & C.E. Powell (eds.). 1992. Authors of Plant Names. Royal Botanic Gardens, Kew, England.
- Bullock, S.H. 1990. Abundance and Allometrics of Vines and Self-Supporting Plants in a Tropical Deciduous Forest. *Biotropica* 22(1): 106-109.

- Caballé, G. 1993. Liana structure, function and selection: A comparative study of xylem cylinders of tropical rainforest species in Africa and America. *Botanical Journal of the Linnean Society* 113: 41-60.
- Caballé, G. 1994. Ramet proliferation by Longitudinal Splitting in the Gabonese Rain Forest Liana *Dalhousiea africana* S. Moore (Papilionaceae). *Biotropica* 26(3): 266-275.
- Caballé, G. 1998. Las lianas: un tipo biológico revelador de la intensidad de las perturbaciones actuales y pasadas en los bosques tropicales. En: Libro de Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica, p. 357. Asociación Latinoamericana de Botánica, Red Latinoamericana de Botánica y Sociedad Botánica de México.
- Campbell, E.J. & D. McC. Newbery. 1993. Ecological relationships between lianas and trees in lowland rain forest in Sabah, East Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 9: 469-490.
- Cañadas, L. 1983. El Mapa Bioclimático y Ecológico del Ecuador. Banco Central del Ecuador. Quito, Ecuador.
- Carter, G.A. & A.H. Teramura. 1988. Vine photosynthesis and relationships to climbing mechanics in a forest understory. *American Journal of Botany* 75(7): 1011-1018.
- Castellanos, A.E., R. Durán, S. Guzmán, O. Briones & M. Ferial. 1992. Three-Dimensional Space Utilization of Lianas: A Methodology. *Biotropica* 24(3): 396-401.
- Castellanos, A.E., H.A. Mooney, S.H. Bullock, C. Jones & R. Robichaux. 1989. Leaf, stem and metamer characteristics of vines in a tropical deciduous forest in Jalisco, Mexico. *Biotropica* 21:41-49.
- Cerón, C.E. & C. Montalvo. 1997. Composición y estructura de una hectárea de bosque en la Amazonía Ecuatoriana - con información etnobotánica de los Huaorani. En: Estudios sobre diversidad y ecología de plantas, Memorias del II Congreso Ecuatoriano de Botánica 16-20 octubre 1995 (R. Valencia & H. Balslev, eds.) pp. 153-172. PUCE-FUNDACYT-ENRECA-DIVA, Quito, Ecuador.
- Clark, D.B. & D.A. Clark. 1990. Distribution and effects on tree growth of lianas and woody hemiepiphytes in a Costa Rican tropical wet forest. *Journal of Tropical Ecology* 6: 321-331.
- Colinvaux, P. 1986. Ecology. The Ohio State University. John Wiley & Sons, Inc.
- Condit, R., S.P. Hubbell, J.V. Lafrankie, R. Sukumar, N. Manokaran, R.B. Foster & P.S. Ashton. 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. *Journal of Ecology* 84: 549-562.
- Crawley, M.J. 1997. The Structure of Plant Communities. En: Plant Ecology (M.J. Crawley, ed.), pp. 475-531. Blackwell Science Ltd.

- Darwin, C. 1867. On the movements and habits of climbing plants. *Botanical Journal of the Linnean Society* 9: 1-118.
- Dean, J.M. & A.P. Smith. 1978. Behavioral and Morphological Adaptations of a Tropical Plant to High Rainfall. *Biotropica* 10(2): 152-154.
- Dillenburg, L.R., D.F. Whigham, A.H. Teramura & I.N. Forseth. 1993. Effects of vine competition on availability of light, water and nitrogen to a tree host (*Liquidambar styraciflua*). *American Journal of Botany* 80(3): 244-252.
- Duivenvoorden, J.F. 1994. Vascular plant species counts in the rain forests of the middle Caquetá area, Colombian Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 3: 685-715.
- Emmons, L.H. & A.H. Gentry. 1983. Tropical forest structure and the distribution of gliding and prehensile-tailed vertebrates. *American Naturalist* 121: 513-524.
- Fisher, J.B. & F.W. Ewers. 1992. Xylem pathways in liana stems with variant secondary growth. *Botanical Journal of the Linnean Society* 108: 181-202.
- Foster, P.F. 1998. La medición de los bejucos en los bosques tropicales: una propuesta para unos estándares. En: Libro de Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica, p. 113. Asociación Latinoamericana de Botánica, Red Latinoamericana de Botánica y Sociedad Botánica de México.
- Gartner, B.L., S.H. Bullock, H.A. Mooney, V.B. Brown & J.L. Whitbeck. 1990. Water transport properties of vine and tree stems in a tropical deciduous forest. *American Journal of Botany* 77(6): 742-749.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering Phenology and Diversity in Tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6(1): 64-68.
- Gentry, A.H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1-84
- Gentry, A.H. 1985. An ecotaxonomic survey of Panamanian lianas. En: The botany and natural history of Panama: La botánica e historia natural de Panamá (W. D'Arcy & M. Correa, eds.) pp. 29-42. *Monographs in Systematic Botany* 10, Missouri Botanical Garden, USA.
- Gentry, A.H. 1986a. Species Richness and Floristic Composition of Chocó Region Plant Communities. *Caldasia* Vol. XV, Nos. 71-75: 71-91.
- Gentry, A.H. 1986b. Sumario de patrones fitogeográficos neotropicales y sus implicaciones para el desarrollo de la Amazonía. *Revista de la Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, Vol. XVI, No. 61: 101-116.

- Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75 (1): 1-34.
- Gentry, A.H. 1990. Evolutionary patterns in Neotropical Bignoniaceae. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 55: 118-129.
- Gentry, A.H. 1991. The distribution and evolution of climbing plants. En: The Biology of Vines (F.E. Putz & H.A. Mooney, eds.) pp. 3-52. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Gentry, A.H. 1993. A field guide to the Families and Genera of Woody Plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Perú) with supplementary notes on the herbaceous taxa. Conservation International. Washington DC., USA.
- Gentry, A.H. 1995. Patterns of Diversity and Floristic Composition in Neotropical Montane Forests. En: Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests (S.P. Churchill *et al.* eds.) pp. 103-126. The New York Botanical Garden, USA.
- Gentry, A.H. & C. Dodson. 1987. Contribution of Nontrees to Species Richness of a Tropical Rain Forest. *Biotropica* 19(2): 149-156.
- Gentry, A.H. & L.H. Emmons. 1987. Geographical variation in fertility, phenology, and composition of the understory of Neotropical forest. *Biotropica* 19(3): 216-227.
- Gentry, A.H. & R. Wettach. 1986. *Fevillea* - a new oil seed form Amazonian Peru. *Economic Botany* 40 (2): 177-185.
- Givnish, T.J. & G.J. Vermeij. 1976. Sizes and shapes of liane leaves. *American Naturalist* 110:743-778.
- Gortaire, E., H. Romero & L. Alvarado. 1998. Diversidad de lianas y bejucos en el Parque Etnobotánico OMAERE, Puyo, Ecuador. En: Libro de resúmenes de las Jornadas de Biología, p. 27. Sociedad Ecuatoriana de Biología. Quito, Ecuador.
- Grubb, P.J., J.R. Lloyd, T.D. Pennington & T.C. Whitmore. 1963. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. *Journal of Ecology* 51: 567-601.
- Hara, K. 1988. Ecological studies on climbing plants of Japan. II. Habitats of climbing plants in Northeast Japan. *Ecological Review* 21(3): 133-154.
- Hegarty, E.E. 1990. Leaf Life-span and leafing phenology of lianes and associated trees during a rainforest sucesion. *Journal of Ecology* 78: 300-312.
- Hegarty, E.E. & G. Caballé. 1991. Distribution and abundance of vines in forest communities. En: The Biology of Vines (F.E. Putz & H.A. Mooney, eds.) pp. 313-335. Cambridge University Press, Cambridge, England.

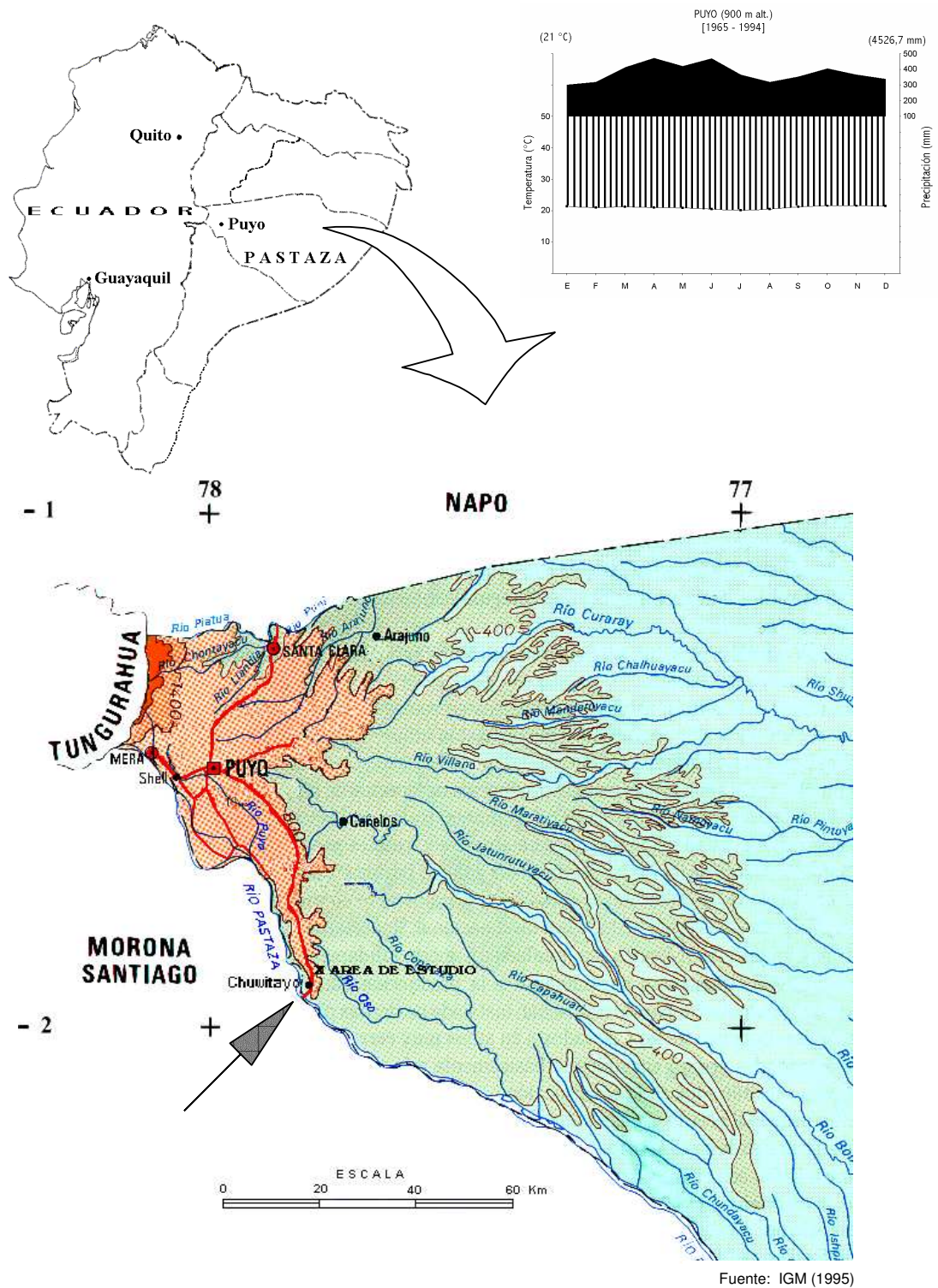
- Holdridge, L.R. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- Holdridge, L.R., W.C. Grenke, W.H. Hatheway, T. Liang & J.A. Tost, Jr. 1971. Forest environments in tropical life zones, a pilot study. Pergamon Press, New York, USA.
- Ibarra-Manríquez, G., B. Sánchez-Garfias & L. González-García. 1991. Fenología de Lianas y Árboles Anemocoros en una Selva Cálido-Húmeda de México. *Biotropica* 23(3): 242-254.
- IGM. 1995. Atlas Universal y del Ecuador. Instituto Geográfico Militar (IGM), Quito, Ecuador.
- INAMHI. 1994. Anuario climatológico del Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología. Ministerio de Energía y Minas, Quito, Ecuador.
- Janzen, D.H. 1975. Ecology of Plants in the Tropics. Studies in Biology No. 58. The Institute of Biology. Edward Arnold Ltd. London, England.
- Jaramillo, J.L. & P.M. Jørgensen. 1989. Inventario Florístico de la Reserva "ENDESA". En: Estudios Botánicos en la Reserva ENDESA, Pichincha, Ecuador (P.M. Jørgensen & C. Ulloa, eds.). *AAU Reports* 22: 1-26.
- Jørgensen, P.M. & C. Ulloa. 1994. Seed Plants of the High Andes of Ecuador - A checklist. *AAU Reports* 34.
- Jørgensen, P.M., C. Ulloa, J. Madsen & R. Valencia. 1995. A Floristic Analysis of the High Andes of Ecuador. En: Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests (S.P. Churchill *et al.* eds.) pp. 221-237. The New York Botanical Garden, USA.
- Kim, A.C., F. Passos & C.A. Joly. 1998. Riqueza de lianas da Mata Atlântica do Estado de São Paulo, região sudeste do Brasil. En: Libro de Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica, p. 246. Asociación Latinoamericana de Botánica, Red Latinoamericana de Botánica y Sociedad Botánica de México.
- Kress, W.J. 1986. The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana* 9: 2-22.
- Lee, D.W. & J. Richards. 1991. Heteroblastic development in vines. En: The Biology of Vines (F.E. Putz & H.A. Mooney, eds.) pp. 205-243. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Londoño-Vega, A.C. & E. Álvarez-Dávila. 1997. Composición florística de dos bosques (tierra firme y varzea) en la región de Araracuara, Amazonía colombiana. *Caldasia* 19 (3): 431-463.

- Longino, J.T. 1986. A Negative Correlation between Growth and Rainfall in a Tropical Liana. *Biotropica* 18(3): 195-200.
- Ludwig, J.A. & J.F. Reynolds. 1988. Statistical Ecology: a primer on methods and computing. John Wiley & Sons, Inc.
- Marles, R., D. Neill & N. Farnsworth. 1988. A contribution to the Ethnopharmacology of the lowland Quichua people of Amazonian Ecuador. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 16 (63): 111-120.
- Matteucci, S.D. & A. Colma. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington DC., USA.
- Molina-Freaner, F. & C. Tinoco-Ojanguren. 1997. Vines of a Desert Plant Community in Central Sonora, Mexico. *Biotropica* 29(1): 46-56.
- Montgomery, G.G. & E.M. Sunkist. 1978. Habitat selection and use by two-toed and three-toed sloths. En: The Ecology of Arboreal Folivores (G.G. Montgomery, ed.) pp. 329-359. Smithsonian Institution Press, Washington DC., USA.
- Mooney, H.A. & B.L. Gartner. 1991. Reserve economy of vines. En: The Biology of Vines (F.E. Putz & H.A. Mooney, eds.) pp. 161-179. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Morellato, P.C. & H.F. Leitão-Filho. 1996. Reproductive Phenology of Climbers in a Southeastern Brazilian Forest. *Biotropica* 28(2): 180-191.
- Nabe-Nielsen, J. 1998. Lianernes diversitet og plantefordelende faktorer i Yasuní, Ecuador. Del A – Thesis Progress Report. Aarhus University, Denmark.
- Niklas, K.J. 1994. Comparisons among biomass allocation and spatial distribution patterns of some vine, pteridophyte, and gymnosperm shoots. *American Journal of Botany* 81(11): 1416-1421.
- Opler, P.A., H.G. Baker & G.W. Frankie. 1991. Seasonality of climbers: A review and example from Costa Rican dry forest. En: The Biology of Vines (F.E. Putz & H.A. Mooney, eds.) pp. 377-391. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Page, C.N. & P.J. Brownsey. 1986. Tree-fern skirts: A defense against climbers and large epiphytes. *Journal of Ecology* 74: 787-796.
- Paz y Miño, G. 1990. Inventario cuantitativo de las lianas de una hectárea de bosque tropical en la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno, Amazonía del Ecuador. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito, Ecuador.
- Paz y Miño, G., H. Balslev & R. Valencia. 1995. Useful Lianas of the Siona-Secoya Indians from Amazonian Ecuador. *Economic Botany* 49 (3): 269-275.

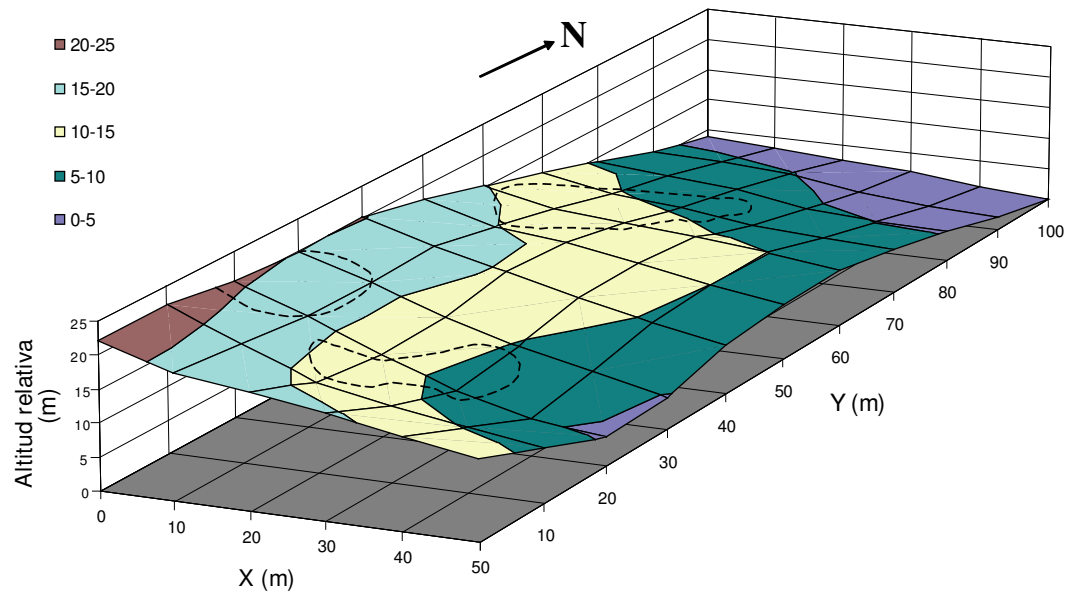
- Peñalosa, J. 1983. Shoot dynamics and adaptive morphology of *Ipomoea phillomega* (Vell.) House (Convolvulaceae), a tropical rainforest liana. *Annals of Botany* 52: 737-754.
- Peñalosa, J. 1984. Basal Branching and Vegetative Spread in Two Tropical Rain Forest Lianas. *Biotropica* 16(1): 1-9.
- Phillips, O. 1991. The Ethnobotany and economic botany of tropical vines. En: The Biology of Vines (F.E. Putz & H.A. Mooney, eds.) pp. 427-475. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Pires, J.M. & G.T. Prance. 1985. The Vegetation Types of the Brazilian Amazon. En: Amazonia, Key Environment (G.T. Prance & T.E. Lovejoy, eds.) pp. 109-145. Pergamon Press, Ltd.
- Poulsen, A. & H. Balslev. 1991. Abundance and cover of ground herbs in an Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science* 2: 315-322.
- Proctor, J., J.M. Anderson, P. Chai & H.W. Vallack. 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. I. Forest environment, structure and floristics. *Journal of Ecology* 71: 237-260.
- Putz, F.E. 1980. Lianas vs. Trees. *Biotropica* 12(3): 224-225.
- Putz, F.E. 1983. Liana Biomass and Leaf Area of a "Terra Firme" Forest in the Rio Negro Basin, Venezuela. *Biotropica* 15(3): 185-189.
- Putz, F.E. 1984a. The Natural History of Lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 65(6): 1713-1724.
- Putz, F.E. 1984b. How Trees Avoid and Shed Lianas. *Biotropica* 16(1): 19-23.
- Putz, F.E. 1990. Liana Stem Diameter Growth and Mortality Rates on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 22(1): 103-105.
- Putz, F.E. 1991. Silvicultural effects of vines. En: The Biology of Vines (F.E. Putz & H.A. Mooney, eds.) pp. 493-501. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Putz, F.E. 1995. Vines in Treetops: Consequences of Mechanical Dependence. En: Forest Canopies (M. Lowman & N. Nadkarni, eds.) pp. 311-323. Academic Press, Inc.
- Putz, F.E. & P. Chai. 1987. Ecological Studies of Lianas in Lambir National Park, Sarawak, Malaysia. *Journal of Ecology* 75: 523-531.
- Putz, F.E. & N. Holbrook. 1986. Notes on the Natural History of Hemiepiphytes. *Selbyana* 9: 61-69.

- Putz, F.E. & D.M. Windsor. 1987. Liana phenology on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 19: 334-341.
- Renner, S.S. 1986. The Neotropical Epiphytic Melastomataceae: Phylogeographic patterns, fruit types and floral biology. *Selbyana* 9: 104-111.
- Renner, S.S., H. Balslev & L.B. Holm-Nielsen. 1990. Flowering plants of Amazonian Ecuador - A checklist. *AAU Reports* 24.
- Richards, P.W. 1996. *The Tropical Rain Forest: An Ecological Study* (2<sup>nd</sup>. ed.). Cambridge University Press, Londres, England.
- Salicrup, P. 1998. Cost and efficiency of cutting lianas in a lowland liana forest in Bolivia. En: Libro de Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica, p. 355. Asociación Latinoamericana de Botánica, Red Latinoamericana de Botánica y Sociedad Botánica de México.
- Schupp, E.W. 1986. Azteca protection of *Cecropia*: Ant occupation benefits juvenile trees. *Oecologia* 70: 379-385.
- Solórzano, S., G. Ibarra-Manríquez & K. Oyama. 1998. Morfología reproductiva de las lianas de las selvas de Chajul, Chiapas, y de Chamela, Jalisco, México. En: Libro de Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica, p. 117. Asociación Latinoamericana de Botánica, Red Latinoamericana de Botánica y Sociedad Botánica de México.
- Sourdat, M. & A. Winckell. 1997. Los Paisajes de la Amazonía Ecuatoriana. En: Los Paisajes Naturales del Ecuador (A. Winckell, ed.), cap. 3, pp. 324-346. Centro Ecuatoriano de Investigación Geográfica (CEDIG) - IPGH - IGM - ORSTOM.
- Stevens, G.C. 1987. Lianas as structural parasites: The *Bursera simaruba* example. *Ecology* 68(1): 77-81.
- Talley, S.M., W.N. Setzer & B.R. Jackes. 1996. Host Associations of Two Adventitious-Root-Climbing Vines in a North Queensland Tropical Rain Forest. *Biotropica* 28(3): 356-366.
- Valencia, R. 1988. Composition and structure of three Ecuadorian forests. Tesis de Doctorado, University of Aarhus, Denmark.
- Webster, G.L. 1995. The Panorama of Neotropical Cloud Forests. En: Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests (S.P. Churchill et al. eds.) pp. 53-77. The New York Botanical Garden, USA.
- Wolda, H. & C. Sabrosky. 1986. Insect visitors to Two Forms of *Aristolochia pilosa* in Las Cumbres, Panama. *Biotropica* 18(4): 295-299.

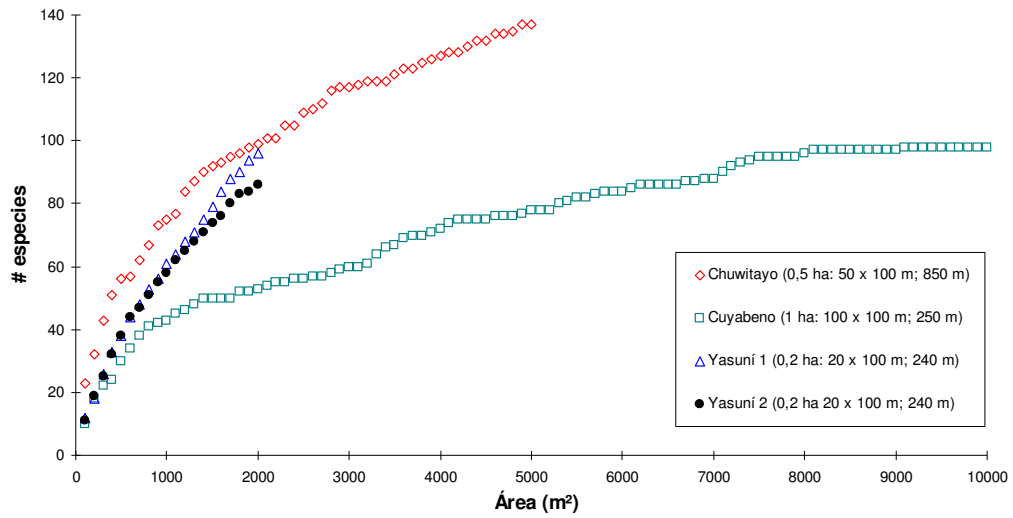
## **6. FIGURAS**



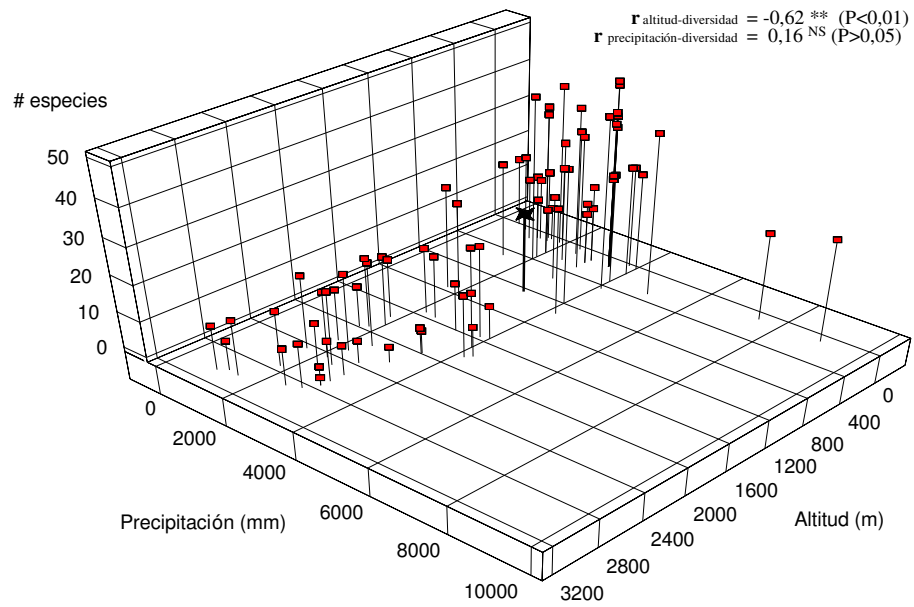
**Figura 1.** Ubicación del área de estudio en las cercanías de la comunidad de Chuwitayo, provincia de Pastaza, Amazonía Ecuatoriana (1°53'5" S, 77°46'50" O ; 850 m de altitud). Adjunto, diagrama climático del Puyo, la estación meteorológica más cercana.



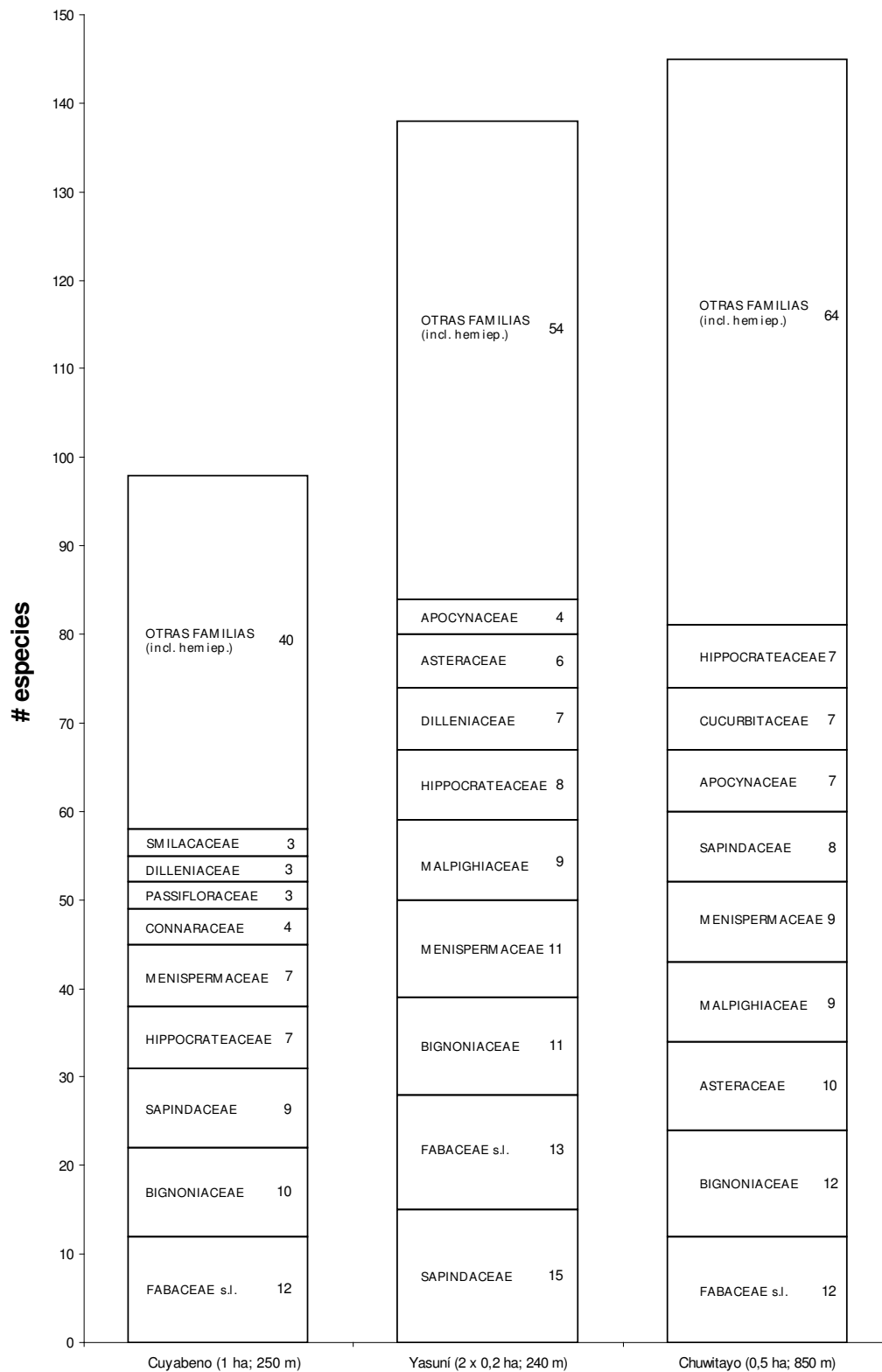
**Figura 2.** Mapa topográfico de la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud). La diferencia en altitud entre las líneas de contorno es de 5 m. Las líneas entrecortadas representan los claros presentes en la parcela.



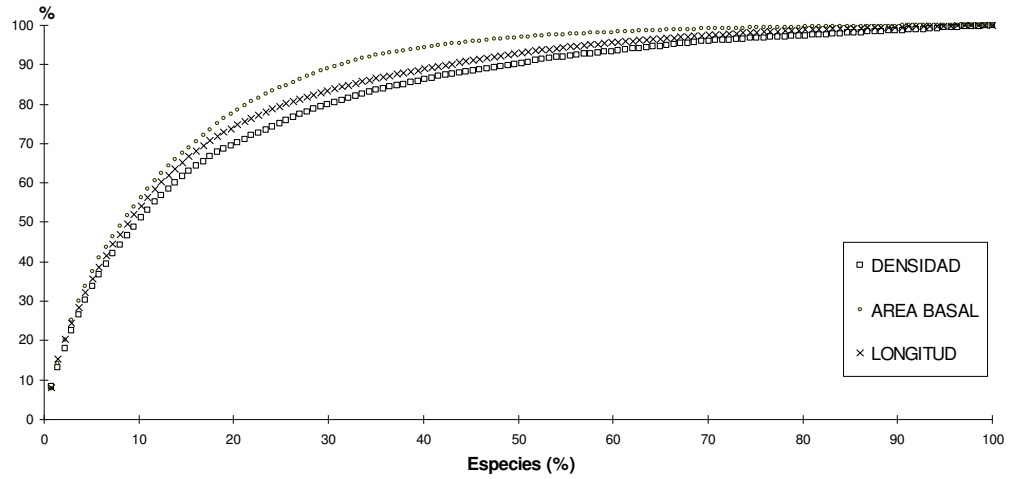
**Figura 3.** Curva especies – área de tres estudios de lianas en la Amazonía Ecuatoriana: Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud), Cuyabeno (1 ha: 100 x 100 m; 250 m de altitud; Paz y Miño 1990) y Yasuní (2 x 0,2 ha; 240 m de altitud; Nabe-Nielsen 1998).



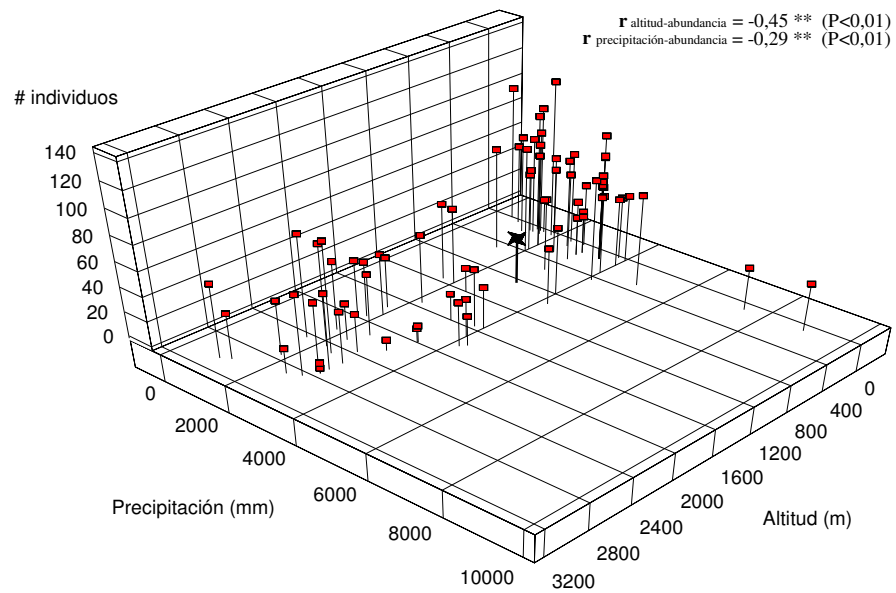
**Figura 4.** Número de especies de lianas con diámetro  $\geq 2,5$  cm en muestras de 0,1 ha (10 x [2x50] m) en el Neotrópico según la altitud y la precipitación (datos y referencias en el Anexo 4). ★ = Presente estudio.



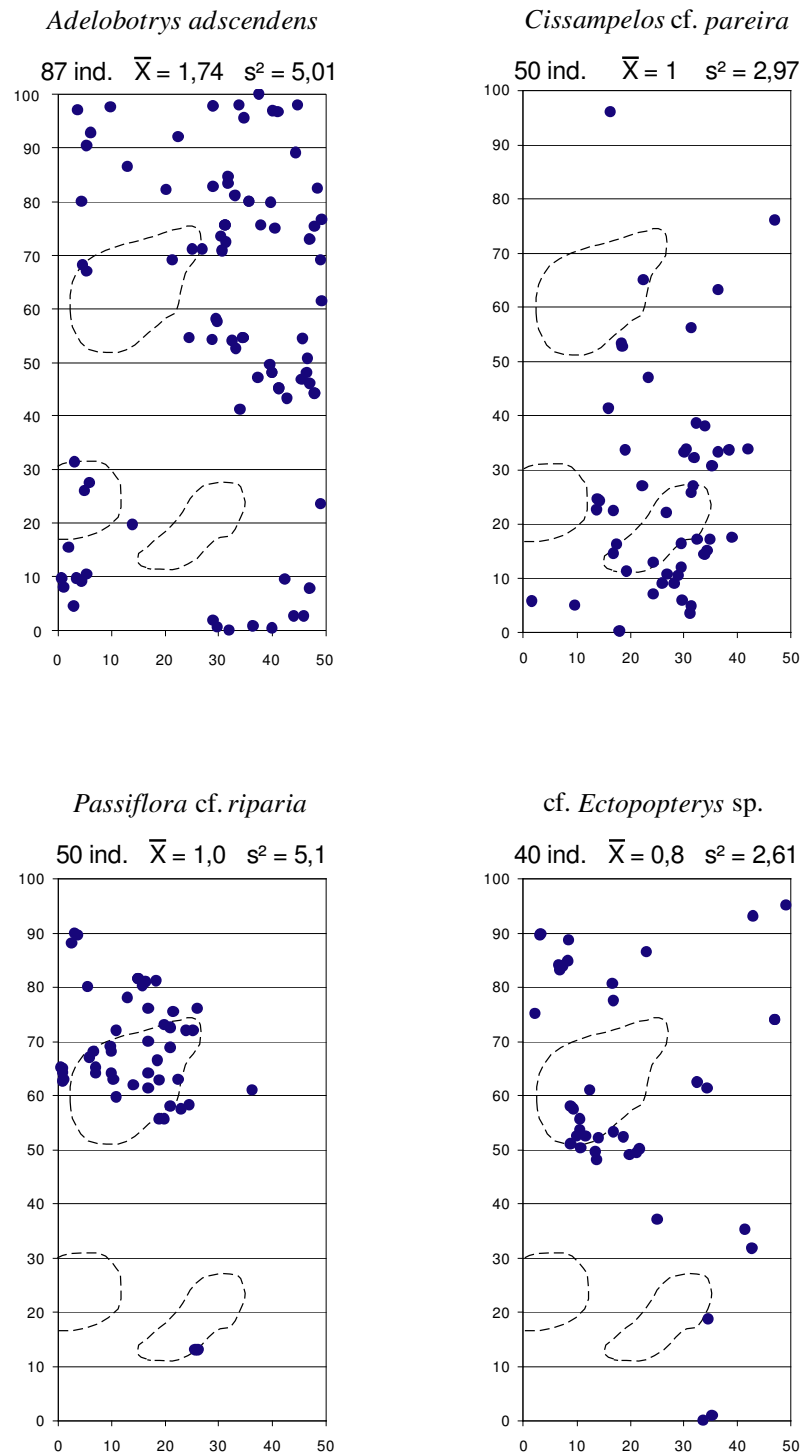
**Figura 5.** Diversidad de familias en tres estudios ecológicos de lianas en la Amazonía Ecuatoriana: Cuyabeno (Paz y Miño 1990), Yasuní (Nabe-Nielsen 1998) y Chuwitayo (presente estudio). Se indica el número de especies presentes en cada familia.



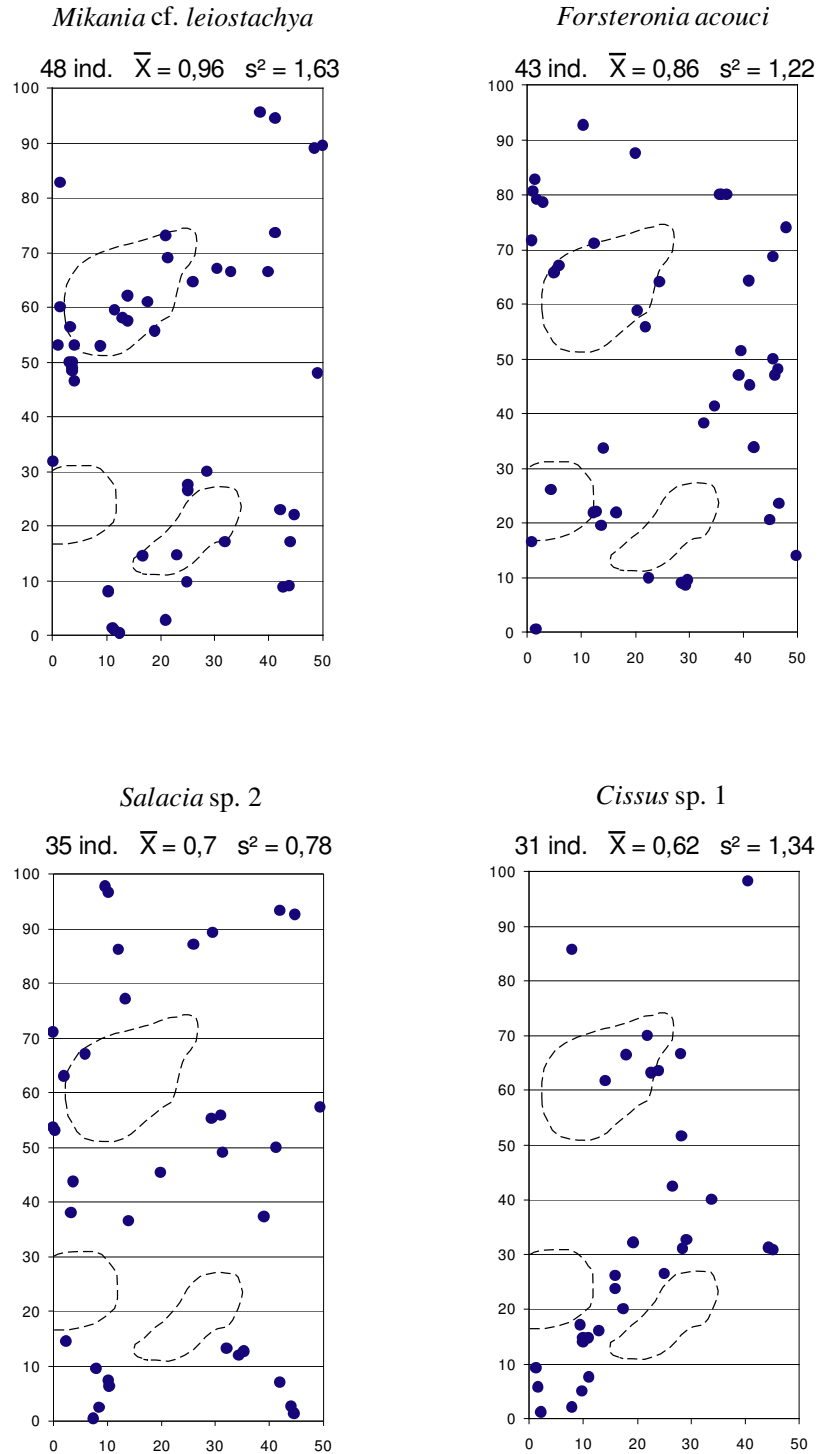
**Figura 6.** Porcentajes acumulados de densidad, área basal y longitud vs. porcentaje de especies de lianas en Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud).



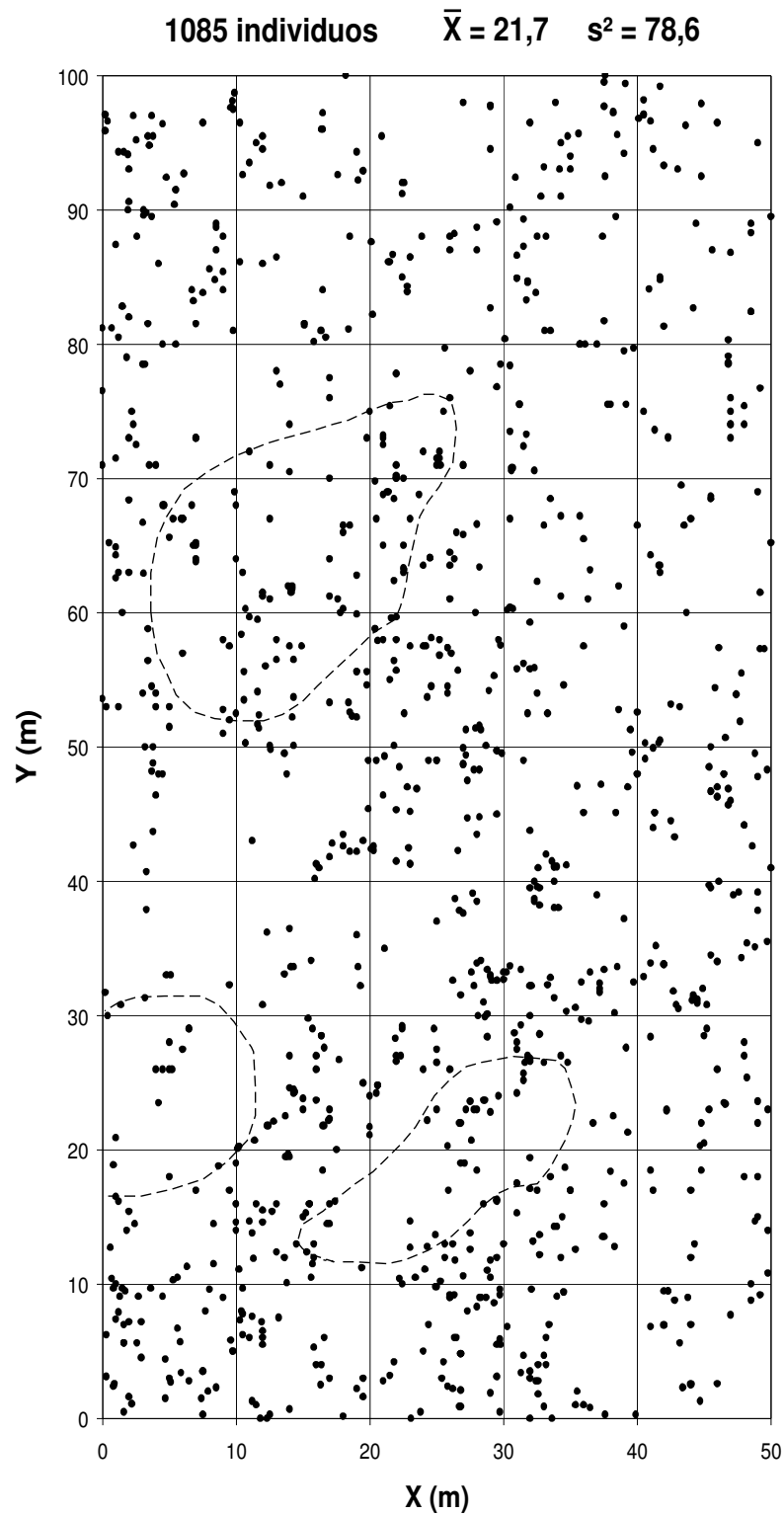
**Figura 7.** Densidad de lianas con diámetro  $\geq 2,5$  cm en muestras de 0,1 ha (10 x [2x50] m) en el Neotrópico según la altitud y la precipitación (datos y referencias en el Anexo 4). ★ = Presente estudio.



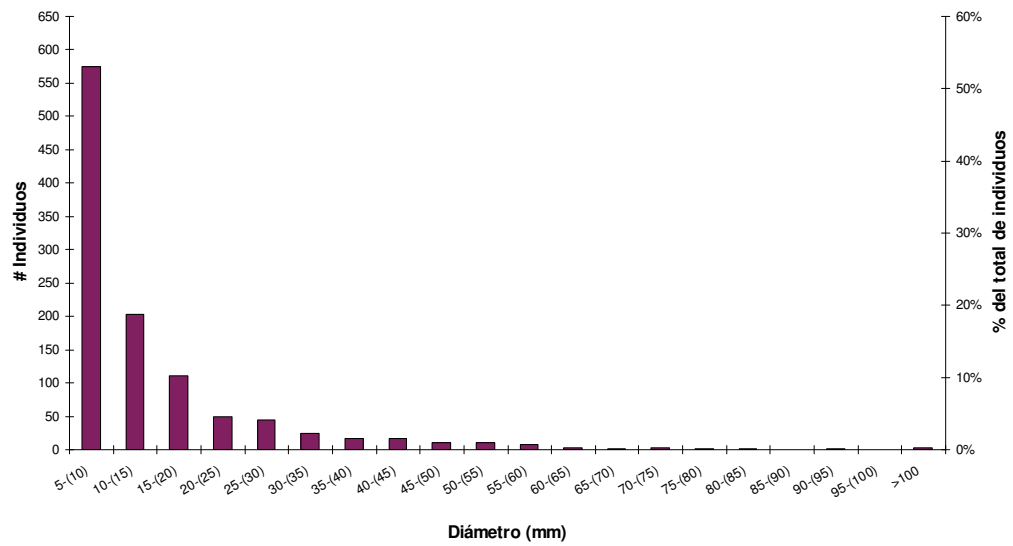
**Figura 8.** Distribución espacial de las especies más abundantes de lianas que presentan un patrón agregado o semiagregado en la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud). Las líneas entrecortadas representan los claros encontrados en la parcela.  $\bar{X}$  = media,  $s^2$  = varianza.



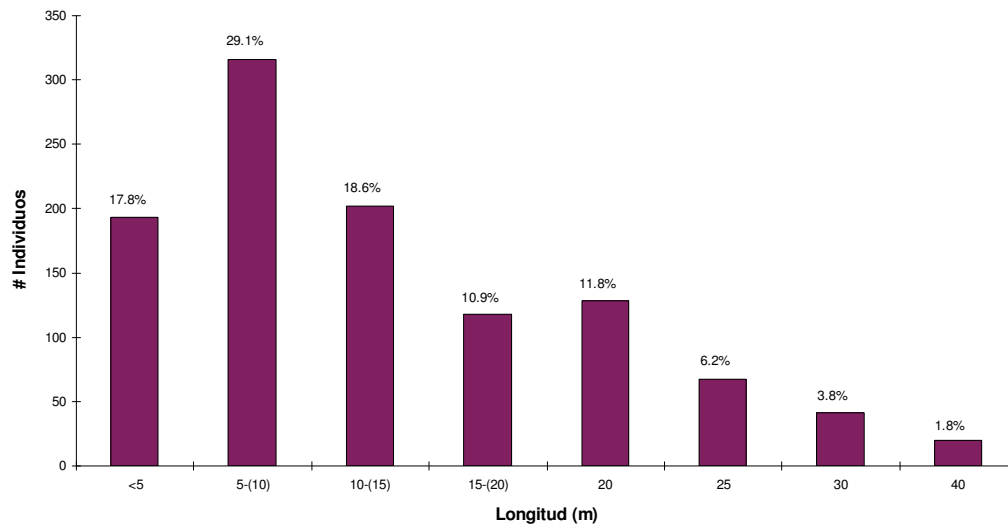
**Figura 9.** Distribución espacial de las especies más abundantes de lianas que presentan un patrón aleatorio en la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud). Las líneas entrecortadas representan los claros encontrados en la parcela.  $\bar{X}$  = media,  $s^2$  = varianza.



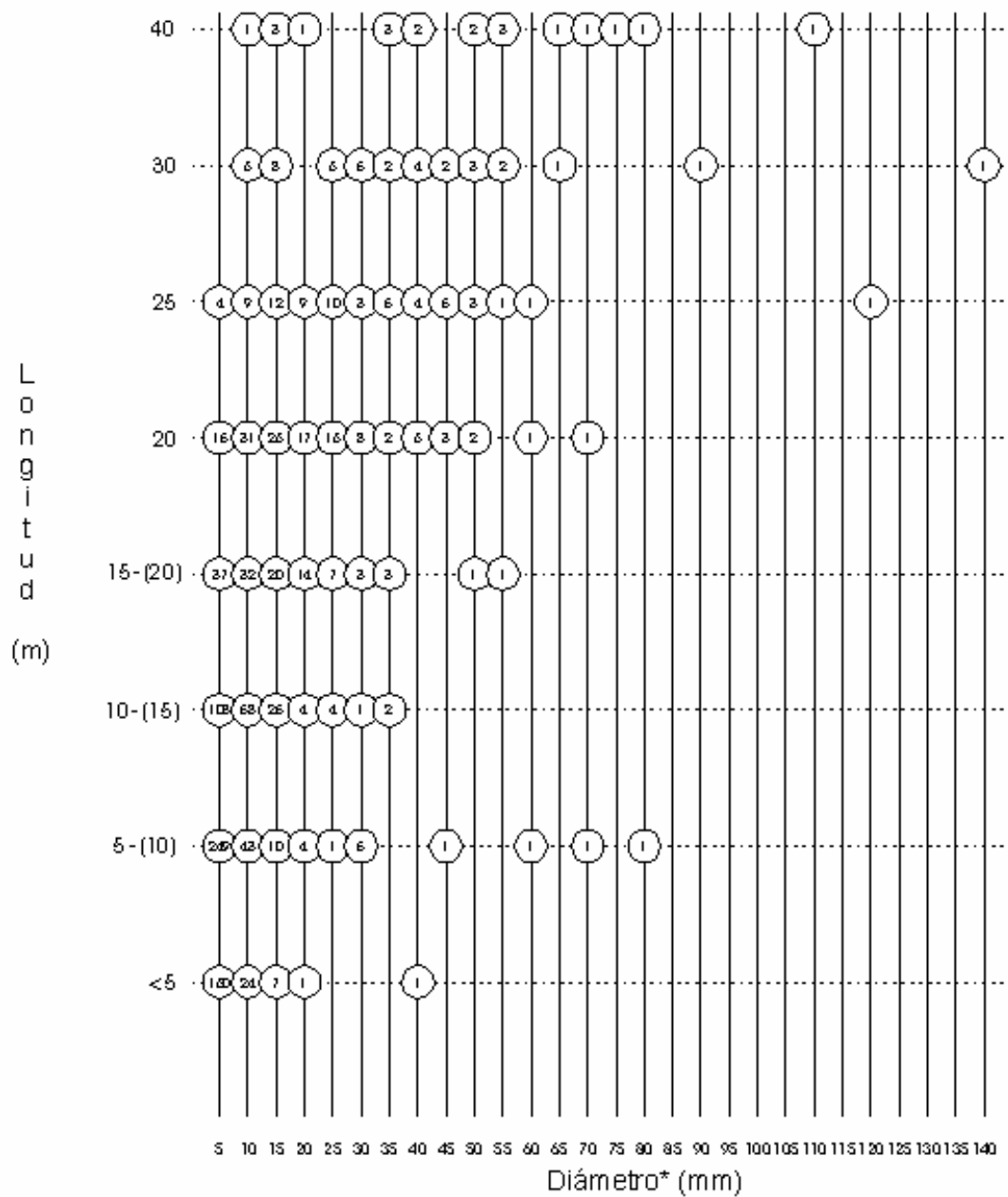
**Figura 10.** Distribución espacial de las lianas de la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud) con los claros existentes dibujados con líneas entrecortadas. Se encontraron en promedio 21,7 individuos de lianas por cada 10 x 10 m ( $s^2 = 78,6$ ).



**Figura 11.** Distribución en rangos de diámetro de 5 mm de las lianas de la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud). Valor en paréntesis excluido del rango.

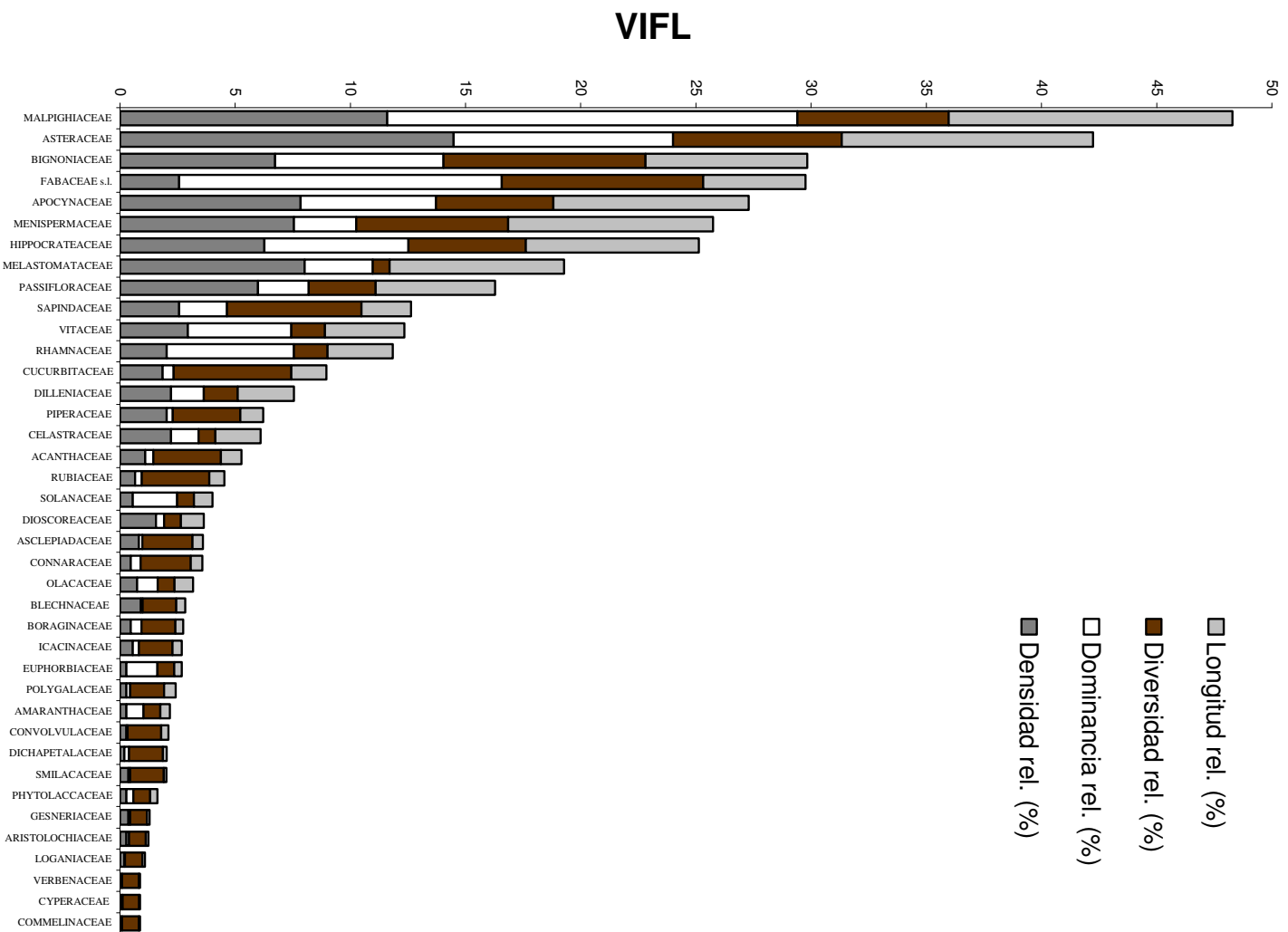


**Figura 12.** Distribución en rangos de longitud de 5 m de las lianas de la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud). Valor en paréntesis excluido del rango.



\*Donde "10" representa, por ejemplo, el rango entre 10,0 - 14,9 mm.

**Figura 13.** Diagrama de dispersión en rangos de 5 m de longitud y 5 mm de diámetro de las lianas en la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud). Dentro de los círculos se indica el número de lianas presentes en cada combinación.



**Figura 14.** Valores de Importancia para las Familias de Lianas (VIFL) en la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud).

## 7. TABLAS

**Tabla 1.** Comparación entre dos inventarios cuantitativos de lianas en la Amazonía ecuatoriana realizados con similar metodología: Cuyabeno (Paz y Miño 1990) y Chuwitayo (presente estudio). Los valores en corchetes incluyen hemiepífitas.

|   | Chuwitayo   | Cuyabeno    |
|---|-------------|-------------|
| <b>DATOS GENERALES</b>                            |             |             |
| Tamaño de la parcela (m)                          | 50 x 100    | 100 x 100   |
| Altitud (m)                                       | 850         | 250         |
| Precipitación (mm)                                | ~3000       | ~3500       |
| <b>DIVERSIDAD *</b>                               |             |             |
| Riqueza de especies                               | 137 [145]   | 93 [98]     |
| Número de géneros                                 | 82 [86]     | 47 [51]     |
| Número de familias                                | 39 [44]     | 31 [35]     |
| Promedio de especies por subunidad de 10 x 10 m   | 13          | 13          |
| Rango de especies por subunidad de 10 x 10 m      | 6 - 24      | 4 - 22      |
| Índice de diversidad de Simpson ( $\lambda$ )     | 0,026       | 0,048       |
| Índice de equidad de Simpson (E)                  | 0,28        | 0,21        |
| Índice de diversidad de Shannon (H')              | 4,1         | 3,6         |
| Índice de equidad de Shannon (J)                  | 0,84        | 0,79        |
| <b>DENSIDAD, AREA BASAL Y LONGITUD</b>            |             |             |
| Densidad (# individuos)                           | 1085 [1114] | 2119 [2403] |
| Promedio de individuos por subunidad de 10 x 10 m | 21,7        | -           |
| Rango de individuos por subunidad de 10 x 10 m    | 8 - 45      | -           |
| Área basal (m <sup>2</sup> )                      | 0,32 [0,33] | 0,60 [0,62] |
| Longitud (km)                                     | 12,5 [12,7] | 30,6 [36,0] |

\* Las lianas del presente estudio incluyen algunas especies reportadas en la literatura como bejucos herbáceos o plantas escandentes: 2 especies (2 géneros, 2 familias) en Cuyabeno y 7 especies (4 géneros, 4 familias) en Chuwitayo.

**Tabla 2.** Especies de hemiepífitas leñosas registradas en Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud) y en Cuyabeno (1 ha: 100 x 100 m; 250 m de altitud; Paz y Miño 1990). Estas especies se excluyen del análisis cuantitativo del presente estudio, pero se incluyen en Cuyabeno.

| Chuwitayo                       | Cuyabeno                                      |
|---------------------------------|---|
| ARALIACEAE                      | ARACEAE                                       |
| <i>Schefflera</i> sp.           | <i>Heteropsis oblongifolia</i><br>Araceae sp. |
| CECROPIACEAE                    | CECROPIACEAE                                  |
| <i>Coussapoa</i> sp.            | <i>Coussapoa</i> sp.                          |
| ERICACEAE                       | CLUSIACEAE                                    |
| sp. 1                           | <i>Clusia</i> cf. <i>decusata</i>             |
| sp. 2                           |   |
| MARCGRAVIACEAE                  | MARCGRAVIACEAE *                              |
| *                               | cf. <i>Marcgravia</i> sp.                     |
| <i>Marcgravia</i> sp. 1         |   |
| <i>Marcgravia</i> sp. 2         |   |
| cf. <i>Marcgravia</i> sp. 3     |   |
| MORACEAE                        |   |
| <i>Ficus</i> cf. <i>trigona</i> |   |

\* Algunos autores (e.g., Acevedo-Rodríguez & Woodbury 1985, Paz y Miño 1990, Nabe-Nielsen 1998) consideran a *Marcgravia* como liana.

**Tabla 3.** Especies trepadoras cuya forma de vida no es claramente definida en la literatura, pero que fueron consideradas en el análisis cuantitativo del presente estudio (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud) y en el de Cuyabeno (1 ha: 100 x 100 m; 250 m de altitud; Paz y Miño 1990).

| Chuwitayo                             | Cuyabeno                      |
|---------------------------------------|-------------------------------|
| BLECHNACEAE                           | BLECHNACEAE                   |
| <i>Salpichlaena hookeriana</i>        |                               |
| <i>Salpichlaena volubilis</i>         | <i>Salpichlaena volubilis</i> |
| COMMELINACEAE                         |                               |
| <i>Dichorisandra</i> sp.              |                               |
| CYPERACEAE                            | CYPERACEAE                    |
| <i>Scleria</i> cf. <i>macbrideana</i> | Cyperaceae sp.                |
| PIPERACEAE                            |                               |
| <i>Piper</i> sp. 1                    |                               |
| <i>Piper</i> sp. 2                    |                               |
| <i>Piper</i> sp. 3                    |                               |

**Tabla 4.** Número de especies (# spp.) y de individuos (# ind.) de lianas en la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud) según diferentes rangos de diámetro y métodos de muestreo.

| Método de Muestreo *          |                       | Diámetro $\geq 0,5$ cm |             | Diámetro $\geq 1$ cm |            | Diámetro $\geq 2,5$ cm |            | Diámetro $\geq 10$ cm |          |
|-------------------------------|-----------------------|------------------------|-------------|----------------------|------------|------------------------|------------|-----------------------|----------|
|                               |                       | # spp.                 | # ind.      | # spp.               | # ind.     | # spp.                 | # ind.     | # spp.                | # ind.   |
| 5 transectos de 10 x 100 m *  | Media                 | 67                     | 217         | 43,8                 | 102,2      | 16,8                   | 29,4       | 0,6                   | 0,6      |
|                               | Rango                 | 54-75                  | 179-272     | 35-48                | 72-128     | 12-22                  | 22-48      | 0-1                   | 0-1      |
|                               | Desviación estándar   | 9,08                   | 34,05       | 5,35                 | 21,31      | 3,96                   | 11,21      | 0,54                  | 0,54     |
|                               | <b>Total (0,5 ha)</b> | <b>137</b>             | <b>1085</b> | <b>101</b>           | <b>511</b> | <b>50</b>              | <b>147</b> | <b>3</b>              | <b>3</b> |
| 2 transectos de 20 x 100 m ** | Media                 | 93                     | 408,5       | 65                   | 192        | 26,5                   | 58         | 1                     | 1        |
|                               | Rango                 | 92-94                  | 391-426     | 65-65                | 171-213    | 22-31                  | 45-71      | 0-2                   | 0-2      |
|                               | Desviación estándar   | 1,41                   | 24,74       | 0                    | 29,69      | 6,36                   | 18,38      | 1,41                  | 1,41     |
|                               | <b>Total (0,4 ha)</b> | <b>125</b>             | <b>817</b>  | <b>91</b>            | <b>384</b> | <b>44</b>              | <b>116</b> | <b>2</b>              | <b>2</b> |
| 10 transectos de 2 x 50 m **  | Media                 | 15,3                   | 24,4        | 8,9                  | 12,6       | 3                      | 3,5        | 0,2                   | 0,2      |
|                               | Rango                 | 11-19                  | 14-32       | 5-13                 | 5-22       | 0-8                    | 0-10       | 0-2                   | 0-2      |
|                               | Desviación estándar   | 2,62                   | 5,35        | 2,21                 | 4,69       | 2,26                   | 2,83       | 0,6                   | 0,6      |
|                               | <b>Total (0,1 ha)</b> | <b>71</b>              | <b>244</b>  | <b>51</b>            | <b>126</b> | <b>21</b>              | <b>35</b>  | <b>2</b>              | <b>2</b> |

\* Los 5 transectos de 10 x 100 m son contiguos y representan toda la parcela.

\*\* Los 2 transectos de 20 x 100 m así como los 10 transectos de 2 x 50 m están separados 10 m uno de otro.

**Tabla 5.** Riqueza de especies en los géneros compartidos en tres estudios ecológicos de lianas en la Amazonía Ecuatoriana: Cuyabeno (1 ha: 100 x 100 m; 250 m de altitud; Paz y Miño 1990), Yasuní (2 x 0,2 ha; 240 m de altitud; Nabe-Nielsen 1998) y Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud; presente estudio). Se incluyen los géneros de hemiepipítas.

|    |                      | # especies por género |        |           |
|----|----------------------|-----------------------|--------|-----------|
|    |                      | Cuyabeno              | Yasuní | Chuwitayo |
| 1  | <i>Abuta</i>         | 1                     | 4      | 2         |
| 2  | <i>Acacia</i>        | -                     | 1      | 1         |
| 3  | <i>Adelobotrys</i>   | 2                     | 1      | 1         |
| 4  | <i>Aristolochia</i>  | 1                     | 2      | 1         |
| 5  | <i>Arrabidaea</i>    | 2                     | -      | 4         |
| 6  | <i>Bauhinia</i>      | 3                     | 2      | 1         |
| 7  | <i>Cayaponia</i>     | 1                     | 1      | 1         |
| 8  | <i>Conarus</i>       | -                     | 2      | 1         |
| 9  | <i>Cheiloclinium</i> | 1                     | 1      | 3         |
| 10 | <i>Cissus</i>        | 2                     | 1      | 2         |
| 11 | <i>Clitoria</i>      | -                     | 1      | 1         |
| 12 | <i>Coussapoa</i>     | 1                     | -      | 1         |
| 13 | <i>Dalbergia</i>     | 2                     | -      | 2         |
| 14 | <i>Dichapetalum</i>  | 1                     | 2      | 1         |
| 15 | <i>Dioscorea</i>     | 2                     | -      | 1         |
| 16 | <i>Doliocarpus</i>   | -                     | 3      | 1         |
| 17 | <i>Drymonia</i>      | -                     | 1      | 1         |
| 18 | <i>Forsteronia</i>   | -                     | 2      | 3         |
| 19 | <i>Gouania</i>       | -                     | 1      | 2         |
| 20 | <i>Gurania</i>       | 1                     | -      | 3         |
| 21 | <i>Heisteria</i>     | 1                     | -      | 1         |
| 22 | <i>Hiraea</i>        | 1                     | 1      | 2         |
| 23 | <i>Leretia</i>       | -                     | 1      | 1         |
| 24 | <i>Lundia</i>        | -                     | 1      | 2         |
| 25 | <i>Machaerium</i>    | 2                     | 2      | 6         |
| 26 | <i>Marcgravia</i>    | 1                     | 2      | 3         |
| 27 | <i>Maripa</i>        | -                     | 1      | 1         |
| 28 | <i>Mendoncia</i>     | 1                     | 3      | 4         |
| 29 | <i>Mikania</i>       | 1                     | 6      | 6         |
| 30 | <i>Moutabea</i>      | -                     | 1      | 2         |
| 31 | <i>Odontadenia</i>   | -                     | 1      | 1         |
| 32 | <i>Odontocarya</i>   | -                     | 2      | 2         |
| 33 | <i>Paragonia</i>     | -                     | 1      | 1         |
| 34 | <i>Passiflora</i>    | 3                     | 2      | 3         |
| 35 | <i>Paullinia</i>     | 6                     | 12     | 6         |
| 36 | <i>Piper</i>         | 1                     | 1      | 3         |
| 37 | <i>Rourea</i>        | 1                     | -      | 2         |
| 38 | <i>Salacia</i>       | 3                     | 2      | 2         |
| 39 | <i>Salpichlaena</i>  | 1                     | -      | 2         |
| 40 | <i>Sciadotenia</i>   | -                     | 1      | 1         |
| 41 | <i>Serjania</i>      | 1                     | 2      | 1         |
| 42 | <i>Siolmatra</i>     | -                     | 1      | 1         |
| 43 | <i>Smilax</i>        | 3                     | 3      | 2         |
| 44 | <i>Stizophyllum</i>  | -                     | 1      | 1         |
| 45 | <i>Strychnos</i>     | 1                     | 2      | 1         |
| 46 | <i>Tetracera</i>     | 1                     | 1      | 1         |
| 47 | <i>Tournefortia</i>  | -                     | 1      | 1         |
| 48 | <i>Tynnanthus</i>    | -                     | 1      | 1         |

**Tabla 6.** Valores relativos (rel.) de densidad (Dens.), dominancia (Dom.), diversidad (Div.), longitud (Long.), y Valores de Importancia para las familias de lianas en Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud) y Cuyabeno (1 ha: 100 x 100 m; 250 m de altitud; Paz y Miño 1990). Los dos estudios han utilizado similar metodología.

| Familia  | CHUWITAYO      |               |               |                |        | CUYABENO       |               |               |                |        |
|--|----------------|---------------|---------------|----------------|--------|----------------|---------------|---------------|----------------|--------|
|  | Dens. rel. (%) | Dom. rel. (%) | Div. rel. (%) | Long. rel. (%) | VIFL   | Dens. rel. (%) | Dom. rel. (%) | Div. rel. (%) | Long. rel. (%) | VIFL   |
| <b>LIANAS</b>  |                |               |               |                |        |                |               |               |                |        |
| 1 ACANTHACEAE  | 1.11           | 0.36          | 2.92          | 0.89           | 5.28   | 0.04           | 1.94          | 1.02          | 0.02           | 3.02   |
| 2 AMARANTHACEAE  | 0.28           | 0.75          | 0.73          | 0.40           | 2.16   |                |               |               |                |        |
| 3 ANNONACEAE   |                |               |               |                |        | 0.62           | 0.13          | 1.02          | 0.31           | 2.08   |
| 4 APOCYNACEAE  | 7.83           | 5.87          | 5.11          | 8.47           | 27.29  |                |               |               |                |        |
| 5 ARISTOLOCHACEAE  | 0.28           | 0.12          | 0.73          | 0.11           | 1.24   | 0.12           | 0.51          | 1.02          | 0.11           | 1.76   |
| 6 ASCLEPIADACEAE   | 0.83           | 0.13          | 2.19          | 0.46           | 3.61   | 0.10           | 0.01          | 1.02          | 0.02           | 1.15   |
| 7 ASTERACEAE   | 14.47          | 9.55          | 7.30          | 10.92          | 42.23  | 0.10           | 0.00          | 1.02          | 0.01           | 1.13   |
| 8 BIGNONIACEAE   | 6.73           | 7.32          | 8.76          | 7.02           | 29.83  | 18.25          | 26.92         | 10.20         | 24.01          | 79.38  |
| 9 BLECHNACEAE ("HERBÁCEA")   | 0.92           | 0.07          | 1.46          | 0.38           | 2.83   | 1.40           | 0.09          | 1.02          | 0.78           | 3.29   |
| 10 BORAGINACEAE  | 0.46           | 0.48          | 1.46          | 0.34           | 2.74   |                |               |               |                |        |
| 11 CELASTRACEAE  | 2.21           | 1.20          | 0.73          | 1.96           | 6.10   |                |               |               |                |        |
| 12 COMBRETACEAE  |                |               |               |                |        | 2.73           | 2.84          | 2.04          | 2.43           | 10.04  |
| 13 COMMELINACEAE (HERBÁCEA)  | 0.09           | 0.01          | 0.73          | 0.04           | 0.87   |                |               |               |                |        |
| 14 CONNARACEAE   | 0.46           | 0.44          | 2.19          | 0.50           | 3.58   | 1.68           | 0.98          | 4.08          | 0.77           | 7.51   |
| 15 CONVULVULACEAE  | 0.28           | 0.05          | 1.46          | 0.32           | 2.11   |                |               |               |                |        |
| 16 CUCURBITACEAE   | 1.84           | 0.48          | 5.11          | 1.53           | 8.96   | 0.58           | 0.29          | 2.04          | 0.56           | 3.47   |
| 17 CYPERACEAE (HERBÁCEA)   | 0.09           | 0.02          | 0.73          | 0.04           | 0.88   | 0.12           | 0.03          | 1.02          | 0.08           | 1.25   |
| 18 DICHAPETALACEAE   | 0.18           | 0.21          | 1.46          | 0.18           | 2.04   | 0.04           | 0.02          | 1.02          | 0.03           | 1.11   |
| 19 DILLENACEAE   | 2.21           | 1.43          | 1.46          | 2.45           | 7.56   | 2.31           | 1.41          | 3.06          | 1.94           | 8.72   |
| 20 DIOSCOREACEAE   | 1.57           | 0.36          | 0.73          | 0.99           | 3.65   | 1.24           | 0.19          | 2.04          | 0.60           | 4.07   |
| 21 EUPHORBIACEAE   | 0.28           | 1.34          | 0.73          | 0.34           | 2.69   |                |               |               |                |        |
| 22 FABACEAE s.l.   | 2.58           | 13.98         | 8.76          | 4.44           | 29.76  | 15.68          | 23.04         | 12.24         | 15.52          | 66.48  |
| 23 GESNERIACEAE  | 0.37           | 0.08          | 0.73          | 0.10           | 1.29   |                |               |               |                |        |
| 24 HIPPOCRATEACEAE   | 6.27           | 6.24          | 5.11          | 7.51           | 25.13  | 10.17          | 8.91          | 7.14          | 8.02           | 34.24  |
| 25 ICACINACEAE   | 0.55           | 0.27          | 1.46          | 0.42           | 2.69   | 1.09           | 1.46          | 2.04          | 0.98           | 5.57   |
| 26 LOGANIACEAE   | 0.18           | 0.05          | 0.73          | 0.12           | 1.08   | 0.50           | 2.79          | 1.02          | 0.57           | 4.88   |
| 27 MALPIGIACEAE  | 11.61          | 17.79         | 6.57          | 12.30          | 48.27  | 3.94           | 2.35          | 2.04          | 2.60           | 10.93  |
| 28 MELASTOMATACEAE   | 8.02           | 2.95          | 0.73          | 7.58           | 19.28  | 0.08           | 0.02          | 2.04          | 0.05           | 2.19   |
| 29 MENISPERMACEAE  | 7.56           | 2.71          | 6.57          | 8.91           | 25.75  | 2.90           | 4.06          | 7.14          | 2.53           | 16.63  |
| 30 OLACACEAE   | 0.74           | 0.90          | 0.73          | 0.80           | 3.17   | 4.95           | 7.04          | 1.02          | 6.11           | 19.12  |
| 31 PASSIFLORACEAE  | 5.99           | 2.19          | 2.92          | 5.19           | 16.29  | 1.20           | 0.23          | 3.06          | 0.63           | 5.13   |
| 32 PHYTOLACCACEAE  | 0.28           | 0.30          | 0.73          | 0.31           | 1.62   | 0.64           | 0.16          | 2.04          | 0.28           | 3.12   |
| 33 PIPERACEAE  | 2.03           | 0.27          | 2.92          | 1.00           | 6.22   | 0.40           | 0.09          | 1.02          | 0.15           | 1.66   |
| 34 POLYGALACEAE  | 0.28           | 0.18          | 1.46          | 0.52           | 2.43   |                |               |               |                |        |
| 35 RHAMNACEAE  | 2.03           | 5.53          | 1.46          | 2.84           | 11.85  |                |               |               |                |        |
| 36 RUBIACEAE   | 0.65           | 0.31          | 2.92          | 0.66           | 4.54   | 0.83           | 1.98          | 1.02          | 1.36           | 5.19   |
| 37 SAPINDACEAE   | 2.58           | 2.06          | 5.84          | 2.16           | 12.64  | 3.14           | 3.08          | 9.18          | 3.31           | 18.71  |
| 38 SMILACACEAE   | 0.37           | 0.07          | 1.46          | 0.10           | 2.01   | 0.88           | 0.16          | 3.06          | 0.88           | 4.98   |
| 39 SOLANACEAE  | 0.55           | 1.93          | 0.73          | 0.79           | 4.01   |                |               |               |                |        |
| 40 VERBENACEAE   | 0.09           | 0.01          | 0.73          | 0.05           | 0.88   | 1.41           | 0.62          | 1.02          | 1.09           | 4.14   |
| 41 VITACEAE  | 2.95           | 4.49          | 1.46          | 3.44           | 12.34  | 0.42           | 0.23          | 2.04          | 0.37           | 3.06   |
| <b>HEMIEPIFITAS</b>  |                |               |               |                |        |                |               |               |                |        |
| 1 ARACEAE  |                |               |               |                |        | 10.69          | 1.96          | 2.04          | 13.84          | 28.53  |
| 2 ARALIACEAE   | ----           | ----          | ----          | ----           | ----   |                |               |               |                |        |
| 3 CECROPIACEAE   | ----           | ----          | ----          | ----           | ----   | 0.04           | 0.01          | 1.02          | 0.03           | 1.10   |
| 4 CLUSIACEAE   | ----           | ----          | ----          | ----           | ----   | 0.12           | 0.06          | 1.02          | 0.17           | 1.37   |
| 5 ERICACEAE  | ----           | ----          | ----          | ----           | ----   |                |               |               |                |        |
| 6 MARCGRAVIACEAE   | ----           | ----          | ----          | ----           | ----   | 0.95           | 0.36          | 1.02          | 0.76           | 3.09   |
| 7 MORACEAE   | ----           | ----          | ----          | ----           | ----   |                |               |               |                |        |
| <b>OTRAS</b>   |                |               |               |                |        |                |               |               |                |        |
| 1 LYTHRACEAE (¿LIANA?)   |                |               |               |                |        | 0.04           | 0.00          | 1.02          | 0.01           | 1.07   |
| Morfespecies indeterminadas a familia  | ----           | ----          | ----          | ----           | ----   | 0.26           | 0.27          | 5.10          | 0.18           | 5.81   |
| <b>SUBTOTAL</b>  |                |               |               |                | 386.89 |                |               |               |                | 375.00 |
| Lianas no colectadas, colecciones perdidas, tallos indeterminados a familia... |                |               |               |                | 13.11  |                |               |               |                | 25.02  |
| <b>TOTAL</b>   |                |               |               |                | 400    |                |               |               |                | 400    |

**Tabla 7.** Especies de lianas con mayor Índice de Valor de Importancia (IVIL) registradas en la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud). Se reportan los valores absolutos (abs.) y relativos (rel.) de cada variable.

| Especie                                  | Densidad |          | Dominancia              |          | Frecuencia |          | Longitud |          | IVIL |
|--|----------|----------|-------------------------|----------|------------|----------|----------|----------|------|
|  | abs. (n) | rel. (%) | abs. (cm <sup>2</sup> ) | rel. (%) | abs. (%)   | rel. (%) | abs. (m) | rel. (%) |      |
| 1 <i>Adelobotrys adscendens</i>          | 87       | 8,0      | 95,2                    | 3,0      | 29         | 4,2      | 949      | 7,6      | 22,8 |
| 2 cf. <i>Ectopopterys</i> sp. 1          | 40       | 3,7      | 227,0                   | 7,0      | 18         | 2,6      | 598      | 4,8      | 18,1 |
| 3 <i>Cissampelos</i> cf. <i>pareira</i>  | 50       | 4,6      | 50,1                    | 1,6      | 21         | 3,0      | 868      | 6,9      | 16,1 |
| 4 <i>Salacia</i> sp. 2                   | 35       | 3,2      | 114,1                   | 3,5      | 24         | 3,5      | 481      | 3,8      | 14,1 |
| 5 <i>Forsteronia acouci</i>              | 43       | 4,0      | 64,8                    | 2,0      | 25         | 3,6      | 454      | 3,6      | 13,2 |
| 6 <i>Cissus</i> sp. 1                    | 31       | 2,9      | 144,5                   | 4,5      | 17         | 2,5      | 423      | 3,4      | 13,2 |
| 7 <i>Gouania</i> cf. <i>lupuloides</i>   | 19       | 1,8      | 173,2                   | 5,4      | 15         | 2,2      | 322      | 2,6      | 11,9 |
| 8 <i>Mikania</i> cf. <i>hookeriana</i>   | 24       | 2,2      | 136,2                   | 4,2      | 16         | 2,3      | 357      | 2,9      | 11,6 |
| 9 <i>Mikania</i> cf. <i>leiotachya</i>   | 48       | 4,4      | 31,3                    | 1,0      | 26         | 3,8      | 300      | 2,4      | 11,6 |
| 10 <i>Passiflora</i> cf. <i>riparia</i>  | 50       | 4,6      | 46,1                    | 1,4      | 12         | 1,7      | 440      | 3,5      | 11,3 |
| 11 <i>Paragonia pyramidata</i>           | 26       | 2,4      | 46,2                    | 1,4      | 16         | 2,3      | 358      | 2,9      | 9,0  |
| 12 <i>Hiraea</i> sp. 2                   | 24       | 2,2      | 78,2                    | 2,4      | 10         | 1,5      | 308      | 2,5      | 8,6  |
| 13 <i>Mikania</i> cf. <i>aschersonii</i> | 30       | 2,8      | 23,5                    | 0,7      | 19         | 2,8      | 278      | 2,2      | 8,5  |
| 14 cf. <i>Tetracera</i> sp.              | 21       | 1,9      | 43,8                    | 1,4      | 14         | 2,0      | 279      | 2,2      | 7,6  |
| 15 <i>Mascagnia</i> sp. 1                | 20       | 1,8      | 74,8                    | 2,3      | 11         | 1,6      | 206      | 1,7      | 7,4  |
| 16 <i>Celastrus</i> sp.                  | 24       | 2,2      | 38,8                    | 1,2      | 13         | 1,9      | 245      | 2,0      | 7,3  |
| 17 <i>Odontadenia</i> sp.                | 17       | 1,6      | 78,4                    | 2,4      | 8          | 1,2      | 237      | 1,9      | 7,1  |
| 18 <i>Machaerium</i> sp. 5               | 3        | 0,3      | 181,7                   | 5,6      | 3          | 0,4      | 70       | 0,6      | 6,9  |
| 19 <i>Banisteriopsis</i> sp. 2           | 16       | 1,5      | 66,3                    | 2,1      | 12         | 1,7      | 186      | 1,5      | 6,8  |
| 20 cf. <i>Critonia eggersii</i>          | 24       | 2,2      | 19,2                    | 0,6      | 14         | 2,0      | 180      | 1,4      | 6,3  |
| 21 <i>Hiraea</i> sp. 1                   | 9        | 0,8      | 108,1                   | 3,4      | 6          | 0,9      | 102      | 0,8      | 5,9  |
| 22 <i>Prestonia trifida</i>              | 14       | 1,3      | 36,8                    | 1,1      | 11         | 1,6      | 229      | 1,8      | 5,9  |
| 23 <i>Piptocarpha</i> sp. 2              | 7        | 0,7      | 79,7                    | 2,5      | 6          | 0,9      | 84       | 0,7      | 4,7  |
| 24 <i>Salacia</i> sp. 3                  | 14       | 1,3      | 20,5                    | 0,6      | 10         | 1,5      | 159      | 1,3      | 4,7  |
| 25 <i>Dalbergia</i> sp. 1                | 6        | 0,6      | 66,3                    | 2,1      | 5          | 0,7      | 155      | 1,2      | 4,6  |

**Tabla 8.** Lianas de mayor diámetro encontradas en la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud).

|    | <b>Especie</b>                           | <b>Diámetro<br/>(cm)</b> | <b>Longitud<br/>(m)</b> |
|----|--|--------------------------|-------------------------|
| 1  | <i>Machaerium</i> sp. 5                  | 14,0                     | 30                      |
| 2  | Tallo indeterminado                      | 12,2                     | 25                      |
| 3  | <i>Hiraea</i> sp. 1                      | 11,3                     | 40                      |
| 4  | <i>Gouania</i> cf. <i>lupuloides</i>     | 9,0                      | 30                      |
| 5  | <i>Amphilophium paniculatum</i>          | 8,3                      | 9                       |
| 6  | Tallo de Fabaceae indeterminado          | 8,2                      | 40                      |
| 7  | <i>Salacia</i> sp. 2                     | 7,8                      | 40                      |
| 8  | <i>Piptocarpha</i> sp. 2                 | 7,3                      | 5                       |
| 9  | <i>Bauhinia</i> cf. <i>guianensis</i>    | 7,1                      | 40                      |
| 10 | <i>Acacia</i> cf. <i>multipinnata</i>    | 7,0                      | 40                      |
| 11 | <i>Plukenetia</i> cf. <i>penninervia</i> | 7,0                      | 20                      |
| 12 | cf. <i>Ectopopterys</i>                  | 6,6                      | 30                      |
| 13 | Tallo indeterminado a familia            | 6,2                      | 20                      |
| 14 | <i>Paullinia</i> sp. 1                   | 6,1                      | 5                       |
| 15 | <i>Hiraea</i> sp. 2                      | 6,0                      | 25                      |
| 16 | Tallo indeterminado                      | 5,8                      | 40                      |
| 17 | <i>Gouania</i> cf. <i>lupuloides</i> .   | 5,8                      | 40                      |
| 18 | <i>Mikania</i> cf. <i>hookeriana</i>     | 5,8                      | 25                      |
| 19 | cf. <i>Lycianthes</i> sp.                | 5,7                      | 40                      |
| 20 | cf. <i>Mascagnia</i> sp. 1               | 5,6                      | 30                      |

**Tabla 9.** Área basal total de lianas en diferentes estudios en el mundo. Se incluye el número de individuos (# ind.) registrado en cada sitio.

| Localidad<br>(Precipitación anual en mm)                          | Área total<br>muestreada<br>(ha) | Criterio de<br>muestreo                 | #<br>ind. | Área basal<br>(m <sup>2</sup> / ha) | Fuente  |
|---|----------------------------------|---|-----------|-------------------------------------|---|
| <b>Australia</b>  |                                  |   |           |                                     |   |
| Bosque lluvioso siempre-verde subtropical<br>(1674 mm)            | 1                                | todos los<br>diámetros                  | 5771      | 1,6                                 | Hegarty 1988 citado por<br>Hegarty & Caballé 1991               |
| <b>Tailandia</b>  |                                  |   |           |                                     |   |
| Bosque Monsoon<br>(1400 mm)                                       | 0,16                             | diámetro<br>≥ 4,5 cm                    | 93        | 0,8                                 | Ogawa <i>et al.</i> 1965 citado por<br>Hegarty & Caballé 1991   |
| Bosque lluvioso siempre-verde estacional 1<br>(2718 mm)           | 0,16                             | diámetro<br>≥ 4,5 cm                    | 194       | 1                                   | Ogawa <i>et al.</i> 1965 citado por<br>Hegarty & Caballé 1991   |
| Bosque lluvioso siempre-verde estacional 2<br>(2718 mm)           | 0,16                             | diámetro<br>≥ 4,5 cm                    | 188       | 0,5                                 | Ogawa <i>et al.</i> 1965 citado por<br>Hegarty & Caballé 1991   |
| <b>México</b>   |                                  |   |           |                                     |   |
| Bosque tropical decíduo (tierra alta 1)<br>(748 mm)               | 0,1                              | diámetro<br>≥ 2,5 cm                    | 410       | 0,7                                 | Lott <i>et al.</i> 1987 citado por<br>Hegarty & Caballé 1991    |
| Bosque tropical decíduo (tierra alta 2)<br>(748 mm)               | 0,1                              | diámetro<br>≥ 2,5 cm                    | 550       | 1                                   | Lott <i>et al.</i> 1987 citado por<br>Hegarty & Caballé 1991    |
| Bosque tropical decíduo (arroyo)<br>(748 mm)                      | 0,1                              | diámetro<br>≥ 2,5 cm                    | 1400      | 3,5                                 | Lott <i>et al.</i> 1987 citado por<br>Hegarty & Caballé 1991    |
| Bosque tropical decíduo (ladera)<br>(707 mm)                      | 0,01                             | todos los<br>diámetros                  | 9400      | 2,8                                 | Bullock 1990  |
| Bosque tropical decíduo (arroyo)<br>(707 mm)                      | 0,01                             | todos los<br>diámetros                  | 45800     | 2,3                                 | Bullock 1990  |
| <b>Guayana Francesa</b>   |                                  |   |           |                                     |   |
| Bosque lluvioso maduro<br>(3450 mm)                               | 0,25                             | diámetro<br>≥ 1 cm                      | -         | 0,5                                 | Lescure <i>et al.</i> 1983 citado<br>por Hegarty & Caballé 1991 |
| <b>Ecuador</b>  |                                  |   |           |                                     |   |
| Bosque tropical lluvioso bajo (Cuyabeno)<br>(~3500 mm)            | 1                                | diámetro<br>≥ 0,5 cm<br>(incl. hemiep.) | 2403      | 0,62                                | Paz y Miño 1990   |
| Bosque tropical lluvioso bajo (Quehueirio-no)<br>(2000 – 3000 mm) | 1                                | diámetro<br>≥ 10 cm                     | 15        | 0,22                                | Cerón & Montalvo 1997   |
| Bosque tropical lluvioso premontano (Chuwitayo)<br>(~3000 mm)     | 0,5                              | diámetro<br>≥ 0,5 cm                    | 1085      | 0,32                                | <b>Presente estudio</b>   |
| Bosque tropical lluvioso premontano (Chuwitayo)<br>(~3000 mm)     | 0,5                              | diámetro<br>≥ 10 cm                     | 3         | 0,037                               | <b>Presente estudio</b>   |

## **8. ANEXOS**

**Anexo 1.** Especies en estado reproductivo registradas en la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud) entre febrero y mayo de 1997 según las colecciones de campo.

|    | <u>Especie</u>   | <u># individuos</u> | <u>Estado fenológico</u> |
|----|--|---------------------|--------------------------|
| 1  | <i>Adelobotrys adscendens</i> (Sw.) Triana                   | 36                  | fruto                    |
| 2  | <i>Passiflora</i> cf. <i>riparia</i> Mart. ex Mast. in Mart. | 3                   | botón                    |
| 3  | <i>Marcgravia</i> sp. 1                                      | 2                   | fruto                    |
| 4  | <i>Mikania</i> cf. <i>leiostachya</i> Benth.                 | 2                   | fruto                    |
| 5  | <i>Rourea</i> cf. <i>amazonica</i> Huber                     | 1                   | botón                    |
| 6  | <i>Leretia cordata</i> Vell.                                 | 1                   | botón                    |
| 7  | <i>Drymonia coriacea</i> (Oerst. ex Hanst.) Wiehler          | 1                   | flor                     |
| 8  | cf. <i>Critonia eggersii</i> (Hieron.) R.M.King & H.Rob      | 1                   | flor                     |
| 9  | cf. <i>Marcgravia</i> sp. 3                                  | 1                   | fruto                    |
| 10 | <i>Sabicea paraensis</i> (Schum.) Wernham                    | 1                   | fruto                    |
| 11 | <i>Salacia</i> sp. 1   | 1                   | fruto                    |
| 12 | <i>Amphilophium paniculatum</i> (L.) HBK.                    | 1                   | fruto                    |
| 13 | <i>Piper</i> sp. 2   | 1                   | fruto                    |
|    | <b>Total</b>   | <b>52</b>           |                          |

**Anexo 2.** Valores absolutos (abs.) y relativos (rel.) de las 137 especies de lianas (82 géneros, 39 familias) registradas en la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud). Se excluyen hemiepipfitas.

| Familia  | # géneros | # especies | VIFL  | Especie   | Densidad |          | Dominancia              |          | Frecuencia |          | Longitud |          | IVIL  |
|--|-----------|------------|-------|---|----------|----------|-------------------------|----------|------------|----------|----------|----------|-------|
|  |           |            |       |   | abs. (n) | rel. (%) | abs. (cm <sup>2</sup> ) | rel. (%) | abs.       | rel. (%) | abs. (m) | rel. (%) |       |
| ACANTHACEAE                                      | 1         | 4          | 5.28  | <i>Mendoncia</i> sp. 1  | 8        | 0.74     | 9.20                    | 0.29     | 4          | 0.58     | 64       | 0.51     | 2.11  |
|  |           |            |       | <i>Mendoncia</i> sp. 2  | 1        | 0.09     | 0.79                    | 0.02     | 1          | 0.14     | 8        | 0.06     | 0.33  |
|  |           |            |       | <i>Mendoncia</i> sp. 3  | 2        | 0.18     | 0.74                    | 0.02     | 1          | 0.14     | 10       | 0.08     | 0.43  |
|  |           |            |       | <i>Mendoncia</i> sp. 4  | 1        | 0.09     | 0.79                    | 0.02     | 1          | 0.14     | 30       | 0.24     | 0.50  |
| AMARANTHACEAE                                    | 1         | 1          | 2.16  | <i>Chamissoa altissima</i> (Jacq.) Kunth                      | 3        | 0.28     | 24.32                   | 0.75     | 3          | 0.43     | 50       | 0.40     | 1.87  |
| APOCYNACEAE                                      | 4         | 7          | 27.29 | <i>Forsteronia acouci</i> (Aubl.) A.DC.                       | 43       | 3.96     | 64.80                   | 2.01     | 25         | 3.62     | 454      | 3.63     | 13.22 |
|  |           |            |       | <i>Forsteronia myriantha</i> Donn.Sm.                         | 3        | 0.28     | 1.29                    | 0.04     | 2          | 0.29     | 38       | 0.30     | 0.91  |
|  |           |            |       | <i>Forsteronia</i> sp.  | 2        | 0.18     | 1.45                    | 0.05     | 1          | 0.14     | 35       | 0.28     | 0.65  |
|  |           |            |       | <i>Mesechites</i> sp.   | 2        | 0.18     | 0.70                    | 0.02     | 2          | 0.29     | 13       | 0.10     | 0.60  |
|  |           |            |       | <i>Odontadenia</i> sp.  | 17       | 1.57     | 78.36                   | 2.43     | 8          | 1.16     | 237      | 1.89     | 7.05  |
|  |           |            |       | <i>Prestonia trifida</i> (Poepp.) Woodson ex Gleason & A.C.S. | 14       | 1.29     | 36.83                   | 1.14     | 11         | 1.59     | 229      | 1.83     | 5.86  |
|  |           |            |       | cf. Apocynaceae sp.   | 2        | 0.18     | 2.04                    | 0.06     | 2          | 0.29     | 20       | 0.16     | 0.70  |
| Colecciones de tallos (sin hojas) indeterminados | 2         | 0.18       | 3.79  | 0.12  | 2        | 0.29     | 35                      | 0.28     | 0.87       |          |          |          |       |
| ARISTOLOCHIACEAE                                 | 1         | 1          | 1.24  | <i>Aristolochia</i> cf. <i>guentheri</i> O.C.Schmidt          | 3        | 0.28     | 3.94                    | 0.12     | 3          | 0.43     | 14       | 0.11     | 0.95  |
| ASCLEPIADACEAE                                   | 3         | 3          | 3.61  | <i>Fischeria</i> sp.  | 3        | 0.28     | 0.68                    | 0.02     | 3          | 0.43     | 14       | 0.11     | 0.84  |
|  |           |            |       | cf. <i>Matelea</i> sp.  | 1        | 0.09     | 0.28                    | 0.01     | 1          | 0.14     | 5        | 0.04     | 0.29  |
|  |           |            |       | <i>Metalepis</i> sp.  | 4        | 0.37     | 2.52                    | 0.08     | 3          | 0.43     | 33       | 0.26     | 1.15  |
|  |           |            |       | Colecciones de tallos (sin hojas) indeterminados              | 1        | 0.09     | 0.79                    | 0.02     | 1          | 0.14     | 5        | 0.04     | 0.30  |
| ASTERACEAE                                       | 3         | 10         | 42.23 | cf. <i>Critonia eggertii</i> (Hieron.) R.M.King & H.Rob       | 24       | 2.21     | 19.16                   | 0.59     | 14         | 2.03     | 180      | 1.44     | 6.27  |
|  |           |            |       | <i>Mikania</i> cf. <i>aschersonii</i> Hieron.                 | 30       | 2.76     | 23.50                   | 0.73     | 19         | 2.75     | 278      | 2.22     | 8.47  |
|  |           |            |       | <i>Mikania</i> cf. <i>hookeriana</i> DC.                      | 24       | 2.21     | 136.15                  | 4.22     | 16         | 2.32     | 357      | 2.85     | 11.60 |
|  |           |            |       | <i>Mikania</i> cf. <i>leiostachya</i> Benth.                  | 48       | 4.42     | 31.33                   | 0.97     | 26         | 3.77     | 300      | 2.40     | 11.56 |
|  |           |            |       | <i>Mikania psilostachya</i> DC.                               | 8        | 0.74     | 2.09                    | 0.06     | 7          | 1.01     | 73       | 0.58     | 2.40  |
|  |           |            |       | <i>Mikania</i> cf. <i>vitifolia</i> DC.                       | 3        | 0.28     | 1.02                    | 0.03     | 3          | 0.43     | 16       | 0.13     | 0.87  |
|  |           |            |       | cf. <i>Mikania</i> sp.  | 8        | 0.74     | 3.71                    | 0.11     | 6          | 0.87     | 37       | 0.30     | 2.02  |
|  |           |            |       | <i>Piptocarpha</i> sp. 1                                      | 4        | 0.37     | 6.81                    | 0.21     | 4          | 0.58     | 38       | 0.30     | 1.46  |
|  |           |            |       | <i>Piptocarpha</i> sp. 2                                      | 7        | 0.65     | 79.69                   | 2.47     | 6          | 0.87     | 84       | 0.67     | 4.66  |
|  |           |            |       | cf. Asteraceae sp.  | 1        | 0.09     | 4.37                    | 0.14     | 1          | 0.14     | 4        | 0.03     | 0.40  |

**Anexo 2 (continuación).** Valores absolutos (abs.) y relativos (rel.) de las 137 especies de lianas (82 géneros, 39 familias) registradas en la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud). Se excluyen hemiepífitas.

| Familia   | # géneros | # especies | VIFL  | Especie   | Densidad |          | Dominancia              |   | Frecuencia |          | Longitud |          | IVIL |
|---|-----------|------------|-------|---|----------|----------|-------------------------|---|------------|----------|----------|----------|------|
|   |           |            |       |   | abs. (n) | rel. (%) | abs. (cm <sup>2</sup> ) | rel. (%)  | abs.       | rel. (%) | abs. (m) | rel. (%) |      |
| BIGNONIACEAE  | 8         | 12         | 29.83 | <i>Amphilophium paniculatum</i> (L.) HBK.           | 1        | 0.09     | 54.11                   | 1.68  | 1          | 0.14     | 9        | 0.07     | 1.99 |
|   |           |            |       | <i>Arrabidaea chica</i> (H. & B.) Verl.             | 8        | 0.74     | 22.83                   | 0.71  | 5          | 0.72     | 119      | 0.95     | 3.12 |
|   |           |            |       | <i>Arrabidaea cf. corallina</i> (Jacq.) Sandw.      | 1        | 0.09     | 0.20                    | 0.01  | 1          | 0.14     | 5        | 0.04     | 0.28 |
|   |           |            |       | <i>Arrabidaea cf. florida</i> DC.                   | 8        | 0.74     | 17.60                   | 0.55  | 7          | 1.01     | 35       | 0.28     | 2.58 |
|   |           |            |       | cf. <i>Arrabidaea</i> sp.                           | 1        | 0.09     | 0.38                    | 0.01  | 1          | 0.14     | 2        | 0.02     | 0.27 |
|   |           |            |       | <i>Lundia cf. spruceana</i> Bur.                    | 2        | 0.18     | 26.30                   | 0.82  | 2          | 0.29     | 30       | 0.24     | 1.53 |
|   |           |            |       | <i>Lundia cf. puberula</i> Pittier                  | 2        | 0.18     | 1.14                    | 0.04  | 2          | 0.29     | 15       | 0.12     | 0.63 |
|   |           |            |       | <i>Mussatia hyacinthina</i> (Standl.) Sandw.        | 1        | 0.09     | 2.27                    | 0.07  | 1          | 0.14     | 15       | 0.12     | 0.43 |
|   |           |            |       | <i>Paragonia pyramidata</i> (L. Rich.) Bur.         | 26       | 2.40     | 46.21                   | 1.43  | 16         | 2.32     | 358      | 2.86     | 9.01 |
|   |           |            |       | <i>Schlegelia</i> sp.                               | 14       | 1.29     | 20.53                   | 0.64  | 10         | 1.45     | 159      | 1.27     | 4.65 |
|   |           |            |       | <i>Tynnanthus polyanthus</i> (Bur.) Sandw.          | 4        | 0.37     | 0.87                    | 0.03  | 3          | 0.43     | 28       | 0.22     | 1.05 |
|   |           |            |       | <i>Stizophyllum</i> sp.                             | 2        | 0.18     | 18.48                   | 0.57  | 2          | 0.29     | 29       | 0.23     | 1.28 |
|   |           |            |       | Colecciones de tallos (sin hojas) indeterminados    | 3        | 0.28     | 25.18                   | 0.78  | 3          | 0.43     | 75       | 0.60     | 2.09 |
|   |           |            |       | BLECHNACEAE   | 1        | 2        | 2.83                    | <i>Salpichlaena hookeriana</i> (O.Knätze) Alston ["HERBÁCEA"] | 1          | 0.09     | 0.20     | 0.01     | 1    |
| <i>Salpichlaena volubilis</i> (Kaulf.) J.Sm. ["HERBÁCEA"] | 9         | 0.83       | 2.01  |   |          |          |                         | 0.06  | 8          | 1.16     | 43       | 0.34     | 2.39 |
| BORAGINACEAE  | 1         | 2          | 2.74  | <i>Tournefortia cf. bicolor</i> Sw.                 | 4        | 0.37     | 15.17                   | 0.47  | 4          | 0.58     | 38       | 0.30     | 1.72 |
|   |           |            |       | cf. <i>Boraginaceae</i> sp.                         | 1        | 0.09     | 0.28                    | 0.01  | 1          | 0.14     | 5        | 0.04     | 0.29 |
| CELASTRACEAE  | 1         | 1          | 6.10  | <i>Celastrus</i> sp.                                | 24       | 2.21     | 38.75                   | 1.20  | 13         | 1.88     | 245      | 1.96     | 7.25 |
| COMMELINACEAE   | 1         | 1          | 0.87  | <i>Dichorisantra</i> sp. [HERBÁCEA]                 | 1        | 0.09     | 0.20                    | 0.01  | 1          | 0.14     | 5        | 0.04     | 0.28 |
| CONNARACEAE   | 2         | 3          | 3.58  | <i>Connarus</i> sp.                                 | 1        | 0.09     | 1.54                    | 0.05  | 1          | 0.14     | 4        | 0.03     | 0.32 |
|   |           |            |       | <i>Rourea cf. amazonica</i> Huber                   | 3        | 0.28     | 4.48                    | 0.14  | 2          | 0.29     | 28       | 0.22     | 0.93 |
|   |           |            |       | <i>Rourea</i> sp.                                   | 1        | 0.09     | 8.04                    | 0.25  | 1          | 0.14     | 30       | 0.24     | 0.73 |
| CONVOLVULACEAE  | 2         | 2          | 2.11  | <i>Ipomoea</i> sp.                                  | 1        | 0.09     | 0.79                    | 0.02  | 1          | 0.14     | 10       | 0.08     | 0.34 |
|   |           |            |       | <i>Maripa</i> sp.                                   | 2        | 0.18     | 0.98                    | 0.03  | 2          | 0.29     | 30       | 0.24     | 0.74 |
| CUCURBITACEAE   | 5         | 7          | 8.96  | <i>Anguria</i> sp. [HERBÁCEA]                       | 1        | 0.09     | 0.32                    | 0.01  | 1          | 0.14     | 6        | 0.05     | 0.29 |
|   |           |            |       | <i>Cayaponia</i> sp.                                | 5        | 0.46     | 2.01                    | 0.06  | 2          | 0.29     | 24       | 0.19     | 1.00 |
|   |           |            |       | <i>Gurania cf. spinulosa</i> (Poepp. & Endl.) Cogn. | 6        | 0.55     | 9.35                    | 0.29  | 5          | 0.72     | 100      | 0.80     | 2.37 |
|   |           |            |       | <i>Gurania rhizantha</i> (Poepp. & Endl.) C.Jeffrey | 1        | 0.09     | 1.54                    | 0.05  | 1          | 0.14     | 15       | 0.12     | 0.40 |
|   |           |            |       | cf. <i>Gurania</i> sp.                              | 3        | 0.28     | 0.59                    | 0.02  | 3          | 0.43     | 18       | 0.14     | 0.87 |
|   |           |            |       | <i>Psiguria</i> sp.                                 | 1        | 0.09     | 0.38                    | 0.01  | 1          | 0.14     | 5        | 0.04     | 0.29 |
|   |           |            |       | <i>Stolmatra pentaphylla</i> Harms.                 | 2        | 0.18     | 0.89                    | 0.03  | 2          | 0.29     | 13       | 0.10     | 0.61 |
| Colecciones de tallos (sin hojas) indeterminados          | 1         | 0.09       | 0.50  | 0.02  | 1        | 0.14     | 10                      | 0.08  | 0.33       |          |          |          |      |

**Anexo 2 (continuación).** Valores absolutos (abs.) y relativos (rel.) de las 137 especies de lianas (82 géneros, 39 familias) registradas en la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud). Se excluyen hemiepipfitas.

| Familia         | # géneros | # especies | VIFL  | Especie  | Densidad |          | Dominancia              |          | Frecuencia |          | Longitud |          | IVIL  |
|-----------------|-----------|------------|-------|--|----------|----------|-------------------------|----------|------------|----------|----------|----------|-------|
|                 |           |            |       |  | abs. (n) | rel. (%) | abs. (cm <sup>2</sup> ) | rel. (%) | abs.       | rel. (%) | abs. (m) | rel. (%) |       |
| CYPERACEAE      | 1         | 1          | 0.88  | <i>Scleria</i> cf. <i>macbrideana</i> Gross [HERBÁCEA]           | 1        | 0.09     | 0.50                    | 0.02     | 1          | 0.14     | 5        | 0.04     | 0.29  |
| DICHAPETALACEAE | 1         | 2          | 2.04  | <i>Dichapetalum</i> cf. <i>rugosum</i> (Vahl) Prance             | 1        | 0.09     | 2.01                    | 0.06     | 1          | 0.14     | 8        | 0.06     | 0.36  |
|                 |           |            |       | cf. <i>Dichapetalaceae</i> sp.                                   | 1        | 0.09     | 4.91                    | 0.15     | 1          | 0.14     | 15       | 0.12     | 0.51  |
| DILLENIACEAE    | 2         | 2          | 7.56  | <i>Doloiocarpus</i> sp.  | 2        | 0.18     | 1.07                    | 0.03     | 2          | 0.29     | 8        | 0.06     | 0.57  |
|                 |           |            |       | cf. <i>Tetracera</i> sp.   | 21       | 1.94     | 43.82                   | 1.36     | 14         | 2.03     | 279      | 2.23     | 7.55  |
|                 |           |            |       | Colecciones de tallos (sin hojas) indeterminados                 | 1        | 0.09     | 1.33                    | 0.04     | 1          | 0.14     | 20       | 0.16     | 0.44  |
| DIOSCOREACEAE   | 1         | 1          | 3.65  | <i>Dioscorea</i> sp.   | 17       | 1.57     | 11.62                   | 0.36     | 9          | 1.30     | 124      | 0.99     | 4.22  |
| EUPHORBIACEAE   | 1         | 1          | 2.69  | <i>Phukenetia</i> cf. <i>penninervia</i> Muell. Arg. in Linnaea  | 3        | 0.28     | 43.14                   | 1.34     | 2          | 0.29     | 43       | 0.34     | 2.25  |
| FABACEAE s.l.   | 6         | 12         | 29.76 | <i>Acacia</i> cf. <i>multispinata</i> Ducke                      | 3        | 0.28     | 42.36                   | 1.31     | 3          | 0.43     | 60       | 0.48     | 2.50  |
|                 |           |            |       | <i>Bauhinia</i> cf. <i>guianensis</i> Aubl.                      | 3        | 0.28     | 41.76                   | 1.30     | 3          | 0.43     | 53       | 0.42     | 2.43  |
|                 |           |            |       | cf. <i>Clitoria</i> sp.  | 1        | 0.09     | 0.50                    | 0.02     | 1          | 0.14     | 5        | 0.04     | 0.29  |
|                 |           |            |       | <i>Dalbergia</i> sp. 1   | 6        | 0.55     | 66.30                   | 2.06     | 5          | 0.72     | 155      | 1.24     | 4.57  |
|                 |           |            |       | cf. <i>Dalbergia</i> sp. 2                                       | 2        | 0.18     | 21.24                   | 0.66     | 2          | 0.29     | 20       | 0.16     | 1.29  |
|                 |           |            |       | <i>Lonchocarpus</i> sp.  | 1        | 0.09     | 3.14                    | 0.10     | 1          | 0.14     | 25       | 0.20     | 0.53  |
|                 |           |            |       | <i>Machaerium</i> sp. 1  | 2        | 0.18     | 22.19                   | 0.69     | 2          | 0.29     | 40       | 0.32     | 1.48  |
|                 |           |            |       | <i>Machaerium</i> sp. 2  | 1        | 0.09     | 7.55                    | 0.23     | 1          | 0.14     | 20       | 0.16     | 0.63  |
|                 |           |            |       | <i>Machaerium</i> sp. 3  | 2        | 0.18     | 4.37                    | 0.14     | 2          | 0.29     | 31       | 0.25     | 0.86  |
|                 |           |            |       | <i>Machaerium</i> sp. 4  | 1        | 0.09     | 0.64                    | 0.02     | 1          | 0.14     | 4        | 0.03     | 0.29  |
|                 |           |            |       | <i>Machaerium</i> sp. 5  | 3        | 0.28     | 181.67                  | 5.63     | 3          | 0.43     | 70       | 0.56     | 6.90  |
|                 |           |            |       | cf. <i>Machaerium</i> sp. 6                                      | 1        | 0.09     | 1.04                    | 0.03     | 1          | 0.14     | 8        | 0.06     | 0.33  |
|                 |           |            |       | Colecciones de tallos (sin hojas) indeterminados                 | 2        | 0.18     | 58.12                   | 1.80     | 2          | 0.29     | 65       | 0.52     | 2.80  |
| GESNERIACEAE    | 1         | 1          | 1.29  | <i>Drymonia coriacea</i> (Oerst. ex Hanst.) Wiehler              | 4        | 0.37     | 2.69                    | 0.08     | 4          | 0.58     | 13       | 0.10     | 1.14  |
| HIPPOCRATEACEAE | 2         | 7          | 25.13 | <i>Cheilochlinium</i> cf. <i>cognatum</i> (Miers) A.C.Sm.        | 3        | 0.28     | 1.85                    | 0.06     | 2          | 0.29     | 10       | 0.08     | 0.70  |
|                 |           |            |       | <i>Cheilochlinium</i> cf. <i>hippocrateoides</i> (Peyr.) A.C.Sm. | 9        | 0.83     | 43.66                   | 1.35     | 6          | 0.87     | 130      | 1.04     | 4.09  |
|                 |           |            |       | <i>Cheilochlinium</i> sp.  | 3        | 0.28     | 6.71                    | 0.21     | 3          | 0.43     | 43       | 0.34     | 1.26  |
|                 |           |            |       | <i>Salacia</i> sp. 1   | 5        | 0.46     | 15.32                   | 0.48     | 3          | 0.43     | 98       | 0.78     | 2.15  |
|                 |           |            |       | <i>Salacia</i> sp. 2   | 35       | 3.23     | 114.05                  | 3.54     | 24         | 3.48     | 481      | 3.84     | 14.08 |
|                 |           |            |       | Hippocrateaceae sp. 1  | 12       | 1.11     | 19.09                   | 0.59     | 5          | 0.72     | 163      | 1.30     | 3.72  |
|                 |           |            |       | Hippocrateaceae sp. 2  | 1        | 0.09     | 0.64                    | 0.02     | 1          | 0.14     | 15       | 0.12     | 0.38  |
| ICACINACEAE     | 1         | 2          | 2.69  | <i>Leretia cordata</i> Vell.                                     | 4        | 0.37     | 5.82                    | 0.18     | 4          | 0.58     | 37       | 0.30     | 1.42  |
|                 |           |            |       | Icacinaeae sp.   | 2        | 0.18     | 2.74                    | 0.09     | 2          | 0.29     | 15       | 0.12     | 0.68  |
| LOGANIACEAE     | 1         | 1          | 1.08  | <i>Strychnos</i> sp.   | 2        | 0.18     | 1.52                    | 0.05     | 2          | 0.29     | 15       | 0.12     | 0.64  |

**Anexo 2 (continuación).** Valores absolutos (abs.) y relativos (rel.) de las 137 especies de lianas (82 géneros, 39 familias) registradas en la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud). Se excluyen hemiepipfitas.

| Familia         | # géneros | # especies | VIFL  | Especie  | Densidad |          | Dominancia              |          | Frecuencia |          | Longitud |          | IVIL  |
|-----------------|-----------|------------|-------|--|----------|----------|-------------------------|----------|------------|----------|----------|----------|-------|
|                 |           |            |       |  | abs. (n) | rel. (%) | abs. (cm <sup>2</sup> ) | rel. (%) | abs.       | rel. (%) | abs. (m) | rel. (%) |       |
| MALPIGHIACEAE   | 6         | 9          | 48.27 | <i>Banisteriopsis</i> sp.                                    | 4        | 0.37     | 1.63                    | 0.05     | 4          | 0.58     | 24       | 0.19     | 1.19  |
|                 |           |            |       | cf. <i>Diplopterys</i> sp.                                   | 16       | 1.47     | 66.30                   | 2.06     | 12         | 1.74     | 186      | 1.49     | 6.76  |
|                 |           |            |       | cf. <i>Ectopopterys</i> sp.                                  | 40       | 3.69     | 226.98                  | 7.04     | 18         | 2.61     | 598      | 4.78     | 18.11 |
|                 |           |            |       | <i>Heteropterys</i> sp. 1                                    | 9        | 0.83     | 5.32                    | 0.16     | 8          | 1.16     | 68       | 0.54     | 2.70  |
|                 |           |            |       | cf. <i>Heteropterys</i> sp. 2                                | 2        | 0.18     | 4.72                    | 0.15     | 2          | 0.29     | 10       | 0.08     | 0.70  |
|                 |           |            |       | <i>Hiraea</i> sp. 1  | 9        | 0.83     | 108.05                  | 3.35     | 6          | 0.87     | 102      | 0.81     | 5.86  |
|                 |           |            |       | <i>Hiraea</i> sp. 2  | 24       | 2.21     | 78.17                   | 2.42     | 10         | 1.45     | 308      | 2.46     | 8.55  |
|                 |           |            |       | cf. <i>Mascagnia</i> sp. 1                                   | 20       | 1.84     | 74.80                   | 2.32     | 11         | 1.59     | 206      | 1.65     | 7.40  |
|                 |           |            |       | cf. <i>Mascagnia</i> sp. 2                                   | 1        | 0.09     | 1.13                    | 0.04     | 1          | 0.14     | 8        | 0.06     | 0.34  |
|                 |           |            |       | Colecciones de tallos (sin hojas) indeterminados             | 1        | 0.09     | 6.61                    | 0.20     | 1          | 0.14     | 30       | 0.24     | 0.68  |
| MELASTOMATACEAE | 1         | 1          | 19.28 | <i>Adelobotrys ascendens</i> (Sw.) Triana                    | 87       | 8.02     | 95.23                   | 2.95     | 29         | 4.20     | 949      | 7.58     | 22.75 |
| MENISPERMACEAE  | 7         | 9          | 25.75 | <i>Abuta rufescens</i> Aubl.                                 | 6        | 0.55     | 2.89                    | 0.09     | 5          | 0.72     | 40       | 0.32     | 1.69  |
|                 |           |            |       | <i>Abuta</i> sp.   | 1        | 0.09     | 0.20                    | 0.01     | 1          | 0.14     | 7        | 0.06     | 0.30  |
|                 |           |            |       | <i>Borismene</i> sp.   | 5        | 0.46     | 14.69                   | 0.46     | 5          | 0.72     | 55       | 0.44     | 2.08  |
|                 |           |            |       | <i>Cissampelos</i> cf. <i>pareira</i> L.                     | 50       | 4.61     | 50.10                   | 1.55     | 21         | 3.04     | 868      | 6.93     | 16.14 |
|                 |           |            |       | <i>Disciphania</i> sp.                                       | 1        | 0.09     | 0.50                    | 0.02     | 1          | 0.14     | 4        | 0.03     | 0.28  |
|                 |           |            |       | <i>Odontocarya</i> sp. 1                                     | 4        | 0.37     | 1.71                    | 0.05     | 4          | 0.58     | 40       | 0.32     | 1.32  |
|                 |           |            |       | <i>Odontocarya</i> sp. 2                                     | 3        | 0.28     | 1.26                    | 0.04     | 3          | 0.43     | 12       | 0.10     | 0.85  |
|                 |           |            |       | <i>Orthomea schomburgkii</i> (Miers) Krukoff & Barneby       | 1        | 0.09     | 7.55                    | 0.23     | 1          | 0.14     | 20       | 0.16     | 0.63  |
|                 |           |            |       | <i>Sciadotenia toxifera</i> Krukoff & A.C.Sm.                | 11       | 1.01     | 8.55                    | 0.27     | 10         | 1.45     | 70       | 0.56     | 3.29  |
| OLACACEAE       | 1         | 1          | 3.17  | <i>Heisteria scandens</i> Ducke                              | 8        | 0.74     | 29.01                   | 0.90     | 5          | 0.72     | 100      | 0.80     | 3.16  |
| PASSIFLORACEAE  | 1         | 4          | 16.29 | <i>Passiflora</i> cf. <i>riparia</i> Mart. ex Mast. in Mart. | 50       | 4.61     | 46.10                   | 1.43     | 12         | 1.74     | 440      | 3.51     | 11.29 |
|                 |           |            |       | <i>Passiflora spinosa</i> (Poepp. & Endl.) Mast.             | 12       | 1.11     | 22.39                   | 0.69     | 9          | 1.30     | 182      | 1.45     | 4.56  |
|                 |           |            |       | <i>Passiflora</i> sp.  | 1        | 0.09     | 0.38                    | 0.01     | 1          | 0.14     | 15       | 0.12     | 0.37  |
|                 |           |            |       | cf. <i>Passifloraceae</i> sp.                                | 2        | 0.18     | 1.83                    | 0.06     | 1          | 0.14     | 13       | 0.10     | 0.49  |
| PHYTOLACCACEAE  | 1         | 1          | 1.62  | <i>Trichostigma octandrum</i> (L.) H.Walter                  | 3        | 0.28     | 9.68                    | 0.30     | 2          | 0.29     | 39       | 0.31     | 1.18  |
| PIPERACEAE      | 2         | 4          | 6.22  | <i>Piper</i> sp. 1   | 2        | 0.18     | 0.39                    | 0.01     | 1          | 0.14     | 12       | 0.10     | 0.44  |
|                 |           |            |       | <i>Piper</i> sp. 2   | 7        | 0.65     | 1.81                    | 0.06     | 5          | 0.72     | 45       | 0.36     | 1.79  |
|                 |           |            |       | <i>Piper</i> sp. 3 [HERBÁCEA]                                | 2        | 0.18     | 0.39                    | 0.01     | 2          | 0.29     | 4        | 0.03     | 0.52  |
|                 |           |            |       | <i>Sarcorhachis sydowii</i> Trel.                            | 11       | 1.01     | 6.12                    | 0.19     | 10         | 1.45     | 64       | 0.51     | 3.16  |
| POLYGALACEAE    | 1         | 2          | 2.43  | <i>Moutabea aculeata</i> (Ruiz & Pav.) Poepp. & Endl.        | 2        | 0.18     | 3.14                    | 0.10     | 1          | 0.14     | 50       | 0.40     | 0.83  |
|                 |           |            |       | cf. <i>Moutabea</i> sp.                                      | 1        | 0.09     | 2.54                    | 0.08     | 1          | 0.14     | 15       | 0.12     | 0.44  |
| RHAMNACEAE      | 1         | 2          | 11.85 | <i>Gouania</i> cf. <i>colombiana</i> Suss.                   | 3        | 0.28     | 4.95                    | 0.15     | 3          | 0.43     | 33       | 0.26     | 1.13  |
|                 |           |            |       | <i>Gouania</i> cf. <i>lupuloides</i> (L.) Urb.               | 19       | 1.75     | 173.19                  | 5.37     | 15         | 2.17     | 322      | 2.57     | 11.87 |

**Anexo 2 (continuación).** Valores absolutos (abs.) y relativos (rel.) de las 137 especies de lianas (82 géneros, 39 familias) registradas en la parcela de Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud). Se excluyen hemiepífitas.

| Familia  | # géneros | # especies | VIFL  | Especie                                       | Densidad    |             | Dominancia              |             | Frecuencia |             | Longitud     |             | IVIL         |
|--|-----------|------------|-------|---|-------------|-------------|-------------------------|-------------|------------|-------------|--------------|-------------|--------------|
|  |           |            |       |   | abs. (n)    | rel. (%)    | abs. (cm <sup>2</sup> ) | rel. (%)    | abs.       | rel. (%)    | abs. (m)     | rel. (%)    |              |
| RUBIACEAE  | 4         | 4          | 4.54  | <i>Chiococca alba</i> (L.) Hitch.             | 1           | 0.09        | 0.95                    | 0.03        | 1          | 0.14        | 10           | 0.08        | 0.35         |
|  |           |            |       | <i>Manettia pectinata</i> Sprague vel aff.    | 4           | 0.37        | 2.14                    | 0.07        | 4          | 0.58        | 53           | 0.42        | 1.44         |
|  |           |            |       | <i>Sabicea paraensis</i> (Schum.) Wernham     | 1           | 0.09        | 0.28                    | 0.01        | 1          | 0.14        | 5            | 0.04        | 0.29         |
|  |           |            |       | cf. <i>Uncaria</i> sp.                        | 1           | 0.09        | 6.61                    | 0.20        | 1          | 0.14        | 15           | 0.12        | 0.56         |
| SAPINDACEAE  | 2         | 8          | 12.64 | <i>Paullinia</i> cf. <i>alata</i> Ruiz & Pav. | 6           | 0.55        | 9.52                    | 0.30        | 4          | 0.58        | 73           | 0.58        | 2.01         |
|  |           |            |       | <i>Paullinia</i> sp. 1                        | 2           | 0.18        | 29.97                   | 0.93        | 2          | 0.29        | 20           | 0.16        | 1.56         |
|  |           |            |       | <i>Paullinia</i> sp. 2                        | 6           | 0.55        | 13.21                   | 0.41        | 3          | 0.43        | 49           | 0.39        | 1.79         |
|  |           |            |       | <i>Paullinia</i> sp. 3                        | 2           | 0.18        | 2.55                    | 0.08        | 2          | 0.29        | 24           | 0.19        | 0.75         |
|  |           |            |       | <i>Paullinia</i> sp. 4                        | 1           | 0.09        | 0.38                    | 0.01        | 1          | 0.14        | 1            | 0.01        | 0.26         |
|  |           |            |       | cf. <i>Paullinia</i> sp. 5                    | 1           | 0.09        | 0.50                    | 0.02        | 1          | 0.14        | 4            | 0.03        | 0.28         |
|  |           |            |       | <i>Serjania</i> sp.                           | 1           | 0.09        | 5.73                    | 0.18        | 1          | 0.14        | 20           | 0.16        | 0.57         |
|  |           |            |       | Sapindaceae sp.                               | 9           | 0.83        | 4.59                    | 0.14        | 7          | 1.01        | 79           | 0.63        | 2.62         |
| SMILACACEAE  | 1         | 2          | 2.01  | <i>Smilax</i> sp. 1                           | 3           | 0.28        | 2.04                    | 0.06        | 3          | 0.43        | 11           | 0.09        | 0.86         |
|  |           |            |       | <i>Smilax</i> sp. 2                           | 1           | 0.09        | 0.32                    | 0.01        | 1          | 0.14        | 2            | 0.02        | 0.26         |
| SOLANACEAE   | 1         | 1          | 4.01  | cf. <i>Lycianthes</i> sp.                     | 6           | 0.55        | 62.31                   | 1.93        | 5          | 0.72        | 99           | 0.79        | 4.00         |
| VERBENACEAE  | 1         | 1          | 0.88  | <i>Aegiphila</i> sp.                          | 1           | 0.09        | 0.38                    | 0.01        | 1          | 0.14        | 6            | 0.05        | 0.30         |
| VITACEAE   | 1         | 2          | 12.34 | <i>Cissus</i> sp. 1                           | 31          | 2.86        | 144.50                  | 4.48        | 17         | 2.46        | 423          | 3.38        | 13.18        |
|  |           |            |       | <i>Cissus</i> sp. 2 [HERBÁCEA]                | 1           | 0.09        | 0.38                    | 0.01        | 1          | 0.14        | 8            | 0.06        | 0.31         |
| <b>SUBTOTAL</b>  |           |            |       |   | <b>1061</b> | <b>97.8</b> | <b>2983.3</b>           | <b>92.5</b> | <b>672</b> | <b>97.4</b> | <b>12093</b> | <b>96.6</b> | <b>384.3</b> |
| Colecciones de tallos (sin hojas) indeterminados a familia |           |            |       |   | 23          | 2.12        | 239.45                  | 7.43        | 17         | 2.46        | 414          | 3.31        | 15.32        |
| Colecciones perdidas                                       |           |            |       |   | 1           | 0.09        | 1.33                    | 0.04        | 1          | 0.14        | 15           | 0.12        | 0.40         |
| <b>SUBTOTAL</b>  |           |            |       |   | <b>24</b>   | <b>2.2</b>  | <b>240.8</b>            | <b>7.5</b>  | <b>18</b>  | <b>2.6</b>  | <b>429</b>   | <b>3.4</b>  | <b>15.7</b>  |
| <b>TOTAL</b>   |           |            |       |   | <b>1085</b> | <b>100</b>  | <b>3224.10</b>          | <b>100</b>  | <b>690</b> | <b>100</b>  | <b>12522</b> | <b>100</b>  | <b>400</b>   |

**Anexo 3.** Riqueza de especies (# spp.) y número de individuos (# ind.) de lianas en muestras neotropicales, excluyendo aquellas realizadas con la metodología de Gentry. En cada país, las localidades se ordenan por altitud.

| Localidad   | Área total<br>muestreada<br>(ha) | Unidad de<br>muestreo                     | Criterio de<br>muestreo                                      | Alt.<br>(m) | Prec.<br>(mm) | #<br>spp. | #<br>ind. | Fuente  |
|---|----------------------------------|---|--|-------------|---------------|-----------|-----------|---|
| <b>Panamá</b>   |                                  |   |  |             |               |           |           |   |
| Barro Colorado  | 1                                | parcela<br>40 x 25 m                      | todo lo<br>leñoso<br>(incl. lianas con<br>crecimiento libre) | ~50         | 2500          | 65        | 3165      | Putz 1984 <sup>a</sup>                              |
| <b>Guayana Francesa</b>   |                                  |   |  |             |               |           |           |   |
| ? (bosque aluvial)  | 0,25                             | -   | diámetro<br>≥ 1 cm   | ~220        | 3000          | -         | 632       | Beekman 1981  |
| ? (bosque aluvial)  | 0,15                             | -   | diámetro<br>≥ 2 cm   | ~220        | 3000          | -         | 415       | Beekman 1981  |
| <b>Venezuela</b>  |                                  |   |  |             |               |           |           |   |
| San Carlos de Río Negro   | 0,2                              | parcela<br>circular<br>100 m <sup>2</sup> | todo lo<br>leñoso  | 119         | 3500          | 45        | 690?      | Putz 1983   |
| Cerro Neblina   | transecto<br>25 m                | transecto<br>25 m                         | altura<br>≤ 5 m  | 140         | 3521          | 2         | 5         | Gentry & Emmons<br>1987                             |
| Guayana Venezolana<br>(bosque denso siempre verde de llanura)                             | 0,12                             | -   | diámetro<br>≥ 1 cm   | -           | -             | -         | 162       | Rollet 1971, citado<br>en Hegarty &<br>Caballé 1991 |
| Guayana Venezolana<br>(bosque denso siempre verde de llanura)                             | 0,12                             | -   | diámetro<br>< 1 cm   | -           | -             | -         | 3257      | Rollet 1971, citado<br>en Hegarty &<br>Caballé 1991 |
| <b>Colombia</b>   |                                  |   |  |             |               |           |           |   |
| Medio Caquetá, Araracuara, Parcela 1<br>(Plano inundable bien drenado del Caquetá)        | 0,1                              | parcela<br>20 x 50 m                      | diámetro<br>≥ 2,5 cm   | 160         | 3060          | 6         | -         | Duivenvoorden<br>1994                               |
| Medio Caquetá, Araracuara, Parcela 2<br>(Plano inundable bien drenado del Caquetá)        | 0,1                              | parcela<br>20 x 50 m                      | diámetro<br>≥ 2,5 cm   | 160         | 3060          | 11        | -         | Duivenvoorden<br>1994                               |
| Medio Caquetá, Araracuara, Parcela 3<br>(Plano inundable bien drenado)                    | 0,1                              | parcela<br>20 x 50 m                      | diámetro<br>≥ 2,5 cm   | 160         | 3060          | 8         | -         | Duivenvoorden<br>1994                               |
| Medio Caquetá, Araracuara, Parcela 4<br>(Plano inundable bien drenado)                    | 0,1                              | parcela<br>20 x 50 m                      | diámetro<br>≥ 2,5 cm   | 160         | 3060          | 9         | -         | Duivenvoorden<br>1994                               |
| Medio Caquetá, Araracuara, Parcela 5<br>(Tierra firme suelos podzolisados)                | 0,1                              | parcela<br>20 x 50 m                      | diámetro<br>≥ 2,5 cm   | 160         | 3060          | 4         | -         | Duivenvoorden<br>1994                               |
| Medio Caquetá, Araracuara, Parcela 6<br>(Tierra firme suelos podzolisados)                | 0,1                              | parcela<br>20 x 50 m                      | diámetro<br>≥ 2,5 cm   | 160         | 3060          | 0         | -         | Duivenvoorden<br>1994                               |
| Medio Caquetá, Araracuara, Parcela 7<br>(Tierra firme bien drenado suelos Acri-Ferralsol) | 0,1                              | parcela<br>20 x 50 m                      | diámetro<br>≥ 2,5 cm   | 160         | 3060          | 3         | -         | Duivenvoorden<br>1994                               |
| Medio Caquetá, Araracuara, Parcela 8<br>(Tierra firme bien drenado suelos Acri-Ferralsol) | 0,1                              | parcela<br>20 x 50 m                      | diámetro<br>≥ 2,5 cm   | 160         | 3060          | 13        | -         | Duivenvoorden<br>1994                               |
| Medio Caquetá, Araracuara, Parcela 9<br>(Tierra firme bien drenado suelos Ali-Acrisol)    | 0,1                              | parcela<br>20 x 50 m                      | diámetro<br>≥ 2,5 cm   | 160         | 3060          | 13        | -         | Duivenvoorden<br>1994                               |
| Medio Caquetá, Araracuara, Parcela 10<br>(Tierra firme bien drenado suelos Ali-Acrisol)   | 0,1                              | parcela<br>20 x 50 m                      | diámetro<br>≥ 2,5 cm   | 160         | 3060          | 17        | -         | Duivenvoorden<br>1994                               |
| Nonuya, Medio Caquetá, Araracuara (tierra firme)  | 1,8                              | parcela<br>120 x 150 m                    | altura<br>≥ 0,5 m  | 160         | 3060          | 110       | -         | Londoño &<br>Álvarez 1997                           |
| Nonuya, Medio Caquetá, Araracuara (várzea)  | 1,8                              | parcela<br>120 x 150 m                    | altura<br>≥ 0,5 m  | 160         | 3060          | 84        | -         | Londoño &<br>Álvarez 1997                           |

**Anexo 3 (continuación).** Riqueza de especies (# spp.) y número de individuos (# ind.) de lianas en muestras neotropicales, excluyendo aquellas realizadas con la metodología de Gentry. En cada país, las localidades se ordenan por altitud.

| Localidad                         | Área total<br>muestreada<br>(ha) | Unidad de<br>muestreo   | Criterio de<br>muestreo                 | Alt.<br>(m) | Prec.<br>(mm) | #<br>spp.        | #<br>ind.           | Fuente                   |
|-----------------------------------|----------------------------------|-------------------------|---|-------------|---------------|------------------|---------------------|--------------------------|
| <b>Ecuador</b>                    |                                  |                         |   |             |               |                  |                     |                          |
| Yasuní, Transecto 1               | 0,2                              | transecto<br>20 x 100 m | todo lo<br>leñoso                       | 240         | ~3000         | 96               | 318                 | Nabe-Nielsen 1998        |
| Yasuní, Transecto 2               | 0,2                              | transecto<br>20 x 100 m | todo lo<br>leñoso                       | 240         | ~3000         | 86               | 288                 | Nabe-Nielsen 1998        |
| Cuyabeno                          | 1                                | parcela<br>100 x 100 m  | diámetro<br>≥ 0,5 cm<br>(incl. hemiep.) | 250         | ~3500         | 98               | 2403                | Paz y Miño 1990          |
| Cuyabeno                          | 1                                | parcela<br>100 x 100 m  | diámetro<br>≥ 10 cm<br>(incl. hemiep.)  | 250         | ~3500         | -                | 6                   | Paz y Miño 1990          |
| Quehueirio-no                     | 1                                | parcela<br>100 x 100 m  | diámetro<br>≥ 10 cm                     | ~300        | ~3000         | 5                | 15                  | Cerón & Montalvo<br>1997 |
| Shinguiipino                      | 0,0465                           | parcela<br>61 x 7,6 m   | todo?                                   | 380         | ~3900         | 60               | 178                 | Grubb <i>et al.</i> 1963 |
| Chuwitayo                         | 0,5                              | parcela<br>50 x 100 m   | diámetro<br>≥ 0,5 cm                    | 850         | ~3000         | 137              | 1085                | <b>Presente estudio</b>  |
| Chuwitayo                         | 0,5                              | parcela<br>50 x 100 m   | diámetro<br>≥ 1 cm                      | 850         | ~3000         | 101              | 511                 | <b>Presente estudio</b>  |
| Chuwitayo                         | 0,5                              | parcela<br>50 x 100 m   | diámetro<br>≥ 2,5 cm                    | 850         | ~3000         | 50               | 147                 | <b>Presente estudio</b>  |
| Chuwitayo                         | 0,5                              | parcela<br>50 x 100 m   | diámetro<br>≥ 10 cm                     | 850         | ~3000         | 3                | 3                   | <b>Presente estudio</b>  |
| Chuwitayo                         | 0,2                              | transecto<br>20 x 100 m | diámetro<br>≥ 0,5 cm                    | 850         | ~3000         | 93<br>(promedio) | 408,5<br>(promedio) | <b>Presente estudio</b>  |
| Borja                             | 0,0465                           | parcela<br>61 x 7,6 m   | todo?                                   | 1710        | ~2320         | 24               | 411                 | Grubb <i>et al.</i> 1963 |
| <b>Perú</b>                       |                                  |                         |   |             |               |                  |                     |                          |
| Mishana                           | 1                                | parcela<br>100 x 100 m  | diámetro<br>≥ 10 cm                     | 140         | 3500          | 14               | 16                  | Gentry 1986b             |
| Mishana (arena blanca)            | transecto<br>25 m                | transecto<br>25 m       | altura<br>≤ 5 m                         | 140         | ~3700         | 7                | 26                  | Gentry & Emmons<br>1987  |
| Yanamono                          | 1                                | parcela<br>100 x 100 m  | diámetro<br>≥ 10 cm                     | 140         | 3500          | 15               | 26                  | Gentry 1986b             |
| Yanamono                          | transecto<br>25 m                | transecto<br>25 m       | altura<br>≤ 5 m                         | 140         | ~3700         | 4                | 5                   | Gentry & Emmons<br>1987  |
| Negro Urcu                        | transecto<br>25 m                | transecto<br>25 m       | altura<br>≤ 5 m                         | 160         | ~3700         | 15               | 27                  | Gentry & Emmons<br>1987  |
| Cabeza de Mono                    | 1                                | parcela<br>100 x 100 m  | diámetro<br>≥ 10 cm                     | 320         | 4000          | 16               | 24                  | Gentry 1986b             |
| Cocha Cashu                       | 1                                | parcela<br>100 x 100 m  | diámetro<br>≥ 10 cm                     | 400         | 2000          | 15               | 23                  | Gentry 1986b             |
| Cocha Cashu (sotobosque "denso")  | transecto<br>25 m                | transecto<br>25 m       | altura<br>≤ 5 m                         | 400         | 2000          | 11               | 14                  | Gentry & Emmons<br>1987  |
| Cocha Cashu (sotobosque "normal") | transecto<br>25 m                | transecto<br>25 m       | altura<br>≤ 5 m                         | 400         | 2000          | 12               | 23                  | Gentry & Emmons<br>1987  |

**Anexo 4.** Riqueza de especies (# spp.) y número de individuos (# ind.) de lianas en muestras neotropicales de 0,1 ha realizadas con la metodología de Gentry (10 transectos de 2 x 50 m; lianas con diámetro  $\geq 2,5$  cm). No se incluyen datos de hemiepífitas trepadoras. En cada país, las localidades se ordenan por altitud.

| Localidad                                      | Área total<br>muestreada<br>(ha) | Altitud<br>(m) | Precipitación<br>(mm) | #<br>spp. | #<br>ind. | Fuente            |
|--|----------------------------------|----------------|-----------------------|-----------|-----------|-------------------|
| <b>Costa Rica</b>                              |                                  |                |                       |           |           |                   |
| Sirena (Parque Nacional Corcovado)             | 0,1                              | 30             | 3800                  | 27        | 47        | Gentry 1991       |
| La Selva                                       | 0,1                              | 40             | 4015                  | 26        | 51        | Gentry 1995       |
| Guanacaste (galería)                           | 0,08                             | 50             | 1600                  | 8 *       | 24 *      | Gentry 1991, 1995 |
| Guanacaste (tierra alta)                       | 0,07                             | 100            | 1600                  | 8 *       | 81 *      | Gentry 1995       |
| Parque Nacional Carara                         | 0,1                              | 140            | 3500                  | 24        | 48        | Gentry 1995       |
| Magsasay<br>(Parque Nacional Braulio Carrillo) | 0,1                              | 150            | 4015                  | 29        | 52        | Gentry 1995       |
| Rancho Quemado                                 | 0,1                              | 300            | -                     | 13?       | 29        | Gentry 1995       |
| Monteverde                                     | 0,1                              | 1550           | 2500                  | 16        | -         | Gentry 1995       |
| Finca Motillones                               | 0,1                              | 1750           | -                     | 5         | 15        | Gentry 1995       |
| Parque Nacional Braulio Carrillo               | 0,1                              | 1990           | 3450                  | 5         | 10        | Gentry 1995       |
| Parque Nacional Braulio Carrillo               | 0,1                              | 2000           | 3450                  | 6         | 8         | Gentry 1995       |
| Parque Nacional Braulio Carrillo               | 0,1                              | 2225           | 3260                  | 3         | 5         | Gentry 1995       |
| Parque Nacional Braulio Carrillo               | 0,1                              | 2750           | 3000                  | 1         | 1         | Gentry 1995       |
| Parque Nacional Braulio Carrillo               | 0,1                              | 2750           | 3000                  | 4         | 5         | Gentry 1995       |
| Parque Nacional Braulio Carrillo               | 0,1                              | 2775           | 3000                  | -         | 9         | Gentry 1995       |
| <b>Panamá</b>                                  |                                  |                |                       |           |           |                   |
| Curundú  | 0,1                              | 20             | 1830                  | 20        | 60        | Gentry 1995       |
| Madden Forest                                  | 0,1                              | 50             | 2433                  | 31        | 70        | Gentry 1995       |
| Pipeline Road                                  | 0,1                              | 300            | 3000                  | 37        | 67        | Gentry 1991       |
| <b>Guayana Francesa</b>                        |                                  |                |                       |           |           |                   |
| Saül   | 0,1                              | 220            | -                     | 27        | 44        | Gentry 1991       |

**Anexo 4 (continuación).** Riqueza de especies (# spp.) y número de individuos (# ind.) de lianas en muestras neotropicales de 0,1 ha realizadas con la metodología de Gentry (10 transectos de 2 x 50 m; lianas con diámetro  $\geq 2,5$  cm). No se incluyen datos de hemiepífitas trepadoras. En cada país, las localidades se ordenan por altitud.

| Localidad                        | Área total<br>muestreada<br>(ha) | Altitud<br>(m) | Precipitación<br>(mm) | #<br>spp. | #<br>ind. | Fuente                      |
|----------------------------------|----------------------------------|----------------|-----------------------|-----------|-----------|-----------------------------|
| <b>Venezuela</b>                 |                                  |                |                       |           |           |                             |
| Estación Biológica de los Llanos | 0,05                             | 100            | 1312                  | 10 *      | 48 *      | Gentry 1991                 |
| Blohm Ranch                      | 0,1                              | 100            | 1400                  | 16        | 74        | Gentry 1991                 |
| Cerro Neblina 1                  | 0,1                              | 140            | 3000                  | 20        | 31        | Gentry 1991                 |
| Cerro Neblina 2                  | 0,1                              | 140            | 3000                  | 14        | 27        | Gentry 1991                 |
| Boca de Uchire                   | 0,1                              | 150            | 1200                  | 16        | 75        | Gentry 1982,<br>1986a, 1991 |
| <b>Colombia</b>                  |                                  |                |                       |           |           |                             |
| Galerazamba                      | 0,1                              | 10             | 500                   | 18        | 104       | Gentry 1986a,<br>1991       |
| Tayrona                          | 0,1                              | 50             | 1500                  | 18        | 98        | Gentry 1991                 |
| Tutunendó                        | 0,1                              | 90             | 9000                  | 27        | 35        | Gentry 1991                 |
| Bajo Calima                      | 0,1                              | 100            | 7470                  | 23        | 31        | Gentry 1991                 |
| Bosque de la Cueva               | 0,1                              | 360            | 2000                  | 22        | 59        | Gentry 1991                 |
| Murri                            | 0,1                              | 960            | 4200                  | 28        | 42        | Gentry 1995                 |
| Alto de Mira                     | 0,1                              | 1200           | 2500                  | 14        | 16        | Gentry 1995                 |
| Antadó                           | 0,1                              | 1560           | 3800                  | 24        | 43        | Gentry 1995                 |
| Campano                          | 0,1                              | 1690           | -                     | 16        | 66        | Gentry 1995                 |
| Alto de Cuevas                   | 0,1                              | 1710           | 4000                  | 14?       | 27        | Gentry 1995                 |
| La Planada                       | 0,1                              | 1800           | 4300                  | 7         | 20        | Gentry 1991                 |
| Hacienda Himalaya                | 0,04                             | 1860           | 2000                  | 18 *      | 46 *      | Gentry 1995                 |
| Farallones de Cali               | 0,1                              | 1950           | 1800                  | 18        | 41        | Gentry 1991                 |
| Finca Zíngara                    | 0,06                             | 1990           | 1647                  | 10 *      | 42 *      | Gentry 1995                 |
| Cedral                           | 0,1                              | 2140           | ~2500                 | 22        | 46        | Gentry 1995                 |
| Finca Meherenberg                | 0,1                              | 2290           | 2292                  | 20        | 26        | Gentry 1991                 |
| Carpanta (Siete Cuerales)        | 0,1                              | 2370           | 2849                  | 5         | 27        | Gentry 1995                 |

**Anexo 4 (continuación).** Riqueza de especies (# spp.) y número de individuos (# ind.) de lianas en muestras neotropicales de 0,1 ha realizadas con la metodología de Gentry (10 transectos de 2 x 50 m; lianas con diámetro  $\geq 2,5$  cm). No se incluyen datos de hemiepífitas trepadoras. En cada país, las localidades se ordenan por altitud.

| Localidad                 | Área total muestreada (ha) | Altitud (m) | Precipitación (mm) | # spp. | # ind. | Fuente             |
|---------------------------|----------------------------|-------------|--------------------|--------|--------|--------------------|
| Cerro Espejo              | 0,1                        | 2500        | 2500               | 19     | 85     | Gentry 1991        |
| Cerro Kennedy             | 0,1                        | 2550        | 3000               | 7      | 38     | Gentry 1991        |
| Ucumarí                   | 0,1                        | 2620        | 2500               | 12     | 42     | Gentry 1995        |
| Alto de Sapa              | 0,1                        | 2670        | 3000               | 10     | 57     | Gentry 1995        |
| Carpanta (Dunning)        | 0,1                        | 2850        | 2800               | 11     | 61     | Gentry 1995        |
| Sabana Rubia              | 0,1                        | 2900        | 2500               | 9      | 17     | Gentry 1995        |
| Neusa                     | 0,05                       | 3050        | ~1000              | 11 *   | 56 *   | Gentry 1995        |
| <b>Ecuador</b>            |                            |             |                    |        |        |                    |
| Capeira                   | 0,1                        | 50          | 804                | 20     | 61     | Gentry 1991        |
| Jauneche                  | 0,1                        | 60          | 1855               | 43     | 122    | Gentry 1991        |
| Río Palenque 1            | 0,1                        | 200         | 2980               | 16     | 41     | Gentry 1986a, 1991 |
| Río Palenque 2            | 0,1                        | 200         | 2980               | 13     | 28     | Gentry 1991        |
| Jatun Sacha               | 0,1                        | 450         | 4100               | 46     | 78     | Gentry 1991        |
| Centinela                 | 0,1                        | 550         | 3000               | 22     | 55     | Gentry 1991        |
| Chuwitayo                 | 0,1                        | 850         | ~3000              | 21     | 35     | Presente estudio   |
| Huamani                   | 0,1                        | 1150        | 1668               | 27     | 58     | Gentry 1995        |
| Maquipucuna               | 0,1                        | 1600        | 3230               | 12     | 18     | Gentry 1995        |
| Pasochoa                  | 0,04                       | 3010        | 1490               | 14 *   | 237? * | Gentry 1995        |
| <b>Perú</b>               |                            |             |                    |        |        |                    |
| Indiana                   | 0,1                        | 130         | 3500               | 49     | 80     | Gentry 1991        |
| Jenaro Herrera            | 0,1                        | 130         | 2521               | 40     | 68     | Gentry 1991        |
| Mishana (tahuampa)        | 0,1                        | 130         | 3500               | 41     | 97     | Gentry 1991        |
| Mishana (plano inundable) | 0,1                        | 130         | 3500               | 50     | 81     | Gentry 1991        |
| Mishana (arena blanca)    | 0,1                        | 140         | 3500               | 25     | 57     | Gentry 1991        |
| Sucursari                 | 0,1                        | 140         | 3500               | 39     | 66     | Gentry 1991        |

**Anexo 4 (continuación).** Riqueza de especies (# spp.) y número de individuos (# ind.) de lianas en muestras neotropicales de 0,1 ha realizadas con la metodología de Gentry (10 transectos de 2 x 50 m; lianas con diámetro  $\geq 2,5$  cm). No se incluyen datos de hemiepífitas trepadoras. En cada país, las localidades se ordenan por altitud.

| Localidad                           | Área total<br>muestreada<br>(ha) | Altitud<br>(m) | Precipitación<br>(mm) | #<br>spp. | #<br>ind. | Fuente       |
|-------------------------------------|----------------------------------|----------------|-----------------------|-----------|-----------|--------------|
| Yanamono (tahuampa)                 | 0,1                              | 130            | 3500                  | 38        | 56        | Gentry 1991  |
| Yanamono (tierra alta 1)            | 0,1                              | 140            | 3500                  | 42        | 58        | Gentry 1991  |
| Yanamono (tierra alta 2)            | 0,1                              | 140            | 3500                  | 42        | 61        | Gentry 1991  |
| Tambopata (tierra firme laterítica) | 0,1                              | 260            | 2000                  | 40        | 79        | Gentry 1991  |
| Tambopata (tierra firme arenosa)    | 0,1                              | 260            | 2000                  | 38        | 71        | Gentry 1991  |
| Bosque von Humboldt                 | 0,1                              | 270            | 2500                  | 32        | 65        | Gentry 1986a |
| Shiringamazu                        | 0,1                              | 300            | ~5000                 | 43        | 70        | Gentry 1991  |
| Cabeza de Mono                      | 0,1                              | 320            | 4000                  | 29        | 60        | Gentry 1991  |
| Cocha Cashu                         | 0,1                              | 400            | 2000                  | 44        | 81        | Gentry 1991  |
| Tarapoto                            | 0,1                              | 500            | 1400                  | 25        | 78        | Gentry 1991  |
| Río Candamo                         | 0,1                              | 800            | 4000                  | 36        | 51        | Gentry 1995  |
| Cerros de Amotape                   | 0,1                              | 830            | -                     | 12        | 32        | Gentry 1991  |
| La Genoa                            | 0,1                              | 1160           | 2010                  | 24        | 58        | Gentry 1995  |
| Chirinos                            | 0,1                              | 1750           | 1800                  | 15        | 37        | Gentry 1995  |
| Venceremos                          | 0,1                              | 1850           | 4200                  | 16        | 32        | Gentry 1991  |
| Cutervo                             | 0,1                              | 2230           | 1800                  | 13        | 52        | Gentry 1995  |
| Chorro Blanco                       | 0,04                             | 2410           | 1800                  | -         | 52 *      | Gentry 1995  |
| Montaña de Cuyas                    | 0,1                              | 2450           | 1600                  | 19        | 79        | Gentry 1995  |
| Cerro Aypate                        | 0,1                              | 2740           | 1800                  | 14        | 40        | Gentry 1995  |
| El Pargo                            | 0,06                             | 3000           | 1200                  | 7 *       | 33 *      | Gentry 1995  |
| <b>Bolivia</b>                      |                                  |                |                       |           |           |              |
| Calabatea                           | 0,05                             | 1540           | 2200                  | 17 *      | 52 *      | Gentry 1995  |
| Incahuara                           | 0,1                              | 1540           | 4000                  | 8         | 30        | Gentry 1991  |
| Sacramento                          | 0,1                              | 2450           | 2200                  | 17        | 78        | Gentry 1991  |

**Anexo 4 (continuación).** Riqueza de especies (# spp.) y número de individuos (# ind.) de lianas en muestras neotropicales de 0,1 ha realizadas con la metodología de Gentry (10 transectos de 2 x 50 m; lianas con diámetro  $\geq 2,5$  cm). No se incluyen datos de hemiepífitas trepadoras. En cada país, las localidades se ordenan por altitud.

| Localidad                | Área total<br>muestreada<br>(ha) | Altitud<br>(m) | Precipitación<br>(mm) | #<br>spp. | #<br>ind. | Fuente      |
|--------------------------|----------------------------------|----------------|-----------------------|-----------|-----------|-------------|
| <b>Brasil</b>            |                                  |                |                       |           |           |             |
| Mocambo                  | 0,1                              | 30             | 2760                  | 25        | 47        | Gentry 1991 |
| Linhares, Espirito Santo | 0,1                              | 50             | 1403                  | 52        | 91        | Gentry 1991 |
| INPA, Manaus             | 0,1                              | 75             | 1995                  | 20        | 30        | Gentry 1982 |
| Jacarepagua              | 0,1                              | 200            | 1500                  | 38        | 61        | Gentry 1991 |
| Carlos Botelho           | 0,1                              | 560            | -                     | 22        | 69        | Gentry 1991 |
| Boraceia                 | 0,1                              | 800            | -                     | 19        | 34        | Gentry 1991 |

\* Datos extrapolados a 0,1 ha por A. Gentry.

**Anexo 5.** Valores absolutos (abs.) y relativos (rel.) de las 98 especies de lianas (51 géneros, 35 familias) registradas en la parcela de Cuyabeno (1 ha: 100 x 100 m; 250 m de altitud). Se incluyen hemiepipfitas. (Reorganizado de Paz y Miño 1990 tomando en cuenta criterios taxonómicos actuales).

| Familia          | # géneros | # especies | VIFL  | Especie   | Densidad |          | Dominancia              |          | Frecuencia |          | Longitud |          | IVIL  |
|------------------|-----------|------------|-------|---|----------|----------|-------------------------|----------|------------|----------|----------|----------|-------|
|                  |           |            |       |   | abs. (n) | rel. (%) | abs. (cm <sup>2</sup> ) | rel. (%) | abs.       | rel. (%) | abs. (m) | rel. (%) |       |
| ACANTHACEAE      | 1         | 1          | 3.02  | <i>Mendoncia</i> sp.  | 1        | 0.04     | 120.28                  | 1.94     | ?          | 0.07     | 5.76     | 0.02     | 2.07  |
| ANNONACEAE       | 1         | 1          | 2.08  | <i>Annona</i> sp.   | 15       | 0.62     | 8.06                    | 0.13     | ?          | 1.04     | 111.60   | 0.31     | 2.10  |
| ARACEAE          | 1         | 2          | 28.53 | <i>Heteropsis oblongifolia</i> Kunth. [HEMIEPIFITA]         | 245      | 10.19    | 120.28                  | 1.94     | ?          | 4.13     | 4842.00  | 13.45    | 29.71 |
|                  |           |            |       | Araceae sp. [HEMIEPIFITA]                                   | 12       | 0.50     | 1.24                    | 0.02     | ?          | 0.37     | 140.40   | 0.39     | 1.28  |
| ARISTOLOCHIACEAE | 1         | 1          | 1.76  | <i>Aristolochia</i> sp.                                     | 3        | 0.12     | 31.62                   | 0.51     | ?          | 0.22     | 39.60    | 0.11     | 0.96  |
| ASCLEPIADACEAE   | -         | 1          | 1.15  | Asclepiadaceae sp.  | 2        | 0.10     | 0.62                    | 0.01     | ?          | 0.14     | 7.20     | 0.02     | 0.27  |
| ASTERACEAE       | 1         | 1          | 1.13  | <i>Mikania</i> sp.  | 2        | 0.10     | 0.19                    | 0.003    | ?          | 0.14     | 3.60     | 0.01     | 0.25  |
| BIGNONIACEAE     | 6         | 10         | 79.38 | <i>Anemopaegma oligoneuron</i> (Spr. & Sandw.) A.G.         | 17       | 0.70     | 52.08                   | 0.84     | ?          | 0.97     | 324.00   | 0.90     | 3.41  |
|                  |           |            |       | <i>Anemopaegma</i> sp.                                      | 1        | 0.04     | 0.31                    | 0.01     | ?          | 0.07     | 3.60     | 0.01     | 0.13  |
|                  |           |            |       | <i>Arrabidaea florida</i> DC.                               | 61       | 2.53     | 221.96                  | 3.58     | ?          | 2.76     | 900.00   | 2.50     | 11.37 |
|                  |           |            |       | <i>Arrabidaea pearcei</i> (Rusby) K.Schum. ex Urb.          | 10       | 0.40     | 37.82                   | 0.61     | ?          | 0.59     | 219.60   | 0.61     | 2.21  |
|                  |           |            |       | <i>Cydista aequinoctialis</i> (L.) Miers                    | 282      | 11.72    | 1063.30                 | 17.15    | ?          | 6.83     | 5389.20  | 14.97    | 50.67 |
|                  |           |            |       | <i>Clytostoma sciuripabulum</i> Bur. & K.Schum.             | 57       | 2.37     | 267.84                  | 4.32     | ?          | 2.46     | 1638.00  | 4.55     | 13.70 |
|                  |           |            |       | cf. <i>Memora</i> sp.                                       | 1        | 0.04     | 0.62                    | 0.01     | ?          | 0.07     | 14.40    | 0.04     | 0.16  |
|                  |           |            |       | <i>Pleonotoma variabilis</i> (Jacq.) Miers                  | 9        | 0.37     | 22.94                   | 0.37     | ?          | 0.44     | 133.20   | 0.37     | 1.55  |
|                  |           |            |       | Bignoniaceae sp. 1  | 1        | 0.04     | 0.62                    | 0.01     | ?          | 0.07     | 14.40    | 0.04     | 0.16  |
|                  |           |            |       | Bignoniaceae sp. 2  | 1        | 0.04     | 1.24                    | 0.02     | ?          | 0.07     | 7.20     | 0.02     | 0.15  |
| BLECHNACEAE      | 1         | 1          | 3.29  | <i>Salpichlaena volubilis</i> (Kaulf.) J.Sm.                | 34       | 1.40     | 5.58                    | 0.09     | ?          | 1.19     | 280.80   | 0.78     | 3.46  |
| CECROPIACEAE     | 1         | 1          | 1.10  | <i>Coussapoa</i> sp. [HEMIEPIFITA]                          | 1        | 0.04     | 0.62                    | 0.01     | ?          | 0.07     | 10.80    | 0.03     | 0.15  |
| CLUSIACEAE       | 1         | 1          | 1.37  | <i>Clusia</i> cf. <i>decusata</i> Ruiz & Pav. [HEMIEPIFITA] | 3        | 0.12     | 3.72                    | 0.06     | ?          | 0.22     | 61.20    | 0.17     | 0.57  |
| COMBRETACEAE     | 1         | 2          | 10.04 | <i>Combretum</i> sp. 1                                      | 56       | 2.33     | 172.98                  | 2.79     | ?          | 3.53     | 813.60   | 2.26     | 10.91 |
|                  |           |            |       | <i>Combretum</i> sp. 2                                      | 10       | 0.40     | 3.10                    | 0.05     | ?          | 0.59     | 61.20    | 0.17     | 1.21  |
| CONNARACEAE      | 1         | 4          | 7.51  | <i>Rourea</i> sp.   | 6        | 0.24     | 2.48                    | 0.04     | ?          | 0.37     | 39.60    | 0.11     | 0.76  |
|                  |           |            |       | Connaraceae sp. 1   | 28       | 1.16     | 18.60                   | 0.30     | ?          | 1.49     | 187.20   | 0.52     | 3.47  |
|                  |           |            |       | Connaraceae sp. 2   | 5        | 0.20     | 39.06                   | 0.63     | ?          | 0.29     | 46.80    | 0.13     | 1.25  |
|                  |           |            |       | Connaraceae sp. 3   | 2        | 0.08     | 0.62                    | 0.01     | ?          | 0.14     | 3.60     | 0.01     | 0.24  |
| CUCURBITACEAE    | 2         | 2          | 3.47  | <i>Cayaponia</i> cf. <i>ophthalmica</i> R.E.Schult.         | 13       | 0.54     | 17.98                   | 0.29     | ?          | 0.97     | 201.60   | 0.56     | 2.36  |
|                  |           |            |       | <i>Gurania</i> sp.  | 1        | 0.04     | 0.06                    | 0.001    | ?          | 0.07     | 1.08     | 0.003    | 0.11  |
| CYPERACEAE       | -         | 1          | 1.25  | Cyperaceae sp. [HERBÁCEA]                                   | 3        | 0.12     | 1.86                    | 0.03     | ?          | 0.14     | 28.80    | 0.08     | 0.37  |
| DICHAPETALACEAE  | 1         | 1          | 1.11  | <i>Dichapetalum</i> sp.                                     | 1        | 0.04     | 1.24                    | 0.02     | ?          | 0.07     | 10.80    | 0.03     | 0.16  |
| DILLENACEAE      | 2         | 3          | 8.72  | <i>Davilla</i> sp.  | 5        | 0.21     | 1.24                    | 0.02     | ?          | 0.22     | 43.20    | 0.12     | 0.57  |
|                  |           |            |       | <i>Tetracera</i> sp.  | 43       | 1.80     | 73.78                   | 1.19     | ?          | 1.79     | 583.20   | 1.62     | 6.40  |
|                  |           |            |       | Dilleniaceae sp.  | 7        | 0.30     | 12.40                   | 0.20     | ?          | 0.52     | 72.00    | 0.20     | 1.22  |

**Anexo 5 (continuación).** Valores absolutos (abs.) y relativos (rel.) de las 98 especies de lianas (51 géneros, 35 familias) registradas en la parcela de Cuyabeno (1 ha: 100 x 100 m; 250 m de altitud). Se incluyen hemiepipfitas. (Reorganizado de Paz y Miño 1990 tomando en cuenta criterios taxonómicos actuales).

| Familia              | # géneros | # especies | VIFL   | Especie  | Densidad |          | Dominancia              |          | Frecuencia |          | Longitud |          | IVIL  |
|----------------------|-----------|------------|--------|--|----------|----------|-------------------------|----------|------------|----------|----------|----------|-------|
|                      |           |            |        |  | abs. (n) | rel. (%) | abs. (cm <sup>2</sup> ) | rel. (%) | abs.       | rel. (%) | abs. (m) | rel. (%) |       |
| DIOSCOREACEAE        | 1         | 2          | 4.07   | <i>Dioscorea</i> sp. 1   | 1        | 0.04     | 0.37                    | 0.01     | ?          | 0.07     | 7.20     | 0.02     | 0.14  |
|                      |           |            |        | <i>Dioscorea</i> sp. 2   | 29       | 1.20     | 11.16                   | 0.18     | ?          | 1.19     | 208.80   | 0.58     | 3.15  |
| FABACEAE s.l.        | 6         | 12         | 66.48  | <i>Bauhinia</i> sp. 1  | 25       | 1.04     | 112.22                  | 1.81     | ?          | 1.49     | 320.40   | 0.89     | 5.23  |
|                      |           |            |        | <i>Bauhinia</i> sp. 2  | 5        | 0.20     | 12.40                   | 0.20     | ?          | 0.29     | 68.40    | 0.19     | 0.88  |
|                      |           |            |        | <i>Bauhinia</i> sp. 3  | 5        | 0.21     | 1.24                    | 0.02     | ?          | 0.22     | 57.60    | 0.16     | 0.61  |
|                      |           |            |        | <i>Caesalpinia</i> sp.   | 10       | 0.40     | 109.12                  | 1.76     | ?          | 0.67     | 176.40   | 0.49     | 3.32  |
|                      |           |            |        | <i>Dalbergia monetaria</i> L.f.                                | 53       | 2.20     | 100.44                  | 1.62     | ?          | 2.91     | 662.40   | 1.84     | 8.57  |
|                      |           |            |        | cf. <i>Dalbergia</i> sp.                                       | 130      | 5.40     | 285.20                  | 4.60     | ?          | 4.28     | 1648.80  | 4.58     | 18.86 |
|                      |           |            |        | <i>Entada polyphylla</i> Benth.                                | 1        | 0.04     | 2.48                    | 0.04     | ?          | 0.07     | 18.00    | 0.05     | 0.20  |
|                      |           |            |        | <i>Machaerium cuspidatum</i> Kuhl. & Hoehne                    | 82       | 3.40     | 197.78                  | 3.19     | ?          | 2.31     | 1033.20  | 2.87     | 11.77 |
|                      |           |            |        | <i>Machaerium</i> sp.  | 49       | 2.03     | 450.12                  | 7.26     | ?          | 2.61     | 1177.20  | 3.27     | 15.17 |
|                      |           |            |        | <i>Mimosa parvifolia</i> Benth.                                | 2        | 0.10     | 32.86                   | 0.53     | ?          | 0.14     | 72.00    | 0.20     | 0.97  |
|                      |           |            |        | <i>Mimosa</i> sp.  | 15       | 0.62     | 124.00                  | 2.00     | ?          | 0.82     | 349.20   | 0.97     | 4.41  |
| Fabaceae sp.         | 1         | 0.04       | 0.50   | 0.01   | ?        | 0.07     | 3.60                    | 0.01     | 0.13       |          |          |          |       |
| HIPPOCRATEACEAE      | 4         | 7          | 34.24  | <i>Cheiloclinium</i> cf. <i>hippocrateoides</i> (Peyr.) A.C.Sm | 44       | 1.83     | 84.32                   | 1.36     | ?          | 1.71     | 658.80   | 1.83     | 6.73  |
|                      |           |            |        | <i>Prionostemma aspera</i> (Lam.) Miers                        | 48       | 2.00     | 98.58                   | 1.59     | ?          | 2.13     | 424.80   | 1.18     | 6.90  |
|                      |           |            |        | <i>Salacia</i> cf. <i>multiflora</i> (Lam.) DC.                | 1        | 0.04     | 4.34                    | 0.07     | ?          | 0.07     | 10.80    | 0.03     | 0.21  |
|                      |           |            |        | <i>Salacia</i> sp. 1   | 72       | 3.00     | 161.82                  | 2.61     | ?          | 3.06     | 723.60   | 2.01     | 10.68 |
|                      |           |            |        | cf. <i>Salacia</i> sp. 2                                       | 5        | 0.20     | 14.26                   | 0.23     | ?          | 0.29     | 46.80    | 0.13     | 0.85  |
|                      |           |            |        | <i>Tontelea</i> sp. 1  | 58       | 2.40     | 149.42                  | 2.41     | ?          | 2.91     | 748.80   | 2.08     | 9.80  |
|                      |           |            |        | <i>Tontelea</i> sp. 2  | 17       | 0.70     | 39.68                   | 0.64     | ?          | 1.12     | 273.60   | 0.76     | 3.22  |
| ICACINACEAE          | 1         | 2          | 5.57   | <i>Pleurisanthes</i> sp. 1                                     | 24       | 0.99     | 89.90                   | 1.45     | ?          | 1.49     | 327.60   | 0.91     | 4.84  |
|                      |           |            |        | <i>Pleurisanthes</i> sp. 2                                     | 2        | 0.10     | 0.62                    | 0.01     | ?          | 0.14     | 25.20    | 0.07     | 0.32  |
| LOGANIACEAE          | 1         | 1          | 4.88   | <i>Strychnos</i> sp.   | 12       | 0.50     | 172.98                  | 2.79     | ?          | 0.82     | 205.20   | 0.57     | 4.68  |
| LYTHRACEAE           | 1         | 1          | 1.07   | <i>Adenaria</i> sp. [¿LIANA?]                                  | 1        | 0.04     | 0.19                    | 0.003    | ?          | 0.07     | 2.88     | 0.01     | 0.12  |
| MALPIGHIACEAE        | 1         | 2          | 10.93  | <i>Hiraea</i> sp.  | 42       | 1.74     | 69.44                   | 1.12     | ?          | 2.01     | 540.00   | 1.50     | 6.37  |
|                      |           |            |        | Malpighiaceae sp.  | 53       | 2.20     | 76.26                   | 1.23     | ?          | 2.76     | 396.00   | 1.10     | 7.29  |
| MARCGRAVIACEAE       | 1         | 1          | 3.09   | cf. <i>Marcgravia</i> sp. [HEMIEPIFITA]                        | 23       | 0.95     | 22.32                   | 0.36     | ?          | 1.12     | 273.60   | 0.76     | 3.19  |
| MELASTOMACEAE        | 1         | 2          | 2.19   | <i>Adelobotrys adscendens</i> (Sw.) Triana                     | 1        | 0.04     | 0.62                    | 0.01     | ?          | 0.07     | 7.20     | 0.02     | 0.14  |
|                      |           |            |        | <i>Adelobotrys</i> cf. <i>tessmannii</i> Markgraf              | 1        | 0.04     | 0.50                    | 0.01     | ?          | 0.07     | 10.80    | 0.03     | 0.15  |
| MENISPERMACEAE       | 2         | 7          | 16.63  | cf. <i>Abuta</i> sp.   | 5        | 0.21     | 3.72                    | 0.06     | ?          | 0.29     | 43.20    | 0.12     | 0.68  |
|                      |           |            |        | <i>Chondrodendron tomentosum</i> Ruiz & Pav.                   | 24       | 0.99     | 48.36                   | 0.78     | ?          | 1.34     | 338.40   | 0.94     | 4.05  |
|                      |           |            |        | <i>Chondrodendron</i> sp.                                      | 1        | 0.04     | 0.12                    | 0.002    | ?          | 0.14     | 3.60     | 0.01     | 0.19  |
|                      |           |            |        | Menispermaceae sp. 1   | 25       | 1.04     | 71.92                   | 1.16     | ?          | 1.41     | 345.60   | 0.96     | 4.57  |
|                      |           |            |        | Menispermaceae sp. 2   | 3        | 0.12     | 0.62                    | 0.01     | ?          | 0.22     | 43.20    | 0.12     | 0.47  |
|                      |           |            |        | Menispermaceae sp. 3   | 5        | 0.20     | 25.42                   | 0.41     | ?          | 0.29     | 68.40    | 0.19     | 1.09  |
| Menispermaceae sp. 4 | 7         | 0.30       | 101.68 | 1.64   | ?        | 0.29     | 68.40                   | 0.19     | 2.42       |          |          |          |       |

**Anexo 5 (continuación).** Valores absolutos (abs.) y relativos (rel.) de las 98 especies de lianas (51 géneros, 35 familias) registradas en la parcela de Cuyabeno (1 ha: 100 x 100 m; 250 m de altitud). Se incluyen hemiepífitas. (Reorganizado de Paz y Miño 1990 tomando en cuenta criterios taxonómicos actuales).

| Familia   | # géneros | # especies | VIFL  | Especie  | Densidad |          | Dominancia              |          | Frecuencia |          | Longitud |          | IVIL   |
|---|-----------|------------|-------|--|----------|----------|-------------------------|----------|------------|----------|----------|----------|--------|
|   |           |            |       |  | abs. (n) | rel. (%) | abs. (cm <sup>2</sup> ) | rel. (%) | abs.       | rel. (%) | abs. (m) | rel. (%) |        |
| OLACACEAE   | 1         | 1          | 19.12 | <i>Heisteria scandens</i> Ducke                  | 119      | 4.95     | 436.48                  | 7.04     | ?          | 4.03     | 2199.60  | 6.11     | 22.13  |
| PASSIFLORACEAE  | 1         | 3          | 5.13  | <i>Passiflora vitifolia</i> HBK.                 | 5        | 0.20     | 3.72                    | 0.06     | ?          | 0.29     | 54.00    | 0.15     | 0.70   |
|   |           |            |       | <i>Passiflora spinosa</i> (Poepp. & Endl.) Mast. | 23       | 0.96     | 10.54                   | 0.17     | ?          | 1.49     | 172.80   | 0.48     | 3.10   |
|   |           |            |       | <i>Passiflora</i> sp.                            | 1        | 0.04     | 0.12                    | 0.002    | ?          | 0.07     | 0.72     | 0.002    | 0.11   |
| PHYTOLACCACEAE  | 1         | 2          | 3.12  | <i>Seguieria</i> sp. 1                           | 13       | 0.54     | 2.48                    | 0.04     | ?          | 0.82     | 79.20    | 0.22     | 1.62   |
|   |           |            |       | <i>Seguieria</i> sp. 2                           | 2        | 0.10     | 7.44                    | 0.12     | ?          | 0.14     | 21.60    | 0.06     | 0.42   |
| PIPERACEAE  | 1         | 1          | 1.66  | <i>Piper</i> sp.                                 | 10       | 0.40     | 5.58                    | 0.09     | ?          | 0.59     | 54.00    | 0.15     | 1.23   |
| RUBIACEAE   | 1         | 1          | 5.19  | <i>Randia</i> sp.                                | 20       | 0.83     | 122.76                  | 1.98     | ?          | 0.97     | 489.60   | 1.36     | 5.14   |
| SAPINDACEAE   | 3         | 9          | 18.71 | <i>Paullinia</i> cf. <i>alata</i> Ruiz & Pav.    | 5        | 0.21     | 67.58                   | 1.09     | ?          | 0.29     | 374.40   | 1.04     | 2.63   |
|   |           |            |       | <i>Paullinia</i> cf. <i>bracteosa</i> Radlk.     | 1        | 0.04     | 0.06                    | 0.001    | ?          | 0.07     | 1.80     | 0.01     | 0.12   |
|   |           |            |       | <i>Paullinia</i> sp. 1                           | 10       | 0.40     | 16.12                   | 0.26     | ?          | 0.67     | 108.00   | 0.30     | 1.63   |
|   |           |            |       | <i>Paullinia</i> sp. 2                           | 12       | 0.50     | 13.64                   | 0.22     | ?          | 0.82     | 144.00   | 0.40     | 1.94   |
|   |           |            |       | <i>Paullinia</i> sp. 3                           | 20       | 0.83     | 65.72                   | 1.06     | ?          | 1.27     | 381.60   | 1.06     | 4.22   |
|   |           |            |       | <i>Paullinia</i> sp. 4                           | 1        | 0.04     | 1.24                    | 0.02     | ?          | 0.07     | 7.20     | 0.02     | 0.15   |
|   |           |            |       | <i>Serjania</i> sp.                              | 1        | 0.04     | 0.25                    | 0.004    | ?          | 0.07     | 1.44     | 0.004    | 0.12   |
|   |           |            |       | <i>Thinouia</i> sp.                              | 25       | 1.04     | 26.04                   | 0.42     | ?          | 1.19     | 169.20   | 0.47     | 3.12   |
|   |           |            |       | Sapindaceae sp.                                  | 1        | 0.04     | 0.19                    | 0.003    | ?          | 0.07     | 3.60     | 0.01     | 0.12   |
| SMILACACEAE   | 1         | 3          | 4.98  | <i>Smilax</i> sp. 1                              | 18       | 0.74     | 4.34                    | 0.07     | ?          | 1.57     | 266.40   | 0.74     | 3.12   |
|   |           |            |       | <i>Smilax</i> sp. 2                              | 2        | 0.10     | 4.96                    | 0.08     | ?          | 0.14     | 36.00    | 0.10     | 0.42   |
|   |           |            |       | <i>Smilax</i> sp. 3                              | 1        | 0.04     | 0.62                    | 0.01     | ?          | 0.07     | 14.40    | 0.04     | 0.16   |
| VERBENACEAE   | 1         | 1          | 4.14  | <i>Petrea maynensis</i> Huber                    | 34       | 1.41     | 38.44                   | 0.62     | ?          | 1.94     | 392.40   | 1.09     | 5.06   |
| VITACEAE  | 1         | 2          | 3.06  | <i>Cissus</i> cf. <i>neei</i> Croat              | 3        | 0.12     | 0.19                    | 0.003    | ?          | 0.14     | 10.80    | 0.03     | 0.29   |
|   |           |            |       | cf. <i>Cissus</i> sp.                            | 7        | 0.30     | 14.26                   | 0.23     | ?          | 0.45     | 122.40   | 0.34     | 1.32   |
| Familias no identificadas   | -         | 5          | 5.81  | Indeterminada sp. 1                              | 2        | 0.10     | 1.86                    | 0.03     | ?          | 0.15     | 10.80    | 0.03     | 0.31   |
|   |           |            |       | Indeterminada sp. 2                              | 1        | 0.04     | 0.31                    | 0.01     | ?          | 0.07     | 1.80     | 0.01     | 0.12   |
|   |           |            |       | Indeterminada sp. 3                              | 1        | 0.04     | 13.64                   | 0.22     | ?          | 0.07     | 39.60    | 0.11     | 0.44   |
|   |           |            |       | Indeterminada sp. 4                              | 1        | 0.04     | 0.31                    | 0.01     | ?          | 0.07     | 1.80     | 0.01     | 0.12   |
|   |           |            |       | Indeterminada sp. 5                              | 1        | 0.04     | 0.43                    | 0.01     | ?          | 0.07     | 10.80    | 0.03     | 0.15   |
| <b>SUBTOTAL</b>   |           |            |       |  | 2155     | 89.66    | 5842.63                 | 94.24    | ?          | 90.73    | 32798.88 | 91.11    | 365.73 |
| <b>Colecciones de tallos (sin hojas) indeterminados a familia</b> |           |            |       |  | 146      | 6.06     | 253.58                  | 4.09     | ?          | 5.32     | 1861.92  | 5.17     | 20.64  |
| <b>Lianas encontradas muertas</b>                                 |           |            |       |  | 98       | 4.07     | 102.30                  | 1.65     | ?          | 3.58     | 1314.00  | 3.65     | 12.95  |
| <b>Lianas no recolectadas</b>                                     |           |            |       |  | 5        | 0.21     | 1.86                    | 0.03     | ?          | 0.37     | 32.40    | 0.09     | 0.70   |
| <b>SUBTOTAL</b>   |           |            |       |  | 248      | 10.34    | 357.74                  | 5.77     | ?          | 9.27     | 3208.32  | 8.91     | 34.29  |
| <b>TOTAL</b>  |           |            |       |  | 2403     | 100      | 6200                    | 100      | ?          | 100      | 36007    | 100      | 400    |

**Anexo 6.** Diagrama posición ('rank') – abundancia relativa ( $P_i$ ) ('rank-abundance diagram') de las especies de lianas en Chuwitayo (0,5 ha: 50 x 100 m; 850 m de altitud) y Cuyabeno (1 ha: 100 x 100 m; 250 m de altitud; Paz y Miño 1990). Los dos estudios han utilizado similar metodología. Se indica el valor del índice de diversidad ( $H$ ) y equitabilidad ( $J$ ) de Shannon.

