

## 6 Patrones de diversidad, distribución y rareza de plantas leñosas en el Parque Nacional Yasuní y la Reserva Étnica Huaorani, Amazonía ecuatoriana

autores *Hugo Romero-Saltos, Renato Valencia & Manuel J. Macía*

### Resumen

Esta investigación se desarrolló en Yasuní, la reserva de bosque amazónico más grande del Ecuador (1'600.000 ha). El bosque se caracteriza por una alta diversidad local de especies leñosas, que contrasta con una diversidad regional gamma aparentemente baja. Las diferencias ecológicas entre los distintos ambientes de esta reserva (*e.g.* diversidad beta), sin embargo, aún no ha sido bien estudiadas.

Se analizaron los patrones de distribución y diversidad de las plantas leñosas con diámetro a la altura del pecho (DAP)  $\geq 2,5$  cm en 25 parcelas de 0,1 ha establecidas en tres ambientes: tierra firme, plano inundable y pantano. El capítulo discute la variación florística y estructural entre estos ambientes, así como la especificidad de hábitat de las especies, su rango geográfico de distribución y su abundancia local.

En total se encontraron 1056 especies y 6906 individuos de plantas leñosas; 477 especies fueron árboles grandes ( $DAP \geq 10$  cm) y 173 fueron lianas ( $DAP \geq 2,5$  cm). El bosque de tierra firme tuvo, en promedio, el mayor número de especies e individuos; el pantano fue en promedio el ambiente con la diversidad y abundancia más baja. Este patrón coincidió en las dos formas de vida analizadas (árboles grandes y lianas). Los análisis de correspondencia (DCA) –utilizando datos de presencia/ausencia, abundancia y área basal de cada especie– evidenciaron las diferencias florístico-estructurales entre los ambientes estudiados. El pantano y el plano inundable mostraron gran variación florística entre parcelas, mientras la tierra firme fue más homogénea.

La submuestra de individuos utilizada para el análisis de distribución geográfica y rareza de las especies fue de 328 especies de árboles grandes y 83 especies de lianas. Poco más de la mitad de las especies de árboles (55%) y más de un tercio de las de lianas (37%) fueron universalmente comunes. Apenas 1,5% de las 328 especies de árboles y ninguna de las 83 especies de lianas resultaron endémicas de la Amazonía ecuatoriana. Pese a la limitación en el tamaño de la muestra, se pueden discriminar algunos patrones de especificidad de hábitat. La tierra firme fue el ambiente con mayor número de especies exclusivas: 58% de las lianas y 75% de los árboles. En el plano inundable, la especificidad de hábitat de las especies de lianas fue mayor que la de los árboles. Las especies de árboles y lianas de rango geográfico amplio presentaron patrones de especificidad de hábitat opuestos: la mayoría de las especies de árboles (68%) se encontraron en más de un hábitat, mientras casi la mitad de las especies de lianas (53%) se encontraron en un solo hábitat. La gran mayoría de especies de árboles (82%) y de lianas (76%) fueron abundantes en al menos una parcela.

## Introducción

El Parque Nacional Yasuní y la Reserva Étnica Huaorani<sup>1</sup>, en conjunto 1.600.000 ha, comprenden la reserva de bosque amazónico más

1. Esta gran reserva, el Parque y el territorio Huaorani, se citan a lo largo de este capítulo como Yasuní.

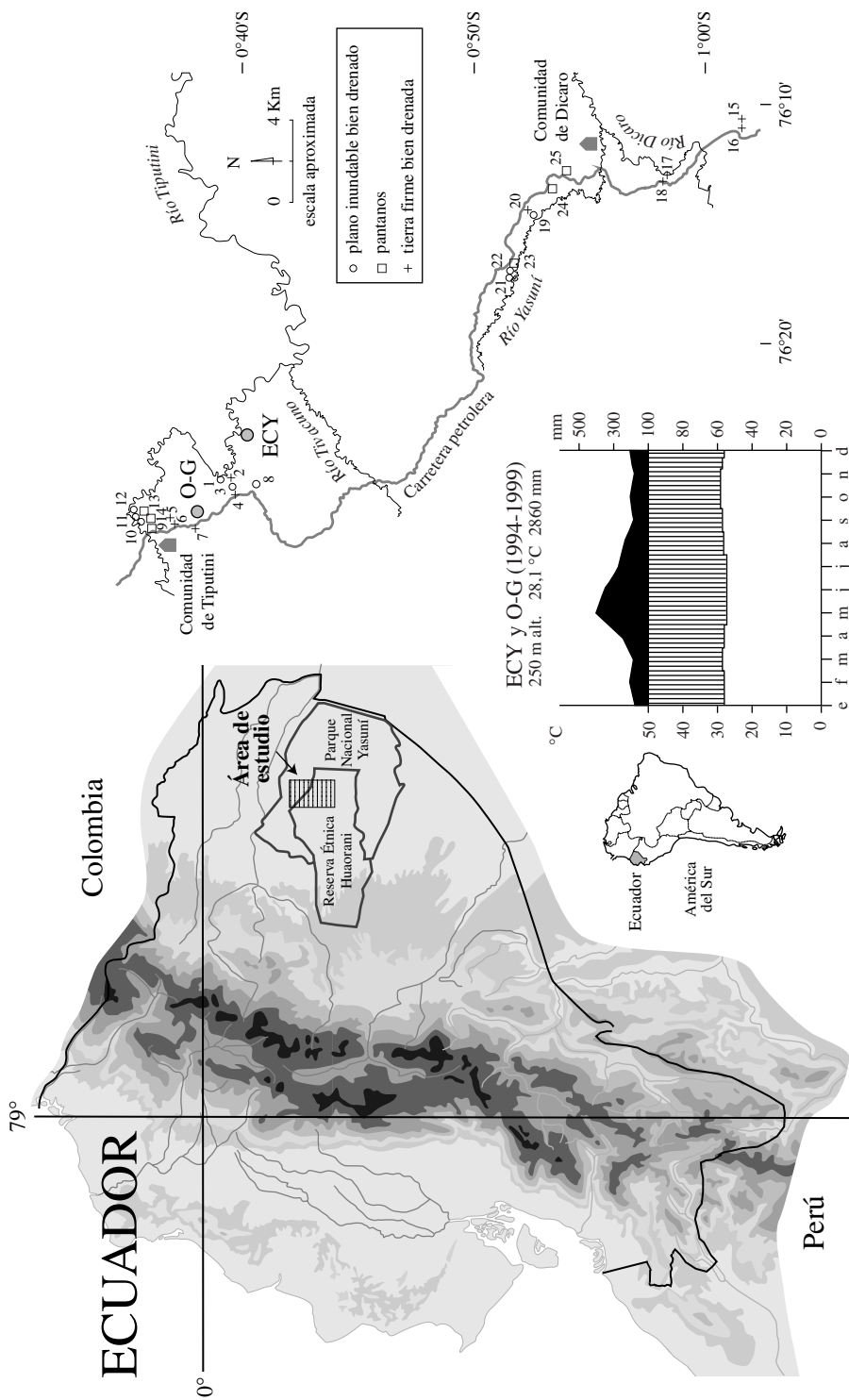


Figura 1 Ubicación de las parcelas de estudio en el Parque Nacional Yasuni y la Reserva Étnica Huorani. El diagrama climático muestra los promedios de precipitación mensual de dos sitios cercanos: la Estación Científica Yasuni (ECY) y la desaparecida Estación Científica Onkone-Gare (O-G).

grande del Ecuador. El área está dominada por bosques de tierra firme bien drenada, con una riqueza local de especies extremadamente alta, con promedios de 229 especies de árboles ( $\geq 10$  cm de diámetro) por hectárea (Pitman 2000). Los bosques periódicamente inundables, junto a los ríos o quebradas, y los pantanos, localizados en áreas mal drenadas, son los otros ambientes conspicuos de la reserva. Los bosques inundables y pantanos suelen tener menos diversidad local que los de tierra firme (*e.g.* Balslev *et al.* 1987), no obstante, estos ambientes han sido mucho menos estudiados.

El primer inventario florístico a gran escala de Yasuní se efectuó entre 1992 y 1995, mientras se abrían 150 Km de una carretera que recorre de norte a sur la porción noroccidental de la reserva. Además de otras formas de vida, se colectaron alrededor de 1300 especies de árboles entre los troncos talados para la construcción de la vía (Herbario Nacional del Ecuador, datos no publicados). Desde entonces se han realizado varios estudios sobre diversidad y distribución de plantas leñosas, particularmente árboles, en ciertos puntos accesibles de esta área protegida (*e.g.* Romoleroux *et al.* 1997; Cerón *et al.* 1998, 1999; Pitman 2000; Valencia *et al.* en prensa). La mayoría de estudios corresponden a muestras de una hectárea, casi todas en tierra firme, el ambiente mejor conocido de Yasuní en la actualidad. Pero la distribución de las especies y las diferencias florísticas entre ambientes con distintas historias de inundación todavía es una gran incógnita.

Si existen diferencias entre ambientes, ¿cuáles son estos patrones de variación florística y estructural en Yasuní?, ¿cómo y cuánto se diferencia la vegetación de los tres tipos de bosque más importantes?, ¿cómo son los patrones de endemismo y rareza de las especies leñosas? Estas son las preguntas que se analizan en esta investigación. Las diferencias florísticas y estructurales entre ambientes, así como los patrones de distribución y diversidad de las especies leñosas de árboles y lianas con diámetro a la altura del pecho (DAP)  $\geq 2,5$  cm, se exploran en una muestra de 25 parcelas de 0,1 ha distribuidas en 30 Km<sup>2</sup> y concentradas en las cercanías de las comunidades Huaorani de Tiputini y Dicaro. Se discute si las especies son de distribución geográfica amplia o restringida, si existen exclusivamente en un solo ambiente y si son localmente raras o abundantes.

Contestar estas preguntas es indispensable para definir estrategias de conservación y los posibles usos de los recursos forestales no maderables en esta reserva donde conviven los nativos Huaorani con las compañías petroleras y una exuberante naturaleza permanentemente amenazada.

## Área de estudio

El estudio se realizó en los alrededores de las comunidades Huaorani de Tiputini y Dicaro, ubicadas en los kilómetros 32 y 99 de la carretera Pompeya–Iro, respectivamente (Figura 1). La carretera atraviesa dos áreas contiguas: el Parque Nacional Yasuní (c. 980.000 ha) y la Reserva Étnica Huaorani (c. 620.000 ha). La comunidad de Tiputini está dentro del Parque, mientras la comunidad de Dicaro se encuentra dentro de la Reserva Huaorani.

Yasuní presenta una altitud que varía entre 175 a 400 m (Pitman 2000) y está cubierto por un bosque húmedo siempreverde de tierras bajas (Palacios *et al.* 1999), con una humedad relativa mensual entre 80 a 94% (Pitman 2000). Según los registros meteorológicos de la Estación Científica Yasuní (1995–1999), la temperatura mínima mensual es de  $21,5 \pm 0,8^{\circ}\text{C}$  ( $\pm$  desviación estándar) y la máxima de  $34,8 \pm 1,8^{\circ}\text{C}$ , con un promedio anual de  $28,1^{\circ}\text{C}$  (Figura 1). Este promedio resulta elevado si se compara al promedio general de siete estaciones dentro o cerca de Yasuní, que es de  $25,5^{\circ}\text{C}$  (calculado a partir de datos publicados por INAMHI).

En cuanto a la precipitación, los datos de la desaparecida Estación Científica Onkone-Gare de Ecuambiente (1994–1995) junto con los de la Estación Científica Yasuní (1995–1999), muestran un promedio multianual de 2860 mm (Figura 1). En 1999, sobre la Estación Yasuní cayeron 3445 mm de lluvia, la máxima precipitación registrada hasta ahora. En otros sitios de la Amazonía nororiental ecuatoriana nunca llueve menos de 2500 mm al año, y no es raro que en un año llueva más de 3000 mm (INAMHI, varios años). En promedio, en ningún mes llueve  $<150$  mm. La tendencia de precipitación –juzgando por los datos de 11 estaciones dentro y cerca de Yasuní– es un patrón bimodal con dos picos: el mayor desde marzo-abril hasta junio-julio y el menos intenso entre octubre y noviembre; la época

menos lluviosa comienza en diciembre y llega hasta febrero (análisis basado en datos provistos por INAMHI).

En el bosque de Yasuní pueden diferenciarse tres tipos de ambientes o hábitat de acuerdo a su historia de inundación: la tierra firme, el plano inundable y el pantano. La tierra firme corresponde a las colinas de suelos rojos, ferralíticos y pseudoferralíticos, el plano inundable a los valles con terrazas aluviales no diferenciadas, y el pantano a zonas mal drenadas y con gran cantidad de materia orgánica, normalmente dominadas por el morete (*Mauritia flexuosa*) (Sourdat & Winckell 1997). Entre el 77–90% de la superficie de Yasuní está conformada por bosques de tierra firme (Campos 1998; Pitman 2000), mientras el plano inundable (9–10% del área; Campos 1998) más el pantano cubren un aproximado del 15% como máximo.

## Metodología

### *Muestreo, colección e identificación*

La investigación se realizó en 25 parcelas de 20 x 50 m (0,1 ha) establecidas en los tres ambientes anteriormente descritos: 10 en tierra firme, 8 en plano inundable y 7 en pantano (Figura 1). Los puntos de muestreo se escogieron en base a una imagen de satélite y fueron luego buscados en el campo. Las parcelas se establecieron en bosque maduro, evitando incluir grandes claros de bosque. La distancia entre parcelas fue de al menos 500 m. Las parcelas de tierra firme se establecieron procurando captar la variabilidad topográfica del terreno (incluyendo crestas, fuertes pendientes y áreas planas).

Se midieron los diámetros de todos los individuos de árboles y lianas con DAP > 2,5 cm y se identificaron las especies. En los árboles con grandes raíces tablares sobre la altura del pecho (130 cm), el diámetro se midió por encima de éstas. Un individuo se definió como aquel con sistema propio de raíces, cuyo cuerpo puede estar formado por uno o varios tallos. Los árboles y lianas de tallos múltiples, cuyos troncos tienen contacto físico bajo el suelo, se consideraron como un solo individuo. Sin embargo, los tallos múltiples de palmas cuyos diámetros alcanzan  $\geq 5$  cm y se encuentran separados > 2 m (e.g. *Phytelphas tenuicaulis*) fueron considerados como individuos dife-

rentes (un criterio similar se sigue en Kahn & de Granville 1992). Una liana se definió como aquella planta leñosa que germina en el suelo y trepa hasta el dosel o subdosel del bosque mediante diferentes estructuras de soporte mecánico (*e.g.* tallos volubles, zarcillos, ganchos, espinas, ramas laterales o raíces adventicias), con las cuales se sujeta o arrima a otras plantas o soportes (revisión en Romero-Saltos 1999). Los árboles –definidos por el criterio de la ramificación basitónica– incluyeron a especies de poca altura que ciertos investigadores pueden considerarlas arbustos (*e.g.* *Aiphanes ulei*, *Bactris* spp., *Geonoma maxima*, *Pentagonia williamsii*, *Cyathea* spp.). La muestra incluyó excepcionalmente hemiepífitas primarias si se encontraban ya como árboles independientes (*e.g.* *Coussapoa*, *Ficus schultesii*). Algunos géneros típicos de hemiepífitas secundarias (*Marcgraviastrum*) se consideraron como lianas porque así se observaron en el campo.

Se colectaron al menos cuatro duplicados de todos los individuos cuya identificación de campo fue dudosa. En algunas lianas se colectaron secciones del tallo. Las colecciones fueron clasificadas en especies y morfoespecies. Para facilitar la identificación se anotó, entre otras observaciones, la presencia y color de exudados, características de las hojas y de la corteza (olor y textura principalmente), tipo de ramificación y el color de flores o frutos. Sesenta individuos no fueron colectados por su inaccesibilidad, ocho colecciones se perdieron y 26 colecciones fueron incompletas. Ninguno de estos individuos fueron determinados hasta especie o morfoespecie y se asumió que correspondían a alguna de las especies o morfoespecies previamente colectadas. Estos individuos fueron incluidos en el análisis de abundancia y en el análisis florístico cuando se conocía el género o la familia.

Los especímenes fueron identificados en los herbarios QCA, QCNE, MO, NY y AAU (acrónimos según Holmgren *et al.* 1990). Se depositaron duplicados de las colecciones en los herbarios QCA, QCNE y AAU. Especímenes de varias familias fueron regalados a los herbarios MO, MA y F. Algunos especialistas –citados en los Agradecimientos– recibieron muestras para su identificación. Las familias se organizaron taxonómicamente según Mabberley (1997): Mimosaceae, Fabaceae y Caesalpiniaceae como Leguminosae, y *Siparuna*

dentro de Monimiaceae; *Mendoncia*, no obstante, se considera dentro de Acanthaceae y Celastraceae separada de Hippocrateaceae.

### **Análisis de diversidad y abundancia**

Además del análisis general hecho con todo el conjunto de plantas leñosas ( $DAP \geq 2,5$  cm), se analizaron dos formas de vida específicas: lianas ( $DAP \geq 2,5$  cm) y árboles<sup>1</sup> ( $DAP \geq 10$  cm). Los individuos que presentaron las dos formas de vida se analizaron tanto dentro de las lianas como de los árboles. El resto de individuos ( $DAP < 10$  cm, lianas ya excluidas) no fueron analizados por separado ya que en esta categoría se encuentra una mezcla de formas de vida, como tallos juveniles de especies de árboles, arbolitos cuyo tamaño final nunca alcanza los 10 cm de DAP y lianas juveniles de crecimiento libre al momento del censo.

La diversidad se analiza de tres maneras: 1. Densidad de taxones, igual al número de especies, géneros y familias por área (0,1 ha) (Magurran 1988; Duivenvoorden 1996); 2. Curvas de diversidad, que representan la acumulación al azar de especies por área o por individuos; y 3. Índice de diversidad alfa-Fisher (Fisher *et al.* 1943), que evalúa eficazmente la diversidad en función del número de individuos y del número de especies (Condit *et al.* 1996). Las diferencias en diversidad entre los tres tipos de hábitat se evaluaron mediante la prueba de Kruskal-Wallis (estadístico H) (Kruskal & Wallis 1952; Sokal & Rohlf 1995). La prueba de Kruskal-Wallis es un análisis de varianza no paramétrico que compara tres o más grupos de datos simultáneamente, indicando si existe diferencias estadísticamente significativas entre las medias de cada grupo; una diferencia significativa ( $P \leq 0,05$ ) puede interpretarse como que sólo un hábitat de los tres es lo suficientemente diferente del resto, o como que todos son diferentes entre sí (Sokal & Rohlf 1995).

### **Análisis de correspondencia**

Los patrones de variación florística subyacente entre los ambientes se analizaron mediante el análisis de correspondencia DCA (Detrended Correspondence Analysis). Para el efecto, se utilizaron los datos de

1. En el texto que sigue, la palabra "árbol" en general se utilizará solo para referirse a los árboles grandes ( $DAP \geq 10$  cm).

presencia/ausencia, número de individuos y área basal de todas las especies, organizados en matrices (especies x parcelas). El programa estadístico empleado fue CANOCO 3.1 (ter Braak 1990). Los análisis se hicieron utilizando las opciones predeterminadas del programa, excepto por la transformación a logaritmo natural de los valores de área basal, muchos pequeños ( $<10 \text{ cm}^2$ ) y pocos muy elevados ( $>10.000 \text{ cm}^2$ ). El tamaño de cada matriz fue de 25 parcelas x 700 especies (el máximo número de especies procesable en CANOCO 3.1). Las tres matrices estuvieron compuestas por las 601 especies presentes en más de una parcela, más las 99 especies de mayor área basal restringidas a una sola parcela, en cualquiera de los hábitat. Esta decisión se justifica ya que varios estudios (*e.g.* Austin & Greig-Smith 1968) han recalcado que, a menos que la vegetación sea marcadamente heterogénea, las especies presentes solo en una parcela contribuyen poca información a la variación total en una ordenación.

Los ejes de ordenación en un análisis de correspondencia tienen significación ecológica ya que resumen la variación dominante en los datos. Los ejes se crean de una manera tal que los valores de los sitios (*site scores*) y de las especies (*species scores*) muestran la máxima dispersión posible, asumiendo curvas de respuesta unimodales de cada especie a variables hipotéticas. La dispersión o inercia es una medida de la cantidad de variación de los datos explicada por un eje. Cada sitio (parcela) y especie tienen un único valor que es el más óptimo para que tengan la mayor dispersión posible en los ejes. La dispersión de un eje está cuantificada por los *eigenvalues* y varía entre 0-1 (0-100% de la variación explicada). Cuanto más dispersión exista en los ejes, mayor es su significado ecológico de los ejes ya que resumen mejor los patrones subyacentes en los datos. En general, los valores de los sitios o de las especies están bien dispersos a lo largo del eje cuando éste tiene un *eigenvalue*  $>0,5$ . El valor *eigenvalue* debe observarse en el primer eje, que es el que recoge la mayor variación. La inercia total es la suma de los *eigenvalues* de todos los ejes. Una exhaustiva explicación del significado y uso de los análisis de correspondencia puede revisarse en ter Braak (1987) y Ludwig & Reynolds (1988).

### Distribución y rareza de las especies de árboles y lianas

El análisis se realizó con dos formas de vida claramente definidas: los árboles grandes (especies que normalmente alcanzan  $DAP \geq 10$  cm) y las lianas (especies que normalmente alcanzan  $DAP \geq 2,5$  cm). Se descartaron del análisis todas las morfoespecies (270), todas las especies y morfoespecies observadas sólo como arbolitos, es decir aquellas que nunca presentaron individuos con  $DAP \geq 10$  cm (409), y todas las especies y morfoespecies representadas solo por un individuo en toda la muestra (361). Obviamente muchas especies cumplían a la vez varios de estos criterios. Los tallos entre 2,5 y 10 cm de DAP no fueron analizados, excepto cuando pertenecían a especies que alcanzaron  $\geq 10$  cm de DAP en la muestra. La matriz analizada finalmente corresponde a 411 especies (4900 individuos) con nombre científico completo (género + epíteto) y con más de un individuo en toda la red de parcelas: 328 son árboles y 83 son lianas (Tabla 1). Tres especies se encontraron como árboles y también como lianas: *Cheiloclinium cognatum*, *Machaerium floribundum* y *Forsteronia acouci*; en este caso, luego de revisar la forma de vida más común de estas especies en las parcelas, se decidió considerar a *C. cognatum* y *M. floribundum* como árboles y a *F. acouci* como liana.

Con esta muestra se analizaron tres aspectos de la distribución y rareza de las especies: su rango geográfico, su especificidad de hábitat y su abundancia local. La combinación de estos tres, cada uno con dos posibilidades contrapuestas (e.g. amplio o reducido), permite completar una matriz con siete categorías de rareza (Rabinowitz 1981), adaptada por Pitman *et al.* (1999) para especies de árboles

Tabla 1 Muestra utilizada para el análisis sobre distribución geográfica, especificidad de hábitat y abundancia local. Se analizaron solo las especies con nombre científico conocido y se excluyeron (1) morfoespecies, y (2) especies y morfoespecies observadas sólo como arbolitos. El número de individuos de las especies de árboles (especies que usualmente alcanzan un  $DAP \geq 10$  cm) incluyen tallos juveniles  $< 10$  cm de DAP.

	Especies con $>1$ individuo (número de individuos)	Especies con $\geq 10$ individuos (número de individuos)
Árboles ( $DAP \geq 10$ cm)	328 (4274)	132 (3372)
Lianas ( $DAP \geq 2,5$ cm)	83 (626)	16 (362)
TOTAL	411 (4900)	148 (3734)

amazónicos. La matriz incluye además una octava categoría para las especies universalmente comunes (Figura 2).

Para completar la matriz es necesario definir los límites entre “restringido” y “amplio”, y entre “raro” y “común”. Los límites establecidos siguen el trabajo de Pitman *et al.* (1999). Se consideró que una especie tenía rango geográfico restringido cuando solamente se encuentra en la Amazonía ecuatoriana  $\leq 600$  m de altitud (aproximadamente 71.000 Km<sup>2</sup>; Renner *et al.* 1990); las especies con rango geográfico amplio se encontraron además en otros bosques. Para definir el rango geográfico de una especie se utilizaron tratamientos taxonómicos recientes y listas anotadas de especies (*e.g.* Brako & Zarucchi 1993; Duivenvoorden & Lips 1995; Pennington 1997; Borchsenius *et al.* 1998; base de datos TROPICOS del Jardín Botánico de Missouri), si bien el criterio principal fue si la especie era o no endémica según el Catálogo de las Plantas Vasculares del Ecuador (Jørgensen y León-Yáñez 1999). Especies con especificidad de hábitat reducida fueron aquellas encontradas en un solo tipo de hábitat en el área de estudio (*e.g.* solo en pantano), mientras que las especies encontradas en más de un hábitat fueron consideradas generalistas o de especificidad de hábitat amplia. Finalmente, se consideraron localmente raras las especies con un individuo como máximo en alguna parcela (0,1 ha), mientras las especies con más de un individuo como máximo fueron consideradas localmente comunes. Se escogieron además especies con 10 o más individuos en toda la muestra para fortalecer las conclusiones (Tabla 1).

		RANGO GEOGRÁFICO:		Restringido	
		Amplio		Amplia	Reducida
		ESPECIFICIDAD DE HÁBITAT:			
		Amplia	Reducida	Amplia	Reducida
TAMAÑO DE POBLACIÓN	"Común", dominante en alguna parte	Localmente abundante en varios hábitat de una región geográfica amplia	Localmente abundante en un hábitat específico de una región geográfica amplia	Localmente abundante en varios hábitat de una región geográfica pequeña	Localmente abundante en un hábitat específico de una región geográfica pequeña
	"Rara", no dominante	Constantemente dispersa en varios hábitat de una región geográfica amplia	Constantemente dispersa en un hábitat específico de una región geográfica amplia	Constantemente dispersa en varios hábitat de una región geográfica pequeña	Constantemente dispersa en un hábitat específico de una región geográfica pequeña

Figura 2 Sistema de clasificación de rareza propuesto por Rabinowitz (1981). El tamaño de población se define como la abundancia (número de individuos) que tienen las poblaciones localmente. Tomado de Pitman *et al.* (1999).

## Resultados

En esta sección se compara la riqueza de especies, abundancia, distribución y rareza de plantas leñosas ( $DAP \geq 2,5$  cm) en bosques de tierra firme, plano inundable y pantano. Adicionalmente se presentan tres análisis de correspondencia que consideran las afinidades florísticas y estructurales entre las parcelas estudiadas. Los taxones más diversos (número de especies por familia y por género) y las especies más abundantes se encuentran listados en el Anexo II.

### *Resultados generales*

Se encontraron 6906 individuos de plantas leñosas ( $DAP \geq 2,5$  cm) agrupados en 83 familias, 365 géneros y 1056 especies y morfoespecies (786 especies y 270 morfoespecies), con una media de *c.* 123 especies por parcela (rango = 24-211; Tablas 2 y 3). En promedio 30 de cada 100 especies fueron árboles, 11 fueron lianas y 59 fueron formas de vida indefinidas, pero que corresponden a una de las siguientes categorías: arbolitos, lianas en fase de crecimiento libre o juveniles de árboles con diámetros  $< 10$  cm al momento del censo. Una lista de todas las especies puede consultarse en el Anexo V.

El promedio del número de individuos por parcela fue 276,2 (Tabla 2). La mayoría de los individuos (66,5%) corresponden a las formas de vida indefinidas. Solo 33,5% fueron lianas o árboles al momento del censo. La población total de lianas fue menos de la mitad que la de árboles (22,7% vs. 10,8%). En cada forma de vida se encontraron extremos; por ejemplo, una parcela tuvo solo dos lianas mientras otra sobrepasó los 50 individuos. La parcela con menos árboles tuvo 41 individuos, mientras la más densa tuvo 108.

Un poco más de la tercera parte de especies y morfoespecies estuvieron representadas por un solo individuo en toda la muestra, mientras cerca de la quinta parte fueron relativamente comunes, con al menos 10 individuos. Cerca de la mitad de estas especies y morfoespecies comunes (46%, incluyendo las morfoespecies que fueron excluidas del análisis posterior de distribución y rareza), crecen indistintamente en dos de los tres ambientes estudiados, y apenas 18% crecen en un solo hábitat; las especies comunes restantes (36%) se encontraron indistintamente en los tres ambientes.

Tabla 2 Densidad de especies y número de individuos de plantas leñosas en 25 parcelas de 0,1 ha establecidas en tres hábitat de Yasuní: tierra firme ( $n = 10$  parcelas), plano inundable ( $n = 8$  parcelas) y pantano ( $n = 7$  parcelas). Además de los valores totales, se presenta el valor promedio por 0,1 ha, junto con su desviación estándar y el rango de variación entre paréntesis. Las diferencias de los promedios entre los tres hábitat, en todos los grupos analizados, fueron muy significativas según la prueba de Kruskal-Wallis ( $P < 0,01$ ).

	Número/0,1 ha		Totales	
	Individuos	Especies	Individuos	Especies
<b>PLANTAS LEÑOSAS (DAP<math>\geq</math>2,5 cm)</b>				
Plano inundable	294,5 $\pm$ 58,13 (219–371)	122 $\pm$ 44,20 (60–169)	2356	549
Pantano	136,28 $\pm$ 38,33 (81–191)	49,57 $\pm$ 23,82 (24–98)	954	236
Tierra firme	359,6 $\pm$ 43,76 (289–436)	175 $\pm$ 16,87 (149–211)	3596	775
<b>Total</b>	276,24 $\pm$ 103,88 (81–436)	122,92 $\pm$ 59,31 (24–211)	6906	1056
<b>LIANAS (DAP<math>\geq</math>2,5 cm)</b>				
Plano inundable	31,13 $\pm$ 14,33 (10–55)	12,63 $\pm$ 4,03 (7–20)	249	70
Pantano	14,14 $\pm$ 11,54 (2–29)	6,00 $\pm$ 4,32 (1–11)	99	30
Tierra firme	39,90 $\pm$ 13,21 (22–59)	20,10 $\pm$ 4,77 (13–28)	399	118
<b>Total</b>	29,88 $\pm$ 16,53 (2–59)	13,76 $\pm$ 7,26 (1–28)	747	173
<b>ÁRBOLES (DAP<math>\geq</math>10 cm)</b>				
Plano inundable	59,63 $\pm$ 14,36 (41–81)	38,13 $\pm$ 11,38 (25–53)	477	209
Pantano	51,71 $\pm$ 7,52 (43–62)	13,71 $\pm$ 4,72 (6–21)	362	62
Tierra firme	72,90 $\pm$ 15,60 (51–108)	53,20 $\pm$ 7,50 (44–68)	729	340
<b>Total</b>	62,72 $\pm$ 15,72 (41–108)	37,32 $\pm$ 18,23 (6–68)	1568	477

### Abundancia y diversidad entre ambientes

Poco más de la mitad de individuos se encontraron en las 10 parcelas de tierra firme (52,1%) que, en promedio, tuvieron mayor densidad de individuos que las de otros hábitat (Tabla 2). Ciertas parcelas de plano inundable tuvieron tantos individuos como algunas parcelas de tierra firme. Las parcelas de pantano, en cambio, tuvieron siempre menos individuos que las de plano inundable o tierra firme. Este patrón generalmente se repite tanto en árboles como en lianas; sin

Tabla 3 Número de géneros y familias de plantas leñosas en 25 parcelas de 0,1 ha establecidas en tres hábitat de Yasuní: tierra firme (n = 10 parcelas), plano inundable (n = 8 parcelas) y pantano (n = 7 parcelas). Además de los valores totales, se presenta el valor promedio por 0,1 ha, junto con su desviación estándar y el rango de variación entre paréntesis. Las diferencias de los promedios entre los tres hábitat, en todos los grupos analizados, fueron muy significativas según la prueba de Kruskal-Wallis ( $P < 0,01$ ).

	Número/0,1 ha		Totales	
	Géneros	Familias	Géneros	Familias
<b>PLANTAS LEÑOSAS (DAP<math>\geq</math>2,5 cm)</b>				
Plano inundable	87,63 $\pm$ 26,80 (50–117)	40 $\pm$ 5,53 (30–47)	258	70
Pantano	40,71 $\pm$ 18,74 (22–77)	24,29 $\pm$ 8,18 (14–38)	150	55
Tierra firme	115,20 $\pm$ 7,32 (102–126)	48,70 $\pm$ 3,50 (43–53)	317	78
<b>Total</b>	85,52 $\pm$ 35,66 (22–126)	39,08 $\pm$ 11,53 (14–53)	365	83
<b>LIANAS (DAP<math>\geq</math>2,5 cm)</b>				
Plano inundable	11,25 $\pm$ 3,73 (6–18)	9,00 $\pm$ 1,93 (7–12)	47	25
Pantano	5,86 $\pm$ 4,14 (1–10)	4,29 $\pm$ 3,09 (1–8)	25	15
Tierra firme	17,60 $\pm$ 3,75 (11–22)	12,50 $\pm$ 2,80 (9–16)	66	34
<b>Total</b>	12,28 $\pm$ 6,15 (1–22)	9,08 $\pm$ 4,24 (1–16)	84	37
<b>ÁRBOLES (DAP<math>\geq</math>10 cm)</b>				
Plano inundable	34,25 $\pm$ 9,88 (23–48)	20,38 $\pm$ 3,50 (15–25)	134	44
Pantano	13,00 $\pm$ 5,10 (5–21)	8,57 $\pm$ 3,26 (3–13)	46	24
Tierra firme	42,20 $\pm$ 4,98 (37–54)	25,40 $\pm$ 2,46 (21–29)	170	54
<b>Total</b>	31,48 $\pm$ 13,94 (5–54)	19,08 $\pm$ 7,61 (3–29)	222	60

embargo, hay excepciones como en ciertas parcelas de pantano cuya densidad de individuos puede ser similar o mayor a ciertas parcelas de tierra firme o de plano inundable (Tabla 2). En promedio, la densidad de lianas fue más alta en tierra firme: 28% más que en plano inundable y casi tres veces más que en pantano; en los árboles el patrón fue similar, pero la densidad fue solamente 1,4 veces más alta en tierra firme que en pantano. Curiosamente, una parcela de las ocho de plano inundable tuvo menos árboles que la densidad mínima encontrada en pantano (Tabla 2).

La diversidad de especies siguió los mismos patrones descritos para la densidad de individuos, con valores intermedios en el plano inundable (Figura 3, Tabla 2). La gran mayoría de especies (73,4%) se concentraron en tierra firme (Tabla 2); la parcela de pantano más rica en especies (98 especies) tuvo menos especies que la más pobre de tierra firme (149 especies) (Figura 3, Tabla 2). Los valores intermedios del plano inundable fueron más cercanos a los de tierra firme que a los de pantano (Figura 3, Tabla 2).

De las 173 especies de lianas, la mayoría (68,2%) se encontraron en tierra firme, mientras 17,3% se encontraron en pantano. De forma similar, solo 13% de las especies de árboles están en pantano, mien-

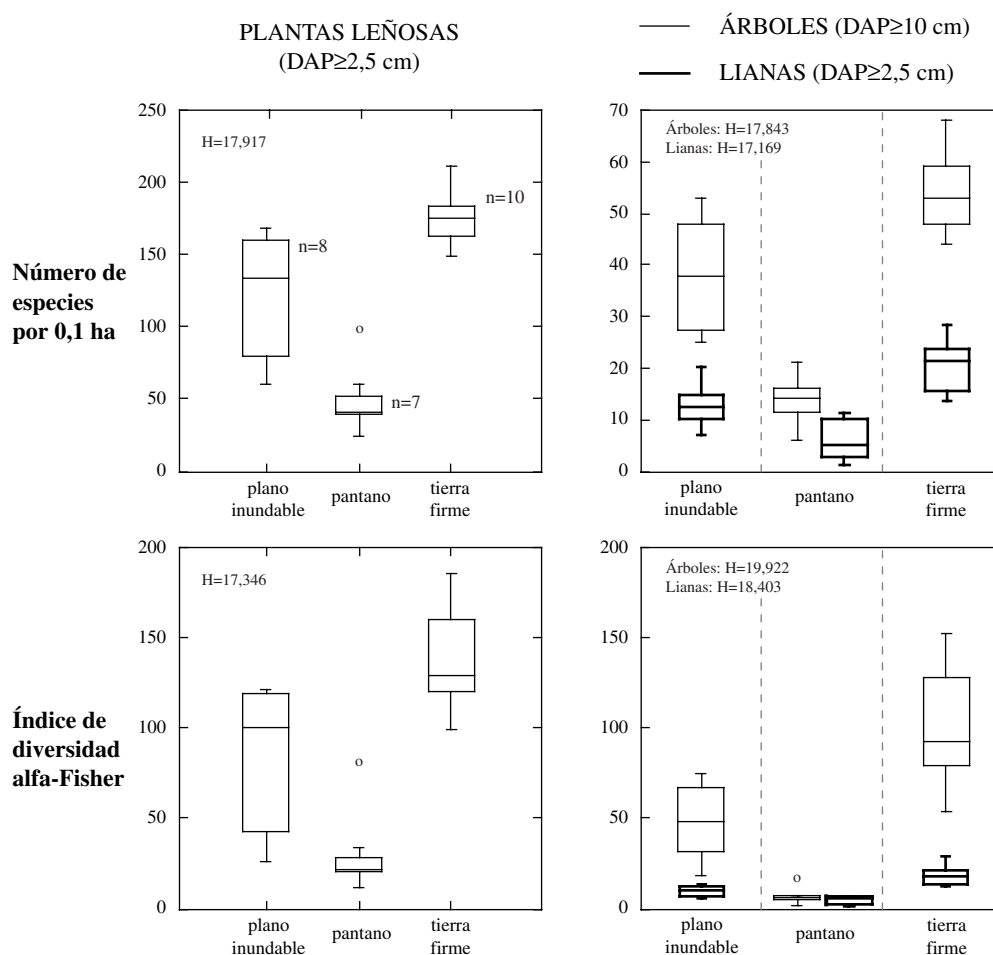


Figura 3 Densidad y diversidad de especies por hábitat y forma de vida. Se muestra el valor del estadístico H de la prueba de Kruskal-Wallis. Todas las pruebas tuvieron resultados altamente significativos ( $P < 0,001$ ). Cada diagrama de caja representa rangos intercuartiles. Los círculos representan valores atípicos. n = número de parcelas.

tras que en tierra firme se encuentra el 71,3% (Tabla 2). Los árboles fueron casi siempre más diversos que las lianas en cualquier ambiente, aunque en los pantanos puede ocurrir excepcionalmente lo contrario (Figura 3, Tabla 2). El índice de diversidad alfa-Fisher confirma este patrón (Figura 3).

Ninguna de las curvas de diversidad acumulada tiende a una asíntota (Figura 4). Las curvas muestran, nuevamente, que para una misma área o un mismo número de individuos, la tierra firme alberga la

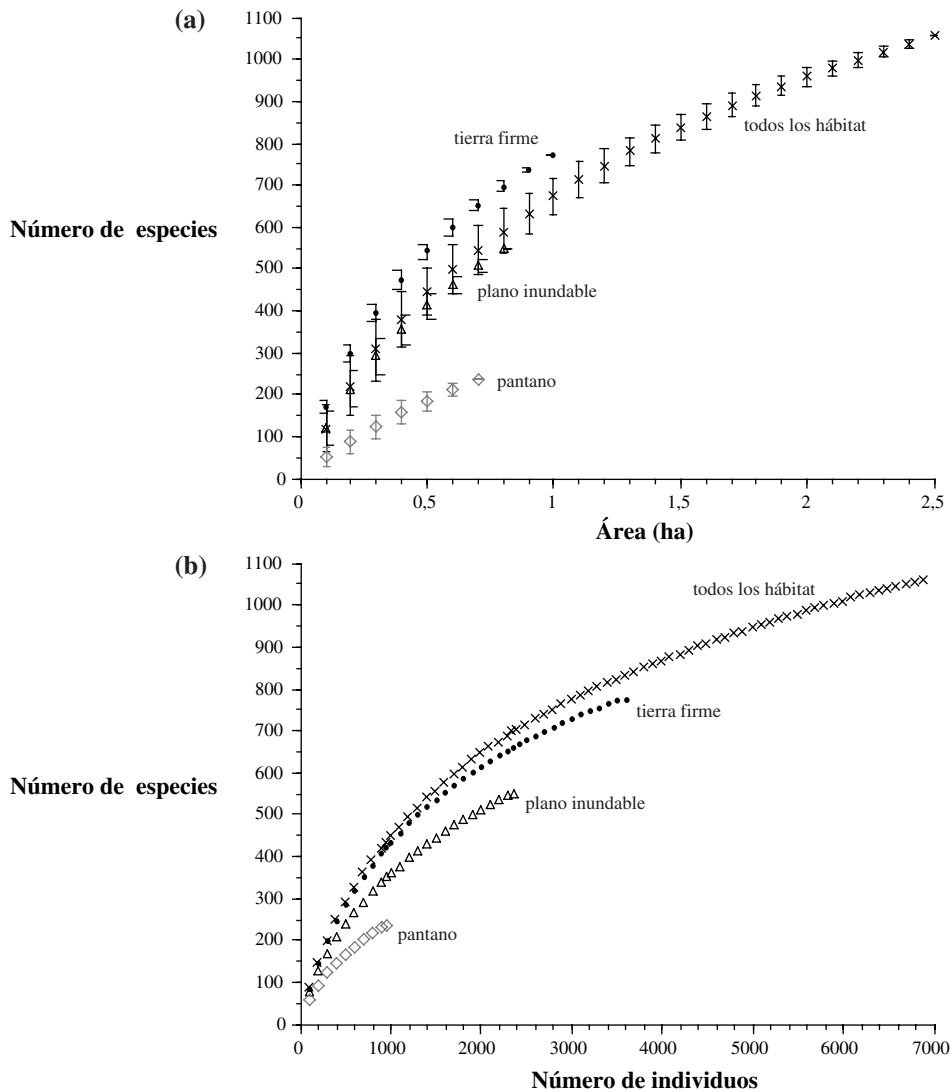


Figura 4 Acumulación al azar (100 aleatorizaciones) del número de especies al aumentar: (a) el área muestreada, y (b) el número de individuos. Se muestran las curvas por hábitat. Los rangos de variación se expresan en desviaciones estándar. La desviación estándar fue muy pequeña en las curvas especies-individuos y no se grafica.

mayor concentración de especies, seguida por el plano inundable y el pantano.

### ***Variación florística-estructural entre ambientes: análisis de correspondencia***

En los tres diagramas (de abundancia, de área basal y de presencia/ausencia de especies) las parcelas de pantano y de tierra firme forman conjuntos bien separados entre sí (Figura 5). Las parcelas de plano inundable, en cambio, no se presentan como un conjunto definido, sino más bien se distribuyen en una gradiente espacial, la mayoría más cercanas al conjunto de tierra firme. Ciertas parcelas muestran posiciones atípicas con respecto a su conjunto, especialmente la parcela 9 de pantano y las parcelas 1 y 3 de plano inundable. La parcela 11 de plano inundable y la parcela 9 de pantano se ubican siempre cercanas entre sí en las tres ordenaciones.

En este estudio, el DCA de abundancia es el que presenta los valores más altos para los *eigenvalues* tanto del primero como del segundo eje, seguido por el DCA de área basal (Tabla 4). El DCA de abundancia tiene la mayor inercia total. Solo el DCA de presencia/ausencia tiene *eigenvalues* ligeramente menores a 0,5, y también presenta la menor inercia total.

Debido a la repetitiva asignación de nuevas escalas no lineares por segmentos, propia del DCA, los valores de las parcelas en los ejes (*site scores*) están en unidades de desviación estándar (ter Braak 1987). Esta propiedad del DCA es útil para entender el grado de

Tabla 4 Resumen de los DCA realizados con los datos de las 25 parcelas de 0,1 ha.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
<b>a) Según la presencia/ausencia de las especies por parcela</b>				
<i>Eigenvalue</i>	0,47	0,27	0,23	0,18
Longitud del gradiente (en desviaciones estándar)	3,54	3,37	2,26	2,31
Porcentaje de variación acumulado en los datos de las especies	8,6	13,5	17,7	21,0
<b>b) Según la abundancia (número de individuos) de las especies por parcela</b>				
<i>Eigenvalue</i>	0,68	0,32	0,26	0,20
Longitud del gradiente (en desviaciones estándar)	4,04	3,21	2,09	2,05
Porcentaje de variación acumulado en los datos de las especies	10,5	15,6	19,6	22,7
<b>c) Según el área basal (transformada a logaritmo natural) de las especies por parcela</b>				
<i>Eigenvalue</i>	0,52	0,31	0,26	0,20
Longitud del gradiente (en desviaciones estándar)	3,58	3,47	2,63	2,72
Porcentaje de variación acumulado en los datos de las especies	8,6	13,8	18,1	21,4

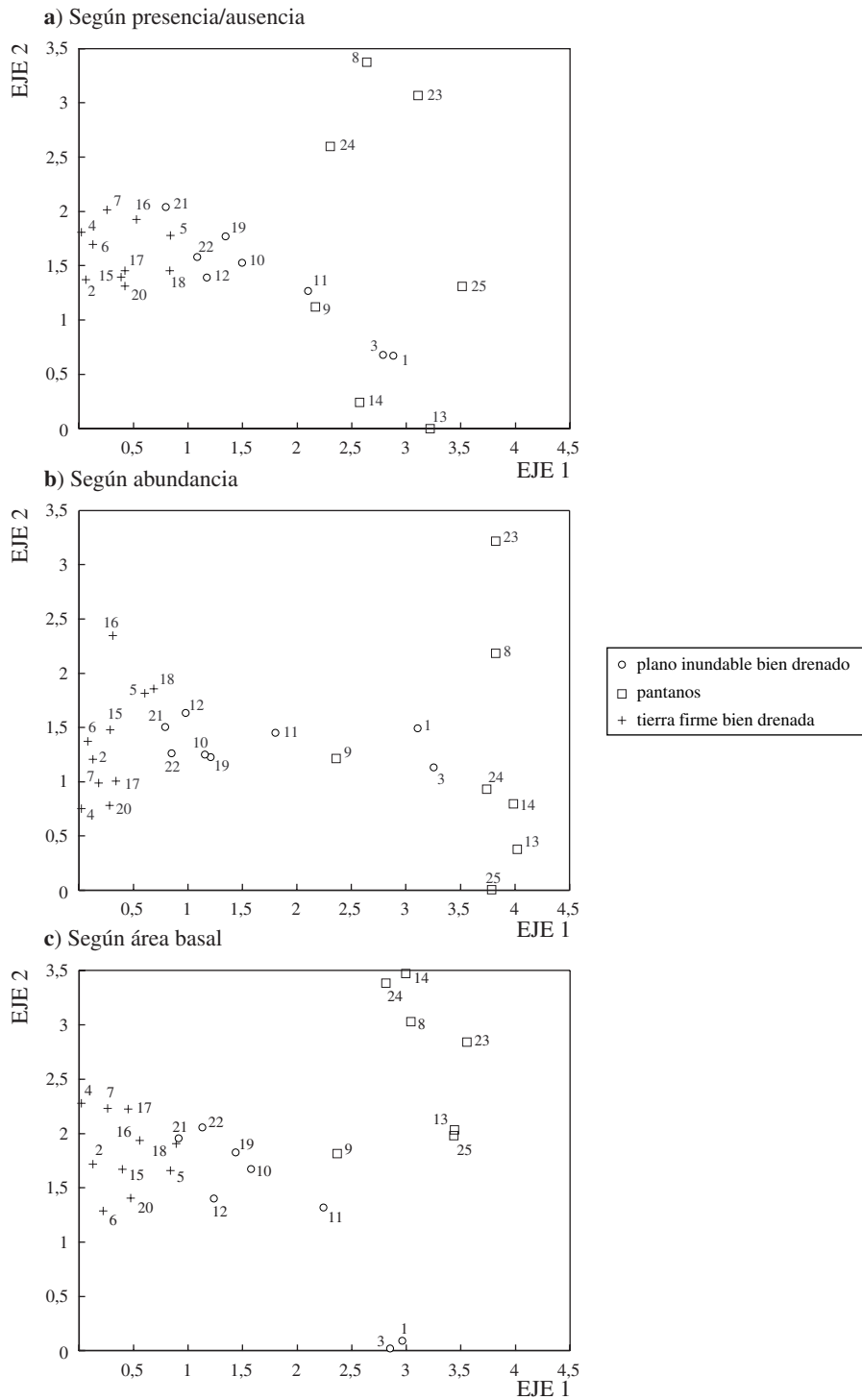


Figura 5 Diagramas de ordenación DCA de parcelas según: a) Presencia o ausencia de las especies, b) Abundancia (número de individuos) de las especies, y c) Área basal de las especies. Los ejes están en unidades de desviación estándar. Los números corresponden a las parcelas representadas en la Figura 1.

similitud en la composición florística de los sitios (parcelas). En un DCA, los sitios que difieren en alrededor de cuatro desviaciones estándar o más, son sitios que muy probablemente tienen pocas especies compartidas (ter Braak 1987). Por esto, la longitud de los ejes es una buena referencia para indicar el grado de recambio de las especies a lo largo del eje. En el presente estudio, tanto la longitud mínima (3,2) como la máxima (4,0), de entre todos los primeros y segundos ejes, ocurren en el DCA de abundancia (Tabla 4). El valor de longitud más alto para el segundo eje lo tiene el DCA de área basal.

### ***Distribución y rareza de árboles y lianas***

Para este análisis se excluyeron las morfoespecies, las especies representadas por un solo individuo en todas las parcelas y las especies creciendo sólo como arbolitos (DAP<10 cm). La gran mayoría (>80%) de especies e individuos incluidos en el análisis fueron árboles (Tabla 1).

#### ***Rango geográfico***

Casi todas las especies de árboles (>98%) y la totalidad de las especies de lianas tienen rangos de distribución amplios. Solamente cinco especies de árboles con más de un individuo (*Alseis lugonis*, *Astrocaaryum urostachys*, *Guatteria glaberrima*, *Trigynaea triplinervis* y *Nectandra crassiloba*) se encontraron geográficamente restringidas a la Amazonía ecuatoriana. En la submuestra de especies con  $\geq 10$  individuos el resultado fue mucho más drástico: solo una de las especies de árboles (*Trigynaea triplinervis*) se encontró geográficamente restringida (Tabla 5).

#### ***Especificidad de hábitat***

Cuatro de las cinco especies de árboles con rangos geográficos restringidos se encuentran en más de un hábitat. Solo *Nectandra crassiloba* se encontró restringida a un solo hábitat (tierra firme). Las especies de árboles y lianas con rangos geográficos amplios presentaron un patrón de especificidad de hábitat opuesto: la mayoría de árboles (67,7%) se encontraron en más de un hábitat mientras la mayoría de lianas (53,1%) se encontraron en un solo hábitat. En la

submuestra de especies con  $\geq 10$  individuos, este patrón opuesto desaparece: más del 81% de árboles como de lianas se encuentran en más de un hábitat (Tabla 5).

Las especies “exclusivas” de un hábitat, sean lianas, árboles o el conjunto de todas las plantas estudiadas, fueron más numerosas en la tierra firme. Entre los árboles, el 74,6% estuvieron restringidas a la tierra firme, el 18,7% al plano inundable y 6,7% al pantano. La submuestra de  $\geq 10$  individuos sigue el mismo patrón y los valores fueron del 71,4%, 14,3% y 14,3%, respectivamente. Con las lianas el resultado es similar: 57,9% especies exclusivas fueron restringidas a tierra firme, 28% a plano inundable y 14% a pantano. En la submuestra de lianas con  $\geq 10$  individuos, apenas tres de 16 fueron especies exclusivas y todas fueron restringidas a la tierra firme.

Tabla 5 Distribución y formas de rareza de 411 especies de árboles grandes ( $DAP \geq 10$  cm) y lianas ( $DAP \geq 2,5$  cm) con  $> 1$  individuo, y de una submuestra de 148 especies con  $\geq 10$  individuos, en las 25 parcelas de 0,1 ha. El sistema de clasificación se basa en Rabinowitz (1981) adaptado por Pitman et al. (1999). Los resultados se expresan como porcentaje de especies en cada categoría de rareza (Figura 2).

		Rango geográfico				
		amplio		restringido		
		Especificidad de hábitat amplia		Especificidad de hábitat reducida		
ESPECIES CON $> 1$ INDIVIDUO						
<b>Árboles grandes (328 especies)</b>						
Abundancia local	común*	54,9	25,9	1,2	0,0	
	rara**	11,6	6,1	0,0	0,3	
	<b>Lianas (83 especies)</b>					
	común*	37,3	38,6	0,0	0,0	
	rara**	9,6	14,5	0,0	0,0	
	ESPECIES CON $\geq 10$ INDIVIDUOS					
<b>Árboles grandes (132 especies)</b>						
común*	83,3	15,9	0,8	0,0		
rara**	0,0	0,0	0,0	0,0		
<b>Lianas (16 especies)</b>						
común*	81,3	18,8	0,0	0,0		
rara**	0,0	0,0	0,0	0,0		

\*  $> 1$  individuo como máximo en algún lugar

\*\* 1 individuo como máximo en algún lugar

### *Abundancia local*

La mayoría de las especies de árboles (82%) fueron abundantes en alguna parcela, mientras menos de la quinta parte de las especies (18%) fueron localmente raras en todo lugar. El patrón de las lianas es similar al de los árboles, aunque proporcionalmente existen ligeramente más especies localmente raras de lianas que de árboles (18 vs. 24,1%). Todas las especies de árboles y lianas en la submuestra con  $\geq 10$  individuos, fueron localmente abundantes en toda la muestra (Tabla 5).

### *Clasificación de rareza*

Según nuestro sistema de clasificación de Rabinowitz (1981) y Pitman *et al.* (1999), la mayoría de especies de árboles (54,9%) no consiste de especies raras sino más bien universalmente comunes, es decir, con rangos geográficos amplios, encontradas en más de un hábitat y localmente abundantes. La proporción más grande de árboles raros fue de las especies exclusivas de un hábitat pero con rango geográfico amplio y abundantes localmente (Tabla 5). Las especies raras localmente fueron relativamente pocas en todas las categorías, tanto en árboles como en lianas. Las lianas exclusivas de un hábitat pero con rango geográfico amplio y raras localmente, fueron proporcionalmente más abundantes que los árboles (14,5 vs. 6,1%). Solamente el árbol *Nectandra crassiloba* fue raro en los tres niveles estudiados (0,3%), es decir, fue una especie endémica encontrada en un solo hábitat y con un individuo como máximo en los sitios donde se encontró. En la submuestra de árboles y lianas con  $\geq 10$  individuos, las especies universalmente comunes son mucho más numerosas y ninguna especie fue rara localmente. Sólo el árbol *Trigynaea triplinervis* resultó geográficamente restringido, aunque estuvo presente en más de un hábitat y fue localmente abundante.

## Discusión

Esta discusión se organiza en tres partes relacionadas: (1) Interpretación de los patrones cuantitativos de densidad de especies, abundancia y diversidad por forma de vida y por ambiente; (2) Discusión de las diferencias florístico-estructurales entre los ambientes estudiados

(análisis de correspondencia); y (3) Análisis de la distribución y rareza de especies en los ambientes estudiados según el sistema de Rabinowitz (1981).

### ***Patrones de diversidad y abundancia***

#### *En pocas hectáreas, un tercio de la diversidad regional*

La curva especies-área (Figura 4) no muestra una tendencia a estabilizarse, es decir, claramente se necesitan más parcelas para obtener una buena representación de las especies leñosas de la reserva. Sin embargo, en un área de tan solo 2,5 ha (25 parcelas) se encontró el 36,3% de las 1792 especies de árboles y lianas (1356 y 436, respectivamente) registradas para toda la Amazonía ecuatoriana  $\leq 500$  m de altitud (Jørgensen & León-Yáñez 1999). Muchas de las especies amazónicas aún no han sido colectadas y registradas formalmente en los herbarios. Sólo en Yasuní se cree que existen alrededor de 1500 especies de árboles (Pitman 2000) y al menos 500 especies de lianas (R. Burnham, com. pers.). Si bien las 650 especies y morfoespecies de árboles y lianas registradas en el presente estudio no representan la mayoría de especies encontradas en Yasuní, representan una muestra significativa de la diversidad gamma de estas formas de vida en el área de estudio.

La experiencia de otros estudios muestra que una mayor intensidad de muestreo no asegura una estabilidad de la curva especies-área. Prácticamente en ningún estudio de plantas leñosas en bosque tropical, la curva especies-área se estabiliza. Por ejemplo, en tres estudios con numerosas muestras de árboles, uno en Caquetá, Colombia (1077 especies [DAP $\geq 10$  cm] en 95 parcelas de 0,1 ha; Duivenvoorden 1996), otro en Yasuní (1017 especies [DAP $\geq 10$  cm] en 15 parcelas de 1 ha; Pitman 2000), y otro en Iquitos, Perú (1416 especies [DAP $\geq 2,5$  cm] en 15 sectores de muestreo; Ruokolainen & Tuomisto 1998) no llegaron a muestrear más del 70% del total estimado de especies a nivel regional (diversidad gamma). Este patrón se debe en parte a que las especies que más aportan a la diversidad regional son especies raras, con bajas abundancias locales, y cuya distribución espacial es poco conocida (Pitman 2000). Las especies raras se registran en una muestra pequeña (0,1 ha), como la de este estudio, usual-

mente por azar. En este sentido, la presente muestra de especies de árboles y lianas resulta inadecuada para evaluar la diversidad gamma del área de estudio.

Las curvas especies-individuos (presentadas en la Figura 4) muestran el mismo patrón que las curvas especies-área, pero tienen una utilidad adicional: permiten comparaciones precisas con otros estudios que consideren igual número de tallos, incluso si se utiliza un rango de diámetro diferente (Condit *et al.* 1996).

#### *Diversidad: del pantano a la tierra firme*

En la sección de resultados se describió un gradiente de diversidad de plantas leñosas desde el pantano a la tierra firme, con valores intermedios en el plano inundable (Figura 3, Tabla 2). Este patrón coincide con el de las especies arbóreas ( $DAP \geq 10$  cm) del medio Caquetá (Duivenvoorden 1996; Duivenvoorden & Lips 1998) y con otra investigación efectuada en Yasuní (Pitman, datos no publicados). El plano inundable usualmente presentó los mayores rangos de variación, donde los mínimos o máximos eventualmente se solapan, especialmente con tierra firme (Figura 3, Tabla 2). En el presente estudio, la riqueza de especies arbóreas siempre fue menor en el pantano que en otros ambientes. En cambio, la riqueza de especies de lianas, aunque en promedio menor en el pantano, fue a veces similar a la de plano inundable; consecuentemente, su gradiente de diversidad no es tan marcado como el de los árboles (Figura 3). Esto sugiere que proporcionalmente más especies de lianas que de árboles prosperan en suelos permanentemente inundados. Los factores supuestamente responsables de la baja diversidad de árboles en pantano (revisión en Duivenvoorden 1995, 1996; Duivenvoorden & Lips 1998) no parecen actuar tan eficazmente con las lianas.

Parece que el plano inundable forma en sí mismo un mosaico de microambientes afectados por la frecuencia e intensidad de las inundaciones y por la tierra firme adyacente. Ciertas especies típicas de tierra firme, adaptadas a suelos bien drenados, se establecen al menos temporalmente en el plano inundable (*e.g.* *Guarea kunthiana*, *Leonia glycyarpa*) o en el pantano (*e.g.* *Oenocarpus bataua*). Algunos individuos de especies que prefieren la tierra firme, pero que toleran la inundación periódica, alcanzan la madurez en el plano inundable

(*e.g. Brownea grandiceps*). Otros individuos de especies menos tolerantes a la inundación simplemente no prosperan hasta alcanzar su tamaño final. Algo parecido debe ocurrir con varias especies que prefieren el pantano, pero que eventualmente se encuentran también en la tierra firme o el plano inundable (*e.g. Euterpe precatoria*). Es por lo tanto importante analizar los patrones florísticos considerando variables como el tamaño final de las especies (*e.g.* su altura máxima) o su capacidad reproductiva. Evaluar el éxito y la preferencia de determinadas especies a un ambiente dado está fuera del enfoque de este estudio porque demandaría un diseño diferente con monitoreo a largo plazo.

La muestra de plantas leñosas ( $DAP \geq 2,5$  cm) es en realidad una mezcla de formas de vida que incluye lianas, arbolitos y árboles. Esta muestra incluye más del doble o del triple de especies que lo que se obtendría solamente considerando tallos con un  $DAP \geq 10$  cm (*cf.* Duivenvoorden 1994). No obstante, el límite de 2,5 cm, aunque comúnmente utilizado (*e.g.* Gentry 1982, 1988b), deja a más de la tercera parte de las especies de lianas fuera del censo (*cf.* Gentry & Dodson 1987; Duivenvoorden 1994; Romero-Saltos 1999; Nabe-Nielsen en prensa). Consecuentemente, los patrones obtenidos en el estudio son una muestra de lo que ocurre con las especies relativamente grandes de lianas. Es probable que los patrones cambien si se estudian las especies pequeñas de lianas (*i.e.* con  $DAP < 2,5$  cm).

#### *Abundancia: del pantano a la tierra firme*

En cuanto al número de individuos de especies arbóreas, el patrón obtenido coincide con el de diversidad: es más bajo en el pantano ( $51,7 \pm 7,5$ ; Tabla 2). Este resultado se contradice con lo encontrado en el medio Caquetá donde el pantano fue el tipo de bosque con mayor cantidad de individuos en promedio (Duivenvoorden 1996), si bien el valor mínimo de individuos encontrados en un pantano del Caquetá (12) fue considerablemente menor al valor mínimo registrado en Yasuní (43; Tabla 2). En el medio Caquetá, muchos de los pantanos muestreados tuvieron una extensión mucho mayor que los pantanos muestreados en Yasuní (J. Duivenvoorden, com. pers.). Sobre todo en las partes centrales de estos grandes pantanos, se observaron las densidades más altas de árboles. La alta densidad de

los pantanos del medio Caquetá quizás se debe entonces a los efectos de aislamiento o a la presencia de suelos más turbosos. Estos suelos están más influenciados por el agua de lluvia que por el agua de ríos y quebradas, a diferencia de los pantanos de Yasuní donde el agua de ríos y quebradas (más rica en nutrientes y con mayor grado de sedimentación) sí es importante (J. Duivenvoorden, com. pers.).

No es de esperarse grandes diferencias en la densidad de plantas leñosas entre diferentes bosques neotropicales (Gentry 1982, 1988b). En efecto, la densidad promedio de individuos del presente estudio está dentro del rango reportado para diferentes bosques neotropicales bajos. Por ejemplo, en 15 muestras de entre 0,08 a 0,25 ha en Perú (Ruokolainen & Tuomisto 1998) se registraron en promedio 272,4 árboles (DAP $\geq$ 2,5 cm) por 0,1 ha, y en los bosques de la Isla Mocagua (río Amazonas) se estimó también un promedio similar (271,2 individuos [DAP $\geq$ 2,5 cm] por 0,1 ha (Prieto *et al.* 1995), valores muy parecidos al del presente estudio (276,2 incluyendo lianas; Tabla 2).

En cuanto a los árboles (DAP $\geq$ 10 cm), en el medio Caquetá se encontró un promedio de c. 80 individuos/0,1ha (n=95 parcelas; Duivenvoorden 1996) y en la Isla Mocagua un promedio de 54,7 individuos/ha (Prieto *et al.* 1995), valores superior e inferior respectivamente a los del presente estudio (62,7; Tabla 2). Los datos de los árboles en el plano inundable son comparables con el estudio de un plano inundable en Tinigua, Amazonía colombiana, donde se registró un promedio de 47 individuos/0,1 ha (Stevenson *et al.* 1999), valor cercano al del presente estudio (59,6; Tabla 2).

Las lianas no son la excepción y su densidad promedio es parecida a la reportada en otros estudios. En el mismo Yasuní, por ejemplo, se encontraron  $33,0 \pm 15,2$  lianas (DAP $\geq$ 2,5 cm) en cuatro parcelas de 0,1 ha en tierra firme (Nabe-Nielsen en prensa), promedio solo 17% menor que el registrado en el presente estudio (Tabla 2); dicho estudio también reporta un promedio en densidad de especies casi igual al encontrado en tierra firme en el presente estudio ( $20,5 \pm 6,2$  vs.  $20,1 \pm 4,7$ , respectivamente).

Si extrapolamos a 1 ha el promedio de árboles (DAP $\geq$ 10 cm) encontrados en tierra firme, resulta que se obtiene un valor (729 individuos; Tabla 2) muy parecido al de otros sitios estudiados en la Amazonía

que consideran este tamaño de parcela. Por ejemplo, en 15 parcelas en Yasuní, todas de tierra firme, se encontró un promedio de 654 árboles (Pitman 2000). En otras tres parcelas en la Amazonía ecuatoriana se han encontrado densidades entre 693 y 734 arboles (Valencia *et al.* 1994; Korning *et al.* 1991; Neill & Palacios, no publicado). El promedio de seis parcelas de 1 ha en la alta Amazonía peruana fue también similar, aunque considerablemente menor (617 árboles; Gentry 1988a).

### ***Diferencias florístico-estructurales entre ambientes***

Desde las primeras descripciones cualitativas de ambientes amazónicos se reconoció la existencia de dos grupos fácilmente distinguibles en el campo: la tierra firme (bien drenada) y los planos de inundación (estacional o permanentemente inundados). En esta sección, discutiremos las diferencias y semejanzas entre estos hábitats según una visión obtenida por técnicas multivariadas. La composición florística, no analizada en detalle en este artículo, es precisamente la que ayuda al DCA a establecer el grado de diferencia florístico-estructural entre los ambientes de una manera general y exploratoria. Los diagramas de la Figura 5 reflejan en qué medida los atributos de la comunidad (en nuestro caso, presencia o ausencia de ciertas especies, su abundancia y área basal) son suficientes para separar los ambientes. Estos gráficos proveen indicios del grado de similitud entre diferentes muestras en un mismo ambiente y ayudan a dilucidar la variación florística dominante.

La eficiencia de un método de ordenación, con un tipo determinado de datos, puede ser evaluada en relación al grado de éxito en correlacionar la distribución de los sitios (parcelas) con otra información ecológica (ver *e.g.* Austin & Greig-Smith 1968; Ojo & Ola-Adams 1996). El área total de la muestra (2,5 ha) resultaría pequeña para capturar la variación discreta de los diferentes ambientes si no fuera porque: (1) las parcelas están ubicadas de manera muy esparcida, cubriendo una considerable variación física entre y dentro de los ambientes, y (2) el rango de diámetro usado ( $\geq 2,5$  cm) alcanza a incluir muchos tallos juveniles de árboles. Los valores de inercia (*eigenvalues* alrededor de 0,5 en el primer eje; Tabla 4) y la longitud de los ejes (alrededor o cerca de 4 desviaciones estándar; Tabla 4)

demuestran que el diseño del muestreo ha sido exitoso para encontrar diferencias reales entre los ambientes (ter Braak 1987). Las diferencias son factibles de ser interpretadas a pesar que la variación en los dos primeros ejes representa solo entre el 13,5 al 15,6% de la variación o inercia total (Tabla 4). La evaluación de todos estos parámetros permite concluir que el DCA de abundancia es aparentemente útil para la comprensión de los patrones subyacentes. Los otros DCA, de todas maneras, ayudan para entender la importancia relativa de las otras variables (área basal o presencia/ausencia) en la diferenciación de los tipos de bosque.

En los tres DCA (Figura 5), el eje 1 puede interpretarse como un gradiente de humedad y drenaje que tiene relación con la densidad de especies presente en cada ambiente: lo más diverso y mejor drenado a la izquierda (tierra firme) y lo menos diverso y poco drenado hacia la derecha (pantano). La Figura 5 demuestra que solo la composición florística es suficiente para distinguir el pantano de la tierra firme; no es necesario conocer la abundancia o área basal de las especies en cada una de las comunidades. El plano inundable es claramente un ambiente de transición, que puede llegar a ser bastante similar a tierra firme tanto florística como estructuralmente. De las ocho parcelas de plano inundable, sólo tres son marcadamente diferentes que la tierra firme (parcelas 11, 1 y 3; Figura 5). La ubicación horizontal de las parcelas de plano inundable no refleja un patrón de drenaje (todas son relativamente bien drenadas), sino más bien un patrón en densidad de especies: las parcelas 1, 3 y 11 fueron las más pobres dentro de este hábitat (60, 68 y 91 especies, respectivamente). Además, las parcelas de plano inundable más o menos se ubican, con la ayuda del eje 2, según el río que las afecta, de manera que se pueden distinguir dos subconjuntos: parcelas inundadas por el río Tiputini (10, 11, 12 y la atípica 1) y parcelas inundadas por el río Yasuní (19, 21 y 22). La parcela 3, la única parcela de inundación afectada por una quebrada en medio del bosque, es claramente diferente al resto y se ubica cercana a la parcela 1, seguramente por su baja riqueza de especies más que por una similitud estructural.

Las parcelas de pantano muestran una gran dispersión. Si asumimos que el eje 2 en cierta manera refleja las diferencias florísticas entre parcelas, el pantano es indudablemente un hábitat marcadamente

heterogéneo. La parcela 9 de pantano está bastante separada de su conjunto porque tuvo un solo individuo de *Mauritia flexuosa*, y además el mayor número de especies (98), un valor atípico para la muestra (Figura 3). Su diversidad de especies es similar a la de la parcela 11 de plano inundable (91) y quizás esta es la única razón por la que se ubican cercanas. En Yasuní, existen probablemente tipos muy diferentes de pantano cuya clasificación es confusa. La singularidad florística del pantano –encontrada también en Costa Rica (Lieberman *et al.* 1985) y sugerida por varios científicos (Pitman 2000; C. Cerón com. pers.)– se confirma con nuestros datos. La tierra firme, por el contrario, es sin duda un ambiente relativamente homogéneo, florísticamente parecido en sus especies más comunes y en gran medida predecible. Esta hipótesis ha sido confirmada por Pitman (2000) y Duivenvoorden & Lips (1998) para árboles con  $DAP \geq 10$  cm y, según los datos de este estudio, también aceptable para las plantas leñosas con  $DAP \geq 2,5$  cm (comparar con Ruokolainen & Tuomisto 1997, 1998).

### ***Patrones de rareza de las especies de árboles y lianas***

#### ***Rango geográfico***

Casi todas las especies de árboles fueron ampliamente distribuidas, lo cual concuerda con un estudio previo en Manu en la Amazonía peruana (Pitman *et al.* 1999). Sin embargo, en Perú ninguna especie fue geográficamente restringida, en tanto que cinco especies en la presente muestra resultaron endémicas de la Amazonía ecuatoriana. El endemismo encontrado, si bien marca una diferencia con los resultados de Manu, no es muy significativo (*i.e.* 1,5% de las de 328 especies con nombre científico son endémicas). Diez especies consideradas como ampliamente distribuidas no fueron encontradas en las floras y tratamientos taxonómicos de otros países. No obstante, estas especies no son endémicas según Jørgensen & León-Yáñez (1999) y en algunos casos se trata de especies recientemente descritas en base a especímenes colectados en el Ecuador. Los especialistas consideran que los especímenes de estas especies colectados en otros países aún no han sido determinados o no constan en las bases de datos. La mayoría de especies de árboles (63%) se encontraron en al menos dos países además del Ecuador y cerca de la tercera parte (30%) de

las especies se encuentran en los bosques tropicales de Centroamérica. El patrón encontrado confirma el bajo endemismo que previamente se anticipó en otros estudios (Pitman *et al.* 1999), pero sugiere que en el Ecuador podría existir un cierto grado de endemismo entre las especies de árboles.

A diferencia de las especies arbóreas, ninguna de las 83 especies de lianas resultaron endémicas. Las lianas se encuentran ampliamente distribuidas en el Neotrópico, aparentemente mucho más ampliamente distribuidas que los árboles. Todas las especies se encuentran como mínimo en tres países neotropicales (12 especies o 14% al menos en 10 países) mientras más de la mitad (50,5%) de las especies están en Centroamérica. Aparentemente las lianas estudiadas tienen una capacidad de dispersión más grande que los árboles y atraviesan barreras geográficas que son infranqueables para las especies arbóreas. La dispersión por el viento, más común en las especies de lianas que en las de árboles (Gentry 1982), y la capacidad de las lianas de reproducirse vegetativamente, seguramente favorecen su amplia distribución.

La verdadera distribución de las morfoespecies es por el momento una incógnita. Sin embargo, frecuentemente éstas corresponden a especies con amplia distribución cuya identificación hasta especie usualmente no es posible debido a la carencia de un conocimiento taxonómico completo y además porque muchas de ellas se colectaron en estado estéril. Muchas de estas especies florecen esporádicamente y por períodos cortos. Consecuentemente son raramente colectadas y a veces son difíciles de separar de sus congénicas. Con cierta frecuencia se detectó (por azar) que las muestras de morfoespecies depositadas en el Herbario QCA corresponden a las mismas morfoespecies colectadas en otras áreas de la Amazonía ecuatoriana, cuyos puntos de muestreo son relativamente distantes entre sí (20–160 Km). Si bien esta observación no evalúa el rango geográfico de las morfoespecies, sugiere que un número de las morfoespecies podrían ser ampliamente distribuidas. Una proporción indeterminada de morfoespecies pueden ser especies cuyas densidades son siempre bajas en los bosques pero que igualmente no son endémicas de la Amazonía ecuatoriana. Finalmente, no se puede descartar que exista un número de morfoespecies que corresponda a especies endémicas.

En cualquier caso, cuanto más se estudie las morfoespecies y se estandarice su taxonomía entre muestras de distintos países y bioregiones, es probable que la proporción de morfoespecies ampliamente distribuidas se incremente.

### *Especificidad de hábitat*

Un análisis confiable sobre la especificidad de hábitat requiere de muestras relativamente grandes, tanto en número de tallos como en áreas y réplicas de las parcelas de estudio. Cuanto mayor sea el tamaño de la muestra, más confiables serán los resultados. Por ejemplo, en toda la muestra se encontraron 477 especies y morfoespecies de árboles y 4678 individuos (incluyendo los individuos registrados con un DAP < 10 cm) y en el presente análisis se estudian 328 especies (68,7%) y 4274 individuos (Tabla 1). Las especies con un solo individuo dentro de toda la muestra se encuentran obviamente restringidas a un solo hábitat, pero esto en gran medida ocurre solamente por azar o quizá por efectos de masa (Shmida & Wilson 1985). Conocer cuántas de estas especies, eliminadas del análisis, realmente están restringidas a un hábitat requiere de un mayor número de muestras. Dentro de las parcelas de estudio, las especies representadas con un solo individuo tienen un efecto importante para incrementar la diversidad beta, mientras los resultados obtenidos en este análisis sugieren que la diversidad beta es más bien baja, porque la mayoría de las especies se encuentran compartidas entre los distintos ambientes. La tendencia a una “baja” especificidad de hábitat, sin embargo, no significa que los ambientes estudiados sean florísticamente similares. A lo largo del presente artículo se ha demostrado que existen diferencias florísticas significativas entre los hábitat estudiados. En Yasuní, varios estudios han encontrado, a una escala menor que la del presente estudio, que las diferencias florísticas entre los ambientes son obvias, incluso entre microambientes adyacentes y muestreando ya sea plantas leñosas o palmas (Valencia *et al.* en prens; Svenning 1999; Montúfar 1999).

A pesar de las limitaciones de la muestra, algunos patrones de especificidad de hábitat son obvios. Al igual que se encontró en la Amazonía peruana (Pitman *et al.* 1999), la tierra firme es el ambiente con mayor número de especies “exclusivas” tanto de lianas como de



