PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, NATURALES Y AMBIENTALES

CARRERA DE BIOLOGÍA

TRABAJO DE MONOGRAFÍA

Diversidad de hierbas terrestres en 10 hectáreas de bosque primario del Parque Nacional Yasuní

Estudiante: Micaela Carolina Pumalema Minas

Docente Tutor: Catalina Lilián Quintana Medina

Ecología de plantas / Botánica tropical

Quito, 2026

CERTIFICACIÓN

Certifico que la monografía en Biología, de la Srta. Micaela Carolina Pumalema Minas ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas, por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Catalina Quintana

Firmado digitalmente por Catalina Quintana
Fecha: 2026.07.14 09:20:54 -05'00'

Firma del director de la Monografía

Catalina Quintana PHD

Quito, 25 de julio del 2026

Objetivo general

Analizar la diversidad y distribución espacial de las hierbas terrestres en 10 ha de la parcela permanente de Yasuní para caracterizar la estructura de las hierbas del bosque.

Objetivos específicos

1. Evaluar la composición de la comunidad de hierbas terrestres considerando la riqueza, abundancia y dominancia de las especies registradas.
2. Evaluar los patrones de riqueza, abundancia y distribución espacial de las hierbas terrestres entre zonas de valle y pendiente en las hectáreas muestreadas.
3. Evaluar el esfuerzo de muestreo mediante una curva especies/área, para observar si el área censada representa adecuadamente la diversidad de hierbas terrestres registrada hasta el momento.
4. Explorar de manera descriptiva la relación entre las variables ambientales medidas en campo, como luz, hojarasca, roca superficial, pendiente, plántulas y lianas, y los patrones de riqueza y abundancia de hierbas terrestres registrados en los cuadrantes.

Introducción

Las hierbas contribuyen significativamente a la biodiversidad de los bosques tropicales como Yasuní. Históricamente han sido consideradas menos importantes que los árboles. Esta desproporción en la atención científica ha generado, como consecuencia, un vacío en el entendimiento de los factores ambientales que influyen en la diversidad herbácea, y ese vacío podría estar impidiendo una conservación más integral de la biodiversidad en este tipo de ecosistemas. Si no se comprende con claridad qué condiciones ambientales favorecen o limitan el desarrollo de la comunidad herbácea, se corre el riesgo de pasar por alto procesos claves que sostienen la diversidad, la estructura y el funcionamiento del bosque.

Las hierbas pueden conformar hasta el 40% de la riqueza de especies de plantas en los bosques tropicales (Radhamoni et al., 2023). Este dato evidencia que no constituyen un componente menor: su presencia, abundancia y variación explican una parte importante de la heterogeneidad del bosque. La distribución de las hierbas responde a gradientes ambientales finos y a rasgos funcionales específicos que no siempre son detectables al observar únicamente el estrato arbóreo. En algunos bosques, su diversidad puede superar la de los árboles en la misma área, subrayando su papel como componente estructural clave de la comunidad vegetal (Quintana et al., 2024).

En cuanto a funciones ecosistémicas, las hierbas cumplen diversos roles, incluyendo procesos asociados al ciclo de nutrientes y la estabilidad del suelo. Su abundancia y riqueza están vinculadas al funcionamiento del suelo, en la regulación del agua y en la generación de microhábitats. Como consecuencia, entender este tipo de relaciones nos ayuda a mantener y restaurar ecosistemas de bosques tropicales en base a fundamentos más sólidos y realistas (Karim et al., 2020). Si se comprende cómo las hierbas participan en la retención

de humedad, en la estructura del suelo o en la provisión de hábitat para organismos del sustrato, se pueden anticipar mejor los cambios que ocurren cuando su diversidad disminuye o se modifique.

En ambientes tropicales como Yasuní, se han identificado diversos factores que muestran la influencia en la composición herbácea, en particular la diversidad beta, un componente que resulta clave en la estructura comunitaria que describe cómo cambian las especies entre microhábitats (Maynard et al., 2022).Este tipo de diversidad permite identificar aquellos filtros ecológicos y gradientes (lumínicos, hídricos, edáficos o topográficos), que organizan la comunidad del sotobosque. Reconocer estos cambios espaciales permite entender que ciertos parches del bosque son capaces de albergar comunidades distintas de hierbas, y así, estas combinaciones pueden responder a condiciones ambientales específicas dentro de un mosaico complejo.

Se ha comprobado que existen factores, que se asocian directamente con el desempeño de las hierbas, como la disponibilidad de luz o la herbivoría, que generan un impacto en la supervivencia y el crecimiento de las hierbas en cualquier ecosistema. Ciertas especies de hierbas tienden a presentar un mejor desarrollo en entornos con alta incidencia de luz y muestran mayor resistencia a la defoliación en contraste con aquellas presentes en sitios con poco acceso a luz. Estos hallazgos han destacado, en conjunto, la importancia de la luz como factor crítico para la supervivencia y el desarrollo de estas especies en bosques tropicales (Sun et al., 2022). En este sentido, la luz actúa como un recurso y, al mismo tiempo, como un filtro que determina qué especies y rasgos pueden persistir en el sotobosque, afectando la composición y estructura comunitaria a escalas finas dentro del bosque (Quintana et al., 2024; Radhamoni et al., 2023).

Tomando esto en cuenta, es importante entender un factor clave adicional, la luz que llega al piso del bosque no es constante, está modulada por dosel y por los microclimas que se forman bajo la cobertura. Como consecuencia la presencia de microclimas en los bosques tropicales se vuelve fundamental, porque estos son capaces de amortiguar las temperaturas extremas y mantener altos niveles de humedad, aspecto crucial para el crecimiento y la supervivencia de las plantas herbáceas. El dosel también es importante porque reduce significativamente la temperatura, manteniendo un clima estable que soporta el crecimiento de las mismas (Montejo-Kovacevich et al., 2020). Esta combinación de atenuación térmica y retención de humedad crea ventanas para que prosperen diversas especies.

La estructura de la cobertura del dosel también afecta la cantidad de luz que alcanza el suelo del bosque. Las aberturas del dosel causan variaciones en la estructura del bosque, ya que las zonas con aberturas permiten un mayor paso de luz y, con ello, fomentan diversos patrones de crecimiento a diferencia de aquellos presentes en áreas más sombreadas (Maynard et al., 2022). Este mosaico de claros, semisombra y sombra profunda explica por qué la comunidad de hierbas cambia tanto a corta distancia: pequeñas diferencias en la

entrada de luz pueden traducirse en diferencias notables en la composición y en la abundancia (Quintana et al., 2024; Radhamoni et al., 2023)

En este contexto, los “Canopy Gaps” causados por la caída de los árboles crean una influencia significativa en la composición y la diversidad de plantas herbáceas, pues las hierbas, a veces, dominan mayoritariamente estos espacios, afectando el surgimiento de especies maderosas. Un ejemplo claro de estos sucesos es la alta abundancia de Marantaceae, que reduce considerablemente la abundancia de especies madereras (Lima & Gandolfi, 2009; Maranho & Salimon, 2015). Estos casos muestran cómo los claros pueden inclinar la balanza hacia ciertos grupos con características más oportunistas, modificando la trayectoria de la regeneración y la estructura futura del bosque (Lima & Gandolfi, 2009; Radhamoni et al., 2023)

Las hierbas exhiben diferentes patrones de crecimiento en respuesta a cambios estacionales y a cambios en las condiciones ambientales, como las inundaciones y la intensidad de luz (Schleuning et al., 2008). La misma especie puede responder de manera distinta según la época del año o el microhábitat en el que se encuentre, lo que contribuye a la variación local en abundancia y en dinámica poblacional. Esto importa porque, aun sin cambios drásticos en el paisaje a simple vista, la acumulación temporal puede reconfigurar temporalmente la comunidad de hierbas, ajustando procesos de suelo y regeneración a escalas locales.

A la par, existen problemáticas a causa de la fragmentación de los bosques, ya que se registra que esto puede causar cambios en los patrones de microclimas que afectan directamente el crecimiento y la distribución de las hierbas. Por ejemplo, aquellas hierbas jóvenes presentes en bosques secundarios pueden verse expuestas a ambientes más fuertes para su desarrollo, haciéndolas más expuestas a herbivoría o enfermedades (Agosta et al., 2017). La alteración del microclima en bordes y la mayor variabilidad de luz y humedad en fragmentos pequeños pueden traducirse en mayor vulnerabilidad para las etapas tempranas, desbalanceando la dinámica del sotobosque y modificando su aporte funcional en el ecosistema.

La dimensión humana de las hierbas no debe pasarse por alto. Históricamente han acompañado a la humanidad como alimento y por sus usos medicinales; se han reportado aceites esenciales extraídos de hierbas para tratar diversas afecciones y en muchas regiones, han sido parte fundamental de la economía y soporte de las comunidades locales (Singh et al., 2024). Este aspecto social y cultural refuerza que su conservación y estudio se relacionan con el bienestar de poblaciones que conviven con el bosque, además de con la integridad ecológica que se pretende proteger.

Las estrategias de conservación deben basarse en un conocimiento detallado de todas las especies que forman parte de un ecosistema para que sean efectivas (Nkulu et al., 2022). Esto implica incorporar de manera explícita a las hierbas en los diagnósticos, en el

monitoreo y en el diseño de medidas de manejo. Solo así se podrá reconocer su peso real y evitar que decisiones bien intencionadas pasen por alto procesos en los que las hierbas son protagonistas.

Debido a la contribución significativa de la riqueza de las hierbas en los ecosistemas tropicales, y dado que a veces incluso superan la diversidad de árboles en las mismas zonas (Quintana et al., 2024), resulta imprescindible que su estudio forme parte central de cualquier evaluación de biodiversidad en Yasuní. Incluirlas no es un añadido opcional, sino un paso necesario para comprender la estructura comunitaria, los cambios espaciales y temporales, y las funciones que sostienen la integridad del bosque tropical.

En ese marco, resulta coherente priorizar enfoques que integren las respuestas de las hierbas a la luz, al microclima y a la dinámica del dosel, porque es ahí donde se concentra gran parte de la variación que organiza la comunidad en cortas distancias (Maynard et al., 2022). Considerar de manera conjunta estos elementos no solo ordena el análisis de la diversidad beta, sino que también permite entender por qué ciertos microhábitats funcionan como "núcleos" de establecimiento y otros permanecen dominados por especies con estrategias distintas. Esta lectura fina del mosaico del sotobosque es especialmente útil cuando se busca relacionar cambios en la composición con procesos como la regeneración y la estabilización del suelo, que dependen de la presencia, cobertura y rasgos de las hierbas (Karim et al., 2020).

Al mismo tiempo, no se puede perder de vista que la relevancia de las hierbas también tiene una dimensión humana. Su historia de uso —alimentario, medicinal y como soporte económico de comunidades— recuerda que su cuidado tiene efectos que trascienden lo estrictamente ecológico (Singh et al., 2024). Por eso, integrar su estudio en los diagnósticos ambientales contribuye a construir puentes más sólidos entre conservación y bienestar local, sin desatender que su desempeño está fuertemente condicionado por la luz disponible en el sotobosque, la acción de herbívoros y la estructura del dosel (Sun et al., 2022; Montejo-Kovacevich et al., 2020). Con base en ello, esta monografía se propone integrar y explicar cómo estos factores determinan la diversidad y la distribución de las hierbas terrestres en bosques tropicales, a fin de establecer un marco de expectativas aplicable al Parque Nacional Yasuní.

Marco teórico

1. Relevancia ecológica del estrato herbáceo en bosques tropicales

Cuando se habla de bosques tropicales, es común que la atención se concentre en los árboles; sin embargo, el sotobosque, en particular su componente herbáceo, es una parte fundamental del sistema. Las hierbas aportan de manera significativa a la riqueza total de plantas y, aun así, han sido menos estudiadas, lo que explica por qué todavía existen vacíos sobre su distribución, su rareza y su respuesta a la heterogeneidad ambiental del bosque

(Radhamoni et al., 2023). En bosques montanos andinos se ha mostrado incluso que, dentro de una misma parcela, las hierbas pueden superar en riqueza a los árboles, lo que refuerza la idea de que una comprensión integral de la biodiversidad forestal debe necesariamente incluir este estrato (Quintana et al., 2024).

Esta relevancia no se limita a lo taxonómico. El estrato herbáceo participa activamente en la dinámica del bosque y puede responder de forma relativamente rápida a cambios ambientales y a perturbaciones, por ejemplo, aquellas asociadas a la dinámica del dosel y en la formación de claros (Lima & Gandolfi, 2009; Radhamoni et al., 2023; Schleuning et al., 2008). Por esta razón, un marco teórico centrado en la ecología de hierbas del sotobosque debe integrar conceptos relacionados con la delimitación de este grupo funcional, sus métodos de medición, las variables ambientales que estructuran sus patrones de diversidad y distribución, así como las implicaciones ecológicas y socioecológicas derivadas de sus cambios (Karim et al., 2020; Maranho & Salimon, 2015; Singh et al., 2024).

2. Qué entendemos por “hierbas” en el sotobosque y por qué es importante

En estudios de sotobosque, no basta con usar el término “hierbas” de forma general; es importante precisar qué se incluye bajo ese concepto. Una aproximación explícita es considerar como hierbas a plantas que carecen de crecimiento secundario, reconociendo que existen ambigüedades entre formas de crecimiento y que, por ello, es necesario documentar criterios claros de inclusión y exclusión (Radhamoni et al., 2023). Esta precisión es clave para que los resultados sean comparables y para evitar confusiones cuando se interpretan patrones de diversidad o dominancia (Radhamoni et al., 2023).

Además, el estrato herbáceo no está compuesto únicamente por especies “estrictamente” terrestres. En bosques montanos se ha reportado que una parte del componente registrado en el suelo corresponde a especies que llegan allí por su historia de vida o por el contexto estructural del bosque (por ejemplo, trepadoras y epífitas caídas), lo que amplía el espectro funcional de lo que termina conformando el sotobosque (Quintana et al., 2024). Esto obliga a pensar el sotobosque como un ensamble con estrategias distintas, que pueden responder de manera diferente a gradientes de luz, humedad y microhábitat (Quintana et al., 2024).

3. Cómo se describe el sotobosque herbáceo: riqueza, abundancia, cobertura y recambio

Para caracterizar comunidades herbáceas no basta con reportar “cuántas especies hay”. La riqueza es útil, pero se entiende mucho mejor el funcionamiento del estrato cuando también se considera la abundancia y la cobertura, ya que estas métricas capturan dominancia y ocupación espacial a ras de suelo (Lima & Gandolfi, 2009; Quintana et al., 2024). En bosques montanos, por ejemplo, se han descrito comunidades herbáceas con diferencias marcadas entre especies muy dominantes y un conjunto amplio de especies con bajas

abundancias, incluyendo un porcentaje importante de especies consideradas raras, lo que además tiene implicaciones para conservación (Quintana et al., 2024).

Cuando el interés se traslada de "qué hay en un sitio" a "cómo cambia entre sitios dentro del bosque", la diversidad beta (recambio composicional entre unidades) se vuelve central. Esta medida permite interpretar cómo la heterogeneidad ambiental genera mosaicos florísticos y cómo las variables pueden operar simultáneamente a escala local y de paisaje (Radhamoni et al., 2023). En consecuencia, un marco teórico sobre sotobosque herbáceo debe sostenerse en la idea de que la diversidad se expresa tanto en número de especies como en el recambio entre microambientes del bosque (Quintana et al., 2024; Radhamoni et al., 2023).

4. Papel del dosel: luz claros y heterogeneidad del sotobosque

El dosel controla gran parte de las condiciones que experimentan las plantas del sotobosque, especialmente a través de la regulación de la luz. La formación de claros por perturbaciones naturales crea aperturas que cambian el ambiente y generan heterogeneidad a escala fina (Lima & Gandolfi, 2009; Maranho & Salimon, 2015). En estudios sobre diversidad herbácea, la apertura del dosel o la fracción de claros se utilizan comúnmente como aproximaciones del gradiente lumínico, permitiendo evaluar su relación con la riqueza y la composición del sotobosque (Radhamoni et al., 2023).

Esta relación no es solo teórica. En el sotobosque amazónico, se observó que una hierba clonal incrementó su desempeño demográfico en claros, con mayor crecimiento, expansión clonal y reproducción, mientras que bajo dosel cerrado se restringió el crecimiento y la floración fue rara, vinculando directamente la dinámica del dosel con el desempeño poblacional (Schleuning et al., 2008). En paralelo, se ha documentado que la dominancia de ciertos componentes herbáceos en claros puede influir sobre la regeneración de plantas leñosas, afectando riqueza, abundancia y composición de la regeneración, lo cual conecta la estructura del sotobosque con trayectorias sucesionales (Maranho & Salimon, 2015).

La estructura del dosel y la presencia de claros generan variaciones en la radiación solar, la temperatura y la humedad relativa del sotobosque, dando lugar a microclimas internos. Estos microclimas resultan de la interacción entre la cobertura vegetal, que amortigua las fluctuaciones térmicas y regula la entrada de luz; la humedad del suelo; y la topografía, que influyen en el drenaje y en la circulación del aire dentro del bosque (Montejo-Kovacevich et al., 2020; Quintana et al., 2024).

5. Perturbación física del dosel: caída de material, defoliación e importancia de luz

La dinámica del dosel no solo cambia la luz; también puede provocar daño físico por caída de ramas y detritos, generando eventos de defoliación que afectan directamente la supervivencia y el crecimiento de las plantas del sotobosque (Sun et al., 2022). En un estudio experimental con especies de sotobosque y de ambientes más abiertos, se evaluó la

respuesta tras defoliación bajo distintos niveles de luz y se observó que la tolerancia o compensación depende del contexto lumínico: bajo luz más alta hubo mayor capacidad de recuperación, mientras que bajo luz baja aumentó la mortalidad en ciertas especies (Sun et al., 2022).

Este tipo de resultados permite sostener un punto clave para el marco conceptual: los efectos de las perturbaciones no se entienden solo por el daño en sí, sino por cómo ese daño interactúa con el ambiente del sotobosque (especialmente la luz), afectando la persistencia diferencial de especies (Schleuning et al., 2008; Sun et al., 2022).

6. Hidrología y estacionalidad

Además de la luz, el sotobosque está influido por el régimen hídrico, ya sea a través de humedad del suelo, estacionalidad o eventos como inundación (Schleuning et al., 2008; Sun et al., 2022). En una hierba clonal amazónica, la demografía varió según estación y condición de inundación, mostrando que el desempeño poblacional puede responder de forma marcada al régimen hídrico, además de la dinámica del dosel (Schleuning et al., 2008). A escala de gradientes ambientales, también se ha observado que los patrones de diversidad y cobertura pueden variar entre estación lluviosa y seca, sugiriendo que la importancia relativa de los factores que estructuran la comunidad no necesariamente se mantiene constante durante el año (Radhamoni et al., 2023).

En consecuencia, la estructura del sotobosque herbáceo puede entenderse como el resultado de “ventanas” ambientales donde luz y agua operan conjuntamente, y donde la estacionalidad puede cambiar el peso de cada factor en diferentes momentos (Radhamoni et al., 2023; Schleuning et al., 2008).

7. Microhábitats topográficos

Un punto importante para interpretar la distribución de las hierbas terrestres es que el sotobosque no es uniforme, incluso dentro de una misma parcela permanente. En la parcela de Yasuní, Valencia et al. (2004) describieron una variación topográfica interna asociada a diferentes ambientes, como zonas de valle, pendientes y crestas. Esta variación puede generar diferencias locales en condiciones como drenaje, acumulación de hojarasca, humedad del suelo y entrada de luz, las cuales son relevantes para las plantas que crecen cerca del suelo.

Aunque el estudio de Valencia et al. (2004) se enfocó principalmente en árboles y arbustos, su descripción de los ambientes topográficos de la parcela permite reconocer que el área de estudio presenta heterogeneidad interna. Esto es importante para el presente trabajo, ya que las hierbas terrestres pueden responder a cambios pequeños del microambiente. En un bosque montano alto, Quintana et al. (2024) encontraron que la topografía y la intensidad de luz influyeron en la distribución de especies, la composición florística y la estructura

comunitaria del estrato herbáceo, lo que apoya la idea de que existen filtros ambientales actuando a escalas pequeñas.

Desde una perspectiva de diversidad beta, esta heterogeneidad puede reflejarse en cambios en la composición de especies entre distintos sectores de la parcela. Por lo tanto, analizar el recambio de hierbas terrestres en relación con diferencias topográficas o ambientales puede ayudar a entender si la comunidad herbácea cambia dentro del área censada, especialmente cuando la topografía interactúa con la disponibilidad de luz y otras condiciones del sotobosque (Quintana et al., 2024; Radhamoni et al., 2023).

8. Microclima del sotobosque

El microclima (condiciones locales de temperatura y humedad cercanas al suelo) puede diferir de forma importante respecto a estimaciones macroclimáticas y, por lo tanto, influir en el desempeño de organismos y en la manera en que responden a gradientes ambientales (Montejo-Kovacevich et al., 2020). En ese sentido, cambios en estructura del bosque y en heterogeneidad interna pueden traducirse en variación microclimática que resulta ecológicamente significativa (Montejo-Kovacevich et al., 2020).

Dentro del marco teórico, esta idea se articula directamente con lo observado en sistemas donde la estructura del dosel (incluyendo claros) y la topografía se relacionan con cambios en composición y cobertura del sotobosque herbáceo (Lima & Gandolfi, 2009; Maranho & Salimon, 2015; Quintana et al., 2024). Así, la formación de microambientes internos puede entenderse como un puente entre procesos físicos del bosque (dosel/relieve) y filtros ecológicos que organizan la comunidad herbácea (Montejo-Kovacevich et al., 2020; Quintana et al., 2024).

9. Cambio de hábitat, regeneración y presiones bióticas

La vegetación en regeneración y los cambios de hábitat pueden alterar climas locales y microclimas, con consecuencias para organismos e interacciones (Agosta et al., 2017). En bosques secos tropicales en regeneración, se ha propuesto que los cambios microclimáticos afectan el desempeño de herbívoros de manera directa e indirecta al modificar rasgos de plantas hospedadoras, integrando estructura del bosque, microclima e interacciones tróficas. (Agosta et al., 2017). Esto es relevante para el sotobosque herbáceo porque su composición y abundancia pueden responder a presiones bióticas (como herbivoría) que, a su vez, están mediadas por el ambiente local (Agosta et al., 2017; Sun et al., 2022).

10. Cambio climático e interacciones planta-herbívoro

La respuesta de plantas y sus interacciones con herbívoros bajo condiciones asociadas a cambio climático no siempre se expresa como cambios simples en una sola variable; en ocasiones, los efectos se manifiestan como modificaciones en relaciones entre rasgos, por ejemplo, entre crecimiento y defensa (Maynard et al., 2022). En un experimento en un

arbusto de bosque húmedo neotropical, se evaluaron crecimiento, defensa química y herbivoría bajo calentamiento y CO_2, y se registraron cambios en asociaciones entre variables, sugiriendo efectos indirectos en compromisos fisiológicos o correlaciones entre rasgos (Maynard et al., 2022).

Para un estudio de sotobosque, esta evidencia sostiene que el marco teórico debe contemplar efectos indirectos y respuestas no lineales, especialmente cuando se discuten posibles implicaciones de cambio ambiental sobre interacciones bióticas (Agosta et al., 2017; Maynard et al., 2022).

11. Beneficios para la regeneración del bosque y funciones del suelo

El sotobosque herbáceo puede influir en la regeneración leñosa, especialmente en ambientes de claros donde ciertas plantas pueden dominar (Maranho & Salimon, 2015; Schleuning et al., 2008). En claros naturales, se observó que la sobreabundancia de Maranthaceae se asoció con una disminución significativa de riqueza y abundancia de especies leñosas en regeneración y con diferencias en la composición entre claros dominados y no dominados, lo que muestra que la dominancia herbácea puede modificar trayectorias sucesionales (Maranho & Salimon, 2015).

Por otro lado, desde una perspectiva funcional, se ha evaluado cómo la diversidad vegetal y el régimen de precipitación se relacionan con indicadores de funciones ecosistémicas del suelo en bosques tropicales, subrayando vínculos entre comunidades vegetales y procesos edáficos (Karim et al., 2020). En consecuencia, los cambios en estructura y diversidad del sotobosque herbáceo deben considerarse no solo por su efecto sobre composición vegetal y regeneración, sino también por su potencial relación con procesos del suelo que sostienen el funcionamiento del ecosistema (Karim et al., 2020).

12. Dimensión socioecológica y conservación

Finalmente, el estrato herbáceo tiene también una dimensión humana clara, particularmente cuando incluye especies medicinales o de uso tradicional. En bosques dominantes del Himalaya occidental se documentaron diversidad, rendimiento potencial y valor económico de hierbas medicinales, enfatizando su contribución a salud y economía local y la importancia de su comprensión en contextos de cambio ambiental (Singh et al., 2024). En bosques secos tropicales se ha señalado que, para especies medicinales como Vitex, comprender los factores ecológicos asociados a su distribución y nicho resulta clave para el diseño de estrategias de conservación (Nkulu et al., 2022).

Desde este enfoque, un marco teórico aplicado a estudios de sotobosque requiere sostener la idea de que la conservación y el manejo se benefician de una comprensión ecológica integrada: diversidad, filtros ambientales (luz, topografía, régimen hídrico), dinámica de claros y posibles implicaciones funcionales y sociales (Nkulu et al., 2022; Quintana et al., 2024; Radhamoni et al., 2023).

Tras todo, el estudio del estrato herbáceo del sotobosque debe incorporar la evaluación de su estado de conservación, ya que una proporción importante de especies pueden ser endémicas o presentar distintos niveles de amenaza. Identificar especies endémicas y aquellas en peligro crítico de extinción resulta clave para orientar estrategias de conservación y el diseño de políticas que protejan estos ecosistemas, especialmente en regiones con alta biodiversidad y presión antrópica (Quintana et al., 2024).

Metodología:

Revisión bibliográfica

De manera complementaria al trabajo de campo, se realizó una revisión bibliográfica breve para contextualizar los patrones observados en el censo de hierbas terrestres. Se consultaron artículos científicos sobre sotobosque herbáceo, diversidad de hierbas en bosques tropicales, microhábitats, luz, topografía y variación ambiental en parcelas permanentes. La búsqueda se realizó principalmente en Scopus y Google Scholar, incorporando también literatura sugerida por la tutora. Esta revisión no tuvo un enfoque sistemático ni buscó reemplazar el análisis de campo, sino aportar una base conceptual para interpretar los resultados obtenidos en la parcela de Yasuní.

Metodología de campo para el censo de hierbas en Yasuní

El censo de hierbas se llevó a cabo en la parcela permanente de 50 ha de la Estación Científica Yasuní (ECY), con el objetivo de registrar la composición, distribución y cobertura del estrato herbáceo terrestre. La parcela se encuentra subdividida en 1250 cuadrantes de 20 × 20 m (Q20), delimitados en campo mediante tubos gruesos de metal rotulados con su respectivo código. Dentro de cada Q20 existen además subdivisiones de 5 × 5 m (Q10) Fig. 1, marcadas con tubos plásticos más delgados sin numeración, que sirvieron como referencia espacial para ubicar las unidades de muestreo.

Diseño de muestreo y organización del trabajo de campo

Debido a la gran extensión del área de estudio, el muestreo se organizó por jornadas de campo. La primera campaña se realizó del 5 al 19 de marzo de 2026. Durante este periodo se trabajó activamente durante 10 días, en jornadas aproximadas de 7:30 a.m. a 14:00 h, ajustando el tiempo efectivo de muestreo según las condiciones climáticas.

Con el fin de mantener un orden espacial y sistemático, se procuró avanzar por columnas de sur a norte (Fig. 1), completando idealmente una columna por día. Durante esta primera jornada se lograron censar 10 columnas, equivalentes a 252 Q20, es decir 10,8 ha. El trabajo continuará en las siguientes jornadas de campo hasta completar las 50 ha de la parcela.

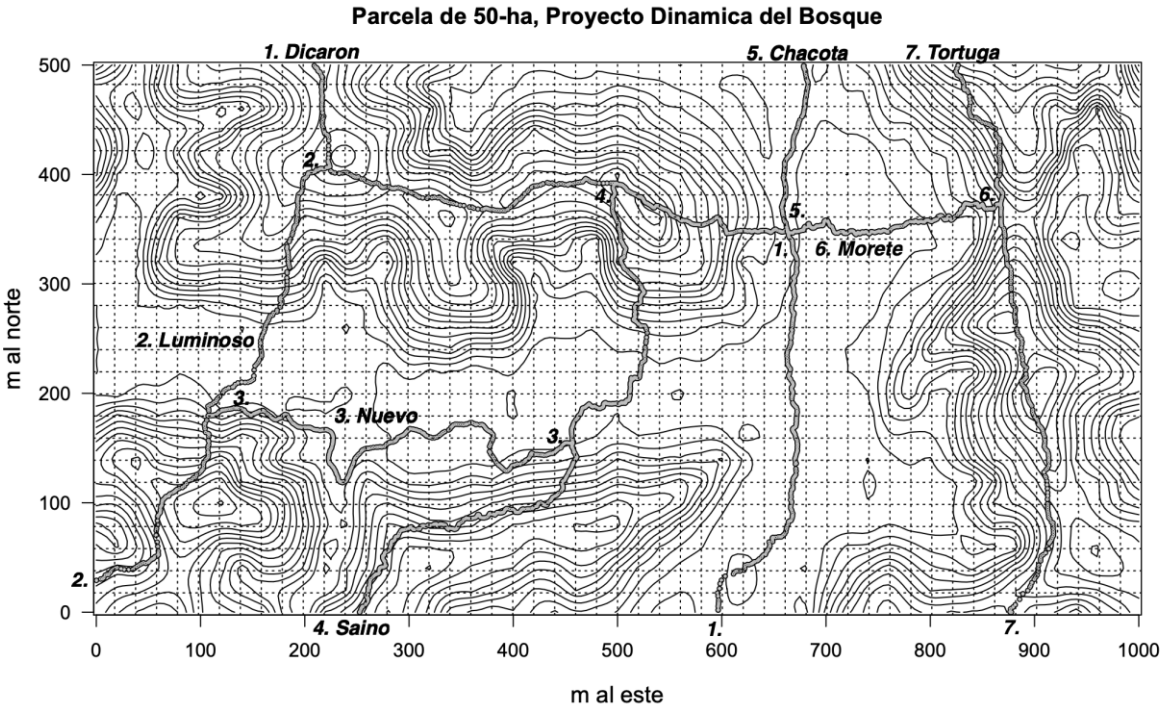


Fig 1. Mapa de la parcela permanente de 50 ha de la Estación Científica Yasuní. Las líneas punteadas representan la subdivisión interna de la parcela en columnas y cuadrantes de 20 × 20 m (Q20), utilizados como unidades espaciales de referencia para el censo. Cada columna está conformada por 24 Q20. El mapa muestra además la topografía del terreno mediante curvas de nivel y la ubicación de distintos transectos dentro de la parcela. **Fuente del mapa**: Valencia et al. https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00876.x

Delimitación de las unidades de muestreo

La delimitación de las unidades de muestreo se realizó tomando como referencia la organización espacial del Q20, como se muestra en la Figura 2. La parcela se encuentra marcada en unidades de 20 × 20 m (Q20), 10 × 10 m (Q10) y 5 × 5 m (Q5). A partir de estas referencias, en el sector noreste de cada Q20 se estableció un subcuadrante de 2 × 2 m (Q2). Como se observa en la Figura 3, este subcuadrante se delimitó tomando como punto de referencia el tubo grueso de metal correspondiente al Q20 y colocando estacas a 2 m de este en dirección norte y este. Posteriormente, el subcuadrante de 2 × 2 m se subdividió en cuatro cuadrantes de 1 × 1 m (Q1), identificados como 1.1, 1.2, 2.1 y 2.2, para registrar con mayor detalle la variación espacial de las variables ambientales dentro de cada unidad de muestreo. Las esquinas fueron marcadas con estacas de 1 m de altura, cuyas puntas se pintaron de rosado intenso para facilitar su visualización dentro del sotobosque.

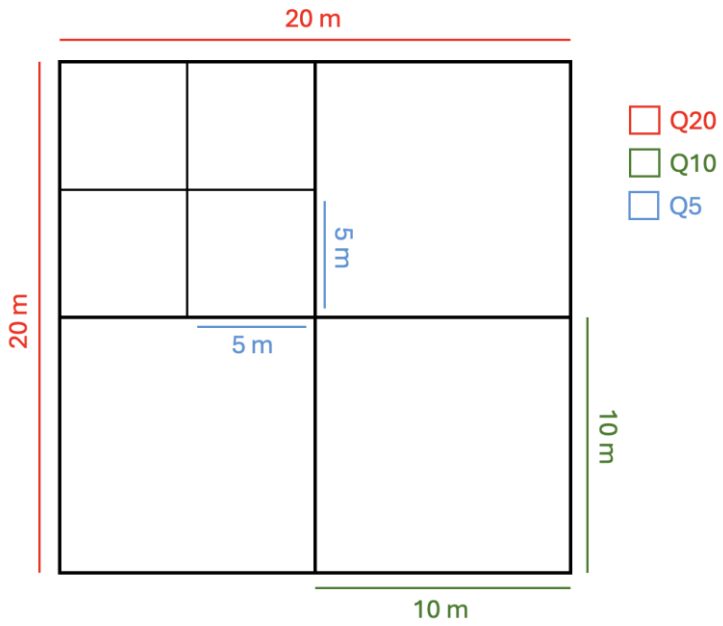


Fig 2. Esquema de la organización espacial de las unidades de muestreo dentro de un Q20. El cuadrante principal de 20 × 20 m contiene subdivisiones de 10 × 10 m y 5 × 5 m que sirven como referencia para ubicar el subcuadrante de muestreo en el sector noreste.

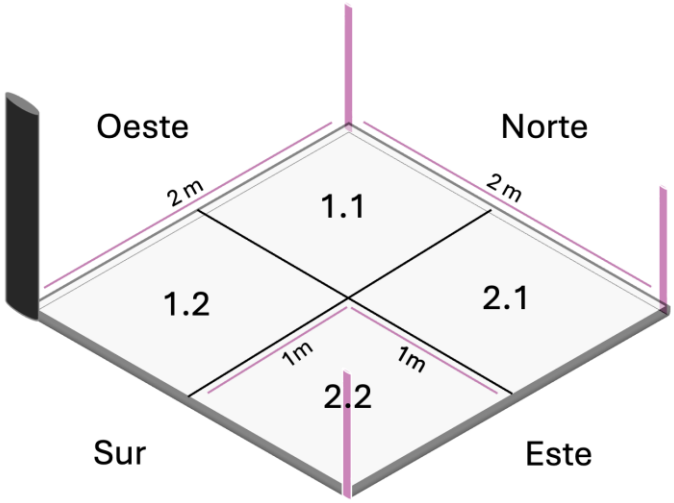


Fig 3. Esquema de delimitación del subcuadrante de 2 × 2 m dentro de cada Q20. El subcuadrante se estableció en el sentido noreste, tomando como referencia el tubo grueso de metal del Q20 y colocando estacas a 2 m de este en dirección norte y este. Posteriormente, este espacio se subdividió en cuatro cuadrantes de 1 × 1 m (1.1, 1.2, 2.1 y 2.2) para registrar con mayor detalle las variables ambientales.

Registro de variables ambientales

La información de campo se registró en una hoja de datos diseñada específicamente para el censo (Tabla 1). En ella se anotaron el código del Q20, la fecha y los participantes. Para cada uno de los sub-cuadrantes 1.1, 1.2, 2.1 y 2.2 se registraron las variables ambientales: puntos de luz, hojarasca, roca, pendiente, plántulas, lianas y notas. En la parte inferior de la hoja también se registró la información botánica de las hierbas registradas en cada cuadrante, incluyendo familia, especie o morfoespecie, número de individuos, cobertura, fenología y notas.

Q20		Fecha			Participantes		
Q1	Puntos de luz (0-25)	Hojarasca (0-4)	Roca (0-4)	Pendiente (0-4)	Plántulas (0-4)	Lianas (0-4)	Notas
11							
12							
21							
22							
Q1	Familia	Spp/Morpho	No Ind	Cobertura (0,1-5, 6-25,26-50, 51-75, 76-95, 96-100)		Fenol. (bo, fl, fr, e)	Notas

Tabla1. Hoja de datos utilizada para el censo de hierbas. Datos generales del Q20. Variables ambientales medidas en los cuadrantes 1.1, 1.2, 2.1 y 2.2, y la información botánica correspondiente a las especies observadas en cada unidad de muestreo.

La incidencia de luz se estimó mediante una tabla cuadrada de acrílico transparente con 25 puntos distribuidos equidistantemente. Para la medición, la persona encargada se ubicó en el centro de cada subparcela de 2 × 2 m y orientó la tabla hacia el cielo para contar el número de puntos que recibían luz directa. A partir de este conteo, los datos se transformaron a porcentaje de luz que recibía el sotobosque mediante la fórmula:

cantidad de puntos registrados en el área / total de puntos de luz × 100.

De este modo, cada punto correspondió al 4% de luz; por ejemplo, 0 puntos indicaban 100% de sombra y 25 puntos, 100% de luz.

Las demás variables ambientales se registraron en una escala ordinal de 0 a 4, donde 0 indicaba ausencia o nivel mínimo y 4 una presencia o intensidad alta. Para reducir la variación entre observadores, una misma persona fue la encargada de medir los puntos de luz y de estimar estas variables en todos los cuadrantes censados.

Criterios de inclusión de las plantas registradas

El censo se enfocó exclusivamente en herbáceas terrestres. Se incluyeron helechos, angiospermas, plántulas o juveniles de ciertas palmas que en estado adulto permanecen en el sotobosque, así como epífitas ocasionales enraizadas en el suelo del bosque. Se excluyeron lianas. También se descartaron plántulas demasiado pequeñas cuando no era posible identificarlas de manera confiable.

En los casos en que una planta se encontraba exactamente sobre la línea del cuadrante, esta se incluyó dentro del registro para evitar omisiones.

Registro botánico y estimación de cobertura

Para cada individuo de planta observado se registró la familia, el nombre de la especie o morfoespecie, la cobertura, la fenología y las observaciones adicionales (Tabla 1). Las plantas que no pudieron ser identificadas inmediatamente en campo fueron registradas como morfoespecies, utilizando características visibles y descriptivas para asignarles un nombre temporal.

Cuando fue posible, se registró el número de individuos presentes en el cuadrante. Sin embargo, en los casos en que las plantas se encontraban muy agrupadas, formaban parches densos o no era posible distinguir claramente los individuos, se estimó la cobertura porcentual. Esta se registró en categorías: 0,1–5%, 6–25%, 26–50%, 51–75%, 76–95% y 96–100%. La fenología se registró con las categorías botón floral (bo), flor (fl), fruto (fr) y estéril (e).

Registro fotográfico, colecta y manejo del material botánico

Para una correcta identificación, se tomaron fotografías de las plantas registradas, procurando obtener vistas generales en las que se apreciara la mayor cantidad posible de detalles diagnósticos. Durante el montaje también se procuró que las muestras conservaran una disposición que permitiera observar tanto el haz como el envés de las hojas y estructuras reproductivas útiles para el reconocimiento de la especie.

Las muestras nuevas no registradas previamente fueron colectadas y guardadas en bolsas herméticas individuales. Siempre que fue posible, se procuró recolectar dos ejemplares, preferentemente fértiles, para contar con un ejemplar de referencia y un duplicado para la colección de la estación. Inicialmente, las muestras se almacenaban juntas en bolsas grandes; sin embargo, se observó que este sistema favorecía su deshidratación y deformación durante las largas jornadas de campo. Por esta razón, se adoptó el uso de bolsas herméticas individuales etiquetadas, lo que permitió mantener mejor la forma de cada muestra y facilitó su posterior separación y montaje.

El código de colección durante el montaje se asignó únicamente a especies o morfoespecies nuevas no colectadas previamente; los duplicados no recibieron un número adicional. La

revisión de las especies y morfoespecies se realizó colectivamente entre los miembros del equipo presentes en campo y en laboratorio.

Montaje, secado y depósito de muestras

Para el montaje, las muestras se colocaron en papel periódico con una etiqueta preliminar que incluía el código ECY (Estación Científica Yasuní), el número de cuadrante, el nombre de la muestra, la fecha de colecta y el número de individuo colectado. Posteriormente, las muestras fueron acomodadas en planchas y secadas en una secadora de plantas a temperatura constante de 60°C, con el objetivo de preservar en la medida de lo posible la coloración y la forma del material vegetal. El proceso de secado tomó aproximadamente dos días.

Finalmente, un duplicado irá al Herbario QCA y otro permanecerá como referencia en La ECY.

Alcance metodológico

Esta metodología pretende crear un protocolo de muestreo de hierbas en bosque húmedos tropicales a fin de registrar la presencia, cobertura y distribución espacial de las hierbas terrestres en la parcela, así como para generar una colección de referencia que respalde la identificación taxonómica posterior.

Resultados:

En total, se censaron 252 Q20, equivalentes a 10,08 ha de área acumulada muestreada dentro de la parcela permanente de 50 ha de la Estación Científica Yasuní. De estos cuadrantes, 250 presentaron registros de hierbas terrestres y 2 no presentaron individuos en el punto de muestreo. En el área censada se registraron 2265 individuos, distribuidos en 249 morfoespecies o tipos de plantas reconocidos en campo. Estos resultados muestran que el sotobosque herbáceo presenta una composición heterogénea, con una alta variedad de especies y una distribución desigual de la abundancia entre ellos.

La comunidad registrada estuvo conformada por angiospermas y helechos. Las angiospermas concentraron una parte importante de la riqueza total, mientras que los helechos representaron un componente abundante dentro del sotobosque. En conjunto, se reconocieron 35 familias, lo que evidencia que la comunidad herbácea no estuvo dominada por un único grupo taxonómico, sino por una combinación de familias de angiospermas, helechos y licófitas con distinta representatividad dentro del área muestreada.

La curva especies/área mostró un incremento continuo de la riqueza acumulada conforme aumentó el área censada. Durante las primeras hectáreas se observó un aumento más rápido en el número de morfoespecies, mientras que hacia el final del muestreo la curva continuó creciendo de forma más gradual. Al llegar a 10,08 ha, la riqueza acumulada alcanzó 249 morfoespecies. La curva no presentó una estabilización completa, lo que indica que el área

censada aún no capturó la totalidad de la diversidad herbácea presente en la parcela y que un mayor esfuerzo de muestreo probablemente incorporaría nuevas morfoespecies. Este patrón se observa en la Figura 4.

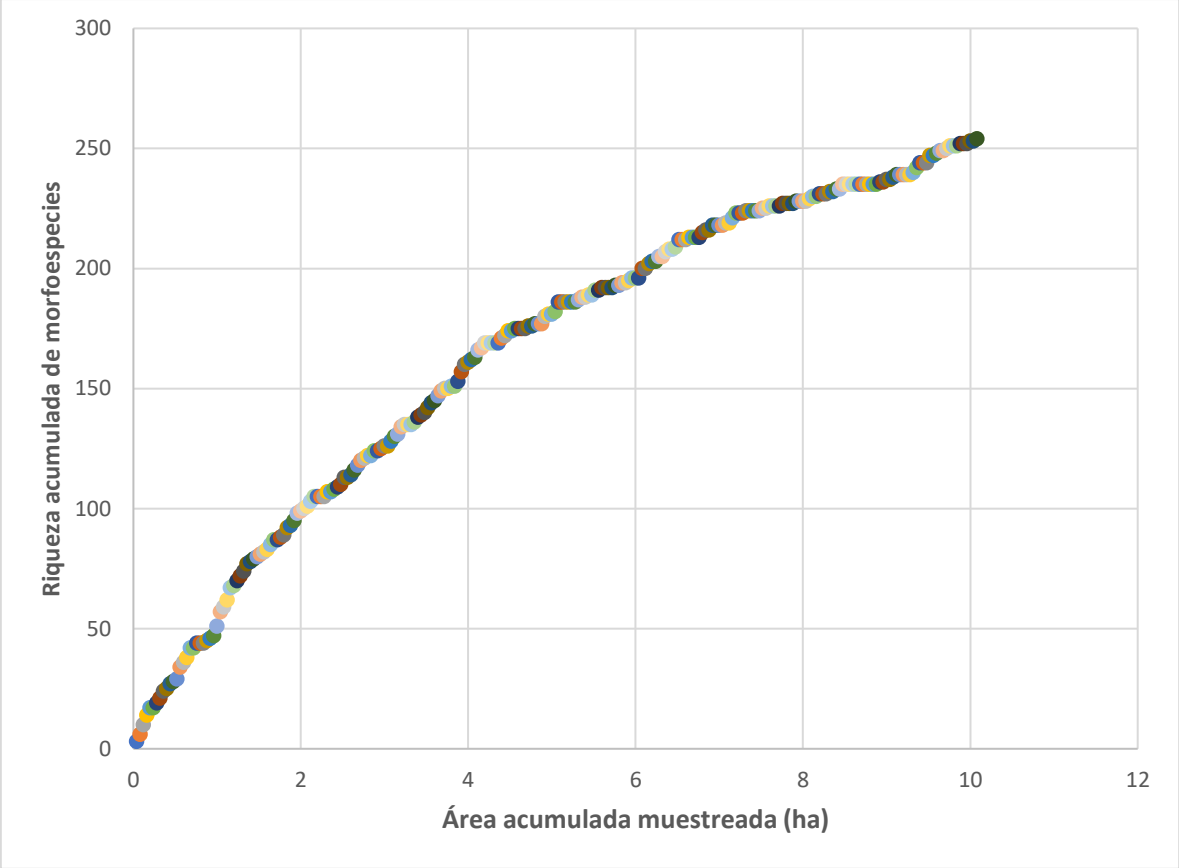


Fig 4. Curva especies/área de hierbas terrestres registradas en la parcela de Yasuní. El eje X representa el área acumulada muestreada en hectáreas, calculada a partir de los Q20 censados, mientras que el eje Y muestra la riqueza acumulada de morfoespecies. Cada punto corresponde a la incorporación progresiva de nuevos Q20 al muestreo. La curva evidencia un aumento continuo de la riqueza y muestra que esta no alcanza una asíntota clara dentro del área censada.

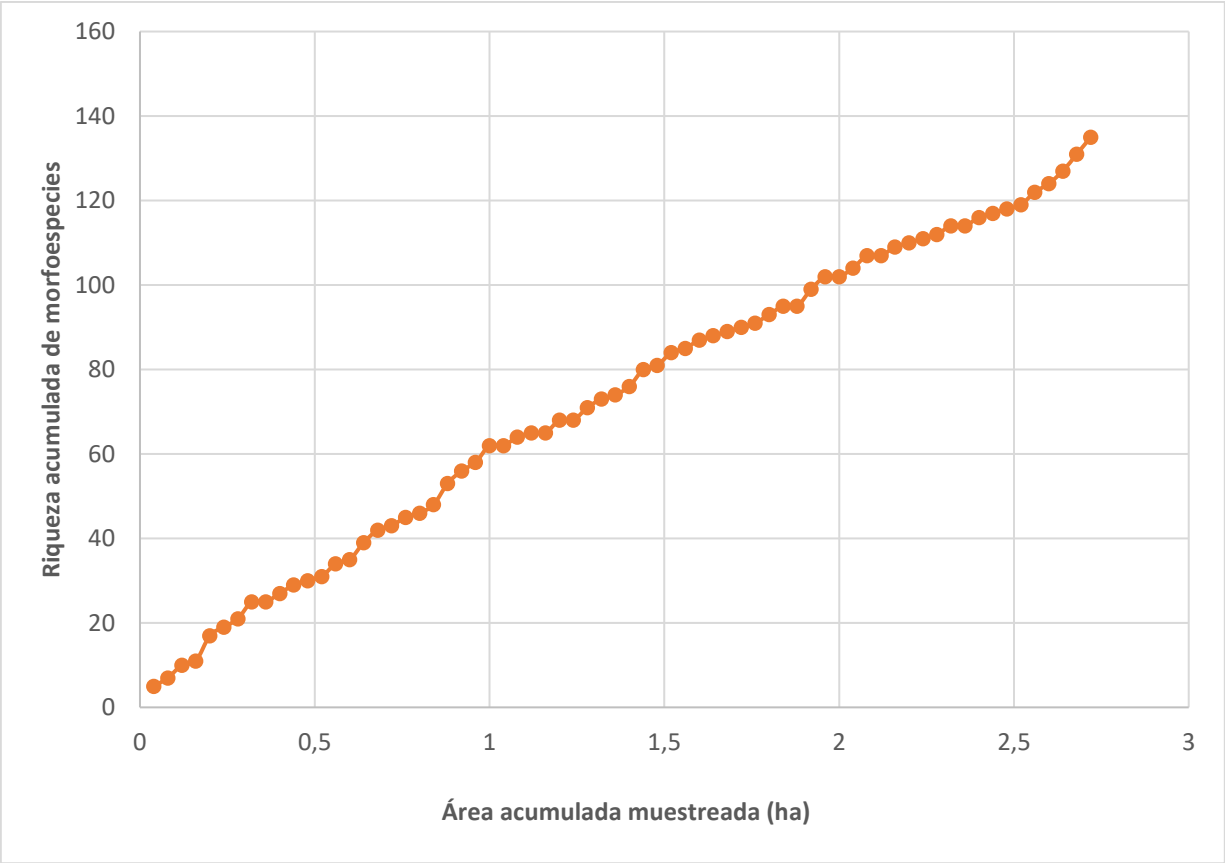


Fig 5. Curva especies/área de hierbas terrestres registradas en el ambiente de valle de la parcela de Yasuní. El eje X representa el área acumulada muestreada en hectáreas, calculada a partir de los Q20 censados en valle, mientras que el eje Y muestra la riqueza acumulada de morfoespecies. Cada punto corresponde a la incorporación progresiva de nuevos Q20 al muestreo. La curva evidencia un aumento continuo de la riqueza y muestra que esta no alcanza una asíntota clara dentro del área censada.

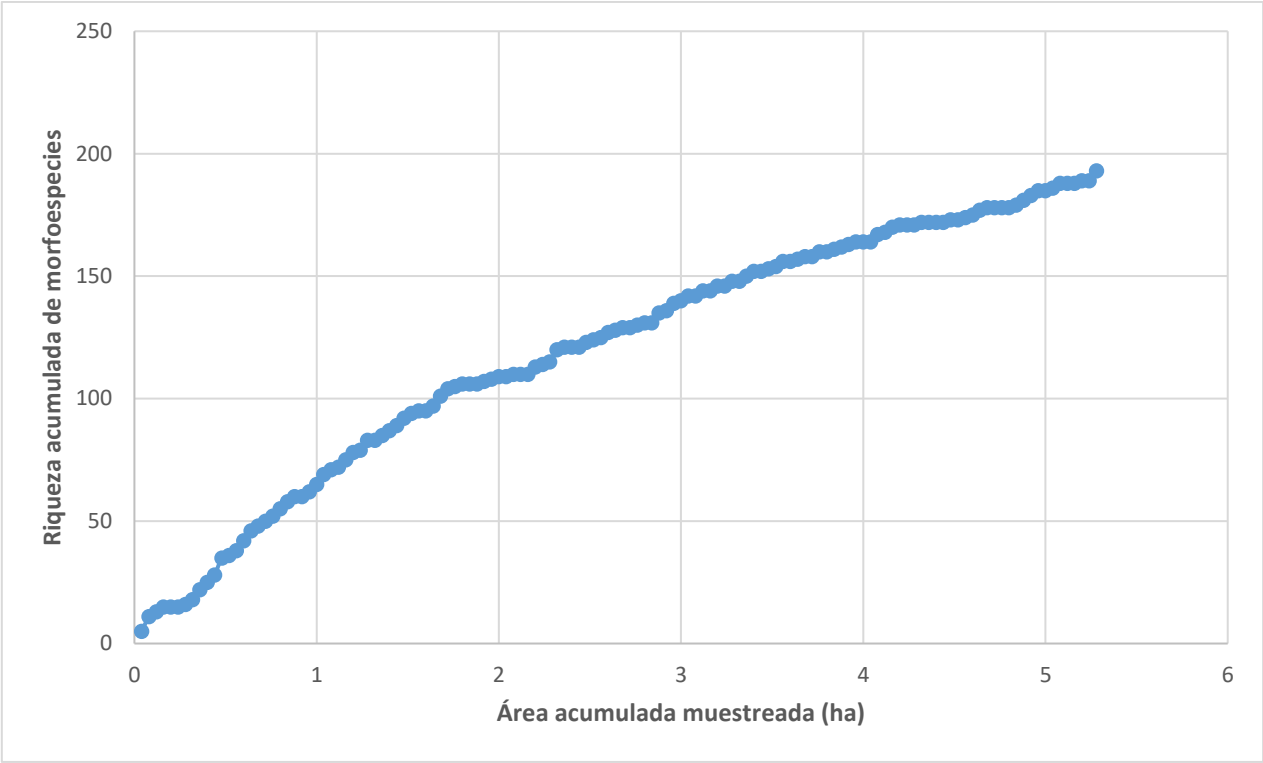


Figura 6. Curva especies/área de hierbas terrestres registradas en el ambiente de pendiente de la parcela de Yasuní. El eje X representa el área acumulada muestreada en hectáreas, calculada a partir de los Q20 censados en pendiente, mientras que el eje Y muestra la riqueza acumulada de morfoespecies. Cada punto corresponde a la incorporación progresiva de nuevos Q20 al muestreo. La curva evidencia un aumento continuo de la riqueza y muestra que esta no alcanza una asíntota clara dentro del área censada.

Al separar la curva especies/área entre valle y pendiente, se observó que en ambos ambientes la riqueza acumulada aumentó conforme se incorporaron nuevos Q20 al muestreo. La curva de valle mostró un incremento progresivo de morfoespecies a pesar de tener menor número de Q20, mientras que la curva de pendiente alcanzó una riqueza acumulada mayor, en parte porque incluyó una mayor área censada. En los dos casos, las curvas no alcanzaron una asíntota completamente clara, lo que indica que todavía podrían registrarse nuevas morfoespecies con un mayor esfuerzo de muestreo (Figuras 5 y 6).

En cuanto a la composición por familias, Pteridaceae fue la familia con mayor número de individuos, con 337 registros. Le siguieron Thelypteridaceae, con 278 individuos; Marantaceae, con 255; Tectariaceae, con 184; Urticaceae, con 154; Araceae y Poaceae, con 136 individuos cada una; Gesneriaceae, con 126; Rubiaceae, con 111; y Arecaceae, con 105. Este patrón muestra que los helechos tuvieron una presencia muy importante dentro de la abundancia total, especialmente a través de Pteridaceae y Thelypteridaceae. Sin embargo, varias familias de angiospermas también se ubicaron entre los grupos más abundantes, lo que refleja una composición mixta del sotobosque herbáceo (Figura 7).

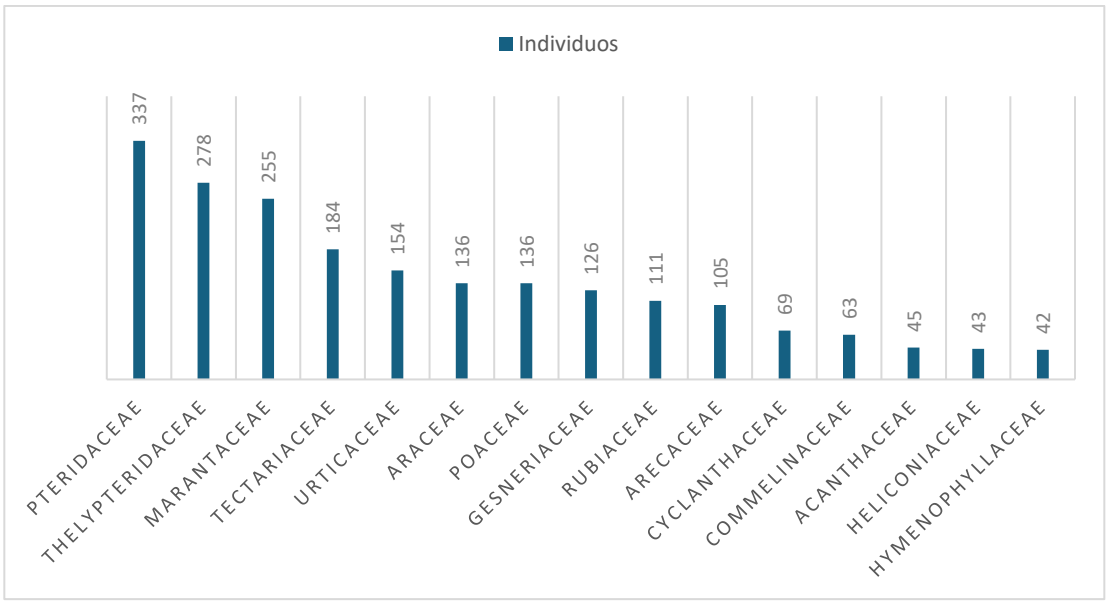


Fig 7. Familias con mayor abundancia de individuos en el censo de hierbas terrestres. El eje X presenta las familias con mayor abundancia, mientras que el eje Y el número total de individuos registrados.

La riqueza por familia presentó un patrón distinto al de la abundancia. Araceae fue la familia con mayor número de morfoespecies, con 43, seguida por Marantaceae, con 41, y Arecaceae, con 18. Luego se ubicaron Pteridaceae, con 13 morfoespecies; Cyclanthaceae y Rubiaceae, con 12 cada una; Poaceae, con 10; Commelinaceae, con 9; Tectariaceae, con 8; y Acanthaceae, Hymenophyllaceae y Thelypteridaceae, con 7 morfoespecies cada una. Esto indica que las familias con mayor número de individuos no necesariamente fueron las más ricas en morfoespecies. Por ejemplo, Pteridaceae y Thelypteridaceae tuvieron alta abundancia, mientras que Araceae y Marantaceae destacaron principalmente por su riqueza (Figura 8).

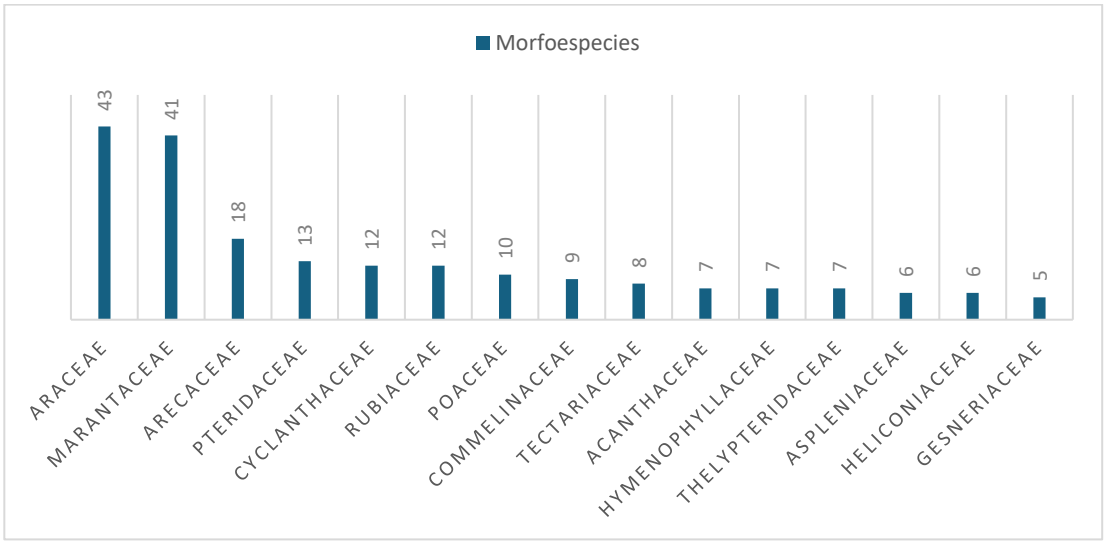


Figura 8. Familias o categorías taxonómicas con mayor riqueza de morfoespecies en el censo de hierbas terrestres. El eje X muestra el número total de morfoespecies registradas, mientras que el eje Y presenta las familias o categorías taxonómicas con mayor riqueza. Araceae y Marantaceae fueron las familias con mayor número de morfoespecies dentro del área censada.

Entre las morfoespecies más abundantes, Helecho pinna grande fue el morfotipo con mayor número de individuos, con 267 registros. Le siguieron Nautilocalyx lucianii, con 104 individuos; Adiantum alargado, con 101; Tectaria pilosa, con 94; Pilea verde, con 90; Adiantum mano, con 89; Adiantum 3 pinnas, con 87; y Notopleura polyphlebia y Chusquea, con 78 individuos cada una. Estos morfotipos concentraron una proporción importante de la abundancia total, lo que muestra que, aunque la riqueza fue alta, la comunidad estuvo dominada por un conjunto reducido de morfoespecies frecuentes.

La distribución de las especies entre Q20 fue desigual. Algunas morfoespecies aparecieron en numerosos cuadrantes, mientras que otras se registraron en pocos puntos del área censada. Helecho pinna grande fue la morfoespecie con mayor frecuencia espacial, ya que apareció en 105 Q20. En contraste, otros morfotipos abundantes tuvieron una distribución más localizada: Nautilocalyx lucianii apareció en 26 Q20, Tectaria pilosa en 42 Q20, Adiantum mano en 16 Q20 y Pilea verde en 23 Q20. Esto muestra que una alta abundancia no siempre estuvo asociada con una distribución amplia dentro de la parcela.

A nivel espacial, la abundancia total varió entre columnas. La columna 09 presentó la mayor abundancia, con 285 individuos, seguida por las columnas 06, con 254 individuos; 08, con 241; 05, con 229; y 07, con 223. Las columnas con menor abundancia fueron 00, con 180 individuos, y 04, con 183. En cuanto a riqueza, la columna 09 también presentó el valor más alto, con 77 morfoespecies, seguida por la columna 03, con 71, y las columnas 01, 06 y 08, con 64, 63 y 62 morfoespecies, respectivamente. Estos resultados indican que la abundancia y la riqueza no se distribuyeron de manera uniforme en el área censada.

Los Q20 con mayor abundancia también mostraron diferencias internas en riqueza. El Q20 05-17 fue el cuadrante con más individuos, con 31 registros, pero presentó solo 4 morfoespecies. El Q20 06-01 tuvo 28 individuos y 9 morfoespecies, mientras que el Q20 06-17 registró 27 individuos y 5 morfoespecies. Otros Q20, como 08-01, 09-07 y 09-13, presentaron 26 individuos cada uno, pero con valores distintos de riqueza: 11, 12 y 8 morfoespecies, respectivamente. Esta comparación evidencia que los puntos con mayor abundancia no necesariamente fueron los más diversos, ya que algunos estuvieron dominados por pocas morfoespecies.

Para la comparación topográfica, se consideraron los Q20 clasificados como valle y pendiente a partir de su ubicación sobre el mapa topográfico de la parcela. En esta comparación se incluyeron 68 Q20 de valle y 132 Q20 de pendiente. En los Q20 de valle se registraron 621 individuos y 128 morfoespecies, mientras que en pendiente se registraron 1209 individuos y 172 morfoespecies. En valores absolutos, la pendiente presentó mayor

abundancia y riqueza total; sin embargo, esta categoría también incluyó un mayor número de Q20, por lo que la comparación debe interpretarse considerando el esfuerzo de muestreo en cada ambiente. Estos valores se resumen en la Tabla 2.

Categoría	Q20 incluidos	Área aprox. (ha)	Individuos	Riqueza de morfoespecies	Individuos /Q20	Morfoespecies /Q20
Valle	68	2,72	621	128	9,13	1,88
Pendiente	132	5,28	1209	172	9,16	1,3

Tabla 2. Resumen de abundancia y riqueza entre Q20 clasificados como valle y pendiente.

Al relacionar los valores con el número de Q20 incluidos en cada categoría, la abundancia promedio fue muy similar entre valle y pendiente. En valle se registraron aproximadamente 9,13 individuos por Q20, mientras que en pendiente se registraron 9,16 individuos por Q20. En cambio, la riqueza promedio fue mayor en valle, con 1,88 morfoespecies por Q20, frente a 1,30 morfoespecies por Q20 en pendiente. Esto sugiere que, aunque la pendiente acumuló más individuos y morfoespecies por tener mayor área representada, el valle presentó una riqueza proporcionalmente más alta por unidad de muestreo (Tabla 2).

También se compararon las variables ambientales registradas en campo entre los Q20 de valle y pendiente. Los valores promedio fueron similares para la mayoría de variables. La luz presentó un promedio ligeramente mayor en valle, con 2,15 puntos, frente a 2,02 en pendiente. La hojarasca tuvo valores muy cercanos, con 1,41 en valle y 1,38 en pendiente. La roca superficial fue prácticamente ausente en ambas categorías, con 0,00 en valle y 0,02 en pendiente. La variable pendiente fue mayor en los Q20 clasificados como pendiente, con 1,15, frente a 0,51 en valle, lo cual coincide con la diferenciación topográfica utilizada para el análisis. Las plántulas y lianas mostraron valores bajos y similares entre ambos ambientes (Tabla 3).

Variable ambiental	Valle	Pendiente
Luz	2,15	2,02
Hojarasca	1,41	1,38
Roca superficial	0	0,02
Pendiente	0,51	1,15
Plántulas	0,83	0,85
Lianas	0,07	0,11

Tabla 3. Promedio de variables ambientales registradas en Q20 de valle y pendiente.

El análisis de similitud entre valle y pendiente mostró 74 morfoespecies compartidas entre ambos ambientes. Además, 54 morfoespecies se registraron únicamente en valle y 98

morfoespecies únicamente en pendiente. Con estos valores, la similitud de Jaccard fue de 0,327 y la similitud de Sørensen fue de 0,493. Estos resultados indican que valle y pendiente comparten una parte de las morfoespecies, pero también presentan diferencias importantes en la composición del sotobosque herbáceo (Tabla 4).

Índices	Valor
Morfoespecies compartidas	74
Solo valle	54
Solo pendiente	98
Similitud de Jaccard	0,327
Similitud de Sørensen	0,493
Especies con un solo individuo	115

Tabla 4. Índices de similitud y distribución de especies entre valle y pendiente.

Además, se registraron 115 morfoespecies representadas por un solo individuo. Este resultado muestra que una parte importante de la diversidad registrada estuvo formada por morfoespecies raras o de aparición puntual dentro del área censada. Por eso, aunque algunas morfoespecies fueron muy abundantes y frecuentes, la composición general del sotobosque también estuvo influenciada por muchas especies poco comunes, las cuales aportan a la riqueza total del área estudiada.

Al revisar los morfotipos más abundantes dentro de valle y pendiente, se observaron diferencias en la cantidad de individuos registrados por ambiente. En el caso de los helechos, Helecho pinna grande presentó los valores más altos de abundancia por hectárea y fue más abundante en pendiente que en valle. Otros helechos, como Tectaria pilosa, Adiantum alargado, Adiantum mano y Adiantum 3 pinnas, también mostraron una mayor presencia en pendiente. Esto sugiere que los helechos más abundantes estuvieron más asociados a esta condición topográfica dentro del área comparada (Figura 9).

En las angiospermas, el patrón fue más variable. Algunas morfoespecies presentaron mayor abundancia por hectárea en valle, como Nautilocalyx lucianii, mientras que otras tuvieron valores más altos en pendiente, como Pilea verde. Otras morfoespecies mostraron valores más cercanos entre los dos ambientes. Esto indica que la abundancia de las angiospermas no siguió un solo patrón entre valle y pendiente, sino que varió según la morfoespecie (Figura 10).

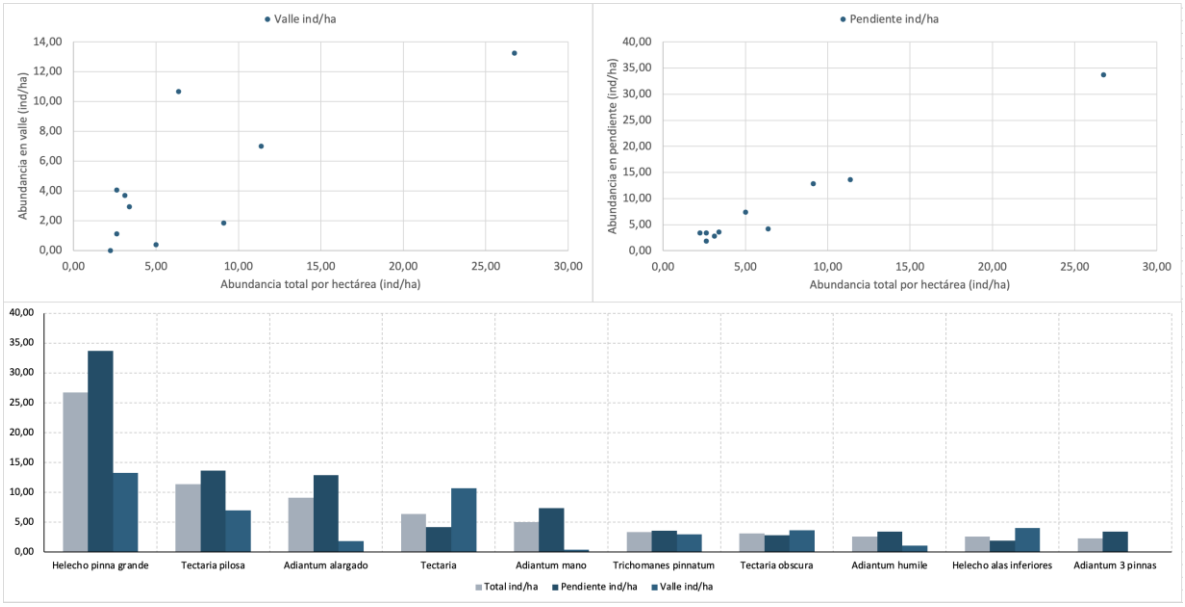


Fig 9. Comparación de la abundancia por hectárea de helechos en valle y pendiente. En los gráficos de dispersión, el eje X representa la abundancia total por hectárea de cada morfoespecie de helecho, mientras que el eje Y muestra la abundancia por hectárea registrada en cada ambiente, ya sea valle o pendiente. Cada punto corresponde a una morfoespecie, por lo que la figura permite comparar si los helechos con mayor abundancia total también presentan valores altos dentro de cada condición topográfica. El gráfico de barras complementa esta información al mostrar los valores de abundancia por hectárea en pendiente y valle frente al valor total para cada morfoespecie.

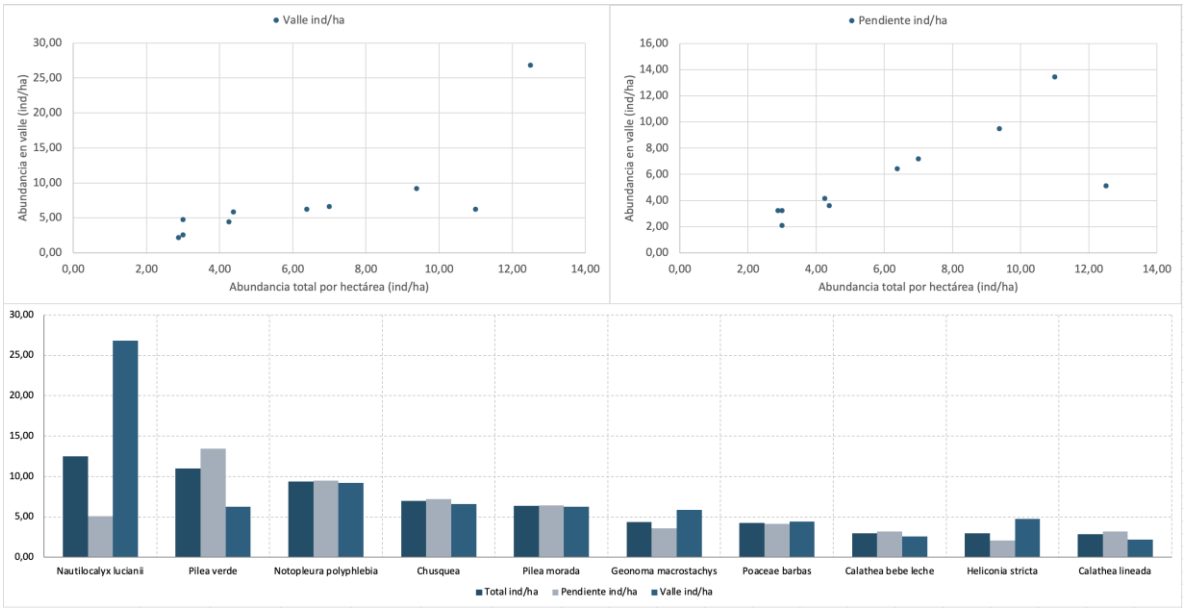


Fig 10. Comparación de la abundancia por hectárea de angiospermas en valle y pendiente. En los gráficos de dispersión, el eje X representa la abundancia total por hectárea de cada morfoespecie de angiosperma, mientras que el eje Y muestra la abundancia por hectárea registrada en cada ambiente, ya sea valle o pendiente. Cada punto corresponde a una morfoespecie, por lo que la figura permite observar si las especies con mayor abundancia total también presentan valores altos dentro de cada condición

topográfica. El gráfico de barras complementa esta comparación al mostrar, para cada morfoespecie, los valores de abundancia por hectárea en pendiente y valle frente al valor total.

De manera complementaria, se realizó una comparación estandarizada entre valle y pendiente utilizando submuestras aleatorias de 600 individuos por ambiente. Este análisis permitió comparar ambos ambientes con el mismo número de individuos, ya que en el muestreo general la pendiente presentó mayor número de Q20 y, por lo tanto, más individuos registrados.

En las submuestras de 600 individuos, la acumulación de especies aumentó de forma continua tanto en valle como en pendiente. La pendiente presentó una riqueza acumulada ligeramente mayor durante la mayor parte del muestreo, aunque ambas curvas mostraron un patrón similar. Esto indica que, incluso con el mismo número de individuos, los dos ambientes mantienen una composición diversa.

Al observar las especies dominantes dentro de estas submuestras, se registraron diferencias entre ambientes. Helecho pinna grande fue más abundante en pendiente, mientras que Nautilocalyx lucianii presentó mayor abundancia en valle. Otras especies como Tectaria pilosa, Pilea verde, Notopleura polyphlebia, Adiantum alargado y Tectaria también estuvieron entre las más representativas. Este resultado muestra que la comparación estandarizada no solo permite observar cuántas especies se acumulan, sino también cuáles aportan más a la abundancia dentro de cada ambiente (Figura 11).

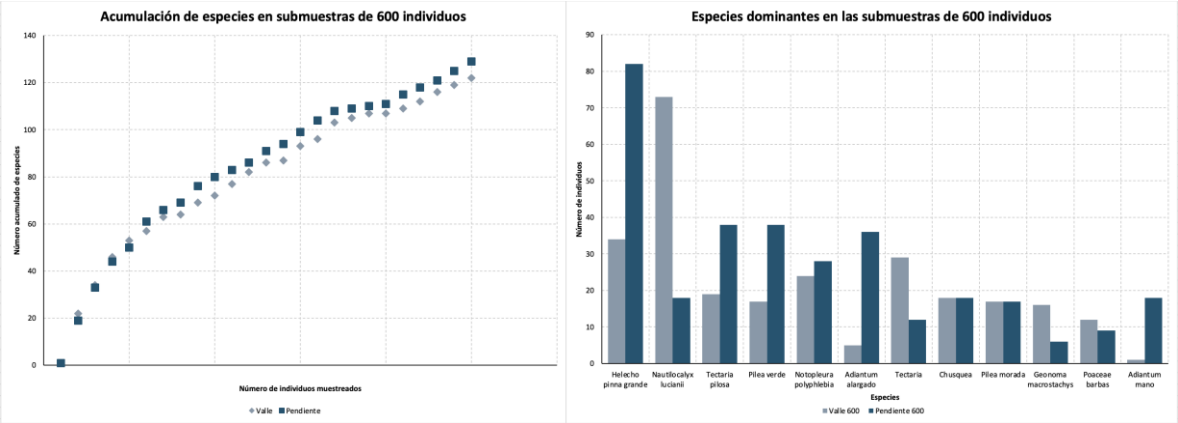


Fig 11. Acumulación de especies y especies dominantes en submuestras aleatorias de 600 individuos de valle y pendiente. El panel izquierdo muestra la acumulación de especies conforme aumenta el número de individuos muestreados en cada ambiente. El eje X representa el número de individuos muestreados y el eje Y el número acumulado de especies. El panel derecho muestra las especies dominantes registradas dentro de las submuestras estandarizadas de 600 individuos por ambiente. Las barras comparan el número de individuos registrados en valle y pendiente para cada especie dominante.

A nivel de familias, varios grupos presentaron mayor abundancia en pendiente. Thelypteridaceae registró 184 individuos en pendiente y 37 en valle; Pteridaceae presentó 162 individuos en pendiente y 11 en valle; Marantaceae tuvo 133 individuos en pendiente y 61 en valle; y Tectariaceae registró 120 individuos en pendiente y 60 en valle. En contraste, Gesneriaceae fue más abundante en valle, con 77 individuos frente a 43 en pendiente, y Acanthaceae también mostró mayor abundancia en valle, con 32 individuos frente a 8 en pendiente. Estos resultados sugieren que la topografía puede estar asociada con diferencias en la composición y dominancia de familias dentro del sotobosque herbáceo.

Discusión

Los resultados obtenidos en este estudio muestran que el sotobosque herbáceo de la parcela permanente de Yasuní presenta una alta diversidad y una distribución espacial bastante heterogénea. En los 252 Q20 censados se registraron 2265 individuos distribuidos en 249 especies, lo que indica que la comunidad de hierbas terrestres no se organiza de manera uniforme dentro del bosque. Este patrón coincide con lo planteado por Radhamoni et al. (2023), quienes señalan que las hierbas pueden representar una parte importante de la riqueza vegetal en bosques tropicales, aunque muchas veces han sido menos estudiadas que los árboles. En este caso, los datos de Yasuní refuerzan esa idea, ya que el estrato herbáceo aparece como un componente muy diverso y necesario para entender mejor la estructura del bosque.

Al comparar estos resultados con el estudio de Poulsen y Balslev (1991) en Cuyabeno, se observan coincidencias importantes, pero también diferencias metodológicas que deben considerarse. En Cuyabeno, los autores registraron 96 especies de hierbas terrestres en una parcela de 1 ha de bosque tropical húmedo no inundado, con un total de 10 960 individuos. En este estudio se registraron 249 morfoespecies y 2265 individuos. Aunque parecería que Yasuní presenta mayor riqueza y menor abundancia, esta comparación no puede hacerse de forma directa, porque Poulsen y Balslev (1991) realizaron un censo completo en una hectárea, mientras que aquí el muestreo se basó en cuadrantes de 1 × 1 m distribuidos dentro de Q20. Aun así, ambos estudios permiten comparar patrones generales de composición, dominancia y heterogeneidad del sotobosque.

Una coincidencia clara con Cuyabeno es que en ambos casos la comunidad herbácea está dominada por pocos grupos abundantes y muchas especies poco frecuentes. Poulsen y Balslev (1991) encontraron que unas pocas especies concentraban una gran proporción de individuos, mientras que muchas especies eran raras. En este estudio ocurrió algo parecido: aunque se registraron 249 especies o tipos de plantas reconocidos en campo, solo algunos nombres de campo concentraron gran parte de la abundancia. Helecho pinna grande fue el más abundante, con 267 individuos, seguido por Nautilocalyx lucianii, Adiantum alargado, Tectaria pilosa, Pilea verde, Adiantum mano y Adiantum 3 pinnas. Esto muestra que la riqueza del sotobosque es alta, pero la abundancia no está repartida de forma igual entre todas las morfoespecies.

Este patrón también ayuda a explicar por qué la curva especies/área no alcanzó una asíntota clara. La riqueza acumulada siguió aumentando hasta llegar a 249 morfoespecies, lo que indica que el esfuerzo de muestreo todavía no capturó toda la diversidad herbácea presente en la parcela. Esto no necesariamente representa una falla del muestreo, sino una característica esperada en comunidades tropicales muy diversas, donde muchas especies aparecen en baja abundancia o en microhábitats específicos.

La composición por familias muestra una comunidad formada tanto por angiospermas como por helechos y una de licofitas. En términos de abundancia, Pteridaceae fue la familia con mayor número de individuos, seguida por Thelypteridaceae, Marantaceae, Tectariaceae, Urticaceae, Araceae y Poaceae. Esto se relaciona con lo encontrado por Poulsen y Balslev (1991), quienes también reportaron una presencia importante de pteridófitas en Cuyabeno, junto con familias como Araceae, Marantaceae y Poaceae. Esta similitud sugiere que ciertos grupos del sotobosque herbáceo son recurrentes en bosques amazónicos ecuatorianos de tierra firme, aunque cada sitio tenga diferencias locales en suelo, humedad o historia del bosque.

Sin embargo, las familias más abundantes no fueron necesariamente las más ricas en morfoespecies. Pteridaceae y Thelypteridaceae tuvieron alta abundancia, mientras que Araceae y Marantaceae destacaron más por su riqueza. Esto indica que la dominancia numérica y la diversidad taxonómica no responden al mismo patrón. Una familia puede tener muchos individuos, pero pocas morfoespecies, mientras que otra puede tener muchas morfoespecies pero con abundancias más bajas. Por eso, analizar solo la abundancia podría dar una visión incompleta de la comunidad.

Los resultados de Tuomisto et al. (2002) ayudan a interpretar mejor estos patrones, ya que su estudio fue realizado en el Parque Nacional Yasuní y analizó pteridófitas y Melastomataceae a lo largo de gradientes edáficos. Estos autores encontraron que la distribución de estos grupos no era aleatoria, sino relacionada con diferencias en el suelo, especialmente con el contenido de bases intercambiables. En este estudio no se midieron propiedades químicas del suelo, pero los patrones de recambio entre valle y pendiente podrían estar relacionados indirectamente con diferencias edáficas, de drenaje, humedad o acumulación de hojarasca, que suelen variar con la topografía.

La comparación entre valle y pendiente mostró un recambio considerable de especies. Se registraron 74 especies compartidas, 54 exclusivas de valle y 98 exclusivas de pendiente, con una similitud de Jaccard de 0,327 y una similitud de Sørensen de 0,493. Estos valores indican que ambos ambientes comparten una parte de la comunidad, pero también presentan una composición diferenciada. Riumulada 0.cEste resultado coincide con la idea de Tuomisto et al. (2002), ya que los grupos del sotobosque pueden responder a gradientes ambientales incluso dentro de bosques que a simple vista parecen homogéneos.

La pendiente acumuló mayor número total de individuos y morfoespecies, mientras que el valle presentó una riqueza proporcionalmente alta en relación con su unidad de muestreo. Esto sugiere que la pendiente, al estar más representada en el muestreo, concentró más registros, pero el valle también mantiene una diversidad importante. Las diferencias podrían estar relacionadas con humedad, estabilidad del suelo, hojarasca o drenaje. Aunque las variables ambientales medidas no mostraron contrastes muy fuertes entre valle y

pendiente, la composición de morfoespecies sí cambió, lo cual indica que los promedios generales no siempre capturan toda la complejidad del microhábitat.

La comparación estandarizada con submuestras de 600 individuos también ayuda a interpretar las diferencias entre valle y pendiente. Al usar el mismo número de individuos por ambiente, se reduce el efecto del mayor esfuerzo de muestreo en pendiente y se puede observar mejor cómo se comporta la riqueza bajo una base comparable. En esta comparación, la pendiente mantuvo una riqueza acumulada ligeramente mayor y también presentó mayor abundancia de algunas especies dominantes, como Helecho pinna grande. En cambio, otras especies, como Nautilocalyx lucianii, fueron más representativas en valle. Esto sugiere que las diferencias entre ambientes no dependen solo del número total de individuos registrados, sino también de qué especies dominan en cada condición topográfica.

La luz también puede ayudar a explicar parte de los patrones observados. Sun et al. (2022) mencionan que la disponibilidad de luz influye en el crecimiento, supervivencia y tolerancia a la herbivoría de las hierbas. En este estudio, los valores de luz fueron bajos a intermedios, algo esperado en un bosque de dosel cerrado como Yasuní. Esto sugiere que muchas hierbas registradas están adaptadas a condiciones de sombra o semisombra. Sin embargo, pequeñas variaciones en la entrada de luz pueden favorecer la concentración de ciertos morfotipos en algunos Q20, especialmente cuando se combinan con pendiente, hojarasca o humedad.

La relación entre abundancia y distribución espacial también fue importante. Helecho pinna grande no solo fue el morfotipo más abundante, sino también el más frecuente, ya que apareció en 105 Q20. Esto sugiere que tiene una mayor capacidad para ocupar diferentes condiciones dentro de la parcela. En cambio, otros morfotipos como Nautilocalyx lucianii, Adiantum mano o Pilea verde tuvieron abundancias altas, pero estuvieron presentes en menos Q20, lo que indica una distribución más agrupada. Poulsen y Balslev (1991) mencionan que varias hierbas tropicales pueden presentar crecimiento vegetativo o rizomatoso, lo que puede generar concentraciones locales de individuos. Esto podría explicar por qué algunos morfotipos aparecen con muchos individuos en pocos puntos.

La alta presencia de helechos también puede relacionarse con las condiciones del microhábitat. Tuomisto et al. (2002) encontraron que las pteridófitas en Yasuní pueden presentar patrones asociados a gradientes edáficos y que muchas especies comunes no se distribuyen al azar. Aunque en este estudio no todos los helechos fueron identificados a nivel definitivo, la abundancia de Pteridaceae, Thelypteridaceae y Tectariaceae sugiere que las pteridófitas cumplen un papel importante dentro del sotobosque herbáceo. Además, la mayor abundancia de varios tipos de Adiantum y de Helecho pinna grande en pendiente podría indicar cierta relación con condiciones de drenaje, relieve o microtopografía.

En relación con Cuyabeno, Poulsen y Balslev (1991) reportaron que Araceae, Marantaceae y Poaceae fueron familias importantes entre las angiospermas herbáceas. En este estudio, Araceae y Marantaceae también tuvieron un papel destacado, sobre todo en riqueza, con 43 y 41 morfoespecies respectivamente. Esta similitud sugiere que estas familias tienen una alta diversificación dentro del sotobosque amazónico, posiblemente por sus diferentes formas de crecimiento y su tolerancia a condiciones de sombra. Esto también se conecta con Lima y Gandolfi (2009) y Maranho y Salimon (2015), quienes muestran que ciertas hierbas pueden dominar áreas específicas y afectar procesos de regeneración.

La dominancia de algunos grupos herbáceos puede tener implicaciones para la regeneración del bosque. Cuando ciertos morfotipos forman parches densos, pueden modificar el establecimiento de plántulas o competir por espacio, luz y nutrientes. En este estudio, las plántulas tuvieron valores bajos y similares entre valle y pendiente, pero no se analizó directamente su relación con la abundancia de hierbas. Aun así, la alta presencia de Helecho pinna grande, Tectaria pilosa o algunas Marantaceae sugiere que el estrato herbáceo puede influir en las condiciones del suelo y en el espacio disponible para otras plantas. Karim et al. (2020) señalan que las hierbas participan en procesos como estabilidad del suelo, ciclo de nutrientes y formación de microhábitats.

Otro aspecto importante es la rareza. Una parte considerable de las especies apareció en pocos Q20, lo que evidencia una comunidad con muchos elementos raros o localizados. Esto coincide con Poulsen y Balslev (1991), quienes también encontraron muchas especies de baja abundancia en Cuyabeno. En Yasuní, esta rareza puede explicarse por microhábitats específicos, limitaciones de dispersión, ciclos fenológicos o dificultad de detección en campo. También es posible que algunas morfoespecies correspondan a individuos juveniles o estériles difíciles de reconocer, lo cual vuelve más complejo el análisis.

El uso de nombres de campo permitió registrar la diversidad del sotobosque de forma práctica, especialmente porque muchas hierbas tropicales son difíciles de identificar sin flores o frutos. Sin embargo, esta aproximación puede generar sobreestimación o subestimación de la riqueza real. Algunos individuos de una misma especie pudieron separarse por variación morfológica, mientras que especies parecidas pudieron agruparse bajo un mismo nombre de campo. Por eso, la riqueza de 249 especies o tipos reconocidos en campo debe entenderse como una aproximación a la diversidad observada, no como un número taxonómico definitivo.

La distribución por columnas también mostró que la diversidad no se reparte de forma uniforme. La columna 09 presentó la mayor abundancia y riqueza, mientras que las columnas 06, 08, 05 y 07 también tuvieron abundancias altas. En cambio, la columna 03 mostró alta riqueza sin ser una de las más abundantes. Esto indica que los puntos con más individuos no siempre son los mismos que los puntos con mayor diversidad. Este patrón puede estar relacionado con la heterogeneidad del dosel y del microclima, ya que pequeños

cambios en cobertura, caída de ramas, claros pequeños o variaciones en la pendiente pueden generar mosaicos internos dentro del bosque.

Desde una perspectiva de conservación, estos resultados apoyan la necesidad de incluir el estrato herbáceo en los estudios de biodiversidad de Yasuní. Si el análisis se concentrara solo en árboles, se pasaría por alto una parte importante de la diversidad vegetal del bosque. Además, las hierbas pueden responder a cambios de luz, microclima, perturbación o estructura del dosel, por lo que podrían ser útiles para detectar cambios ambientales a escalas finas. También es importante considerar que las hierbas tienen valor ecológico y, en algunos contextos, cultural o medicinal, como señalan Singh et al. (2024).

En conjunto, los resultados de este estudio muestran que la comunidad de hierbas terrestres de Yasuní es diversa, heterogénea y estructurada por una combinación de abundancia desigual, rareza y recambio entre ambientes. La comparación con Cuyabeno indica que los bosques amazónicos ecuatorianos comparten patrones generales, como la importancia de pteridófitas, Araceae, Marantaceae y Poaceae, además de la presencia de pocas especies dominantes y muchas raras. Por otro lado, la comparación con Tuomisto et al. (2002) sugiere que las diferencias internas entre valle y pendiente podrían estar relacionadas con gradientes ambientales finos, posiblemente edáficos o topográficos.

Finalmente, este estudio aporta una base inicial para comprender la diversidad de hierbas terrestres dentro de la parcela permanente de Yasuní. La riqueza registrada, la falta de estabilización de la curva especies/área y el recambio entre valle y pendiente indican que todavía queda una parte importante de la comunidad por documentar. Por ello, futuros muestreos deberían ampliar el área evaluada, fortalecer la identificación taxonómica e incorporar variables edáficas como textura, humedad y nutrientes del suelo. Aun así, los resultados actuales ya muestran que las hierbas terrestres son un componente clave para entender la estructura y diversidad del bosque de Yasuní.

Conclusiones:

En este estudio se evidenció que el sotobosque herbáceo de la parcela permanente de Yasuní presenta una diversidad alta y una composición bastante heterogénea. A partir del censo realizado en 252 Q20, equivalentes a 10,08 ha de área acumulada, se registraron 2265 individuos distribuidos en 249 especies o tipos de plantas reconocidos en campo. Este resultado muestra que las hierbas terrestres son un componente importante del bosque, no solo por la cantidad de individuos encontrados, sino también por la variedad de grupos presentes dentro del área muestreada.

La comunidad registrada estuvo conformada principalmente por angiospermas y helechos, lo que indica que el sotobosque no estuvo dominado por un solo grupo vegetal. Aunque varias familias de angiospermas aportaron de forma importante a la riqueza total, los helechos tuvieron un papel muy importante en la abundancia, sobre todo por familias como

Pteridaceae, Thelypteridaceae y Tectariaceae. En cambio, familias como Araceae y Marantaceae destacaron más por su riqueza, lo que muestra que la importancia de cada familia cambia según si se analiza abundancia o riqueza.

La curva especies/área mostró que la riqueza acumulada continuó aumentando conforme se incorporaron más Q20 al muestreo, sin alcanzar una estabilización completa. Esto permite concluir que el área censada todavía no representa toda la diversidad herbácea presente en la parcela. Por lo tanto, es probable que al continuar el muestreo se registren nuevas especies, especialmente aquellas poco abundantes o con distribución más localizada.

Los patrones de abundancia y riqueza no fueron homogéneos dentro del área censada. Algunas columnas, como la 09, concentraron valores altos tanto de abundancia como de riqueza, mientras que otros sectores presentaron valores menores. También se observó que una mayor cantidad de individuos no siempre significó una mayor riqueza, ya que algunos Q20 tuvieron muchos individuos pero pocas especies. Esto indica que el sotobosque herbáceo presenta una distribución espacial desigual y posiblemente relacionada con diferencias pequeñas del microambiente.

La comparación entre valle y pendiente mostró diferencias importantes en la composición del sotobosque herbáceo. En valores absolutos, la pendiente presentó mayor abundancia y riqueza total, aunque también tuvo un mayor número de Q20 muestreados. Por eso, la interpretación debe considerar el esfuerzo de muestreo desigual entre ambos ambientes. Aun así, el valle presentó una riqueza proporcionalmente alta por unidad de muestreo, lo que sugiere que ambos ambientes aportan de manera importante a la diversidad total de la parcela.

Los índices de similitud mostraron que valle y pendiente comparten una parte de sus especies, pero también presentan un recambio considerable. Se registraron 74 especies compartidas, 54 exclusivas de valle y 98 exclusivas de pendiente. Además, la similitud de Jaccard fue de 0,327 y la similitud de Sørensen fue de 0,493. Estos valores indican que valle y pendiente no son ambientes completamente distintos, pero tampoco tienen una composición igual.

La comparación entre helechos y angiospermas también mostró patrones diferentes. Los helechos presentaron una tendencia más marcada hacia pendiente, especialmente por la mayor abundancia de algunos tipos dominantes como Helecho pinna grande. En cambio, las angiospermas mostraron un patrón más variable, con algunas especies más abundantes

en valle y otras en pendiente. Esto sugiere que la topografía puede influir de manera distinta según el grupo de plantas que se analice. Además, en las submuestras estandarizadas de 600 individuos por ambiente mostró que la pendiente mantuvo una riqueza acumulada ligeramente mayor, mientras que algunas especies dominantes cambiaron en importancia entre valle y pendiente.

Las variables ambientales medidas en campo fueron relativamente similares entre valle y pendiente, especialmente en luz, hojarasca, roca superficial, plántulas y lianas. La diferencia más clara fue la variable pendiente, como era esperable por la clasificación topográfica utilizada. Esto indica que las diferencias en la comunidad herbácea podrían estar relacionadas no solo con las variables medidas directamente, sino también con otros factores que no fueron evaluados en detalle, como humedad del suelo, drenaje, textura del sustrato o nutrientes.

En conjunto, los resultados refuerzan la idea de que las hierbas terrestres no son un componente secundario del bosque. Su alta riqueza, su distribución desigual, la presencia de muchas especies poco frecuentes y las diferencias entre valle y pendiente muestran que el sotobosque herbáceo funciona como un mosaico complejo. Por eso, incluirlo en estudios de biodiversidad es importante para entender mejor la estructura del bosque tropical más allá del componente arbóreo.

Finalmente, este trabajo deja una base útil para continuar el estudio de las hierbas terrestres en la parcela permanente de Yasuní. Sería importante ampliar el muestreo a otras zonas de la parcela, mejorar la identificación taxonómica de las especies y complementar los análisis con variables ambientales más específicas. Con esto se podría comprender con mayor precisión qué factores están influyendo en la distribución, abundancia y riqueza del sotobosque herbáceo en Yasuní.

Referencias bibliográficas:

Agosta, S. J., Hulshof, C. M., & Staats, E. G. (2017). Organismal responses to habitat change: herbivore performance, climate and leaf traits in regenerating tropical dry forests. Journal of Animal Ecology, 86(3), 590–604. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12647

Karim, M. R., Sultana, F., Saimun, M. S. R., Mukul, S. A., & Arfin-Khan, M. A. S. (2020). Plant diversity and local rainfall regime mediate soil ecosystem functions in tropical forests of north-east Bangladesh. Environmental Advances, 2. https://doi.org/10.1016/j.envadv.2020.100022

Lima, R., & Gandolfi, S. (2009). Structure of the herb stratum under different light regimes in the Submontane Atlantic Rain Forest. In Braz. J. Biol (Vol. 69, Issue 2).

Maranho, Á. S., & Salimon, C. I. (2015). Maranthaceae overabundance decreases richness and abundance of regenerating woody plants in natural gaps. Neotropical Biology and Conservation, 10(2), 53–62. https://doi.org/10.4013/nbc.2015.102.01

Maynard, L. D., Moureau, E., Bader, M. Y., Salazar, D., Zotz, G., & Whitehead, S. R. (2022). Effects of climate change on plant resource allocation and herbivore interactions in a Neotropical rainforest shrub. Ecology and Evolution, 12(8). https://doi.org/10.1002/ece3.9198

Montejo-Kovacevich, G., Martin, S. H., Meier, J. I., Bacquet, C. N., Monllor, M., Jiggins, C. D., & Nadeau, N. J. (2020). Microclimate buffering and thermal tolerance across elevations in a tropical butterfly. Journal of Experimental Biology, 223(8). https://doi.org/10.1242/jeb.220426

Nkulu, S. N., Meerts, P., Wa Ilunga, E. I., Shutcha, M. N., & Bauman, D. (2022). Medicinal Vitex species (Lamiaceae) occupy different niches in Haut-Katanga tropical dry woodlands. Plant Ecology and Evolution, 155(2), 236–247. https://doi.org/10.5091/plecevo.89394

Poulsen, A. D., & Balslev, H. (1991). Abundance and cover of ground herbs in an Amazonian rain forest. Journal of Vegetation Science, 2(3), 315–322. https://doi.org/10.2307/3235922

Quintana, C., Balslev, H., & Valencia, R. (2024). Species Composition and Distribution of Terrestrial Herbs in a High Montane Forest in Ecuador. Diversity, 16(5). https://doi.org/10.3390/d16050262

Radhamoni, H. V. N., Queenborough, S. A., Arietta, A. Z. A., Suresh, H. S., Dattaraja, H. S., Kumar, S. S., Sukumar, R., & Comita, L. S. (2023). Local- and landscape-scale drivers of terrestrial herbaceous plant diversity along a tropical rainfall gradient in Western Ghats, India. Journal of Ecology, 111(5), 1021–1036. https://doi.org/10.1111/1365-2745.14075

Schleuning, M., Huamán, V., & Matthies, D. (2008). Flooding and canopy dynamics shape the demography of a clonal Amazon understorey herb. Journal of Ecology, 96(5), 1045–1055. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01416.x

Singh, P., Bargali, H., Pant, S., & Negi, G. C. S. (2024). Diversity, yield potential and economic value of medicinal herbs in dominant forests of western Himalaya. Trees, Forests and People, 17. https://doi.org/10.1016/j.tfp.2024.100625

Sun, J. W. C., Sharifi, M. R., & Rundel, P. W. (2022). Plasticity in Compensatory Growth to Artificial Defoliation and Light Availability in Four Neotropical Understory and Forest Edge Herb Species. Biology, 11(10). https://doi.org/10.3390/biology11101532

Tuornisto2, H., Ruokolainen, K., Poulsen, A. D., Moran3, R. C., Quintana, C., Caiias, G., & Celi, J. (2002). Distribution and Diversity of Pteridophytes and Melastomataceae along Edaphic Gradients in Yasuni National Park, Ecuadorian Amazonia'. In BlOTROPlCA (Vol. 34, Issue 4).

Valencia, R., Foster, R. B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J. C., Hernández, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magård, E., & Balslev, H. (2004). Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: Large forest plot in eastern Ecuador. Journal of Ecology, 92(2), 214–229. https://doi.org/10.1111/J.0022-0477.2004.00876.X