

Artículo original

## Composición y distribución de los helechos y licófitos del bosque muy húmedo premontano: vereda Vergel Alto (Cubarral – Meta), Colombia

## Composition and distribution of ferns and lycophytes of the very humid premontane forest: Vergel Alto (Cubarral - Meta, Colombia)

Alejandra Morales-G<sup>1</sup>,  José Murillo-A<sup>2,\*</sup>,  Luz Stella Suárez-S<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Facultad de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad de los Llanos, Villavicencio, Colombia

<sup>2</sup> Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

### Resumen

Se presenta aquí la composición y distribución de los helechos y los licófitos de un bosque muy húmedo premontano localizado en la vereda Vergel Alto, municipio de Cubarral, Meta, cordillera Oriental de Colombia, entre los 1000 y los 1900 m de altitud. Se registraron 116 especies pertenecientes a 51 géneros de 19 familias. Se encontraron 110 especies de helechos y solo seis especies de licófitos. Este es el primer registro de 53 de tales especies en el departamento del Meta. Las familias con mayor número de géneros fueron Polypodiaceae (10), Blechnaceae (5), Dryopteridaceae (5) y Pteridaceae (5). Los géneros con el mayor número de especies fueron *Elaphoglossum* (10 spp.), *Asplenium* (9 spp.), *Cyathea* (7 spp.) e *Hymenophyllum* (7 spp.). Los restantes géneros incluyeron cinco o menos especies. La mayoría de las especies son exclusivamente terrestres (36,2 %) y en menor proporción hay epífitas (31,9 %) y rupícolas (6 %). La mayor concentración de especies se presentó a los 1600 m de altitud. Al comparar la composición de especies con regiones cercanas, se encontró que la vereda Vergel Alto presenta mayor similitud con la región del Guavio y Santa María (46,7 %) que con La Macarena (40,3 %). Se elaboró, además, un catálogo con las especies de la región, que incluye datos sobre su distribución, su hábito, su hábitat y las colecciones examinadas.

**Palabras clave:** Catálogo; Distribución altitudinal; Diversidad; Monilofitos; Pteridófitas.

### Abstract

We present here the composition and distribution of ferns and lycophytes of a very humid premontane forest located between 1000 and 1900 m of elevation in the Vergel Alto rural district, municipality of Cubarral, Meta, Colombian Eastern Cordillera. We recorded 116 species belonging to 51 genera and 19 families: 110 fern species and only six lycophyte species. Fifty-three species were recorded for the first time in the department of Meta. The families with the highest number of genera were Polypodiaceae (10), Blechnaceae (5), Dryopteridaceae (5), and Pteridaceae (5). The genera with the highest number of species were *Elaphoglossum* (10 spp.), *Asplenium* (9 spp.), *Cyathea* (7 spp.), and *Hymenophyllum* (7 spp.). The remaining genera have five or fewer species. Most of the species are exclusively terrestrial (36.2%) and, to a lesser extent, epiphytes (31.9%) or rupicolous (6%). The highest concentration of species occurred at 1600 m of elevation. Comparing the species composition with nearby regions, we found that Vergel Alto is more similar to the Guavio and Santa María regions (46.7%) than La Macarena (40.3%). We also prepared a catalog with all species from Vergel Alto, including data on their distribution, habit, habitat, and the collections examined.

**Keywords:** Altitudinal distribution; Catalogue; Diversity, Monilophytes, Pteridophytes.

**Citación:** Morales-G A, *et al.*  
Composición y distribución de los helechos y licófitos del bosque muy húmedo premontano: vereda Vergel Alto (Cubarral – Meta), Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 2025 May 7. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.3158>

**Editor:** Elizabeth Castañeda

**\*Correspondencia:**

José Murillo-A; [jcmurilloa@unal.edu.co](mailto:jcmurilloa@unal.edu.co)

**Recibido:** 4 de febrero de 2025

**Aceptado:** 22 de abril de 2025

**Publicado en línea:** 7 de mayo de 2025



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

## Introducción

Dentro del grupo de las plantas vasculares sin semillas se encuentran cerca de 10.600 especies de helechos y 1.330 especies de licófitos (**Pteridophyte Phylogeny Group-PPG I**, 2016), de las cuales en América se presentan cerca de 3.000 (Tryon & Tryon, 1982). En Colombia hay una considerable diversidad de helechos y licófitos, con cerca de 1.650 especies agrupadas en 157 géneros y 41 familias (Murillo-A. & Murillo-P., 2017; Murillo-P. *et al.*, 2016), que corresponden al 55 % de la riqueza de América y al 13,8 % de la riqueza mundial. Diversas regiones de Colombia se han estudiado para establecer la composición de estas plantas, entre ellas: Antioquia (Rodríguez, 2008), Boyacá (López *et al.*, 2007; Méndez & Murillo-A., 2014), Caldas (Sanín *et al.*, 2008) Caquetá (Alfonso & Murillo-A., 2000), Cauca (Ramírez & Macías, 2007), Chocó (Forero & Gentry, 1989; Lellinger, 1989; Murillo-A., 2004), Cundinamarca (Murillo-P. & Murillo-A., 2001; Triana-Moreno & Murillo-A., 2005), La Gorgona (Murillo-P., 1988; Murillo-P. & Lozano, 1989), Huila (Osorio, 1984), Nariño (Ramírez & Mendoza, 2002) y Santander (Bustos, 2001).

Para la Orinoquía, Rincón *et al.* (2014) registran 254 especies distribuidas en 77 géneros y 30 familias. En el departamento del Meta se han registrado 334 especies (Murillo-P. *et al.*, 2016), de las cuales 180, pertenecientes a 58 géneros y 17 familias, crecen en La Macarena (Murillo-P., 1997). Méndez y Murillo-A. (2014) han llevado a cabo trabajos en el piedemonte de la cordillera Oriental en Santa María, Boyacá, donde se registraron 183 especies, y en la región del Guavio, Cundinamarca, 278 especies (Murillo-A. *et al.*, 2008).

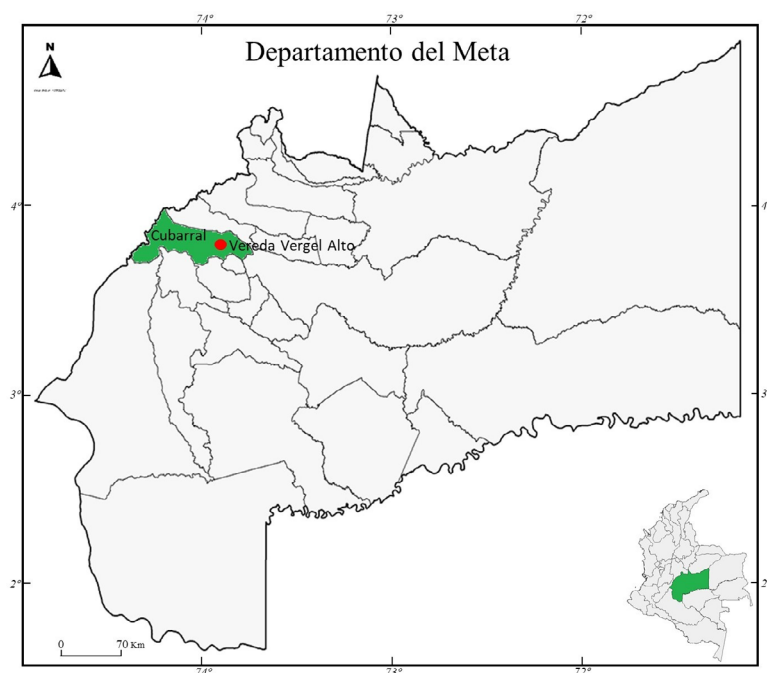
Aunque el estudio de los helechos y licófitos en Colombia ha empezado a cobrar importancia en el marco de las investigaciones botánicas nacionales, el estado de conocimiento de estas plantas en el departamento del Meta es insuficiente aún. Ante esta situación, la generación de inventarios florísticos se vuelve esencial, ya que son herramientas útiles para caracterizar los ecosistemas y conocer la distribución y la ecología de las especies, además, son la base de las estrategias de conservación de plantas (Minorta & Rangel-Ch., 2014). En este estudio nos propusimos conocer la composición y la diversidad de los helechos y licófitos de un bosque muy húmedo premontano de la cordillera Oriental, ubicado en la vereda Vergel Alto del municipio de Cubarral-Meta, como un primer aporte al estudio de estos grupos vegetales en la región.

### Área de estudio

El estudio se realizó en la vereda Vergel Alto (VVA) del municipio de Cubarral, localizada al suroccidente del departamento del Meta a 63 km de Villavicencio (03°46'45" N - 73°51'50" W) (Sistema integral de información departamental-SIID, 2011) (Figura 1). La vereda hace parte de la microcuenca Aguas Claras, que pertenece a la subcuenca del río Ariari. La VVA tiene una superficie de 1.675,85 ha, que equivalen al 37,25 % del área total de la microcuenca (Plan de Ordenación y Manejo de Cuencas Hidrográficas-POMCA Aguas Claras, 2005). La zona pertenece al bosque muy húmedo premontano (bmh-PM) según Holdridge (1987), al bosque subandino según van der Hammen y Rangel (1997) o al orobioma subandino de la cordillera Oriental según el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt-IAvH (2004). Presenta temperaturas que oscilan entre los 12 y los 23 °C (Cormacarena, 1999), la precipitación es superior a 4.500 mm/año, la evaporación media es de 1.332 mm/año (POMCA Aguas Claras, 2005) y la humedad relativa es del 96 % (Carvajal & Murcia, 2012).

## Materiales y métodos

Se hicieron cuatro salidas de campo entre abril y junio de 2016, durante las cuales se levantaron inventarios generales desde los 1.000 m (03° 49.5' N - 73° 53.4' W) hasta los 1.957 m (03° 51' N - 73° 54' W) de altitud. Se recolectaron muestras botánicas de los helechos y licófitos según la metodología estandarizada por Croft (1999). Las



**Figura 1.** Localización de la vereda Vergel Alto, municipio de Cubarral, microcuenca Aguas Claras

recolecciones se realizaron bajo el permiso marco 0255 (marzo de 2014) expedido por la Autoridad Nacional de Licencias Ambientales para la Universidad Nacional de Colombia. Los acrónimos de los herbarios están citados de acuerdo con **Thiers** (2024). Los ejemplares se prensaron, se preservaron en alcohol y se llevaron al Herbario de la Universidad de los Llanos (LLANOS), donde se secaron y etiquetaron.

Las especies se identificaron usando las claves de **Lellinger** (1989), **Tryon y Stolze** (1991, 1992, 1993), **Moran y Riba** (1995), **Steyermark et al.** (1995) y **Mickel y Smith** (2004). Se utilizaron las claves de **León-B.** (1993) para *Campyloneurum*, **León-P.** (2012) para *Ceradenia*, **Navarrete y Ollgaard** (2000) para *Dennstaedtia*, y **Rojas** (2010) para *Saccoloma*. Se siguió el sistema de clasificación propuesto por el **PPG I** (2016).

Los especímenes se compararon con los ejemplares del Herbario Nacional Colombiano (COL) y fueron corroborados por especialistas en los géneros *Elaphoglossum*, *Cyathea*, *Meniscium*, *Pleopeltis* y *Serpocaulon*. La escritura de los nombres científicos y su actualización nomenclatural se consultó en el **International Plants Names Index-IPNI** (2024), la **Ferns and Lycophytes List** (**Hassler**, 1994-2024) y **Tropicos.org** (2024). Los ejemplares fueron incluidos en las colecciones de LLANOS, con duplicados en COL.

#### **Análisis de datos**

Para evaluar las afinidades florísticas entre diferentes áreas de la vertiente oriental de la cordillera Oriental, se comparó la composición de especies de VVA con la región del Guavio en Cundinamarca (**Murillo-A. et al.**, 2008) y Santa María en Boyacá (**Méndez & Murillo-A.**, 2014), y se incluyó también la serranía de La Macarena (**Murillo-P.**, 1997). En el Guavio se seleccionaron únicamente aquellas especies dentro del rango altitudinal de los 1000 a los 2000 m, en el que se incluyen 122 especies de las 278 reportadas para esta región (**Murillo-A. et al.**, 2008). La similitud entre regiones y por rango altitudinal se analizó con el coeficiente de Jaccard cualitativo calculado con el programa PAST Version 3.14 (**Hammer et al.**, 2001), el cual expresa la semejanza entre dos muestras solo considerando la composición de especies a partir de datos cualitativos (presencia/ausencia de especies) (**Moreno**, 2001).

### Catálogo

Con las especies encontradas se elaboró un catálogo (ver material suplementario) organizado en orden alfabético siguiendo el sistema de clasificación propuesto por el **PPG I** (2016). Debajo del nombre de la familia aparece el número de géneros y especies encontrados y bajo cada género aparece el número de especies que tiene. Para cada especie aparece el hábito, el hábitat y la altitud registrados en la VVA; también se incluye información sobre la distribución mundial (**Moran & Riba**, 1995) y nacional (**Murillo-P. et al.**, 2016). Además, se incluyen los ejemplares examinados indicando el recolector, el número de colección y los herbarios en los que fueron depositados.

## Resultados y discusión

### Composición

En la VVA se encontraron 116 especies pertenecientes a 51 géneros y 19 familias; 110 especies eran helechos y seis especies licófitos (**Tabla 1**). Los estudios locales de helechos y licófitos en el Meta se han hecho únicamente en la serranía de La Macarena (**Murillo-P.**, 1997); otros estudios de índole regional son los de **Rincón et al.** (2014) para toda la Orinoquía y, más recientemente, el catálogo de los pteridófitos de Colombia (**Murillo-P. et al.**, 2016), en el que se registraron 334 especies en este departamento. Este es uno de los trabajos pioneros en el bosque muy húmedo premontano de la cordillera Oriental en el Meta, donde el número de especies de helechos y licófitos registrados en la VVA representan el 34,7 % de la pteridoflora del departamento y el 7 % de la nacional. De estas, 53 especies corresponden a nuevos registros para el Meta, elevando el número de especies a 387, lo que contribuye claramente al conocimiento de estas plantas en la región. El elevado número de nuevos registros se debe principalmente a los escasos muestreos que se habían hecho en el departamento, por lo que se insta a realizar más recolecciones para tener una mejor aproximación a la riqueza de especies en esta zona del país.

Otros estudios en la cordillera Oriental comprenden áreas y rangos altitudinales mayores. De la región del Guavio, con 366.556 ha, se incluyeron ocho municipios del departamento de Cundinamarca y gran parte de la vertiente oriental entre los 400 y los 3.875 m, donde se registraron 278 especies (0,00076 especie/ha) (**Murillo-A. et al.**, 2008). El estudio en el municipio de Santa María (Boyacá), compuesta por 20 veredas entre los 400 y 2600 m y una extensión menor a las 32.600 ha, se registraron 183 especies (0,006 especies/ha) (**Méndez & Murillo-A.**, 2014). Además, en la serranía de La Macarena, con 629.280 ha y un rango altitudinal entre los 500 y los 2000 m, se registraron 180 especies (0,0029 especies/ha) (**Murillo-P.**, 1997). Comparada con estos estudios, la VVA, cuya área es de 1.675 ha y se registraron 116 especies, tiene 0,07 especies/ha, lo que la convierte en una zona de alta diversidad de helechos y licófitos, riqueza que se ve favorecida por la alta precipitación (>4.500 mm/año) (**POMCA Aguas Claras**, 2005) y humedad relativa (96 %) (**Carvajal & Murcia**, 2012) de la región. Estas características ambientales se consideran de gran importancia para el establecimiento de los helechos y licófitos (**Page**, 2002), lo que explica la gran diversidad de estos grupos de plantas en zonas tropicales (**Kreft et al.**, 2010).

La familia con el mayor número de géneros fue Polypodiaceae (10 géneros, 19,6 %). Con cinco géneros están Dryopteridaceae (9,8 %), Blechnaceae (9,8 %) y Pteridaceae (9,8 %), en tanto que las familias restantes registraron menos de cuatro géneros. En 11 familias se presentó un solo género (21,5%) (**Tabla 1**). El patrón de diversidad de las familias más ricas de helechos en la VVA es similar al de Guavio (**Murillo-A. et al.**, 2008), Santa María (**Méndez & Murillo-A.**, 2014) y la serranía de La Macarena (**Murillo-P.**, 1997). En la VVA la mayor diversidad se encontró en la familia Polypodiaceae, similar a la encontrada por **Méndez y Murillo-A.** (2014) en Santa María, por **Murillo-P.** (1997) en La Macarena y por **Murillo-A. et al.** (2008) en el Guavio. Otras familias con gran diversidad en todas estas regiones son Dryopteridaceae, Hymenophyllaceae y Pteridaceae. Entre los licófitos, la VVA está pobremente representada, con solo seis especies, resultado similar a

**Tabla 1.** Composición de los helechos y licófitos de la vereda Vergel Alto

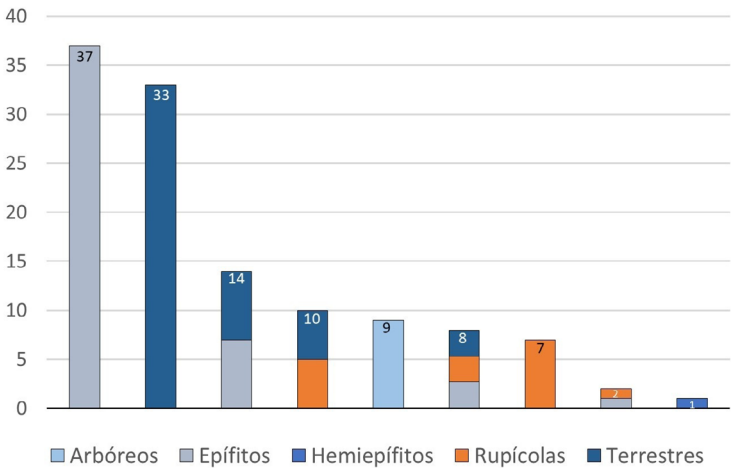
| Familia          | No. de géneros | No. especies | Género                | No. especies |
|------------------|----------------|--------------|-----------------------|--------------|
| Aspleniaceae     | 1              | 9            | <i>Asplenium</i>      | 9            |
| Athyriaceae      | 1              | 2            | <i>Diplazium</i>      | 2            |
| Blechnaceae      | 5              | 9            | <i>Austroblechnum</i> | 2            |
|                  |                |              | <i>Blechnum</i>       | 2            |
|                  |                |              | <i>Lomaridium</i>     | 2            |
|                  |                |              | <i>Parablechnum</i>   | 2            |
|                  |                |              | <i>Salpichlaena</i>   | 1            |
| Cyatheaceae      | 1              | 7            | <i>Cyathea</i>        | 7            |
| Dennstaedtiaceae | 4              | 6            | <i>Blotiella</i>      | 1            |
|                  |                |              | <i>Dennstaedtia</i>   | 2            |
|                  |                |              | <i>Histiopteris</i>   | 1            |
|                  |                |              | <i>Hypolepis</i>      | 2            |
| Dicksoniaceae    | 1              | 1            | <i>Lophosoria</i>     | 1            |
| Dryopteridaceae  | 5              | 14           | <i>Bolbitis</i>       | 1            |
|                  |                |              | <i>Elaphoglossum</i>  | 10           |
|                  |                |              | <i>Megalastrum</i>    | 1            |
|                  |                |              | <i>Olfersia</i>       | 1            |
|                  |                |              | <i>Polybotrya</i>     | 1            |
| Gleicheniaceae   | 1              | 1            | <i>Sticherus</i>      | 1            |
| Hymenophyllaceae | 4              | 14           | <i>Didymoglossum</i>  | 1            |
|                  |                |              | <i>Hymenophyllum</i>  | 7            |
|                  |                |              | <i>Polyphlebium</i>   | 2            |
|                  |                |              | <i>Trichomanes</i>    | 4            |
| Lindsaeaceae     | 1              | 1            | <i>Lindsaea</i>       | 1            |
| Lomariopsidaceae | 1              | 1            | <i>Dracoglossum</i>   | 1            |
| Lycopodiaceae    | 3              | 4            | <i>Lycopodium</i>     | 1            |
|                  |                |              | <i>Palhinhaea</i>     | 1            |
|                  |                |              | <i>Phlegmariurus</i>  | 2            |
| Nephrolepidaceae | 1              | 2            | <i>Nephrolepis</i>    | 2            |
| Oleandraceae     | 1              | 1            | <i>Oleandra</i>       | 1            |
| Polypodiaceae    | 10             | 26           | <i>Alansmia</i>       | 1            |
|                  |                |              | <i>Campyloneurum</i>  | 4            |
|                  |                |              | <i>Ceradenia</i>      | 2            |
|                  |                |              | <i>Cochlidium</i>     | 2            |
|                  |                |              | <i>Melpomene</i>      | 1            |
|                  |                |              | <i>Microgramma</i>    | 3            |
|                  |                |              | <i>Moranopteris</i>   | 1            |
|                  |                |              | <i>Mycopteris</i>     | 1            |
|                  |                |              | <i>Pleopeltis</i>     | 5            |
|                  |                |              | <i>Serpocaulon</i>    | 6            |
| Pteridaceae      | 5              | 7            | <i>Jamesonia</i>      | 1            |
|                  |                |              | <i>Pityrogramma</i>   | 1            |
|                  |                |              | <i>Pteris</i>         | 3            |
|                  |                |              | <i>Radiovittaria</i>  | 1            |
|                  |                |              | <i>Vittaria</i>       | 1            |
| Saccolomataceae  | 1              | 1            | <i>Saccoloma</i>      | 1            |
| Thelypteridaceae | 4              | 8            | <i>Amauropelta</i>    | 4            |
|                  |                |              | <i>Cyclosorus</i>     | 1            |
|                  |                |              | <i>Meniscium</i>      | 2            |
|                  |                |              | <i>Steiropteris</i>   | 1            |
| Selaginellaceae  | 1              | 2            | <i>Selaginella</i>    | 2            |
| Total 19         | 51             | 116          | 51                    | 116          |

lo obtenido en el Guavio (Murillo-A. et al., 2008), donde se registraron nueve especies, pero contrario a lo registrado en Santa María (Méndez & Murillo-A., 2014) y La Macarena (Murillo-P., 1997), donde son más diversos, con 14 y 17 especies, respectivamente.

En la VVA los géneros con el mayor número de especies fueron *Elaphoglossum* (10 spp.), *Asplenium* (9 spp.), *Cyathea* (7 spp.), *Hymenophyllum* (7 spp.), *Serpocaulon* (6 spp.) y *Pleopeltis* (5 spp.). Nueve géneros presentaron dos especies y 25 géneros solo registraron una especie (Tabla 1). La riqueza de géneros es similar a la del Guavio (Murillo-A. et al., 2008), Santa María (Méndez & Murillo-A., 2014) y la serranía de La Macarena (Murillo-P., 1997). Cabe anotar que *Adiantum* es muy diverso en las regiones con las que se ha comparado la VVA, en la que no se registró ninguna especie de este género. La recolección en aquellos sitios donde no se tuvo acceso por lo inhóspito de la zona, quizás permitiría encontrar especies de *Adiantum* y, así, aumentar la riqueza de especies de VVA.

**Hábito y hábitat de los helechos y licófitos**

Las especies de helechos y licófitos de la VVA prefieren hábitos terrestres (36,2 %, 42 spp.) y epífitos (31,9 %, 37 spp.), en tanto que solo el 6,03 % (7 spp.) son rupícolas y el 0,86 % hemipífitas (una especie) (Figura 2, Tabla 2). El 12,1 % (14 especies) son



**Figura 2.** Número de especies por hábitos de crecimiento

**Tabla 2.** Distribución altitudinal, hábito y hábitat de los helechos y licófitos de la vereda Vergel Alto. Ar.: arbóreo; Epí.: epífito; Hem.: hemiepífito; Rup.: rupícola; Ter.: terrestre; B.: interior del bosque; Q.: borde de quebrada; S.: borde de sendero; P.: potrero

| Especie                                                             | Altitud (m) | Hábito           | Hábitat    |
|---------------------------------------------------------------------|-------------|------------------|------------|
| <i>Alansmia cultrata</i> (Bory ex Willd.) Moguel y M. Kessler       | 1957        | Epí.             | Q.         |
| <i>Amauropelta linkiana</i> (C. Presl) Pic. Serm.                   | 1145        | Ter.             | S.         |
| <i>Amauropelta oligocarpa</i> (Humb. y Bonpl. ex Willd.) Pic. Serm. | 1153 – 1617 | Ter.             | S., P.     |
| <i>Amauropelta pterioidea</i> (Klotzsch) O. Alvarez                 | 1768 – 1790 | Ter.             | S.         |
| <i>Amauropelta rudis</i> (Kunze) Pic. Serm.                         | 1617        | Ter.             | P.         |
| <i>Asplenium auriculatum</i> Sw.                                    | 1806        | Epí.             | S.         |
| <i>Asplenium auritum</i> Sw.                                        | 1091 – 1657 | Epí., Ter., Rup. | S., Q., P. |
| <i>Asplenium cirrhatum</i> Rich. ex Willd.                          | 1123 – 1145 | Epí., Ter.       | S.         |
| <i>Asplenium dissectum</i> Sw.                                      | 1640        | Epí.             | Q.         |
| <i>Asplenium flabellulatum</i> Kunze                                | 1131        | Epí., Ter.       | S.         |
| <i>Asplenium juglandifolium</i> Lam.                                | 1120        | Terr.            | S.         |
| <i>Asplenium rutaceum</i> (Willd.) Mett.                            | 1123 – 1645 | Epí., Ter., Rup. | S., P.     |

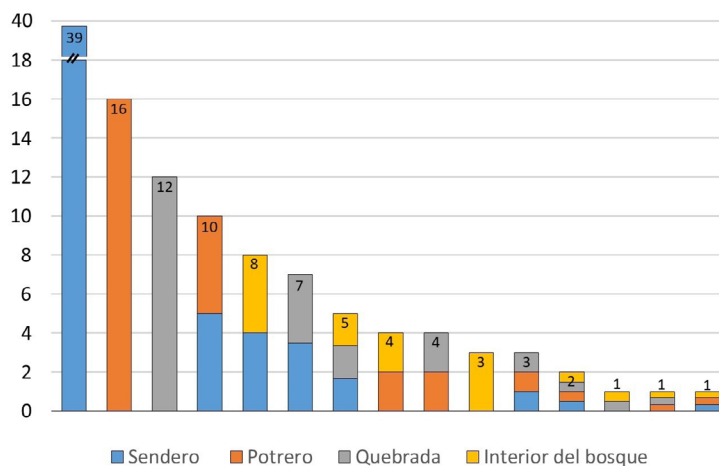
| Especie                                                            | Altitud (m) | Hábito           | Hábitat    |
|--------------------------------------------------------------------|-------------|------------------|------------|
| <i>Asplenium salicifolium</i> L.                                   | 1091 – 1123 | Epí., Ter.       | S.         |
| <i>Asplenium</i> sp.                                               | 1131 – 1674 | Epí.             | S., B.     |
| <i>Austroblechnum divergens</i> (Kunze) Gasper y V.A.O. Dittrich   | 1081        | Epí.             | Q.         |
| <i>Austroblechnum lehmannii</i> (Hieron.) Gasper y V.A.O. Dittrich | 1617 – 1657 | Ter.             | P.         |
| <i>Blechnum polypodioides</i> Raddi                                | 1131 – 1657 | Epí., Ter., Rup. | S., P.     |
| <i>Blechnum</i> sp.                                                | 1859        | Ter.             | S.         |
| <i>Blotiella aurita</i> (L.) Boudrie, Cremers & Viane              | 1518        | Ter.             | S.         |
| <i>Bolbitis aliena</i> (Sw.) Alston                                | 1105 – 1518 | Ter.             | S.         |
| <i>Campyloneurum brevifolium</i> (Lodd. ex Link) Link              | 1107 – 1194 | Epí.             | S.         |
| <i>Campyloneurum chlorolepis</i> Alston                            | 1120        | Epí.             | S.         |
| <i>Campyloneurum phyllitidis</i> (L.) C. Presl                     | 1093        | Epí.             | S.         |
| <i>Campyloneurum repens</i> (Aubl.) C. Presl                       | 1096 – 1105 | Epí.             | S., Q.     |
| <i>Ceradenia kalbreyeri</i> (Baker) L.E. Bishop                    | 1640 – 1765 | Epí., Ter.       | S., B.     |
| <i>Ceradenia meridensis</i> (Klotzsch) L.E. Bishop                 | 1617        | Epí.             | P.         |
| <i>Christella hispidula</i> (Decne.) Holtum                        | 1617        | Ter.             | P.         |
| <i>Cochlidium linearifolium</i> (Desv.) Maxon ex C. Chr.           | 1546 – 1750 | Epí.             | Q., P.     |
| <i>Cochlidium serrulatum</i> (Sw.) L.E. Bishop                     | 1069 – 1869 | Epí., Ter., Rup. | S., Q., P. |
| <i>Cyathea andina</i> (H. Karst.) Domin                            | 1091        | Ar.              | Q.         |
| <i>Cyathea delgadii</i> Pohl ex Sternb.                            | 1104        | Ar.              | S.         |
| <i>Cyathea horrida</i> (L.) Sm.                                    | 1190        | Ar.              | S.         |
| <i>Cyathea lindeniana</i> C. Presl                                 | 1668        | Ar.              | B.         |
| <i>Cyathea pauciflora</i> (Kuhn) Lellinger                         | 1229 – 1506 | Ar.              | S., Q.     |
| <i>Cyathea squamipes</i> H. Karst.                                 | 1567 – 1815 | Ar.              | Q., B.     |
| <i>Cyathea</i> sp.                                                 | 1546        | Ar.              | P.         |
| <i>Dennstaedtia cornuta</i> (Kaulf.) Mett.                         | 1675 – 1815 | Ter.             | S., B.     |
| <i>Dennstaedtia obtusifolia</i> (Willd.) T. Moore                  | 1120        | Ter.             | S.         |
| <i>Didymoglossum kraussii</i> (Hook. y Grev.) C.Presl              | 1083        | Epí.             | Q.         |
| <i>Diplazium carnosum</i> Christ                                   | 1081 – 1675 | Ter.             | S., Q., B. |
| <i>Diplazium diplazioides</i> (Klotzsch y H. Karst.) Alston        | 1104 – 1650 | Ter.             | S., P.     |
| <i>Dracoglossum plantagineum</i> (Jacq.) Christenh.                | 1083 – 1096 | Ter., Rup.       | Q.         |
| <i>Elaphoglossum aschersonii</i> Hieron.                           | 1617        | Epí.             | P.         |
| <i>Elaphoglossum ciliatum</i> (C. Presl) T. Moore                  | 1227 – 1229 | Epí.             | S., Q.     |
| <i>Elaphoglossum eximium</i> (Mett.) Christ                        | 1640 – 1834 | Epí., Ter., Rup. | S., B.     |
| <i>Elaphoglossum laminarioides</i> (Bory) T. Moore                 | 1105        | Epí.             | S.         |
| <i>Elaphoglossum lingua</i> (Raddi) Brack.                         | 1617 - 1668 | Epí.             | B., P.     |
| <i>Elaphoglossum peltatum</i> (Sw.) Urb.                           | 1145        | Epí.             | S.         |
| <i>Elaphoglossum productum</i> Rosenst.                            | 1617        | Epí.             | P.         |
| <i>Elaphoglossum</i> sp. 1                                         | 1640        | Ter.             | P.         |
| <i>Elaphoglossum</i> sp. 2                                         | 1668 – 1834 | Epí.             | S., B.     |
| <i>Elaphoglossum</i> sp. 3                                         | 1617 - 1640 | Epí., Ter.       | P.         |
| <i>Histiopteris incisa</i> (Thunb.) J. Sm.                         | 1617 – 1814 | Ter.             | S.         |
| <i>Hymenophyllum fucoides</i> (Sw.) Sw.                            | 1776 – 1957 | Epí.             | S., Q.     |
| <i>Hymenophyllum karstenianum</i> J.W. Sturm                       | 1617 – 1640 | Epí., Ter.       | P.         |
| <i>Hymenophyllum lindenii</i> Hook.                                | 1675 – 1802 | Epí.             | S., B.     |
| <i>Hymenophyllum microcarpum</i> Desv.                             | 1567 – 1957 | Terr., Rup.      | S., Q., B. |
| <i>Hymenophyllum myriocarpum</i> Hook.                             | 1546        | Rup.             | P.         |
| <i>Hymenophyllum plumieri</i> Hook. y Grev.                        | 1546 – 1957 | Epí.             | Q., O.     |
| <i>Hymenophyllum polyanthos</i> (Sw.) Sw.                          | 1123 – 1850 | Epí., Ter.       | S., Q., B. |
| <i>Hypolepis hostilis</i> (Kunze) C. Presl                         | 1506        | Ter.             | S.         |
| <i>Hypolepis stuebelii</i> Hieron.                                 | 1617        | Ter.             | P.         |
| <i>Jamesonia flexuosa</i> (Humb. y Bonpl.) Christenh.              | 1867 – 1869 | Epí., Ter.       | S.         |
| <i>Lindsaea quadrangularis</i> Raddi                               | 1403        | Rup.             | S.         |

| Especie                                                          | Altitud (m) | Hábito           | Hábitat        |
|------------------------------------------------------------------|-------------|------------------|----------------|
| <i>Lomaridium binervatum</i> (Poir.) Gasper y V.A.O. Dittrich    | 1675 – 1811 | Ter., Rup.       | S., B.         |
| <i>Lomaridium ensiforme</i> (Liebm.) Gasper y V.A.O. Dittrich    | 1666        | Rup.             | B.             |
| <i>Lophosoria quadripinnata</i> (J.F. Gmel.) C. Chr.             | 1506 – 1650 | Ar.              | S., Q., B., P. |
| <i>Lycopodium clavatum</i> L.                                    | 1547 – 1550 | Ter.             | P.             |
| <i>Megalastrum</i> sp.                                           | 1145        | Ter.             | S.             |
| <i>Melpomene</i> sp.                                             | 1567        | Epí.             | Q.             |
| <i>Meniscium arborescens</i> Humb y & Bonpl. ex Willd.           | 1617        | Ter.             | P.             |
| <i>Meniscium serratum</i> Cav.                                   | 1120        | Ter.             | S.             |
| <i>Microgramma dictyophylla</i> (Kunze ex Mett.) de la Sota      | 1096 – 1107 | Epí.             | S., Q.         |
| <i>Microgramma lycopodioides</i> (L.) Copel.                     | 1083 – 1617 | Epí., Ter.       | Q., P.         |
| <i>Microgramma percussa</i> (Cav.) de la Sota                    | 1145 – 1657 | Epí.             | S., P.         |
| <i>Moranopteris taenifolia</i> (Jenman) R.Y. Hirai y J. Prado    | 1198 – 1567 | Epí., Ter.       | S., Q.         |
| <i>Mycopteris semihirsuta</i> (Klotzsch) Sundue                  | 1662 – 1957 | Epí.             | S., Q., B.     |
| <i>Nephrolepis cordifolia</i> (L.) C. Presl                      | 1123        | Ter.             | S.             |
| <i>Nephrolepis undulata</i> (Afzel. ex Sw.) J. Sm.               | 1123 – 1617 | Epí., Ter.       | S., P.         |
| <i>Oleandra pilosa</i> Hook.                                     | 1516        | Epí.             | S.             |
| <i>Olfersia cervina</i> (L.) Kunze                               | 1120 – 1123 | Ter.             | S.             |
| <i>Palhinhaea cernua</i> (L.) Vasc. y Franco                     | 1547 – 1550 | Ter.             | P.             |
| <i>Parablechnum cordatum</i> (Desv.) Gasper y Salino             | 1859        | Ter.             | S.             |
| <i>Parablechnum falciforme</i> (Liebm.) Gasper y Salino          | 1823        | Ter.             | S.             |
| <i>Phlegmariurus aqualupianus</i> (Spring) B. Øllg.              | 1617 – 1750 | Epí., Rup.       | B., P.         |
| <i>Phlegmariurus reflexus</i> (Lam.) B. Øllg.                    | 1617 – 1750 | Rup.             | B., P.         |
| <i>Pityrogramma calomelanos</i> (L.) Link                        | 1140        | Ter.             | Q.             |
| <i>Pleopeltis astrolepis</i> (Liebm.) E. Fourn.                  | 1107        | Epí.             | S.             |
| <i>Pleopeltis complanata</i> (Weath.) E.A. Hooper                | 1123 – 1640 | Epí., Ter.       | S., P.         |
| <i>Pleopeltis furcata</i> aff. (L.) A.R. Sm.                     | 1107 – 1123 | Epí.             | S.             |
| <i>Pleopeltis macrocarpa</i> (Bory ex Willd.) Kaulf.             | 1657        | Epí.             | S., B., P.     |
| <i>Pleopeltis remota</i> (Desv.) A.R. Sm.                        | 1091 – 1657 | Epí.             | Q., P.         |
| <i>Polybotrya suberecta</i> (Baker) C. Chr.                      | 1403        | Epí.             | S.             |
| <i>Polyphlebium diaphanum</i> (Kunth) Ebihara y Dubuisson        | 1123        | Rup.             | S.             |
| <i>Polyphlebium hymenophylloides</i> (Bosch) Ebihara y Dubuisson | 1812        | Rup.             | Q.             |
| <i>Pteris altissima</i> Poir.                                    | 1069 – 1081 | Ter.             | Q.             |
| <i>Pteris podophylla</i> Sw.                                     | 1069        | Ter.             | Q.             |
| <i>Pteris speciosa</i> Kuhn                                      | 1190        | Ter.             | S.             |
| <i>Radiovittaria stipitata</i> (Kunze) E.H. Crane                | 1528        | Epí.             | S.             |
| <i>Saccoloma nigrescens</i> (Kunze) A. Rojas                     | 1675        | Ter.             | B.             |
| <i>Salpichlaena volubilis</i> (Kaulf.) J. Sm.                    | 1518 – 1815 | Hem.             | S., B.         |
| <i>Selaginella chrysoleuca</i> Spring                            | 1546 – 1753 | Ter., Rup.       | S., P.         |
| <i>Selaginella flexuosa</i> Spring                               | 1567        | Rup.             | Q.             |
| <i>Serpocaulon articulatum</i> (C. Presl) Schwartsb. y A.R. Sm.  | 1093 – 1111 | Epí.             | S.             |
| <i>Serpocaulon caceresii</i> (Sodi) A.R. Sm.                     | 1083 – 1123 | Epí., Ter.       | S., Q.         |
| <i>Serpocaulon dissimile</i> (L.) A.R. Sm.                       | 1107 – 1271 | Epí.             | S.             |
| <i>Serpocaulon fraxinifolium</i> (Jacq.) A.R. Sm.                | 1617 – 1675 | Epí.             | Q., B., P.     |
| <i>Serpocaulon levigatum</i> (Cav.) A.R. Sm.                     | 1617 – 1657 | Epí.             | P.             |
| <i>Serpocaulon triseriale</i> (Sw.) A.R. Sm.                     | 1123 – 1668 | Epí., Ter., Rup. | S., P.         |
| <i>Steiropteris decussata</i> (L.) A.R. Sm.                      | 1643 – 1818 | Ar.              | S., Q., B.     |
| <i>Sticherus pallescens</i> (Mett.) Vareschi                     | 1506        | Ter.             | S.             |
| <i>Trichomanes crinitum</i> Sw.                                  | 1546 – 1802 | Epí., Rup.       | S., P.         |
| <i>Trichomanes elegans</i> Rich.                                 | 1123 – 1145 | Ter., Rup.       | S.             |
| <i>Trichomanes pellucens</i> Kunze                               | 1542 – 1846 | Epí., Ter., Rup. | S., Q., B., P. |
| <i>Trichomanes vandenboschii</i> P.G. Windisch                   | 1145 – 1650 | Epí., Ter., Rup. | S., Q., P.     |
| <i>Vittaria graminifolia</i> Kaulf.                              | 1617 – 1750 | Epí., Ter.       | B., P.         |

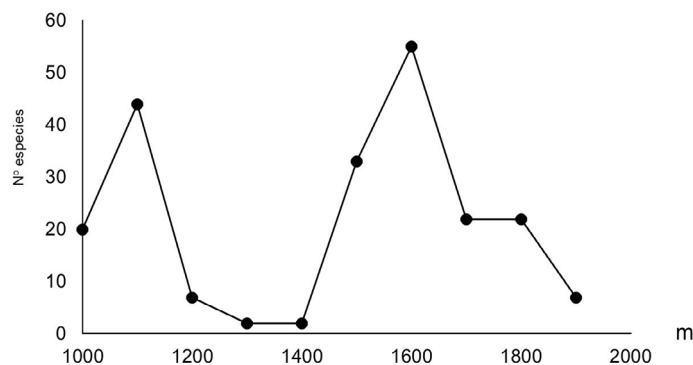
terrestres y epífitas, el 4,3 % (5 especies) terrestres y rupícolas y el 1,7 % (2 especies) epífitas y rupícolas. El 6,9 % (8 especies) de las especies son terrestres, epífitas y rupícolas. En cuanto al hábitat (**Figura 3**), el 60,3 % (70 spp.) de las especies crecen en un solo hábitat; el 33,62 % (39 spp.) se encontraron en el borde de los senderos, el 13,8 % (16 spp.) en potreros, el 10,3% (12 spp.) en bordes de quebrada y el 2,6 % (3 spp.) en el interior del bosque. El 39,7 % (46 spp.) de las especies crecían en más de un hábitat, el 29,3 % (34 spp.), en dos y el 8,6 % (10 spp.), en tres. *Lophosoria quadripinnata* (J.F. Gmel.) C. Chr. y *Trichomanes pellucens* Kunze se encontraron en todos los hábitats.

### Distribución altitudinal

La mayor riqueza de helechos y licófitos se encontró a los 1600 m (47,4 %, 55 spp.), con una menor diversidad a menor y mayor altitud (**Figura 4**). Resultados similares también se han hallado en otros estudios que han analizado cómo el patrón de distribución de los helechos y licófitos depende de la variación altitudinal, encontrándose una mayor diversidad en altitudes medias (**Hemp, 2002; Kluge & Kessler, 2011; Kessler et al., 2011**). Algo similar se encontró en la región del Guavio (**Murillo-A. et al., 2008**), aunque la mayor concentración de especies se localizó a una altitud mayor, entre los 2000 y los 2500 m. La serranía de La Macarena (**Murillo-P., 1997**), no obstante, se diferencia en esto, pues la mayor riqueza se presentó entre los 200 y 540 m, quizás por las características tan particulares de este sistema montañoso, donde confluyen elementos amazónicos, guyaneses y andinos (**Hernández & Sánchez, 1992**).



**Figura 3.** Número de especies por hábitats



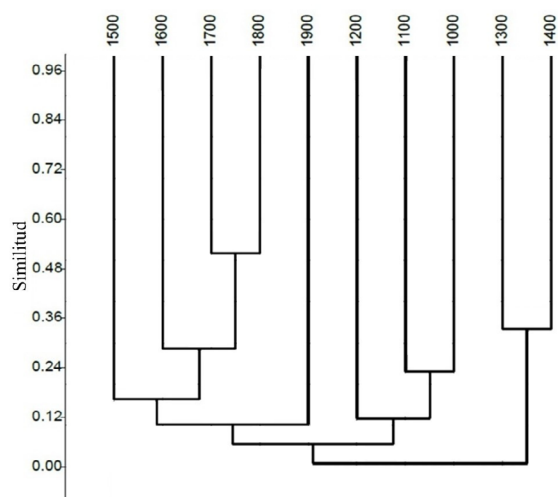
**Figura 4.** Distribución altitudinal de especies

La mayoría de las especies (80,2 %, 93 spp.) presentó una distribución altitudinal restringida (menos de 207 m, **Figura S1**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3158/4543>). Solamente 13 especies tuvieron una distribución altitudinal mayor de 500 m. *Cochlidium serrulatum* (Sw.) L.E. Bishop (800 m) e *Hymenophyllum polyanthos* (Sw.) Sw. (727 m) fueron las especies con mayor distribución altitudinal. En Ecuador (**Sklenář & Jørgensen**, 1999) y en África (**Hemp**, 2002) se han encontrado amplios rangos altitudinales para los helechos (>1000 m), mientras que en Bolivia los rangos son más cortos (en promedio 500 m) (**Bach et al.**, 2007). Debido a que las esporas de los helechos y licófitos son muy fácilmente dispersadas por el viento, se les considera como plantas con un amplio rango de distribución y por ello se ha propuesto que tienen una baja tasa de recambio de especies, con un índice de diversidad beta bajo (**Qian**, 2009). No obstante, en la VVA la mayoría de las especies tenían una distribución altitudinal restringida (**Figura S1**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3158/4543>) y poca similitud (cerca del 12 %) entre los distintos rangos altitudinales de la zona (**Figura 5**), lo que sugiere un alto recambio de especies. Un índice de diversidad beta alto también se ha encontrado en las montañas de México (**Sanginés-Franco et al.**, 2015).

En diversos estudios se ha evidenciado que estos grupos de plantas están adaptados a diversos factores ambientales y topográficos, entre ellos, la humedad, la temperatura, la radiación y la fertilidad del suelo (**Kreft et al.**, 2010; **Nagalingum et al.**, 2015). Todos estos factores determinan una gran complejidad de ambientes en todo el rango de la variación altitudinal, lo que estaría influyendo en la distribución y en la diversidad de los helechos y licófitos.

Los helechos en las regiones tropicales son más abundantes y tienen bajos rangos de distribución (**Rapoport**, 1982), lo que podría estar determinado por la poca tolerancia de las especies a los cambios ambientales en estas regiones (**Stevens**, 1989), lo que los hace más especialistas que generalistas. Al parecer, los taxones con alta diversidad beta a lo largo de un gradiente son aquellos poco tolerantes a los cambios ambientales (**Harrison et al.**, 1992), lo que podría explicar la distribución restringida de la mayoría de helechos y licófitos en la VVA.

En la zona de estudio se presenta un solo tipo de bosque, el bosque muy húmedo premontano, con un régimen de humedad similar a lo largo de la variación altitudinal, sin embargo, la complejidad topográfica, que incluye el tipo de suelo y la temperatura (que aquí no fueron evaluados), podrían influir en el establecimiento de los helechos y licófitos en la VVA. Se requieren estudios que contemplen la variación ambiental y topográfica para establecer las causas del alto recambio de especies en la VVA.



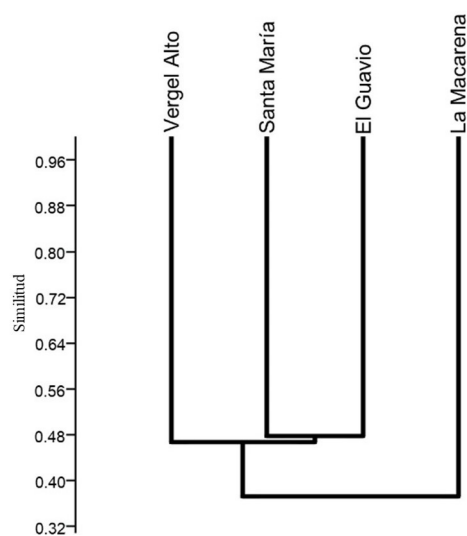
**Figura 5.** Dendrograma de similitud para datos de presencia y ausencia de especies por rango altitudinal

### **Distribución geográfica**

La mayoría de las especies encontradas en la VVA es neotropical (ver el catálogo en material suplementario), aunque algunas también se distribuyen en Canadá, Estados Unidos y Argentina. Con una mayor distribución en el Viejo Mundo están *Asplenium auritum* Sw., *Cochlidium serrulatum* (Sw.) L.E. Bishop, *Histiopteris incisa* (Thunb.) J. Sm. *Hymenophyllum polyanthos* (Sw.) Sw. *Nephrolepis cordifolia* (L.) C. Presl, *Nephrolepis undulata* (Afzel. ex Sw.) J. Sm., *Palhinhaea cernua* (L.) Vasc. y Franco, *Pleopeltis macrocarpa* (Bory ex Willd.) Kaulf. y *Pityrogramma calomelanos* (L.) Link.

Al comparar la composición de especies con la de regiones cercanas se encontró que la VVA tiene una similitud del 46,7 % con el Guavio (Murillo-A. *et al.*, 2008) y Santa María (Méndez & Murillo-A., 2014) (Figura 6), es decir, la vereda comparte con estas otras regiones el 43,1 % (50 spp.) de la riqueza de especies. Hay una menor similitud (40,3 %) de estas tres regiones con La Macarena (Figura 6). La afinidad florística se podría explicar por la cercanía geográfica de las tres áreas dentro de la cordillera Oriental. De acuerdo con el ensamblaje de dispersión, la similitud florística disminuye con la distancia geográfica y depende de la dispersión de las especies desde las comunidades circundantes (Jones *et al.*, 2006; Nóbrega *et al.*, 2011). El Guavio dista de la VVA cerca de 100 km y cerca de 130 km de Santa María, en tanto que La Macarena es más cercana (ca 85 km), por consiguiente, la similitud florística no estaría afectada por la distancia geográfica. En una comunidad también podría presentarse el ensamble de nicho, el cual depende de los factores ambientales (Jones *et al.*, 2006; Nóbrega *et al.*, 2011). Tanto la VVA como Santa María y el Guavio están localizados en la vertiente oriental de la cordillera Oriental y comparten el mismo tipo de bosque, muy húmedo premontano, lo que sugiere que podrían estar sujetos a factores ambientales similares, lo que permite una mayor área de distribución de las especies. Sin embargo, se requieren estudios adicionales para establecer si los eventos de dispersión o los factores ecológicos están influyendo en el patrón de distribución de los helechos y licófitos del piedemonte llanero.

Aunque la serranía de La Macarena tiene el menor índice de similitud con respecto a las otras regiones analizadas, comparte un buen número de especies con la VVA (40,3 %). Este elevado número de especies compartidas podría deberse a que, por su cercanía geográfica, La Macarena presenta afinidades florísticas significativas con la región andina y, además, constituye un refugio biogeográfico y eslabón de las biotas amazónica, orinocense, andina, guyanense, del Chocó colombiano y de Centroamérica (Gentry, 1982; Berry *et al.*, 1995).



**Figura 6.** Dendrograma de similitud para datos de presencia y ausencia de especies por regiones

## Conclusiones

El bosque muy húmedo premontano representa un ecosistema de gran valor biótico, con una gran diversidad de especies vegetales, especialmente de angiospermas. Son pocos los trabajos sobre los helechos y licófitos en este tipo de bosque. Específicamente en la cordillera Oriental solo están los trabajos realizados en la región del Guavio y en Santa María. Con este estudio en la VVA, departamento del Meta, se confirma la importancia de este bosque, pues de las 116 especies encontradas, 53 son nuevos registros para el departamento, elevando el número de especies del Meta a 387, lo que contribuye a un mejor conocimiento de estas plantas en la región. El gran número de nuevos registros se debe principalmente a los escasos muestreos que se han hecho en el departamento, que se han centrado principalmente en La Macarena. Es necesario hacer más recolecciones en diferentes zonas del departamento, lo que permitirá tener un mejor panorama de la riqueza de especies en esta zona del país.

## Información suplementaria

Ver información suplementaria en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3158/4543>

## Agradecimientos

Este trabajo forma parte de los resultados finales del proyecto “Helechos y Licófitos de la vereda Vergel Alto, municipio de Cubarral, Meta”, financiado por el Fondo Social para la educación superior del Meta – FSES en el marco del programa de formación del capital humano de alto nivel en el departamento del Meta 2016 - Jóvenes Investigadores. Agradecemos a los herbarios COL, LLANOS y UDBC por permitir la consulta de los ejemplares. Al Instituto de Ciencias Naturales y a la Universidad Nacional de Colombia por el uso de sus instalaciones y los equipos necesarios para el desarrollo del proyecto. Al programa de informática de la diversidad del Instituto de Ciencias Naturales y a Lauren Raz por facilitar los registros de las especies de la zona de estudio. A Carlos Parra por las facilidades brindadas en COL. A Lyndon Carvajal por facilitar toda la logística de campo en la Reserva Natural “Las Palmeras”. A David Camelo, Diana Forero, Fernando Giraldo, David Gutiérrez, Marcus Lehnert, Wilson Rodríguez, David Sanín, Luz Amparo Triana y Alejandra Vasco por la determinación y corroboración de las especies de los géneros *Cyathea*, *Elaphoglossum*, *Megalastrum*, *Meniscium*, *Pleopeltis* y *Serpocaulon*. A Luz Amparo Triana, Andrea León, y a los evaluadores anónimos por sus comentarios y sugerencias.

## Contribución de los autores

A.M.G, J.M.A y L.S.S. planearon la investigación; A.M.G y J.M.A participaron en la recolección del material en el campo, la identificaron taxonómica y el análisis de la información; A.M.G elaboró el primer manuscrito; A.M.G., J.M.A y L.S.S. revisaron y editaron la versión final del manuscrito.

## Conflicto de intereses

Los autores declaramos que no tenemos ningún conflicto de intereses.

## Referencias

- Alfonso, R., Murillo-A., J. (2000). Pteridófitos de Colombia III. Los pteridófitos de la región de Araracuara (Amazonía Colombiana). *Biota Colombiana*, 1, 217-223. <https://revistas.humboldt.org.co/index.php/biota/article/view/72>
- Bach, K., Kessler, M., Gradstein, S.R. (2007). A simulation approach to determine statistical significance of species turnover peaks in a species-rich tropical cloud forest. *Diversity and Distributions*, 13, 863-870. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00357.x>

- Berry, P. Huber, O., Holst, B.** (1995). Floristic analysis and phytogeography. En: J.P. Steyermark, P. Berry y B. Holst (Eds.). *Flora of the Venezuelan Guayana* (1, 161-191). Missouri Botanical Garden Press.
- Bustos, P.G.** (2001). *Distribución de los helechos y plantas afines sobre el gradiente altitudinal de la estación experimental demostrativa "El Rasgón", Piedecuesta, Santander*. Trabajo de Grado. Universidad Industrial de Santander.
- Carvajal, L. & Murcia, M.** (2012). *El Loro Orejiamarillo del Piedemonte Llanero. Cubarral- Meta*. Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Cormacarena, Ecopetrol.
- Cormacarena** (1999). *Identificación de zonas básicas de conservación, plan de emergencia y plan de contingencia del municipio de San Luis de Cubarral*. Informe técnico, Cormacarena.
- Croft, J.** (1999). *A guide to collecting herbarium specimens of ferns and their allies*. Australian National Herbarium, Centre for Plant Biodiversity Research, Canberra.
- Forero, E. & Gentry, A.** (1989). *Lista anotada de las plantas del departamento del Chocó, Colombia*. Biblioteca José Jerónimo Triana, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Gentry, A.** (1982). Phytogeographic patterns as evidence for a Chocó refuge. En: G. Prance (Ed.). *Biological diversification in the tropics* (112-136). Columbia University Press.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.** (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. Version 3.14. *Palaeontologia Electronica*, 4, 9. [http://palaeoelectronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
- Harrison, S., Ross, S.J., Lawton, J.H.** (1992). Beta Diversity on Geographic Gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 61, 151-158. <https://www.jstor.org/stable/5518>
- Hassler, M.** (1994-2024). *World Ferns. Synonymic Checklist and Distribution of Ferns and Lycophytes of the World. Version 24.11*. [www.worldplants.de/ferns/](http://www.worldplants.de/ferns/)
- Hemp, A.** (2002). Ecology of the Pteridophytes on the Southern Slopes of Mt. Kilimanjaro: I. Altitudinal Distribution. *Plant Ecology*, 159, 211-239. <http://www.jstor.org/stable/20051225>
- Hernández, J. & Sánchez, H.** (1992). Biomas terrestres de Colombia. En: G. Halffter (Ed.). *La diversidad Biológica de Iberoamerica*. CYTED-B Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, Instituto de Ecología, A.C.
- Holdridge, L.** (1987). *Ecología basada en zonas de vida*. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura.
- Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt- IAvH** (2004). *Mapa de ecosistemas de los Andes colombianos del año 2000. Escala 1:1.000.000*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- International Plant Names Index-IPNI.** (2024). The Royal Botanic Gardens, Kew, Harvard University Herbaria and Libraries and Australian National Herbarium. <http://www.ipni.org>.
- Jiménez, A.** (2011). *Estado actual de conocimiento del uso de algunos de los helechos presentes en Colombia*. Trabajo de grado. Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana.
- Jones, M. M., Tuomisto, H., Clark, D. B., Olivas, P.** (2006). Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology*, 94, 181-195. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01071.x>
- Kessler, M., Kluge, J., Hemp, A., Ohlemüller, R.** (2011). A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 868-880. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00653>
- Kluge, J. & Kessler, M.** (2011). Influence of niche characteristics and forest type on fern species richness, abundance and plant size along an elevational gradient in Costa Rica. *Plant Ecology*, 212, 1109-1121. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9891-x>
- Kreft, H., Jetz, W., Mutke, J., Barthlott, W.** (2010). Contrasting environmental and regional effects on global pteridophyte and seed plant diversity. *Ecography*, 33, 408-419. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06434.x>
- Lellinger, D.B.** (1989). The ferns and fern - allies of Costa Rica, Panamá and the Chocó. Part. 1: Psilotaceae through Dicksoniaceae. *Pteridology*, 2A, 1-364.
- León-P. A.** (2012). *Ceradenia (Polypodiaceae)*. Flora de Colombia N° 19. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- León-B., B.** (1993). *Taxonomic revision of the fern genus Campyloneurum (Polypodiaceae)*. Doctoral dissertation. Institut for Biologi Aarhus Universitet.
- Méndez, M. & Murillo-A., J.** (2014). *Helechos y licófitos de Santa María (Boyacá, Colombia)*. Serie de Guías de Campo del Instituto de Ciencias Naturales N° 14. Universidad Nacional de Colombia.

- Mickel, J. & Smith, A.** (2004). The Pteridophytes of Mexico. *Memoirs of New York Botanical Garden*, 88, 1-1054.
- Minorta, V. & Rangel-Ch., O.** (2014). Amenazas sobre la flora, la vegetación y los ecosistemas de la Orinoquia Colombiana. En: J.O. Rangel-Ch. (Ed.). *Colombia Diversidad Biótica XIV. La región de la Orinoquia de Colombia* (807-847). Universidad Nacional de Colombia.
- Morán, R. & Riba, R.** (Eds.). (1995). Psilotaceae a Salviniaceae. En: G. Davidse, M. Sousa, S. Knapp (Eds.). *Flora Mesoamericana. Vol 1*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Moreno, C. E.** (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. Sociedad Entomológica Aragonesa.
- Murillo-A., J.** (2004). Diversidad y riqueza de pteridófitos en el Chocó biogeográfico. En: J.O. Rangel (Ed.). *Colombia Diversidad Biótica IV. El Chocó biogeográfico/Costa pacífica* (513-558). Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Conservación Internacional Colombia.
- Murillo-A. J., Polanía, C., León-P., A.** (2008). Los helechos y licófitos de la región del Guavio. *Biota Colombiana*, 9, 63-76. <https://revistas.humboldt.org.co/index.php/biota/article/view/210>
- Murillo-A., J. & Murillo-P., M.T.** (2017). Diversidad de los helechos y licófitos de Colombia. *Acta Botanica Malacitana*, 42, 23-32. <https://doi.org/10.24310/abm.v42i1.2654>
- Murillo-P., M.T.** (1988). Familia Hymenophyllaceae (Pteridófitos) del parque Nacional Isla de Gorgona. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 16, 53-61.
- Murillo-P., M.T. & Lozano, G.** (1989). Hacia la realización de una flórmula del Parque Nacional Natural Islas de Gorgona y Gorgonilla, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 17, 277-304.
- Murillo-P., M.T.** (1997). Los pteridófitos de la serranía de La Macarena. *Caldasia*, 19, 1-11. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/view/17378>
- Murillo-P., M.T. & Murillo-A., J.** (2001). *Guía de pteridofitos (helechos y plantas afines) de Bogotá y sus alrededores*. Impresol Ediciones Ltda.
- Murillo-P., M.T., Murillo-A., J., León-P., A.** (2016). Pteridofitos (Helechos y afines). En: R. Bernal, S.R. Gradstein, M. Celis (Eds.). *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Nagalingum, N.S., Knerr, N., Laffan, S.W., González-Orozco, C.E., Thornhill, A.H., Miller, J.T., Mishler, B.D.** (2015). Continental scale patterns and predictors of fern richness and phylogenetic diversity. *Frontiers in Genetics*, 6, 132. <https://doi.org/10.3389/fgene.2015.00132>
- Navarrete, H. & Øllgaard, B.** (2000). The fern genus *Dennstaedtia* (Dennstaedtiaceae) in Ecuador—new characters, new species and a new combination. *Nordic Journal of Botany*, 20, 319-346. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2000.tb00747.x>
- Nóbrega, G. A., Eisenlohr, P.V., Paciência, M.L.B., Prado, J., Aidar, M.P.M.** (2011). A composição florística e a diversidade de pteridófitas diferem entre a floresta de restinga e a floresta ombrófila densa das terras baixas do núcleo Picinguaba/PESM, Ubatuba/SP. *Biota Neotropical*, 11, 153-164. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032011000200015>
- Osorio, G.** (1984). *Catálogo de pteridófitos en el área Altamira San Adolfo y Acevedo*. San José de Isnos en el departamento del Huila. Trabajo de Grado. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia.
- Page, C.N.** (2002). Ecological strategies in fern evolution, a neopteridological overview. Review. *Palaeobotany and Palynology*, 119, 1-33. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(01\)00127-0](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(01)00127-0)
- Plan de Ordenación y Manejo de Cuencas Hidrográficas-POMCA Aguas Claras.** (2005). *Plan de ordenación y manejo de la microcuenca Quebrada Aguas Claras San Luis de Cubarral, Meta*. Fundación Kamatsa, Empresa de servicios públicos del Meta, Gobernación del Meta.
- Pteridophyte Phylogeny Group-PPG I** (2016). A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematics and Evolution*, 54, 563-603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- Qian, H.** (2009). Beta diversity in relation to dispersal ability for vascular plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 327-332. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00450.x>
- Ramírez, P. & Mendoza, C.** (2002). Monocotiledóneas y Pteridófitos de La Planada, Colombia. *Biota Colombiana*, 3, 285-295. <https://revistas.humboldt.org.co/index.php/biota/article/view/118>
- Ramírez, P. & Macías, P.** (2007). *Catálogo de helechos y plantas afines del Departamento del Cauca*. Universidad del Cauca.

- Rapoport, E. H.** (1982). *Areography: geographical strategies of species. Vol. 1*. Fundación Bariloche, Pergamon Press.
- Rincón, A., Rangel-Ch, J.O., Aguirre, J.** (2014). Musgos, líquenes, helechos y afines de la Orinoquia Colombiana. En: J.O. Rangel-Ch. (Ed.). *Colombia Diversidad Biótica XIV. La región de la Orinoquia de Colombia* (419-446). Universidad Nacional de Colombia.
- Rodríguez, W.** (2008). *Diversidad, distribución, uso y estado de conservación de los helechos y plantas vasculares sin semillas del departamento de Antioquia con énfasis nativos de la jurisdicción de CORANTIOQUIA*. Corantioquia.
- Rojas, A. F.** (2010). Novelty in the *Saccoloma inaequale* complex (Saccolomataceae) from the neotropics. *Métodos en Ecología y Sistemática*, 5, 1-15.
- Sanginés-Franco, C., Luna-Vega, I., Contreras-Medina, R., Espinosa, D., Tejero-Díez, J.D., Rivas, G.** (2015). Diversity, endemism and conservation of ferns (Polypodiales) in the Mexican Mountain Component. *Journal of Mountain Science*, 12, 891-904. <https://doi.org/10.1007/s11629-014-3070-9>
- Sanín, D., Álvarez, L., Castaño, N.** (2008). Monilófitos y licófitos e la cuenca del río Chinchiná, Caldas, Colombia, Clave para géneros y catálogo de las especies. *Revista Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 32, 331-352. [https://doi.org/10.18257/raccefyn.32\(124\).2008.2296](https://doi.org/10.18257/raccefyn.32(124).2008.2296)
- Sklenář, P. & Jørgensen, P.M.** (1999). Distribution patterns of páramo plants in Ecuador. *Journal of Biogeography*, 26, 681–691. <https://www.jstor.org/stable/2656172>
- Sistema integral de información departamental-SIID.** (2011). *Caracterización del municipio de Cubarral. Departamento del Meta*. Secretaría de Planeación, Gobernación del Meta.
- Stevens, G. C.** (1989). The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist*, 133, 240-256. <https://www.jstor.org/stable/2462300>
- Steyermarck, J.A., Berry, P.E., Holst, B.K.** (Eds.) (1995). *Flora of the Venezuelan Guayana. Pteridophytes and spermatophytes (Acanthaceae to Araceae), Vol 2*. Missouri Botanical Garden Press.
- Thiers, B.** (2024, continuously updated). *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> [Accessed November 2024].
- Triana-Moreno, L.A. & Murillo-A., J.** (2005). *Helechos y plantas afines de Albán (Cundinamarca): El bosque subandino y su diversidad*. Instituto de Ciencias Naturales - Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos «Alexander von Humboldt».
- Tropicos.org.** (2024). *Missouri Botanical Garden*. <https://tropicos.org>
- Tryon, R.M. & Stolze, R.G.** (1991). Pteridophyta of Peru Part IV. 17 Dryopteridaceae *Fieldiana Botany, new series*, 27, 1-10.
- Tryon, R.M. & Stolze, R.G.** (1992). Pteridophyta of Peru Part III. 16 Thelypteridaceae. *Fieldiana Botany, new series*, 29, 1-80.
- Tryon, R.M. & Stolze, R.G.** (1993). Pteridophyta of Peru Part V. 18 Aspleniaceae - 21. Polypodiaceae. *Fieldiana Botany, new series*, 27, 1-10.
- Tryon, R.M. & Tryon, F.A.** (1982). *Ferns and allied plants, with special reference to tropical America*. Springer-Verlag.
- Van der Hammen, T. & Rangel-Ch., J.O.** (1997). El estudio de la vegetación en Colombia. En: J.O. Rangel, Lowy, P.D., Aguilar, M. (Eds.) *Colombia Diversidad Biótica II. Tipos de Vegetación en Colombia*. Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente.