

**Universidad del Azuay Facultad de Ciencia y Tecnología Escuela de  
Biología, Ecología y Gestión**



**UNIVERSIDAD  
DEL AZUAY**

**Trabajo de graduación previo a la obtención de Título de Biólogo con  
mención en Ecología y Gestión.**

**Diversidad, estructura y distribución espacial de especies arbóreas  
en bosque montano primario y secundario de una estribación  
oriental del sur del Ecuador**

Danna Emilia Matute Quezada  
Juan Sebastián Dávila Vintimilla

**Director:** Danilo Minga Msc.

2023

## DEDICATORIA

Este trabajo está dedicado a mi familia, de manera especial a mis padres, Jaime y Patricia, por su infinito amor, apoyo y sacrificio. Ellos son mi inspiración diaria, todo lo que soy hoy es gracias a ellos.

A mi abuelita y a mis tíos, por darme un segundo hogar y estar presentes en cada momento de mi vida. A mi abuelito, que su memoria prevalezca eternamente.

A mi compañero de tesis y amigo, Juanse, por nunca desanimarse cuando no veíamos la luz en este trabajo.

A mi pequeño Mephys, por su fiel compañía.

A todas las personas que han sido parte de la culminación de esta etapa, a los que siguen presentes y a los que ya no. Todos fueron importantes y a ustedes les dedico este trabajo.

Danna

Quiero dedicar este trabajo a mi madre y padre, María Augusta y Vinicio, por apoyarme y darme la oportunidad de estudiar y tener una vida completa. A mi hermano, hermana y aquellas personas tan allegadas consideras como hermanas y hermanos, por su presencia, todo el apoyo, cariño y atención en cada momento. A Nathalie por su incansable apoyo, motivación, todos los pequeños y decisivos empujones, y la irremplazable inspiración. A mi sobrina y sobrino por entregarme en su inocencia el valor para abrir los caminos hacia un devenir mejor. A todas y todos ellos por su amor incondicional, su paciencia, por motivarme a seguir adelante y hacerme un ser humano completo y feliz. También a Danna por todos sus aportes, su empeño, esfuerzo y paciencia, quien además ha sido una buena amiga estos años.

Juan Sebastián

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradecemos a nuestras familias y seres queridos por ser un apoyo incondicional en todo momento y permitirnos esta oportunidad.

Queremos agradecer a todas las personas que constituyen el equipo del Herbario de la Universidad del Azuay. Por su importante trabajo, por todo el esfuerzo y tiempo dedicados a monitorear estos preciados ecosistemas, esperamos que esta investigación pueda contribuir a fortalecer y ampliar el trabajo científico que realizan continuamente. Un especial agradecimiento a Danilo Minga, Nubia Guzmán y Mayra Jiménez por su tiempo, apoyo y ayuda en el desarrollo de este proyecto. A Adolfo Verdugo agradecemos su apoyo moral continuo.

Agradecemos a David Siddons por toda la ayuda, buena disposición y, sobretodo, paciencia en el desarrollo de los análisis estadísticos y la obtención de figuras sumamente valiosas en el componente de distribución espacial.

Sentimos mucha gratitud hacia Nathalie Fernández, Nicolás Álvarez y Jessica Ordóñez por su buena voluntad y sincera ayuda en campo. A pesar de las exigencias del mismo, compartimos momentos de mucha alegría.

Agradecemos a Pavel Fibich por sus consejos y amable disposición en ayudarnos en el componente de distribución espacial.

También agradecemos a los amigos y amigas que dieron pequeñas ayudas, consejos o apoyo moral en todo este proceso.

## ÍNDICE DE CONTENIDOS

<b>DEDICATORIA</b> .....	<b>I</b>
<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	<b>II</b>
<b>ÍNDICE DE CONTENIDOS</b> .....	<b>III</b>
<b>ÍNDICE DE TABLAS</b> .....	<b>IV</b>
<b>ÍNDICE DE FIGURAS</b> .....	<b>IV</b>
<b>INDICE DE ANEXOS</b> .....	¡ERROR! MARCADOR NO DEFINIDO.
<b>RESUMEN</b> .....	<b>VI</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>VII</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>1</b>
BOSQUES MONTANOS DE ESTRIBACIÓN .....	1
DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y SUCESIÓN ECOLÓGICA .....	2
IMPORTANCIA Y OBJETIVOS DEL ESTUDIO .....	4
<b>METODOLOGÍA</b> .....	<b>5</b>
ÁREA DE ESTUDIO .....	5
DATOS DE CAMPO .....	6
CARACTERIZACIÓN DE LAS PARCELAS .....	7
RECOLECCIÓN DE DATOS DE CAMPO PARA ANÁLISIS DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL .....	7
ANÁLISIS DE DATOS .....	8
❖ <i>Diversidad</i> .....	8
❖ <i>Estructura</i> .....	9
❖ <i>Análisis de distribución espacial</i> .....	10
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>11</b>
DIVERSIDAD .....	11
ESTRUCTURA .....	17
DISTRIBUCIÓN ESPACIAL .....	22
<b>DISCUSIONES Y RECOMENDACIONES</b> .....	<b>27</b>
DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN .....	27
ESTRUCTURA .....	29
DISTRIBUCIÓN ESPACIAL .....	31
<b>CONCLUSIONES</b> .....	<b>34</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	<b>35</b>
<b>ANEXOS</b> .....	<b>41</b>

## ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1 COMPARACIÓN DE LA RIQUEZA ESPECÍFICA DE DOS PARCELAS DE BOSQUE PRIMARIO Y DOS PARCELAS DE BOSQUE SECUNDARIO EN UN BOSQUE DE ESTRIBACIÓN.....	12
TABLA 2 FAMILIAS MÁS REPRESENTATIVAS DE BOSQUE PRIMARIO Y SECUNDARIO EN BASE AL NÚMERO DE ESPECIES E INDIVIDUOS DE CADA UNA. ....	13
TABLA 3 COMPARACIÓN ENTRE BOSQUE PRIMARIO Y SECUNDARIO DE LOS ÍNDICES DE SIMILARIDAD.....	16
TABLA 4 RESUMEN DEL ÁREA BASAL POR PARCELAS.....	18
TABLA 5 ÍNDICE DE VALOR DE IMPORTANCIA PARA BOSQUE PRIMARIO DE LAS ESPECIES CON VALORES MÁS ALTOS. CON * LAS ESPECIES CON LOS VALORES MÁS ALTOS DE TODA LA LISTA. ....	18
TABLA 6 ÍNDICE DE VALOR DE IMPORTANCIA PARA BOSQUE SECUNDARIO DE LAS ESPECIES CON VALORES MÁS ALTOS. CON * LAS ESPECIES CON LOS VALORES MÁS ALTOS DE TODA LA LISTA. ....	20

## ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 2 CURVAS DE ACUMULACIÓN DE ESPECIES DE LAS CUATRO PARCELAS ESTUDIADAS: 1500 MSNM BOSQUE PRIMARIO (BP15), 1600 MSNM BOSQUE SECUNDARIO (BP16), 1500 MSNM BOSQUE SECUNDARIO (BS15) Y 1700 MSNM BOSQUE SECUNDARIO (BS17).....	13
FIGURA 3 A) ESCALAMIENTO MULTIDIMENSIONAL NO MÉTRICO (NMDS) APLICADO PARA LAS PARCELAS DE BOSQUE PRIMARIO Y SECUNDARIO BAJO ESTUDIO, B) ANÁLISIS CLÚSTER PARA LAS CATEGORÍAS DE BOSQUE PRIMARIO Y SECUNDARIO. ....	17
FIGURA 6 DISTRIBUCIÓN ESPACIAL EN CRUDO DE LAS PARCELAS EN ESTUDIO, BASADA EN COORDENADAS GEOGRÁFICAS: A) 1500 MSNM BP, B) 1600 MSNM BP, C) 1500 MSNM BS, D) 1700 MSNM BS.....	23
FIGURA 7 DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LAS PARCELAS EN ESTUDIO: A) 1500 MSNM BP, B) 1600 MSNM BP, C) 1500 MSNM BS, D) 1700 MSNM BS. EL DIÁMETRO DE LOS CÍRCULOS REPRESENTA SU DAP Y EL COLOR LA IDENTIDAD DE LA ESPECIE. LISTADO DE ESPECIES EN ANEXOS.....	24
FIGURA 8 DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LAS PARCELAS DE BOSQUE PRIMARIO: A) 1500 MSNM, B) 1600 MSNM. RESALTANDO LAS ESPECIES DE LAS FAMILIAS MÁS REPRESENTATIVAS. LISTADO DE ESPECIES EN ANEXOS. ....	25
FIGURA 9 DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LAS PARCELAS DE BOSQUE SECUNDARIO: C) 1500 MSNM, D) 1700 MSNM. RESALTANDO LAS ESPECIES DE LAS FAMILIAS MÁS REPRESENTATIVAS. LISTADO DE ESPECIES EN ANEXOS. ....	26

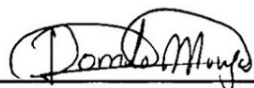
## INDICE DE ANEXOS

<b>ANEXO 1 LISTADO DE ESPECIES DE LAS PARCELAS BAJO ESTUDIO.....</b>	<b>41</b>
<b>ANEXO 2 DISTRIBUCIÓN ESPACIAL CON LISTADO DE ESPECIES DE LA PARCELA DE 1500 MSNM BOSQUE PRIMARIO BASADA EN LAS COORDENADAS GEOGRÁFICAS. ....</b>	<b>50</b>
<b>ANEXO 3 DISTRIBUCIÓN ESPACIAL CON LISTADO DE FAMILIAS DE LA PARCELA DE 1500 MSNM BOSQUE PRIMARIO BASADA EN LAS COORDENADAS GEOGRÁFICAS. ....</b>	<b>51</b>
<b>ANEXO 4 DISTRIBUCIÓN ESPACIAL CON LISTADO DE ESPECIES DE LA PARCELA DE 1600 MSNM BOSQUE PRIMARIO BASADA EN LAS COORDENADAS GEOGRÁFICAS. ....</b>	<b>52</b>
<b>ANEXO 5 DISTRIBUCIÓN ESPACIAL CON LISTADO DE FAMILIAS DE LA PARCELA DE 1600 MSNM BOSQUE PRIMARIO BASADA EN LAS COORDENADAS GEOGRÁFICAS .....</b>	<b>53</b>
<b>ANEXO 6 DISTRIBUCIÓN ESPACIAL CON LISTADO DE ESPECIES DE LA PARCELA DE 1500 MSNM BOSQUE SECUNDARIO BASADA EN LAS COORDENADAS GEOGRÁFICAS.....</b>	<b>54</b>
<b>ANEXO 7 DISTRIBUCIÓN ESPACIAL CON LISTADO DE FAMILIAS DE LA PARCELA DE 1500 MSNM BOSQUE SECUNDARIO BASADA EN LAS COORDENADAS GEOGRÁFICAS.....</b>	<b>55</b>
<b>ANEXO 8 DISTRIBUCIÓN ESPACIAL CON LISTADO DE ESPECIES DE LA PARCELA DE 1700 MSNM BOSQUE SECUNDARIO BASADA EN LAS COORDENADAS GEOGRÁFICAS.....</b>	<b>56</b>
<b>ANEXO 9 DISTRIBUCIÓN ESPACIAL CON LISTADO DE FAMILIAS DE LA PARCELA DE 1700 MSNM BOSQUE SECUNDARIO BASADA EN LAS COORDENADAS GEOGRÁFICAS.....</b>	<b>57</b>

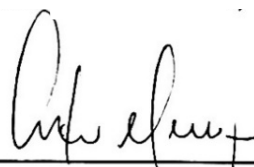
## RESUMEN

Utilizando datos de parcelas de bosque montano de estribación primario y secundario maduro, en los Andes al sur del Ecuador, aplicamos índices de diversidad y estructura, y un análisis descriptivo de distribución espacial, para explicar las principales diferencias entre estos estadios sucesionales. Los dos tipos de bosque muestran alta diversidad y heterogeneidad, sin embargo, la diversidad en bosque primario es mayor. Aunque existen diferencias composicionales, hay una cantidad importante de especies compartidas. La estructura es similar respecto al área basal y clases diamétricas/altimétricas, pero se diferencian en las especies ecológicamente importantes y su aporte a la estructura. La distribución espacial denota heterogeneidad en los dos tipos de bosque, pero mayor equitatividad en bosque primario, mientras que dominancia de ciertas especies en secundario. Si bien existen diferencias claras, varios aspectos permiten pensar que este bosque secundario maduro se encuentra en proceso de asemejarse al primario; resultado de la propia dinámica sucesional.

**Palabras claves:** Bosque andino, diversidad, estructura, distribución espacial, sucesión ecológica



Danilo Alejandro Minga Ochoa MsC.  
**Director del trabajo de titulación**



Antonio Créspe Ampudia Ph.D  
**Coordinador de escuela**



Danna Emilia Matute Quezada



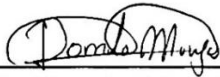
Juan Sebastián Dávila Vintimilla

**Autores**

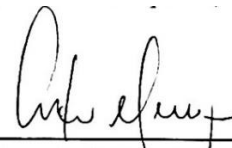
## ABSTRACT

Using data from two primary and two mature secondary montane forest plots in the Andes of southern Ecuador. Diversity and structure indices were applied as well as a descriptive spatial distribution analysis, to explain the main differences between these successional stages. The two types of forest showed high diversity and heterogeneity. However, diversity in primary forest is higher. Although there are compositional differences, there is a significant number of shared species. The structure is similar with respect to the basal area and diametric/altimetric classes, but they differ in ecologically important species and their contribution to structure. The spatial distribution denotes heterogeneity in the two types of forest, but greater equitability in primary forest, while dominance of certain species in secondary. Although there are clear differences, several aspects lead us to think that this mature secondary forest is in process of resembling the primary one, as a result of its own successional dynamics.

**Keywords:** Andean Forest, diversity, structure, spatial distribution, ecological succession



M.Sc Danilo Alejandro Minga Ochoa  
**Thesis director**



Ph.D Antonio Crespo Ampudia  
**Faculty coordinator**



Danna Emilia Matute Quezada



Juan Sebastián Dávila Vintimilla

### Authors

Translated by



Danna Matute

and



Juan Dávila



## INTRODUCCIÓN

### **Bosques montanos de estribación**

Los bosques tropicales son de suma importancia para la resiliencia y mitigación frente al cambio climático, además proveen una serie de bienes y servicios ambientales indispensables para la continuidad de la vida en el planeta y el desarrollo de la humanidad (Balvanera, 2012; Álvarez *et al.* 2017; Muñoz *et al.* 2021). A pesar de que los bosques tropicales cubren tan sólo el 10% de la superficie terrestre del planeta, se piensa que albergan la gran mayoría de las especies terrestres que actualmente lo habitan (Groombridge & Jenkins, 2003; Álvarez *et al.* 2017). La mayor extensión de este ecosistema se encuentra en la región Neotropical, con un área equivalente al 55% del total de los mismos (Cayuela & Granzow, 2012). Esta gran diversidad es el resultado de la compleja historia geológica de la región junto con las condiciones climáticas favorables de los trópicos.

Un caso especial dentro del neotrópico son los ecosistemas andinos; definidos como aquellas extensiones vegetales localizadas en la cordillera de los Andes, cuya ubicación oscila sobre los 300-600 ±100 msnm (Körner *et al.* 2005). La vegetación andina es particularmente diversa; tanto al considerar el número de especies como la propia heterogeneidad de las formaciones vegetales en las cuales estas especies residen. Las condiciones específicas a las que está sujeta esta región —como el aislamiento topográfico, la historia geológica, la gran variabilidad meso y micro climática resultante de la gradiente altitudinal— han derivado en tasas de especiación muy altas y en la formación de múltiples tipos de hábitats (Körner, 2007; Cayuela & Granzow, 2012; Antonelli *et al.* 2018; IDEAM, 2018). Estos ecosistemas poseen una biodiversidad sumamente alta e incluso son reconocidos por contener cerca de la mitad de todos los *hotspots* de diversidad biológica del mundo (Myers *et al.* 2000; Kessler & Kluge, 2008).

Los bosques montanos de estribación de los Andes, en particular, son sumamente diversos debido a que representan una zona de confluencia entre vegetación andina y de tierras bajas, lo que deriva en una alta ocurrencia de especies; de hecho, son ecosistemas reconocidos por poseer un alto grado endemismo (Cabrera, 2005; MAE & FAO, 2015; Minga *et al.* 2019). Sin embargo, son ecosistemas frágiles y altamente amenazados (Becerra *et al.* 2013; Hernández, 2020), un hecho crítico considerando que la tasa de pérdida de especies es mayor que la

catalogación de las mismas. Este último aspecto, es el primer acercamiento fundamental para poder comprender su diversidad, estructura y las dinámicas que los sustentan en el tiempo, de tal manera que posteriormente puedan ser conservados o regenerados (Minga *et al.* 2019). Sin embargo, los estudios desarrollados sobre estos ecosistemas son escasos y, por tanto, el conocimiento sobre los mismos es limitado. Se estima que existen múltiples especies de plantas que aún no se han descrito en esta región y gran parte de la diversidad de estos bosques reside en familias cuya taxonomía es compleja y han sido poco colectadas y estudiadas (Minga *et al.* 2019).

### **Distribución espacial y sucesión ecológica**

Los organismos no ocurren de manera aleatoria en el espacio, en esencia, debido a que el espacio en el cual residen determina las interacciones interespecíficas e intraespecíficas a las cuales están sometidos, así como los niveles de recursos que experimenta cada individuo (Tilman & Kareiva, 1997; Borregaard *et al.* 2008). De modo que, la distribución de cada individuo en el tiempo-espacio estaría determinada por las condiciones locales que afronta. Estos patrones se pueden evidenciar claramente en las plantas, ya que al ser organismos sésiles experimentan una especie de confinamiento espacial (Haase, 1995; Tilman & Kareiva, 1997), y debido a que interactúan principalmente con sus vecinos inmediatos, los patrones de distribución espacial actuales pueden representar una huella del pasado ecológico de la comunidad (Fibich *et al.* 2016).

Está claro que diversos procesos ecológicos ocurren a diferentes escalas espaciales y temporales (Szmit, 2014). Por ejemplo, desde el punto de vista espacial, las interacciones bióticas tienen una mayor incidencia a nivel del vecindario, mientras que la dispersión o los filtros ambientales pueden alcanzar escalas mayores (Fibich *et al.* 2016). Desde la perspectiva temporal, se ha podido evidenciar que dichas interacciones bióticas y filtros ambientales son el motor para promover un recambio de especies a través del tiempo, derivando en un cambio gradual de la estructura, los gremios y las dinámicas poblacionales de la comunidad vegetal (Morin, 2011; Szmit, 2014). Todo esto conduce a una compleja dinámica interna del sistema.

Por tanto, develar los patrones de distribución espacial es de particular relevancia, ya que puede proporcionar información sobre el pasado ecológico o el estadio sucesional de un ecosistema.

También puede ayudar a dilucidar la existencia de diferentes procesos e interacciones entre individuos, como competencia o coexistencia. Como mencionan Fibich *et al.* (2016) y Gu *et al.* (2019) en sus estudios, un patrón de distribución agregado en una parcela de bosque puede deberse a las estrategias de dispersión, regeneración, heterogeneidad ambiental o incluso una combinación de todos estos factores, mientras que un patrón de distribución regular o aleatorio puede ser el resultado a lo largo del tiempo de efectos denso-dependientes, dígame mortalidad por competencia conoespecífica o atracción de enemigos naturales, así como por interacciones positivas entre individuos que terminan por favorecer la coexistencia entre diferentes especies.

El estudio de la sucesión ecológica es un factor importante al momento de analizar los cambios que sufre un ecosistema a lo largo del tiempo-espacio. Además, nos ayuda a predecir estructuras naturales que se pueden crear a futuro en un ambiente determinado o proveer soluciones a perturbaciones ya existentes; por ejemplo, después de una intervención antropogénica (Pickett & White, 1965). Los atributos de un ecosistema determinado varían dependiendo del estadio sucesional en el que se encuentra el mismo; por ejemplo, un bosque primario con ausencia de intervenciones significativas y con procesos de renovación natural presenta dinámicas y características divergentes a las de un bosque secundario, en donde los gremios naturales se han visto afectados por perturbaciones de origen natural o antrópico (Restrepo *et al.* 2012; Vásquez-Rivas *et al.* 2022). Por tanto, es importante no sólo estudiar las características generales de los bosques tropicales, sino develar las dinámicas que caracterizan a un estadio sucesional específico, y el estudio de los patrones de distribución espacial puede ser clave para poder alcanzar este objetivo.

Sin embargo, en la región y en Ecuador, en particular, los análisis de la distribución espacial de especies arbóreas comparando estadios sucesionales son escasos. En Ecuador se ha desarrollado el estudio de Factos & Montero (2009) analizando la distribución espacial de la familia Cyatheaceae en bosque montanos de los Andes del sur del Ecuador. Encontraron que la distribución espacial de esta familia cambia con el estadio sucesional del bosque; la distribución es agregada cuando el bosque secundario es joven y es dispersa cuando el bosque es maduro. También se realizó el estudio de Muñoz *et al.* (2021), el cual analiza la distribución espacial de tres especies arbóreas nativas de bosque montano de los Andes del sur del Ecuador. Establecen que el patrón más común de especies dentro del bosque es el agregado, pero que puede tornarse aleatorio por las dinámicas de competencia y mortalidad.

## **Importancia y objetivos del estudio**

El conocimiento actual sobre bosques montanos de estribación es escaso, y limita los campos de investigación y acción futura sobre estos ecosistemas. Considerando los notables vacíos que existen en su estudio, resulta de suma relevancia llevar a cabo una investigación que permita dilucidar las principales características de la diversidad, estructura y distribución espacial de especies leñosas en distintos estadios sucesionales. Generar esta información y comparaciones es importante ya que permitirían evidenciar los potenciales procesos ecológicos en curso que gobiernan la coexistencia de especies y estructuran la comunidad vegetal, manteniendo una alta diversidad en estos bosques (Fibich *et al.* 2016; Hu *et al.* 2017). Además, generar esta información es fundamental para alcanzar su conservación y diseñar manejos adecuados (Becerra *et al.* 2014).

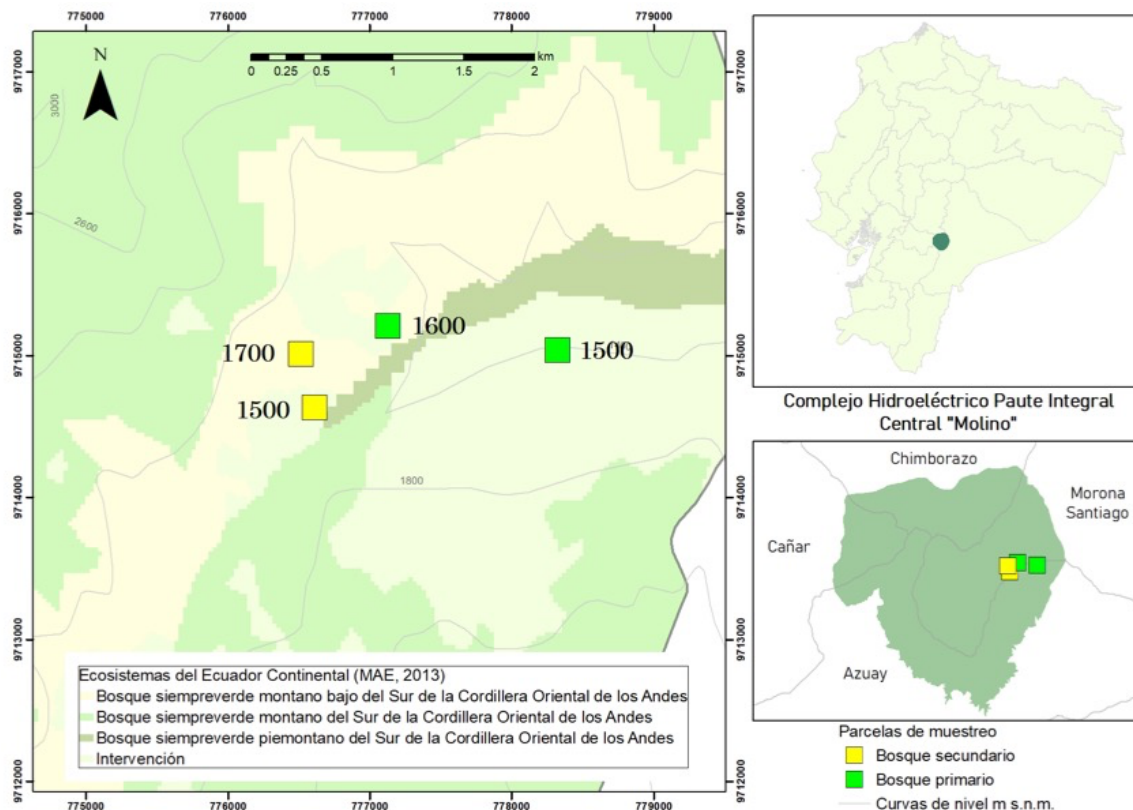
Estudiar la estructura y composición de cada tipo de ecosistema constituye la base para comprender procesos más complejos, como aquellos que solamente se pueden entender desde la perspectiva espacio-temporal (Borregaard *et al.* 2008). Por ello, es imperante vincular esta información base con los patrones de distribución espacial, ya que permitiría entender cuales son los procesos que promueven cambios en estos ecosistemas a través del tiempo, y sobre cómo se estructura y reestructura la comunidad vegetal (Gu *et al.* 2019).

Considerando que las características de bosque primario son potencialmente distintas a las de secundario, en este estudio se pretende analizar la diversidad y estructura de la flora leñosa del bosque montano de estribación oriental, en parcelas de bosque primario y secundario ubicadas en los Andes al sur del Ecuador, así como establecer de manera preliminar los posibles patrones de distribución espacial en los mismos, y determinar de esta manera las principales diferencias entre estos dos estadios sucesionales. Al generar esta información se espera contribuir al conocimiento sobre la diversidad, estructura y patrones de distribución espacial de los bosques de estribación oriental de los Andes del sur del Ecuador.

## METODOLOGÍA

### Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la ‘Central Molino’ (X = 773008, Y = 9714472) del complejo Hidroeléctrico Paute Integral, ubicada en Guarumales, entre los límites de las provincias de Azuay, Morona Santiago, Chimborazo y Cañar, Ecuador (Fig.1). Esta zona presenta un clima húmedo con fuertes precipitaciones anuales que van desde los 2500 a 3000 mm; la temperatura media varía entre los 14 a 16 °C. En cuanto a su topografía, presenta desniveles fuertes y constantes, lleno de pendientes, barrancos y cuencas, es un relieve accidentado. El rango altitudinal de la “Central Molino” fluctúa entre los 1000 a 2200 msnm (Ministerio del Ambiente 2012), por lo que se categoriza en el piso zoogeográfico subtropical oriental, pero los sitios de estudio abarcan un rango altitudinal entre los 1500 y 1700 msnm.



**Figura 1** Complejo Hidroeléctrico Paute Integral, se pueden apreciar las parcelas en estudio.  
Realizado por: Nubia Guzmán, 2023.

## **Datos de campo**

Para el estudio, se utilizó la información almacenada en una base de datos levantada por el Herbario de la Universidad del Azuay, obtenida a partir de parcelas permanentes de bosque primario y secundario dentro del Complejo Hidroeléctrico Paute Integral, en un contrato con la empresa CELEC EP.; cada especie se encuentra respaldada por la colección botánica del herbario. Estas parcelas fueron establecidas en el año 2018 y distribuidas de tal manera que abarcan la totalidad del rango altitudinal del complejo (1000 - 2200 msnm). Cada una de estas tiene una dimensión de 20x50 m, y están divididas en cinco subparcelas de 10x10 m. En cada subparcela los árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) superior a 5 cm fueron marcados con una placa y código único, y de los cuales se registró la identidad, el DAP y la altura estimada. Los censos se han mantenido hasta la actualidad, por lo que se tienen registros de los cambios en el diámetro y altura de cada individuo; se han ingresado nuevos individuos cuyo DAP iguala o supera los 5 cm; y se ha registrado otra información importante como individuos muertos o caídos.

Para este estudio únicamente se utilizó cuatro parcelas ubicadas a 1500, 1600 y 1700 msnm; dos parcelas corresponden a bosque primario (BP) y están ubicadas a 1500 y 1600 msnm, y dos parcelas de bosque secundario (BS) ubicadas en 1500 y 1700 msnm. De estas se busca analizar la estructura y composición, utilizando información de la identidad de los individuos, sus abundancias, sus diámetros y sus alturas. Las especies de cada parcela serán enlistadas dentro de la categoría de BP o BS, según corresponda, a pesar de encontrarse espacialmente separadas y en distintas altitudes. Esto se justifica en un estudio previo realizado en este proyecto, denominado “Variabilidad de la riqueza y composición florística en gradientes ambientales del Valle Girón-Paute, fase I y II” (no publicado), en el cual se determinó que todas estas parcelas corresponden a una misma formación vegetal, por tanto, no existen variaciones significativas en la respuesta a variables ambientales dentro del rango altitudinal en el cual se trabajará. Ciertos análisis serán aplicados a nivel de parcela debido a razones intrínsecas de los mismos.

## **Caracterización de las parcelas**

La formación vegetal que representa las parcelas en estudio es el Bosque siempreverde montano bajo del sur de la cordillera oriental de los Andes, según la clasificación de los ecosistemas del Ecuador Continental del Ministerio del Ambiente (2012). Estos ecosistemas se caracterizan por estar principalmente influenciados por la flora andina a partir de los 1600 msnm, siendo la mayoría de géneros y familias presentes de este origen, mientras que el recambio de especies hacia vegetación de tierras bajas es más obvio a medida que disminuye la altitud, dado por los cambios en la temperatura y humedad atmosférica (Balslev & Øllgaard, 2002). En este contexto, las parcelas bajo estudio presentan una vegetación representada mayoritariamente por especies andinas.

En términos generales, las parcelas de bosque primario representan bosques maduros, multiestratificados, los cuales pueden mostrar hasta tres estratos, y cuya altura oscila entre los 20 a 30 m, con individuos emergentes que pueden alcanzar los 35 m (Ministerio del Ambiente, 2012). Las parcelas de bosque secundario también corresponden a bosque maduro; de aproximadamente 25 años; es decir, se encuentran en un estadio sucesional avanzado, ya que las caracterizan aspectos similares a las parcelas de bosque primario, como son los múltiples estratos, una altura entre 20 a 25 m.

## **Recolección de datos de campo para análisis de distribución espacial**

En la fase de campo se realizó el levantamiento de las coordenadas geográficas de cada individuo previamente marcado en las parcelas permanentes de bosque primario y secundario antes mencionadas. Debido a cuestiones de presupuesto y esfuerzo de muestreo, para la toma de datos se utilizarán GPS Garmin. Las coordenadas de cada individuo serán tomadas debajo de las placas de identificación, con el objetivo de mantener un registro de datos basado en el mismo criterio.

Considerando el error intrínseco de los GPS, así como factores ambientales que pueden incidir potencialmente en la precisión de las coordenadas; tales como la nubosidad o la densidad del dosel, se permanecerá cuatro minutos en cada individuo, con el objetivo de captar la mayor cantidad de señal satelital posible y de esta manera reducir dicho margen de error. La

información que transmiten los satélites a los GPS es en forma de trama de 1500 bits y dura 30 segundos (Correia, 2002), por lo que mientras más tiempo se capture señal antes de tomar el dato, este tendrá una mayor precisión, y esto permitiría que el análisis sea más fiable. De manera complementaria para reducir el error, los árboles que se encuentran juntos o separados por 1.5 m máximo serán registrados con la misma coordenada, la cual será posteriormente modificada para conservar dicha cercanía, que dentro de los análisis ecológicos es fundamental.

## **Análisis de datos**

### **❖ Diversidad**

#### ***Riqueza específica***

Es netamente contabilizar el número de especies presentes en cada ecosistema, sin tener en cuenta el valor de importancia de las mismas (Pla, 2006). Es la medida más frecuente, sencilla y utilizada para tener un indicio sobre diversidad (Moreno, 2000), en este caso se contabilizarán los individuos a nivel de familias, géneros y especies presentes en las parcelas de bosque primario y secundario. Adicionalmente, se realiza el índice de riqueza de Margalef, para respaldar el análisis de riqueza específica.

#### ***Índices de diversidad alfa***

Al contrario de la anterior, la diversidad alfa da valor a las especies y se utiliza para mostrar la riqueza que posee una comunidad homogénea (Moreno, 2000). Para el análisis de diversidad alfa se utilizarán los índices complementarios de Shannon- Wiener (H) y el de dominancia de Simpson. El índice de Shannon asume que los individuos son escogidos al azar y refleja cuán diferente es una comunidad influenciada por el número de especies presentes y su abundancia relativa (Pla, 2006). Se utiliza la siguiente fórmula:

$$H = \sum (p_i) (\log p_i)$$



El índice de Simpson refleja la importancia de las especies dominantes, por eso se le considera un índice de dominancia más que de diversidad. Por lo tanto, su inverso es utilizado para representar la equidad de la población. Los índices de dominancia al contrario de los de equidad, tienden a tomar en cuenta a las especies con mayor valor de importancia y refleja la posibilidad de que dos individuos capturados al azar pertenezcan a la misma especie (Moreno, 2000). La fórmula a utilizar es la siguiente:

$$I = \sum p_i^2$$

### ***Índices de diversidad beta***

Evaluar la diversidad beta nos permitió comparar el bosque primario con el bosque secundario, ya que esta refiere al cambio en la composición de especies de una comunidad al contrastar dos unidades de muestreo a través de una gradiente (García *et al.* 2021). Para ello se busca aplicar un análisis de Escalamiento No Métrico Multidimensional (NMDS), los cuales generan una matriz de proximidad entre parcelas, permitiendo evaluar la similaridad/disimilaridad entre estas, en base al conjunto de individuos representado en un espacio de baja dimensión (Arce *et al.* 2010). Se realizó un análisis cluster con el software Venny 2.1. para comparar las especies únicas y compartidas de bosque primario y secundario.

Estos análisis serán complementados con un análisis de similaridad de Bray-Curtis y Jaccard. Este índice considera las abundancias de cada especie presente en la parcela de estudio y de esta manera determinar las diferencias en similitud entre sitios de estudio (Brower & Zar, 1984). También se busca realizar un Análisis de Especies Indicadoras, el cual utiliza información del grado de especificidad y el grado de fidelidad de una especie; que se refieren a la exclusividad y a la frecuencia con la que ocurre de dicha especie dentro del ecosistema estudiado, respectivamente (Martín, 2019).

### **❖ Estructura**

#### ***Índice de Valor de Importancia (IVI)***

El índice de valor de importancia (IVI) se obtiene a partir de sumar la dominancia, densidad y frecuencia, con el fin de medir el valor estructural de las especies (Campo & Dubal, 2014).

Para obtener la densidad se tiene que tomar en cuenta el número de individuos dentro de un área preestablecida, la densidad de una especie determinada se llama densidad relativa, y se refiere al número de individuos de esa especie con respecto al número total de individuos en un área determinada. La frecuencia relativa indica la proporción de veces que aparece un dato específico con respecto al total, y la dominancia relativa se refiere a la relación de la dominancia absoluta con la suma total del área basal de un área (Campo & Dubal, 2014). La fórmula para obtener el IVI es la siguiente:

$$\text{IVI} = \text{dominancia} + \text{densidad} + \text{frecuencia}$$

### ***Clases diamétricas y altimétricas***

Para estudiar las clases diamétricas y altimétricas, los individuos de cada comunidad de bosque serán clasificados dentro de grupos en función de su diámetro o altura, respectivamente (Ramírez, 1995). Dichos grupos serán establecidos en base a distintos rangos de valores establecidos arbitrariamente, dentro de los cuales cada individuo será asignado a partir de la medida específica de su diámetro o altura. Finalmente, los valores de cada clase diamétrica o altimétrica estarán determinados por el número de individuos contabilizados en cada una. Para las clases diamétricas se van a establecer grupos con un rango de 5 cm a partir de los 5 cm de DAP considerados en la base de datos del Herbario de la Universidad del Azuay. En este sentido se tendrán los siguientes grupos: 5 - ≤ 10 cm, 10.1 - ≤ 15 cm, 15.1 - ≤ 20 cm, 20.1 - ≤ 25 cm, 25.1 - ≤ 30 cm, > 30.1 cm. Para las clases altimétricas los grupos serán establecidos cada 5 m, teniendo los siguientes grupos: 1 - ≤ 5 m, 5.1 - ≤ 10 m, 10.1 - ≤ 15 m, 15.1 - ≤ 20 m, 20.1 - ≤ 25 m, 25.1 - ≤ 30 m.

### **❖ Análisis de distribución espacial**

Para realizar análisis de distribución espacial es fundamental utilizar las coordenadas geográficas de cada individuo. Existen métodos precisos para obtener coordenadas, tales como el uso del dispositivo de estación total o la georreferenciación en grilla. No obstante, debido a las limitaciones de presupuesto y esfuerzo de muestreo de este estudio, se tomaron coordenadas con GPS, los cuales tienen un error intrínseco que se debe considerar. Los receptores del GPS Garmin funcionan en línea de visión y tienen una alta precisión en condiciones normales, la

cual oscila entre 5 - 10 m cuando la línea de visión al cielo es clara. Sin embargo, existen factores atmosféricos y otras fuentes de error que pueden disminuir dicha precisión. Como se mencionó en la sección anterior, se tomaron ciertas medidas metodológicas para reducir dicho error.

Además, se debe considerar que los análisis de distribución espacial en comunidades de organismos demandan precisión en las coordenadas ya que la mayoría de interacciones ecológicas ocurren a escalas muy finas. Debido a la potencial imprecisión de las coordenadas tomadas con GPS, no se puede llevar a cabo un análisis cualitativo de la distribución espacial. Sin embargo, dichas coordenadas están vinculadas a información relevante, como la identidad de la especie o el diámetro, las cuales pueden permitirnos observar ciertos patrones superficiales cuando es graficada en conjunto. En este contexto, se pretende realizar un análisis descriptivo de la distribución espacial de los árboles ubicados en las parcelas bajo estudio, al relacionar la identidad y el DAP de cada individuo con su ubicación espacial y con la configuración del vecindario, a partir de los patrones observados al graficar esta información.

## **RESULTADOS**

### **Diversidad**

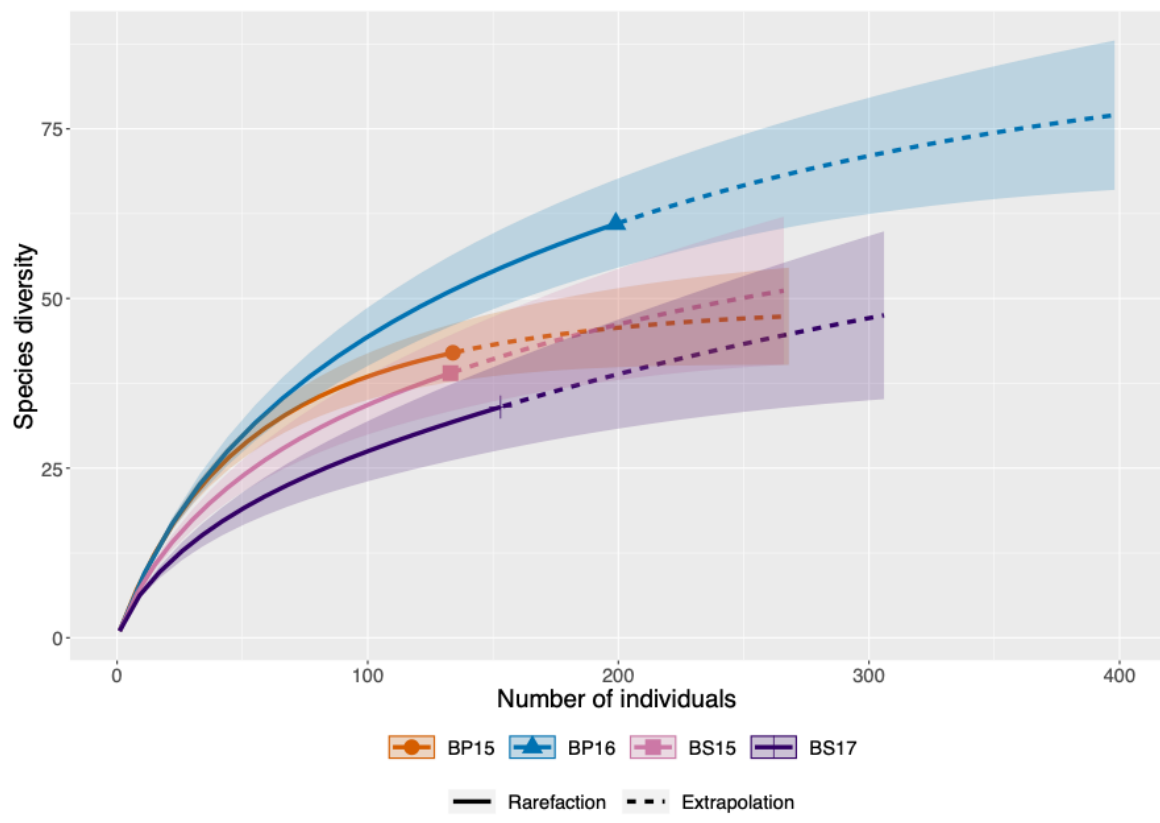
#### ***Riqueza específica***

En los sitios de estudio se registraron un total de 619 individuos, pertenecientes a 39 familias botánicas, 71 géneros y 107 especies. Tanto la abundancia como la riqueza son superiores en el bosque primario (Tabla 1). La riqueza específica del bosque primario es de 79 especies, mientras que en bosque secundario es de 59 especies. La abundancia en el bosque primario es de 333 individuos y en el bosque secundario es de 286 individuos. Al realizar el índice de Margalef se obtuvo un valor de **13.43** para bosque primario y **10.25** para bosque secundario, lo cual muestra alta diversidad en ambos casos, pero superior para bosque primario.

**Tabla 1** Comparación de la riqueza específica de dos parcelas de bosque primario y dos parcelas de bosque secundario en un bosque de estribación.

Tipo de bosque	Familias	Géneros	Especies	Individuos
Bosque primario	31	56	79	333
Bosque secundario	30	45	59	286

Al realizar la rarefacción (Fig. 2), se observa que no se alcanza la riqueza esperada por el estimador para ninguno de los sitios de muestreo. No obstante, la parcela de 1500 msnm de bosque primario (BP15) es la más próxima a formar la asíntota, y, por tanto, alcanzar la diversidad estimada. Para el resto de parcelas, las curvas se proyectan a crecer, y los resultados reflejan que el esfuerzo de muestreo no ha alcanzado la riqueza esperada según los valores del estimador. En base a los resultados, se esperaría que las dos parcelas de bosque secundario presenten una mayor riqueza que la parcela de 1500 msnm BP, pero no más que la parcela de 1600 msnm BP.



**Figura 2** Curvas de acumulación de especies de las cuatro parcelas estudiadas: 1500 msnm bosque primario (BP15), 1600 msnm bosque secundario (BP16), 1500 msnm bosque secundario (BS15) y 1700 msnm bosque secundario (BS17).

En bosque primario, la familia con mayor número de individuos es Lauraceae (74 ind.), superando por mucho a las demás familias. Le siguen en importancia Rubiaceae (38 ind.), Melastomataceae (34 ind.), Phyllantaceae (21 ind.), Cyatheaceae (20 ind.) y Euphorbiaceae (16 ind.). Al analizar la riqueza por familia, Lauraceae encabeza nuevamente la lista con 15 especies, pero le sigue en importancia Fabaceae (7 sp.), cuya abundancia no es tan elevada. A continuación, el patrón es similar, con Rubiaceae (6 sp.) y Melastomataceae (5 sp.).

En cuanto a bosque secundario, Clethraceae (52 ind.) es la familia de mayor abundancia, seguida de Lauraceae (34 ind.), Asteraceae (32 ind.), Actinidiaceae (29 ind.) y Pricamiaceae (20 ind.). Respecto a la riqueza de especies por familia, Lauraceae es la más importante con 7 especies, seguida de Urticaceae (4 sp.), Rubiaceae (4 sp.) y Melastomataceae (4 sp.). Clethraceae y Asteraceae, que son las familias más importantes en términos de abundancia, únicamente cuentan con 2 y 1 especie, respectivamente (Anexo 1). Existen múltiples familias que son exclusivas de bosque primario, como Apocynaceae, Arecaceae, Chloranthaceae, Malvaceae, entre otras (Tabla 2). En bosque secundario son exclusivas Aquifoliaceae, Asteraceae, Clethraceae, Picramniaceae, Siparunaceae. Cabe resaltar que, si bien muchas familias son compartidas entre los dos tipos de bosque, existen especies dentro la misma familia que son únicas para cada tipo de bosque (ej. Véase Piperaceae en Anexo 1).

**Tabla 2** Listado de familias presentes bosque primario y secundario junto al número de especies e individuos de cada una.

Familia	Bosque Primario		Bosque Secundario	
	Especies	Individuos	Especies	Individuos
Actinidaceae	1	1	1	29
Annonaceae	2	8	2	6
Apocynaceae	1	4	0	0
Aquifoliaceae	0	0	1	2

Araliaceae	1	4	1	1
Arecaceae	1	3	0	0
Asteraceae	0	0	1	32
Burseraceae	2	7	0	0
Cannabaceae	1	1	0	0
Chloranthaceae	1	1	0	0
Chrysobalanaceae	1	4	0	0
Clethraceae	0	0	2	52
Cyatheaceae	2	20	3	9
Euphorbiaceae	2	16	3	17
Fabaceae	7	12	4	13
Flacourtiaceae	1	4	0	0
Hypericaceae	2	9	2	6
Icacinaceae	1	1	0	0
Indeterminada	0	0	1	1
Indeterminada 1	1	1	0	0
Lacistemataceae	0	0	1	1
Lauraceae	15	74	7	34
Malvaceae	1	1	0	0
Melastomataceae	5	34	4	12
Meliaceae	2	3	1	3
Moraceae	6	12	1	1
Myrtaceae	2	5	1	1
Nyctaginaceae	1	1	1	3
Phyllantaceae	2	21	1	2
Picramniaceae	0	0	1	20

Piperaceae	1	10	2	2
Polygonaceae	1	2	1	2
Primulaceae	2	9	1	3
Rubiaceae	6	38	4	7
Salicaceae	2	7	1	2
Sapindaceae	3	5	3	5
Siparunaceae	0	0	1	4
Theaceae	1	1	1	1
Urticaceae	3	11	5	15

### *Diversidad alfa*

Se aplicaron a las categorías de bosque primario y secundario (véase métodos). Los valores del índice de Shannon en su mayoría varían entre 0.5 y 5; en este estudio los valores obtenidos no difieren sustancialmente entre las dos categorías, siendo mayor para bosque primario, con un coeficiente de **3.938871**, y para bosque secundario de **3.324539**. Estos resultados indican que existe una equitatividad notable entre las diferentes especies presentes en cada tipo de bosque. En cuanto al índice de dominancia de Simpson, los valores también son relativamente similares entre las dos categorías, con un coeficiente de **0.9718728** en bosque primario y de **0.9365739** en bosque secundario, lo que indica que ambos tipos de bosque se alejan de la dominancia.

### *Diversidad beta*

La composición difiere entre los dos tipos de bosque, si bien existen muchas familias y especies comunes (Anexo 1), hay otras que están presentes en un tipo de bosque y no en el otro; o en su defecto, familias cuya riqueza específica denota diferencias en la composición entre ambos bosques (Tabla 3). Por ejemplo, en bosque primario Lauraceae duplica la riqueza de bosque secundario, lo que refleja de antemano variaciones en la composición. La ausencia de Asteraceae y Clethraceae en bosque primario es otro ejemplo claro, ya que en bosque secundario estas son entre las familias más representativas (Tabla 2).

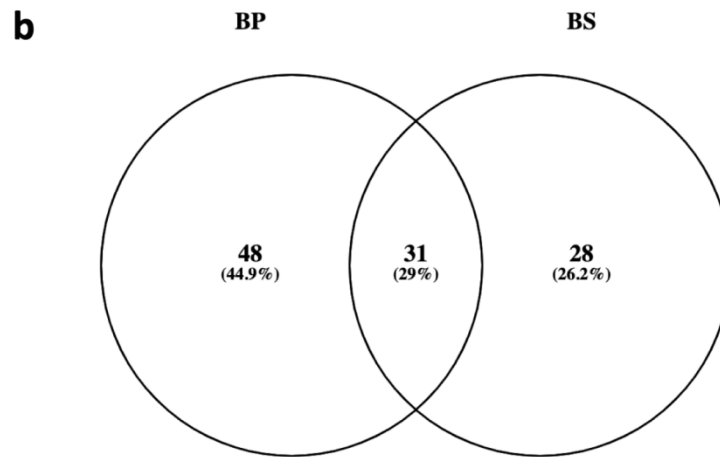
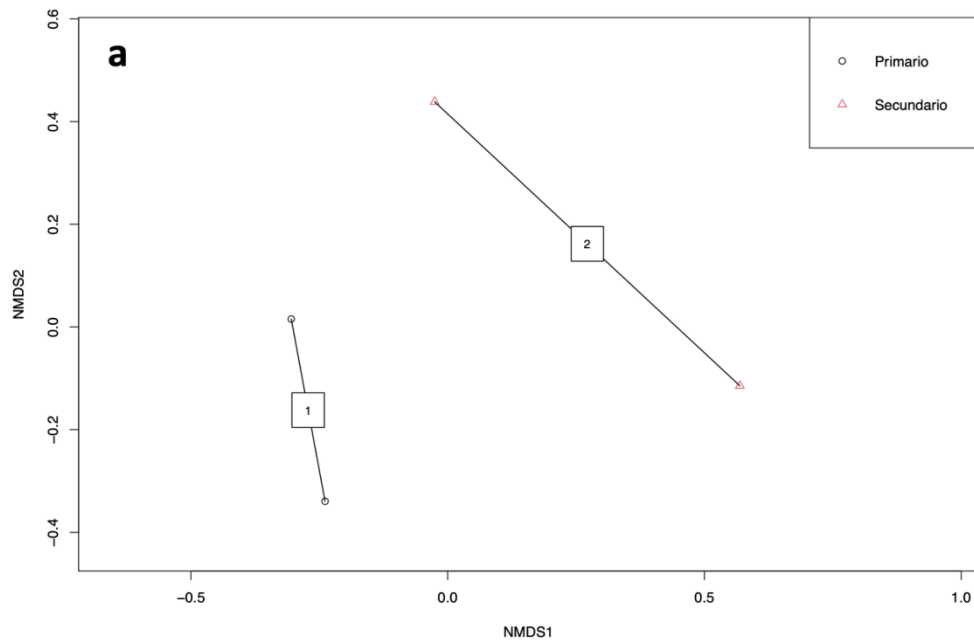
**Tabla 3** Comparación entre bosque primario y secundario de los índices de similaridad.

	<b>Valor</b>	<b>Porcentaje</b>
<b>Índice de Bray-Curtis</b>	0.7221325	72.21%
<b>Índice de Jaccard</b>	0.8386492	83.86%

Al realizar un análisis de agrupamiento mediante el Software Venny 2.1., este indica que existen 31 especies comunes entre bosque primario y secundario; 48 están exclusivamente en bosque primario y 28 únicamente en bosque secundario. Al aplicar Bray Curtis se obtuvo un coeficiente de disimilitud de **0.7221325**, un valor próximo a 1, que según la base conceptual de este índice indica diferencias composicionales entre los sitios, ya que mientras más cercano a 0 más parecidos son los mismos y mientras más se acerca a 1 existe mayor disimilitud. El coeficiente obtenido, por tanto, refleja un 70% de diferencias en la composición de especies entre bosque primario y secundario. Al realizar el índice de Jaccard en RStudio, este arroja un valor de disimilitud, que en este caso es de **0.8386492**, que al igual que Bray Curtis significa que los dos sitios son disímiles entre sí en un 83%.

Al aplicar el Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) los resultados indican un 50% (0.5035) de diferencias entre bosque primario y bosque secundario (Fig. 3), sin embargo, al verificar el nivel de significancia, dichas diferencias no fueron estadísticamente significativas. El análisis de Especies Indicadoras no arrojó ningún resultado, es decir, no se obtuvieron especies indicadoras que representen a cada tipo de bosque, posiblemente debido al tamaño de la muestra.





**Figura 3** a) Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) aplicado para las parcelas de bosque primario y secundario bajo estudio, b) Análisis Clúster para las categorías de bosque primario y secundario.

### Estructura

En general se observa que el área basal es ligeramente menor en bosque primario que en secundario, mientras que con la densidad (determinada por el número de individuos dentro de un área determinada) ocurre lo contrario; es mayor en bosque primario (Tabla 4).

**Tabla 4** Resumen del área basal por parcelas.

Parcela	Número de individuos	Número de especies	Área basal
Bosque primario 1500 msnm	134	42	10,83
Bosque primario 1600 msnm	199	61	11,70
Bosque secundario 1500 msnm	133	39	11,78
Bosque secundario 1700 msnm	153	34	11,77

### *Índice de Valor de Importancia (IVI)*

Los resultados del IVI muestran diferencias en la importancia ecológica de las especies entre bosque primario y secundario. En bosque primario las especies que tienen un rol importante en la tipología de la vegetación son *Elaeagia utilis*, *Endlicheria canescens*, *Miconia argyrophylla* y *Hieronyma oblonga* (Tabla 5).

**Tabla 5** Índice de valor de importancia para bosque primario de las especies con valores más altos. Con \* las especies con los valores más altos de toda la lista.

<b>BOSQUE PRIMARIO</b>				
Especies	Frecuencia relativa (%)	Densidad relativa (%)	Dominancia relativa (%)	IVI
<i>Elaeagia utilis</i>	1,94	2,7	11,66	16,30*
<i>Endlicheria canescens</i>	1,94	7,8	2,96	12,71*
<i>Miconia argyrophylla</i>	1,94	5,4	4,53	11,88*
<i>Hieronyma oblonga</i>	1,94	5,4	4,12	11,47*

<i>Alchornea glandulosa</i>	1,94	3,6	4,01	9,55
<i>Rudgea aff. cryptantha</i>	1,94	5,4	1,49	8,84
<i>Alsophila erinacea</i>	1,94	5,1	1,28	8,32
<i>Cecropia aff. angustifolia</i>	0,97	2,7	4,48	8,16
<i>Vismia baccifera</i>	1,94	0,9	4,52	7,37
<i>Nectandra membranacea</i>	1,94	2,1	3,29	7,34
<i>Nectandra pearcei</i>	1,94	1,8	3,58	7,32
<i>Beilschmiedia towarensis</i>	1,94	1,8	3,46	7,20
<i>Oreopanax grandifolius</i>	0,97	1,2	4,36	6,54
<i>Dacryodes peruviana</i>	1,94	1,5	2,48	5,93
<i>Nectandra purpurea</i>	0,97	0,9	3,73	5,60

---

En bosque secundario las especies más relevantes son *Piptocoma discolor* y *Clethra pedicellaris*, superando por mucho a las demás. Están seguidas en menor magnitud por *Saurauia tambensis*, *Alchornea glandulosa* y *Picramnia gracilis* (Tabla 6). Los valores sumamente altos de las dos primeras especies denotan la alta medida en que estas contribuyen a la estructura del bosque secundario, contrastando con bosque primario, que, si bien tiene especies con un mayor papel en la configuración del bosque, ninguna presenta valores de IVI tan altos.

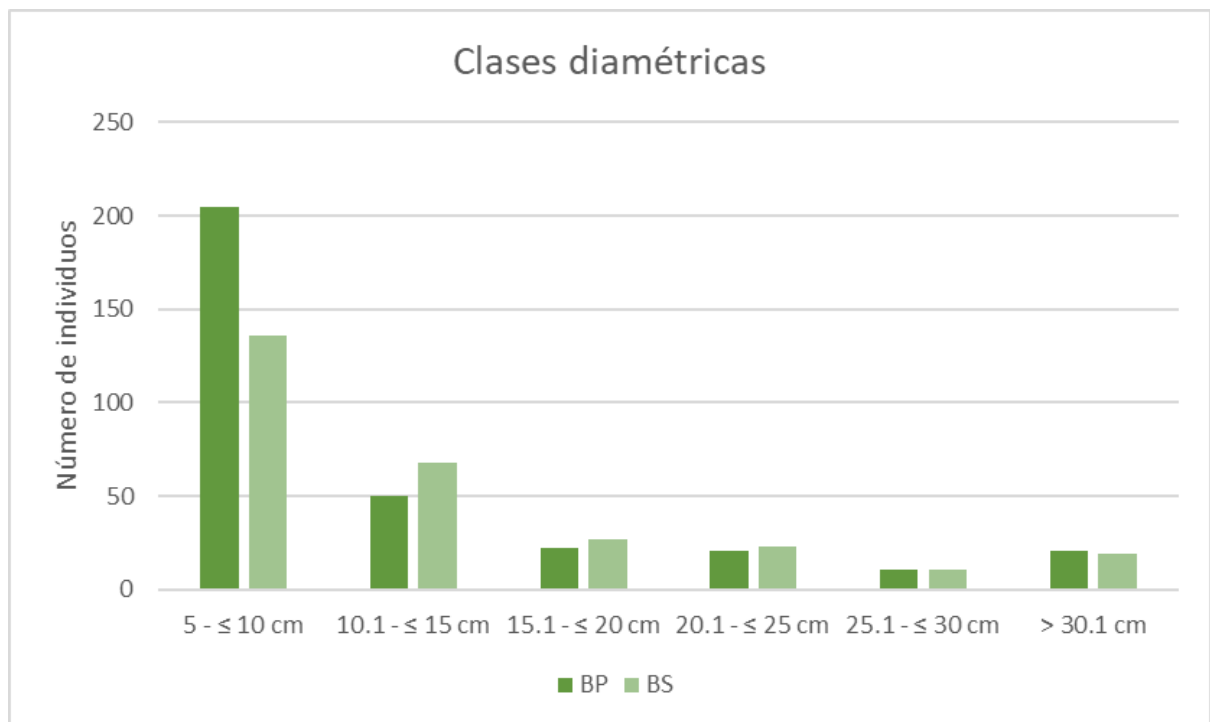
**Tabla 6** Índice de valor de importancia para bosque secundario de las especies con valores más altos. Con (\*) las especies con los valores más altos de toda la lista.

<b>BOSQUE SECUNDARIO</b>				
Especies	Frecuencia relativa (%)	Densidad relativa (%)	Dominancia relativa (%)	IVI
<i>Piptocoma discolor</i>	2,74	11,19	37,87	51,80*
<i>Clethra pedicellaris</i>	2,74	15,73	10,42	28,89*
<i>Saurauia tambensis</i>	2,74	10,14	3,8	16,68*
<i>Alchornea glandulosa</i>	2,74	3,5	9,88	16,12*
<i>Picramnia gracilis</i>	2,74	6,99	3,03	12,77*
<i>Nectandra membranacea</i>	2,74	4,89	2,74	10,38
<i>Inga marginata</i>	2,74	2,45	3,2	8,39
<i>Cinnamomum triplinerve</i>	1,37	4,19	2,82	8,38
<i>Boehmeria caudata</i>	2,74	2,1	1,61	6,44
<i>Tetrorchidium macrophyllum</i>	2,74	2,1	1,05	5,89
<i>Miconia glaucescens</i>	2,74	2,45	0,51	5,70
<i>Vismia baccifera</i>	1,37	1,75	2,31	5,43
<i>Clethra revoluta</i>	1,37	2,45	1,56	5,38
<i>Cedrela odorata</i>	2,74	1,05	1,19	4,98
<i>Ficus tonduzii</i>	1,37	0,35	2,75	4,47

### *Clases diamétricas y altimétricas*

En la figura 4, se observa que la mayor cantidad de individuos se concentran en la categoría de 5 -  $\leq$  10 cm, tanto para bosque primario como secundario. El número de individuos tiende a disminuir según aumenta el diámetro de los mismos. Al rebasar la categoría de 30.1 cm se ve un aumento pequeño de los individuos; no obstante, esto se debe a que se agrupan en esta clase todos los individuos cuyo diámetro mide más de 30 cm, es decir, no se registran más cada 5 cm como en el resto de categorías, debido a que hay individuos excepcionales con diámetro grueso que supere los 30 cm. Sin embargo, la tendencia es clara, y esta tiende a disminuir.

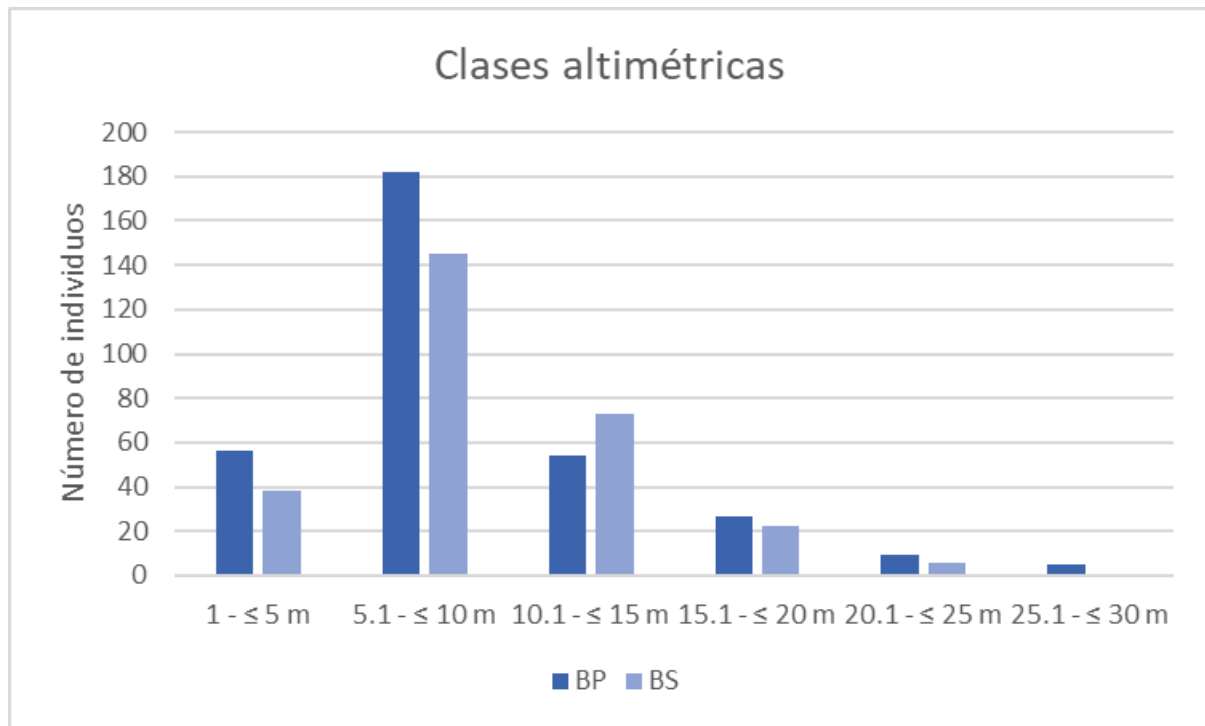
Por otro lado, no existen grandes diferencias entre la cantidad de individuos dentro de cada clase comparando entre bosque primario y bosque secundario, es decir, existen diámetros similares entre los individuos para ambos bosques. Casi todas las clases presentan más individuos en bosque secundario, exceptuando la primera categoría, en la cual se encuentran notablemente un mayor número de individuos en el bosque primario.



**Fig 4.-** Diagrama de barras basado en el DAP de los individuos de bosque primario y secundario.

Respecto a las clases altimétricas, la mayor cantidad de individuos se concentra en la categoría de 5.1-  $\leq$  10 m, seguida de los rangos 1-5 m y 10.1-15 m, tanto para bosque primario como

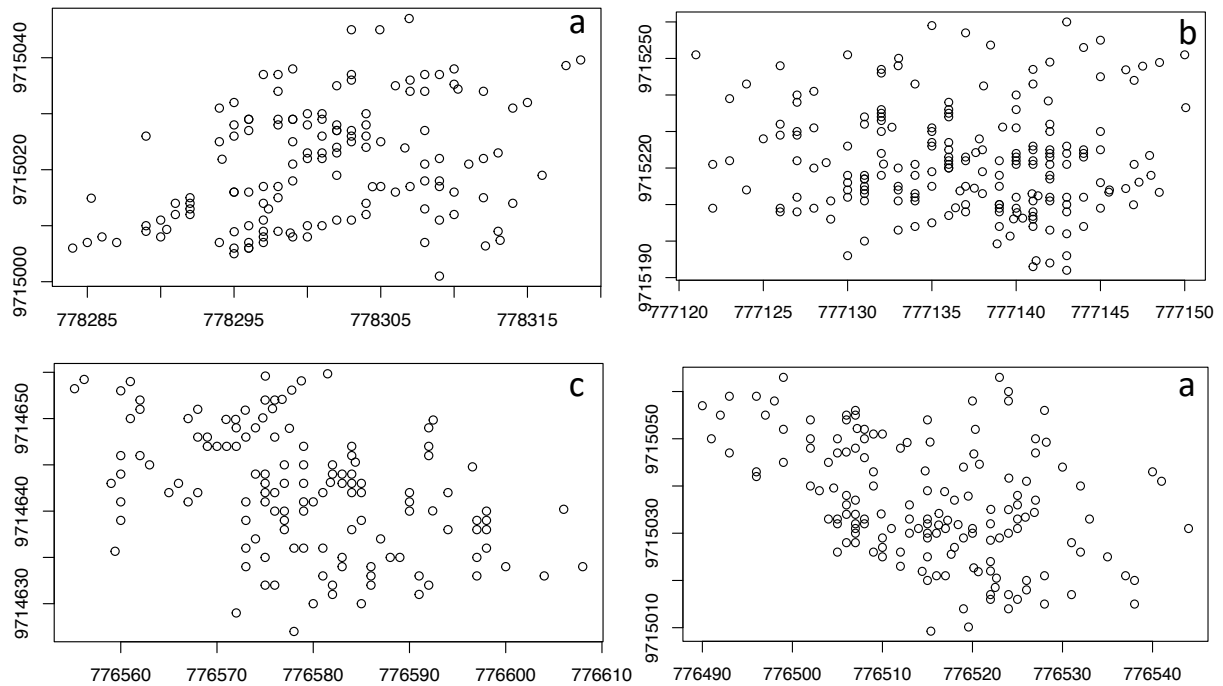
para secundario. La tendencia general en ambos casos es una disminución de la cantidad de individuos hacia las categorías de mayor altura (Fig. 5). Al comparar entre bosque primario y secundario parecen no existir grandes diferencias en la cantidad de individuos dentro de cada categoría, pero en general bosque primario tiene más individuos en la mayoría de clases.



*Fig 5.- Diagrama de barras basado en la altura de los individuos de bosque primario y secundario.*

### **Distribución espacial**

Al graficar las coordenadas geográficas de cada uno de los individuos monitoreados, se obtuvieron gráficos que permiten visualizar la configuración del vecindario para cada parcela (Fig. 6). Sin embargo, estos gráficos no son informativos respecto a los patrones espaciales de cada tipo de bosque, ya que al ser datos en crudo no permiten visualizar claramente las tendencias presentes, y en ausencia de una prueba estadística de distribución espacial no se puede afirmar si dicha configuración responde a patrones agregados o aleatorios.

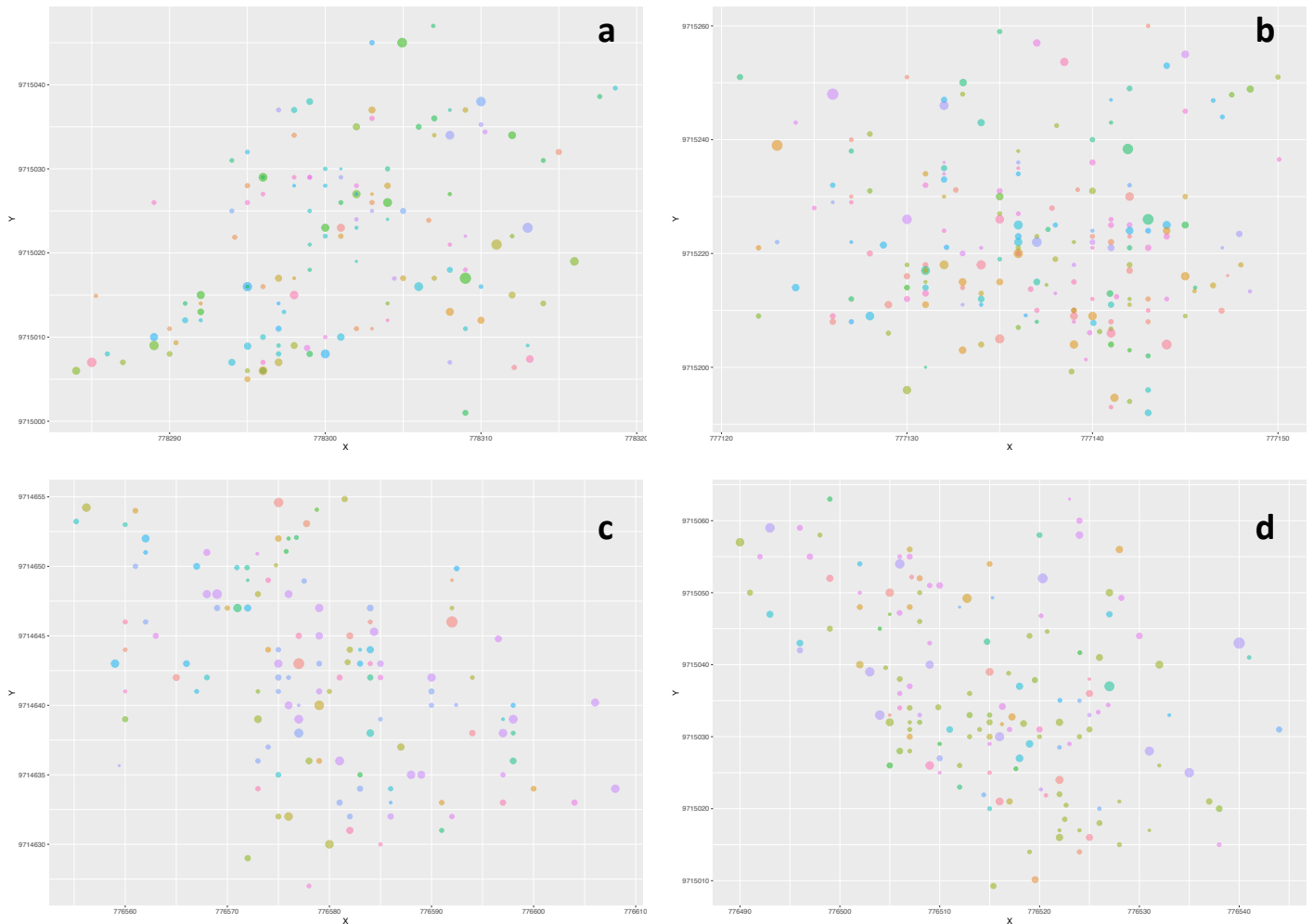


**Figura 6** Distribución espacial en crudo de las parcelas en estudio, basada en coordenadas geográficas: a) 1500 msnm BP, b) 1600 msnm BP, c) 1500 msnm BS, d) 1700 msnm BS.

No obstante, al agregar la información de cada individuo vinculada a dichas coordenadas, como el diámetro y la identidad de la especie, los gráficos se tornan más claros respecto a la configuración espacial del vecindario, y saltan a la vista ciertos patrones (Fig. 7). Considerando que cada color representa a una especie determinada, al comparar las parcelas de bosque primario (Fig. 7: a-b) con las de bosque secundario (Fig. 7: c-d) se pueden observar ciertas diferencias.

Por ejemplo, tanto en bosque primario (BP) como en bosque secundario (BS) se observan una gran cantidad de colores, lo cual denota alta diversidad en los dos tipos de bosque, sin embargo, en BP se aprecia una mayor cantidad de colores, los cuales se distribuyen de manera más heterogénea a través del espacio. Por el contrario, en BS existen colores puntuales que se repiten mucho más que los demás a través del espacio, representando una mayor dominancia de estas especies respecto a las demás. Referente al diámetro, tanto para BP como para BS se observa que alrededor de los árboles de mayor tamaño crecen muchos árboles de diámetro menor, e incluso se observan ciertos árboles de gran diámetro y distintas especies que están

cercanos entre sí. También se puede observar que en BP los individuos de mayor diámetro representan a varias especies, mientras que en bosque secundario sólo a unas pocas (Fig. 7).

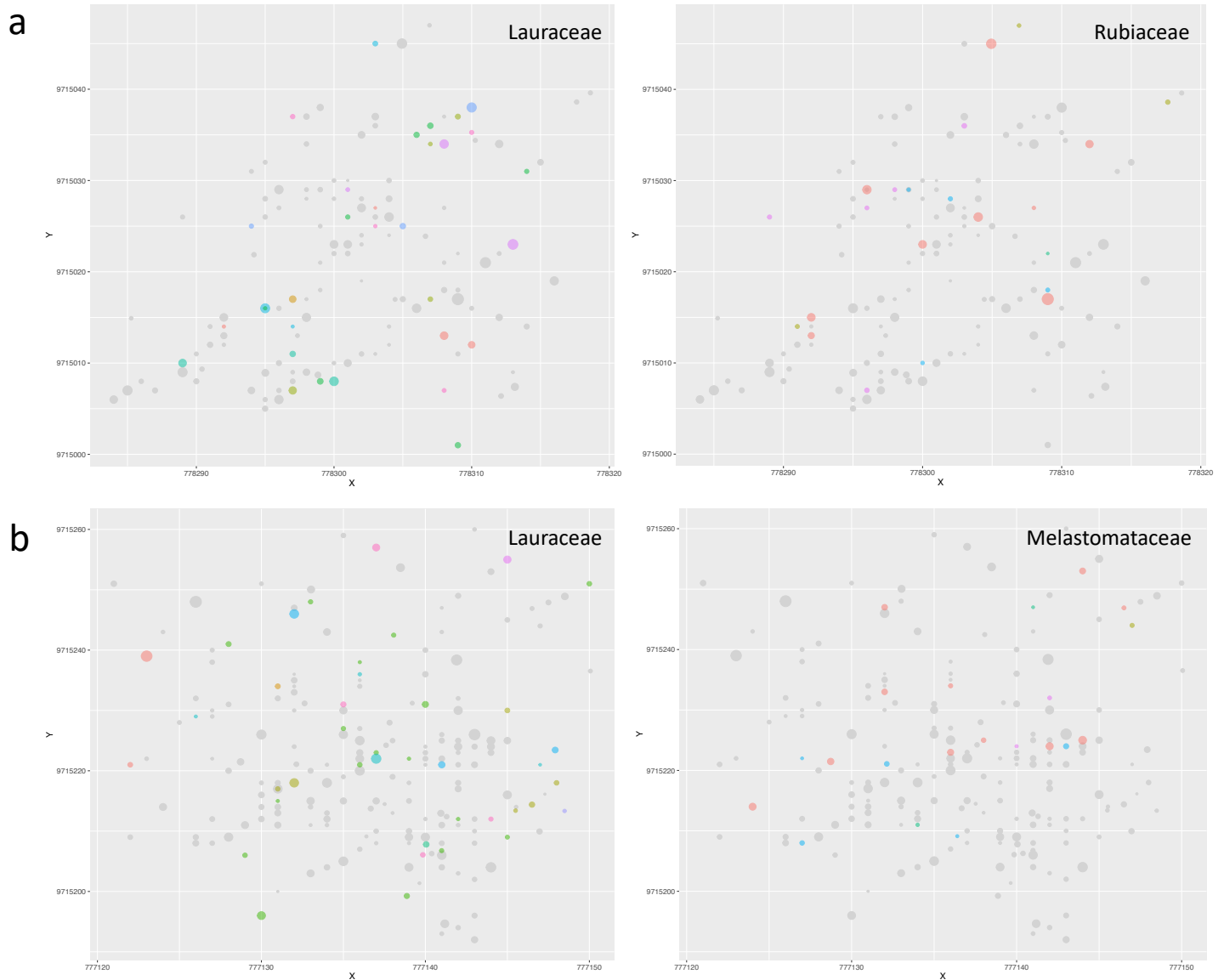


**Figura 7** Distribución espacial de las parcelas en estudio: a) 1500 msnm BP, b) 1600 msnm BP, c) 1500 msnm BS, d) 1700 msnm BS. El diámetro de los círculos representa su DAP y el color la identidad de la especie. Listado de especies en Anexos.

Adicionalmente, al momento de analizar las familias más representativas, las parcelas de bosque primario parecen ser más heterogéneas, como ya se mencionó. Como se observa en la Figura 8, tomando como referencia la familia Lauracea en BP, los individuos parecen distribuirse aleatoriamente en el espacio y los colores manifiestan heterogeneidad, debido a las múltiples especies que conforman cada parcela (Véase Anexos 2-5). En otras palabras, no existe dominancia de alguna especie en particular. De la misma manera, las familias Melastomataceae y Rubiaceae (Fig. 8) visualmente manifiestan una distribución aleatoria y



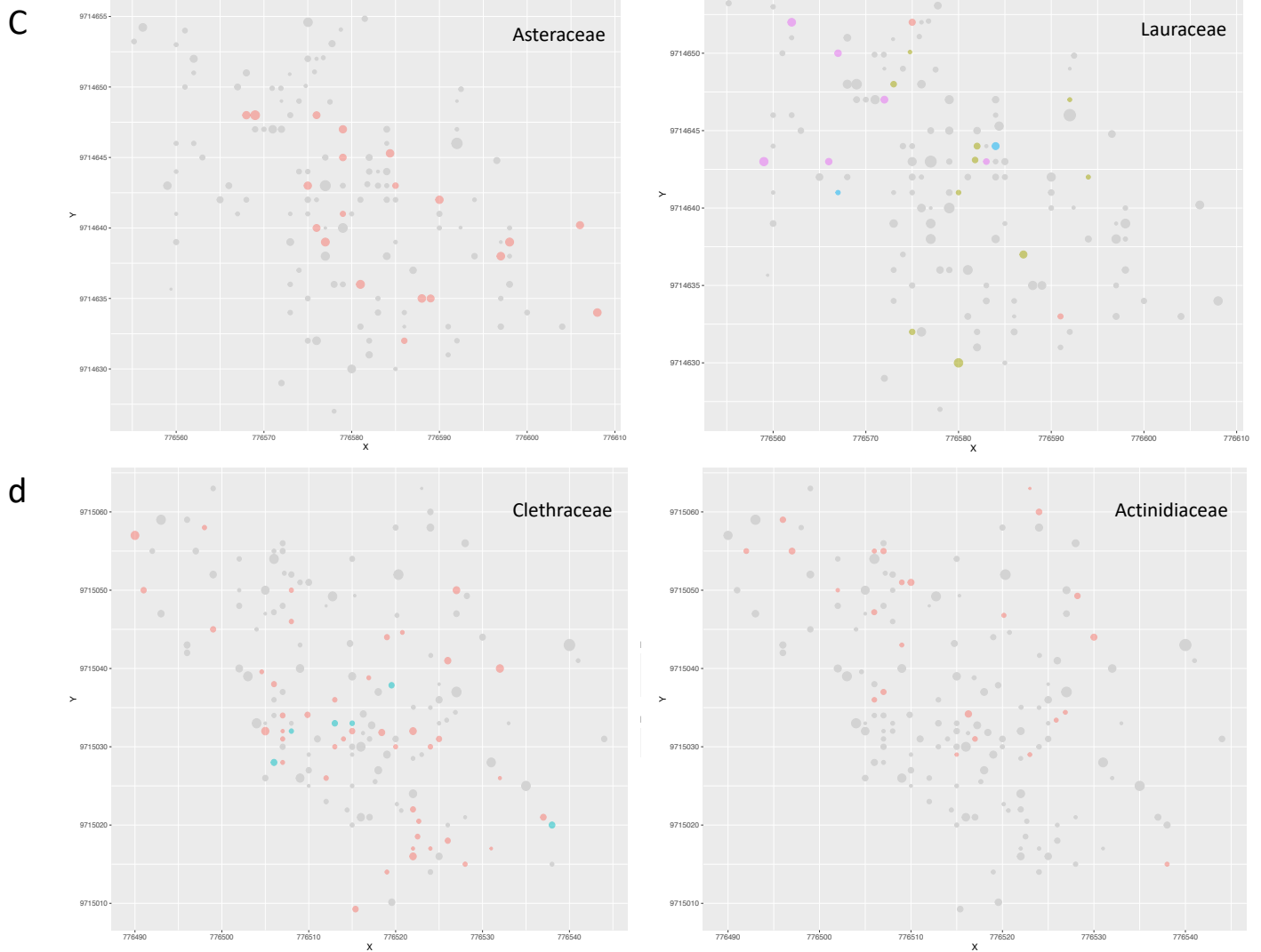
cierta heterogeneidad, aunque en los gráficos no se aprecian completamente los distintos colores debido a un diámetro pequeño o bajo número de individuos.



**Figura 8** Distribución espacial de las parcelas de bosque primario: a) 1500 msnm, b) 1600 msnm. Resaltando las especies de las familias más representativas. Listado de especies en Anexos.

En cuanto a bosque secundario, se visualiza cierta dominancia de unas pocas especies, pertenecientes a las familias más representativas (Fig. 9). Asteraceae, Clethraceae y Actinidiaceae son las familias más abundantes, y, sin embargo, tienen sólo entre una o dos especies como máximo. Por otra parte, la familia Lauraceae, que es la familia más representativa de bosque secundario en términos de riqueza, a pesar de presentar una mayor

diversidad de especies dentro del bosque secundario, únicamente dominan dos especies. Además, cabe resaltar que la riqueza de la familia Lauraceae en bosque secundario es tan sólo la mitad de la riqueza que presenta esta familia en bosque primario (Véase Anexos 5 y 7).



**Figura 9** Distribución espacial de las parcelas de bosque secundario: c) 1500 msnm, d) 1700 msnm. Resaltando las especies de las familias más representativas. Listado de especies en Anexos.

## DISCUSIONES Y RECOMENDACIONES

### Diversidad y composición

Los resultados obtenidos muestran que existe una mayor riqueza y diversidad de especies en bosque primario que, en bosque secundario, no obstante, las diferencias no son grandes y el bosque secundario maduro muestra una riqueza y diversidad considerables. Jadán *et al.* (2021) encontraron que la riqueza y diversidad de especies vegetales está positivamente correlacionada con la edad del bosque, es decir, que estos aspectos responden a la sucesión ecológica con un aumento en la cantidad de especies a medida que avanza la sucesión. Este estudio es relevante porque se realizó en una ubicación geográfica muy cercana a la presente investigación, en el cual también se trabajó con bosques montanos de estribación oriental de los Andes del sur de Ecuador, pero de mayor altitud (<2500 msnm), y sus resultados son congruentes con los aquí presentados. Estos mismos resultados se han encontrado para otras ubicaciones neotropicales como el estudio de Morales *et al.* (2012) en Costa Rica y el de Yepes *et al.* (2010) en Colombia.

Justamente, los resultados estadísticos de los índices de Shannon-Wiener y Simpson indican equitatividad en las especies presentes y ausencia de dominancia para los dos tipos de bosque, respectivamente. Es decir, son bosques considerablemente heterogéneos y diversos. Si bien no existen grandes diferencias en los valores entre los bosques estudiados, cabe recalcar que los resultados denotan mayor diversidad para el bosque primario; similar a los resultados de Morales *et al.* 2012.

Las curvas de rarefacción obtenidas no alcanzan la asíntota, lo que sugiere que el esfuerzo de muestreo no ha alcanzado la riqueza estimada, y por tanto, sería importante establecer más parcelas para los dos tipos de bosque de manera que la diversidad del lugar pueda verse representada (Cabrera, 2005). No obstante, Romero *et al.* (2001) mencionan que la estabilidad de la curva no necesariamente depende de la intensidad de muestreo, en el caso de especies vegetales leñosas. Recalcan que en ninguno de múltiples estudios en bosques neotropicales la curva de acumulación de especies se estabiliza.

Esto puede explicarse en el hecho de que muchas especies que aportan a la diversidad son raras, es decir, con pocos individuos establecidos localmente, y cuya distribución es desconocida

(Romero *et al.* 2001). Muchas especies en la región no han sido colectadas o estudiadas lo suficiente (Minga *et al.* 2020) como para entender sus implicaciones en la diversidad alfa, beta y gamma. Estas especies con pocos individuos amplían el intervalo de confianza, lo cual influye en la proyección de la rarefacción (Jadán *et al.* 2021).

Además, la dinámica sucesional en curso también es un factor importante que debe considerarse en la estabilización de la curva, ya que el establecimiento de nuevas especies implica un incremento en la diversidad (Cabrera, 2005). En los resultados obtenidos, el bosque secundario proyecta una riqueza mucho mayor, cercana a la de bosque primario, lo cual puede explicarse por la presencia de especies afines a bosque primario o de estadios sucesionales más avanzados, las cuales tienen pocos individuos, por ejemplo, *Endlicheria canescens*, *Alsophila erinacea* y *Hieronyma oblonga*. Por tanto, la dinámica sucesional explica el componente de adición de nuevas especies –como parte del proceso natural de recambio– las cuales en momento actual aparecen como especies raras, ya que tienen pocos individuos establecidos, pero seguramente en el futuro serán más comunes y su influencia en la riqueza se reflejará de otra manera.

La dinámica sucesional también puede explicar por qué el bosque secundario presenta tan grande diversidad, considerando que se encuentra en un estadio de sucesión avanzada. Jadán *et al.* 2021 afirman que los bosques secundarios tienden a alcanzar mayores niveles de diversidad con la edad, asemejándose a bosques primarios. Por otro lado, el área de estudio constituye una zona de transición entre especies andinas y de tierras bajas, siendo ecosistemas sumamente diversos (Cabrera, 2005; Minga *et al.* 2020). Esta gran diversidad representada en el banco de semillas disponible, junto a la ausencia de disturbios prolongados; factores determinantes en la sucesión tal como evidencian Yepes *et al.* (2010) y Momo *et al.* (2016), pueden haber permitido una recuperación integral del bosque secundario hasta alcanzar los niveles de diversidad y heterogeneidad aquí evidenciados.

Las especies colonizadoras cumplen una función vital en la nueva configuración del bosque, facilitando la sucesión secundaria al modificar el microclima, cumpliendo su ciclo vegetativo e incrementando la diversidad a medida que transcurre el tiempo (Morales, 2012). Por tanto, la diversidad actual evidenciada en bosque secundario es el resultado de un proceso de sucesión natural dentro de una zona megadiverso y bien conservada, que con un banco de semillas bien representado y condiciones favorables han permitido el restablecimiento de la diversidad propia de esta formación.

Respecto a la diversidad beta, se encontró que el bosque primario no es igual al bosque secundario, ya que manifiestan diferencias composicionales. Estos resultados concuerdan con el estudio de Momo *et al.* (2016) en bosques tropicales. Aunque las diferencias del NMDS no fueron significativas, posiblemente por el tamaño de la muestra, esto aún podría explicarse por el estado de madurez en el cual se encuentra el bosque secundario. Como ya se mencionó, bosques secundarios de una edad avanzada y bajo condiciones específicas pueden llegar a parecerse al bosque primario original (Jadán *et al.* 2021). En este contexto, nuestras parcelas de bosque secundario son pequeñas extensiones que se encuentran dentro de una superficie mucho mayor de una misma formación vegetal, lo que deja paso a una importante fuente de semillas desde los bosques primarios que las rodean, favoreciendo la colonización por dichas especies cuando las condiciones son adecuadas (Momo *et al.* 2016). Esto se puede evidenciar fácilmente con los resultados del análisis clúster, que muestran 29% de especies compartidas entre los tipos de bosque.

Por tanto, si bien nuestras parcelas de bosque son distintas en su composición, no lo son en su totalidad, y, de hecho, parecen atravesar un proceso de asemejarse debido al recambio de especies propio de la sucesión ecológica, ya que comparten muchas especies y condiciones ambientales. Se ha demostrado en el estudio de Adokwei *et al.* (2022), que bosques tropicales secundarios de distinta naturaleza pueden convertirse en sistemas estructuralmente complejos y florísticamente diversos, llegando a asemejarse a los bosques primarios originales.

## **Estructura**

A pesar de que se observa un área basal similar para todas las parcelas, cada una de estas posee especies con características propias y ciclos vegetativos diferentes, que aportan de manera distinta a la estructura y composición de cada tipo de bosque, sugiriendo notables diferencias en la importancia ecológica de las especies entre bosque primario y secundario.

La tabla 4 muestra a simple vista que para bosque primario la especie *Elaeagia utilis* es la más importante ecológicamente hablando, debido a su dominancia en el sitio, por su desarrollo biológico mayor, además de ser una especie nativa característica de bosques nublados y bosques montanos de altitudes medias (Minga *et al.* 2020). Sin embargo, no es la especie con mayor número de individuos, siendo así, *Endlicheria canescens*; considerada una especie rara en el sitio (Minga *et al.* 2020); la que ocuparía el segundo lugar en valor de importancia. En

cuanto a *Miconia argyrophylla* y *Hieronyma oblonga*, los resultados sugieren una semejanza en su aporte a nivel de estructura y composición del bosque, además que ambas prefieren sitios con mucha pendiente (Benavides & Huertas, 2018; Minga *et al.* 2020). Se debe considerar a las especies que solo se encuentran en una parcela; por ejemplo; *Cecropia* aff. *angustifolia*, cuyo valor de IVI es relativamente alto, por lo tanto, son importantes en esa parcela específica.

En lo que respecta a bosque secundario (tabla 5); *Piptocoma discolor* de la familia Asteraceae, posee el valor más alto de IVI, caracterizada por tener un crecimiento rápido, buena regeneración y predominancia en bosques secundarios, además de tener un alto potencial forestal (Gonzales *et al.* 2018). Seguida por la especie pionera *Clethra pedicellaris* la cual también es representativa en el sitio por su alto número de individuos de menor área basal. Las siguientes en importancia en bosque secundario son especies comunes en bosques de estado avanzado; y en algunos casos; dominantes (Minga *et al.* 2020). Por ejemplo, *Saurauia tambensis* y *Picramnia gracilis*, tienen un gran número de individuos, pero reducida área basal, por otro lado, *Alchornea glandulosa* tiene pocos individuos, pero mayor área basal.

Si bien no se obtuvieron resultados en el análisis de Especies Indicadoras, posiblemente por el tamaño de la muestra, los resultados del IVI pueden proporcionar pautas acerca de las especies más indicativas de cada tipo de bosque. La presencia e importancia de estas especies pueden ser informativas sobre la composición de cada tipo de bosque dada su asociación a condiciones particulares del hábitat (Jadán *et al.* 2021).

En el caso de bosque secundario, *Piptocoma discolor* y *Clethra pedicellaris* son claras representantes de este sistema. Como ya se analizó, estas presentan una notable dominancia y densidad, y además están ausentes en bosque primario, por lo que en estas condiciones puede interpretarse que se trata de especies de sucesión secundaria que seguramente se establecieron en algún punto intermedio, dominando en algún periodo, y permanecen hasta un estado de madurez en el que el bosque se ha vuelto más diverso, reduciendo su dominancia y mientras cambia hacia especies de sucesión más avanzada. De igual manera puede interpretarse en bosque primario, en el cual existen especies propias de este ecosistema, como *Elaeagia utilis* o *Miconia argyrophylla*.

Respecto a las clases diamétricas y altimétricas, en ambos tipos de bosque la mayoría de individuos establecidos son delgados y considerablemente altos. Estos resultados son

consistentes con los de Cabrera (2005), quién encuentra que tanto bosques secundarios maduros como bosques primarios presentan una estructura diamétrica con forma de J invertida, es decir, mayor cantidad de individuos en la categoría más pequeña y reducen de manera paulatina hacia las categorías de mayor tamaño, una estructura propia de comunidades disetáneas e irregulares, según afirma. En el estudio de Restrepo *et al.* (2016) también se hallaron mayores tasas de reclutamiento en bosque maduro.

Esto que podría explicarse por las dinámicas de regeneración, como resultado del reclutamiento de especies de sucesión avanzada, es decir, especies tolerantes a la sombra que prosperan bajo el dosel cerrado de bosques maduros (Cabrera, 2005). Estas especies presentan una tasa de crecimiento lenta y priorizan el desarrollo vertical, para lograr mayores niveles de luz y alcanzar el dosel, que en muchos casos es fundamental para completar sus ciclos reproductivos (Ávalos, 2019). En otros casos, puede tratarse de especies favorecidas por la apertura de claros, resultado de la mortalidad en árboles a causa de la fuerte pendiente propia de la región andina o por disturbios naturales (Restrepo *et al.* 2016). Estos factores pueden incidir en el mantenimiento de una estructura dinámica en el bosque.

La tendencia a la reducción en la cantidad de individuos de clases mayores puede explicarse por varios factores, como la competencia, mortalidad o disturbios naturales, que diezman la comunidad, dejando únicamente establecidos ciertos individuos de gran diámetro y altura que logran persistir. Estos análisis son importantes porque permiten entender la estructura demográfica y la historia reciente de un lugar (Ajbilou *et al.* 2003), por lo que pueden ser de mucha utilidad para comprender la distribución espacial.

### **Distribución espacial**

La precisión y veracidad de los análisis depende de la precisión de las coordenadas, ya que las interacciones ecológicas ocurren en distancias de entre 1-15 m (Fibich *et al.* 2019). Los análisis de distribución espacial pueden ser muy cuestionables si se realizan con GPS debido al error intrínseco del mismo. Además, en el área de estudio la nubosidad es frecuente y el dosel de los bosques analizados es denso, por lo que la precisión de los datos se puede haber visto potencialmente afectada, ya que la potencia de la señal del GPS no es capaz de atravesar la mayoría de los objetos sólidos (Orozco *et al.* 2020). No obstante, dichas coordenadas llevan

vinculada información sumamente relevante y valiosa, como la identidad de la especie o el diámetro, las cuales pueden permitirnos observar ciertos patrones superficiales cuando es graficada en conjunto.

A medida que transcurre el tiempo, la distribución espacial del bosque cambia debido a las interacciones ecológicas que ocurren en el sitio. De acuerdo al estudio de Larsary *et al.* (2018), indican que la competencia, mortalidad, dispersión, entre otros factores, son razones por las que un bosque cambia su estructura, por lo que es importante el monitoreo continuo para obtener resultados asertivos. Tomando como ejemplo el estudio de Fibich *et al.* (2016), este establece que la competencia por la luz en claros, permite visualizar patrones de distribución agrupados en estadios sucesionales tempranos. Con el transcurso del tiempo, la mortalidad por competencia da lugar a un cambio en la estructura del bosque permitiendo la coexistencia de especies, mientras se configura una distribución no agrupada. En el presente estudio no se logró analizar la distribución espacial debido a las razones antes mencionadas. Sin embargo, se recomienda desarrollar estos estudios, ya que es fundamental para determinar el patrón básico de distribución espacial de una comunidad o población vegetal; sea aleatorio, regular o agrupado, ya que estos patrones pueden representar a los diferentes estadios sucesionales (Larsary *et al.* 2018), permitiéndonos una mejor caracterización de cada uno de estos.

El análisis visual-descriptivo llevado a cabo a partir de los gráficos permitió encontrar ciertas relaciones entre los análisis de diversidad y estructura con los de distribución espacial. Por ejemplo, se observa que los dos tipos de bosque son diversos, pero el bosque primario denota mayor diversidad que el bosque secundario maduro. Esto es notorio al observar que en BS existen ciertas especies que son más dominantes en cada parcela, como *Piptocoma discolor*, que es una especie ecológicamente importante y que parece tener gran prevalencia a través del tiempo. Esta es una especie pionera cuyo impacto en la configuración espacial del bosque y el curso de la sucesión puede ser determinante, ya que podría potencialmente crear un ambiente favorable para la regeneración y favorecer a la progresión de especies de estadios sucesionales avanzados (Fibich *et al.* 2016).

En el estudio de Zhang *et al.* (2020) se lleva a cabo un análisis espacial en asociación con un análisis de relaciones interespecíficas que demuestra que, el tipo de relación que guardan especies dominantes con otras establecidas alrededor; ya sea favoreciendo o repeliendo su establecimiento, puede incidir en la sucesión. Por tanto, se recomienda llevar a cabo este tipo



análisis asociados a distribución espacial debido a su potencial aplicación en restauración y manejo forestal, ya que se puede determinar qué especies pueden desarrollarse en torno a una especie clave y de esta manera promover una mayor diversidad.

Como ya se mencionó, en el estudio de Fibich *et al.* (2016) se puede evidenciar que los patrones de distribución espacial son característicos de un determinado estadio sucesional pero tendría el potencial de cambiar a medida que avanza la sucesión. Considerando que en el presente estudio se trabaja con un bosque secundario maduro, se esperaría que los patrones de distribución tiendan a ser menos agrupados, al menos para ciertas especies. En su estudio, Factos & Montero (2009) determinan que la familia Cyatheaceae presenta patrones más aleatorios en bosques maduros que en aquellos de estadio sucesional temprano, donde se ven más agregados. En nuestro caso, por ejemplo, las especies de la familia Lauraceae en bosque secundario parecen tener una distribución aleatoria, mientras que las de Clethraceae parecen agrupadas, sin embargo, esto puede ser debido al tamaño de las parcelas, ya que los patrones pueden cambiar en función de la escala (Zhang *et al.* 2020), por lo que se recomienda trabajar con bloques de mayores dimensiones o, en su defecto, una mayor cantidad de parcelas de cada tipo de bosque para representar mejor los patrones.

A la vez, Fibich *et al.* (2016) también asociaron análisis de diversidad a los de distribución espacial, y encontraron una mayor diversidad en bosque primario, pero las diferencias respecto a bosque secundario son más notables que en nuestro caso posiblemente debido a la madurez del bosque secundario aquí estudiado. En ausencia de pruebas estadísticas es difícil discutir, sin embargo, ha sido costoso encontrar información que permita evaluar nuestras observaciones en distribución espacial contrastando bosque secundario maduro con bosque primario. Tal y como mencionan Fibich *et al.* (2016), los estudios comparando estadios sucesionales son escasos, en particular en el área de distribución espacial que ha permanecido poco estudiada.

No obstante, esta es una potencial herramienta para comprender la sucesión ecológica y el mantenimiento de una alta diversidad en bosques tropicales (Fibich *et al.* 2016; Hu *et al.* 2017). Asimismo, es un aspecto estratégico para comprender la dinámica general de los bosques tropicales de montaña y sus patrones de cambio (Hernández, 2020), así como para diseñar esfuerzos de manejo efectivos (Becerra *et al.* 2013; Zhang *et al.* 2020).

## CONCLUSIONES

Las comparaciones entre parcelas de bosque montano de estribación primario y secundario maduro sugieren que estos distintos estadios sucesionales guardan diferencias en su diversidad, estructura y distribución espacial. Los resultados manifiestan que ambos representan bosques heterogéneos y diversos, no obstante, la diversidad de bosque primario es mayor. A pesar de que presentan notables diferencias composicionales, comparten un 29% de especies, lo que puede potencialmente explicarse por la presencia de importantes extensiones bosque primario en el área de estudio, que permite un banco de semillas representativo de dicha diversidad, que junto con la dinámica sucesional, favorecen al establecimiento de especies de estadios sucesionales avanzados en el bosque secundario. Si bien el área basal y la estructura diamétrica/altimétrica es similar en los dos tipos de bosque, estas guardan diferencias respecto a las especies que son ecológicamente importantes en cada uno y cómo cada una de estas especies aportan en la estructura. Asimismo, los patrones de distribución espacial denotan mayor equitatividad a nivel de bosque primario y relativa dominancia en el bosque secundario. A pesar de que en el presente estudio se realizó un análisis preliminar de distribución espacial, se pudo resaltar la potencial importancia de abordar el estudio de esta área. Todo esto refleja que la diversidad incrementa con la edad del bosque, pudiendo llegar potencialmente a parecerse al bosque primario original, por tanto, recuperando su estructura, configuración y funciones.

Los resultados aquí logrados permiten caracterizar de alguna manera dos estadios sucesionales distintos de los bosques montanos de estribación, y con ello, se pueden esclarecer las principales diferencias entre estos. Esto es fundamental para poder comprender el funcionamiento del bosque y prever sus cambios en el tiempo-espacio. Estas parcelas de bosque son apenas pequeñas extensiones; se encuentran insertas en una formación vegetal de mayor superficie; distribuidas en una gradiente altitudinal y horizontal amplias. No son hechos aislados, sino que forman parte de las dinámicas del bosque montano de estribación, y, por tanto, es importante comprender que la presencia de bosques en diferentes estadios sucesionales no solo explican la alta diversidad en estos ecosistemas, sino reflejan cuán dinámico es todo este sistema, ya que se tienen áreas de diferentes edades y características interactuando al mismo tiempo dentro de una misma superficie. Los disturbios ocurren natural y continuamente; el bosque cambia de manera progresiva y es por ello que resulta fundamental entender la sucesión ecológica, para permitir que el campo de investigación y acción en estos

ecosistemas también sean dinámicos. Consideramos que, si bien en muchos casos hará falta invertir recursos y esfuerzos adicionales, la sucesión ecológica es el medio ineludible para que un área se recupere, por lo cual es imprescindible estudiar la diversidad, estructura y distribución espacial de estos ecosistemas.

## **BIBLIOGRAFÍA**

Ajbilou, R. & Marañón, J. (2003). Distribución de clases diamétricas y conservación de bosques en el norte de Marruecos. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 12 (2), pp. 111-123.

Alvarez, E., Stevenson, P., Fernández, F., Lopez, W., Phillips, O., Restrepo, Z., Rey, J., Villanueva, B. & Melo, O. (2017). Recent Changes in Amazon Forest Biomass and Dynamics. En González, A. L. (Ed.), *Biodiversidad y cambio climático en Colombia: Avances, perspectivas y reflexiones. Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis*: pp. 13-24. Bogotá D.C., Colombia.

Ávalos, G. (2019). Shade tolerance within the context of the successional process in tropical rainforests. *Revista de Biología Tropical*, Vol. 67, 2. Doi: <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v67i2supl.37206>

Antonelli, A; Kissling, WD; Flantua, SGA; Bermúdez, MA; Mulch, A; Muellner-Riehl, AN; Kreft, H; Linder, HP; Badgley, C; Fjeldså, J; Fritz, SA; Rahbek, C; Herman, F; Hooghiemstra, H. & Hoorn, C. (2018). Geological and climatic influences on mountain biodiversity. *Nature Geoscience* 11 (10): pp. 718-725. Doi: 10.1038/s41561-018-0236-z.

Arce, C., Cristina de, F. & Arce, I. (2010). Escalamiento multidimensional: concepto y aplicaciones. *Papeles del Psicólogo*, vol. 31, núm. 1, pp. 46-56.

Avella, A., García, N., Fajardo, F., Gonzales, A. (2019). Patrones de sucesión secundaria en un bosque seco tropical interandino de Colombia: implicaciones para la restauración ecológica. *Caldasia*, 41(1): 12. Doi: <https://doi.org/10.15446/caldasia.v41n1.65859>

- Balvanera, P. (2012). Los servicios ecosistémicos que ofrecen los bosques tropicales. *Ecosistemas* 21 (1-2): pp. 136-147. Obtenido de:  
<http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=709>
- Becerra, M., Cuesta, F., Muriel, P., Halloy, S., Beck, S., Meneses, R., Salgado, S., Aguirre, N., Viñas P., & Suárez D. (2013). Biodiversidad y Cambio Climático en los Andes Tropicales - Conformación de una red de investigación para monitorear sus impactos y delinear acciones de adaptación. *Red Gloria-Andes*, Lima-Quito. Pp 180.
- Benavides Miranda, Y. T., & Huertas Vargas, K. A. (2018). QIVI: Complemento para QGIS que Calcula el Índice de Valor de Importancia en Estudios Ecológicos de Análisis Estructural de Vegetación.
- Borregaard, M, Hendrichsen, D. & Nachman, G. (2008). Spatial Distribution. *Encyclopedia of Ecology* 2 (4): pp. 589-596. Doi:10.1016/B978-0-444-63768-0.00659-4
- Brower, J. & Zar, H. (1984). Field and laboratory methods for general ecology. *Wm. C. Brown Co.* Dubuque, Iowa.
- Brown, H., Appiah, M. & Berninger, F. (2022). Old timber plantations and secondary forests attain levels of plant diversity and structure similar to primary forests in the West African humid tropics. *Forest Ecology and Management*, Vol. 518 Doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120271>
- Cabrera, W. (2005). Diversidad florística de un bosque montano en los Andes tropicales del noroeste de Bolivia. *Ecología en Bolivia*, Vol. 40(3): 380-395.
- Campo, A. M., & Duval, V. S. (2014). Diversidad y valor de importancia para la conservación de la vegetación natural: Parque Nacional Lihué Calel (Argentina).
- Cayuela, L., & Granzow-de la Cerda, I. (2012). Biodiversidad y conservación de bosques neotropicales. *Ecosistemas* 21(1-2): pp. 1-5.

- CELEC-UDA. (2019). Informe de monitoreo biótico del Complejo Paute Integral. Cuenca, Ecuador.
- Correia, P. (2002). Guía práctica del GPS. *Marcombo*. Obtenido de: <https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=iTW7BBKScHsC&oi=fnd&pg=PA146&dq=cuanto+tiempo+se+tiene+que+esperar+para+que+sea+preciso+el+gps&ots=k6AF2OhGzI&sig=UyAIB5Dq57brsILCR1R4c9JAbyI#v=onepage&q&f=false>
- Factos, V. & Montero, M. (2009). Influencia del estado sucesional en la regeneración natural del bosque y distribución espacial de la familia Cyatheaceae en un bosque de neblina montano de la región sur del Ecuador. *Universidad Técnica Particular de Loja*, Ecuador.
- Fibich, P., Leps, J., Novotny, V., Klimes, P., Tesitel, J., Molem, K., Damas, K. & Weiblen, G. (2016). Spatial patterns of tree species distribution in New Guinea primary and secondary lowland rain forest. *Journal of Vegetation Science* 27: pp. 328-339. Doi: 10.1111/jvs.12363
- García, H., Carbonó, E. & Barranco, W. (2021). Diversidad beta del bosque seco tropical en el norte del Caribe colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, Vol.45 no.174. Doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1267>
- González, J., Papue, E., González, A., Borja, V. & Merencio, O. (2018). Crecimiento y conservación de *Piptocoma discolor* (Pigüe) en la Provincia de Pastaza, Ecuador Growth and conservation of *Piptocoma discolor* (Pigüe) in the Province of Pastaza-Ecuador. 6. 366-379.
- Groombridge, B. & Jenkins, M.D. (2003). World atlas of biodiversity. *University of California Press*. Berkeley, California.
- Haase, P. (1995). Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: Introduction and methods of edge correction. *Journal of Vegetation Science* 6: pp. 575-582.
- Hernández, L. (2020). Dinámicas de bosques lluviosos tropicales de un gradiente altitudinal de la vertiente Caribe de Costa Rica. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. Doi: 10.13140/RG.2.2.15610.93128

- IDEAM (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales) - UNAL (Universidad Nacional de Colombia). (2018). Variabilidad Climática y Cambio Climático en Colombia. Bogotá, D.C., Colombia.
- Jadán, O., Donoso, D., Cedillo, H., Bermúdez, F. & Cabrera, O. (2021). Floristic Groups, and Changes in Diversity and Structure of Trees, in Tropical Montane Forests in the Southern Andes of Ecuador. . *Diversity*, 13, 400. Doi: <https://doi.org/10.3390/d13090400>
- Kesler, M. & Kluje, J. (2008). Diversity and endemism in tropical montane forests - from patterns to processes. *Biodiversity and Ecology Series*, 2: 35-50.
- Körner, C. (2007). The use of «altitude» in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22(11): pp. 569-574. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>.
- Körner, C., Ohsawa, M., Spehn, E., Berge, E., Bugmann, H., Groombridge, B., Hamilton, L., Hofer, T., Ives, J., Jodha, N., Messerli, B., Pratt, J., Price, M., Reasoner, M., Rodgers, A., Thonell, J. & Yoshino, M. (2005). pp: 681-716. Mountain Systems. En Körner, C. *et al.* (2005). Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends. *Island Press*. Washington, DC, Estados Unidos.
- Larsary, M. K., Abkenar, K. T., Pourbabaei, H., Pothier, D., & Amanzadeh, B. (2018). Spatial patterns of trees from different development stages in mixed temperate forest in the Hyrcanian region of Iran. *Journal of Forest Science*, 64(6), 260-270.
- MAE (Ministerio del Ambiente del Ecuador); FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, IT). (2015). Especies forestales leñosas arbóreas y arbustivas de los bosques montanos del Ecuador. Quito.
- Martín, N. (2019) Detección de especies indicadoras de condiciones de hábitats. En: Moreno CE (Ed). La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio. *Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex*, Ciudad de México, pp. 223-235.
- Minga, D., Jiménez, M. & Guzmán, N. (2020). Árboles de los bosques de las estribaciones orientales de la Cuenca del río Paute. Universidad del Azuay, Ecuador.

- Morales, M., Vílchez, B., Chazdon, R., Ortega, M., Ortiz, E. & Guevara, M. (2012). Diversidad y estructura horizontal en los bosques tropicales del Corredor Biológico de Osa, Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, Vol. 9, No. 23.
- Moreno, C. E. (2000). *Métodos para medir la biodiversidad. Volumen 1*. Manuales y tesis SEA.
- Morin, P.J. (2011). *Community ecology*. Wiley Blackwell, Estados Unidos
- Muñoz, L., Cabrera, B., Muñoz, J. & Aguirre, J. (2021). Parámetros poblacionales de tres especies arbóreas del bosque andino en el Parque Universitario “Francisco Vivar Castro” Loja, Ecuador. *Bosques Latitud Cero* 11 (1): pp. 128-147
- Myers, N; Mittermeier, RA; Mittermeier, CG; Fonseca, GAB da; Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: pp.853-858. Doi: 10.1038/468895a.
- Momo, S., Temgoua, L., Ngueguim, J. & Nkongmeneck, B. (2016). Comparison of plant communities between primary and secondary tropical forests of Mount Oku, Cameroon. *Journal of Ecology and The Natural Environment*, Vol. 8(10), pp. 163-174. Doi: 10.5897/JENE2016.0598
- Orozco, F., Villa, R., Guzmán, L. & Chango, W. (2020). Análisis para la corrección de errores en la señal GPS. *Revista Científica Multidisciplinaria Mikarimin*, Vol.6, 3.
- Pickett, S. & White, P. (1985). *The Ecology of Natural Disturbances and Patch Dynamics*. Academic, pp.194. Orlando, Florida
- Pla, L. (2006). Biodiversidad: Inferencia basada en el índice de Shannon y la riqueza. *Interciencia*, 31(8), 583-590.
- Ramírez, B. (1995). *Principios y métodos en ecología vegetal*. Universidad del Cauca, Popayan, Colombia.
- Restrepo, I., Aldana, A. & Stevenson, P. (2016). Dinámica de bosques en diferentes escenarios de tala selectiva en el Magdalena medio (Colombia). *Colombia Forestal*, 19(2), 71-83

- Romero, H., Valencia, R. & Macía, M. (2001). Patrones de diversidad, distribución y rareza de plantas leñosas en el Parque Nacional Yasuní y la Reserva Étnica Huaorani, Amazonía ecuatoriana. En: Duivenvoorden, J. (Ed.), Balslev, H., Cavalier, J., Grandez, C., Tuomisto, H. & Valencia, R. (2001). Evaluación de Recursos Vegetales no Maderables en la Amazonía Noroccidental. *Instituto para Biodiversidad y Manejo de Ecosistemas (IBED)*, Universidad de Amsterdam, Amsterdam, 486 pp.
- Tilman, D. & Kareiva, P. (Eds.). (1997). Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions (MPB-30). *Princeton University Press*: pp. 3-20. <http://www.jstor.org/stable/j.ctv36zpzpzm>
- Salazar, M. S. M., Vilchez, B., Chazdon, R. L., Gutiérrez, M. O., Malavasi, E. O., & Bonilla, M. G. (2012). Diversidad y estructura horizontal en los bosques tropicales del Corredor Biológico de Osa, Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 9(23), 19-28.
- Szmyt, J. (2014). Spatial statistics in ecological analysis: from indices to functions. *Silva Fennica* vol. 48 no. 1
- Yepes, A., Del Valle, J., Jaramillo, S. & Orrego, S. (2010). Recuperación estructural en bosques sucesionales andinos de Porce (Antioquia, Colombia). *Revista de Biología Tropical*, Vol. 58 (1): 427-445.



## ANEXOS

### Anexo 1 Listado de especies de las parcelas bajo estudio.

Tipo de bosque	Altitud	Familia	Especie	Origen	Categoría	Número de individuos
BP	1500	LAURACEAE	Beilschmiedia sp. 1	Nativa	Datos Insuficientes	1
BP	1500	CYATHEACEAE	Alsophila erinacea (H. Karst.) D.S. Conant	Nativa	Datos Insuficientes	10
BP	1500	EUPHORBIACEAE	Alchornea glandulosa Poepp.	Nativa	No Evaluada	1
BP	1500	SAPINDACEAE	Allophylus scrobiculatus (Poepp.) Radlk.	Nativa	No Evaluada	2
BP	1500	LAURACEAE	Aniba coto (Rusby) Kosterm.	Nativa	No Evaluada	4
BP	1500	SALICACEAE	Banara nitida Spruce ex Benth.	Nativa	No Evaluada	6
BP	1500	ARECACEAE	Bactris setulosa H. Karst.	Nativa	No Evaluada	2
BP	1500	LAURACEAE	Beilschmiedia tovarensis (Klotzsch & H. Karst. ex Meisn.) Sach. Nishida	Nativa	No Evaluada	4
BP	1500	MORACEAE	Brosimum utile (Kunth) Oken	Nativa	No Evaluada	2
BP	1500	MELIACEAE	Cedrela odorata L.	Nativa	No Evaluada	1
BP	1500	CYATHEACEAE	Cyathea caracasana (Klotzsch) Domin	Nativa	No Evaluada	4
BP	1500	BURSERACEAE	Dacryodes peruviana (Loes.) H.J. Lam	Nativa	No Evaluada	4
BP	1500	BURSERACEAE	Dacryodes sp. 1	Nativa	Datos Insuficientes	2
BP	1500	RUBIACEAE	Elaeagia utilis (Goudot) Wedd.	Nativa	No Evaluada	8
BP	1500	LAURACEAE	Endlicheria canescens Chanderb.	Nativa	No Evaluada	7
BP	1500	RUBIACEAE	Faramea multiflora A. Rich.	Nativa	No Evaluada	3
BP	1500	MORACEAE	Ficus apollinaris Dugand	Nativa	No Evaluada	1
BP	1500	MORACEAE	Ficus tonduzii Standl.	Nativa	No Evaluada	2
BP	1500	MELIACEAE	Guarea macrophylla Vahl	Nativa	No Evaluada	1
BP	1500	ANNONACEAE	Guatteria tomentosa Rusby	Nativa	Preocupación Menor	3

BP	1500	FLACOURTIACEAE	Hasseltia floribunda Kunth	Nativa	Preocupación Menor	4
BP	1500	PHYLLANTHACEAE	Hieronyma oblonga (Tul.) Müll. Arg.	Nativa	No Evaluada	10
BP	1500	CHRYSOBALANACEAE	Hirtella recurva (Spruce ex Prance) Sothers & Prance	Nativa	No Evaluada	2
BP	1500	MELASTOMACEAE	Miconia argyrophylla DC.	Nativa	No Evaluada	7
BP	1500	MELASTOMACEAE	Miconia glaucescens Triana	Nativa	No Evaluada	3
BP	1500	MELASTOMACEAE	Miconia pausana Wurdack	Endémica	En Peligro	2
BP	1500	LAURACEAE	Nectandra aff. pearcei Mez	Nativa	Datos Insuficientes	3
BP	1500	LAURACEAE	Nectandra membranacea (Sw.) Griseb.	Nativa	No Evaluada	3
BP	1500	LAURACEAE	Nectandra pearcei Mez	Nativa	No Evaluada	3
BP	1500	LAURACEAE	Nectandra purpurea (Ruiz & Pav.) Mez	Nativa	No Evaluada	3
BP	1500	LAURACEAE	Ocotea aff. bofo Kunth	Nativa	Datos Insuficientes	4
BP	1500	PIPERACEAE	Piper imperiale (Miq.) C. DC.	Nativa	No Evaluada	3
BP	1500	URTICACEAE	Pourouma guianensis Aubl.	Nativa	No Evaluada	1
BP	1500	RUBIACEAE	Psychotria tinctoria Ruiz & Pav.	Nativa	No Evaluada	1
BP	1500	ANNONACEAE	Rollinia dolichopetala R.E. Fr.	Endémica	Casi Amenazada	1
BP	1500	RUBIACEAE	Rudgea aff. cryptantha Standl.	Nativa	Datos Insuficientes	4
BP	1500	ACTINIDIACEAE	Saurauia tambensis Killip	Nativa	No Evaluada	2
BP	1500	RUBIACEAE	Schizocalyx peruvianus (K. Krause) Kainul. & B. Bremer	Nativa	No Evaluada	5
BP	1500	APOCYNACEAE	Tabernaemontana columbiensis (L. Allorge) Leeuwenb.	Nativa	No Evaluada	1
BP	1600	EUPHORBIACEAE	Alchornea glandulosa Poepp.	Nativa	No Evaluada	11

BP	1500	HYPERICACEAE	<i>Vismia baccifera</i> (L.) Triana & Planch.	Nativa	No Evaluada	1
BP	1500	HYPERICACEAE	<i>Vismia tomentosa</i> Ruiz & Pav.	Nativa	No Evaluada	1
BP	1600	CYATHEACEAE	<i>Alsophila erinacea</i> (H. Karst.) D.S. Conant	Nativa	Datos Insuficientes	7
BS	1500	EUPHORBIACEAE	<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp.	Nativa	No Evaluada	6
BP	1600	ARECACEAE	<i>Bactris setulosa</i> H. Karst.	Nativa	No Evaluada	1
BP	1600	SALICACEAE	<i>Banara guianensis</i> Aubl.	Nativa	No Evaluada	1
BP	1600	LAURACEAE	<i>Beilschmiedia tovarensis</i> (Klotzsch & H. Karst. ex Meisn.) Sach. Nishida	Nativa	No Evaluada	2
BP	1600	URTICACEAE	<i>Cecropia aff. angustifolia</i> Trécul	Nativa	Datos Insuficientes	9
BP	1600	MELIACEAE	<i>Cedrela odorata</i> L.	Nativa	No Evaluada	1
BP	1600	LAURACEAE	<i>Cinnamomum</i> sp. 1	Nativa	Datos Insuficientes	1
BP	1600	LAURACEAE	<i>Cinnamomum triplinerve</i> (Ruiz & Pav.) Kosterm.	Nativa	No Evaluada	6
BP	1600	POLYGONACEAE	<i>Coccoloba mollis</i> Casar.	Nativa	No Evaluada	2
BP	1600	SAPINDACEAE	<i>Cupania aff. latifolia</i> Kunth	Nativa	Datos insuficientes	2
BP	1600	SAPINDACEAE	<i>Cupania cinerea</i> Poepp.	Nativa	No Evaluada	1
BP	1600	BURSERACEAE	<i>Dacryodes peruviana</i> (Loes.) H.J. Lam	Nativa	No Evaluada	1
BP	1600	RUBIACEAE	<i>Elaeagia utilis</i> (Goudot) Wedd.	Nativa	No Evaluada	1
BP	1600	LAURACEAE	<i>Endlicheria canescens</i> Chanderb.	Nativa	No Evaluada	18
BP	1600	MYRTACEAE	<i>Eugenia egensis</i> DC.	Nativa	No Evaluada	4
BP	1600	FABACEAE	FABACEAE indet.	Nativa	Datos Insuficientes	3
BP	1600	MORACEAE	<i>Ficus trigona</i> L. f.	Nativa	No Evaluada	2

BP	1600	THEACEAE	<i>Gordonia fruticosa</i> (Schrad.) H. Keng	Nativa	No Evaluada	1
BP	1600	ANNONACEAE	<i>Guatteria tomentosa</i> Rusby	Nativa	Preocupación Menor	3
BP	1600	CHLORANTHACEAE	<i>Hedyosmum goudotianum</i> Solms	Nativa	No Evaluada	1
BP	1600	MORACEAE	<i>Helicostylis tovarensis</i> (Klotzsch & H. Karst.) C.C. Berg	Nativa	No Evaluada	3
BP	1600	PHYLLANTACEAE	<i>Hieronyma alchorneoides</i> Allemão	Nativa	No Evaluada	3
BP	1600	PHYLLANTACEAE	<i>Hieronyma oblonga</i> (Tul.) Müll. Arg.	Nativa	No Evaluada	8
BP	1600	CHRYSOBALANACEAE	<i>Hirtella recurva</i> (Spruce ex Prance) Sothers & Prance	Nativa	No Evaluada	2
BP	1600	ICACINACEAE	ICACINACEAE indet.	Nativa	Datos Insuficientes	1
BP	1600	INDETERMINADA 1	INDETERMINADA 1	Nativa	Datos Insuficientes	1
BP	1600	FABACEAE	<i>Inga marginata</i> Willd.	Nativa	No Evaluada	3
BS	1500	SAPINDACEAE	<i>Allophylus scrobiculatus</i> (Poepp.) Radlk.	Nativa	No Evaluada	2
BP	1600	FABACEAE	<i>Inga punctata</i> Willd.	Nativa	Preocupación Menor	1
BP	1600	FABACEAE	<i>Inga</i> sp. 1	Nativa	Datos Insuficientes	1
BP	1600	FABACEAE	<i>Inga</i> sp. 4	Nativa	Datos Insuficientes	2
BP	1600	FABACEAE	<i>Inga</i> sp. 6	Nativa	Datos Insuficientes	1
BP	1600	FABACEAE	<i>Inga villosissima</i> Benth.	Nativa	Datos Insuficientes	1
BP	1600	RUBIACEAE	<i>Isertia laevis</i> (Triana) B.M. Boom	Nativa	No Evaluada	2
BP	1600	LAURACEAE	<i>Licaria</i> sp. 1	Nativa	Datos Insuficientes	1
BP	1600	MORACEAE	<i>Maquira guianensis</i> Aubl.	Nativa	No Evaluada	2
BP	1600	MELASTOMACEAE	<i>Miconia argyrophylla</i> DC.	Nativa	No Evaluada	11

BP	1600	MELASTOMATA EAE	<i>Miconia brevitheca</i> Gleason	Endémica	Casi Amenazada	1
BP	1600	MELASTOMATA EAE	<i>Miconia glaucescens</i> Triana	Nativa	No Evaluada	3
BP	1600	MELASTOMATA EAE	<i>Miconia insularis</i> Gleason	Nativa	No Evaluada	5
BP	1600	MELASTOMATA EAE	<i>Miconia pausana</i> Wurdack	Endémica	En Peligro	2
BP	1600	MYRTACEAE	<i>Myrcia</i> sp. 2	Nativa	Datos Insuficientes	1
BP	1600	LAURACEAE	<i>Nectandra membranacea</i> (Sw.) Griseb.	Nativa	No Evaluada	4
BP	1600	LAURACEAE	<i>Nectandra pearcei</i> Mez	Nativa	No Evaluada	3
BP	1600	NYCTAGINACEAE	<i>Neea divaricata</i> Poepp. & Endl.	Nativa	No Evaluada	1
BP	1600	LAURACEAE	<i>Ocotea bofo</i> Kunth	Nativa	No Evaluada	1
BP	1600	ARALIACEAE	<i>Oreopanax grandifolius</i> Borchs.	Endémica	Casi Amenazada	4
BP	1600	LAURACEAE	<i>Persea pseudofasciculata</i> L.E. Kopp	Nativa	No Evaluada	1
BP	1600	PIPERACEAE	<i>Piper imperiale</i> (Miq.) C. DC.	Nativa	No Evaluada	7
BP	1600	LAURACEAE	<i>Pleurothyrium</i> sp. 1	Nativa	Datos Insuficientes	4
BP	1600	ANNONACEAE	<i>Rollinia dolichopetala</i> R.E. Fr.	Endémica	Casi Amenazada	1
BP	1600	RUBIACEAE	<i>Rudgea</i> aff. <i>cryptantha</i> Standl.	Nativa	Datos Insuficientes	14
BP	1600	ACTINIDIACEAE	<i>Saurauia tambensis</i> Killip	Nativa	No Evaluada	1
BP	1600	MALVACEAE	<i>Spirotheca rimbachii</i> Cuatrec.	Endémica	No Evaluada	1
BP	1600	PRIMULACEAE	<i>Stylogyne longifolia</i> (Mart. ex Miq.) Mez	Nativa	No Evaluada	2
BP	1600	PRIMULACEAE	<i>Stylogyne serpentina</i> Mez	Nativa	No Evaluada	7
BS	1500	SAPINDACEAE	<i>Allophylus</i> sp.	Nativa	Datos insuficientes	1

BP	1600	APOCYNACEAE	<i>Tabernaemontana columbiensis</i> (L. Allorge) Leeuwenb.	Nativa	No Evaluada	3
BP	1600	EUPHORBIACEAE	<i>Tetrorchidium macrophyllum</i> Müll. Arg.	Nativa	No Evaluada	2
BS	1500	CYATHEACEAE	<i>Alsophila erinacea</i> (H. Karst.) D.S. Conant	Nativa	Datos Insuficientes	3
BS	1500	LAURACEAE	<i>Aniba coto</i> (Rusby) Kosterm.	Nativa	No Evaluada	3
BP	1600	HYPERICACEAE	<i>Vismia baccifera</i> (L.) Triana & Planch.	Nativa	No Evaluada	2
BS	1500	URTICACEAE	<i>Boehmeria caudata</i> Sw.	Nativa	No Evaluada	1
BS	1500	URTICACEAE	<i>Cecropia marginalis</i> Cuatrec.	Nativa	No Evaluada	1
BS	1500	MELIACEAE	<i>Cedrela odorata</i> L.	Nativa	No Evaluada	1
BS	1500	LAURACEAE	<i>Cinnamomum triplinerve</i> (Ruiz & Pav.) Kosterm.	Nativa	No Evaluada	12
BS	1500	CLETHRACEAE	<i>Clethra pedicellaris</i> Turcz.	Nativa	No Evaluada	2
BS	1500	POLYGONACEAE	<i>Coccoloba mollis</i> Casar.	Nativa	No Evaluada	2
BS	1500	SAPINDACEAE	<i>Cupania aff. latifolia</i> Kunth	Nativa	Datos Insuficientes	1
BS	1500	LAURACEAE	<i>Endlicheria canescens</i> Chanderb.	Nativa	No Evaluada	1
BS	1500	ANNONACEAE	<i>Guatteria tomentosa</i> Rusby	Nativa	Preocupación Menor	3
BS	1700	EUPHORBIACEAE	<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp.	Nativa	No Evaluada	4
BS	1500	PHYLLANTACEAE	<i>Hieronyma oblonga</i> (Tul.) Müll. Arg.	Nativa	No Evaluada	1
BS	1500	INDETERMINADA	Indeterminada	Nativa	Datos Insuficientes	1
BS	1500	FABACEAE	<i>Inga marginata</i> Willd.	Nativa	No Evaluada	2
BS	1500	FABACEAE	<i>Inga oerstediana</i> Benth. ex Seem.	Nativa	Preocupación Menor	4
BS	1500	FABACEAE	<i>Inga sp. 3</i>	Nativa	Datos Insuficientes	1

BS	1500	LACISTEMATACEAE	Lacistema aggregatum (P.J. Bergius) Rusby	Nativa	No Evaluada	1
BS	1500	MELASTOMATACEAE	Miconia dolichorrhyncha Naudin	Nativa	Preocupación Menor	1
BS	1500	MELASTOMATACEAE	Miconia glaucescens Triana	Nativa	No Evaluada	6
BS	1500	MELASTOMATACEAE	Miconia pausana Wurdack	Endémica	En Peligro	2
BS	1500	MYRTACEAE	Myrcia sp. 1	Nativa	Datos Insuficientes	1
BS	1500	LAURACEAE	Nectandra aff. pearcei Mez	Nativa	Datos Insuficientes	2
BS	1700	LAURACEAE	Aniba sp. 3	Nativa	Datos Insuficientes	1
BS	1500	LAURACEAE	Nectandra membranacea (Sw.) Griseb.	Nativa	No Evaluada	6
BS	1500	NYCTAGINACEAE	Neea divaricata Poepp. & Endl.	Nativa	No Evaluada	3
BP	1500	EUPHORBIACEAE	Tetrorchidium macrophyllum Müll. Arg.	Nativa	No Evaluada	
BS	1500	RUBIACEAE	Palicourea guianensis Aubl.	Nativa	No Evaluada	1
BS	1500	PICRAMNIACEAE	Picramnia gracilis Tul.	Nativa	Preocupación Menor	19
BP	1500	EUPHORBIACEAE	Tetrorchidium macrophyllum Müll. Arg.	Nativa	No Evaluada	
BS	1500	PIPERACEAE	Piper crassinervium Kunth	Nativa	No Evaluada	1
BS	1500	PIPERACEAE	Piper fuliginosum Sodirol	Nativa	No Evaluada	1
BS	1500	ASTERACEAE	Piptocoma discolor (Kunth) Pruski	Nativa	No Evaluada	21
BS	1700	SALICACEAE	Banara guianensis Aubl.	Nativa	No Evaluada	2
BS	1700	URTICACEAE	Boehmeria caudata Sw.	Nativa	No Evaluada	5
BP	1600	HYPERICACEAE	Vismia tomentosa Ruiz & Pav.	Nativa	No Evaluada	5
BS	1500	ANNONACEAE	Rollinia dolichopetala R.E. Fr.	Endémica	Casi Amenazada	3

BS	1500	ACTINIDIACEAE	Saurauia tambensis Killip	Nativa	No Evaluada	3
BS	1500	SIPARUNACEAE	Siparuna harlingii S.S. Renner & Hausner	Nativa	No Evaluada	4
BS	1500	PRIMULACEAE	Stylogyne serpentina Mez	Nativa	No Evaluada	3
BS	1500	EUPHORBIACEAE	Tetrorchidium macrophyllum Müll. Arg.	Nativa	No Evaluada	5
BS	1700	URTICACEAE	Cecropia aff. telenitida Cuatrec.	Nativa	Datos Insuficientes	1
BS	1700	URTICACEAE	Cecropia sp. 1	Nativa	Datos Insuficientes	3
BS	1700	MELIACEAE	Cedrela odorata L.	Nativa	No Evaluada	2
BS	1700	LAURACEAE	Cinnamomum sp. 1	Nativa	Datos Insuficientes	1
BS	1700	CLETHRACEAE	Clethra pedicellaris Turcz.	Nativa	No Evaluada	43
BS	1700	CLETHRACEAE	Clethra revoluta (Ruiz & Pav.) Spreng.	Nativa	No Evaluada	6
BS	1700	RUBIACEAE	Condaminea corymbosa (Ruiz & Pav.) DC.	Nativa	Preocupación Menor	1
BS	1700	CYATHEACEAE	Cyathea caracasana (Klotzsch) Domin	Nativa	No Evaluada	5
BS	1700	CYATHEACEAE	Cyathea sp. 1	Nativa	Datos Insuficientes	1
BS	1700	FABACEAE	Diploptropis sp. 1	Nativa	Datos Insuficientes	1
BS	1700	RUBIACEAE	Elaeagia utilis (Goudot) Wedd.	Nativa	No Evaluada	2
BS	1500	URTICACEAE	Urera baccifera (L.) Gaudich. ex Wedd.	Nativa	No Evaluada	1
BS	1700	MORACEAE	Ficus tonduzii Standl.	Nativa	No Evaluada	1
BS	1700	THEACEAE	Gordonia fruticosa (Schrad.) H. Keng	Nativa	No Evaluada	1
BS	1700	PHYLLANTACEAE	Hieronyma oblonga (Tul.) Müll. Arg.	Nativa	No Evaluada	1
BS	1700	AQUIFOLIACEAE	Ilex nervosa Triana	Nativa	No Evaluada	2



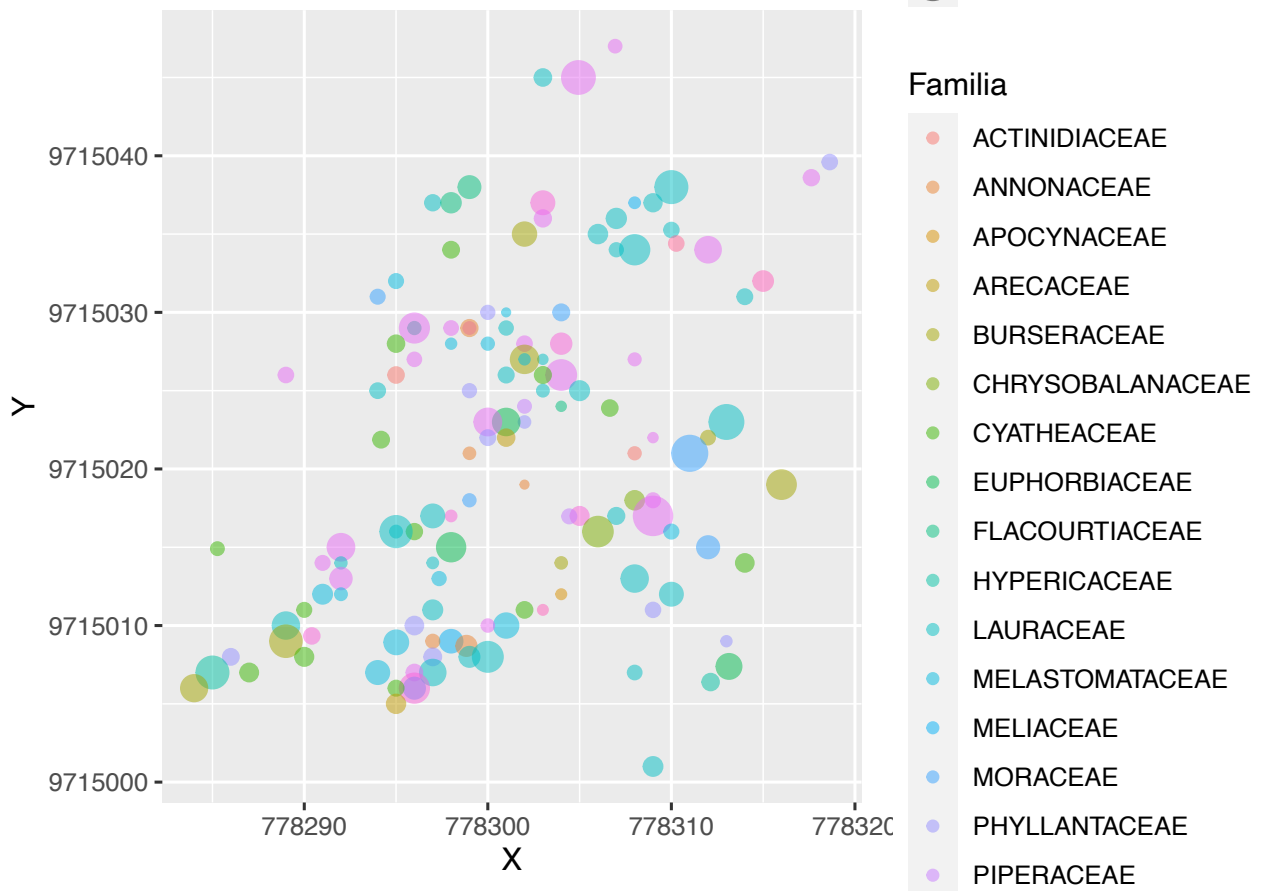
BS	1700	FABACEAE	<i>Inga marginata</i> Willd.	Nativa	No Evaluada	5
BS	1700	MELASTOMATA EAE	<i>Miconia dolichorrhyncha</i> Naudin	Nativa	Preocupación Menor	1
BS	1700	MELASTOMATA EAE	<i>Miconia glaucescens</i> Triana	Nativa	No Evaluada	1
BS	1700	MELASTOMATA EAE	<i>Miconia</i> sp. 4	Nativa	Datos Insuficientes	1
BS	1700	LAURACEAE	<i>Nectandra membranacea</i> (Sw.) Griseb.	Nativa	No Evaluada	8
BS	1700	ARALIACEAE	<i>Oreopanax grandifolius</i> Borchs.	Endémica	Casi Amenazada	1
BS	1700	PICRAMNIACEAE	<i>Picramnia gracilis</i> Tul.	Nativa	Preocupación Menor	1
BS	1700	ASTERACEAE	<i>Piptocoma discolor</i> (Kunth) Pruski	Nativa	No Evaluada	11
BS	1500	HYPERICACEAE	<i>Vismia tomentosa</i> Ruiz & Pav.	Nativa	No Evaluada	1
BS	1700	RUBIACEAE	<i>Rudgea</i> aff. <i>cryptantha</i> Standl.	Nativa	Datos Insuficientes	3
BS	1700	EUPHORBIACEAE	<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	Nativa	Vulnerable	1
BS	1700	ACTINIDIACEAE	<i>Saurauia tambensis</i> Killip	Nativa	No Evaluada	25
BS	1700	EUPHORBIACEAE	<i>Tetrorchidium macrophyllum</i> Müll. Arg.	Nativa	No Evaluada	1
BS	1700	CANNABACEAE	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	Nativa	No Evaluada	1
BS	1700	URTICACEAE	<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.	Nativa	No Evaluada	3
BS	1700	HYPERICACEAE	<i>Vismia baccifera</i> (L.) Triana & Planch.	Nativa	No Evaluada	5

---

**Anexo 2** Distribución espacial con listado de especies de la parcela de 1500 msnm bosque primario basada en las coordenadas geográficas.



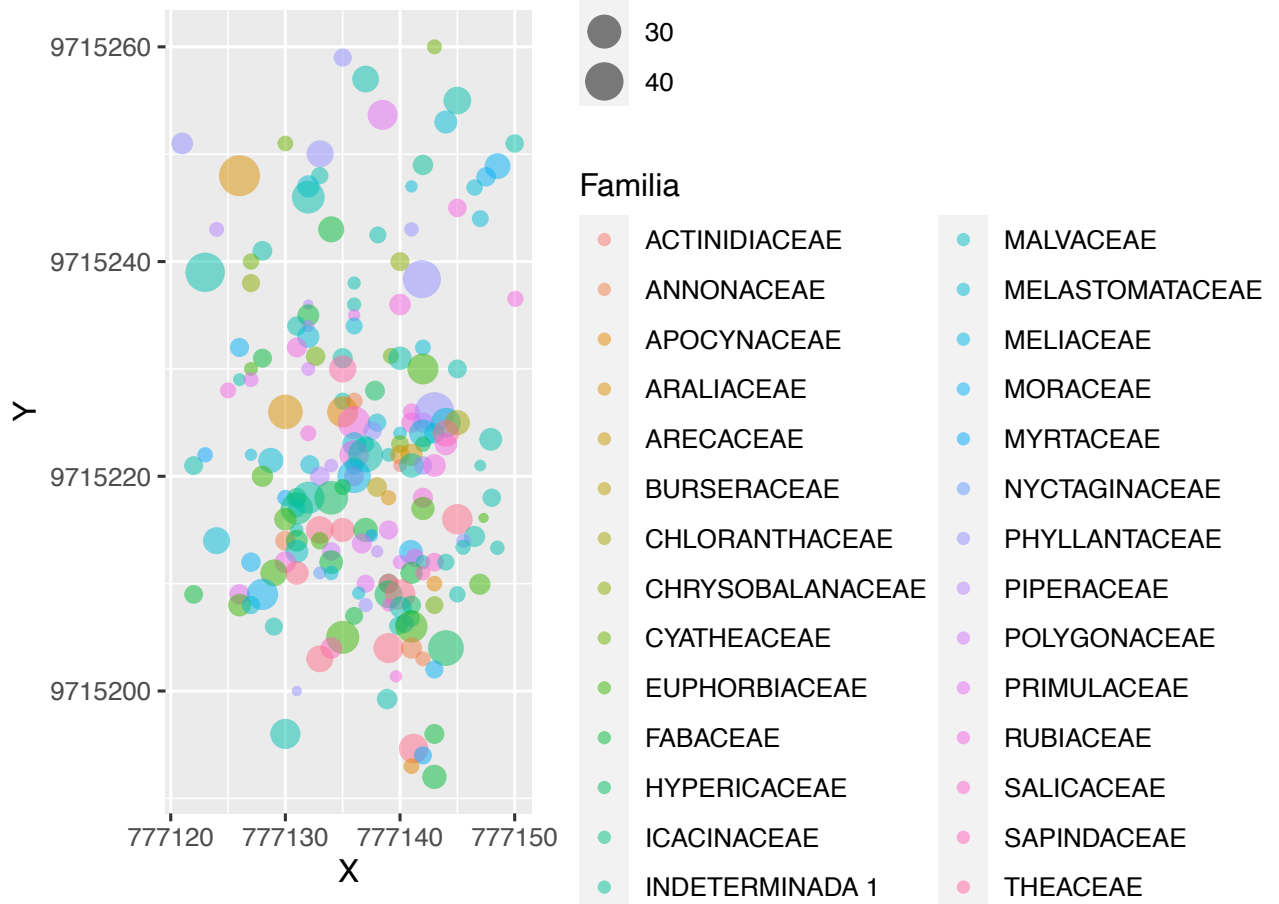
**Anexo 3** Distribución espacial con listado de familias de la parcela de 1500 msnm bosque primario basada en las coordenadas geográficas.



**Anexo 4** Distribución espacial con listado de especies de la parcela de 1600 msnm bosque primario basada en las coordenadas geográficas.



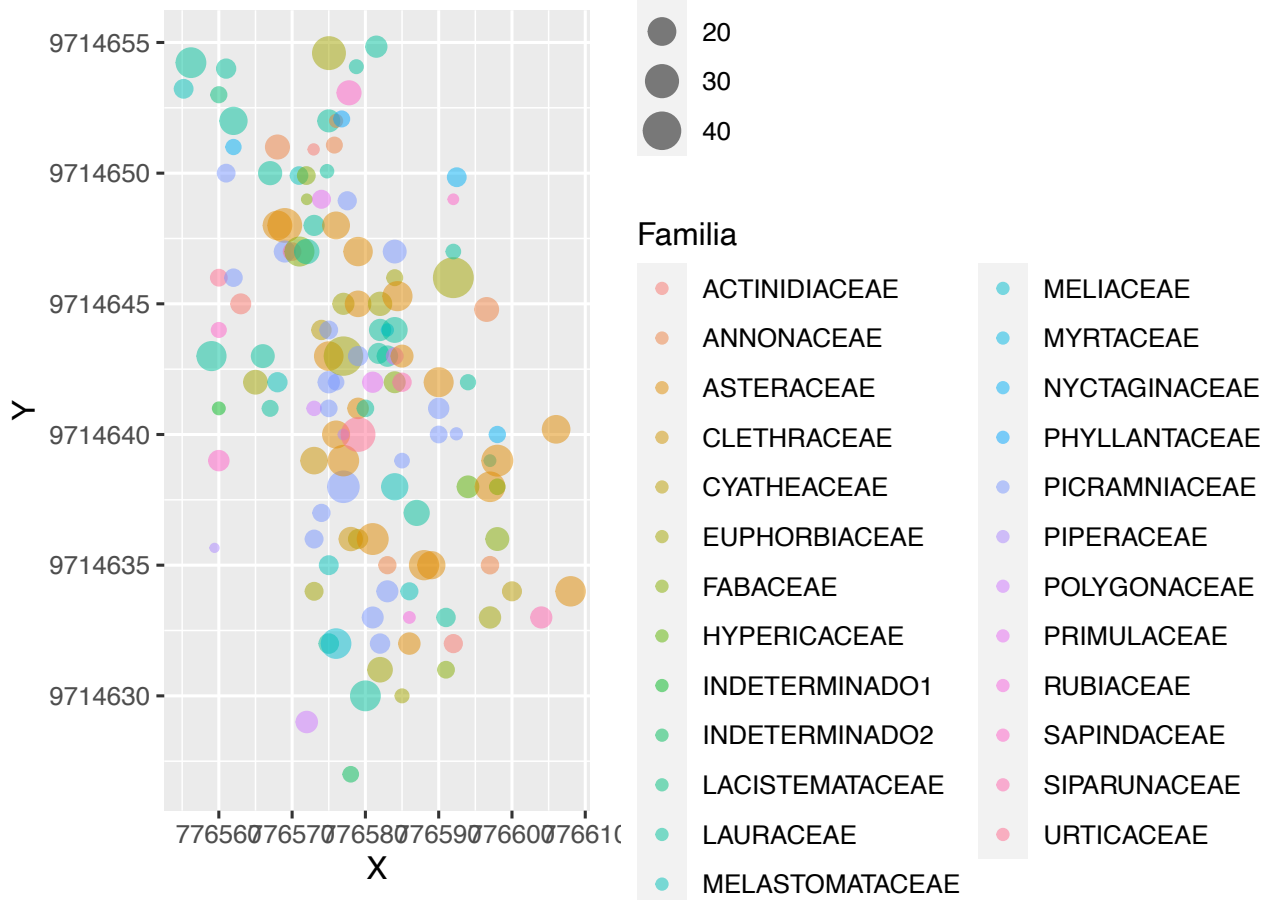
**Anexo 5** Distribución espacial con listado de familias de la parcela de 1600 msnm bosque primario basada en las coordenadas geográficas.



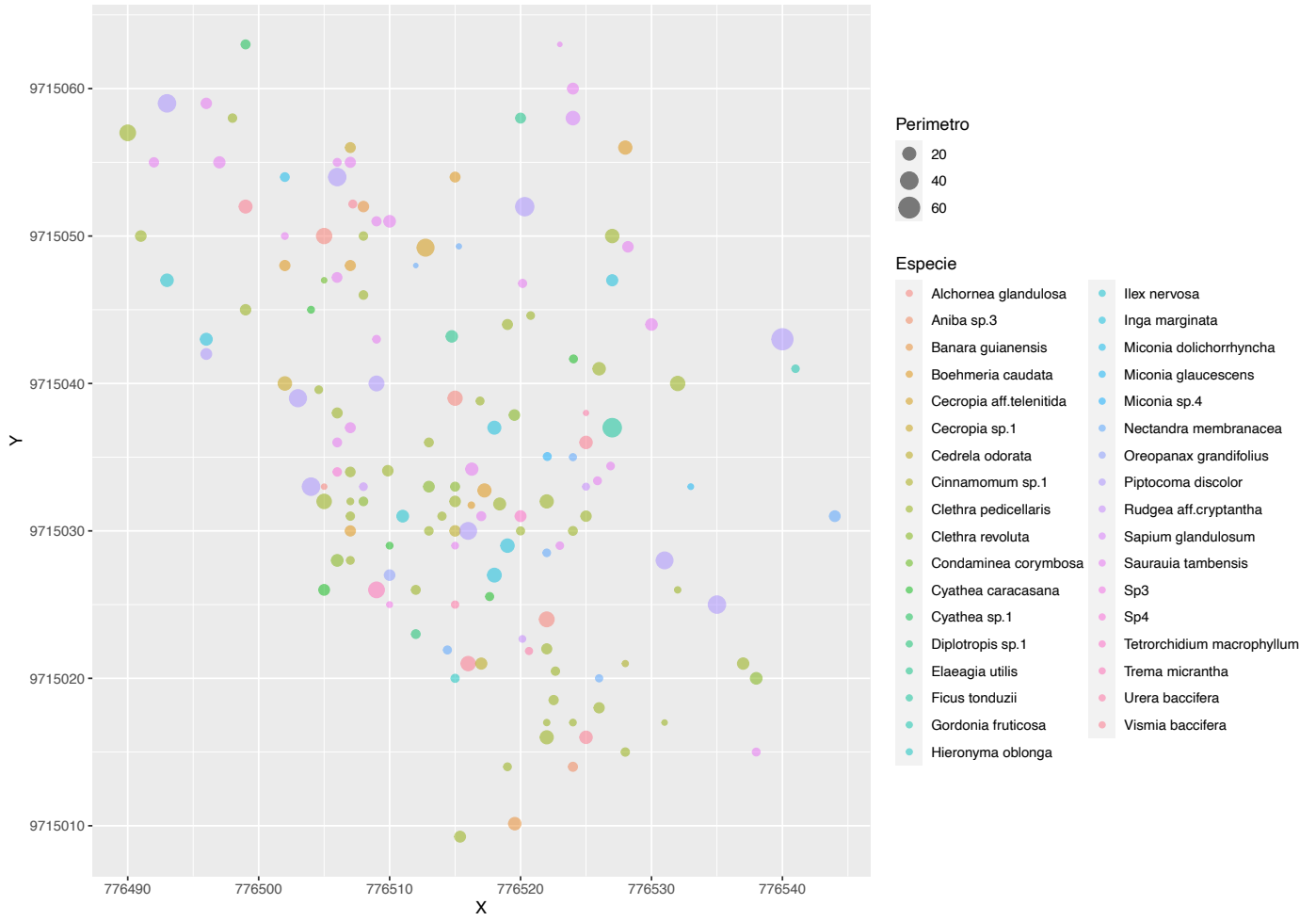
**Anexo 6** Distribución espacial con listado de especies de la parcela de 1500 msnm bosque secundario basada en las coordenadas geográficas.



**Anexo 7** Distribución espacial con listado de familias de la parcela de 1500 msnm bosque secundario basada en las coordenadas geográficas.



**Anexo 8** Distribución espacial con listado de especies de la parcela de 1700 msnm bosque secundario basada en las coordenadas geográficas.





**Anexo 9** Distribución espacial con listado de familias de la parcela de 1700 msnm bosque secundario basada en las coordenadas geográficas.

