



UNIVERSIDAD DEL AZUAY
ESCUELA DE POSGRADOS

Patrones de distribución espacial y diversidad de especies arbóreas en
bosque montano primario y secundario de estribación oriental al sur
del Ecuador

Trabajo previo a la obtención del título de:

MAGISTER EN RECURSOS NATURALES RENOVABLES
MENCIÓN ECOLOGÍA Y BIODIVERSIDAD

Nombre del autor:

Juan Sebastián Dávila Vintimilla

Nombre del director:

Danilo Minga Ochoa

Cuenca – Ecuador

2026

DEDICATORIA

Quiero dedicar este trabajo a la naturaleza, por ser el origen y el sostén de toda la vida. Por resguardar el mensaje cifrado en la semilla. También se lo dedico a todas las personas que cuidan, protegen, luchan y viven para la naturaleza. Como se comprueba, tanto en el estudio como en la vivencia, los ecosistemas son sistemas sumamente complejos, que aseguran el agua, el alimento, un clima estable, en fin, todas las condiciones para la continuidad de la vida, y no se pueden recuperar fácilmente cuando se dañan o se pierden. Por ello, vivir conforme a la naturaleza y defenderla frente a quienes buscan destruir esta fragilidad, es el acto de humanidad y coherencia más valiente y respetable.

AGRADECIMIENTOS

A la Aguchi y al Vini por darme la oportunidad de una vida digna y completa. Por la oportunidad de estudiar, tener siempre un plato de comida y cobijo para descansar, y su amor incondicional. Sin duda han sostenido en varios sentidos este proceso.

A la Nathie por su sangre liviana y su energía positiva, por su amor incondicional y brindar su ayuda sin dudar, ni pedir nada a cambio. Por su paciencia en la frustración y los ánimos hasta el último minuto. Me enseñó mucho sobre la disciplina y la organización, sin eso hubiera estado hecho un relajo con este trabajo. Valoro su compasión y lucha por las causas justas, sin duda eso es una inspiración para salir al mundo y ser coherente respecto a mis valores. Sin duda la mejor compañía.

A mi ñaño Pedro por acercarme a la naturaleza desde pequeño, lo cual impacto profundamente en mi vida. Agradezco a mi ñaña Belén por la dulzura de su corazón y preocupación conmigo toda la vida. A ambos por ser un ejemplo de amor.

Al pequeño Joaqui por enseñarme que la realidad va mucho más allá de la normalidad, de una sola verdad. A la pequeña Emma por enseñarme que la bondad está llena de inocencia, y está al alcance de todos, bastan los gestos más pequeños. A ambos por motivarme a luchar por un mundo mejor, más sano y seguro para las infancias y su futuro.

A Raffa, Danilo y la Universidad del Azuay por la confianza y la oportunidad de realizar este trabajo y el apoyo financiero.

A CELEC EP por permitirme desarrollar este trabajo dentro de las áreas de bosque que conservan dentro de sus predios.

A Danilo por todas las enseñanzas y la inspiración para estudiar las plantas, por la motivación y la confianza durante este trabajo, así como por todas las oportunidades para salir que me ha proporcionado todos estos años.

A Mayrita y Nubis por todo el apoyo moral, las risas y el acolite sincero y genuino en todo momento. Agradezco a Henry por todas las enseñanzas genuinas y el profundo conocimiento sobre las maravillosas plantas. A Adolfo y su familia por enseñarme la magia de la vida sencilla y trabajar con la naturaleza. A toda la gente linda del herbario, quienes me enseñaron y ayudaron mucho e influyeron de manera siempre positiva. El herbario es como otro hogar..

Agradezco a Nathie, Tino, Betty, Franco, Leo, Lucy, Pedro, Damiana, Estefy y Danilo por ayudarme en la parte más bonita de este trabajo: el campo. Fue un trabajo duro, pero compensado totalmente por la oportunidad de estar dentro de estos bosques tan maravillosos.

A David Siddons por la ayuda desinteresada y divertida en la generación de unos gráficos elegantes e informativos

ÍNDICE DE CONTENIDOS

RESUMEN Y PALABRAS CLAVE	1
ABSTRACT AND KEYWORDS	2
INTRODUCCIÓN	3
MATERIALES Y MÉTODOS	5
ÁREA DE ESTUDIO	5
PARCELAS DE BOSQUE PRIMARIO Y SECUNDARIO	6
ANÁLISIS DE DATOS	7
<i>Características generales bosques</i>	7
<i>Patrones espaciales generales</i>	9
<i>Distribución espacial de la identidad y tamaño</i>	10
<i>Diversidad de especies dependiente de la distancia</i>	11
RESULTADOS	12
PATRONES ESPACIALES GENERALES	13
DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA IDENTIDAD Y TAMAÑO	16
<i>Identidad taxonómica</i>	16
<i>Tamaño (DAP y altura)</i>	18
DIVERSIDAD DE ESPECIES DEPENDIENTE DE LA DISTANCIA	20
DISCUSIONES	22
PATRONES ESPACIALES GENERALES	23
DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA IDENTIDAD Y TAMAÑO	25
<i>Identidad taxonómica</i>	25
<i>Tamaño (DAP y altura)</i>	27
DIVERSIDAD DE ESPECIES DEPENDIENTE DE LA DISTANCIA	28
CONCLUSIONES	32
BIBLIOGRAFÍA	33
ANEXOS	43

CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LOS BOSQUES	43
DISTRIBUCIÓN DE ÁRBOLES EN EL ESPACIO	48
PATRONES ESPACIALES GENERALES	54
DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DEL TAMAÑO.....	57
DIVERSIDAD DE ESPECIES DEPENDIENTE DE LA DISTANCIA.....	61

ÍNDICE DE FIGURAS, TABLAS Y ANEXOS

<i>Figura 1.- Distribución de las parcelas de bosque montano primario y secundario en la estribación oriental de la cordillera de los Andes, al sur del Ecuador.</i>	5
<i>Figura 2.- Mapeo de coordenadas de individuos arbóreos en parcelas permanentes de bosque montano (a) primario y (b) secundario maduro, en la estribación oriental de la cordillera de los Andes, al sur del Ecuador. El color de los puntos refleja a la identidad de la especie de cada árbol, y el tamaño corresponde al diámetro de los mismos. Para ver la lista de especies correspondiente a los puntos y la escala de tamaños para cada parcela ver Anexos (sección: Distribución de árboles en el espacio).</i>	6
<i>Tabla 1. Descripción básica de bosque primario y secundario maduro (3 parcelas permanentes de 1000 m² c/u en cada tipo de bosque; árboles > 5cm DAP).</i>	13
<i>Figura 3.- Función de Correlación de Pares homogénea y no-homogénea en una parcela de bosque montano primario. Los patrones observados se representan por una línea negra continua, la línea roja discontinua corresponde a la media de la envolvente de confianza construida a partir de la simulación del modelo nulo de Aleatoriedad Espacial Completa, y el área gris corresponde a la envolvente de confianza. Cuando los valores observados exceden las envolventes denotan una diferencia significativa respecto a un patrón aleatorio. El valor P corresponde a la prueba de bondad de ajuste realizada (Loosmore & Ford, 2006).</i>	14
<i>Figura 4.- Función de Correlación de Pares homogénea y no-homogénea en una parcela de bosque montano secundario maduro. Los patrones observados se representan por una línea negra continua, la línea roja discontinua corresponde a la media de la envolvente de confianza construida a partir de la simulación del modelo nulo de Aleatoriedad Espacial Completa, y el área gris corresponde a la envolvente de confianza. Cuando los valores observados exceden las envolventes denotan una diferencia significativa respecto a un patrón aleatorio. El valor P corresponde a la prueba de bondad de ajuste realizada (Loosmore & Ford, 2006).</i>	15
<i>Figura 5.- Función de Correlación de Pares homogénea y no-homogénea en una parcela de bosque montano primario. Los patrones observados se representan por una línea negra continua, la línea roja discontinua corresponde a la media de la envolvente de confianza construida a partir de la simulación del modelo nulo de Aleatoriedad Espacial Completa, y el área gris corresponde a la envolvente de confianza. Cuando los valores observados exceden las envolventes denotan una diferencia significativa respecto a un patrón aleatorio. El valor P corresponde a la prueba de bondad de ajuste realizada (Loosmore & Ford, 2006).</i>	16
<i>Figura 6.- Función de Correlación de marcas normalizada $j(r)$ para marcas cualitativas (identidad taxonómica) de árboles en bosque primario (a – c) y bosque secundario maduro (d – f). Los patrones observados se representan por una línea negra continua, la línea roja discontinua corresponde a la media de la envolvente de confianza construida a partir de la simulación del modelo nulo de Etiquetado Aleatorio, y el área gris corresponde a la envolvente de confianza. Cuando los valores observados exceden las envolventes denotan una diferencia significativa respecto a un patrón aleatorio. El valor P corresponde a la prueba de bondad de ajuste realizada (Loosmore & Ford, 2006).</i>	17
<i>Figura 7.- Función de Correlación de marcas normalizada $j(r)$ y Variograma de marcas $c(r)$ para marcas cuantitativas (DAP y altura) de árboles en bosque primario (a – d) y bosque secundario maduro (e – h). Los patrones observados se representan por una línea negra continua, la línea roja discontinua corresponde a la media de la envolvente de confianza construida a partir de la simulación del modelo nulo de Etiquetado Aleatorio, y el área gris corresponde a la envolvente de confianza. Cuando los valores observados exceden las envolventes denotan una diferencia significativa respecto a un patrón aleatorio. El valor P corresponde a la prueba de bondad de ajuste realizada (Loosmore & Ford, 2006).</i>	19
<i>Tabla 2. Probabilidad de conespecificidad, definida como la probabilidad de que dos individuos separados por una distancia r pertenezcan a la misma especie. Se evaluó en radios crecientes para cada parcela y se promedió para obtener un porcentaje por cada tipo de bosque.</i>	20
<i>Figura 8.- Función Relación Especie–Área Individual (ISAR) para la riqueza de especies, junto con los índices de diversidad de Simpson y Shannon dependientes de la distancia para una parcela de bosque primario (a) y una de bosque secundario maduro (b). Los patrones observados se representan por una línea negra continua, la línea roja discontinua corresponde a la media de la envolvente de confianza construida a partir de la simulación del modelo nulo de Desplazamiento Aleatorio, y el área gris corresponde a la totalidad de la envolvente de confianza. El valor P corresponde a la prueba de bondad de ajuste realizada (Loosmore & Ford, 2006).</i>	21
<i>Anexo 1: Parámetros fitosociológicos e Índice de Valor de Importancia para las especies de árboles presentes en bosque montano primario en la cordillera oriental de los Andes ecuatorianos.</i>	43
<i>Anexo 2: Parámetros fitosociológicos e Índice de Valor de Importancia para las especies de árboles presentes en bosque montano secundario en la cordillera oriental de los Andes ecuatorianos.</i>	45
<i>Anexo 3: Mapeo de coordenadas de individuos arbóreos en parcela de bosque montano primario (P1500 BP). El color de los puntos refleja a la identidad de la especie de cada árbol, y el tamaño corresponde al diámetro de los mismos.</i>	48

<i>Anexo 4: Mapeo de coordenadas de individuos arbóreos en parcela de bosque montano secundario maduro (P1500 BS). El color de los puntos refleja a la identidad de la especie de cada árbol, y el tamaño corresponde al diámetro de los mismos.</i>	<i>49</i>
<i>Anexo 5: Mapeo de coordenadas de individuos arbóreos en parcela de bosque montano primario (P1600 BP). El color de los puntos refleja a la identidad de la especie de cada árbol, y el tamaño corresponde al diámetro de los mismos.</i>	<i>50</i>
<i>Anexo 6: Mapeo de coordenadas de individuos arbóreos en parcela de bosque montano secundario maduro (P1511 BS). El color de los puntos refleja a la identidad de la especie de cada árbol, y el tamaño corresponde al diámetro de los mismos.</i>	<i>51</i>
<i>Anexo 7: Mapeo de coordenadas de individuos arbóreos en parcela de bosque montano primario (P1800 BP). El color de los puntos refleja a la identidad de la especie de cada árbol, y el tamaño corresponde al diámetro de los mismos.</i>	<i>52</i>
<i>Anexo 8: Mapeo de coordenadas de individuos arbóreos en parcela de bosque montano secundario maduro (P1700 BS). El color de los puntos refleja a la identidad de la especie de cada árbol, y el tamaño corresponde al diámetro de los mismos.</i>	<i>53</i>
<i>Anexo 9: Función de Correlación de Pares homogénea y no-homogénea la parcela de bosque primario P1600 BP. Los patrones observados se representan por una línea negra continua, la línea roja discontinua corresponde a la media de la envolvente de confianza construida a partir de la simulación del modelo nulo de Aleatoriedad Espacial Completa, y el área gris corresponde a la envolvente de confianza. Cuando los valores observados exceden las envolventes denotan una diferencia significativa respecto a un patrón aleatorio. El valor P corresponde a la prueba de bondad de ajuste realizada (Loosmore & Ford, 2006).</i>	<i>54</i>
<i>Anexo 10: Función de Correlación de Pares homogénea y no-homogénea la parcela de bosque secundario maduro P1511 BS. Los patrones observados se representan por una línea negra continua, la línea roja discontinua corresponde a la media de la envolvente de confianza construida a partir de la simulación del modelo nulo de Aleatoriedad Espacial Completa, y el área gris corresponde a la envolvente de confianza. Cuando los valores observados exceden las envolventes denotan una diferencia significativa respecto a un patrón aleatorio. El valor P corresponde a la prueba de bondad de ajuste realizada (Loosmore & Ford, 2006).</i>	<i>55</i>
<i>Anexo 11: Función de Correlación de Pares homogénea y no-homogénea la parcela de bosque secundario maduro P1700 BS. Los patrones observados se representan por una línea negra continua, la línea roja discontinua corresponde a la media de la envolvente de confianza construida a partir de la simulación del modelo nulo de Aleatoriedad Espacial Completa, y el área gris corresponde a la envolvente de confianza. Cuando los valores observados exceden las envolventes denotan una diferencia significativa respecto a un patrón aleatorio. El valor P corresponde a la prueba de bondad de ajuste realizada (Loosmore & Ford, 2006).</i>	<i>56</i>
<i>Anexo 12: Función de Correlación de marcas normalizada $j(r)$ y Variograma de marcas $c(r)$ para marcas cuantitativas (DAP y altura) de árboles en dos parcelas permanentes de bosque secundario maduro (1511 BS y 1500 BS). Los patrones observados se representan por una línea negra continua, la línea roja discontinua corresponde a la media de la envolvente de confianza construida a partir de la simulación del modelo nulo de Etiquetado Aleatorio, y el área gris corresponde a la envolvente de confianza. Cuando los valores observados exceden las envolventes denotan una diferencia significativa respecto a un patrón aleatorio. El valor P corresponde a la prueba de bondad de ajuste realizada (Loosmore & Ford, 2006).</i>	<i>57</i>
<i>Anexo 13: Función de Correlación de marcas normalizada $j(r)$ y Variograma de marcas $c(r)$ para marcas cuantitativas (DAP y altura) de árboles en dos parcelas permanentes bosque primario (1500 BP y 1800 BP). Los patrones observados se representan por una línea negra continua, la línea roja discontinua corresponde a la media de la envolvente de confianza construida a partir de la simulación del modelo nulo de Etiquetado Aleatorio, y el área gris corresponde a la envolvente de confianza. Cuando los valores observados exceden las envolventes denotan una diferencia significativa respecto a un patrón aleatorio. El valor P corresponde a la prueba de bondad de ajuste realizada (Loosmore & Ford, 2006).</i>	<i>59</i>
<i>Anexo 14: Distribución de individuos arbóreos en clases altimétricas (altura en metros) en parcelas permanentes de bosque primario y secundario maduro.</i>	<i>60</i>
<i>Anexo 15: Distribución de individuos arbóreos en clases diamétricas (DAP en centímetros) en parcelas permanentes de bosque primario y secundario maduro.</i>	<i>60</i>
<i>Anexo 16: Función Relación Especie-Área Individual (ISAR) para la riqueza de especies, junto con Simpson y Shannon dependientes de la distancia en parcelas de bosque primario. Los patrones observados se representan por una línea negra continua, la línea roja discontinua corresponde a la media de la envolvente de confianza construida a partir de la simulación del modelo nulo de Desplazamiento Aleatorio, y el área gris corresponde a la totalidad de la envolvente de confianza. El valor p corresponde a la prueba de bondad de ajuste realizada (Loosmore & Ford, 2006).</i>	<i>61</i>
<i>Anexo 17: Función Relación Especie-Área Individual (ISAR) para la riqueza de especies, junto con Simpson y Shannon dependientes de la distancia, en parcelas de bosque secundario maduro. Los patrones observados se representan por una línea negra continua, la línea roja discontinua corresponde a la media de la envolvente de confianza construida a partir de la simulación del modelo nulo de Desplazamiento Aleatorio, y el área gris corresponde a la totalidad de la envolvente de confianza. El valor p corresponde a la prueba de bondad de ajuste realizada (Loosmore & Ford, 2006).</i>	<i>62</i>
<i>Anexo 18: Riqueza y abundancia específica de cada parcela permanente de bosque (3000 m² c/u).....</i>	<i>62</i>

RESUMEN Y PALABRAS CLAVE

La distribución espacial de los árboles cambia a través de la sucesión ecológica, reflejando diferencias en los procesos de ensamblaje que estructuran las comunidades vegetales en diferentes estadios. En este estudio se evaluó la distribución espacial de tres parcelas de bosque primario (sucesión tardía) y tres de bosque secundario maduro (sucesión intermedia), situadas en la estribación oriental de los Andes al sur del Ecuador. Todos los árboles con $DAP \geq 5$ cm fueron medidos, identificados taxonómicamente y georreferenciados. Mediante análisis de patrones espaciales de puntos, autocorrelación de marcas y métricas de diversidad dependientes de la distancia, se evaluaron: los patrones espaciales generales; la distribución espacial de atributos individuales (identidad, diámetro y altura); y la Relación Especie-Área Individual (ISAR), Shannon (r) y Simpson (r), comparándolas con modelos nulos.

Los bosques secundarios maduros mostraron agregación a distancias cortas, pero aleatoriedad con escalas crecientes. En contraste, los bosques primarios presentaron patrones aleatorios en todas las distancias analizadas. Los bosques secundarios mostraron mezcla interespecífica entre vecinos inmediatos, pero agregación conespecífica en escalas crecientes, mientras que los primarios presentaron mezcla interespecífica en todas las distancias. El diámetro y altura fueron aleatorios en ambos tipos de bosque. Los bosques primarios presentaron vecindarios más diversos, mientras que en los secundarios persistieron señales de dominancia local.

En los bosques secundarios maduros, una mayor probabilidad de conespecificidad y la presistencia de señales de dominancia local sugieren la prevalencia de características espaciales vinculadas a estadios anteriores en el desarrollo del bosque. En contraste, los patrones observados en los bosques primarios son compatibles con la acción conjunta y acumulada de diferentes procesos estabilizadores de la coexistencia de especies, que permiten el mantenimiento de mayor diversidad y una estructura multietánea. En conjunto, estos patrones son compatibles con cambios en la organización de las comunidades a medida que avanza la sucesión ecológica. La detección de señales de agregación dentro de una parcela de bosque primario está potencialmente asociada a pequeños parches en su interior con posibles diferentes trayectorias sucesionales. Esto evidencia que estos sistemas no son espacialmente homogéneos, constituyendo un mosaico sucesional.

Palabras clave: Análisis de patrón de puntos, Bosques montanos tropicales, Andes, Sucesión ecológica, Modelo nulo, Diversidad espacial, Relación Especie-Área Individual.

Director de tesis: Danilo Minga Ochoa

ABSTRACT AND KEYWORDS

Tree spatial distribution changes throughout ecological succession, reflecting differences in the assembly processes that structure plant communities at different successional stages. In this study, we evaluated the spatial distribution of three old-growth forest plots (late successional stage) and three mature secondary forest plots (intermediate successional stage) located on the eastern Andean foothills of southern Ecuador. All trees with a diameter at breast height (DBH) ≥ 5 cm were measured, taxonomically identified, and georeferenced. Using spatial point pattern analysis, mark correlation analysis, and distance-dependent diversity metrics, we evaluated overall spatial patterns; the spatial distribution of individual attributes (species identity, diameter, and height); and the Individual Species–Area Relationship (ISAR), Shannon(r), and Simpson(r), comparing the observed patterns with null models.

Mature secondary forests exhibited aggregated patterns at short distances but random patterns at increasing spatial scales. In contrast, old-growth forests displayed random patterns across all distances analyzed. Mature secondary forests showed interspecific mixing among nearest neighbors but conspecific aggregation at increasing spatial scales, whereas old-growth forests exhibited interspecific mixing across all distances. Tree diameter and height showed random spatial patterns in both forest types. Old-growth forests exhibited more diverse neighborhoods, whereas mature secondary forests retained signals of local dominance.

In mature secondary forests, a higher probability of conspecificity and the persistence of signals of local dominance suggest the prevalence of spatial characteristics associated with earlier stages of forest development. In contrast, the patterns observed in old-growth forests are consistent with the joint and cumulative effects of different processes that stabilize species coexistence, allowing the maintenance of higher diversity and a multi-aged structure. Overall, these patterns are consistent with changes in community organization as ecological succession progresses. The detection of aggregation within an old-growth forest plot may be associated with small internal patches following potentially different successional trajectories. These findings highlight that these systems are not spatially homogeneous, but rather constitute a successional mosaic.

Keywords: Point pattern analysis, Tropical montane forests, Andes, Ecological succession, Null model, Spatial diversity, Individual Species–Area Relationship.

Thesis director: Danilo Minga Ochoa