

Influencia del clima sobre la composición, la diversidad, la biomasa y los rasgos funcionales de la vegetación arbórea de dos bosques tropicales montanos andinos

HUGO CEDILLO^{1,2}; LUIS G. GARCÍA-MONTERO²; SANTIAGO TOLEDO¹; PABLO MOSQUERA¹;
PAOLA BENALCÁZAR¹; PEDRO ZEA¹ & OSWALDO JADÁN^{1,3}✉

¹Grupo de Ecología Forestal Agroecosistemas y Silvopasturas en Sistemas Ganaderos, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad de Cuenca, Ecuador. ²Universidad Politécnica de Madrid, Departamento de Ingeniería y Gestión Forestal y Ambiental, España. ³Universidad Rey Juan Carlos, Departamento de Biología, Geología, Física y Química Inorgánica, España.

RESUMEN. En los Andes occidentales del sur del Ecuador existen remanentes de bosques tropicales montanos andinos, BTMA, que merecen ser estudiados ecológicamente para valorarlos y conservarlos. El objetivo de esta investigación fue describir la diferencia de parámetros taxonómicos y funcionales de la vegetación arbórea y, además, explicar su relación con variables predictoras. Se utilizaron predictoras de clima, de suelos y una autocorrelación espacial para explicar las diferencias en la composición, diversidad, densidad arbórea, biomasa y rasgos funcionales entre dos tipos de BTMA: bosque siempreverde montano (BSM) y bosque siempreverde montano alto (BSMA). La diferencia en la composición de especies fue descrita con análisis de similitudes y escalamiento multidimensional no métrico. Las diferencias en la diversidad, densidad, biomasa y rasgos funcionales se evaluaron mediante pruebas de medias con t de Student. La relación entre la composición de especies y variables predictoras fue analizada con partición de varianza, y la densidad arbórea, biomasa aérea y rasgos funcionales, con modelos lineales generalizados. La composición de especies fue diferente entre los dos tipos de bosques. Estas diferencias fueron explicadas por el clima y la autocorrelación espacial. La densidad arbórea y la biomasa aérea fueron superiores en el BSMA. El promedio ponderado del área foliar (AF) fue superior en el BSM, y el área foliar específica (AFE) fue mayor en el BSMA. La composición de especies fue explicada por la precipitación media anual (PMA) y la temperatura media anual (TMA); la densidad arbórea, por la TMA, la densidad aparente (DA) y la materia orgánica; la biomasa arbórea aérea, por la TMA; el AF, por la TMA y la DA, y el AFE, por la PMA. Se concluye que los parámetros de la vegetación varían en gradientes altitudinales pequeños, donde existe heterogeneidad ambiental condicionada por el clima y ciertas variables de los suelos.

[Palabras clave: Azuay, bosque montano, autocorrelación espacial, remanentes de bosque, precipitación, temperatura]

ABSTRACT. Influence of climate on the composition, diversity, biomass and functional traits of tree vegetation of two Andean montane tropical forests. In the western Andes of southern Ecuador, remnants of Andean montane tropical forests (BTMA) deserve to be studied ecologically for their value and conservation purposes. This research aimed to describe the difference in taxonomic and functional parameters of arboreal vegetation and explain its relationship with predictor variables. Predictors of climate, soils and spatial correlation were used to explain the difference in composition, diversity, tree density, biomass and functional traits between two types of BTMA: evergreen montane forest (BSM) and highline evergreen montane forest (BSMA). The difference in species composition was described with ANOSIM and NMDS. Differences in diversity, density, biomass and functional traits were evaluated using mean tests with Student t. The relationship between species composition and predictor variables was analyzed with variance partitioning (VARPART), while tree density, above-ground biomass, and functional traits were analyzed with generalized linear models (MLG). The composition was different between the two types and was explained by climate and spatial correlation. Tree density and above-ground biomass were higher in the BSMA. The weighted average of the leaf area (AF) was higher in BSM, while the specific leaf area (AFE) was higher in the BSMA. The mean annual precipitation (PMA) and mean annual temperature (TMA) explained the composition of the species. The density was explained by the TMA, apparent density (DA) and MO. The aboveground biomass was explained by TMA. The AF was explained by the TMA and DA and the AFE was explained by the PMA. We concluded that the parameters of the vegetation vary in small altitudinal gradients, where there is environmental heterogeneity conditioned by the climate and certain soil variables.

[Keywords: Azuay, montane forest, spatial correlation, remnant forests, precipitation, temperature]

INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales montanos andinos (BTMA) son uno de los ecosistemas más importantes para la conservación de la biodiversidad (Myers et al. 2000), ya que poseen la mayor diversidad de plantas vasculares del planeta (Barthlott et al. 2005; Jadán et al. 2022). Su composición de especies es muy diversa —lo que ha permitido la formación de diferentes comunidades forestales— y su estructura es altamente heterogénea debido a factores bióticos y abióticos (Báez et al. 2015; Girardin et al. 2014). La estructura también se relaciona de forma directa con aspectos morfológicos de la vegetación conocidos como rasgos funcionales, que indican la adaptación de las especies en relación con las variables ambientales circundantes (Casanoves et al. 2011; Finegan et al. 2015). Estos rasgos de la vegetación también se relacionan directamente con los servicios ecosistémicos que brindan los bosques al ambiente y, por ende, a las poblaciones humanas (e.g., el almacenamiento de carbono a través de la acumulación de su biomasa vegetal) (Ali et al. 2017).

La composición, la diversidad y la biomasa de las comunidades forestales andinas dentro de los BTMA se distribuyen de manera singular en respuesta a factores climáticos, topográficos y edáficos (de la Cruz-Amo et al. 2020; Kiebler et al. 2016; Unger et al. 2012). La riqueza de especies (Homeier et al. 2010; Malizia et al. 2020), la biomasa y la densidad arbórea (de la Cruz-Amo et al. 2020; Girardin et al. 2014; Moser et al. 2011) disminuyen a mayor altitud. De igual manera, las temperaturas bajas no favorecen a la diversidad, a la estructura de la vegetación ni a la biomasa arbórea (Báez et al. 2015). Además, la mayor riqueza, densidad arbórea y biomasa se dan en suelos ubicados en altitudes menores donde la disponibilidad de materia orgánica, nitrógeno y fósforo es mayor (Unger et al. 2012); también se da en suelos menos ácidos. Además, estos parámetros de la vegetación difieren según el estado de madurez del bosque (Jadán et al. 2021; Jadán et al. 2017; Yepes et al. 2010). En bosques maduros existe mayor diversidad y los valores de área basal y altura (que determinan la biomasa) también son superiores.

Los rasgos funcionales constituyen una parte esencial de la estructura de la vegetación en los BTMA, lo cual se manifiesta con la diversidad de grupos funcionales de especies (Casanoves et al. 2011). Los rasgos funcionales foliares y caulinareos responden a las condiciones

ambientales y edad de sucesión (Adler et al. 2014). A estas condiciones se asocian diferentes especies; por ejemplo, en bosques jóvenes sobresalen especies forestales heliófitas (con menor área foliar específica y densidad de la madera). En contraposición se encuentran las especies esciófitas (con mayor área foliar específica y mayor densidad), que mayormente prevalecen en bosques primarios o maduros (Finegan 1992; Jadán et al. 2017). Los rasgos funcionales también son relevantes para evaluar la funcionalidad del ecosistema a nivel local y al regional. Es así que a través de rasgos como la altura, el diámetro arbóreo y la densidad de la madera se pueden indagar los reservorios de carbono en la biomasa vegetal (Ali et al. 2017; Finegan et al. 2015). Esta información es relevante investigar la mitigación de los ecosistemas naturales frente al cambio climático global (Duque et al. 2015; Feeley et al. 2011).

Los BTMA son muy susceptibles a la deforestación, lo que es evidente en el sur del Ecuador (Jadán et al. 2016; Tapia-Armijos et al. 2015), donde las causas antropogénicas son las más determinantes, asociadas a la expansión de áreas agrícolas. La deforestación podría disminuir mediante la valoración de los BTMA, donde los enfoques ecológico, taxonómico y funcional sirvan de base para concretar acciones específicas de manejo y conservación. Para aportar a los esfuerzos de conservación en los BTMA con base en la valoración ecológica, se desarrolló la presente investigación en la que planteamos las preguntas: 1) ¿existen diferencias entre dos parches de bosques tropicales montanos en el sur del Ecuador, vertiente occidental de los Andes, con respecto a la composición, la diversidad, la densidad arbórea, la biomasa aérea y los rasgos funcionales de la vegetación arbórea?, y 2) ¿cuáles variables climáticas y edáficas explican en mayor medida la composición, la diversidad, la densidad, la biomasa y los rasgos funcionales?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La investigación se realizó en los remanentes o parches de BTMA maduros con buen estado de conservación y sin mayores amenazas por deforestación (según una evaluación a priori exploratoria, en la que se determinó la presencia de especies clímax y la estructura de la vegetación), dentro de la provincia del

Azuay, Ecuador (Figura 1). Estos remanentes están ubicados en la vertiente occidental de la cordillera de los Andes en dos tipos de bosques diferenciados por pisos altitudinales: 1) bosque siempreverde montano (2000 a 3000 m) (BSM), y 2) bosque siempreverde montano alto >3000 m (BSMA), que limita con el páramo (MAE 2013). Aspectos generales de su estructura interna y externa se muestran en las fotografías de la Figura 1.

Establecimiento de parcelas y toma de datos

En cada tipo de bosque (BSM y BSMA) se instalaron diez parcelas (20 en total) de 0.1 ha (20x50 m) siguiendo la metodología sugerida por Arellano et al. (2016). Estas parcelas fueron instaladas dentro de los remanentes (una por cada parche) de bosque al menos con una distancia horizontal de 300 m para tener independencia en los datos tomados (distancia más cercana entre parcelas de 300 m y la más lejana 5000 m; promedio de 1200 m de distancia entre las parcelas más cercanas y lejanas dentro de cada tipo de bosque). Sus coordenadas geográficas y su ubicación altitudinal se muestran en la Figura 1. Aquí, los árboles (incluyendo palmas y helechos) ≥ 10 cm DAP (diámetro a 1.3 m sobre el nivel del suelo) fueron inventariados para cumplir con los objetivos planteados. Se recolectaron muestras botánicas para realizar identificaciones taxonómicas y para medir rasgos funcionales. Se consideró este tamaño por tratarse de árboles adultos conocidos como fustales, desarrollados fisiológica y morfológicamente, lo que garantiza su presencia en futuras mediciones. Además, este tamaño de la vegetación arbórea se suele usar para comparar estudios de diversidad en bosques tropicales a nivel local y regional (Berry et al. 2002).

Para determinar la composición de especies, los individuos inventariados fueron identificados taxonómicamente a nivel de especie mediante comparaciones de especímenes en el herbario Loja y con claves taxonómicas de la flora del Ecuador (Holm-Nielsen and Harling 1986). Para la nomenclatura de las especies se utilizó el catálogo de la flora de Ecuador (Jorgensen and Leon-Yanez 1999) y bases de datos electrónicas especializadas (tropicos.org y herbario.uazuay.edu.ec). La diversidad de especies se determinó mediante la riqueza de especies (número de especies en cada parcela) y según los índices de la diversidad alfa de

Shannon y Simpson. Los valores relativos de la abundancia se calcularon a partir del número de individuos de cada especie, expresado como porcentaje, dentro de cada parcela. La densidad arbórea fue calculada con el número de individuos en cada parcela. La biomasa aérea (BA) (Mg/ha) fue calculada usando el modelo alométrico propuesto por Chave et al. (2014):

$$BA = 0.0673 \times (\text{Den} \times \text{DAP}^2 \times H)^{0.976}$$

Ecuación 1

donde Den: densidad específica de la madera, calculada a partir de muestras o trozos de ramas rectas y sin nudos >1 cm de diámetro y entre 4 y 6 cm de largo, como lo sugieren Swenson y Enquist (2008). A estas muestras se les desprendió la corteza y luego se les calculó su volumen con la siguiente ecuación:

$$V = A \times l$$

Ecuación 2

donde V=volumen; A=área de la sección de la rama y l= largo del trozo de rama.

Para calcular el área se aplicó la ecuación:

$$A = \pi \times d^2 / 4$$

Ecuación 3

donde d=diámetro promedio de dos mediciones en dos secciones de la rama. Estas muestras fueron secadas en una estufa a 80 °C por 48 horas. Con los datos de volumen y peso seco, se determinó la densidad básica de la madera (Den) mediante la formula:

$$\text{Den} = \text{volumen (cm}^3\text{)} / \text{peso seco (g)}$$

Ecuación 4

Los rasgos funcionales del DAP y altura total (AT) fueron medidas en todos los árboles. Además, se midieron cinco rasgos funcionales adicionales (incluyendo la Den descrita anteriormente) a partir de muestras en cada parcela tomadas de entre 1 y 5 árboles de todas las especies según su rareza o abundancia. El área foliar (AF) (mm²) se obtuvo con un scanner digital LI-COR modelo LI-3100C area meter en al menos siete hojas de cada muestra. El área foliar específica (AFE) (mm²/mg) fue obtenida mediante la relación entre AF y la masa seca (mg) de las siete hojas secadas en una estufa a 80 °C por 48 horas. La materia seca foliar (MS) (g/g) se calculó como el cociente entre masa seca y masa fresca; este último rasgo fue calculado mediante el peso de las hojas con una balanza de precisión

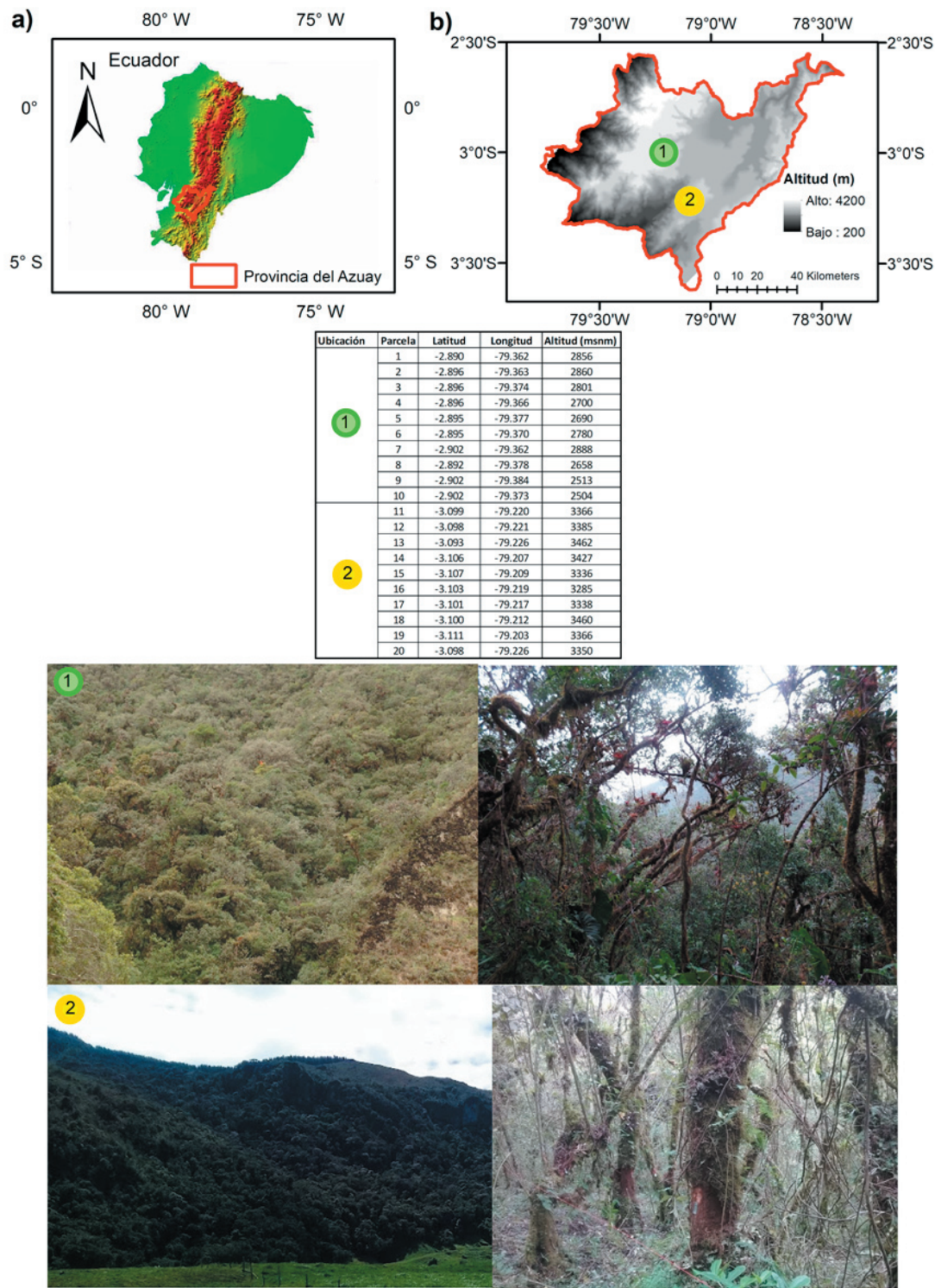


Figura 1. Provincia del Azuay en el Ecuador (a) y los dos sitios de estudio dentro del Azuay (b): bosque siempre verde montano-BSM (1, en verde claro) y montano alto-BSMA (2, en amarillo) en donde están distribuidas las 20 parcelas de investigación en BTMA. Las fotografías de referencia general (colocadas horizontalmente) muestran el interior de cada tipo de bosque desde una vista exterior.

Figure 1. Province of Azuay in Ecuador (a) and the two study sites within Azuay (b): evergreen montane forest-BSM (1, in light green) and high montane forest-BSMA (2, in yellow) where the 20 research plots are distributed at BTMA. General reference photographs (placed horizontally) show the inside of each forest type from an outside view.

antes de ser sometidas a otras mediciones y en un tiempo límite de 48 horas luego de ser recolectadas. El grosor foliar (GF) (mm) fue medido con un calibrador digital en al menos tres secciones de cada hoja. En todos los casos, para los rasgos funcionales se utilizó el promedio de los valores por especie, de todas las especies presentes en cada parcela para realizar los análisis estadísticos. Todos estos rasgos fueron medidos siguiendo el protocolo de Cornelissen et al. (2003).

Se usaron dos grupos de variables predictoras: climáticas y edáficas. Las variables climáticas consideradas fueron la temperatura media anual (TMA), la temperatura media mensual (TMM) y la precipitación media anual (PMA) por ser las más relevantes para explicar interacciones ecológicas entre organismos bióticos y factores abióticos, y por ser utilizadas en varios estudios en bosques tropicales (Castellanos-Castro and Newton 2015; Chain-Guadarrama et al. 2012; Veintimilla Ramos 2013). Estas variables fueron extraídas utilizando las coordenadas geográficas centrales de cada parcela y el programa informático QGIS (Muenchow et al. 2017) desde los rasters de la base mundial Worldclim (worldclim.org), que tienen una resolución de 1000 m² por cada cuadrícula. Las variables edáficas consideradas fueron la densidad aparente (DA), la conductividad eléctrica (CE), la materia orgánica (MO) y el pH del suelo. Para obtenerlas, se tomaron muestras compuestas de suelos en cada parcela a una profundidad entre 0 y 15 cm luego de la hojarasca y la capa orgánica. Las muestras se procesaron en el laboratorio de suelos de la Universidad de Cuenca (Ecuador). Las medias y las variaciones estadísticas de las variables predictoras por cada tipo de bosque (t de Student, $P < 0.05$) se muestra en el Material Suplementario-Tabla S1.

Análisis de datos

Las variables respuesta fueron la composición de especies, la diversidad (riqueza, Shannon y Simpson), la densidad arbórea, la biomasa aérea y los rasgos funcionales. Para cada rasgo funcional se determinó el promedio ponderado de la comunidad, considerando como peso de ponderación a la abundancia relativa de cada especie a nivel de parcela, para considerar los aportes particulares de las especies más abundantes (Grime 1998). Para ello, se utilizó el programa estadístico FDivsity (Casanoves 2011). Para las variables

de diversidad y el promedio ponderado de los rasgos funcionales se realizó un análisis de correlación a fin de seleccionar y eliminar variables correlacionadas, con un r de Pearson > 0.7 y así evitar la redundancia explicativa de las variables predictoras sobre estas variables. Para ello se eliminó una de las variables respuesta utilizando la función findCorrelation de la librería CARET, cuyo procedimiento considera los valores absolutos de las correlaciones por pares. Para dos variables altamente correlacionadas, la función analiza la correlación absoluta media de cada variable y elimina la variable con la correlación absoluta media más grande (Kuhn 2015). Las correlaciones entre las variables respuesta se muestran en el Material Suplementario-Tabla S2.

Composición, diversidad, densidad arbórea, biomasa y rasgos funcionales

La composición de especies entre tipos de bosques fue analizada y descrita mediante un análisis de similitudes ANOSIM y un escalamiento multidimensional no métrico NMDS (Bray Curtis, $P < 0.05$). Para estos dos análisis se utilizó la matriz de abundancias absolutas de cada especie por parcela. Asociado con el NMDS se realizó un análisis de especies indicadoras para cada tipo de bosque con base en su relación significativa entre frecuencia y abundancia utilizando el programa estadístico QEco (Di Rienzo et al. 2010). La diversidad fue analizada mediante curvas de rarefacción y extrapolación, usando el modelo de distribución de probabilidad multinomial de los números de Hill, en tres órdenes: 0=riqueza de especies; 1=exponencial del índice de entropía de Shannon (considera las especies comunes); 2=la inversa de la concentración de Simpson (considera las especies más abundantes). Este análisis fue realizado usando la librería iNEXT de R (Hsieh et al. 2016). Además, la diferencia entre las medias de las variables respuesta de los dos tipos de bosques, BSM y BSMA, fue analizada con pruebas t de Student.

Variables climáticas, edáficas, autocorrelación espacial y su explicación sobre la composición de especies

Se realizó un análisis de partición de la varianza (VARPART) para determinar qué variables predictoras de clima, edáficas y autocorrelación espacial explicaron con mayor valor relativo la diferencia en la

composición de especies. Para evitar la colinealidad de las variables predictoras, en cada grupo de predictoras se realizó un análisis de correlación utilizando la función `findCorrelation` de la librería CARET (ya explicado en las variables de respuesta). Las correlaciones entre las variables predictoras se muestran en el Material Suplementario-Tabla S2. Para este análisis se incorporó la autocorrelación espacial como variable predictora transformando las coordenadas geográficas en distancias mediante el análisis de coordenadas principales vecinas (PCNM; transformación logarítmica y distancia euclídea) disponible en el programa Qeco (Di Rienzo et al. 2010). Antes del análisis VARPAT, a las variables predictoras no correlacionadas se les aplicó el procedimiento forward selection para retener a las variables relacionadas significativamente ($P < 0.05$) con la composición de especies. Esto permitió filtrar la mayor cantidad de variables predictoras estadísticamente no significativas con la composición de especies.

Variables climáticas y edáficas y su explicación sobre la diversidad, densidad, biomasa y rasgos funcionales

En primer lugar, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para establecer relaciones entre las variables predictoras de clima y de suelos con los dos tipos de bosque y para asociar los promedios ponderados de los rasgos funcionales con los tipos de bosques, lo cual permitió tener mayores elementos de análisis. Luego se realizaron regresiones múltiples utilizando modelos lineales generalizados (MLG), asumiendo la distribución binomial negativa y la función de enlace logarítmica para determinar qué variables predictoras explicaron significativamente las variables de diversidad, densidad, biomasa y rasgos funcionales. Este análisis fue realizado mediante la interfaz de conexión con R desde el programa estadístico Infostat (Di Rienzo et al. 2017).

RESULTADOS

Composición de especies

En toda el área de estudio se registraron 115 especies pertenecientes a 72 géneros y a 43 familias botánicas arbóreas (Material Suplementario-Tabla S3). Para BSM se presentaron 52 especies exclusivas, y para

BSMA, 42 especies. Entre los dos tipos de bosques se registraron 21 especies compartidas (Material Suplementario-Tabla S3). El ANOSIM mostró diferencias significativas en la composición de especies entre los dos tipos de bosques ($R=0.9$; $P=0.001$). Estas diferencias florísticas fueron evidenciadas mediante el NMDS (Stress=10), cuyos dos primeros ejes explicaron el 95% de la variación (Figura 2). En el BSM se registraron cinco especies indicadoras (según la relación significativa entre las abundancias y frecuencia), mientras que en el BSMA nueve especies (Figura 2). El número total de especies indicadoras representó el 12% de la riqueza florística total.

Diferencias en la diversidad de especies, densidad, biomasa y rasgos funcionales

Los tres órdenes de la diversidad muestran una asíntota en los dos tipos de bosques, tanto en los valores estimados en el orden 0 como también en los valores observados y estimados en los órdenes 1 y 2. De tal manera, los resultados de diversidad obtenidos son aceptables en relación con el número de individuos utilizados para este análisis (Figura 3). De manera general, los números de Hill en sus tres órdenes (0, 1 y 2) mostraron tendencias superiores para el BSM. Solo en el caso de los valores observados de riqueza=0 no hubo solapamiento entre ambos tipos de bosque y, por lo tanto, fueron superiores estadísticamente en el BSM; los valores estimados no fueron diferentes estadísticamente. Considerando los órdenes de diversidad de Shannon=1 y Simpson=2, no existen diferencias significativas en sus valores observados y los estimados en el orden 2 (Figura 3). Por lo tanto, considerando las especies más comunes y las más abundantes, estos bosques poseen la misma diversidad florística.

La prueba *t* de Student mostró que la densidad arbórea fue significativamente superior ($P=0.002$) en el BSMA (1131 ± 230 individuos/ha) que el BSM (770 ± 214 individuos/ha) (Figura 4a). La biomasa aérea también fue superior ($P < 0.01$) en el BSMA (286.37 ± 59 Mg/ha) que en el BSM (95.11 ± 66 Mg/ha) (Figura 4a). Con respecto a los promedios ponderados de los rasgos funcionales, el AF fue significativamente superior ($P=0.03$) en el bosque BSM (5485 ± 1242 mm²) en comparación con el BSMA (4002.5 ± 1558 mm²) (Figura 4b). El AFE fue significativamente superior ($P=0.007$)

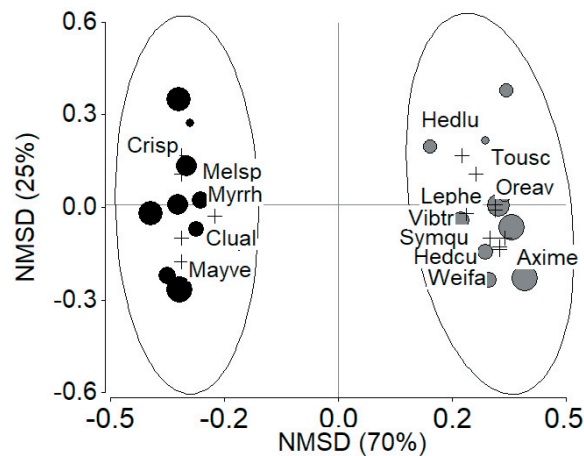


Figura 2. Análisis de escalamiento métrico no multidimensional (NMSD) para observar la disimilitud en la composición de especies entre los tipos de bosques. Círculos negros: bosque siempreverde montano. Círculos grises: bosque siempreverde montano alto. Los círculos de mayor tamaño representan sitios de mayor altitud. Las cruces señalan la ubicación de las especies indicadoras en la ordenación. Axime: *Axinaea merianiae* (DC.) Triana. Crisp: *Critoniopsis* sp. Clual: *Clusia alata* Planch. and Triana. Hedcu: *Hedyosmum cumbalense* H. Karst. Hedlu: *Hedyosmum luteynii* Todzia. Lephe: *Lepechinia heteromorpha* (Briq.) Epling. Mayve: *Maytenus verticillata* (Ruiz and Pav.) DC. Melsp: *Meliosma* sp. Myrrh: *Myrcianthes rhopaloides* (Kunth) McVaugh. Oreav: *Oreopanax avicenniaefolium* (Kunth) Decne. and Planch. Symqu: *Symplocos quitensis* Brand. Vibtr: *Viburnum triphyllum* Benth. Weifa: *Weinmannia fagaroides* Kunth. Tousec: *Tournefortia scabrida* Kunth.

Figure 2. Non-multidimensional metric scaling (NMSD) analysis to observe the dissimilarity in species composition between the two types of forests. Black circles: montane evergreen forest, gray circles: high montane evergreen forest. Larger circles represent higher altitude sites. The crosses indicate the location of the indicator species in the spatial ordination. Axime: *Axinaea merianiae* (DC.) Triana. Crisp: *Critoniopsis* sp. Clual: *Clusia alata* Planch. and Triana. Hedcu: *Hedyosmum cumbalense* H. Karst. Hedlu: *Hedyosmum luteynii* Todzia. Lephe: *Lepechinia heteromorpha* (Briq.) Epling. Mayve: *Maytenus verticillata* (Ruiz and Pav.) DC. Melsp: *Meliosma* sp. Myrrh: *Myrcianthes rhopaloides* (Kunth) McVaugh. Oreav: *Oreopanax avicenniaefolium* (Kunth) Decne. and Planch. Symqu: *Symplocos quitensis* Brand. Vibtr: *Viburnum triphyllum* Benth. Weifa: *Weinmannia fagaroides* Kunth. Tousec: *Tournefortia scabrida* Kunth.

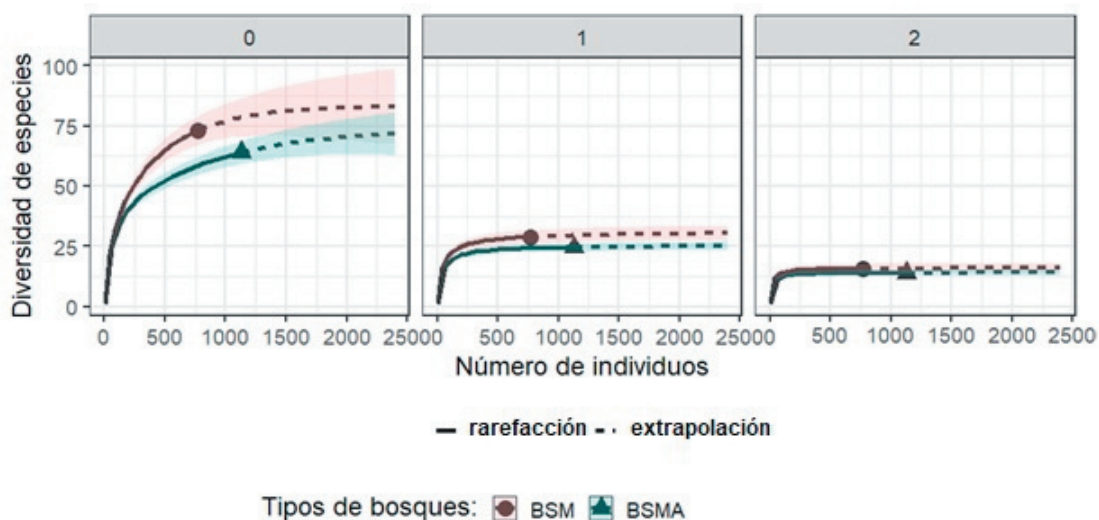


Figura 3. Rarefacción basada en la abundancia de individuos (líneas solidas) y extrapolación (líneas entrecortadas) de la diversidad de especies basado en los números de Hills: riqueza=0, Shannon=1, Simpson=2 para los dos tipos de bosques. El 95% del intervalo de confianza (regiones sombreadas) se obtuvieron por el método bootstrap basado en 50 réplicas. BSM: bosque siempreverde montano. BSMA: bosque siempreverde montano alto.

Figure 3. Individuals-based abundance rarefaction (solid lines) and extrapolation (dashed lines) of diversity based on the Hill numbers: richness=0, Shannon=1, Simpson=2 for two types of forest. The 95% confidence intervals (gray-shaded regions) were obtained through a bootstrap method based on 50 replications. BSM: evergreen montane forest. BSMA: highline evergreen montane forest.

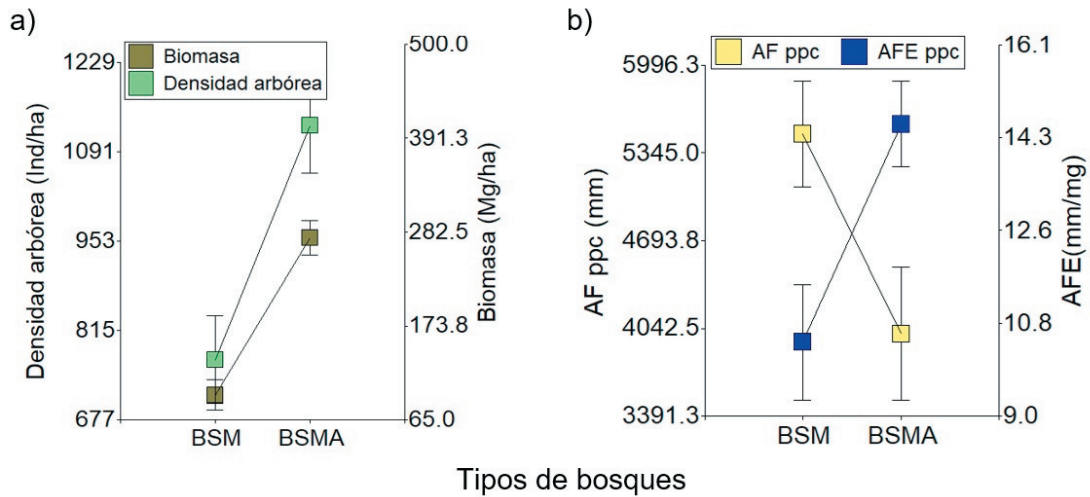


Figura 4. Medias $\pm$ desvíos estándar de densidad arbórea (individuos/ha) (a), biomasa aérea (a, eje secundario), área foliar (b) y área folia específica (b, eje secundario), registradas en 20 parcelas de 1000 m² en dos tipos de bosques en Azuay, Ecuador. ppc: promedio ponderado de cada rasgo funcional.

Figure 4. Mean $\pm$ standard deviance of tree density (individuals/ha) (a), aboveground biomass (a, axis secondary), leaf area (b), specific leaf area (b, axis secondary), registered in 20 plots of 1000 m² in two forest types in Azuay, Ecuador. ppc: each functional trait weighted average.

en BSMA (14.9 ± 2.7 mm²/mg) que en el BSM (10.5 ± 3.7 mm²/mg) (Figura 4b).

Variables climáticas, edáficas y su relación con la composición de especies

Las variables predictoras no correlacionadas y retenidas por el procedimiento forward selection y utilizadas en los análisis fueron TMA y PMA para las variables predictoras de clima. Las variables edáficas estuvieron correlacionadas (Material Suplementario-Tabla S2), pero no fueron retenidas por forward selection, de tal manera que el suelo no se consideró para el análisis de relación con la composición de especies. El análisis VARPAN mostró que la diferencia o disimilitud en la composición de especies fue explicada con

valores relativos similares entre las variables de clima y autocorrelación espacial (21-22%) (Tabla 1). Este resultado es apoyado por el hecho de que las relaciones parciales de cada variable sobre la otra no fueron significativas para las dos variables predictoras (Tabla 2).

Variables climáticas, edáficas y su relación con la diversidad, densidad arbórea y rasgos funcionales

Además de las variables de clima (TMA y PMA), el pH, la CE, la DA y la MO fueron las variables edáficas predictoras no correlacionadas y, por lo tanto, se utilizaron en el ACP. Con sus dos primeros ejes, el ACP explicó el 67% de la variación en las variables climáticas y edáficas. El primer componente explicó el 43.3% de la variación

Tabla 1. Riqueza de especies (0), exponencial de índice de Shannon (1) e inversa del índice de Simpson (2) sobre la base de los números de Hill obtenidos por el método Bootstrap con 50 iteraciones para los dos tipos de bosques de BMTA estudiados en Azuay, Ecuador.

Table 1. Species richness (0), exponential of Shannon index (1) and invers of Simpson index (2) based on Hill numbers obtained through the Bootstrap method with 50 iterations for the two types of forests studied in Azuay, Ecuador.

Site	Diversidad de especies	Observados	Estimados
BSM	0; Riqueza de especies	73	83.3
	1; Shannon	28.8	30.6
	2; Simpson	15.7	16
BSMA	0; Riqueza de especies	64	73.8
	1; Shannon	24.5	25.4
	2; Simpson	14	14.1

Tabla 2. Valores de partición de la varianza VARPART de variables predictoras y su explicación de la composición de especies de los tipos de bosques de BMTA estudiados en Azuay, Ecuador.

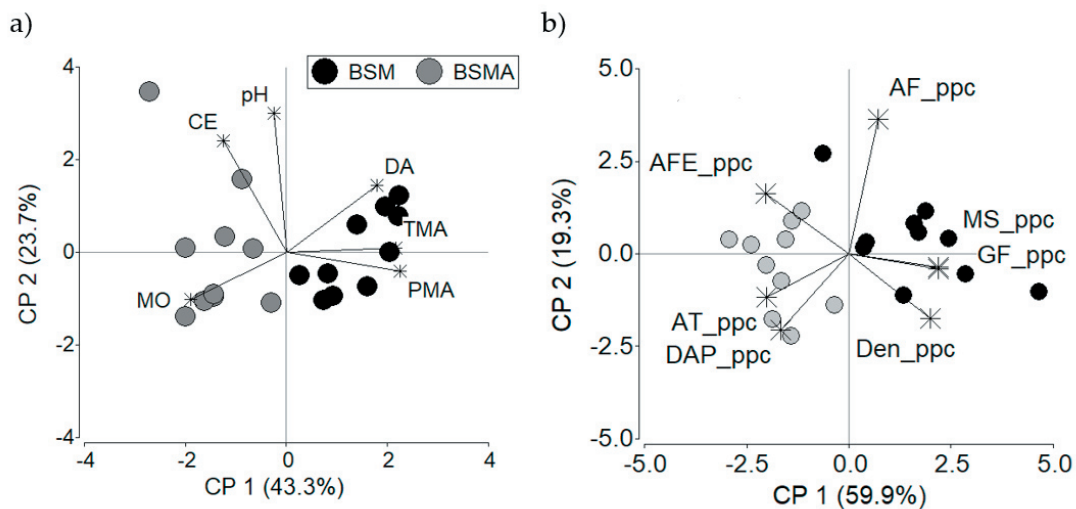
Table 2. VARPART variance partition values of predictor variables and their explanation of species composition in the two types of forests at BMTA studied in Azuay, Ecuador.

Variables predictoras	R ²	P
Clima (TMA-PMA)	0.22	0.001
Autocorrelación espacial (distancia geográfica)	0.21	0.001
Clima/Autocorrelación espacial	0.01	0.247
Autocorrelación espacial/Clima	0.003	0.384
Todas	0.22	0.001
Residuos	0.78	

R² = coeficiente de regresión múltiple ajustado en VARPAT; PMA = precipitación media anual; TMA = temperatura media anual

Figura 5. Análisis de componentes principales (PCA) para el ordenamiento y asociación de variables predictoras en los dos tipos de bosque (a) y rasgos funcionales en asociación con tipos de bosque (b). Las cruces indican las variables predictoras y rasgos funcionales. a) CE: conductividad eléctrica. DA: densidad aparente del suelo. MO: materia orgánica. pH del suelo. PMA: precipitación media anual. TMA: temperatura media anual. b) AF: área foliar. AT: altura total. Den: densidad específica de la madera. GF: grosor foliar. MS: materia seca foliar. AFE: área foliar específica. ppc: promedio ponderado de la comunidad.

Figure 5. Principal component analysis (PCA) for the ordering and association of predictor variables in the two types of forest (a) and functional traits in association with forest types (b). The crosses indicate the predictor variables and functional traits. a) CE: electrical conductivity. DA: bulk density of the soil. MO: organic matter. soil pH. PMA: average annual precipitation. TMA: mean annual temperature. b) AF: leaf area. AT: total height. Den: specific density of wood. GF: leaf thickness. MS: leaf dry matter. AFE: specific leaf area. ppc: weighted average of the community.



y diferenció completamente los dos tipos de bosques (Figura 5a). La TMA y la PMA se asociaron positivamente con las parcelas del BSM ubicado a menor altitud (Figura 5a). La MO se asoció positivamente con las parcelas de BSMA ubicado a mayor altitud. El pH no se asoció con ningún tipo de bosque (Figura 5a). Con respecto a los rasgos funcionales, los promedios ponderados de MS, GF y Den se asociaron con el BSM (Figura 5b), mientras que el AFE, la AT y el DAP se asociaron con el BSMA.

Entre las variables de diversidad, solo la riqueza fue retenida en el análisis de correlación. Esta variable está correlacionada con un $r > 0.7$ y $P < 0.0001$ con los índices de Shannon y Simpson (Material Suplementario-Tabla S2). Sin embargo, esta variable respuesta no fue explicada por ninguna de las variables predictoras aquí consideradas. La densidad arbórea fue explicada significativa y negativamente por la TMA, la CE y la MO (Tabla 3). La biomasa arbórea aérea fue explicada negativa y significativamente por la

Tabla 3. Resultados de los MLG evaluando las relaciones entre variables predictoras con la densidad, la biomasa aérea, el área foliar y el área foliar específica, registradas en las parcelas de 1000 m² en los dos tipos de bosque en BTMA estudiados en Azuay, Ecuador. DE: desviación estándar. S: coeficiente de estimación. CE: conductividad eléctrica. DA: densidad aparente del suelo. MO: materia orgánica. pH: pH del suelo. PMA: precipitación media anual. ppc: promedio ponderado de la comunidad. TMA: temperatura media anual. 0-15: muestras tomadas entre 0 y 15 cm de profundidad. En negrita, los valores con diferencias significativas.

Table 3. GLM results evaluating the relationships between predictor variables with density, aboveground biomass, leaf area and specific leaf area, recorded in the 1000 m² plots in the two types of forest at BTMA studied in Azuay, Ecuador. SD: standard deviation. S: estimation coefficient. EC: electrical conductivity. DA: bulk density of the soil. OM: organic matter. soil pH; PMA: average annual precipitation. ppc: weighted average of community. TMA: mean annual temperature. 0-15: samples taken between 0 and 15 cm deep. In bold, the values with significant differences.

Variables predictoras		Densidad arbórea		Biomasa arbórea aérea		Área foliar ppc		Área foliar específica ppc	
		S	P	S	P	S	P	S	P
Clima	Intercepción	9.7	<0.0001	9.1	<0.0002	5	<0.0001	3.7	<0.0001
	PMA (mm)	-0.0008	0.8	-0.001	0.06	-0.0005	0.15	-0.0001	0.03
	TMA (°C)	-0.13	<0.0001	-0.14	0.04	0.11	0.002	-0.07	0.88
Suelos	pH 0-15	-0.004	0.9	-0.16	0.5	0.3	0.01	-0.01	0.91
	CE 0-15 (S/cm)	-4.1	0.01	1.8	0.6	-1.7	0.4	0.8	0.74
	DA 0-15 (g/cm ³)	-0.5	0.8	0.3	0.5	0.7	0.007	0.3	0.31
	MO 0-15 (%)	-0.008	0.04	0.006	0.7	0.009	0.09	-0.004	0.5

TMA (Tabla 3). De los promedios ponderados de los rasgos funcionales, solo AF y AFE fueron retenidos por no estar correlacionados ($r > 0.7$) (Material Suplementario-Tabla S2). El AF fue explicada positiva y significativamente por la TMA, el pH y la DA. El AFE fue explicada negativa y significativamente por la PMA (Tabla 3).

DISCUSIÓN

Diferencia en la composición de especies y su relación con el clima y suelos

El presente estudio mostró una marcada diferencia en la composición de especies entre los dos tipos de bosques. Esta diferencia fue respaldada por las especies indicadoras, las cuales —más allá de su número— marcan la importancia de conservar estos ecosistemas naturales. Los resultados del VARPAR permiten afirmar una incidencia importante y compartida de las variables del clima y autocorrelación espacial sobre el hábitat ecológico, evidenciado por la diferente composición de especies. Entre los dos tipos de bosques existen diferencias altitudinales, y la TMA y PMA estarían influyendo directamente sobre las condiciones del hábitat, lo que permite que emerjan diferentes especies arbóreas (Jadán et al. 2021; Thuiller et al. 2012). Los resultados obtenidos sobre la influencia de las variables predictoras son similares a otros resultados registrados en gradientes tropicales, donde la temperatura y la precipitación explican significativamente la composición (Jadán et al. 2021; Veintimilla et al. 2019). También se

afirma que la autocorrelación espacial es el predictor más importante sobre las especies (Chain-Guadarrama et al. 2012). Esto se enlaza de manera directa con la teoría neutral con respecto al ensamblaje de comunidades biológicas, en la que la dispersión asociada a la distancia geográfica entre tipos de bosque, en nuestro caso, juega un rol muy importante con base a la dispersión para explicar la composición de especies (Gleason 1939; Martorell and Freckleton 2014). No se registran estudios en los que el clima y la autocorrelación espacial expliquen con similar peso relativo la diferencia florística, pero en la actualidad, en la ecología moderna se los considera de manera conjunta para explicar el ensamble de comunidades biológicas, independientemente de la importancia a priori que tenga o haya sido descrita en otro contexto (Chase 2014). Por lo tanto, y según nuestros resultados, es probable que las barreras naturales como los límites hidrográficos (cuencas hidrográficas diferentes) entre los dos sitios de estudio, la heterogeneidad ambiental y los mecanismos de dispersión estén influyendo compleja pero directa y asociadamente sobre la composición de especies.

Riqueza, densidad arbórea y biomasa, y su relación con el clima y suelos

La riqueza de especies, según la rarefacción (números de Hills), fue superior en el BSM. Estos resultados coinciden con los registrados en gradientes tropicales, donde la riqueza florística de árboles disminuye significativamente con la altitud (Homeier

et al. 2010; Veintimilla et al. 2019). Aunque ninguna variable predictora se asoció de manera significativa con la riqueza y la diversidad de especies (Shannon y Simpson), estos resultados, en asociación con la composición de especies, permiten deducir que las condiciones ambientales de cada sitio son adecuadas para la adaptación de diferentes especies, pero con mayor riqueza en los bosques de altitudes más bajas. Estas variaciones en la riqueza entre los dos bosques también podrían estar influenciadas por las etapas de sucesión de los bosques maduros, lo cual se torna difícil de predecir (edad) en este tipo de ecosistemas, ya que no existen registros históricos sobre el cambio de uso del suelo.

La densidad arbórea registró mayores valores en el BSMA ubicado a mayor altitud. Estos resultados son opuestos a los registrados en otras montañas andinas y de Centroamérica (Girardin et al. 2014; Malizia et al. 2020; Veintimilla et al. 2019). Sin embargo, el BSMA se asoció con la MO, lo cual incidiría de forma positiva sobre la fertilidad en los suelos y proporcionaría mejores condiciones edáficas para facilitar la regeneración y el crecimiento de varios individuos leñosos (Paoli et al. 2008; Ter Steege et al. 2003), potencialmente explicando la mayor densidad arbórea. Además, la densidad arbórea fue mayor en el BSMA (más frío), lo cual permite deducir que existe una mejor adaptación de los individuos de ciertas especies a temperaturas bajas, siendo evidente para especies de los géneros *Weinmannia*, *Clethra* y *Polylepis*, entre las más importantes, las que pueden presentar hojas o folíolos pequeños para evitar la radiación directa y coriáceas para soportar las bajas temperaturas (Kessler and Kluge 2008). Se afirma que algunas especies de estos géneros muestran evolutivamente su origen y especiación ligados solo a lugares altos, por sobre 2000 m s. n. m. (Pérez-Escobar et al. 2022).

La biomasa fue mayor en el bosque BSMA ubicado a mayor elevación y se asoció negativamente con la PMA y la TMA. Contrariamente a nuestros resultados, varios estudios demostraron patrones de asociación negativos entre la biomasa y altitud en gradientes altitudinales más amplios (de la Cruz-Amo et al. 2020; Moser et al. 2011). Sin embargo, según nuestros resultados, el diámetro y la altura de los árboles, que fueron superiores en el BSMA, influyeron positivamente sobre la biomasa. Aquí, la MO es superior y es probable que sus elementos

derivados luego de la descomposición y la mineralización estén determinando suelos más fértiles; esto, en asociación con temperaturas bajas, favorecería el mayor desarrollo en diámetro y en altura de los árboles adaptados a climas fríos (Unger et al. 2012). Bajo estos antecedentes científicos, se puede inferir que las especies presentes en el BSMA desarrollaron adaptaciones ecofisiológicas a su ambiente más frío, marcando mayor eficiencia fisiológica en la regeneración natural, lo cual les permite un desarrollo y una coexistencia adecuada.

Diferencia en los rasgos funcionales y su relación con el clima y suelos

El promedio ponderado en AF fue superior en el BSM —es decir, en los bosques menos fríos o de menor altitud—, lo que fue explicado positiva y significativamente por la TMA. Aunque en este bosque existen especies con hojas de mayor tamaño respecto al AF en comparación con el BSMA, estas no dejarían de ser especies esciófitas de sucesión avanzada, ya que contienen la mayor cantidad de MS y GF (características funcionales de las especies que no prefieren la luz) y son, además, de sucesión avanzada (Casanoves et al. 2011).

Por el contrario, el AFE fue mayor en los sitios de mayor altitud (BSMA), en donde fue menor el AF. En este bosque, los contenidos de MS no estuvieron asociados de forma directa. Estadísticamente, el AFE fue explicado negativa y significativamente por la PMA, que se asoció directamente con el BSM ubicado a menor altitud. En este marco, y considerando la abundancia ponderada, es probable que las especies arbóreas con mayor AFE han podido coexistir en ambientes con menores precipitaciones y menor temperatura dentro de nuestra área de estudio. También podemos inferir que las especies de las partes altas probablemente experimentaron un proceso de adaptación que en la actualidad les permite mostrar hojas con láminas foliares pequeñas para evitar que el frío dañe sus tejidos (Homeier et al. 2021). Aunque en comparación con el BSM sus hojas más delgadas (mostradas en el grosor foliar) poseen menos materia seca, pero tienen con adaptaciones fuertes en hojas coriáceas (duras), lo cual les permite soportar el frío (Aguilar et al. 2009).

En conclusión, la composición de especies arbóreas de los BTMA es diferente en gradientes altitudinales pequeños, donde existe heterogeneidad ambiental condicionada

por el clima, la autocorrelación espacial y ciertas variables de los suelos. La abundancia y la biomasa de árboles mostraron patrones atípicos de distribución, lo cual estaría condicionado por la especiación y la coexistencia de especies adaptadas a mayores elevaciones. También depende de la fertilidad de los suelos, lo cual fue mostrado por la mayor cantidad de materia orgánica presente a mayor altitud. La materia orgánica es un insumo importante que da origen y es fuente importante de nitrógeno y fósforo, elementos fundamentales para el desarrollo eficiente de las especies vegetales. Este desarrollo eficiente fue mostrado en las variables altura y diámetro de árboles, cuyos mayores valores corresponden al BSMA.

AGRADECIMIENTOS. Agradecemos al Vicerrectorado de Investigación de la

Universidad de Cuenca por el financiamiento económico al proyecto de investigación “El rol de los bosques andinos frente al cambio climático con base a la relación taxonómica y funcional de la vegetación leñosa con los stocks de carbono, Azuay - Ecuador”. El presente proyecto de investigación fue desarrollado bajo el permiso de investigación Nro.: 214-19-IC-FLO-DPAA/MA, dado por el Ministerio del Ambiente, Agua y Transición Ecológica del Ecuador. Agradecemos a Marcos Méndez de la Universidad Rey Juan Carlos - España, por sus valiosos comentarios en la edición final de este documento. Agradecemos a Carlos Cobos, Isabel Alvarado y Angelica Piedra por su ayuda técnica en la fase de campo. Finalmente, agradecemos a los revisores anónimos por sus valiosas observaciones y sugerencias, las cuales han permitido mejorar de manera notable el presente trabajo.

REFERENCIAS

- Adler, P. B., R. Salguero-Gómez, A. Compagnoni, J. S. Hsu, J. Ray-Mukherjee, C. Mbeau-Ache, and M. Franco. 2014. Functional traits explain variation in plant life history strategies. *Proc Natl Acad Sci USA* 111:740-745. <https://doi.org/10.1073/pnas.1315179111>.
- Aguilar, L. C., A. Piepenstock, and W. Burgoa. 2009. Especies nativas kewiña (*Polylepis* sp.) y kiswara (*Buddleja* sp.) en barreras vivas: una alternativa para reducir la degradación de suelos y mejorar las condiciones de vida en la zona altoandina de Bolivia. *Acta Nova* 4:425-38.
- Ali, A., E.-R. Yan, S. X. Chang, J.-Y Cheng, and X.-Y Liu. 2017. Community-weighted mean of leaf traits and divergence of wood traits predict aboveground biomass in secondary subtropical forests. *Science of the Total Environment* 574: 654-62. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.09.022>.
- Arellano, G., V. Cala, A. Fuentes, L. Cayola, P. Jorgensen, and M. Macía. 2016 A standard protocol for woody plant inventories and soil characterisation using temporary 0.1-ha plots in tropical forests. *Journal of Tropical Forest Science* 28(4):508-516.
- Báez, S., A. Malizia, J. Carilla, C. Blundo, M. Aguilar, N. Aguirre, Z. Aquirre, E. Álvarez, F. Cuesta, and Á. Duque. 2015. Large-scale patterns of turnover and basal area change in Andean forests. *PloS ONE* 10:e0126594. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126594>.
- Barthlott, W., J. Mutke, D. Rafiqpoor, G. Kier, and H. Kreft. 2005. Global centers of vascular plant diversity. *Acta Hist Leopoldina* 92:61-83. <https://doi.org/10.1073/pnas.0608361104>.
- Berry, P. E., M. Guariguata, and G. Kattan. 2002. Diversidad y endemismo en los bosques neotropicales de bajura. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales* 1:83-96.
- Casanoves, F., L. Pla, and J. Di Rienzo (eds.). 2011. Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE. Turrialba, Costa Rica.
- Casanoves, F., L. Pla, J. A. Di Rienzo, and S. Díaz. 2011. FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 1:233-7. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00082.x>.
- Castellanos-Castro, C., and A. C. Newton. 2015. Environmental heterogeneity influences successional trajectories in Colombian seasonally dry tropical forests. *Biotropica* 47:660-671. <https://doi.org/10.1111/btp.12245>.
- Chain-Guadarrama, A., B. Finegan, S. Vilchez, and F. Casanoves. 2012. Determinants of rain-forest floristic variation on an altitudinal gradient in southern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 28:463-481. <https://doi.org/10.1017/S0266467412000521>.
- Chase, J. M. 2014. Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *Journal of Vegetation Science* 25:319-22. <https://doi.org/10.1111/jvs.12159>.
- Chave, J., M. Réjou-Méchain, A. Búrquez, E. Chidumayo, M. S. Colgan, W. B. Delitti, et al. 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Glob Chang Biol* 20:3177-90. <https://doi.org/10.1111/gcb.12629>.
- Cornelissen, J., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, D. Gurvich, P. Reich, H. Ter Steege, H. Morgan, and M. Van Der Heijden. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>.
- de la Cruz-Amo, L., G. Bañares-de-Dios, V. Cala, Í. Granzow-de la Cerda, C. I. Espinosa, A. Ledo, N. Salinas, M. J. Macía, and L. Cayuela. 2020. Trade-Offs Among Aboveground, Belowground, and Soil Organic Carbon Stocks Along Altitudinal Gradients in Andean Tropical Montane Forests. *Front Plant Sci* 11:106. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00106>.

- Di Rienzo, J. A., F. Casanoves, L. Pla, S. Vilchez, and M. J. Di Rienzo. 2010. Qeco-Quantitative ecology software: A collaborative approach. *Lat Am J Conserv* 1:73-5.
- Di Rienzo, J. A., R. Macchiavelli, and F. Casanoves. 2017. Modelos lineales generalizados mixtos aplicaciones en InfoStat, Edición especial. Córdoba, Argentina.
- Duque, A., P. R. Stevenson, and K. J. Feeley. 2015. Thermophilization of adult and juvenile tree communities in the northern tropical Andes. *Proc Natl Acad Sci USA* 112:10744-9. <https://doi.org/10.1073/pnas.1506570112>.
- Feeley, K. J., M. R. Silman, M. B. Bush, W. Farfan, K. G. Cabrera, Y. Malhi, P. Meir, N. S. Revilla, M. N. R. Quisiyupanqui, and S. Saatchi. 2011. Upslope migration of Andean trees. *J Biogeogr* 38:783-91. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02444.x>.
- Finegan, B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *For Ecol Manag* 47:295-321. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(92\)90281-D](https://doi.org/10.1016/0378-1127(92)90281-D).
- Finegan, B., M. Peña-Claros, A. de Oliveira, N. Ascarrunz, M. S. Bret-Harte, G. Carreño-Rocabado, et al. 2015. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *J Ecol* 103:191-201. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12346>.
- Girardin, C. A. J., W. Farfan-Ríos, K. García, K. J. Feeley, P. M. Jørgensen, A. A. Murakami, L. Cayola-Pérez, et al. 2014. Spatial patterns of above-ground structure, biomass and composition in a network of six Andean elevation transects. *Plant Ecol Divers* 7:161-71. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.820806>.
- Gleason, H. A. 1939. The individualistic concept of the plant association. *American Midland Naturalist* 21(1):92-110. <https://doi.org/10.2307/2420377>.
- Grime, J. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902-910. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>.
- Holm-Nielsen, L., and G. Harling. 1986. Flora of Ecuador. Department of Systematic Botany, University of Göteborg, Section for Botany, Riksmuseum: Amsterdam, The Netherlands. Pp. 1-92.
- Homeier, J., S. W. Breckle, S. Günter, R. T. Rollenbeck, and C. Leuschner. 2010. Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species-rich Ecuadorian montane rain forest. *Biotropica* 42:140-8. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00547.x>.
- Homeier, J., T. Seeler, K. Pierick, and C. Leuschner. 2021. Leaf trait variation in species-rich tropical Andean forests. *Scientific Reports* 11:1-11. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-89190-8>.
- Hsieh, T., K. Ma, and A. Chao. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution* 7:1451-1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>.
- Jadán, O., H. Cedillo, W. Tapay, I. Pangol, W. Quizphe, and O. Cabrera. 2022. Successional forests stages influence the composition and diversity of vascular epiphytes communities from Andean Montane Forests. *Ecological Indicators* 143:109366.
- Jadán, O., H. Cedillo, P. Zea, P. Quichimbo, Á. Peralta, and C. Vaca. 2016. Relación entre deforestación y variables topográficas en un contexto agrícola ganadero, cantón Cuenca. *Bosques Latitud Cero* 6.
- Jadán, O., D. A. Donoso, H. Cedillo, F. Bermúdez, and O. Cabrera. 2021. Floristic groups, and changes in diversity and structure of trees, in tropical montane forests in the Southern Andes of Ecuador. *Diversity* 13:400. <https://doi.org/10.3390/d13090400>.
- Jadán, O., C. Toledo, B. Tepán, H. Cedillo, Á. Peralta, P. Zea, P. Castro, and C. Vaca. 2017. Comunidades forestales en bosques secundarios alto-andinos (Azuay, Ecuador). *Bosque (Valdivia)* 38:141-54. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002017000100015>.
- Jorgensen, P. M., and S. León-Yáñez. 1999. Catálogo de las plantas vasculares del Ecuador. *Missouri Botanical Garden*.
- Kessler, M., and J. Kluge. 2008. The tropical mountain forest: patterns and processes in a biodiversity hotspot. Pp. 35-50 *en* S. R. Gradstein, J. Homeier and D. Gansert (eds.). *Biodiversity and Ecology Series*, Göttingen: Gottingen Centre for Biodiversity and Ecology. <https://doi.org/10.17875/gup2008-702>.
- Küebler, D., P. Hildebrandt, S. Günter, B. Stimm, M. Weber, R. Mosandl, J. Muñoz, O. Cabrera, N. Aguirre, J. Zeilinger, and B. Silva. 2016. Assessing the importance of topographic variables for the spatial distribution of tree species in a tropical mountain forest. *Erdkunde* 70:19-47. <https://doi.org/10.3112/erdkunde.2016.01.03>.
- Kuhn, M. 2015. Caret: classification and regression training. *Astrophysics Source Code Library*, ascl:1505.003.
- MAE. 2013. Sistema de clasificación de los ecosistemas del Ecuador continental. Pp. 40-45 *en* Ministerio del Ambiente del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Malizia, A., C. Blundo, J. Carilla, O. Osinaga Acosta, F. Cuesta, A. Duque, N. Aguirre, Z. Aguirre, M. Ataroff, and S. Báez. 2020. Elevation and latitude drives structure and tree species composition in Andean forests: Results from a large-scale plot network. *PLoS ONE* 15:e0231553. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231553>.
- Martorell, C., and R. P. Freckleton. 2014. Testing the roles of competition, facilitation and stochasticity on community structure in a species-rich assemblage. *Journal of Ecology* 102:74-85. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12173>.
- Moser, G., C. Leuschner, D. Hertel, S. Graefe, N. Soethe, and S. Iost. 2011. Elevation effects on the carbon budget of tropical mountain forests (S Ecuador): the role of the belowground compartment. *Glob Chang Biol* 17:2211-26. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02367.x>.
- Muenchow, J., P. Schratz, and A. Brenning. 2017. RQGIS: Integrating R with QGIS for Statistical Geocomputing. *R Journal* 9. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-067>.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca, and J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for

- conservation priorities. *Nature* 403:853-8. <https://doi.org/10.1038/35002501>.
- Paoli, G. D., L. M. Curran, and J. W. F. Slik. 2008. Soil nutrients affect spatial patterns of aboveground biomass and emergent tree density in southwestern Borneo. *Oecologia* 155:287-99. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0906-9>.
- Pérez-Escobar, O. A., A. Zizka, M. A. Bermúdez, A. S. Meseguer, F. L. Condamine, C. Hoorn, H. Hooghiemstra, Y. Pu, D. Bogarín, and L. M. Boschman. 2022. The Andes through time: evolution and distribution of Andean floras. *Trends in Plant Science* 27(4):364-378. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.09.010>.
- Swenson, N. G., and B. J. Enquist. 2008. The relationship between stem and branch wood specific gravity and the ability of each measure to predict leaf area. *Am J Bot* 95:516-9. <https://doi.org/10.3732/ajb.95.4.516>.
- Tapia-Armijos, M. F., J. Homeier, C. I. Espinosa, C. Leuschner, and M. de la Cruz. 2015. Deforestation and forest fragmentation in South Ecuador since the 1970-losing a hotspot of biodiversity. *PLoS ONE* 10:e0133701. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0133701>.
- Ter Steege, H., N. Pitman, D. Sabatier, H. Castellanos, P. Van Der Hout, D. C. Daly, et al. 2003. A spatial model of tree α -diversity and tree density for the Amazon. *Biodivers Conserv* 12:2255-77. <https://doi.org/10.1023/A:1024593414624>.
- Thuiller, W., N. Gassó, J. Pino, and M. Vila. 2012. Ecological niche and species traits: key drivers of regional plant invader assemblages. *Biological Invasions* 14:1963-80. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0206-0>.
- Unger, M., J. Homeier, and C. Leuschner. 2012. Effects of soil chemistry on tropical forest biomass and productivity at different elevations in the equatorial Andes. *Oecologia* 170:263-74. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2295-y>.
- Veintimilla, D., M. A. Ngo Bieng, D. Delgado, M. S. Vilchez, N. Zamora, and B. Finegan. 2019. Drivers of tropical rainforest composition and alpha diversity patterns over a 2520 m altitudinal gradient. *Ecol Evol* 9:5720-30. <https://doi.org/10.1002/ece3.5155>.
- Veintimilla Ramos, D. A. 2013 Identificación y caracterización de tipos de bosque tropical sobre un gradiente altitudinal en Costa Rica: el caso "Caribe-Villa Mills". Tesis de Magister Scientiae en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad. Turrialba, Costa Rica.
- Yepes, A. P., J. I. del Valle, S. L. Jaramillo, and S. A. Orrego. 2010. Recuperación estructural en bosques sucesionales andinos de Porce (Antioquia, Colombia). *Rev Biol Trop* 58:427-45. <https://doi.org/10.15517/RBT.V58I1.5220>.