



Universidad de Valladolid

Máster

Gestión Forestal basada en Ciencia de Datos/
Forest Management based on Data Science
(DATAFOREST)

Caracterización del estrato arbóreo del
bosque “siempre verde montano bajo”
en la Fundación Sumak Kawsay In Situ
de Ecuador

Alumno: Daniel Alejandro Guevara Chávez

Tutor/es: Carolina Martínez Ruiz

Juan García Duro

Junio 2023



INDICE

RESUMEN	4
ABSTRACT	5
1.- INTRODUCCIÓN	6
2.- OBJETIVOS	8
3.- MATERIAL Y MÉTODOS	9
3.1. Área de estudio	9
3.2. Muestreo de la vegetación arbórea	12
3.3. Tratamiento de los datos	13
3.3.1. Procesado de los datos	13
3.3.2. Análisis estadísticos	14
4.- RESULTADOS	17
4.1. Estructura del estrato arbóreo	17
4.1.1. Características globales	17
4.1.2. Distribución de frecuencias	17
4.1.3. Relaciones alométricas de las principales especies	19
4.2. Diversidad y composición de especies y familias	20
4.2.1. Diversidad, riqueza, equitatividad y dominancia de especies	21
4.2.2. Diversidad, riqueza, equitatividad y dominancia de familias	22
4.2.3. Composición de especies	23
4.2.4. Composición de familias	26
5.- DISCUSIÓN	29
5.1. Estructura del bosque siempreverde montano bajo	29
5.2. Diversidad de especies y familias	31
5.3. Composición de especies y familias	33
6.- CONCLUSIONES	37
7.- AGRADECIMIENTOS	39
8.- REFERENCIAS	40
ANEXO 1	47
ANEXO 2	50
ANEXO 3	51

RESUMEN

Se caracterizó el estrato arbóreo (composición y estructura) de dos áreas de bosque siempreverde montano bajo de la fundación Sumak Kawsay In situ, dentro del “Corredor Ecológico Llanganates-Sangay”, en el Cantón Mera, provincia de Pastaza (Ecuador), que se trata de un área prioritaria para esfuerzos de conservación, pero cuyos bosques habían sido escasamente estudiados. Las dos áreas de bosque fueron sometidas a diferente grado de intervención antrópica en el pasado (talas para extracción de madera o sin tala) y están sufriendo diferente grado de encharcamiento temporal por su diferente situación respecto a redes hídricas cercanas. Para inventariar la vegetación arbórea de cada sitio se establecieron 5 transectos rectangulares de 50 m x 4 m (superficie de 200 m²), siendo la superficie total inventariada por sitio de 0,1 ha. En cada transecto se midió la altura (h) y diámetro a la altura del pecho (DAP) de todos los árboles con DAP \geq 10 cm. Posteriormente, se calculó, para cada transecto: la altura media de los árboles, DAP medio, área basal (AB; m²) y densidad (ind/m²) totales, densidad de cada especie de árbol y familia (ind/m²), su área basal (AB; m²) y su Índice de Valor de Importancia (IVI), y numerosos índices de diversidad tanto, para especies como para familias, para las tres medidas de abundancia (densidad, AB e IVI). También se estudió la distribución de diámetros, áreas basales y altura de cada sitio. Los resultados muestran una diversidad similar de especies de árboles y de familias en ambos sitios, a pesar del diferente grado de perturbación experimentado (mayor grado de encharcamiento en el sitio, y extracción de árboles con fines madereros hasta 1999 en el sitio 2). Sin embargo, la composición de especies y familias difiere significativamente, sobre todo a nivel de especies (39% y 73% de especies y familias compartidas). Las tres familias representadas por más especies en ambos sitios (44% del total de especies presentes en cada sitio) son las mismas: Rubiaceae, Moraceae y Melastomataceae, aunque en número de individuos la familia Moraceae está más representada en el sitio 1 y las familias Rubiaceae y Melastomataceae son más abundantes en el sitio 2. Por otro lado, la distribución en clases diamétricas y áreas basales de los árboles de ambos sitios sigue una distribución en forma de J invertida, similar a la descrita para bosques primarios tropicales y aquellos manejados mediante entresaca, que mantienen una estructura y dinámica similares a la de los bosques naturales, pero con mayor peso de clases menores en el sitio 1, a pesar de que el área basal del árbol medio (o diámetro cuadrático medio) es la misma en ambos sitios y que el área basal total es menor en el sitio 2. La distribución de frecuencias en clases de altura también es similar en ambos sitios (altura dominante, percentil 95, de 9,86 m y 9,76 m, respectivamente), y no se encuentra una diferenciación clara de estratos, aunque destaca la elevada frecuencia de las clases de altura de 2-5 m. Se intuye, además, la presencia de un estrato arbóreo cuyo límite superior se sitúa entre los 7 m a 10 m, aunque por encima de este estrato, y hasta casi 15 m, se encuentran, dispersos, árboles de mayor porte, de especies distintas en cada sitio. Precisamente, los modelos h-DAP construidos para 2 de las especies más abundantes comunes a ambos sitios (*C. schippii* y *F. trigona*) indican que su desarrollo es distinto en ambos sitios, siendo mayor su altura en el sitio 1. En conclusión, podríamos decir que el sitio 1 presenta las características de un bosque primario en el que la inundación no es una perturbación sino una condición de base, al no afectar a la dinámica de reclutamiento del bosque. El sitio 2 presenta una estructura forestal alterada, con un déficit de clases de diámetros más bajos, en favor de diámetros intermedios, como consecuencia de la explotación forestal ocurrida en el pasado, aunque aún mantiene una estructura forestal y diversidad similar a la de bosques naturales, posiblemente debido al contexto natural en el que se encuentra y a la figura de protección que ahora la protege.

Palabras clave: Amazonía ecuatoriana, composición, diversidad y estructura arbóreas, encharcamiento, deforestación, bosque pluvial tropical, perturbación.

ABSTRACT

The tree layer (composition and structure) of two areas of low montane evergreen forest of the Sumak Kawsay In situ foundation, within the "Llanganates-Sangay Ecological Corridor", in the Mera Canton, Pastaza province (Ecuador) was characterized, which is a priority area for conservation efforts, but whose forests had been scarcely studied. The two forest areas were subjected to different degrees of anthropic intervention in the past (thinning for timber extraction or without thinning) and suffer different degrees of temporary waterlogging due to their different situation with respect to nearby water networks. To inventory the tree vegetation of each site, 5 rectangular transects of 50 m x 4 m (surface of 200 m²) were established, with the total area inventoried per site of 0.1 ha. In each transect, the height (h) and diameter at breast height (DBH) of all trees with DBH ≥ 10 cm were measured. Subsequently, it was calculated, for each transect: the average height of the trees, mean DBH, total basal area (BA; m²) and density (ind/m²), density of each tree species and family (ind/m²), its basal area (BA; m²) and its Importance Value Index (IVI), and several diversity indices for both species and families, for the three measures of abundance (density, BA and IVI). The distribution of diameters, basal areas and height per site was also studied. The results show a similar diversity of tree species and families at both sites, despite the different degree of disturbance experienced (higher degree of waterlogging at the site 1 and thinning up to 1999 at site 2). However, the composition of species and families differs significantly, especially at the species level (39% and 73% of shared species and families, respectively). The three families represented by more species in both sites (44% of the total species present in each site) are the same: Rubiaceae, Moraceae and Melastomataceae, although in number of individuals the family Moraceae is more represented in site 1 and the families Rubiaceae and Melastomataceae are more abundant in site 2. On the other hand, the distribution in diametric and basal areas classes of the trees of both sites follows an inverted J-shaped distribution, similar to that described for tropical primary forests and those managed by thinning which maintain a structure and dynamics similar to that of natural forests, but with greater weight of smaller classes at site 1, even though the basal area of the mean tree (or mean square diameter) is the same at both sites and the total basal area is smaller at site 2. The frequency distribution in height classes is also similar at both sites (dominant height, 95th percentile, 9.86 m and 9.76 m, respectively), and no clear differentiation of strata is found, although the high frequency of the height classes of 2-5 m stands out. It is also discerned the presence of a tree stratum whose upper limit is between 7 m to 10 m, although above this stratum, and up to almost 15 m, there are, scattered, trees of greater size, of different species in each site. Indeed, the h-DBH models constructed for 2 of the most abundant species common to both sites (*C. schippii* and *F. trigona*) indicate that their development is different in both sites, being higher in their height at site 1. In conclusion, we could say that site 1 presents the characteristics of a primary forest in which waterlogging is not a disturbance but a base condition, as it does not affect the dynamics of forest recruitment. Site 2 presents an altered forest structure, with a deficit of lower diameter classes, in favor of intermediate diameters, as a result of the thinning that occurred in the past, although it still maintains a forest structure and diversity similar to that of natural forests, possibly due to the natural context in which it is located and the protection figure that now protects it.

Key words: Ecuadorian Amazon, tree composition, diversity and structure, waterlogging, deforestation, tropical rainforest, disturbance.

1.- INTRODUCCIÓN

La Amazonía occidental es la parte biológicamente más rica de toda la cuenca amazónica y una de las áreas más biodiversas del planeta (Finer et al., 2008). La región amazónica, con aproximadamente 82.120 km², representa cerca del 30 % del territorio nacional ecuatoriano. Si bien la Amazonía ecuatoriana sólo supone el 2 % de toda la cuenca amazónica, alberga recursos florísticos destacados, que se desarrollan en enclaves peculiares en cuanto a características edáficas y ambientales (Maldonado et al., 2018), porque Ecuador abarca tanto cordilleras amazónicas, hacia el sur, y andinas, de norte a sur por su parte central, como planicies de inundación de ríos amazónicos y de origen andino, así como sus interfluvios (MAE, 2013). No obstante, las poblaciones humanas también han tenido un rol importante en los cambios de los ecosistemas locales. Desde 1899, año en que se fundó la ciudad de Puyo, capital de la provincia de Pastaza (Ecuador), tuvo lugar la colonización de la vertiente oriental de Los Andes centrales, a través de Baños de Agua Santa, hacia Río Negro, Mera-Puyo y el valle del Anzu (donde se ubica el área de estudio). Como consecuencia de esta ocupación, gran parte de la vegetación natural fue talada para dar paso a cultivos (Calzadilla-Tomianovich & Cayola, 2006).

De la necesidad de protección de estos ecosistemas naturales, se crearon, entre otros, el parque nacional Sangay, en 1975, y el parque nacional Llanganates, en 1996 (Arias-Gutiérrez et al., 2015). Entre ambos parques discurre el “Corredor Ecológico Llanganates-Sangay” situado en el Cantón Mera, dentro provincia de Pastaza, en el que se ubica el área de estudio. Se trata de una de las áreas consideradas como prioritarias para esfuerzos de conservación debido a su ubicación estratégica, regulación del ciclo del agua, diversidad de fauna y flora, variedad de hábitat y ecosistemas, funciones que en conjunto desempeña para el mantenimiento del equilibrio climático a nivel planetario (Arias-Gutiérrez et al., 2015). Pero, además, la conservación de dicha biodiversidad es también clave para la supervivencia y bienestar de las poblaciones rurales, muy pobres, que dependen directamente de ella (Álvarez & Shany, 2012; Gaona, 2013). De ahí, la necesidad del manejo sostenible de los ecosistemas como elemento clave de las políticas y estrategias de reducción de la pobreza, al tiempo que contribuyen a conservar la biodiversidad (Escobar, 2011).

No obstante, en Ecuador existen pocos estudios sobre la composición y estructura de los bosques que ocupan esta área (Bentley, 2021), lo que es de suma importancia para implementar medidas de conservación, ya que la deforestación causada años atrás ha tenido como consecuencia la pérdida de ecosistemas, especies, diversidad genética (Sierra, 1999; MAE, 2013; Maldonado et al., 2018).

En este sentido, la Fundación Sumak Kawsay In Situ (SKIS), un centro de formación ambiental, investigación y ecoturismo cuyo nombre significa “buena vida en el sitio natural/lugar original” ha implementado varios proyectos de conservación en la zona, lo que es una evidencia de que existe un vacío de conocimiento sobre las características y composición de los tipos de vegetación natural, ya que estos ecosistemas aún no han sido documentados (Bentley, 2021).

La diversidad de especies en los bosques amazónicos y el estado alarmante de las poblaciones de las especies requiere de investigación y acciones de protección por parte de la sociedad (Bussmann, 2005; Calzadilla-Tomianovich & Cayola, 2006). También es necesario por los valores social, ecológico y económico de estos ecosistemas, como, por ejemplo, el papel de los bosques en la regulación hídrica de los ríos (Bubb et al., 2004), incluso muchos meses después de la época lluviosa, y el control de las riadas e inundaciones (Wittmann et al., 2004; Peixoto et al., 2009; Householder et al., 2021). Los bosques también intervienen en el ciclo de carbono, almacenando carbono en los árboles y en el suelo (Pan et al., 2011).

Más allá de conocer la composición florística, los estudios de vegetación deben ahondar en la estructura y funcionamiento de los bosques para evaluar correctamente la diversidad de éstos e interpretar el estado real de conservación de la flora, constituyendo una herramienta para la planificación y el manejo (Maldonado et al., 2018) orientados a la conservación de los ecosistemas, ya que, como indican Maldonado et al. (2018), los bosques amazónicos albergan una gran diversidad biológica, especialmente florística (Kvist *et al.*, 2006) y, por ello, tienen una importancia global, al ser reservorios de biodiversidad. También, la conservación y el manejo deben orientarse a la protección de las excepcionales funciones de regulación hídrica y mantenimiento de la calidad del agua (Bubb et al., 2004). No obstante, la planificación y gestión de las instituciones públicas ecuatorianas para la conservación y protección de la cobertura vegetal de las fuentes hídricas no han sido eficaces, al no disponer de suficiente información técnica fiable (Maldonado et al., 2018). Esto tiene una gran importancia, en un contexto geográfico donde el cambio climático, además de provocar un aumento generalizado de las temperaturas, acentuará los efectos de los monzones, con una mayor precipitación y viento, con gran capacidad de afectar a la dinámica de los ecosistemas locales (de Carvalho et al., 2016; Castellanos et al., 2022).

Aunque, en los Andes orientales, uno de los «puntos calientes» de biodiversidad (Myers et al., 2000), los bosques siempreverdes montanos representan uno de los ecosistemas más diversos del mundo (Myers et al., 2000) y desempeñan funciones ecológicas y económicas críticas, como la captación de agua y el control de la erosión

(Caranqui, 2014), han recibido poco interés de los científicos en el pasado, en comparación con los bosques húmedos bajos (Bussman, 2005). Es precisamente esta falta de estudios la que hace que los bosques siempreverdes montanos sean aún más susceptibles a las amenazas crecientes que afectan a los bosques ecuatorianos.

Con la finalidad de ir llenando este vacío de conocimiento sobre la estructura y composición de sus bosques de Ecuador, la Fundación Sumak Kawsay In Situ (SKIS) se ha interesado, entre otros, por el bosque siempreverde montano bajo, que ocupa una amplia superficie dentro de su propiedad en el Corredor Ecológico Llanganates-Sangay, y que es objeto del presente estudio.

En los bosques siempreverdes montanos el encharcamiento es frecuente y forma parte de su dinámica natural (Palacios et al., 1999); no obstante, aquellos bosques situados en zonas más bajas del terreno y próximas a los ríos, lo sufren en mayor medida al llegar el agua de los ríos cercanos cuando se desbordan en los periodos de intensas lluvias. Por ello, los bosques siempreverdes montanos acogen gran diversidad de bosques que depende del diferente grado de encharcamiento (Householder et al., 2021). Junto con esta dinámica natural, la acción del hombre también ha afectado a la estructura y composición de estos bosques. De hecho, en algunas áreas del territorio de la Fundación, el bosque siempreverde montano bajo ha sufrido, en el pasado, el impacto del hombre por la tala de árboles para extracción de madera (al menos hasta 1999, cuando se dejó de talar árboles legal e ilegalmente).

Sin embargo, la falta de estudios previos sobre la composición y estructura de estos bosques en el área de estudio dificulta la evaluación del efecto que estas perturbaciones (extracción de madera, en el pasado, y mayor o menor encharcamiento temporal, habitual en el área de estudio) han tenido y tienen sobre su estructura y composición. De ahí la oportunidad del estudio que se plantea cuyos objetivos se describen a continuación.

2.- OBJETIVOS

El principal objetivo de este trabajo es caracterizar el estrato arbóreo (composición y estructura) de dos áreas de bosque siempreverde montano bajo de la fundación Sumak Kawsay In situ, dentro del “Corredor Ecológico Llanganates-Sangay”, en el Cantón Mera, provincia de Pastaza (Ecuador). Las dos áreas de bosque fueron sometidas a diferente grado de intervención antrópica en el pasado (talas para extracción de madera o sin tala) y están sufriendo diferente grado de encharcamiento temporal por su diferente situación respecto a cauces cercanos.

Para la consecución de este objetivo general se plantean los siguientes objetivos específicos:

- 1) Caracterizar la estructura del estrato arbóreo de ambos sitios, en cuanto a densidad, área basal, dimensiones de los árboles y distribución en clases.
- 2) Describir el desarrollo y estructura de las especies más abundantes y comunes a los dos sitios, utilizando la relación alométrica, altura-diámetro (h-DAP).
- 3) Comparar la diversidad de especies y de familias, mediante diversos índices y haciendo uso de diferentes medidas de abundancia.
- 4) Evaluar el grado de influencia del sitio en la composición de especies y familias de árboles, mediante herramientas de ordenación y haciendo uso de diferentes medidas de abundancia.
- 5) Modelizar la respuesta de la abundancia de las especies y familias comunes en función del sitio, mediante los modelos de HOF.

3.- MATERIAL Y MÉTODOS

3.1. Área de estudio

El estudio se realizó dentro de los terrenos de la fundación Sumak Kawsay In Situ, ubicada en la región del valle alto del río Anzu, dentro del “Corredor Ecológico Llanganates-Sangay”, en el Cantón Mera, dentro de la provincia de Pastaza (Figura 1).

El “Corredor Ecológico Llanganates-Sangay” se ubica, a su vez, entre dos parques nacionales (Llanganates al norte y Sangay al sur) y ocupa un área estratégica para la conexión de hábitats y poblaciones (Bentley et al., 2021). Fue designado por la World Wildlife Foundation (WWF) como “Regalo de la Tierra” en el año 2002 (Fundación Natura, 2002) por ser área prioritaria con gran diversidad de flora y fauna, variedad de ecosistemas y microhábitats (Ríos-Alvear & Reyes-Puig, 2015; Arias-Gutiérrez et al., 2015), haciéndola un área de gran complejidad histórica y heterogeneidad ambiental.

Ubicada en el alto Amazonas y las estribaciones de los Andes, la fundación Sumak Kawsay In Situ y la región del valle alto del río Anzu soportan una mezcla única de ecosistemas de tierras altas y tierras bajas, gran diversidad de flora y fauna, y una geología de piedra caliza y conchas marinas petrificadas hace millones de años. Esta región, en gran parte remota e inexplorada, es la que alberga la mayor biodiversidad del planeta y soporta innumerables especies aún por descubrir (Bentley et al., 2021).

La región sigue siendo muy activa geológicamente (Coloma-Santos, 2007; Rivera-Rosi, 2007), y cuenta con una fascinante composición de rocas, cuevas y acantilados. El valle alto del río Anzu está dominado por una topografía cárstica de piedra caliza (Bentley et al., 2021) debido a que el lecho rocoso altamente soluble se disuelve por el agua subterránea. A través de este proceso de disolución se producen muchas cuevas y

sumideros. De hecho, a solo un par de kilómetros de la fundación Sumak Kawsay In Situ, el río Seco drena completamente en pasajes subterráneos y cavernas.

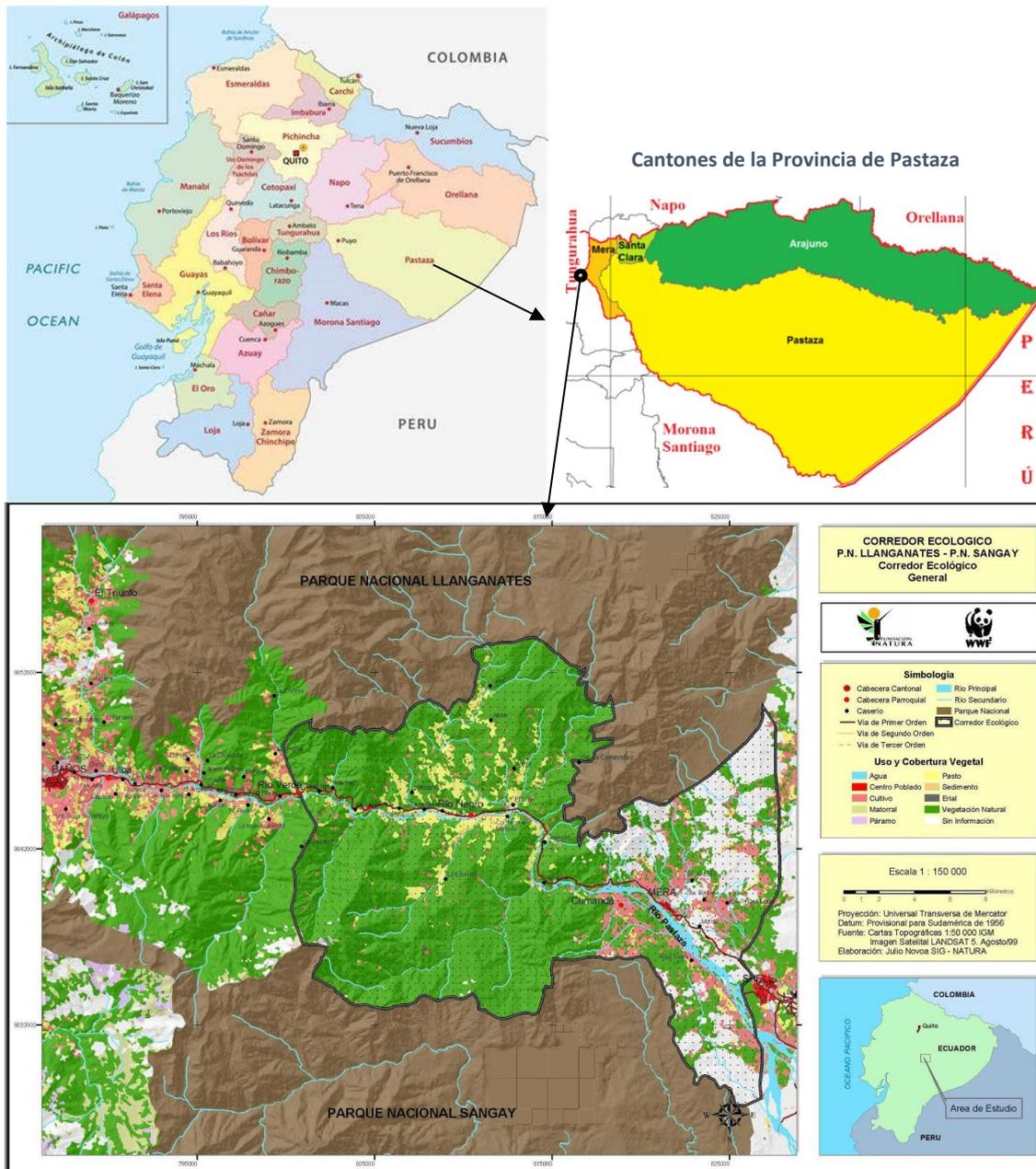


Figura 1: Ubicación del área de estudio en el Corredor Ecológico Llanganates-Sangay, dentro del cantón Mera, Provincia de Pastaza, Ecuador (Cortesía de WWF; en Arévalo, 2014).

El alto Anzu se encuadra en una zona geográfica en el que el clima dominante es de tipo termotropical inferior, hiperhúmedo inferior (<http://ide.ambiente.gob.ec:8080/mapainteractivo/>). Es una de las zonas más lluviosas del mundo, con una precipitación media anual de 5.000-6.000 mm, que muestra un régimen bimodal (Figura 2A) con una estación lluviosa bien definida entre abril y junio y una segunda de octubre a diciembre (Ilbay-Yupa et al., 2021). La temperatura media (18-21

°C; Figura 2B) y la humedad atmosférica (75-100%) fluctúan muy poco durante el año (Bentley et al., 2021).

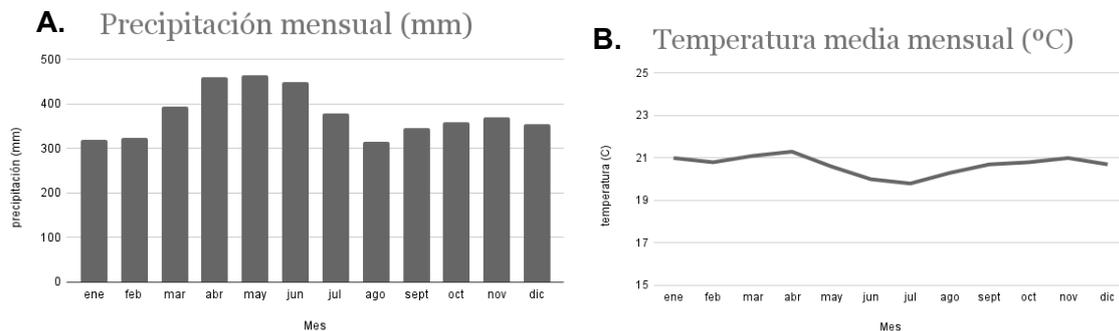


Figura 2: Precipitación y temperatura medias a lo largo del año (Bentley et al., 2021).

Situado en la zona Piemontano, el alto Anzu se ubica en una zona de transición entre el bosque siempreverde piemontano nublado y bosque siempreverde pluvial bajo.

El bosque siempreverde piemontano nublado ocupa el 14,5 % (180.679 ha) de la provincia de Napo (Chiriguayo, 2020), situada al norte del Cantón Mera, en el que se sitúa el área de estudio (Figura 1). Este tipo de bosque presenta una mezcla de especies de árboles andinos y de las tierras bajas de la Amazonía. El dosel alcanza hasta 30 m de altura y contiene un sub-dosel y sotobosque densos (Sierra, 1999).

El bosque siempreverde pluvial bajo se encuentra, por ejemplo, en las zonas altas de la cordillera Kutukú dentro de la provincia Morona Santiago, que se sitúa al sur de la provincia de Pastaza y, por tanto, del Cantón Mera (Figura 1). Son bosques densos con una altura promedio de 10 m en su dosel, llegando incluso a unos 15 m en el mejor de los casos. El sotobosque es muy denso con abundantes hemiepífitas, trepadoras y helechos (Sierra, 1999).

No obstante, el principal atractivo natural de la Fundación Sumak Kawsay In Situ (SKIS) son las 96 ha de bosque húmedo tropical montano bajo oriental, que se localiza alrededor de la posición geográfica de latitud 01° 24,07' Sur, Longitud 078° 04,00' Oeste, y cuya altitud media es de 1439 m s.n.m. (Bentley, 2021).

Estos bosques siempreverdes montanos bajos alcanzan los 20–30 m de altura, son siempre verdes y muy densos, con tres estratos difíciles de separar (Caranqui, 2014). Comprende los bosques que van de los 1.300 m hasta los 1.800 m s.n.m. (Sierra, 1999). En esta faja de vegetación, la mayoría de las especies y familias completas de árboles características de las tierras bajas desaparecen, como es el caso de la familia Bombacaceae. Otras familias, sin embargo, encuentran allí su límite superior de distribución, como sucede con la familia Myristicaceae. Las leñosas trepadoras también

disminuyen, tanto en el número de especies como en el de individuos, mientras que las epífitas (musgos, helechos, orquídeas y bromelias) se vuelven más abundantes (Sierra, 1999).

En el área de estudio, algunas zonas ocupadas por bosques siempreverdes montanos bajos han sufrido, en el pasado, el impacto del hombre por la tala de árboles para extracción de madera (Bentley, 2021); al menos hasta 1999, cuando se dejó de talar árboles legal e ilegalmente. Pero, además, sufren, en mayor o menor medida, inundaciones frecuentes en los periodos más lluviosos, en función de su proximidad a la red hídrica y la orografía del terreno (Palacios et al., 1999; Householder et al., 2021). Esta realidad justifica la selección de dos zonas dentro del área de estudio, afectadas de diferente manera por las perturbaciones descritas anteriormente (tala para la extracción de madera, en el pasado, y diferente grado de encharcamiento), para poder evaluar su efecto sobre la composición y estructura de este tipo de bosque. Ya que es esperable que estas inundaciones, junto con el uso antrópico previo, hayan afectado, también, a la estructura y composición de estos bosques.

La primera zona, denominada sitio 1, no se ha visto afectada por la extracción de madera en el pasado, pero sí por el encharcamiento tras las inundaciones sufridas en la zona en los periodos de intensas lluvias. La segunda zona, denominada sitio 2, se ha visto afectada por la extracción de madera en el pasado, pero no tanto por el encharcamiento tras las inundaciones debido a situarse en una zona del terreno algo más elevada. Ambas zonas distan entre sí unos 3,5 km.

En cualquier caso, el encharcamiento forma parte de la dinámica natural de estos bosques y no dura mucho tiempo (Palacios et al., 1999), ya que los suelos de la zona, con poco contenido en materia orgánica, son muy arenosos y drenan bien, lo que permite que tras el cese de las lluvias dejen de estar encharcados relativamente pronto. No obstante, tardan menos en drenar en las zonas algo más elevadas, como es el caso del sitio 2.

3.2. Muestreo de la vegetación arbórea

El método de muestreo utilizado para inventariar la vegetación arbórea de los dos sitios seleccionados fue el de los transectos (ver Foto 1.1 en ANEXO 1), ajustando el tamaño del transecto al de la vegetación a inventariar. En este caso se establecieron transectos rectangulares de 50 m x 4 m (superficie de 200 m²); concretamente cinco transectos en cada sitio, como en Caranqui (2011), siendo la superficie total inventariada por sitio de 0,1 ha.

Entre el 20 de noviembre y el 20 de diciembre de 2020, se recorrieron los transectos en forma de zigzag, en dirección norte (Phillips, 2002; Cerón, 2003; Caranqui, 2011, 2015). En ellos se midió la altura (h) y el diámetro a la altura del pecho (DAP) de todos los árboles con $DAP \geq 10$ cm (ver Corlett & Primack, 2011), tomando nota de la especie a la que pertenecían, de forma similar a como se había realizado en otros estudios (Phillips, 2002; Cerón, 2003; Caranqui, 2011, 2015). La altura se midió con la ayuda de un hipsómetro que, situado a una distancia conocida del árbol, da una visual del ápice de la copa y de la base del árbol, que permiten obtener la medida de su altura por trigonometría. El diámetro se midió con la ayuda de una forcípula o de una cinta métrica cuando el diámetro superaba los 120 cm (ver Foto 1.2 en ANEXO 1).

Se recogieron partes de especímenes de los individuos fértiles para la identificación de las especies (ver Fotos 1.3 y 1.4 en ANEXO 1). Las muestras se prensaron y secaron en el Herbario de la Escuela Superior Politécnica de Chimborazo (CHEP, ver Foto 1.5 en ANEXO 1), y se identificaron con ayuda del Catálogo de las Plantas Vasculares del Ecuador elaborado en colaboración con el Missouri Botanical Garden (Jorgensen & León-Yáñez, 1999).

3.3. Tratamiento de los datos

3.3.1. Procesado de los datos

Una vez obtenidos los datos de campo se procedió a calcular, para cada transecto, la altura media de los árboles, el DAP medio, el AB total (m^2) y la densidad total (ind/m^2). También se calculó, por transecto, la densidad de cada especie de árbol y familia (ind/m^2), su área basal (AB; m^2) y su Índice de Valor de Importancia (IVI).

El área basal de cada individuo se calculó así: $(AB) = (\pi/4) \times D^2$, siendo D= DAP (m). El AB de cada especie o familia, por transecto, se calculó como suma del AB de todos los individuos de la misma especie o familia.

El Índice de Valor de Importancia de cada especie o familia se calculó con la siguiente expresión (Cerón, 2003):

$$(IVI) = [Densidad Relativa (DR) + Dominancia Relativa (DMR)] / 2,$$

siendo:

- DR= $(n^{\circ}$ de árboles de una especie o familia / n° total de árboles en el transecto) x 100

- DMR= $(AB$ de una especie o familia / AB total del transecto) x 100

Para cada transecto, se calculó, además, la riqueza (S), diversidad de Shannon (H' ; Shannon & Weaver, 1949), equitatividad (E; Pielou, 1969), dominancia de Simpson

(D_{Simpson} ; Simpson, 1949) y de Berger-Parker (d ; Berger & Parcker, 1970), y los índices de riqueza de Margalef (D_{Mg} ; Margalef, 1958) y Menhinik (D_{Mn} ; Menhinik, 1964).

Los índices de diversidad se calcularon, tanto para especies como para familias, para las tres medidas de abundancia (densidad, AB e IVI), mediante las siguientes expresiones:

- Índice de diversidad de Shannon: $H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$, siendo $p_i = \frac{n_i}{N}$, la abundancia de cada especie o familia (n_i) respecto a la total del transecto ($N = \sum_{i=1}^S n_i$).
- Índice de equitatividad de Pielou: $E = H' / \ln S$, siendo S la riqueza de especies o familias del transecto.
- Índice de dominancia de Simpson: $D_{\text{Simpson}} = \sum_{i=1}^S \frac{n_i (n_i - 1)}{N (N - 1)}$ y 1-D para que la relación con la diversidad fuera directa.
- Índice de dominancia de Berger-Parcker: $d = N_{\text{max}} / N$, siendo N_{max} la abundancia de la especie o familia más abundante del transecto y N la abundancia total (sumando la de todas las especies o familias).
- Índice de riqueza de Margalef: $D_{\text{Mg}} = (S - 1) / \ln N$
- Índice de riqueza de Menhinick: $D_{\text{Mn}} = S / \sqrt{N}$

Finalmente, se construyeron tres matrices con los datos de abundancia de las especies de árboles presentes en los diez transectos inventariados considerando, como medida de abundancia de cada especie de árbol, la densidad, el área basal y el IVI, respectivamente. Del mismo modo se construyeron tres matrices con los datos de abundancia de cada familia de árboles presentes en los diez transectos inventariados considerando, como medida de abundancia de cada grupo taxonómico, la densidad, el área basal y el IVI, respectivamente.

Además, atendiendo a características ecológicas relativamente conservativas dentro de las distintas familias taxonómicas, se han agrupado las familias en función del tipo de fruto dominante en cada una de ellas, agrupando aquellas en las que son dominantes frutos de tipo carnoso frente a las que tienden a presentar otro tipo de fruto (ANEXO 2).

3.3.2. Análisis estadísticos

Para evaluar el efecto del sitio sobre las diferentes características del bosque siempreverde montano bajo se aplicaron modelos mixtos lineales (LMM; Pinheiro & Bates, 2000) usando el método de máxima probabilidad restringida (REML; Richards, 2005). En todos los casos, se testó primero un modelo nulo, considerando el transecto como factor aleatorio y posteriormente un modelo lineal alternativo considerando el efecto del sitio como factor fijo. El criterio de información de Akaike (AIC; Akaike, 1973) se usó

para comprobar si el modelo alternativo era más parsimonioso (menor valor de AIC). El análisis de la varianza (ANOVA) se aplicó entonces al modelo alternativo para conocer la significación de la influencia del sitio en los factores analizados (Muñoz-Cerro et al., 2023).

Análisis de ordenación del tipo DCA se aplicaron sobre las matrices de la abundancia de especies y familias en los diferentes transectos para comparar su composición florística (trabajando a nivel de especies) o composición taxonómica (trabajando a nivel de familias). La función "envfit" (Oksanen *et al.*, 2020), con 9999 permutaciones, se aplicó sobre cada ordenación DCA para conocer la significación del factor fijo (sitio) sobre la ordenación. La función "ordiellipse" se empleó para dibujar sobre el DCA las elipses de desviación estándar que agrupaban los transectos, a un nivel de confianza del 95%, en función de su mayor parecido en composición florística.

Además, se modelizó, mediante los modelos HOF (HOF = Huisman-Olff-Fresco, Huisman et al., 1993), la respuesta de las abundancias de las especies y familias más abundantes comunes a ambos sitios respecto a las coordenadas del eje 1 de los DCAs, ya que el DCA1 se asociaba con el factor sitio. Los modelos HOF permiten describir la respuesta de la vegetación a gradientes ecológicos, en este caso distintos sitios (Lawesson & Oksanen, 2002). Se trata de un conjunto jerárquico de cinco modelos ordenados en sentido creciente de complejidad (Huisman et al., 1993), desde el que describe la respuesta uniforme de las especies (modelo I) hasta el que describe una respuesta de campana de Gauss simétrica (modelo IV) o asimétrica (modelo V), pasando por el que muestra una tendencia creciente o decreciente hasta o desde un máximo alcanzable (modelo II) o el que muestra una tendencia creciente o decreciente por debajo de un máximo alcanzable (modelo III). El criterio de información de Akaike (AIC; Akaike, 1973) se utilizó para seleccionar el modelo de respuesta más adecuado (Johnson & Omland 2004), que era aquel que mostraba un menor AIC.

El test de de Kolmogorov-Smirnov se usó para comparar la distribución de clases diamétricas, de altura y de área basal de los bosques de ambos sitios (Marsaglia et al., 2003).

Por último, se construyeron modelos de la relación h-DAP de las especies comunes más abundantes, para evaluar las diferencias en las dimensiones de los árboles de dichas especies entre ambos sitios (Kim et al., 2018). Para ello, para las especies con suficiente tamaño muestral en ambos sitios (con al menos 5 observaciones por sitio y con un rango de DAP similar en ambos sitios, debido a la influencia que tiene la distribución de diámetros sobre el ajuste posterior de los modelos h-DAP; ver Ciceu et al., 2020) se han ajustado mediante modelos mixtos no lineales (NLMM) distintas funciones, entre las que se encuentran algunas de las más usadas en la construcción de dichos modelos (ver

Mehtätalo et al., 2015; Ogana, 2019; Bronisz & Mehtätalo, 2020; Ciceu et al., 2020). Más concretamente, se han usado las ecuaciones: sigmoidal logística (ec. 1), Korf (Lundqvist, 1957; Krisnawati et al., 2010; ec.2), Naslund (Näslund, 1936; ec.3), Stoffels & van Soest (1953; ec.4); Richards (Richards, 1959; ec.5); Wykoff (Wykoff et al., 1982; ec.6); Rymer-Duzinska (Rymer-Dudzińska, 1978; ec.7); Schumacher (Schumacher, 1939; ec.8), Michaelis-Menten (Michaelis & Menten, 1913; Huang et al., 1992; ec.9), Curtis (Curtis, 1967; ec.10), Meyer (Meyer, 1940; ec.11); Naslund3 (Näslund, 1936; Gollob et al., 2018; ec.12):

$h = e^{\left(a + \frac{b}{DAP}\right)}$	sigmoidal logística	(ec.1)
$h = 1.3 + a \cdot e^{-\frac{b}{DAP}}$	Korf	(ec.2)
$h = 1.3 + \left(\frac{DAP}{a+b \cdot DAP}\right)^3$	Naslund	(ec.3)
$h = 1.3 + a \cdot DAP^b$	Stoffels & van Soest	(ec.4)
$h = 1.3 + a \cdot (1 - e^{-0.04 \cdot DAP})^b$	Chapman	(ec.5)
$h = 1.3 + e^{a + \frac{b}{DAP+1}}$	Wykoff	(ec.6)
$h = a + \frac{b}{DAP}$	Rymer-Duzinska	(ec.7)
$h = 1.3 + a \cdot e^{\left(\frac{b}{DAP}\right)}$	Scumacher	(ec.8)
$h = 1.3 + a \cdot \frac{DAP}{b+DAP}$	Michaelis-Menten	(ec.9)
$h = 1.3 + a \cdot \left(\frac{DAP}{1+DAP}\right)^b$	Curtis	(ec.10)
$h = 1.3 + a \cdot (1 - e^{-b \cdot DAP})$	Meyer	(ec.11)
$h = 1.3 + \frac{DAP^2}{(e^{a+b \cdot DAP})^2}$	Naslund3	(ec.12)

En la especificación de los efectos aleatorios para todas esas funciones se ha especificado el factor sitio. De entre todos los modelos mixtos ajustados usando las ecuaciones 1 a 12 (ec. 1-12), de más arriba, se han elegido aquellos con menor BIC (criterio de información bayesiano, Schwarz (1978); ver ANEXO 3).

Todos los análisis estadísticos fueron realizados en el entorno del software libre R (versión 4.1.2; R-Core Team, 2021) utilizando el paquete nlme para los modelos mixtos lineales (LMM, versión 3.1-152; Pinheiro et al., 2021) y no lineales (NLMM), el paquete vegan para los análisis multivariantes, función “envfit” y “ordiellipse” (versión 2.5-7; Oksanen et al., 2020) y el paquete “eHOF” (versión 3.2.2; Jansen & Oksanen, 2013) para los modelos de HOF.

4.- RESULTADOS

4.1. Estructura del estrato arbóreo

4.1.1. Características globales

Los resultados muestran que, en conjunto, las dimensiones medias (DAP y h) de los árboles no difieren significativamente entre sitios (Tabla 1). Sin embargo, sí se encuentran diferencias significativas ($p < 0,05$) en la densidad total, que es mayor en el sitio 1 que en el sitio 2, y diferencias casi significativas ($p = 0,077$) en el área basal total (AB), que también es mayor en el sitio 1.

Tabla 1: Valores (media \pm error estándar) de diferentes características del estrato arbóreo de ambos sitios y resultados del ANOVA (F y p) aplicado a cada modelo mixto lineal final.

	Sitio 1	Sitio 2	F _(1,4)	p
AB (m ²)	7,82 \pm 1,05	5,99 \pm 1,47	5,585	0,077
Densidad (ind/m ²)	0,25 \pm 0,04	0,15 \pm 0,04	8,772	0,042
DAP (cm)	33,33 \pm 2,94	36,67 \pm 3,63	1,224	0,331
h (m)	4,88 \pm 0,22	4,97 \pm 0,32	3,648	0,129

AB = área basal; DAP= diámetro a la altura del pecho; h= altura.

4.1.2. Distribución de frecuencias en función de AB, DAP y h.

La distribución de los individuos en clases diamétricas (Figura 3) se asemeja en ambos casos a una distribución de en forma de J invertida, donde las clases diamétricas dominantes se corresponden con las de menor tamaño, por lo que ambos sitios muestran una gran cantidad de árboles delgados, si bien es mayor la proporción de árboles finos en el sitio 1 que en el sitio 2, este último afectado por la explotación forestal. De hecho, no sólo las clases de menor diámetro son menos abundantes en el sitio 2, sino que la relación entre las clases de hasta los 60 cm de diámetro se aleja de la que correspondería a una J invertida y se aproxima a una función lineal, la diferencia en las distribuciones de ambos sitios es significativa tras aplicar el test de Kolmogorov-Smirnov ($D = 0,19$; $p = 0,00114$).

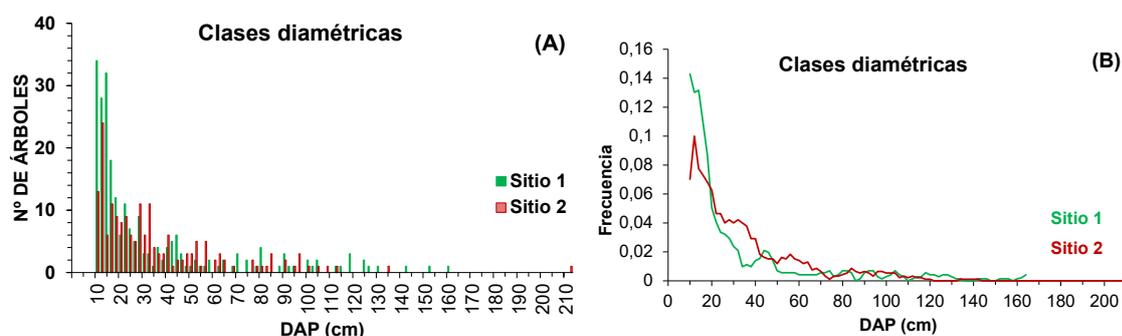


Figura 3: Distribución de frecuencias, absolutas (A) y relativas (B), por clases diamétricas, establecidas cada 2 cm.

La distribución de frecuencias en clases de altura (Figura 4) es muy similar en ambos sitios (test de Kolmogorov-Smirnov: $D = 0,098$; $p = 0,275$), con una altura dominante (percentil 0,95) de 9,86 m y 9,76 m. Además, aunque no hay una diferenciación clara de estratos a partir de los datos de altura, en ambos sitios destaca la elevada frecuencia de las clases de altura situadas de 2 m a 5 m, coincidente con la presencia de un estrato inferior bien desarrollado por debajo de los 5 m. De los datos de altura también se intuye la presencia de un estrato arbóreo cuyo límite superior tiende a situarse entre los 7 m a 10 m, aunque por encima de este estrato, y hasta casi 15 m se encuentran, dispersos árboles de mayor porte. Los árboles dominantes del sitio 1, que en su mayoría forman parte de este estrato superior, pertenecen a las especies *Celtis schippii*, *Clusia hammeliana*, *Conostegia superba*, *Miconia sp.*, *Iriartea deltoidea*, *Perebea sp.*, *Perebea xanthochyma*, *Piptocoma discolor*, *Sorocea muriculata* y una especie indeterminada de la familia Asteraceae. Mientras que los del sitio 2 corresponden a *Blakea glandulosa*, *Celtis schippii*, *Cordia alliodora*, *Ficus trigona*, *Iriartea deltoidea*, *Pouteria baehniiana*, *Protium nodulosum*, *Vismia sp.* y una especie indeterminada de la familia Fabaceae.

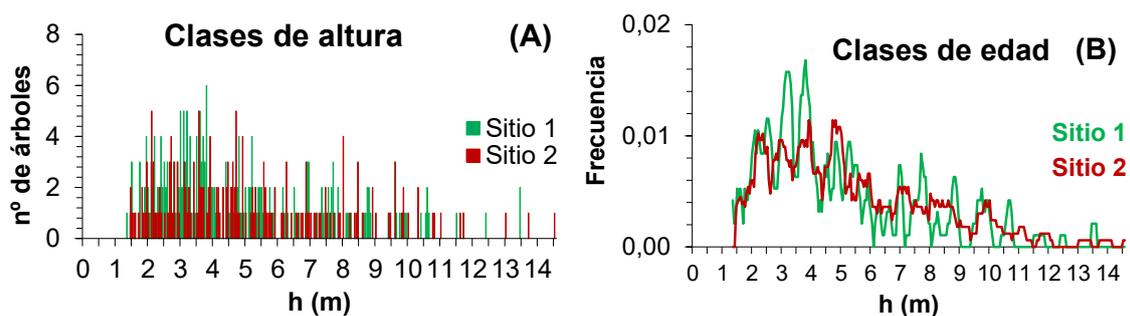


Figura 4: Distribución de frecuencias, absolutas (A) y relativas (B), por clases de altura, establecidas cada 1 m.

La distribución de frecuencias según el área basal (Figura 5), que sigue una distribución en forma de J invertida, al igual que las clases diamétricas, muestra una gran cantidad de árboles con áreas basales bajas en ambos sitios, aunque es mayor la proporción de árboles con menor área basal en el sitio 1 que en el sitio 2. Así, aunque el árbol medio en ambos sitios es de 45 cm de DAP, la mediana de las áreas basales de los árboles del sitio 2 es casi el triple de la de los del sitio 1. La diferencia es significativa tras aplicar el test de Kolmogorov-Smirnov ($D = 0,189$; $p = 0,00113$).

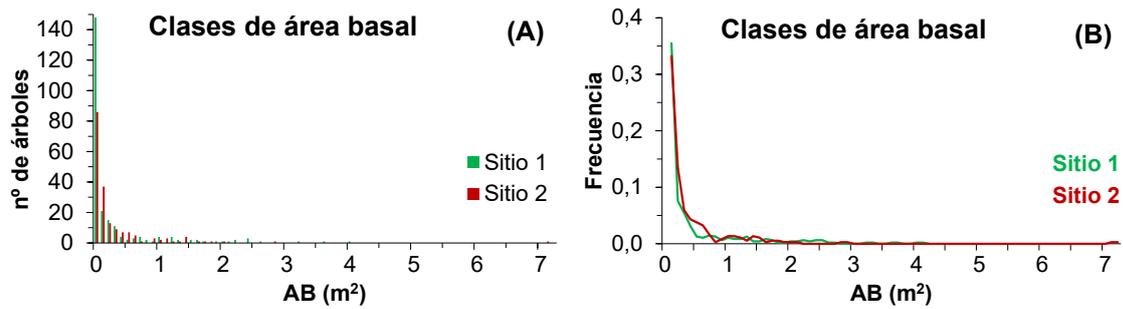


Figura 5: Distribución de frecuencias, absolutas (A) y relativas (B), por área basal, establecidas cada 0,1 m².

4.1.3. Relaciones alométricas de las principales especies.

Las especies tomadas en consideración para la construcción de los modelos h-DAP, por tener un tamaño muestral mínimo de 5 árboles por sitio y un reparto de diámetros similar entre sitios, son: *Celtis schippii*, *Cyathea* sp., *Ficus trigona*, *Iriartea deltoidea* (Figura 6). *Bactris gasipaes* y *Pleurothyrium* sp. se han descartado porque uno de los sitios carece de diámetros pequeños, el caso de la primera especie, y de diámetros medios y grandes, la segunda especie. También por el número y distribución de las observaciones, no se consideró importante la función que ofrece el mejor ajuste, ya que podría estar muy influenciada por las características e historia de cada sitio, sino las diferencias entre ambos sitios.

Analizando esas cuatro especies más abundantes y comunes a ambos sitios se ha encontrado que dos de ellas (*C. schippii* y *F. trigona*), ambas ajustadas mediante la función de Naslund (ec.3), presentan diferencias significativas en la relación h-DAP entre sitios, siendo mayor su altura en el sitio 1. Para las otras 2 especies, *Cyathea* sp. (Korf; ec.2) e *I. deltoidea*, no se han encontrado diferencias significativas entre sitios.

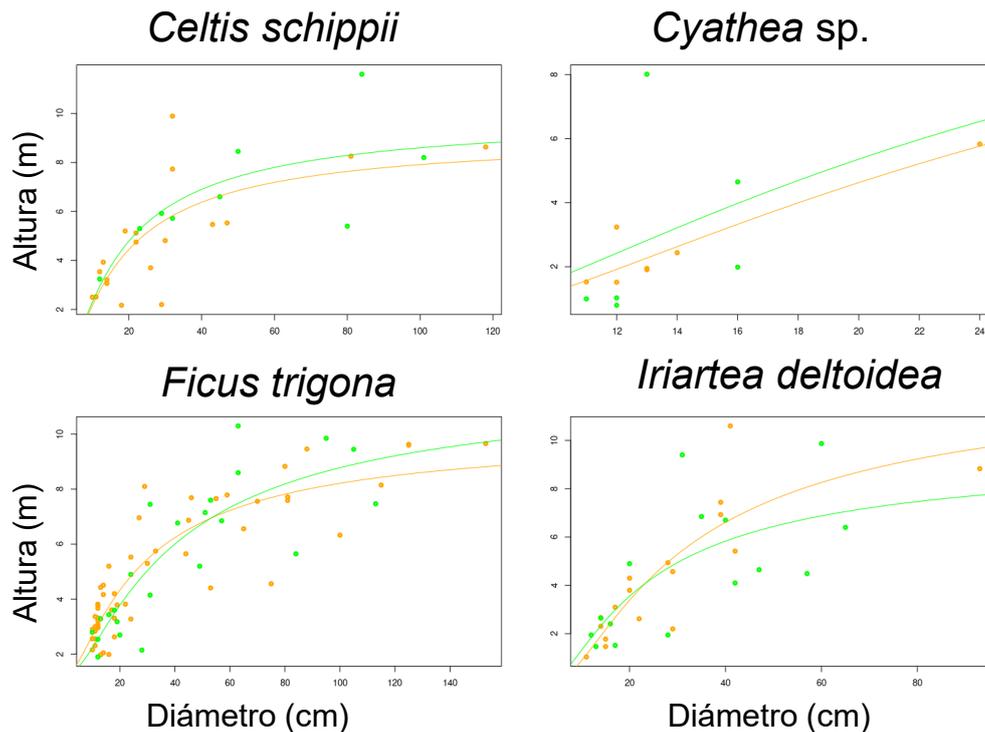


Figura 6: modelos h-DAP de *Celtis schippii*, *Cyathea sp.*, *Ficus trigona*, e *Iriartea deltoidea*, en ambos sitios (Sitio 1 y Sitio 2).

4.2. Diversidad y composición de especies y familias

En total se han registrado 69 especies distintas de árboles pertenecientes a 22 familias. En el sitio 1, se identificaron 46 especies (19 de ellas (41%) representadas por un único individuo y 8 de ellas (17%) por 2 individuos), pertenecientes a 18 familias (10 de ellas (56%) representadas por una única especie) y, en el sitio 2, 50 especies 22 de ellas (44%) representadas por un único individuo y 8 de ellas (16%) por 2 individuos), pertenecientes a 20 familias (9 de ellas (45%) representadas por una única especie).

El porcentaje de especies exclusivas de cada sitio supera el 40%, siendo algo mayor en el sitio 2 (Sitio 1: 41%; Sitio 2: 46%). El porcentaje de familias exclusivas de cada tipo de bosque difiere más, siendo casi el doble en el sitio 2 (Sitio 1: 11%; Sitio 2: 20%). Las familias representadas por más especies son las mismas en ambos sitios: Rubiaceae, Moraceae y Melastomataceae, y representan en torno al 44% del total de especies presentes en cada sitio.

Agrupando los árboles de cada uno de los sitios en función del tipo de fruto dominante en la familia a la que pertenecen, se encontró que en el sitio 1 las familias en las que el tipo de fruto dominante es de tipo carnoso suponen un 69.3 % de los árboles, mientras que en sitio 2 sólo un 48.1 %. Estas familias aportan el 74,6 % y el 44,4 % del área basal total de los sitios 1 y 2.

4.2.1. Diversidad, riqueza, equitatividad y dominancia de especies arbóreas.

Los resultados muestran (Tabla 2) que ambos sitios no difieren en diversidad de especies de árboles, independientemente del índice usado y de la medida de abundancia considerada (densidad, área basal -AB- o valor de importancia -IVI-).

La riqueza de especies (S) fue la misma en ambos sitios, como también fueron similares los valores de los índices de riqueza de Margalef (D_{Mg}) y Menhinick (D_{Mn}) calculados para las tres medidas de abundancia. Únicamente, cuando se emplea el área basal como medida de abundancia de las especies, se observa un valor de D_{Mg} mayor en el sitio 2 con una probabilidad casi significativa ($p < 0,10$).

Tabla 2: Valores de diversidad de especies arbóreas (media±error estándar) calculados con diferentes índices y resultados del ANOVA (F y p) aplicado a cada modelo mixto lineal final.

	Sitio 1	Sitio 2	F _(1, 4)	p
S	19±2	19±2	0,323	0,866
Densidad				
H'	2,58±0,10	2,65±0,08	0,325	0,599
E	0,88±0,01	0,91±0,02	4,042	0,115
d	0,23±0,03	0,19±0,03	1,430	0,298
D	0,11±0,01	0,09±0,01	0,951	0,385
1-D	0,89±0,01	0,91±0,01	0,951	0,385
D_{Mg}	4,65±0,41	4,94±0,39	0,252	0,642
D_{Mn}	3,07±0,48	3,12±0,27	0,010	0,927
Area Basal				
H'	2,06±0,12	2,20±0,12	1,379	0,305
E	0,70±0,04	0,76±0,05	1,114	0,351
d	0,32±0,06	0,27±0,02	0,588	0,486
D	0,19±0,04	0,15±0,02	1,013	0,371
1-D	0,81±0,04	0,85±0,02	1,013	0,371
D_{Mg}	9,32±1,47	10,91±1,21	4,712	0,096
D_{Mn}	7,14±1,07	8,03±0,73	1,971	0,233
IVI				
H'	2,51±0,12	2,53±0,09	0,038	0,854
E	0,86±0,02	0,87±0,03	0,409	0,557
d	0,12±0,02	0,11±0,01	1,962	0,234
D	0,88±0,02	0,89±0,01	0,865	0,405
1-D	3,91±0,36	3,82±0,33	0,865	0,405
D_{Mg}	1,90±0,16	1,86±0,15	0,033	0,864
D_{Mn}	0,26±0,04	0,21±0,03	0,032	0,866

S = riqueza; H' = diversidad de Shannon; J = equitatividad; d = dominancia de Berger-Parker; D = dominancia de Simpon; 1-D = recíproco de Simpson; D_{Mg} = índice de riqueza de Margalef; D_{Mn} = índice de riqueza de Menhinick.

El índice de diversidad de Shannon (H') y el de equitatividad de Pielou (E) no difieren significativamente entre sitios, aunque sean ligeramente más altos en el sitio 2. Por el

contrario, los índices de dominancia son ligeramente más alto en el sitio 1, aunque la diferencia no es significativa.

4.2.2. Diversidad, riqueza, equitatividad y dominancia de familias.

La variedad de familias (S) fue la misma en ambos sitios, como también fueron similares los valores de los índices de dominancia (d, D, 1-D), independientemente de la medida de abundancia empleada (Tabla 3). Únicamente se encuentran diferencias significativas entre sitios, en diversidad de familias de árboles, cuando se calcula con los índices de riqueza de Margalef (D_{Mg}) y Menhinick (D_{Mn}) y se emplea el área basal como medida de abundancia de las familias; en ambos casos la diversidad es mayor en el sitio 2 (Tabla 3). El índice de diversidad de Shannon (H') y el de equitatividad de Pielou (E) no difieren significativamente entre sitios, aunque sean ligeramente más altos en el sitio 2; no obstante, esa diferencia es casi significativa cuando se considera el área basal como medida de abundancia.

Tabla 3: Valores de diversidad de familias (media±error estándar) calculados con diferentes índices, y resultados del ANOVA (F y p) aplicado a cada modelo mixto lineal final. Abreviaturas como en Tabla 2.

	Sitio 1	Sitio 2	F _(1, 4)	p
S	11±1	11±1	0,352	0,585
Densidad				
H'	1,99±0,07	2,11±0,10	1,019	0,370
E	0,32±0,02	0,29±0,03	1,655	0,268
d	0,85±0,01	0,87±0,02	0,592	0,485
D	0,18±0,01	0,16±0,02	1,161	0,342
1-D	0,82±0,01	0,75±0,10	1,161	0,342
D_{Mg}	2,48±0,23	2,91±0,24	1,707	0,262
D_{Mn}	1,73±0,31	1,91±0,16	0,277	0,627
Area Basal				
H'	1,61±0,15	1,87±0,07	5,153	0,086
E	0,68±0,05	0,78±0,04	6,9500	0,058
d	0,41±0,08	0,29±0,03	2,302	0,204
D	0,28±0,05	0,19±0,02	3,361	0,141
1-D	0,72±0,05	0,81±0,02	3,361	0,141
D_{Mg}	4,98±0,88	6,40±0,58	11,742	0,027
D_{Mn}	3,99±0,64	4,90±0,34	11,742	0,027
IVI				
H'	1,90±0,10	2,07±0,07	1,869	0,243
E	0,82±0,01	0,85±0,02	4,091	0,113
d	0,21±0,03	0,16±0,01	3,700	0,127
D	0,79±0,03	0,84±0,01	2,799	0,170
1-D	2,08±0,20	2,26±0,21	2,799	0,170
D_{Mg}	1,06±0,09	1,14±0,10	0,354	0,583
D_{Mn}	0,36±0,05	0,25±0,02	0,352	0,585

4.2.3. Composición de especies.

El análisis DCA realizado sobre la matriz de abundancia de las especies arbóreas, considerando la densidad como medida de abundancia, muestra una clara agrupación de los transectos correspondientes al sitio 2 hacia la derecha del DCA1 y de los transectos correspondientes al sitio 1 hacia la parte izquierda del DCA1 (Figura 7A). La varianza explicada por el primer eje del DCA (DCA1) es del 55 % y por el segundo eje (DCA2) del 26%. El análisis “envfit” indica, además, que existen diferencias significativas en la composición de especies del bosque entre ambos sitios ($R^2 = 0,39$; $p = 0,015$).

Una agrupación similar de los transectos se observa cuando se considera, como medida de la abundancia de las especies arbóreas, su área basal (AB; Figura 7B) o su valor de importancia (IVI); Figura 7C). En ambos casos, la función “envfit” muestra una influencia significativa del sitio sobre la composición arbórea del bosque siempre verde montano bajo (AB: $R^2 = 0,33$; $p = 0,047$; IVI: $R^2 = 0,36$; $p = 0,022$).

En cualquier caso, parece que la densidad es la medida de abundancia que mejor discrimina las diferencias en composición de especies arbóreas entre sitios, pues presenta una significación mayor (menor valor de $p = 0,015$). Sin embargo, el área basal es la medida de abundancia que peor discrimina las diferencias en composición de especies arbóreas entre sitios, pues presenta una significación menor (mayor valor de $p = 0,047$).

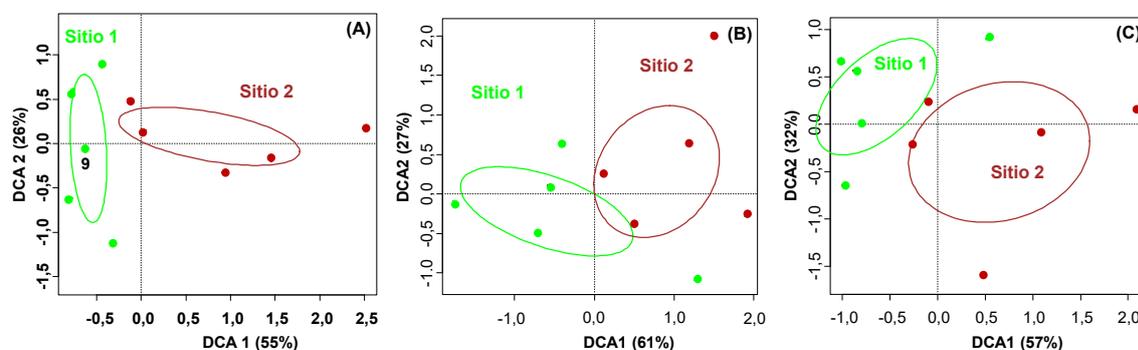


Figura 7: Primer plano factorial del DCA que ordena los transectos correspondientes a cada sitio según su composición arbórea, utilizando como medida de abundancia de las especies de árboles (A) la densidad (ind/m^2), (B) el AB (m^2) y (C) el IVI. Las elipses de desviación estándar (95% de confianza) indican la ubicación de cada grupo de transectos (sitio 1 en verde y sitio 2 en marrón).

Se han registrado un total de 69 especies de árboles (Tabla 4), de las cuales 19 son exclusivas del sitio 1 y 23 del sitio 2. Las especies comunes a ambos sitios son 27, aunque muestran diferente patrón en la distribución de sus abundancias entre los sitios, como se observa en las Figuras 8 y 9.

Tabla 4: Especies de árboles exclusivas de cada sitio y comunes a ambos. Junto al nombre científico de cada una se recoge la abreviatura empleada para su identificación en figuras

posteriores. Las abreviaturas se han construido con las dos primeras letras del nombre genérico y específico, aunque en algunos casos ha sido necesario añadir alguna letra adicional si el código anterior era común a varias especies.

Especies	Sitio 1	Sitio 2
Exclusivas	<i>Clusia hammeliana</i> (Clha) <i>Clidemia heterophylla</i> (Clhe) <i>Duroia hirsuta</i> (Duhi) <i>Elaegia ecuadorensis</i> (Elec) <i>Faramea glandulosa</i> (Fagl) <i>Genipa</i> sp. (Geni) <i>Guarea guentheri</i> (Gugu) <i>Mikania</i> sp. (Mika) <i>Notopleura iridescens</i> (Noir) <i>Palicourea subalatooides</i> (Pasu) <i>Perebea</i> sp. (Pere) <i>Perebea xanthochyma</i> (Pexa) <i>Pourouma cecropiifolia</i> (Poce) <i>Psychotria macrophylla</i> (Psmas) <i>Psychotria</i> sp. (Psyn) <i>Rollinia dolichopetala</i> (Rodo) <i>Sorocea hirtella</i> (Sohi) <i>Sorocea muriculata</i> (Somu) <i>Sorocea</i> sp. (Soro)	<i>Bauhinia</i> sp. (Bauh) <i>Bellucia pentamera</i> (Bepe) <i>Brosimum utile</i> (Brut) <i>Casearia</i> sp. (Case) <i>Calycophyllum spruceanum</i> (Casp) <i>Ceiba pentandra</i> (Cepe) <i>Cinchona pubescens</i> (Cipu) <i>Clusia</i> sp. (Clus) <i>Cordia alliodora</i> (Coal) <i>Geonoma</i> sp. (Geon) <i>Gonzalagunia</i> sp. (Gonz) <i>Guarea Kunthiana</i> (GuKu) <i>Matisia bracteolosa</i> (Mabr) <i>Mauria</i> sp. (Maur) <i>Miconia affinis</i> (Miaf) <i>Miconia serrulata</i> (Mise) <i>Ocotea</i> sp. (Ocot) <i>Palicourea thyrsoiflora</i> (Path) <i>Pentagonia macrophylla</i> (Pema) <i>Psanmisia</i> sp. (Psan) <i>Tapirira guianensis</i> (Tagu) <i>Tovomita weddelliana</i> (Towe) <i>Vismia</i> sp. (Vism)
Comunes	<i>Asteraceae</i> (Aste) <i>Bactris gasipaes</i> (Baga) <i>Blakea glandulosa</i> (Blgla) <i>Capirona</i> sp. (Capi) <i>Cecropia putumayonis</i> (Cepu) <i>Celtis schippii</i> (Cesc) <i>Chrysochlamys</i> sp. (Chry) <i>Coussarea brevicaulis</i> (Cobr) <i>Conostegia superba</i> (Cosu) <i>Cyathea</i> sp. (Cyat) <i>Faramea</i> sp. (Fara) <i>Ficus</i> sp. (Ficu) <i>Ficus trigona</i> (Fitr) <i>Iriartea deltoidea</i> (Irde)	<i>Lepidaploa canescens</i> (Leca) <i>Fabaceae</i> (Legu) <i>Matisia</i> sp. (Mati) <i>Miconia</i> sp. (Mico) <i>Nectandra</i> sp. (Nect) <i>Palicourea</i> sp. (Pali) <i>Piptocoma discolor</i> (Pidi) <i>Pleurothyrium</i> sp. (Pleu) <i>Poulsenia armata</i> (Poar) <i>Pouteria baehniiana</i> (Poba) <i>Protium nodulosum</i> (Prno) <i>Saurauia adenodonta</i> (Saad) <i>Trema micrantha</i> (Trmi)

Considerando la densidad como medida de abundancia de las especies, de las 27 especies comunes a ambos sitios, 11 muestran modelo I de HOF. Se trata de especies con una densidad muy baja ($\leq 0,5$) y similar en ambos sitios (Blgla, Capi, Cepu, Chry, Cobr, Leca, Legu, Mati, Nect, Poar y Saad), por ello no aparecen representadas en la figura 8. Diez especies (Aste, Baga, Ficu, Mico, Pali, Pidi Pleu, Poba, Prno) muestran respuesta unimodal simétrica (model IV). Se trata de especies que siendo comunes a ambos sitios alcanzan mayor densidad en uno de ellos, pero en diferente posición a lo largo del DCA1. Especies como Mico, Pidi, Pleu, Prno y Trmi son más abundantes en el sitio 1, mientras que Baga, Ficu, Pali, Poba son más abundantes en el sitio 2; la especie

no identificada perteneciente a la familia Asteraceae muestra mayor abundancia en las condiciones intermedias entre ambos sitios. Solo una especie muestra modelo III decreciente (Fitr) por debajo un máximo alcanzable siendo más abundante en el sitio 1. Las cinco especies restantes muestran modelo II con tendencia creciente (Fara) o decreciente (Ces, Cosu, Cyate e Irde) sin límite máximo.

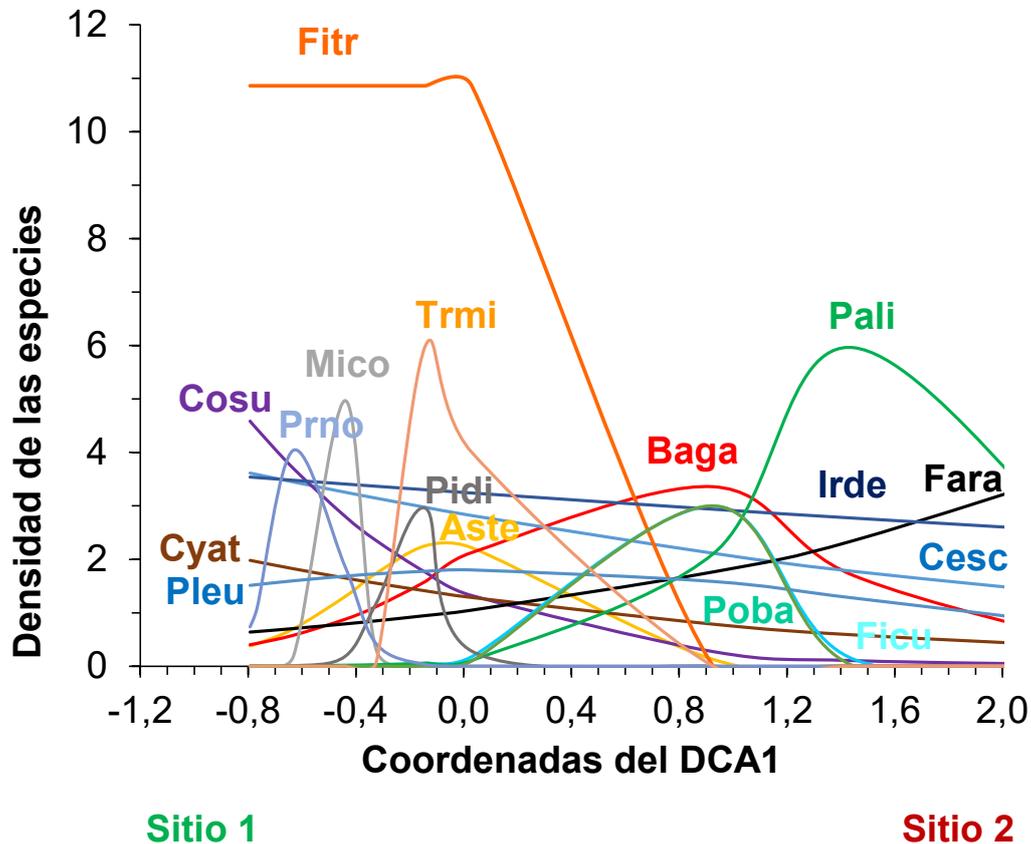


Figura 8: Modelos de HOF que ilustran la respuesta individual de las especies comunes a lo largo del gradiente asociado al eje 1 de DCA realizado sobre la matriz de abundancia de las especies arbóreas considerando la densidad como medida de abundancia. Las abreviaturas de las especies se recogen en la Tabla 4.

Considerando el valor de importancia, como medida de abundancia de las especies, de las 27 especies comunes a ambos sitios, 6 muestran modelo I de HOF. Se trata de especies con un valor de importancia muy bajo ($IVI < 0,5$) y similar en ambos sitios (Capi, Chry, Cobr, Mati, Poar y Saad), por ello no aparecen representadas en la figura 9. Siete especies (Aste, Baga, Cepu, Cesc, Cyat, Fara, Ficu) muestran respuesta unimodal simétrica (modelo IV) y tres especies (Fitr, Irde, Trmi) muestran respuesta unimodal asimétrica (modelo V). Se trata de especies que siendo comunes a ambos sitios alcanzan mayor IVI en uno de ellos, pero en diferente posición a lo largo del DCA1. Especies como Cyat, Fitr, Trmi y Poba (Figura 9A) y Aste (Figura 9C) son más importantes en el sitio 1, mientras que Baga, Cepu, Ces y Fara (Figura 9A), e Irde (Figura 9B) son más importantes en el sitio 2. Solo dos especies muestran modelo III creciente (Pali; Figura 9B) o

decreciente (Poba; Figura 9A) por debajo un máximo alcanzable. Las nueve especies restantes muestran modelo II con tendencia creciente (Blgla, Leca, Legu, Pidi) o decreciente (Cosu, Mico, Nect, Pleu, Prno) sin límite máximo (Figuras 9 B y C).

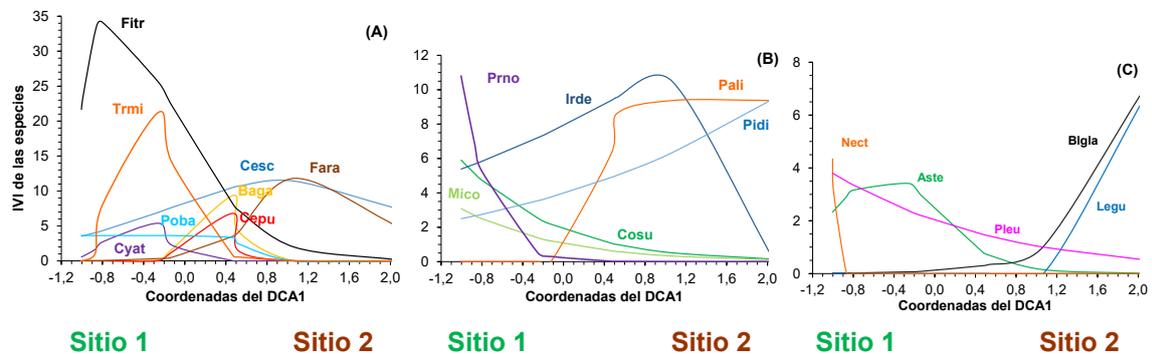


Figura 9: Modelos de HOF que ilustran la respuesta individual de las especies comunes a lo largo del gradiente asociado al eje 1 de DCA realizado sobre la matriz de abundancia de las especies arbóreas considerando el IVI como medida de abundancia. Las especies se representan en tres sub-figuras con diferente escala para facilitar su visualización. Las abreviaturas de las especies se recogen en la Tabla 4.

4.2.4. Composición de familias.

El análisis DCA realizado sobre la matriz de abundancia de las familias, considerando la densidad como medida de abundancia, muestra una clara agrupación de los transectos correspondientes al sitio 2 hacia la derecha del DCA1 y de los transectos correspondientes al sitio 1 hacia la parte izquierda del DCA1 (Figura 10A). La varianza explicada por el primer eje del DCA (DCA1) es del 27 % y por el segundo eje (DCA2) del 10%. El análisis “envfit” indica, además, que existen diferencias significativas en la composición de familias del bosque entre ambos sitios ($R^2 = 0,40$; $p = 0,023$). Una agrupación similar de los transectos se observa cuando se considera como medida de la abundancia el valor de importancia (IVI; Figura 10C), sin embargo, la función “envfit” solo detecta una influencia casi significativa del sitio sobre la composición taxonómica del bosque siempre verde montano bajo ($R^2 = 0,29$; $p = 0,063$).

Cuando se considera, como medida de la abundancia de las familias de árboles, su área basal (AB; Figura 10B), se observa una agrupación inversa de los transectos. De modo que, los transectos correspondientes al sitio 2 se sitúan hacia la izquierda del DCA1 y de los transectos correspondientes al sitio 1 hacia el extremo derecho del DCA1 (Figura 10B). El análisis “envfit” detecta diferencias casi significativas en la composición de familias del bosque entre ambos sitios ($R^2 = 0,37$; $p = 0,054$), igual que sucede cuando se usa el IVI como medida de abundancia de las familias.

Por tanto, parece que la densidad es la medida de abundancia que mejor discrimina las diferencias en composición de familias entre sitios, pues presenta una significación

mayor (menor valor de $p = 0,023$). Mientras que, el IVI es la medida de abundancia que peor discrimina las diferencias en composición de familias entre sitios, pues presenta una significación menor (mayor valor de $p = 0,063$).

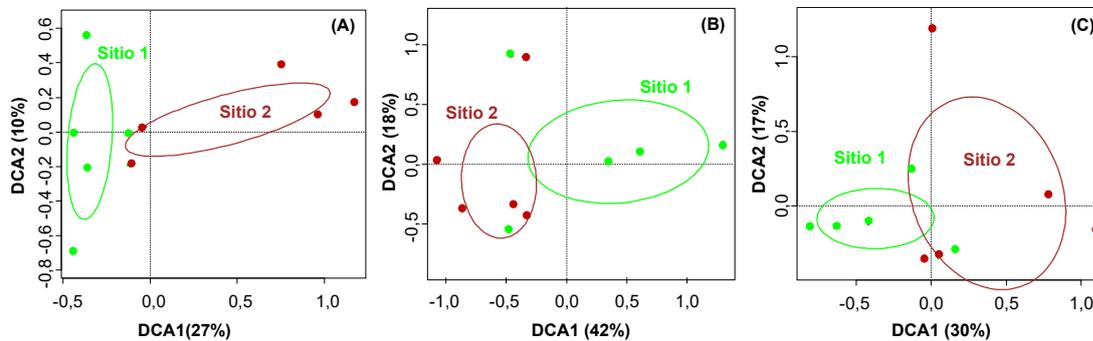


Figura 10: Primer plano factorial del DCA que ordena los transectos correspondientes a cada sitio según su composición arbórea, utilizando como medida de abundancia de las familias de árboles **(a)** la densidad (ind/m^2), **(b)** el AB (m^2) y **(c)** el IVI. Las elipses de desviación estándar (95% de confianza) indican la ubicación de cada grupo de transectos (sitio 1 en verde y sitio 2 en marrón).

Se han registrado un total de 22 familias distintas de árboles, de las cuales tan solo 2 son exclusivas del sitio 1 y 4 del sitio 2 (Tabla 5). Las familias comunes a ambos sitios son 16, aunque muestran diferente patrón en la distribución de sus abundancias entre los sitios, como se observa en la Figura 11.

Tabla 5: Familias de árboles exclusivas de cada sitio y comunes a ambos. Junto al nombre de cada familia se recoge la abreviatura empleada para su identificación en figuras posteriores.

Familias	Sitio 1	Sitio 2
Exclusivas	Anacardaceae (Anac) Cecropiaceae (Cecr)	Annonaceae (Anno) Borraginaceae (Borr) Ericaceae (Eric) Salicaceae (Sali)
Comunes	Actinidiaceae (Acti) Arecaceae (Arec) Asteraceae (Aste) Bombacoideae (Bomb) Burseraceae (Burs) Cannabaceae (Cann) Clusiaceae (Clus) Cyatheaceae (Cyat)	Fabaceae (Faba) Lauraceae (Laur) Melastomataceae (Mela) Meliaceae (Meli) Moraceae (Mora) Rubiaceae (Rubi) Sapotaceae (Sapo) Urticaceae (Urti)

Considerando la densidad como medida de abundancia de las familias, de las 16 familias comunes a ambos sitios, 5 muestran modelo I de HOF. Se trata de familias con una densidad muy baja ($< 0,1 \text{ ind}/\text{m}^2$) y similar en ambos sitios (Acti, Bomb, Faba, Meli y Urti), por ello no aparecen representadas en la figura 11. Cuatro familias (Aste, Cann, Cyat y Sapo) muestran respuesta unimodal simétrica (modelo IV) y dos familias (Arec y Rubi) muestran respuesta unimodal asimétrica (modelo V). Se trata de familias que siendo

comunes a ambos sitios alcanzan mayor densidad en uno de ellos, pero en diferente posición a lo largo del DCA1. Familias como Aste, Cann y Cyat son más importantes en el sitio 1, mientras que Arec, Mela y Rubi son más importantes en el sitio 2. Las cinco familias restantes muestran modelo II con tendencia creciente (Clus) o decreciente (Mora, Laur, Meli y Mora). Ninguna familia muestra modelo III.

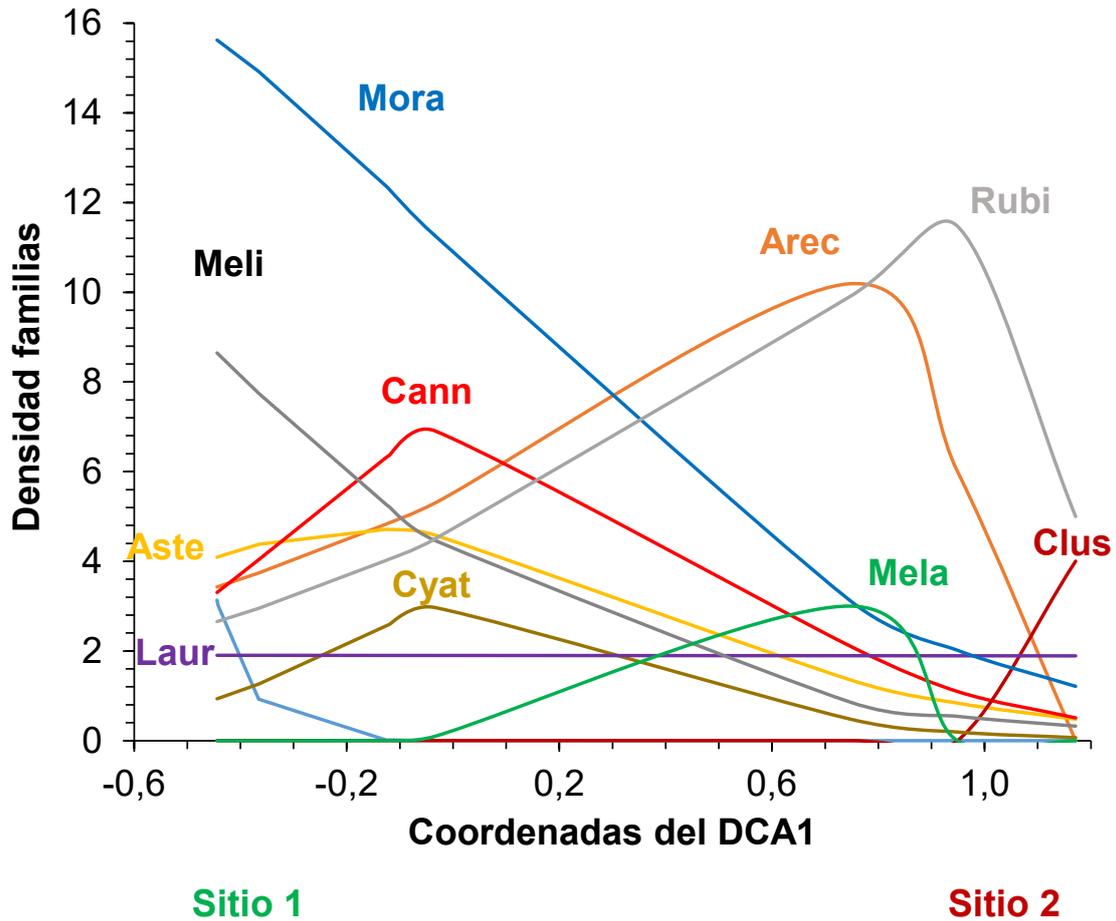


Figura 11: Modelos de HOF que ilustran la respuesta de las familias comunes a lo largo del gradiente asociado al eje 1 de DCA realizado sobre la matriz de abundancia de las familias considerando la densidad como medida de abundancia. Las abreviaturas de las familias se recogen en la Tabla 5.

5.- DISCUSSION

5.1. Estructura del bosque siempreverde montano bajo en la Fundación Kumar Kawsay In Situ

Los resultados de la comparación del sitio 1 (bosque primario afectado por inundaciones frecuentes) y el sitio 2 (ligeramente menos afectado por inundaciones y sometido a explotación forestal en el pasado) muestran similitudes importantes. Por ejemplo, no existen diferencias en las dimensiones medias (DAP y h) de los árboles de ambos sitios. Sin embargo, tomando en consideración otras características estructurales, como la densidad, que es mayor en el sitio 1 y contribuye a explicar la mayor área basal total registrada también en el sitio 1, o la distribución en clases diamétricas y de áreas basales de los árboles de ambos sitios, sí que se encuentran diferencias que son indicadoras de la diferente dinámica de ambos sitios.

El área basal total del sitio 1, siempreverde montano bajo (39,1 m²/ha), es similar a la de bosques de la Amazonia occidental (Silman et al., 2005), aunque se ha encontrado una variabilidad importante en este tipo de bosques (Caranqui, 2011; Calzadilla-Tomianovich & Cayola, 2006), llegando a ser incluso 5 veces menor en suelos pobres (Cerón & Montalvo, 2000) y en lugares alterados (Caranqui, 2014). En este sentido, el área basal revela diferencias importantes entre ambos sitios, a pesar de que el área basal del árbol medio es la misma en ambos sitios, al pertenecer a la misma clase diamétrica. Así, tomando el área basal total del sitio 1 como referencia para el sitio 2, la explotación maderera habría llevado a una reducción de casi un 40% de la densidad y del 25% del área basal total. Este es un cambio muy significativo, ya que, por ejemplo, en el sistema de cortas de protección de bosques templados, el porcentaje de extracción en la primera corta al finalizar el ciclo de explotación, para favorecer la regeneración, es del 30% (Seceleanu, 2012). De hecho, la explotación maderera en bosques tropicales conlleva cambios, no sólo en las abundancias de las especies, sino también en el tamaño de los árboles que permanecen tras la corta (Hubbell, 1987; Gentry, 1992; Guariguata, 2000) y, obviamente, eso también ha ocurrido en el sitio 2. No obstante la explotación maderera no ha sido tan intensa como para que cambie radicalmente la distribución de diámetros. Ambos sitios siguen una distribución en forma de J invertida en la que dominan individuos jóvenes y delgados (Arruda et al., 2011; Hernández-Stefanoni, et al., 2011), similar a la descrita para bosques primarios tropicales (Calzadilla-Tomianovich & Cayola, 2006; Caranqui, 2011; 2014; 2015; Chiriguayo, 2021; Restrepo et al., 2012) y aquellos manejados mediante entresaca, manteniendo una estructura y dinámica similares a la de los bosques naturales (Costea, 1962; Giurgiu 1979; Hubbell, 1987; Gentry, 1992; Guariguata 2002).

Además del manejo (Costea, 1962; Caranqui, 2015), las perturbaciones naturales y eventos extremos (Kitzberger et al., 2014; García-Duro et al., 2021), entre los que se encuentran las inundaciones, también pueden cambiar la estructura del bosque de forma drástica, incluso en el bosque siempreverde montano bajo (Nadkarni et al., 2014; Caranqui, 2015), provocando un incremento de grupos de cohortes de menor edad, que se reclutan y desarrollan más rápidamente gracias al espacio y recursos liberados como consecuencia de la perturbación (Gómez-Guerrero et al., 2021; García-Duro et al., 2019). En el sitio 1 la distribución de diámetros no sufre desviaciones importantes de esa forma de J invertida, por lo que se entiende que la inundación en el ecosistema siempreverde montano no es una perturbación sino una condición de base, al no afectar a la dinámica de reclutamiento del bosque.

De entre los 2 sitios estudiados, el sitio 2 presenta un déficit de clases de diámetros más bajos y la relación entre las clases de hasta los 60 cm de diámetro, se aleja de la que correspondería a una J invertida, lo que parece ser consecuencia del manejo a lo largo del tiempo. Aunque la explotación forestal realizada en el sitio 2 ha permitido el mantenimiento de una estructura forestal similar a la de bosques naturales, normalmente ejerce una presión mayor sobre determinadas especies y sobre árboles de mayor porte y que son aprovechados por las distintas cohortes, presentes y futuras, lo que lleva a cambios en la dinámica de las poblaciones (Costea, 1962; Pretzsch, 2010).

La distribución de alturas del sitio 2 poco tiene que ver con la de rodales manejados mediante sistemas de producción como los de corta a mata rasa (Giurgiu, 1979; Giurgiu & Draghiciu, 2004), sino con la de los bosques primarios, como el sitio 1, y aquellos con sistemas de manejo mediante entresaca, donde existe una gran heterogeneidad de alturas. La distribución de los individuos en clases altimétricas tiene forma de campana distorsionada hacia la izquierda, similar a la encontrada por Calzadilla-Tomianovich & Cayola (2006) para bosques amazónicos de Bolivia.

El área basal, ofrece una medida complementaria a las clases diamétricas. El área basal es uno de los criterios principales en la gestión de los bosques (Giurgiu, 1979) por estar muy correlacionado con el incremento en volumen y la ocupación del espacio, tanto al nivel del suelo como de copas, por lo que tiene gran interés. Así, a pesar de que el área basal del árbol medio (o diámetro cuadrático medio) es la misma en ambos sitios, existen diferencias en su distribución en distintas clases, como un mayor peso de clases de menor área basal en el sitio 1. Al nivel de comunidad/rodal, la menor área basal en el sitio 2, sitio donde se han realizado entresacas a lo largo del tiempo, deja más espacio para el crecimiento del bosque (Costea, 1962; Giurgiu, 1979), crecimiento del que son responsables los árboles ya presentes en el momento de la entresaca, así como cohortes

que se establecen a posteriori. Esta reducción de la competencia como consecuencia de la entresaca podría contribuir a las diferencias en las clases de diámetros entre sitios y, sobre todo, en las relaciones interdimensionales.

En este sentido, Pretzsch & Dieler (2011) demostraron con sus estudios que las relaciones interdimensionales pueden cambiar con los gradientes ecológicos y, temporalmente, con el desarrollo del bosque. De los modelos h-DAP construidos, se extrae que el desarrollo de las especies comunes a ambos sitios es similar; no obstante, para 2 de ellas (*C. schippii* y *F. trigona*) se han encontrado diferencias significativas en la relación h-DAP entre sitios, siendo mayor su altura en el sitio 1. Teniendo en cuenta que el modelo h-DAP está íntimamente relacionado con la calidad del sitio, este resultado indica diferencias ecológicas importantes entre ambos sitios. Estas diferencias pueden estar influidas tanto por el manejo (Pretzsch et al., 2017) como por la productividad del sitio (Costea, 1962; Ciceu et al., 2020; Diéguez et al., 2009), ya que ambos factores afectan a los recursos disponibles para el desarrollo de los árboles (Ciceu et al., 2022).

Para las otras 2 especies, *Cyathea* sp. e *I. deltoidea* no se han encontrado diferencias entre sitios en el ajuste, si bien, la pequeña muestra disponible limita la posibilidad de encontrar posibles diferencias, motivo por el cual es conveniente el uso de estrategias de calibración de efectos (Ciceu et al., 2020).

5.2. Diversidad de especies y familias en el estrato arbóreo del bosque siempreverde montano bajo en la Fundación Kumar Kawsay In Situ

Los resultados de este estudio muestran que, a pesar del diferente grado de perturbación experimentado, ambos sitios albergan una diversidad de especies de árboles y de familias similar (independientemente del índice usado y de la medida de abundancia considerada), aunque es ligeramente más alta en el sitio 2.

Los valores de diversidad de especies de árboles en este estudio se pueden considerar altos para la superficie inventariada (0,1 ha por sitio, como en Caranqui, 2011, 2014, 2015) y habiendo registrado solo los individuos con $DAP \geq 10$ cm (como es frecuente en el inventario de bosques tropicales lluviosos; ver Corlett & Primack, 2011; Caranqui, 2015). La riqueza, de 46 y 50 especies (sitios 1 y 2, respectivamente), es superior a la encontrada por Caranqui (2011) en el bosque siempreverde de tierras bajas de Pastaza en una zona con uso ganadero previo (19-32 especies por 0,1 ha), y por Caranqui (2014), en el mismo tipo de bosque en río Negro (Baños, Tungurahua; 33 especies en 0,1 ha). Sin embargo, el recíproco del índice de Simpson, calculado usando el número de individuos como medida de abundancia de las especies, muestra valores similares, en torno a 0,90 en este estudio y el de Caranqui (2011).

Si comparamos con los valores de diversidad de árboles a nivel mundial, en la mayoría de los casos los datos disponibles se refieren a especies de árboles de más de 10 cm de DAP que se encuentran en una parcela de 1 ha. Todavía hay enormes áreas de selva tropical para las cuales no hay datos de parcelas por lo que, aunque algunos patrones generales son claros, otros sin duda cambiarán a medida que haya más datos disponibles. Las parcelas de bosque tropical lluvioso más diversas hasta el momento, con más de 250 especies de árboles en una sola hectárea, se encuentran en la Amazonía central y occidental, en las selvas tropicales de la costa del Pacífico de la provincia de Chocó, Colombia, en el Bosque Costero Atlántico (Corlett & Primack, 2011). Los resultados de este estudio estarían incluso por encima de dichos valores, teniendo en cuenta que la superficie inventariada ha sido la décima parte.

La variedad de familias, similar en ambos sitios de estudio (18 y 20 en los sitios 1 y 2, respectivamente), es también similar a la encontrada por Caranqui (2014; 17 familias en 0,1 ha), y algo superior a la registrada por Caranqui (2011; 10-18 familias en 0,1 ha), en bosques del mismo tipo cercanos al área de estudio, mencionados en el párrafo anterior. Y también en ambos sitios, las familias representadas por más especies son las mismas: Rubiaceae, Moraceae y Melastomataceae, y representan en torno al 44% del total de especies presentes en cada sitio. Las tres familias figuran entre las representadas por más especies en los bosques siempreverdes de tierras bajas de la Amazonía ecuatoriana (Caranqui, 2015). Las familias Rubiaceae y Moraceae también son las familias representadas por más especies en el estudio de Caranqui (2011), mientras que Caranqui (2014) encuentra que la familia que más especies contiene es Melastomataceae.

La diversidad de los bosques neotropicales es excepcional, aunque su explicación resulta muy complicada por la diversidad de factores a tener en cuenta (Asquith, 2002). Frente a hipótesis, hasta cierto punto determinísticas, que ponen énfasis en las interacciones bióticas (Janzen, 1970; Connell, 1971), el ambiente abiótico (Gentry, 1982) y las perturbaciones ambientales (Connell, 1978), otras hipótesis defienden que la alta riqueza del bosque neotropical obedece más bien a un equilibrio aleatorio entre especiación y extinción (Hubbell, 1979).

Por otro lado, se sabe que en los bosques amazónicos: 1) la riqueza de especies de los árboles es mayor en sitios donde no solo llueve mucho, sino todo el año (Gentry, 1982); 2) la riqueza de especies parece ser independiente de la calidad del suelo (Clinebell et al., 1995); y 3) la diversidad disminuye conforme aumenta la altitud (Gentry, 1988; Cerón & Moltalvo, 2000).

Otro aspecto que merece ser destacado es el alto porcentaje de especies representadas por tan sólo 1 ó 2 individuos en este estudio, como es frecuente en los

bosques amazónicos (Cerón & Moltalvo, 2000). En este estudio, para una superficie total inventariada de 0,1 ha por sitio, entre el 41 y 44% de las especies registradas están representadas por un individuo y el porcentaje sube al 58-60% si añadimos aquellas especies representadas por solo 2 individuos. Para una superficie inventariada similar, en el Parque Nacional Yasuní de Ecuador, dentro del bosque siempreverde de tierras bajas (según Palacios et al., 1999), es todavía mayor el porcentaje de especies representadas por 1 ó 2 individuos: el 70 % de las especies registradas estaban representadas por un sólo individuo, y el 18 % de especies por dos individuos que sumados dan el 88 %, es decir que apenas el 12,9 % tiene especies con más de dos individuos (Cerón & Montalvo, 2000). Estos resultados también sugieren que para volver a encontrar otro individuo de la misma especie necesitamos recorrer importantes distancias (Cerón & Montalvo, 2000). Lo cual explica, en parte, la fragilidad de los bosques amazónicos y las dificultades para llevar a cabo un correcto manejo de éstos si no disponemos de información precisa derivada de estudios científicos previos (Gentry, 1992).

El hecho de no encontrar diferencias significativas de diversidad de árboles entre los dos sitios estudiados no quiere decir que sean iguales, pues esa diversidad puede deberse a especies distintas y/o a distribuciones distintas de su abundancia, como se discute más adelante al hablar de la composición florística. Es posible que el efecto combinado del diferente grado de encharcamiento y entresaca de madera que han sufrido ambos sitios se compense en términos de diversidad, siendo la composición florística un mejor indicador de las consecuencias. De este modo, el mayor grado de encharcamiento en el sitio 1 puede perjudicar a algunas especies y favorecer a otras, en función de su biología. Del mismo modo que la entresaca de madera puede haber reducido la presencia de determinadas especies en el sitio 2, más deseadas para esos fines, mientras ha favorecido la ocupación del espacio por otras especies secundarias cuando se han dado las circunstancias necesarias para establecerse. Y todo ello, sin haber afectado, en este caso, a la distribución de abundancias de las especies presentes en cada sitio, como muestran los valores similares de equitatividad de Pielou (E).

5.2. Composición de especies y familias en el estrato arbóreo del bosque siempreverde montano bajo en la Fundación Kumar Kawsay In Situ

Aunque las diferencias en diversidad de especies de árboles y de familias entre ambos sitios sea escasa, las diferencias en composición de especies y familias son muy claras. Sobre todo, a nivel de especies y, en menor medida, a nivel de familias. Ambos sitios solo comparten el 39 % del total de especies identificadas en el estudio, mientras que comparten el 73 % del total de familias.

El porcentaje de especies compartidas entre ambos sitios de nuestro estudio, separados unos 3,5 km, es ligeramente superior (39% vs 30%) al registrado por Cerón & Montalvo (2000) entre dos sitios de bosque siempreverde de tierras bajas (según Palacios et al., 1999), separados entre sí 4 km dentro del Parque Nacional Yasuní (en el centro-este de Ecuador, dentro de la región amazónica) y para la misma superficie inventariada (0,1 ha).

Especies como *Celtis schippii* (Ces), *Conostegia superba* (Cosu), *Cyathea* sp. (Cyate), *Iriartea deltoidea* (Irde), *Ficus trigona* (Fitr), *Miconia* sp. (Mico), *Piptocoma discolor* (Pidi), *Pleurothyrium* sp. (Pleu), *Protium nodulosum* (Prno) y *Trema micrantha* (Trmi) son más abundantes en el sitio 1, mientras que *Bactris gasipaes* (Baga), *Faramea* sp. (Fara), *Ficus* sp. (Ficu), *Palicourea* sp. (Pali), *Pouteria baehniiana* (Poba) son más abundantes en el sitio 2.

La mayor abundancia de *Cyathea* sp. (Cyate) en el sitio 1 concuerda con el hecho de ser un bosque más húmedo, por el mayor grado de encharcamiento que el sitio 2. La familia Cyatheaceae incluye helechos arborescentes frecuentes en ambientes selváticos con disponibilidad de agua y humedad atmosférica durante todo el año (Tryon, 1986). Por otro lado, estos helechos son vulnerables por su uso comercial (Marquez, 1827), lo que puede explicar su menor abundancia en el sitio 2, afectado por la presión humana en el pasado.

Ficus trigona (Fitr; Moraceae) es una especie hemiepipífita que también es más abundante en el sitio 1, posiblemente porque como, por lo general, se encuentra en pantanos o cerca de ellos, a orillas de ríos o en llanuras costeras (Acevedo-Rodríguez & Strong, 2012) le pueden favorecer las condiciones más húmedas del sitio 1.

Trema micrantha (Cannabaceae) es una especie que, en forma natural, se encuentra en selvas húmedas y bosques de niebla, de hábitos riparios y ruderales que aparece como especie secundaria (Blume, 1856), y con muchos usos (Cruz Marquez et al., 2011), lo que puede explicar su menor abundancia en el sitio 2.

Piptocoma discolor (Pidi; Asteraceae) ha experimentado una fuerte presión humana por el aumento de tala para uso maderero (Bentley, 2021), lo que puede explicar su menor abundancia en el sitio 2. Mientras que otras especies de la misma familia (Aste) muestran mayor abundancia en las condiciones intermedias entre ambos sitios, lo que concuerda con el hecho de que muchas de las especies integran esta familia tienen distribución cosmopolita (Tapia Muñoz, 2010) y aparecen en casi todos los tipos de hábitats terrestres y en lugares alterados por la acción antrópica (Funk et al., 2009).

Iriartea deltoidea (Irde; Arecaceae), es una palmera más abundante en el sitio 1 posiblemente porque se trata de una especie muy utilizada por el hombre desde muy antiguo (Valois-Cuesta et al., 2013).

Bactris gasipaes (Baga; Arecaceae), es una de las especies de palmeras con mayor importancia ecológica y por su uso en ambientes tropicales (Valois-Cuesta et al., 2013). Posiblemente su mayor abundancia en el sitio 2 se deba a que prefiere suelos bien drenados, con pH ácido, y precipitaciones anuales entre 2000 y 5000 mm (Borchsenius, 1998). Además, características anatómicas, como su baja frecuencia estomática adaxial, favorecen su eficiencia en el uso del agua mediante la reducción de la pérdida de agua por transpiración (Chaimsohn et al., 2008), lo que le permite habitar ambientes menos húmedos.

Otras especies muestran densidades muy bajas ($\leq 0,5$) en ambos sitios, independientemente del grado del grado de perturbación sufrido (encharcamiento y entresaca de madera). Se trata de las especies: *Blakea glandulosa* (Blgla), *Capirona* sp. (Capi), *Cecropia putumayonis* (Cepu), *Chrysochlamys* sp. (Chry), *Coussarea brevicaulis* (Cobr), *Lepidaploa canescens* (Leca), *Matisia* sp. (Mati), *Nectandra* sp. (Nect), *Poulsenia armata* (Poar), *Saurauia adenodonta* (Saad). Posiblemente se trate, en su mayoría, de especies con alta tolerancia al gradiente de encharcamiento (Householder et al., 2021) y/o que no se hayan visto afectadas por la tala en el pasado. *Cecropia putumayonis* (Urticaceae), en concreto, prefiere bosques no inundados (Berg & Franco-Rosselli, 2005) lo que puede explicar su escasa abundancia en ambos sitios.

Las familias representadas por más especies son las mismas en ambos sitios Rubiaceae, Moraceae y Melastomataceae. Sin embargo, en número de individuos familias como Asteraceae (Aste), Burseraceae (Burs), Cannabaceae (Cann), Cyatheaceae (Cyat), Lauraceae (Laur), Meliaceae (Meli) y Moraceae (Mora) son más importantes en el sitio 1, mientras que Arecaceae (Arec), Clusiaceae (Clus), Melastomataceae (Mela) y Rubiaceae (Rubi) son más importantes en el sitio 2. Otras familias muestran densidades muy bajas ($< 0,1$ ind/m²) en ambos sitios: Actinidiaceae (Acti), Bombacoideae (Bomb), Fabaceae (Faba), Meliaceae (Meli), Urticaceae (Urti).

Los resultados demuestran un mayor número de árboles pertenecientes a familias que tienden a tener frutos carnosos, lo que demuestra importancias ecológicas muy importantes entre los bosques/vegetación de ambos sitios a la hora de proveer recursos a otros componentes del ecosistema, como las aves (Pegman et al., 2017), primates o murciélagos (Corlett & Primack, 2011), y a su vez, plantea la posibilidad de que las perturbaciones en bosque siempreverde montano bajo favorecen determinados mecanismos de dispersión, lo que llevaría a una presión evolutiva muy fuerte y el

desarrollo de síndromes morfológico-funcionales bien diferenciados, al igual que ha ocurrido en matorrales mediterráneos en respuesta a la sequía (Herrera 1984; 1992).

En el bosque siempreverde montano bajo la entresaca podría ser el factor responsable no sólo de la estructura sino también de la diversidad encontrada, pues el uso maderable de las especies leñosas es el más destacado por poblaciones indígenas de la región, quienes a su vez llaman la atención sobre un uso más extensivo de la madera por los terratenientes y aún más por aserradores clandestinos (Miranda, 2006). También la ganadería puede afectar los individuos más jóvenes a través del ramoneo (Galeano & Bernal, 2010) de lo cual es evidencia la alta abundancia de *Iriartea deltoidea*, una palma dispersada por el ganado vacuno, no obstante, hay factores naturales como la inundación (encharcamiento) que generan cambios drásticos en la vegetación (Kalliola et al., 1991, Bendix, 1997) y podrían producir este patrón como cualquier disturbio antrópico.

6. - CONCLUSIONES

1. A pesar de que el área basal del árbol medio (o diámetro cuadrático medio) es la misma en ambos sitios, el área basal total es menor en el sitio 2. El área basal total del sitio 1 es similar a la de bosques naturales de la Amazonia occidental. El sitio 2, además de tener menor área basal total, presenta un déficit de clases de diámetros y áreas basales más bajas, en favor de diámetros intermedios, posiblemente como consecuencia de la explotación forestal que, aunque permite el mantenimiento de una estructura forestal similar a la de bosques naturales.

2. La distribución de diámetros y de áreas basales de ambos sitios sigue una distribución en forma de J invertida similar a la descrita para bosques primarios tropicales y aquellos manejados mediante entresaca, que mantienen una estructura y dinámica similares a la de los bosques naturales. El sitio 1 puede considerarse bosque primario, ya que la distribución de diámetros no sufre desviaciones importantes de esa forma de J invertida, por lo que se entiende que la inundación en el ecosistema siempreverde montano no es una perturbación sino una condición de base, al no afectar a la dinámica de reclutamiento del bosque.

3. La distribución de frecuencias en clases de altura es similar en ambos sitios, con una altura dominante (percentil 0,95) de 9,86 m y 9,76 m, respectivamente. No hay una diferenciación clara de estratos, pero destaca la elevada frecuencia de las clases de altura de 2 m a 5 m, coincidente con la presencia de un estrato inferior bien desenvuelto por debajo de los 5 m. Se intuye la presencia de un estrato arbóreo cuyo límite superior se sitúa entre los 7 m a 10 m, aunque por encima de este estrato, y hasta casi 15 m se encuentran, dispersos árboles de mayor porte, de especies distintas en cada sitio.

4. Los modelos h-DAP construidos para 2 de las especies más abundantes comunes a ambos sitios (*C. schippii* y *F. trigona*) indican que su desarrollo es distinto en ambos sitios, siendo mayor su altura en el sitio 1. Para las otras 2 especies modelizadas, *Cyathea* sp. e *I. deltoidea*, no se han encontrado diferencias significativas entre sitios en la relación h-DAP.

5. Ambos sitios de bosque siempre verde montano bajo de la Fundación Kumar Kawsay In Situ de Ecuador muestran una diversidad de especies de árboles y de familias similar, a pesar del diferente grado de perturbación experimentado (mayor grado de encharcamiento en el sitio 1 y extracción de árboles con fines madereros hasta 1999). Sin embargo, la composición de especies y familias difiere significativamente entre ambos sitios, sobre todo a nivel de especies y en menor medida a nivel de familias. Ambos sitios solo comparten el 39 % del total de especies registradas durante el estudio, mientras que comparten el 73 % del total de familias.

6. La mayor abundancia de algunas especies como *Cyathea* sp., *Ficus trigona*, y *Trema micrantha* en el sitio 1, posiblemente se deba a su mejor adaptación a un mayor grado de encharcamiento, mientras que otras, como *Bactris gasipaes* preferirían suelos bien drenados, por ello, es más abundante en el sitio 2. Otras especies, como *Pictocoma discolor* e *Iriartea deltoidea* son menos abundantes en el sitio 2 debido a la presión antrópica para diferentes usos.

7. Las tres familias representadas por más especies en ambos sitios (44% del total de especies presentes en cada sitio) son las mismas: Rubiaceae, Moraceae y Melastomataceae. Sin embargo, en número de individuos, la familia Moraceae está más representada en el sitio 1 mientras que Rubiaceae y Melastomataceae son más abundantes en el sitio 2. En el sitio 1 predominan familias con frutos carnosos, con aproximadamente el 70 % de las familias y el 74 % del área basal total, mientras que en el sitio 2 éstas son aproximadamente el 50 % de las familias presentes y del área basal total,

8. El sitio 1 presenta las características de un bosque primario en el que la inundación no es una perturbación sino una condición de base, al no afectar a la dinámica de reclutamiento del bosque. El sitio 2 presenta una estructura forestal alterada, con un déficit de clases de diámetros más bajos, en favor de diámetros intermedios, como consecuencia de la explotación forestal ocurrida en el pasado, aunque aún mantiene una estructura forestal y diversidad similar a la de bosques naturales, posiblemente debido al contexto natural en el que se encuentra y a la figura de protección que ahora la protege.

7.- AGRADECIMIENTOS

A mis padres por su sacrificio y su amor infinito que me han brindado durante todo mi proceso académico, por sus consejos y enseñanzas que han hecho de mí un hombre de bien, muy capaz de llegar a cumplir sus objetivos, por su confianza y apoyo total desde que partí de nuestro país natal Ecuador hacia España.

A la Fundación Sumak Kawsay In situ ubicada en el Cantón Mera provincia de Pasataza - Ecuador, por facilitarme el permiso y así poder acceder a realizar el estudio mencionado en sus áreas de conservación, al Ingeniero Jorge Caranqui encargado del Herbario y docente de la institución Escuela Superior Politécnica de Chimborazo en Ecuador quien supo direccionarme en mi investigación.

A los docentes del Máster DATAFOREST de la Escuela Técnica Superior de Ingenierías Agrarias por su paciencia al impartirme sus conocimientos académicos en el período cursado, en especial quiero agradecer a mi directora de TFM a la Dra. Carolina Martínez y el Dr. Juan García, por vuestro apoyo incondicional, por vuestro tiempo puesto en mi trabajo de titulación para culminarlo y sobre todo la excelente dirección en el desarrollo del mismo.

Finalmente quiero agradecer a cada una de las personas que me han brindado su apoyo durante todo este proceso, quienes con palabras de aliento han motivado alcanzar mi meta de obtener mi título de Máster.

8.- REFERENCIAS

- Acevedo-Rodríguez, P., & Strong, M. T. (2012). Catalogue of seed plants of the West Indies. *Smithsonian Contributions to Botany*, 98, 1-1192.
- Akaike, H. (1973). Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. In D. Brillinger, J. Gani, and J. Hartigan (Eds.), *Second international symposium on information theory* (pp. 267–281). Budapest: Akademiai Kiado. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-98135-2>
- Álvarez, J., & Shany, N. (2012). Una experiencia de gestión participativa de la biodiversidad con comunidades amazónicas. *Revista Peruana de Biología*, 19, 223-232.
- Arévalo, G. (2014). *Corredor Llanganates-Sangay harmoniza proteção e produção*. Reportagens, 7 de janeiro de 2014. <https://oeco.org.br/reportagens/27905-corredor-llanganates-sangay-harmoniza-protacao-e-producao/>
- Arias-Gutiérrez, R. I., Reyes-Puig, J., Tapia, A., Terán, A., López de Vargas, K., Bermúdez, D., & Rodríguez, X. (2015). Desarrollo local y conservación en la vertiente oriental andina: Corredor ecológico Llanganates-Sangay-valle del Anzu. *Revista Amazónica Ciencia y Tecnología*, 5, 54-68. <https://www.uea.edu.ec/revistas/index.php/racyt/article/view/58/61>
- Arruda, D. M., Brandão, D. O., Costa, F. V., Tolentino, G. S., Brasil, R. D., D'Ângelo Neto, S., & Nunes, Y. R. F. (2011). Structural aspects and floristic similarity among tropical dry forest fragments with different management histories in northern Minas Gerais, Brazil. *Revista Árvore*, 35(1). <https://doi.org/10.1590/S0100-67622011000100016>
- Asquith, N.M. (2002). La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. En M. R. Guariguata, and G. H. Kattan (Eds.), *Ecología y conservación de bosques neotropicales* (pp. 377-406). LUR (Libro Universitario Regional), Costa Rica.
- Bendix, J. (1997). Flood Disturbance and the Distribution of Riparian Species Diversity. *Geographical Review*, 87(4), 468-483. <https://www.jstor.org/stable/215226>
- Bentley, A. G. (2021). *Análisis de los valores de conservación de los resultados de METT-4 aplicados en el Corredor Ecológicos Llanganates-Sangay*. WWF.
- Bentley, A. G., Reyes-Puig, J. P., Yáñez-Muñoz, M. H., Gordon Domínguez, F., & Sánchez Sarango, H. U. (2021). *Guía fotográfica. Herpetofauna del Alto río Anzu-Ecuador*. Sumak Kawsay In Situ, Fundación Ecominga, INABIO, WWF.
- Berg, C. C., & Franco Rosselli, P. (2005). Cecropia. *Flora Neotropica Monograph*, 94, 1--230.
- Berger, W. H., & Parker, F. L. (1970). Diversity of Planktonic Foraminifera in Deep Sea Sediments. *Science*, 168, 1345–47. <https://doi.org/10.1126/science.168.3937.1345>
- Blume, C. L. (1856). *Museum Botanicum*, 2, 58.
- Borchsenius, F. (1998). *Manual to the palms of Ecuador*. AAU Reports 37. Department of Systematic Botany, University of Aarhus, Denmark in collaboration with Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- Bronisz K., & Mehtätalo, L. (2020). Mixed-effects generalized height–diameter model for young silver birch stands on post-agricultural lands. *Forest Ecology and Management*, 460(15), 117901
- Bubb, P., May, I., Miles, L., & Sayer, J. (2004). *Cloud forests Agenda*. UNEP-WCMC. Cambridge, UK.
- Bussmann, R. W. (2005). Bosques andinos del sur de Ecuador, clasificación, regeneración y uso. *Revista Peruana de Biología*, 12, 203-216.
- Calzadilla-Tomianovich, M.H., & Cayola, L. (2006). Estructura y composición florística de un bosque amazónico de pie de monte, Área Natural de Manejo Integrado Madidi, La Paz - Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 41, 117-129. http://www.scielo.org.bo/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1605-25282006001000003
- Caranqui, J. (2011). Análisis temporal entre dos estratos del bosque siempreverde de tierras bajas en la estación experimental Pastaza. [en línea], 2011, pp. 9. Disponible en: http://dspace.epoch.edu.ec/bitstream/123456789/7936/1/ANALISIS_TEMPORAL_ENTRE_DOS_ESTADOS_PASTAZA.pdf.

- Caranqui, J. (2014). *Estructura y composición de un bosque siempre verde montano bajo en Río Negro (Baños-Tungurahua)*. Herbario Escuela Superior Politécnica del Chimborazo. Escuela de Ingeniería Forestal. https://www.researchgate.net/publication/269409395_ESTRUCTURA_Y_COMPOSICION_DE_UN_BOSQUE_SIEMPREVERDE_MONTANO_BAJO_EN_RIO_NEGRO_Banos_Tungurahu
- Caranqui, J. (2015). Composición y diversidad de especies arbóreas en transectos de localidades del bosque siempreverde de tierras bajas del Ecuador. *Enfoque UTE*, 6, 96-105. <https://doi.org/10.29019/enfoqueute.v6n3.72>
- Castellanos, E., Lemos, M.F., Astigarraga, L., Chacón, N., Cuvi, N., Huggel, C., Miranda, L., Moncassim Vale, M., Ometto, J.P., Peri, P.L., Postigo, J.C., Ramajo, L. Roco, L., & Rusticucci, M. (2022). Central and South America. In H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Lösschke, V. Möller, A. Okem, B. Rama (Eds.), *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability*. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK & New York, NY, USA, pp. 1689–1816, doi:10.1017/9781009325844.014
- Cerón, C. E. (2003). *Manual de botánica sistemática, etnobotánica y métodos de estudio en el Ecuador* (pp. 283-284). <https://isbn.cloud/9789978922170/manual-de-botanica-sistemica-etnobotanica-y-metodos-de-estudio-en-el-ecuador/> .
- Cerón, C.E., & Moltalvo, C. (2000). Aspectos botánicos del bosque primario entre los ríos Tiputini y Tivacuno. Parque Nacional Yanusí. *Cinchonia*, 1, 21-40.
- Chaimsohn, F.P., Mayra Montiel, M., Villalobos, E., & Mora Urpí, J. (2008). Anatomía micrográfica del folíolo de la palma neotropical *Bactris gasipaes* (Arecaceae). *Revista de Biología Tropical*, 56(2), 951-959.
- Chirigoayo Zambrano, H. M. (2020). *Composición florística y estructura del gradiente altitudinal (600-1000 m s.n.m) de un bosque siempreverde piemontano de la Amazonía ecuatoriana*. Trabajo Fin de Grado, Universidad Técnica Estatal de Quevedo (Ecuador).
- Ciceu, A., García-Duro, J., Seceleanu, I., & Badea, O. (2020). A generalized nonlinear mixed-effects height–diameter model for Norway spruce in mixed-uneven aged stands. *Forest Ecology and Management*, 477, 118507. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118507>
- Ciceu, A., Bronisz, K., García-Duro, J., & Badea, O. (2022). Age-independent diameter increment models for mixed mountain forests. *European Journal of Forest Research*, 141, 781–800. <https://doi.org/10.1007/s10342-022-01473-5>
- Clinebell, R.R., Phillips, O. I., Gentry, A. H., Stark, N., & Zuurig, H. (1995). Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation*, 4, 56-90.
- Coloma-Santos, A. (2007). Parque Nacional Llanganates. En ECOLAP (Instituto de Ecología Aplicada) y MAE (Ministerio de Medio Ambiente del Ecuador) (eds.), *Guía del Patrimonio de Áreas Naturales Protegidas del Ecuador* (pp. 157-164). ECOFUND (Fondo Ecológico Fiduciario de carácter privado), FAN (Fondo Ambiental Nacional), DarwinNet, IGM (Instituto Geográfico Militar). Quito, Ecuador.
- Connell, J. H. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In P. J. den Boer, and G. R. Gradwell (Eds.), *Dynamics of Populations* (pp. 298–310). Centre for Agricultural Publications and Documentation. Wageningen, The Netherlands.
- Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, 199, 1302-1310.
- Corlett, R. T., & Primack, R. B. (2011). *Tropical Rain Forests: An Ecological and Biogeographical Comparison*, Second edition. Wiley-Blackwell.
- Costea, C. (1962). *Codrul Grădinărit*; Editura Agro-silvica: Bucharest, Romania.
- Cruz Márquez, U., López Binnqüist, C., & Negreros Castillo, P. (2011). Una especie multiusos del trópico mexicano *Trema micrantha* (L.) Blume. *Ciencias*, 101, 16-22.

- Curtis, R. O. (1967). Height-Diameter and Height-Diameter-Age Equations For Second-Growth Douglas-Fir. *Forest Science*, 13(4), 365-375. <https://doi.org/10.1093/forestscience/13.4.365>
- de Carvalho, L. M. V., & Cavalcanti, I. F. A. (2016). The South American Monsoon System (SAMS). In L. de Carvalho, and C. Jones (Eds.), *The Monsoons and Climate Change*. Springer Climate. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-21650-8_6
- Diéguez-Aranda, U., Rojo Alboreca, A., Castedo-Dorado, F., Álvarez González, J.G., Barrio-Anta, M., Crecente-Campo, F., González González, J.M., Pérez-Cruzado, C., Rodríguez Soalleiro, R., López-Sánchez, C.A., Balboa-Murias, M.A., Gorgoso Varela, J.J., Sánchez Rodríguez, F. 2009. *Herramientas selvícolas para la gestión forestal sostenible en Galicia*. Xunta de Galicia.
- Escobar, A. (2011). Una minga para el posdesarrollo. *Signo y pensamiento*, 30, 306-312. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=86020038022>
- Finer, M., Jenkins, C., Pimm, S., Keane, B., & Ross, C. (2008). Oil and Gas Projects in the Western Amazon: Threats to Wilderness, Biodiversity, and Indigenous Peoples. *PLoS ONE*, 3(8), e2932. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002932>
- Fundación Natura. (2002). Corredor Ecológico entre los Parque Nacionales Llangantes y Sangay: Los estudios Biológicos y Sociales. Proyecto Sangay, identificación de áreas especiales para la conservación del Parque Nacional Sangay y su área de influencia.
- Funk, V. A., Susanna, A., Stuessy, T.F., & Bayer R.J. (2009). *Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae*. International Association for Plant Taxonomy
- Galeano, G., & Bernal, R. (2010). *Palmas de Colombia: guía de campo*. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá D.C. <https://repositorio.fedepalma.org/handle/123456789/81059>
- Gaona, G. (2013). El derecho a la tierra y protección del medio ambiente por los pueblos indígenas. *Nueva Antropología*, 26(78), 141-161.
- García-Duro, J., Ciceu, A., Chivulescu, S., Badea, O., Tanase, M. A., & Aponte, C. (2021). Shifts in Forest Species Composition and Abundance under Climate Change Scenarios in Southern Carpathian Romanian Temperate Forests. *Forests*, 12, 1434. <https://doi.org/10.3390/f12111434>
- García-Duro, J., Cruz, O., Casal, M., & Reyes, O. (2019). Fire as driver of the expansion of *Paraserianthes lophantha* (Willd.) I. C. Nielsen in SW Europe. *Biological Invasions*, 21, 1427–1438. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-0191012-w>
- Gentry, A. H. (1982). Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology*. Hecht, Wallace and Prance. *Plenum Publishing Corporation*, 15, 1-54.
- Gentry, A. H. (1988). Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75, 1-34.
- Gentry, A. H. (1992). Tropical Forest Biodiversity: Distributional Patterns and Their Conservational Significance. *Oikos*, 63(1), 19-28. <https://doi.org/10.2307/3545512>
- Giurgiu, V. (1979). Dendrometrie si auxologie forestiera. Ceres. Craiova.
- Giurgiu, V.; Draghiciu, D. (2004) *Modele Matematico-Auxologice Si Tabele de Productie Pentru Arborete [Mathematic-Auxologic Models and Yield Tables for Forest Stands]*; Ceres Publishing House: Bucharest, Romania, 2004; ISBN 973-40-0637-1.
- Gollob, C., Ritter, T., Vospernik, S., Wassermann, C., Nothdurft, A. (2018). A Flexible Height–Diameter Model for Tree Height Imputation on Forest Inventory Sample Plots Using Repeated Measures from the Past. *Forests*, 9, 368. <https://doi.org/10.3390/f9060368>
- Gómez-Guerrero, A., Correa-Díaz, A., & Castruita-Esparza, L. U. (2021). Cambio climático y dinámica de los ecosistemas forestales/ Climate change and dynamics of forest ecosystems. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 44,(4). <https://revfitotecnia.mx/index.php/RFM/article/view/891>
- Guariguata, M., & Ostertag, R. (2003). Sucesión secundaria. En M. R. Guariguata, and G. H. Kattan (Eds.), *Ecología y conservación de bosques neotropicales* (pp. 601). LUR (Libro Universitario Regional), Costa Rica. https://www.researchgate.net/publication/235942869_Sucesion_secundaria

- Hernández-Stefanoni, J. L., Dupuy, J.M., Tun-Dzul, F., & May-Pat, F. (2011). Influence of landscape structure and stand age on species density and biomass of a tropical dry forest across spatial scales. *Landscape Ecology*, 26, 355-370.
- Herrera, C. M. (1984) Tipos morfológicos y funcionales en plantas del matorral mediterráneo del sur de España. *Studia Oecologica*, V, 7-34.
- Herrera, C. M. (1992) Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *The American Naturalist*, 180(3), 421-446
- Huisman, J., Olf, H., & Fresco, L. F. M. (1993). A hierarchical set of models for species response analysis. *Journal of Vegetation Science*, 4, 37–46. <https://doi.org/10.2307/3235732>
- Ilbay-Yupa, M., Lavado-Casimiro, W., Rau, P., Zubieta, R., & Castellón, F. (2021). Updating regionalization of precipitation in Ecuador. *Theoretical and Applied Climatology*, 143, 1513-1528. <https://doi.org/10.1007/s00704-020-03476-x>
- Householder, J. E., Schöngart, J., Piedade, M. T. F., Junk, W.J., ter Steege, H., Montero, J.C., de Assis, R. L., de Aguiar, D. P. P., Pombo MM, Quaresma AC, Demarchi LO, Parolin P, Lopes A, Feitoza GV, Durgante FM, Albuquerque BW, Chu A, Enßlin D, Fabian T, Fettweiß K, Hirsch M, Hombach M, Hubbuch A, Hutter B, Jäger T, Kober-Moritz R, Lindner MKR, Maier F, Nowak J, Petridis Z, Schierling L, Snjaric E, Egger G, Schneider, E., Damm, C., & Wittmann, F. (2021). Modeling the Ecological Responses of Tree Species to the Flood Pulse of the Amazon Negro River Floodplains. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 628606. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.628606>
- Huang, S., Titus, S. J., & Weins, D. P. (1992) Comparison of nonlinear height-diameter functions for major Alberta tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 22, 1297–1304.
- Hubbell, S.P., & Foster, R.B. (1987). La estructura en gran escala de un bosque Neotropical. *Revista de Biología Tropical*, 35(Suppl. 1), 7-22.
- Hubbell, S. P. (1979). Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science*, 203, 1299-1309. <https://www.jstor.org/stable/1747305>
- Jansen, F., & Oksanen, J. (2013) How to model species responses along ecological gradients—Huisman-Olff-Fresco models revisited. *Journal of Vegetation Science*, 24, 1108–1117. <https://doi.org/10.1111/jvs.12050>
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104, 501–528.
- Johnson, J. B., & Omland, K.S. (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 19,101–108. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.013>
- Jorgensen, P., & León-Yáñez, S. (eds.) (1999). Catalogue of the Vascular Plants of Ecuador. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 75(i-viii). https://www.researchgate.net/publication/258345280_Catalogue_of_the_Vascular_Plants_of_Ecuador .
- Kalliola, R., Salo, J., Puhakka, M., & Rajasilta, M. (1991). New Site Formation and Colonizing Vegetation in Primary Succession on the Western Amazon Floodplains. *Journal of Ecology*, 79(4), 877-901. <https://www.jstor.org/stable/2261087>
- Kim, H. J., Kim, H. S., Park, S. I., Park, H. J., & Lee, S. H. (2018). Development of Site Index Curves and Height-DBH Growth Model of *Larix kaempferi* for Deogyu Mountain in South Korea, *Forest Science and Technology*, 14(3), 145-150, <https://doi.org/10.1080/21580103.2018.1482793>
- Kitzberger, C., Blackhall, T., Cavallero, M., Ghermandi, L., Gowda, L., Heinemann, J., Raffaele, K., Sanguinetti, E., Suarez, M. L., & Tercero Bucardo, N. (2014). Comunidades Dinámicas. En *Ecología e Historia Natural*, cap. 2 (pp. 37-77). <http://dx.doi.org/10.13140/2.1.3765.6640>
- Krisnawati, H., Wang, Y. & Ades, P. K. (2010) Generalized height-diameter models for Acacia mangiun Willd Plantations in South Sumatra. *Journal of Forest Research*, 7(1), 1–19.
- Kvist, L. P., Z. Aguirre, Z., & Sánchez, O. (2006). Bosques montanos bajos occidentales en Ecuador y sus plantas útiles. In R. Moraes M., B. Øllgaard, L. P. Kvist, F. Borchsenius, and H.

- Balslev (Eds.), *Botánica Económica de los Andes Centrales* (pp. 205-223). Universidad Mayor de San Andrés, La Paz.
- Lawesson, J. E., & Oksanen, J. (2002). Niche characteristics of Danish woody species as derived from coenoclines. *Journal of Vegetation Science*, 13, 279–290.
- Lundqvist, B. (1957) On the height growth in cultivated stands for pine and spruce in Northern Sweden. *Medd. Frstatens skogforsk* 133
- MAE_ Ministerio del Ambiente del Ecuador. (2013). Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental. Subsecretaría de Patrimonio Natural. Quito.
- Maldonado, S., Herrera, C., Gaona, T., & Aguirre, Z. (2018). Estructura y composición florística de un bosque siempreverde montano bajo en Palanda, Zamora Chinchipe, Ecuador. *Arnaldoa*, 25(2), 615-630. <http://doi.org/10.22497/arnaldoa.252.25216>
- Margalef, R. (1958). Information Theory in Ecology. *General Systems*, 3, 36–71.
- Marquez, G.J. (1827). Familia CYATHEACEAE Kaulf. En F. O. Zuloaga & M. J. Belgrano (Eds.), *Flora vascular de la República Argentina*, 2, 105-110, (1ª ed). Instituto de Botánica Darwinion – CONICET.
- Marsaglia, G., Tsang, W. W., & Wang, J. (2003). Evaluating Kolmogorov's distribution. *Journal of Statistical Software*, 8, 18 /. <http://www.jstatsoft.org/v08/i18>
- Mehtätalo, L., de-Miguel, S., & Gregoire, TG. (2015). Modelling height-diameter curves for prediction. *Canadian Journal of Forest Research*, 45, 826–837.
- Menhinick, E. F. (1964). A Comparison of Some Species-Individuals Diversity Indices Applied to Samples of Field Insects. *Ecology*, 45(4), 859–61. <https://doi.org/10.2307/1934933>
- Meyer, H.A. (1940). A Mathematical Expression for Height Curves. *Journal of Forestry*, 38(5), 415–420, 10.1093/jof/38.5.415
- Michaelis, L., & Menten, M. L. (1913). Die Kinetik der Invertinwirkung. *Biochem Z*, 49, 333–369.
- Miranda, L. (2006). *Caracterización florística y estructural arbórea de un bosque de galería y su análisis etnobotánico en la comunidad indígena Sáliba del resguardo Paravare (Orocué-Casanare)*. Trabajo de pregrado de Ecología. Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá D.C. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/view/57829/56170>
- Monserud, R. A., & Sterba, H. (1996). A basal area increment model for individual trees growing in even-and-uneven-aged forest stands in Austria. *Forest Ecology and Management*, 80, 57-80.
- Muñoz-Cerro, E., García-Duro, J., Martínez-Ruiz, C., & López-Marcos, D. (2023). Soil amelioration induced by nurse shrubs in coal mines reclaimed to pastures and their synergistic effects with grazing. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 350, 108483. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2023.108483>
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermaier, C.G., da Fonseca, G.A.B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, (403/25), 853-858.
- Näslund, M. (1936). Skogsförsöksanstaltens gallringsförsök i tallskog; *Medd. Statens Skogsförsöksanstalt*: Stockholm, Sweden.
- Nadkarni, N. M., Lawton, R. O., Clark, K. C., Matelson, T. J., Traducido, D. S., Fernando, L., & Acosta, P. (2014). Ecología de ecosistemas y dinámica del bosque en Monteverde. En N.T. Wheelwright, N.M. Nadkarni (Eds.), *Monteverde: ecología y conservación de un bosque nuboso acción de un bosque nuboso tropical* (cap. 9). Bowdoin's Scholars' Bookshelf. Book 3. <http://digitalcommons.bowdoin.edu/scholars-bookshelf/3/>
- Ogana, F. N. (2019). Tree height prediction models for two forest reserves in Nigeria using mixed-effects approach. *Tropical plant research*, 6(1), 119–128. <https://doi.org/10.22271/tpr.2019.v6.i1.017>
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., & Wagner, H. (2020). *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5–7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

- Palacios, W., Cerón, C., Sierra, R., & Telenda, R. (1999). Formaciones Naturales de la Amazonia del Ecuador. En R. Sierra (Ed.), *Propuesta Preliminar de un Sistema de Clasificación de Vegetación para el Ecuador Continental*. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y EcoCiencia. Quito.
- Pan, Y. D., Birdsey, R. A., Fang, J. Y. et al., & Hayes, D. (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333(80), 988–994. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>
- Pegman A. P. M., Perry G. L. W., & Clout M. N. (2017). Size-based fruit selection by a keystone avian frugivore and effects on seed viability, *New Zealand Journal of Botany*, 55(2), 118-133, DOI: 10.1080/0028825X.2016.1247882
- Peixoto, J. M. A., Nelson, B. W., & Wittmann, F. (2009). Spatial and temporal dynamics of alluvial geomorphology and vegetation in central Amazonian white-water floodplains by remote-sensing techniques. *Remote Sensing of the Environment*, 113, 2258–2266. doi: 10.1016/j.rse.2009.06.015
- Phillips, O., & Miller, J. S. (2002). Global patterns of plant diversity: Alwyn H. Gentry's forest transect data set. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 89, 1–319.
- Pinheiro, J.C., & Bates, D.M. (2000). Linear mixed-effects models: basic concepts and examples. *Mix. Model. S S-Plus* 3–56.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., & R-Core Team (2021). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1–152.
- Pielou, E. C. (1969). *An introduction to Mathematical Ecology*. J. Willey, New York.
- Pretzsch, H. (2009). Forest dynamics, growth and yield. From measurement to model. Berlin, Germany. Springer. 664 p.
- Pretzsch, H. (2010). *Forest Dynamics, Growth and Yield. From Measurement to Model*. Technical Univ. of Munich, Germany.
- Pretzsch, H., & Dieler, J. (2011). The dependency of the size-growth relationship of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.]) in forest stands on long-term site conditions, drought events, and ozone stress. *Trees*, 25(3), 355-369.
- Pretzsch, H., Forrester, D. I., & Bausch J. (Eds.) (2017). *Mixed-Species forests. Ecology and management*. Springer. The Netherlands.
- R-Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. URL <https://www.R-project.org/>.
- Restrepo, H. I., Orrego, S. A., & Galeano, O. J. (2012). Estructura de bosques secundarios y rastrojos montano bajos del norte de Antioquia, Colombia. *Colombia Forestal*, 15(2), 173-189. <http://www.scielo.org.co/pdf/cofo/v15n2/v15n2a03.pdf>
- Richards, A. (2005). Testing ecological theory using the information theoretic approach: Examples and cautionary results. *Ecology*, 86, 2805–2814. <https://doi.org/10.1890/05-0074>
- Richards, F. J. (1959). A flexible growth function for empirical use. *Journal of Experimental Biology*, 10, 290–300.
- Rivera-Rossi, J. (2007). Parque Nacional Sangay. En ECOLAP y MAE (eds.). *Guía del Patrimonio de Áreas Naturales Protegidas del Ecuador* (pp. 165-175). ECOFUND, FAN, DarwinNet, IGM. Quito, Ecuador.
- Rymer-Dudzińska, T. (1978). Stałe krzywe wysokości dla drzewostanów sosnowych (Uniform height curves for pine stands). *Zeszyty Naukowe Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego Akademii Rolniczej w Warszawie, Rozprawy Naukowe*, 102, 1–19.
- Schwarz, G. E. (1978). Estimating the dimension of a model. *Annals of Statistics*, 6(2), 461-464.
- Schumacher, F. X. (1939). A new growth curve and its application to timber studies *Journal of Forestry*, 37, 819-820.
- Seceleanu, I. (2012). *Amenajarea pădurilor: organizare și conducere structurală*, Editura Ceres.
- Shannon C. E., & Weaver W. (1949). *The Mathematical Theory of Communication*. Univ. Illinois Press, Urbana.

- Sierra, R. (ed.) (1999). *Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador continental*. Proyecto INEFAN/GEF-BIRG y EcoCiencia. Quito, Ecuador. <https://doi.org/10.13140/2.1.4520.9287>
- Silman, M.R., Araujo-Murakami, A., Urrego, D.H., Bush M.B., & Paramio, H. (2005) Estructura de las comunidades de árboles en el límite sur de la Amazonia occidental: Manu y Madidi. *Ecología en Bolivia*, 40(3): 443-452.
- Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, 163, 688.
- Stoffels, A., & van Soest, J. (1953). The main problems in sample plots. *Nederlandsch Boschbouw Tijdschrift*, 25, 190-199.
- Tryon, R. 1986. Cyatheaceae. En G. Harling y L. Andersson (Eds.), *Flora of Ecuador*, 27, 17–56.
- Von Bertalanffy, L. (1957). Quantitative laws in metabolism and growth. *The Quarterly Review of Biology*, 32(3), 217–231. <https://doi.org/10.1086/401873>
- Wittmann, F., Junk, W. J., & Piedade, M. T. F. (2004). The várzea forests in Amazonia: flooding and the highly dynamic geomorphology interact with natural forest succession. *Forest Ecology and Management*, 196, 199–212. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.02.060>
- Wykoff, W.R., Crookston, N.L., Stage, A.R., Service, F., & Agriculture, U.S.D. of (1982). User's Guide to the Stand Prognosis Model, General Technical Report (GTR). <https://doi.org/https://doi.org/10.2737/INT-GTR-133>

ANEXO 1: Fotografías de diferentes aspectos de los sitios de estudio durante el muestreo.



Foto 1.1: Establecimiento de los transectos de muestreo en los sitios 1 (A-B) y 2 (C-D).



Foto 1.2: Medición de las dimensiones de los árboles en los sitios 1 (A-B) y 2 (C-D).



Foto 1.3: Recolección de muestras en el sitio 1 para la identificación de las especies.



Foto 1.4: A. Recogiendo muestras en el sitio 2 y B. material recolectado, para la identificación de las especies en laboratorio.



Foto 1.5: Preparación (secado, prensado) de las muestras para herbario y posterior identificación de las especies.

ANEXO 2

Tabla 2.1: Tipo de fruto dominante en las familias taxonómicas presentes en los sitios 1 y 2.

Frutos carnosos	Otros	Indeterminado
Actinidiaceae	Asteraceae	Ericaceae
Anacardaceae	Borraginaceae	Salicaceae
Annonaceae	Cannabaceae	
Arecaceae	Cyatheaceae	
Burseraceae	Fabaceae	
Cecropiaceae	Bombacoideae	
Clusiaceae	Meliaceae	
Lauraceae	Rubiaceae	
Melastomataceae		
Moraceae		
Sapotaceae		
Urticaceae		

Fuentes principales:

<https://doi.org/10.1017/S0960428613000036> <https://doi.org/10.1086/657284>

<https://doi.org/10.21068/c2021.v22n02a02>

<http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2004000200010>

<https://www.darwinfoundation.org/>

<https://enciclovida.mx/>

<https://identify.plantnet.org/>

<https://npgsweb.ars-grin.gov/>

<https://panamabiota.org/> <https://rain-tree.com/>

<https://www.afcd.gov.hk/>

<https://www.backyardnature.net/>

<https://www.biodiversidad.gob.mx/>

<https://www.britannica.com>

<http://www.conabio.gob.mx/>

<https://www.gbif.org/>

<https://www.scielo.cl/pdf/rchnat/v77n2/art10.pdf>

<https://www.srs.fs.usda.gov/>

<http://www.worldfloraonline.org/>

Standley P.C. (1931). Univ. Illinois. Publ. 302, 7, 4

ANEXO 3

Tabla 3.1: BIC y significación de los modelos h-DAP de Bertalanffy, Curtis, Korf, Meyer, Michaelis-Menten, Naslund, Naslund3, Richard Chapman, Rymer-Duzinska, Scumacher, Stoffels & van Soest y Wykoff de las especies más abundantes y comunes a ambos bosques: *C. schippii*, *Cyathea* sp., *F. trigona*, e *I. deltoidea*.

Especies	Modelo	BIC	aov_al	aov_af	aov_bl	aov_bf
<i>C. schippii</i>	Korf	152,559	8,78E-08	9,41E-02	1,63E-04	9,04E-01
	Naslund	152,413	0,00E+00	2,75E-05	5,55E-16	9,26E-01
	Stoffels and van Soest	154,625	0,00E+00	8,80E-09	5,32E-05	6,70E-01
	Richard Chapman	152,507	5,47E-10	7,58E-02	1,16E-04	8,51E-01
	Wykoff	152,479	0,00E+00	6,05E-02	1,38E-04	8,80E-01
	Rymer-Duzinska	155,230	1,62E-14	1,32E-02	4,90E-05	6,57E-01
	Scumacher	152,559	8,76E-08	9,41E-02	1,64E-04	9,04E-01
	Michaelis-Menten	152,977	9,34E-08	4,06E-01	4,82E-02	7,26E-01
	Meyer	152,515	1,16E-07	9,23E-02	1,50E-04	8,93E-01
	Curtis	NA	NA	NA	NA	NA
	Naslund3	152,465	0,00E+00	2,32E-04	1,94E-11	9,77E-01
	Bertalanffy	NA	NA	NA	NA	NA
	<i>Cyathea</i> sp.	Korf	89,861	3,35E-03	9,15E-01	1,47E-01
Naslund		NA	NA	NA	NA	NA
Stoffels and van Soest		NA	NA	NA	NA	NA
Richard Chapman		89,959	2,32E-03	3,31E-01	1,46E-01	9,25E-01
Wykoff		89,880	1,29E-02	4,44E-01	1,46E-01	8,83E-01
Rymer-Duzinska		NA	NA	NA	NA	NA
Scumacher		89,861	3,35E-03	9,15E-01	1,47E-01	8,66E-01
Michaelis-Menten		90,152	3,12E-05	7,37E-02	1,90E-02	9,50E-01
Meyer		89,870	2,40E-03	9,15E-01	1,47E-01	8,71E-01
Curtis		NA	NA	NA	NA	NA
Naslund3		90,024	3,12E-08	5,16E-01	7,39E-01	9,33E-01
Bertalanffy		NA	NA	NA	NA	NA

	Korf	305,524	0,00E+00	2,97E-01	0,00E+00	7,75E-02
	Naslund	304,751	0,00E+00	0,00E+00	0,00E+00	1,83E-01
	Stoffels and van Soest	315,101	0,00E+00	2,22E-16	0,00E+00	4,26E-01
	Richard Chapman	305,320	0,00E+00	1,72E-01	0,00E+00	1,12E-01
	Wykoff	305,189	0,00E+00	1,55E-01	0,00E+00	9,61E-02
<i>F. trigona</i>	Rymer-Duzinska	314,513	0,00E+00	1,57E-02	0,00E+00	1,72E-01
	Scumacher	305,489	0,00E+00	9,06E-01	0,00E+00	8,32E-02
	Michaelis-Menten	307,685	0,00E+00	7,50E-01	7,59E-06	4,62E-01
	Meyer	305,346	0,00E+00	3,69E-01	0,00E+00	8,42E-02
	Curtis	NA	NA	NA	NA	NA
	Naslund3	304,928	0,00E+00	1,35E-01	0,00E+00	2,12E-01
	Bertalanffy	NA	NA	NA	NA	NA
	Korf	175,360	1,36E-02	3,90E-01	5,10E-05	5,50E-01
	Naslund	177,001	0,00E+00	2,02E-01	7,40E-12	5,09E-01
	Stoffels and van Soest	181,790	0,00E+00	5,16E-02	3,16E-05	9,94E-01
	Richard Chapman	175,649	1,47E-06	9,76E-01	3,82E-05	5,01E-01
	Wykoff	175,607	0,00E+00	4,08E-01	4,52E-05	5,66E-01
<i>I. deltoidea</i>	Rymer-Duzinska	NA	NA	NA	NA	NA
	Scumacher	175,360	1,35E-02	3,90E-01	5,10E-05	5,48E-01
	Michaelis-Menten	180,825	4,36E-02	8,85E-01	4,32E-01	9,48E-01
	Meyer	175,481	2,05E-02	3,78E-01	4,79E-05	5,59E-01
	Curtis	NA	NA	NA	NA	NA
	Naslund3	177,950	0,00E+00	1,29E-01	1,41E-06	6,11E-01
	Bertalanffy	NA	NA	NA	NA	NA