



Bosque

ISSN: 0304-8799

revistabosque@uach.cl

Universidad Austral de Chile

Chile

Jadán, Oswaldo; Toledo, Cristian; Tepán, Braulio; Cedillo, Hugo; Peralta, Ángel; Zea, Pedro; Castro, Patricio; Vaca, Carlos

Comunidades forestales en bosques secundarios alto-andinos (Azuay, Ecuador)

Bosque, vol. 38, núm. 1, 2017, pp. 141-154

Universidad Austral de Chile

Valdivia, Chile

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=173151032016>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

## Comunidades forestales en bosques secundarios alto-andinos (Azuay, Ecuador)

### Forest communities in high Andean secondary forests (Azuay, Ecuador)

Oswaldo Jadán <sup>a\*</sup>, Cristian Toledo <sup>a</sup>, Braulio Tepán <sup>a</sup>, Hugo Cedillo <sup>a,c</sup>,  
Ángel Peralta <sup>b</sup>, Pedro Zea <sup>a,c</sup>, Patricio Castro <sup>a</sup>, Carlos Vaca <sup>c</sup>

\*Autor de correspondencia: <sup>a</sup>Universidad de Cuenca, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Carrera de Ingeniería Agronómica, Campus Yanuncay, Cuenca, Ecuador, tel.: 593-0992245446, oswaldo.jadan@ucuenca.edu.ec

<sup>b</sup> ETAPA, Empresa Pública de agua potable del Cantón Cuenca, Ecuador.

<sup>c</sup> Universidad de Cuenca, Departamento de Vinculación con la Colectividad, Cuenca, Ecuador.

#### SUMMARY

In the Andean mountains of southern Ecuador there are areas occupied by high Andean secondary forests as a consequence of anthropic activities. Here we identify different secondary forest communities located over 2900 m a.s.l, based on its floristic similarity. In each community, floristic composition was described by the total exclusive and shared species. Estimation curves were used to provide richness and diversity metrics. The structure was analyzed according to abundance and basal area. In addition, we evaluated the role of environmental variables in floristic conformation and structure through principal components and the redundancy analysis. Three forest communities were identified. Community, located at high altitude and low temperature, had the highest value of diversity and basal area. Variation in species composition was explained by climatic and geographic variables, density by soil and climatic variables, and basal area by topographic variables. Species richness and basal area did not present an altitudinal distribution pattern similar to those from other Andean tropical forests. Therefore, the floristic variation, species richness and basal area seem to be explained by the chronological age of secondary succession, as evidenced by the indicator species belonging to different ecological groups. We concluded that the floristic composition, richness and structure of vegetation in forest communities of high Andean secondary forests are influenced by climatic, topographic, physiographic and geographic variables related to the age of succession.

*Key words:* altitude, floristic composition, ecological guilds, structure, succession, tropical forest.

#### RESUMEN

En las montañas del sur del Ecuador existen áreas ocupadas por bosques secundarios alto andinos formados por consecuencia de actividades antrópicas. Aquí se identificaron diferentes comunidades de bosques secundarios ubicados sobre 2.900 m s.n.m, con base a su similitud florística. En cada comunidad se describió la composición florística mediante las especies totales, exclusivas y compartidas. Se usaron curvas de estimación para proporcionar métricas de riqueza y diversidad. Se analizó la estructura según la abundancia y área basal. Además, se evaluó el papel que cumplen las variables ambientales en explicar la conformación florística y estructura a través de análisis en componentes principales y de redundancia. Se identificaron tres comunidades forestales. El mayor valor en diversidad y área basal fue para la comunidad ubicada a mayor altitud y menor temperatura. La variación en la composición de especies fue explicada por variables ambientales de clima y geográficas, la densidad por variables edáficas y climáticas, y el área basal por variables topográficas. La riqueza de especies y área basal no presentaron patrón de distribución altitudinal similar con otros bosques tropicales andinos. Por lo tanto, se dedujo que la variación florística, riqueza de especies y área basal también son explicadas por la edad cronológica de sucesión secundaria, como lo demuestran las especies indicadoras pertenecientes a diferentes grupos ecológicos. Se concluyó que la composición florística, riqueza y estructura de la vegetación en comunidades forestales de bosques secundarios altoandinos están influenciadas por variables climáticas, topográficas, fisiografías y geográficas vinculadas con la edad de sucesión.

*Palabras clave:* altitud, composición florística, gremios ecológicos, estructura, sucesión, bosques tropicales.

#### INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales andinos, debido a su alta biodiversidad y endemismo, forman parte de los centros con mayor riqueza de plantas en el mundo (Barthlott *et al.* 2005). En las vertientes occidentales forman parte de los puntos calientes o “*hotspots*” del planeta. Aquí, una gran cantidad

de micro-hábitats y la accidentada topografía favorecen la existencia y adaptaciones biológicas incluyendo diferentes comunidades de plantas (Homeier *et al.* 2010).

En algunas zonas andinas del sur del Ecuador existen escasos parches de bosques primarios como efecto de la deforestación, vinculada con la presión antropogénica regional (Günter *et al.* 2007). También están presentes con-

siderables superficies de bosques secundarios en altitudes superiores a 1000 m s.n.m como resultado del abandono de tierras agrícolas, sometidas actualmente a procesos de regeneración natural o sucesión secundaria (Yepes *et al.* 2010).

En bosques secundarios jóvenes, la riqueza de especies, área basal y biomasa son inferiores respecto a los bosques primarios, en similares condiciones ambientales (DeWalt *et al.* 2003). No obstante, los bosques secundarios recuperan cronológicamente parámetros taxonómicos, estructurales y funcionales con dependencia del tipo e intensidad de perturbación, distancia al bosque original, presencia de fauna dispersora, topografía y clima local (Günter *et al.* 2007, Yepes *et al.* 2010, Zanini *et al.* 2014). Otro parámetro indicador de recuperación es la variación en la composición florística a la que se vinculan cronológicamente especies pertenecientes a diferentes gremios ecológicos (Finegan 1992). Parámetros indicadores de recuperación en la vegetación secundaria se relacionan positivamente con la provisión de madera, semillas y servicios ecosistémicos ligados a la regulación hidrológica, conservación de biodiversidad local, fertilidad física y química de suelos (Chazdon 2008). A nivel global, los bosques secundarios son eficientes en la mitigación del cambio climático a través de sus tasas de fijación de carbono superiores en comparación a los bosques primarios (Guariguata y Ostertag 2001).

En bosque primarios y secundarios se han identificado comunidades forestales con base a la composición florística y parámetros cuantitativos de la vegetación (Chain-Guadarrama *et al.* 2012, Castellanos-Castro y Newton 2015). Para entender ecológicamente la magnitud y variación en los parámetros de composición, diversidad y estructura de la vegetación, se han descrito relaciones con variables ambientales. Por ejemplo, a nivel local en Zamora Chinchipe se reporta que la composición florística y riqueza de especies es influenciada por la altitud (Homeier *et al.* 2010). Este resultado también es evidenciado a nivel regional, en amplias gradientes andinas de Perú y Bolivia (Girardin *et al.* 2014). Castellanos-Castro y Newton (2015) encontraron que el potasio, pH, nitrógeno y el sodio del suelo explican significativamente la variación florística y distribución altitudinal de especies arbóreas (Unger *et al.* 2012). Esta variación florística también es explicada por la distancia geográfica que influye en la limitación o facilitación de la dispersión de especies (Chust *et al.* 2006, Chain-Guadarrama *et al.* 2012). En los bosques andinos de Sudamérica el incremento del área basal está relacionada negativamente con la altitud y posibles efectos de las bajas temperaturas que influyen sobre el metabolismo fotosintético de las plantas (Báez *et al.* 2015).

No se han reportado estudios para conocer atributos de la vegetación en comunidades forestales secundarios altoandinos del Ecuador (2.900 m de altitud) ni sus relaciones con factores ambientales. La descripción de comunidades forestales permitiría a futuro entender su funcionalidad y la provisión de bienes y servicios ecosistémicos, especialmente en áreas de importancia ecológica. Bajo estos

antecedentes, como objetivos de la presente investigación: 1) se identifican comunidades forestales y describen su composición florística, diversidad y estructura; 2) se evalúan relaciones entre la composición florística, estructura de la vegetación y variables ambientales. A base de trabajos similares realizados en la región tropical se espera identificar más de una comunidad forestal y establecer relaciones positivas entre la composición florística, densidad y área basal con variables ambientales.

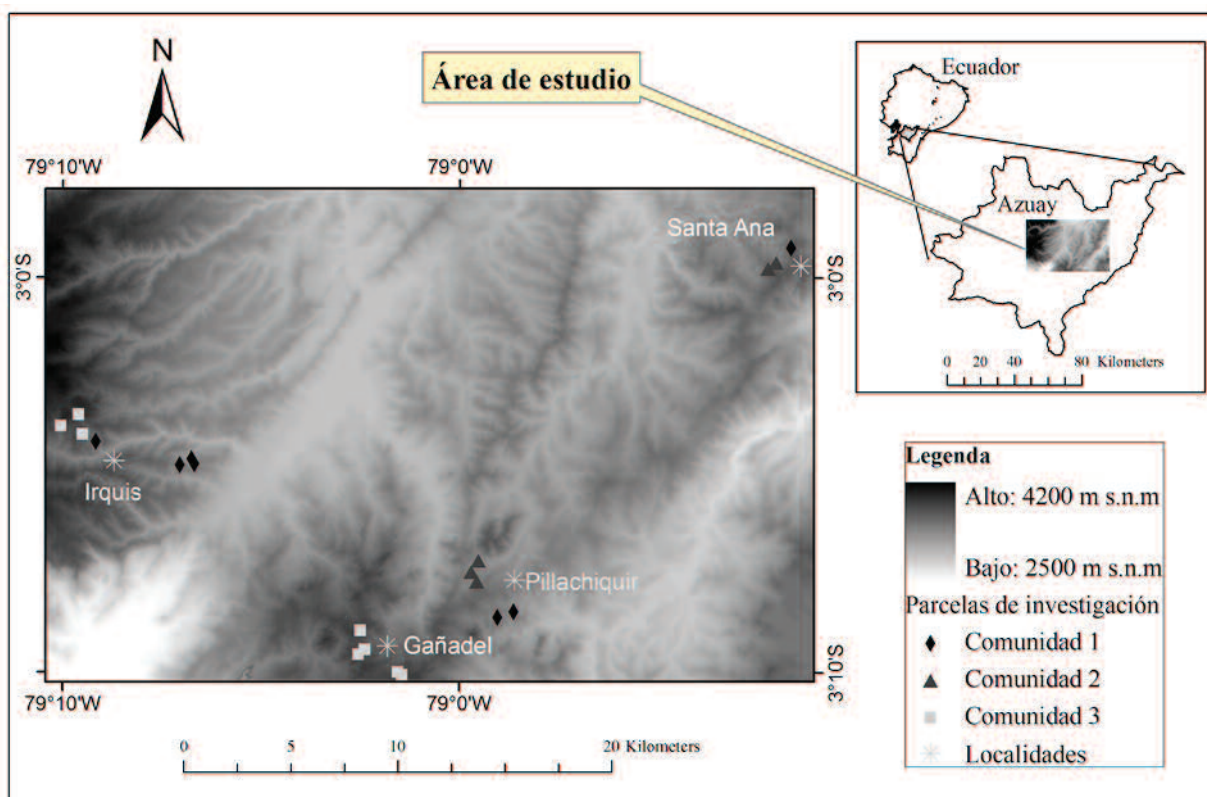
## MÉTODOS

*Descripción del área de estudio.* El área de estudio se encuentra en el sur del Ecuador provincia del Azuay, cantón Cuenca, en una matriz agropecuaria de 150.000 ha (figura 1). Ecológicamente pertenece al bosque siempre verde montano alto (MAE 2013). Altitudinalmente se distribuye en parches de bosques secundarios entre 2.900 a 3.500 m s.n.m en sectores de las vertientes interandinas. Aquí se registraron temperaturas promedio anuales entre 6 y 12 °C, y precipitaciones anuales entre 800 y 1.500 mm (INAMHI 2014).

*Muestreo.* Se instalaron al azar 20 parcelas permanentes de investigación de 500 m<sup>2</sup> (25 m × 20 m) en parches de bosques secundarios con superficies > 1 ha distribuidas entre 2.900 hasta los 3.500 m s.n.m (figura 1); estos bosques fueron identificados a través de mapas de cobertura vegetal y muestreos exploratorios donde se evaluó la presencia de especies pioneras e intermedias consideradas como indicadoras de sucesión secundaria (Finegan 1992). Se consideró como bosque secundario a las áreas que registraron valores  $\geq$  al 25 % en la riqueza de especies indicadoras de sucesión secundaria, respecto al total de especies registradas, en una superficie de 500 m<sup>2</sup>. También se indagó el pasado agrícola del bosque a las personas oriundas del sector o guías de campo. Estas parcelas fueron instaladas dentro de cuatro áreas de importancia hidrológica, en las localidades Pillaquichir, Gañadel, Irquis y Santa Ana (figura 1); la distancia media entre parcelas fue de 3.000 m.

Dentro de cada parcela se contabilizaron y midieron variables dasométricas como el dap (diámetro a la altura de 1,3 m sobre el suelo) en todos los árboles, palmas y helechos en individuos con dap  $\geq$  5 cm. Se identificaron taxonómicamente todos los individuos muestreados a nivel de especies.

Se tomaron tres tipos de variables. Las variables topográficas se tomaron en cada parcela y son: pendiente, altitud y variables geográficas espaciales (coordenadas UTM – WGS 84). Las variables ambientales, se extrajeron con los valores de las coordenadas de las parcelas y son temperatura mínima, media y máxima anual, precipitación media anual y mensual de la base digital formato *raster* generada por el proyecto Mapa de Vegetación para el Ecuador (MAE 2013). Las variables edáficas fueron determinadas a través de muestras compuestas de suelos en cada parcela a 30 cm de profundidad que fueron enviadas al laboratorio de Agrocalidad en Quito, Ecuador, para realizar los aná-



**Figura 1.** Ubicación del área de estudio y de parcelas en la Provincia del Azuay, Ecuador.

Study area and plots in the Azuay province, Ecuador.

lisis químicos y describir elementos disponibles de: pH, materia orgánica (MO), nitrógeno (N), fósforo (P), potasio (K), calcio (Ca), magnesio (Mg), hierro (Fe), manganeso (Mg), cobre (Cu) y zinc (Zn).

*Determinación de las comunidades forestales.* Como parte del primer objetivo, se identificaron comunidades forestales mediante el análisis de conglomerados (Método de separación Ward y distancia Bray Curtis). Para ello, en primer lugar, se diseñaron matrices con la composición de especies y la sumatoria de los valores relativos de abundancia y dominancia. En segundo lugar, se seleccionaron exploratoriamente el número óptimo de *conglomerados* resultantes con base a la agrupación de parcelas y análisis de similitudes ANOSIM (Bray Curtis;  $P < 0,05$ ). Los conglomerados resultantes formados por la agrupación de parcelas se denominaron comunidades forestales.

*Composición florística, diversidad y estructura.* Se realizó un análisis de especies indicadoras para identificar especies características dentro de cada comunidad identificada. De este análisis se consideraron las especies con un valor indicador  $\geq 0,7$  y  $P < 0,05$ . La composición florística fue descrita mediante las especies registradas, raras (aquellas presentes en una sola parcela o con un solo individuo)

compartidas y exclusivas de las comunidades identificadas. Se calculó en índice de valor importancia (IVI) para todas las especies a nivel de comunidades, con base a la sumatoria de los valores relativos de densidad, dominancia y frecuencia

La diversidad fue analizada mediante las diferencias en la riqueza de especies y diversidad alfa entre los tres sitios mediante la construcción de curvas rarefacción y extrapolación, utilizando el modelo de distribución de probabilidad según Colwell *et al.* (2012). Para la riqueza de especies se elaboraron curvas de rarefacción con datos por parcelas e individuos. Para la diversidad alfa las curvas se construyeron con los valores exponenciales del índice Shannon y la inversa del índice de Simpson, con los datos por parcelas. La diversidad beta fue estimada mediante el índice de similitud Chao - Sorensen y la sumatoria de valores relativos de abundancia y dominancia, categorizados por comunidad forestal. Las relaciones entre las parcelas según los valores relativos y composición de especies fueron exploradas mediante ordenación de escalamiento multidimensional no métrico (Bray Curtis) utilizando el programa estadístico Queco (Di Rienzo *et al.* 2010).

La estructura de la vegetación fue analizada mediante los parámetros de densidad ( $N\ ha^{-1}$ ) y área basal ( $G, m^2\ ha^{-1}$ ). Se realizaron comparaciones de medias entre comu-

nidades forestales utilizando la prueba no paramétrica de Kruskal – Wallis ( $P < 0,05$ ) mediante la aplicación del programa estadístico Infostat (Di Rienzo *et al.* 2011).

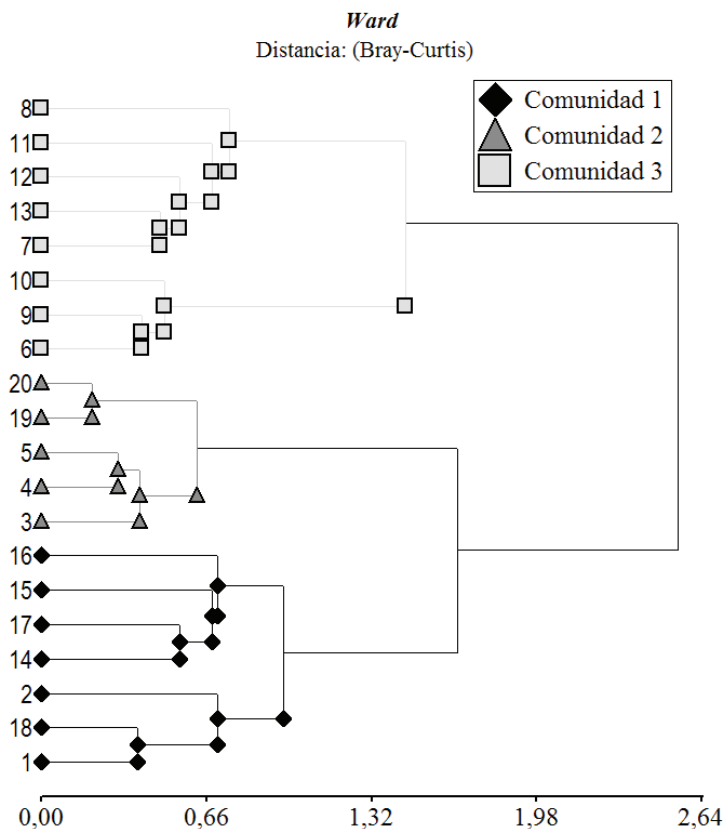
*Relación entre parámetros de la vegetación con variables ambientales.* En primer lugar, se describieron las variables ambientales que caracterizan a las comunidades forestales, diferenciadas en: topográficas, climáticas y edáficas, mediante comparación de medias y la prueba no paramétrica de Kruskal – Wallis ( $P < 0,05$ ). En segundo lugar, como análisis específico de relación, los valores ambientales fueron explorados bajo correlaciones y asociaciones con las comunidades forestales identificadas mediante el análisis de componentes principales.

En tercer lugar, se realizó un análisis de redundancia expresado con la partición de la varianza, bajo procedimientos aplicados en bosques tropicales por Chust *et al.* (2006) y Castellanos-Castro y Newton (2015). Este análisis permitió explicar la importancia relativa de las variables ambientales diferenciadas en variables topográficas, climáticas y edáficas sobre la composición florística, densidad y área basal. A este análisis se incorporó la ubicación espacial de las parcelas para analizar la similitud de

la composición florística y estructura con base a su ubicación geográfica. Las coordenadas geográficas de cada parcela fueron transformadas a distancia mediante análisis de coordenadas principales de matrices vecinas (PCNM; transformación logarítmica y distancia euclídea). Se aplicó el procedimiento *Forward Selection* a los grupos de variables ambientales estandarizadas por separado, para seleccionar cuales contribuyen significativamente en la variación de la composición florística, densidad y área basal (999 permutaciones aleatorias y  $P < 0,05$ ). Los análisis fueron realizados usando el paquete Vegan en el entorno de R desde el programa Queco (Di Rienzo *et al.* 2010).

## RESULTADOS

*Determinación de comunidades forestales.* El análisis de conglomerados con base a la similitud de la composición florística y los valores del IVI identificó tres comunidades forestales (figura 2). El análisis de similitudes ANOSIM ratificó significativamente la separación de comunidades identificadas ( $P = 0,001$ ). La comunidad 1 agrupó siete parcelas, la comunidad 2 cinco parcelas y la comunidad 3 ocho parcelas.



**Figura 2.** Dendrograma de comunidades forestales identificadas en parcelas de 500 m<sup>2</sup> en los bosques secundarios alto andinos, provincia del Azuay.

Cluster of forest communities identified in plots of 500 m<sup>2</sup> in High-Andean secondary forests, Azuay province.



Composición florística. Se registraron 12 especies como fuertes indicadores ( $VI \geq 0,7$ ;  $P < 0,05$ ) de los bosques secundarios andinos (cuadro 1). De estas, seis pertenecen a la comunidad 1, ocho a la comunidad 2 y cinco a la comunidad 3. También se registraron, una especie exclusiva de la comunidad 1, dos de la comunidad 2, tres de la comunidad 3 y las siete especies restantes son compartidas entre las tres comunidades.

En total se registraron 108 especies y 37 familias botánicas en toda el área de estudio. De estas, 49 son consideradas especies raras por encontrarse en una sola parcela y 12 presentan un solo individuo; 60 especies pertenecen a la comunidad 1 (valor promedio  $29 \pm 8,58$  desviación estándar); 47 a la comunidad 2 ( $27,6 \pm 7,83$ ) y 73 a la comunidad 3 ( $37,13 \pm 6,96$ ). Se observó el mayor número de especies totales y exclusivas en la comunidad 3 (32 especies) (Anexo 1). Las especies con mayores valores según el IVI se registraron también como especies indicadoras (Anexo 1).

**Riqueza.** Las curvas de acumulación mostraron valores estimados para la riqueza de especies mayores y similares significativamente ( $P < 0,05$ ) en las comunidades 1 y 3. Estas dos comunidades fueron diferentes significativamente a la comunidad 2, tanto en la relación riqueza – número de parcelas (figura 3A) como en riqueza - número de individuos (figura 3B). En las dos relaciones, las curvas mostraron un patrón de incremento bien pronunciado inicialmente, pero disminuyó en las primeras parcelas o

bajo número de individuos. La riqueza de especies entre la comunidad 1 y 3 dejan de ser similares significativamente, conforme se incrementó el número de parcelas e individuos, según el traslape de los desvíos estándar, por lo que la comunidad 3 presentó los mayores valores estimados en la riqueza de especies.

**Diversidad.** Las diversidades, según el índice de Shannon (figura 3C) e inverso de Simpson (figura 3D), fueron significativamente mayores para las comunidades 1 y 3, respecto a la comunidad 2, la que resultó menos diversa. Entre las comunidades 1 y 3, la diversidad según estos dos índices fue similar. De igual manera que en la riqueza de especies, conforme se incrementó el número de parcelas, la diversidad entre las comunidades 1 y 3 dejan de ser similares significativamente, por lo que la comunidad 3 presentó los mayores valores estimados en diversidad alfa.

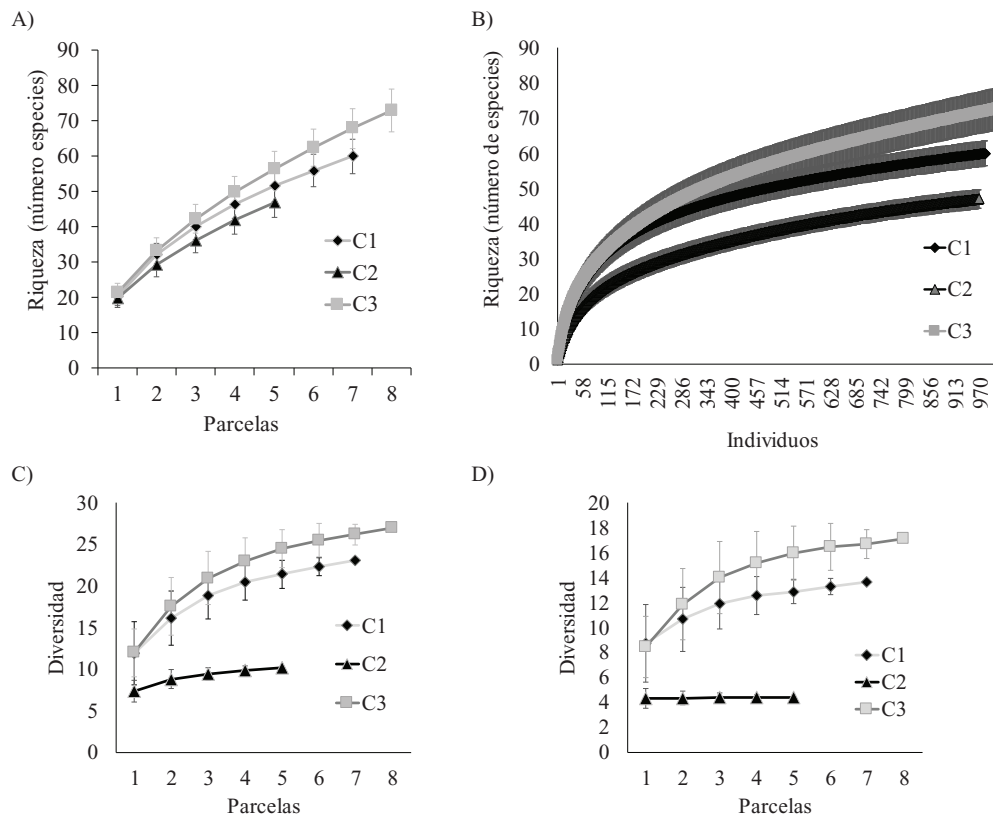
La similitud de la composición de florística en muestras combinadas de parcelas (promedios) según el índice de Chao - Sorensen fue mayor en la comunidad 2 (0,89) e igual para las comunidades 1 y 3 (0,56 en cada una). Los menores resultados de similitudes se presentaron en la comunidad 1 (0,13) y los máximos en la comunidad 2 (0,97). De acuerdo con estos resultados, la ordenación de las parcelas basadas en la composición florística y el valor del IVI presentaron similitud de especies en las comunidades 1 y 2 ubicadas a la izquierda en el primer eje de ordenamiento multidimensional no métrico (figura 4). Opuestamente, se ubicaron con mayor dispersión las par-

**Cuadro 1.** Valores indicadores ( $VI \geq 0,7$ ) para las especies indicadoras y su familia botánica en las comunidades forestales identificadas en bosques secundarios alto andinos, provincia del Azuay.

Calculated values ( $VI \geq 0.7$ ) of indicator species and their botanical family for forest communities identified in High-Andean secondary forests, Azuay province.

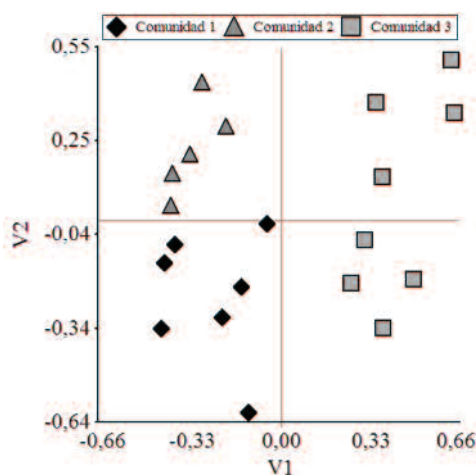
Especies indicadoras	Familia	VI		
		Comunidad 1	Comunidad 2	Comunidad 3
<i>Gaiadendron punctatum</i> (Ruiz et Pav.) G.Don	Loranthaceae		0,82*	0,82*
<i>Hedyosmum cumbalense</i> H. Karst	Cloranthaceae			0,99**
<i>Hesperomeles ferruginea</i> (Pers.) Benth	Rosaceae	0,95*	0,95*	
<i>Lomatia hirsuta</i> (Lam.) Diels ex J.F.Macbr.	Proteaceae	0,87*	0,87*	
<i>Maytenus andicola</i> Loes.	Celastraceae		0,78*	
<i>Morella parviflora</i> (Benth.) C. Parra-O	Myricaceae	0,76*		
<i>Myrsine dependens</i> (Ruiz et Pav.) Spreng	Mysinaceae	0,99**	0,995**	
<i>Ocotea infrafoveolata</i> van der Werff	Lauraceae			0,78*
<i>Oreocallis grandiflora</i> (Lam.) R. Br.	Proteaceae	0,87**	0,87**	
<i>Palicourea amethystina</i> (Ruiz et Pav.) DC.	Rubiaceae	0,70*		
<i>Piper andreanum</i> C. DC.	Piperaceae			0,79*
<i>Weinmannia fagaroides</i> Kunth	Cunoniaceae		0,96*	0,96*

\* $P < 0,05$ ; \*\* $P < 0,001$ .



**Figura 3.** Curvas de acumulación de especies en las relaciones: parcelas – especies (A) e individuos – especies (B). Acumulación de diversidad: parcelas – índice de Shannon (C) e índice de Simpson (D) registradas en parcelas de 500 m<sup>2</sup> de bosques secundarios alto andinos, provincia del Azuay. Líneas verticales representan la Desviación estándar; C: comunidad forestal.

Accumulation curves of richness species in relations: plots – species (A) and individuals – species (B). Accumulation of diversity: plots – Shannon index (C) and Simpson index (D) registered in plots of 500 m<sup>2</sup> in High Andean secondary forests, Azuay province. Vertical lines indicate standard deviation; C: forest community.



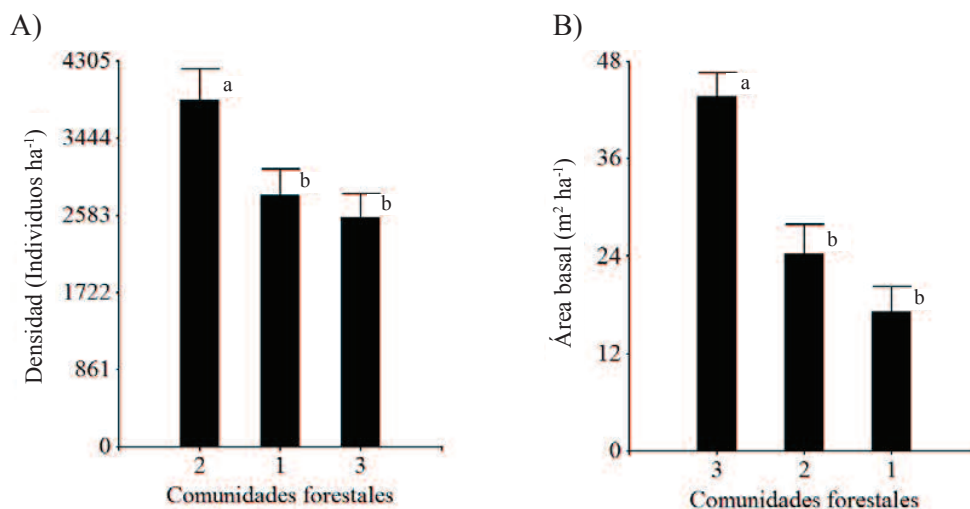
**Figura 4.** Escalamiento multidimensional no métrico para medición de similitud en la composición florística en parcelas de 500 m<sup>2</sup> de bosques secundarios alto andinos, provincia del Azuay.

Non-metric multidimensional scaling analysis for measuring the similarity of the floristic composition in plots of 500 m<sup>2</sup> in High-Andean secondary forests, Azuay province.

celas de la tercera comunidad, a la derecha del primer eje y fueron, por lo tanto, diferentes florísticamente a las otras dos comunidades. En el segundo eje de ordenamiento se observó una separación de las comunidades 1 y 2 marcando variación en su composición florística.

**Estructura.** La densidad fue significativamente superior en la comunidad 2 a diferencia de las comunidades 1 y 3, que fueron iguales (figura 5A). El área basal fue superior significativamente en la comunidad 3 comparando las comunidades 1 y 2 (figura 5B).

**Relación entre parámetros de la vegetación con variables ambientales.** El promedio en altitud fue mayor ( $P = 0,0009$ ) en la comunidad 3, a diferencia de las comunidades 1 y 2 que presentaron los menores valores (cuadro 2). Opuestamente, todas las temperaturas registraron valores superiores en las comunidades 1 y 2 ( $P < 0,05$ ). Las precipitaciones anuales y mensuales fueron similares estadísticamente, al igual que las variables edáficas. Solo el cobre presentó valor significativamente mayor para las comunidades 1 y 2.



**Figura 5.** Promedios de densidad (A) y área basal (B)  $\pm$  error estándar registrados en parcelas de 500 m<sup>2</sup> de las comunidades forestales identificadas en bosques secundarios alto andinos, provincia del Azuay.

Mean  $\pm$  standard error of density (A) and basal area (B) registered in plots of 500 m<sup>2</sup> of forest communities identified in plots of 500 m<sup>2</sup> in High-Andean secondary forests, Azuay province.

**Cuadro 2.** Promedios de las variables ambientales registradas en parcelas de 500 m<sup>2</sup> dentro de bosques secundarios alto andinos, provincia del Azuay.

Mean of environmental variables registered in plots of 500 m<sup>2</sup> in High-Andean secondary forests, Azuay province.

Variables		C1	C2	C3	P
Topográficas	Altitud (m s.n.m)	3.080 a	3.112 b	3.362 b	0,0009
	Pendiente (%)	13,0 a	17,8 a	26,4 a	0,1683
Climáticas	Temperatura media anual (°C)	10,4 a	10,4 a	8,8 b	0,0014
	Temperatura máxima anual (°C)	16,3 a	16,2 a	14,0 b	0,0007
	Temperatura mínima anual (°C)	5,1 a	5,2 a	3,8 b	0,0003
	Temperatura media mensual (°C)	10,3 a	10,0 a	8,9 b	0,0011
	Precipitación anual (mm)	841,4 a	828,5 a	802,0 a	0,1218
	Precipitación media mensual (mm)	75,0 a	80,9 a	74,2 a	0,0678
Edáficas	pH	4,81 a	4,28 a	4,49 a	0,6318
	Materia orgánica - MO (%)	24,27 a	11,92 a	20,99 a	0,1127
	Nitrógeno - N (%)	1,21 a	0,59 a	1,05 a	0,1125
	Fósforo - P (mg kg <sup>-1</sup> )	15,89 a	11,34 a	15,13 a	0,7600
	Potasio - K (cmol kg <sup>-1</sup> )	0,28 a	0,22 a	0,62 a	0,5838
	Calcio - Ca (cmol kg <sup>-1</sup> )	4,98 a	2,55 a	7,17 a	0,8873
	Magnesio - Mg (cmol kg <sup>-1</sup> )	1,03 a	1,08 a	0,96 a	0,4943
	Hierro - Fe (mg kg <sup>-1</sup> )	1.342,67 a	1.061,12 a	1.222,24 a	0,9056
	Manganeso - Mn (mg kg <sup>-1</sup> )	15,30 a	25,70 a	41,00 a	0,7949
	Cobre - Cu (mg kg <sup>-1</sup> )	6,00 a	3,38 ab	1,73 b	0,0325
	Zinc - Zn (mg kg <sup>-1</sup> )	3,35 a	2,43 a	4,75 a	0,1789

C: comunidades forestales.



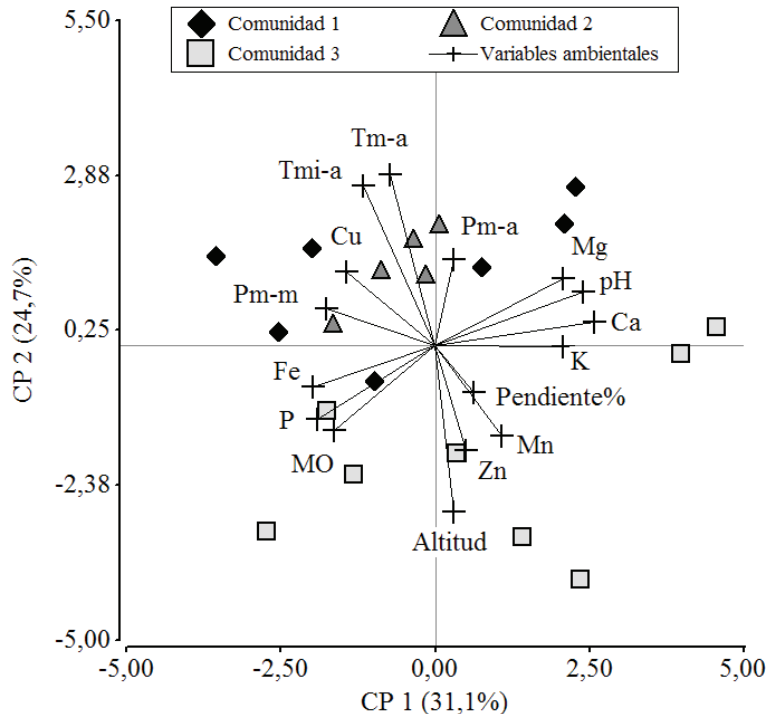
El análisis de componentes principales explicó con el 56 % de variación la asociación de las variables ambientales con las comunidades identificadas, en dos componentes (figura 6). Variables edáficas como magnesio, pH, calcio y potasio se asociaron positivamente, con mayor intensidad y parcialmente con parcelas de la comunidad 3, en el primer componente. En el segundo componente, aunque con menor porcentaje de explicación, el cobre se asoció con las comunidades 1 y 2, y se correlacionó negativamente con la altitud y variables edáficas como el zinc y manganeso. En este mismo componente, la altitud se asoció con mayor intensidad con la comunidad 3 y correlacionó negativamente con las variables de temperaturas, y precipitación que se asociaron positivamente con la comunidad 1 y 2.

El análisis de redundancia o partición de la varianza demostró que las variables topográficas, climáticas, edáficas y geográficas seleccionadas bajo *Forward Selection*, explicaron significativamente de manera proporcional la variación de los parámetros de la vegetación como: composición florística, densidad y área basal (cuadro 3). La temperatura media anual y la precipitación media mensual explicaron con mayor proporción la variación en la composición florística. La materia orgánica y el potasio explicaron con mayor proporción la variación en la densidad de individuos y la altitud explicó la variación en el área basal.

## DISCUSIÓN

Estudios sobre la variación en la composición florística y estructura de la vegetación no han sido reportados para el área de estudio. Análisis multivariados y parámetros de la vegetación como el IVI permitieron determinar diferentes comunidades forestales con base a la disimilitud de la composición florística en parcelas ubicadas en bosques secundarios, alto andinos (figura 2). El IVI ha sido usado en otros contextos tropicales por su solidez para valorar a las especies en bosques diversos (DeWalt *et al.* 2003). Es así que este índice, además de considerar la abundancia, vincula la dominancia expresada en el área basal y la presencia o frecuencia de las especies en las parcelas diferenciadas en comunidades o tipos de bosques (Chain-Guadarrama *et al.* 2012).

La presencia de especies indicadoras exclusivas y compartidas dentro y entre comunidades forestales (cuadro 1) consolidan la composición florística, su similitud e intercambio (diversidad beta) para formar comunidades forestales diferenciadas florísticamente. Todas las especies indicadoras han sido registradas a lo largo de la región andina en el Ecuador por encima de los 2000 m s.n.m (Jørgensen y León-Yáñez 1999) lo que permite deducir que son especies exclusivas de esta región. La gráfica de esca-



**Figura 6.** Análisis de componentes principales para el ordenamiento, correlación y asociación con variables ambientales en bosques secundarios alto andinos, provincia del Azuay. Tmi-a: temperatura mínima anual; Tm-a: temperatura media anual; Pm-m: precipitación media mensual y Pm-a: precipitación media anual.

Principal component analysis for order, correlation and association with environmental variables, in High-Andean secondary forests, Azuay province. Tmi-a: least annual temperature; Tm-a: mean annual temperature; Pm-m: mean monthly precipitation; Pm-a: mean annual precipitation.

**Cuadro 3.** Valores de partición de la varianza ( $F$ ;  $P < 0,05$ ) de variables ambientales y su explicación relativa (%) sobre la composición florística, densidad y área basal, en bosques secundarios alto andinos de la provincia del Azuay.

Values of variance partition ( $F$ ;  $P < 0.05$ ) of environmental variables and relative explanation (%) in floristic composition, density and basal area, in High-Andean secondary forests, Azuay province.

Variables ambientales	Composición florística				Densidad				Área basal			
	Variable	%	F	P	Variable	%	F	P	Variable	%	F	P
Topográficas	Al	0,12	3,56	0,002					Al	0,49	19,06	0,003
Climáticas	Tm-a, Pm-m	0,21	3,59	0,001	Tm-a, Tm-m	0,42	7,88	0,003	Tmax-a	0,23	6,58	0,018
Edáficas	pH, Ca, Mg, Mn, Cu	0,16	1,72	0,015	MO, K	0,52	11,36	0,002				
Geográficas		0,11	3,39	0,003								
Todas		0,28	1,84	0,001		0,61	8,41	0,003		0,50	10,69	0,0020
Residuos		0,72				0,39				0,50		

Al: aluminio; Ca: calcio; Cu: cobre; K: potasio; Mg: magnesio; Mn: manganeso; MO: materia orgánica; Pm-m: precipitación media mensual; Tm-a: temperatura media anual; Tm-m: temperatura media mensual; Tmax-a: temperatura máxima anual.

lamiento multidimensional no métrico (figura 4) muestra fuertes patrones de diferenciación espacial, en donde se destaca mayor similitud en composición florística entre las comunidades 1 y 2, diferenciadas completamente de la comunidad 3. Esto demuestra que la variación florística (diversidad beta) es explicada por el intercambio de la composición florística como lo afirman Chust *et al.* (2006).

Mediante el análisis de redundancia ciertas variables climáticas de temperatura y precipitación seleccionadas con *Forward selection* explicaron mayormente la variación de la composición florística, que también fue explicada por la altitud (cuadro 3). Aunque los rangos altitudinales son moderados y no superan los 600 m de diferencia altitudinal, se evidencia una correlación negativa entre altitud y temperatura según el análisis de componentes principales (figura 6). Esta asociación es común en gradientes altitudinales amplias o moderadas dentro de la región tropical (Báez *et al.* 2015, Chain-Guadarrama *et al.* 2012). Bajo esta variación se describieron mayores valores en riqueza y diversidad (figura 3) en la comunidad 3, ubicada en sitios con menores temperaturas y mayores altitudes.

Respecto a la estructura, variables de temperatura explicaron la variación en la densidad de la vegetación y la altitud explicó la variación en el área basal. Así los mayores valores descritos en densidad fueron para las comunidades 1 y 2 ubicadas a menores altitudes. Opuestamente, los mayores valores de área basal fueron para la comunidad 3 ubicada a mayor altitud. Resultados sobre la influencia de la altitud y la temperatura en la composición florística y estructura han sido reportados históricamente, pero en las últimas décadas han sido descritos contundentemente bajo procedimientos, técnicos y científicos (Girardin *et al.* 2014). Bajo la aplicación de estos procedimientos, los resultados difieren con los obtenidos en otros estudios en bosques andinos a nivel local (Homeier *et al.* 2010) y re-

gional (Girardin *et al.* 2014, Báez *et al.* 2015) en donde los mayores valores en riqueza de especies y área basal son registrados en sitios de menores altitudes.

Al no existir patrones de asociación similares a los registrados en otros contextos, los resultados obtenidos posiblemente se podrían explicar por la edad de la sucesión secundaria. Esto se deduce al considerar las especies indicadoras y exclusivas como se lo ha realizado en otros ecosistemas tropicales (DeWalt *et al.* 2003, Castellanos-Castro y Newton 2015). En la comunidad 3, sobresalen como especies indicadoras y exclusivas *Hedyosmum cum-balense* (heliófitas durables), *Piper andreanum* y *Ocotea infrafoveolata* (esciófitas) cuyas características ecológicas están ligadas a especies de sucesión avanzada (Finegan 1992) por lo que se infiere precautoriamente que esta comunidad está formada por especies de bosques secundarios de sucesión avanzada.

No obstante, en la comunidad 1 y 2 sobresalen como especies indicadoras y exclusivas *Mollela parviflora*, *Oreocallis grandiflora*, *Lomatia hirsuta* y *Mysine dependens* pertenecientes a las heliúfitas efímeras (pioneras de corta edad) por lo que estas comunidades y su composición florística correspondería a bosques secundarios de sucesión temprana. Estas asociaciones en gremios ecológicos vinculadas a la variación florística son efecto de procesos de sucesión natural, en donde variables ambientales y el tiempo marcan la diferencia en los parámetros de la vegetación (DeWalt *et al.* 2003, Zanini *et al.* 2014). De la misma manera la edad de los bosques secundarios está asociada positivamente con valores de diversidad (Toledo y Salick 2006) y, especialmente, la estructura con el área basal (DeWalt *et al.* 2003, Yepes *et al.* 2010).

A la similitud florística en las comunidades 1 y 2 se asocia la distancia de sitios contiguos ubicados a menores altitudes (figura 4). Aquí se adiciona la explicación sig-

nificativa de la distancia geográfica en la variación de la composición florística e intercambio de especies, mostrado en el análisis de ordenación multidimensional no métrico (figura 4) y de redundancia (cuadro 3). Ante estos resultados, según Günter *et al.* (2007) el intercambio de especies y regeneración natural se asocian positivamente con la cercanía de bordes de los bosques, pues se facilita la dispersión de semillas, que luego contribuirán a la similitud de la composición florística. Así mismo, coinciden con los resultados registrados por Chust *et al.* (2006), Chain-Guadarrama *et al.* (2012) y Castellanos-Castro y Newton (2015) en donde la distancia geográfica explica significativamente la composición florística. También coinciden con Phillips *et al.* (2003) y Chust *et al.* (2006) quienes expresan que los factores ambientales deben ser considerados para explicar la diversidad beta, con inclusión estricta de la distancia geográfica por su alta relación intrínseca con variables circundantes del medio ambiente.

Después de las variables climáticas, ciertos parámetros químicos edáficos explicaron la variación en la composición de florística (pH, calcio, magnesio, manganeso y cobre) según el análisis de redundancia (cuadro 3). Las correlaciones positivas observadas en los componentes principales (figura 6) entre calcio, magnesio y potasio con el bajo pH (< 5); este último no correlacionado con el cobre, manganeso y zinc, coinciden con las comparaciones reportadas por John *et al.* (2007) para bosques tropicales. Aquí se afirma que el pH bajo influye sobre la menor disponibilidad de calcio, magnesio, potasio y fósforo, mientras que los cationes de aluminio, cobre, manganeso y zinc llegan a ser más solubles y disponibles para la absorción radicular de los árboles. Es así que la disponibilidad de cationes del cobre, asociado con las comunidades 1 y 2 (figura 6) estaría influyendo sobre su composición florística. De igual manera sucede con la disponibilidad del manganeso y zinc que se encuentran asociados con la mayor cantidad de parcelas de la comunidad 3. En esta comunidad se adiciona el complemento de la materia orgánica que permite dar estabilidad a los agregados del suelo (Tiessen *et al.* 1994). La disponibilidad de estos elementos químicos del suelo, posiblemente estarían facilitando a los procesos de germinación de semillas y el crecimiento radicular e inicial de plántulas, especialmente de las especies indicadoras y exclusivas en las diferentes comunidades forestales.

La materia orgánica que explicó la variación en la densidad de la vegetación según el análisis de redundancia (cuadro 3), se asoció con todas las parcelas de la comunidad 2 (figura 6). En esta comunidad se registraron los mayores valores de densidad, contrastando con pocas parcelas de la comunidad 1 y 3, en donde la densidad fue menor (figura 5). Mediante el análisis de componentes principales, se adicionan las correlaciones positivas entre materia orgánica con elementos de fósforo, hierro y cobre; estos últimos asociados también con la comunidad 2 (figura 6). Estas asociaciones permiten deducir que la materia orgánica está formada por estos elementos, cuya

disponibilidad probablemente facilitaría los procesos de germinación y crecimiento radicular inicial de plántulas de todas las especies que emergen abundantemente en esta comunidad. Así mismo, la materia orgánica se correlacionó negativamente con el potasio, cuyas cantidades son insignificantes dentro del componente orgánico del suelo (Tiessen *et al.* 1994), por lo que este último parámetro químico no estaría influyendo positivamente sobre la densidad de la vegetación.

## CONCLUSIONES

La composición florística y la estructura dentro de las comunidades forestales identificadas están asociadas con variables climáticas de temperatura y topográficas como la altitud. En las comunidades forestales ubicadas a menores altitudes existe mayor similitud florística. No así entre estas comunidades con la comunidad presente a mayor altitud, donde la composición florística es diferente. A esta asociación se adiciona la distancia geográfica a través de la ubicación espacial de las parcelas que facilitan el intercambio de especies o diversidad beta. La mayor riqueza, diversidad de la composición florística se registró en la comunidad forestal ubicada a mayor altitud, lo cual marcó un patrón atípico de asociación comparado con los bosques tropicales de tierras bajas. En las comunidades identificadas, la variación de los parámetros evaluados puede ser explicada a través de los procesos de sucesión secundaria con base en la presencia de especies indicadoras pertenecientes a diferentes grupos ecológicos, lo cual debe ser evaluado en estudios posteriores.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los colegas Selene Báez, Omar Cabrera y Darío Veintimilla por sus valiosos aportes para la elaboración y consolidación de este documento. Agradecemos también al Departamento de Vinculación con la Colectividad de la Universidad de Cuenca por el cofinanciamiento del proyecto. A los técnicos de ETAPA y habitantes de los sitios de investigación por su acompañamiento en las salidas de campo.

## REFERENCIAS

- Báez S, A Malizia, J Carilla, C Blundo, M Aguilar, N Aguirre, Z Aquirre, E Álvarez, F Cuesta, Á Duque. 2015. Large-scale patterns of turnover and basal area change in Andean forests. *PloS one* 10:e0126594.
- Barthlott W, J Mutke, D Rafiqpoor, G Kier, H Kreft. 2005. Global centers of vascular plant diversity. *Nova Acta Leopoldina* NF 92: 61-83.
- Castellanos-Castro C, A Newton. 2015. Environmental Heterogeneity Influences Successional Trajectories in Colombian Seasonally Dry Tropical Forests. *Biotropica* 47: 660-671.
- Colwell R, A Chao, N Gotelli, S Lin, C Mao, R Chazdon, J Longino. 2012. Models and estimators linking individual-based

- and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology* 5: 3-21.
- Chain-Guadarrama A, B Finegan, S Vilchez, F Casanoves. 2012. Determinants of rain-forest floristic variation on an altitudinal gradient in southern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 28: 463-481.
- Chazdon R. 2008. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320: 1458-1460.
- Chust G, J Chave, R Condit, S Aguilar, S Lao, R Pérez. 2006. Determinants and spatial modeling of tree  $\beta$ -diversity in a tropical forest landscape in Panama. *Journal of Vegetation Science* 17: 83-92.
- DeWalt S, S Maliakal, J Denslow. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management* 182: 139-151.
- Di Rienzo J, F Casanoves, L Pla, S Vilchez, M Di Rienzo. 2010. Qeco-Quantitative ecology software: A collaborative approach. *Latin American Journal of Conservation* 1: 73-75.
- Di Rienzo J, F Casanoves, M Balzarini, L Gonzalez, M Tablada, C Robledo. 2011. InfoStat versión 2011. Grupo InfoStat, Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina.
- Finegan B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* 47: 295-321.
- Girardin C, W Farfan-Rios, K Garcia, K Feeley, PM Jørgensen, A Murakami, L Cayola Pérez, R Seidel, N Paniagua, A Fuentes Claros. 2014. Spatial patterns of above-ground structure, biomass and composition in a network of six Andean elevation transects. *Plant Ecology & Diversity* 7: 161-171.
- Guariguata M, R Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185-206.
- Günter S, M Weber, R Erreis, N Aguirre. 2007. Influence of distance to forest edges on natural regeneration of abandoned pastures: a case study in the tropical mountain rain forest of Southern Ecuador. *European Journal of Forest Research* 126: 67-75.
- Homeier J, S Breckle, S Günter, R Rollenbeck, C Leuschner. 2010. Tree Diversity, Forest Structure and Productivity along Altitudinal and Topographical Gradients in a Species-Rich Ecuadorian Montane Rain Forest. *Biotropica* 42: 140-148.
- INAMHI (Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología del Ecuador, EC). 2014. Anuario Meteorológico N° 51-2011. Quito, Ecuador. INAMHI. 130 p.
- John R, J Dalling, K Harms, J Yavitt, R Stallard, M Mirabello, S Hubbell, R Valencia, H Navarrete, M Vallejo. 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 864-869.
- Jørgensen PM, S León-Yáñez. 1999. Catálogo de las plantas vasculares del Ecuador. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 75: 1-1181.
- MAE (Ministerio del Ambiente del Ecuador, EC). 2013. Sistema de Clasificación de Ecosistemas del Ecuador Continental. Quito, Ecuador. MAE. 232 p.
- Phillips O, P Vargas, A Monteagudo, A Cruz, M Zans, W Sánchez, M Yli-Halla, S Rose. 2003. Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology* 91: 757-775.
- Tiessen H, E Cuevas, P Chacon. 1994. The role of soil organic-matter in sustaining soil fertility. *Nature* 371: 783-785.
- Toledo M, J Salick. 2006. Secondary Succession and Indigenous Management in Semideciduous Forest Fallows of the Amazon Basin. *Biotropica* 38: 161-170.
- Unger M, J Homeier, C Leuschner. 2012. Effects of soil chemistry on tropical forest biomass and productivity at different elevations in the equatorial Andes. *Oecologia* 170: 263-274.
- Yepes AP, JI del Valle, SL Jaramillo, SA Orrego. 2010. Structural recovering in Andean successional forests from Porce (Antioquia, Colombia). *Revista de Biología tropical* 58: 427-445.
- Zanini K, R Bergamin, R Machado, V Pillar, S Müller. 2014. Atlantic rain forest recovery: successional drivers of floristic and structural patterns of secondary forest in Southern Brazil. *Journal of Vegetation Science* 25: 1654-1103.

Recibido: 26.10.16

Aceptado: 05.01.17

**Anexo 1.** Índice de valor importancia relativo (%) para las especies de plantas encontradas en las tres comunidades de bosques secundarios alto andinos que este estudio determino.

Index of importance value for the species of plants found in the three communities of high Andean secondary forests that this study determined

Familia	Especies	Comunidad 1	Comunidad 2	Comunidad 3
Actinidaceae	<i>Saurauia</i> sp.			0,2
Actinidaceae	<i>Saurauia tomentosa</i> (Kunth) Spreng.	0,6		
Aquifoliaceae	<i>Ilex myricoides</i> Kunth		0,5	0,6
Aquifoliaceae	<i>Ilex rupicola</i> Kunth	0,7	0,7	0,3
Araliaceae	<i>Oreopanax andreanus</i> Marchal	2,4	1,3	1,9
Araliaceae	<i>Oreopanax avicennifolia</i> (Kunth) Decne. et Planch.	2,8	2,6	3
Araliaceae	<i>Oreopanax ecuadorensis</i> Seem.			0,2
Asteraceae	<i>Baccharis elaeagnoides</i> Steud. ex Sch.Bip.	0,3		0,2
Asteraceae	<i>Baccharis</i> sp.	0,3		0,3
Asteraceae	<i>Critoniopsis pycnantha</i> (Benth.) H. Rob.	0,3		0,2
Asteraceae	<i>Critoniopsis</i> sp.	0,3		0,2
Asteraceae	<i>Ferreyranthus verbascifolius</i> (Kunth) H. Rob.et Brettell	2,4		
Asteraceae	<i>Gynoxys azuayensis</i> Cuatrec.	2,4	0,8	5,8
Asteraceae	<i>Gynoxys buxifolia</i> (Kunth) Cass.	0,9		0,6
Asteraceae	<i>Gynoxys hallii</i> Hieron.	1,8		2,2
Asteraceae	<i>Gynoxys laurifolia</i> (Kunth) Cass.			0,3
Asteraceae	<i>Gynoxys validifolia</i> Cuatrec.	0,3		0,3
Asteraceae	<i>Lepidaploa sordipaposa</i> (Hieron) H. Rob		0,4	
Asteraceae	<i>Pappobolus acuminatus</i> (S.F.Blake) Panero		0,4	
Asteraceae	<i>Verbesina klattii</i> B.L. Rob. et Greenm.		0,4	
Asteraceae	<i>Verbesina lloensis</i> Hieron.	0,8		1,2
Berberidaceae	<i>Berberis rigida</i> Hieron.	0,7		2
Boriganaceae	<i>Tournefortia brevilobata</i> K. Krause			0,4
Boriganaceae	<i>Tournefortia scabrida</i> Kunth.			0,4
Caprifoliaceae	<i>Viburnum pichinchense</i> Benth.	1,9	0,5	4,6
Caprifoliaceae	<i>Viburnum triphyllum</i> Benth.	1,6	0,8	1,3
Celastraceae	<i>Maytenus andicola</i> Loes.	1	2,5*	0,3
Celastraceae	<i>Maytenus</i> sp.	0,6	0,9	
Chloranthaceae	<i>Hedyosmum cumbalense</i> H. Karst.			11,6*
Chloranthaceae	<i>Hedyosmum goudotianum</i> Solms		0,4	
Chloranthaceae	<i>Hedyosmum racemosum</i> (Ruiz et Pav.) G. Don		1,1	0,2
Clethraceae	<i>Clethra ferruginea</i> Ruiz et Pav.	0,6		
Clethraceae	<i>Clethra fimbriata</i> Kunth.	1	3,1	0,8
Clethraceae	<i>Clethra ovalifolia</i> Turcz.	1,2	1,7	
Clethraceae	<i>Clethra revoluta</i> (Ruiz et Pav.) Spreng.	0,3	1,4	
Cornaceae	<i>Cornus peruviana</i> J.F. Macbr.	0,3		
Cunnoniaceae	<i>Weinmannia fagaroides</i> Kunth	3,7	31,4*	4,3*

Continúa



Continuación Anexo 1

Cunoniaceae	<i>Weinmannia rollottii</i> Killip			1,2
Cyatheaceae	<i>Cyathea caracasana</i> var. <i>maxonii</i> (Underw.) R.M. Tryon			6,9
Elaeocarpaceae	<i>Vallea stipularis</i> L. f.	4,7	2,4	1,7
Ericaceae	<i>Gaultheria reticulata</i> Kunth		2	0,2
Ericaceae	<i>Macleania rupestris</i> (Kunth) A.C. Sm.	1	2,9	1,1
Euphorbiaceae	<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. et Endl.			0,2
Euphorbiaceae	<i>Croton</i> sp.			0,2
Grossuralaceae	<i>Escallonia myrtilloides</i> L. f.	3,8		1,4
Lamiaceae	<i>Lepechinia mollis</i> Epling			0,4
Lauraceae	<i>Aiouea dubia</i> (Kunth) Mez	0,3		
Lauraceae	<i>Aniba riparia</i> (Nees) Mez		0,5	1
Lauraceae	<i>Aniba</i> sp.		0,4	
Lauraceae	<i>Nectandra laurel</i> Klotzsch ex Nees		0,4	
Lauraceae	<i>Nectandra lineata</i> (Kunth) Rohwer			0,2
Lauraceae	<i>Ocotea heterochroma</i> Mez et Sodiro		0,5	0,8
Lauraceae	<i>Ocotea infrafoveolata</i> van der Werff	0,3	0,4	10*
Lauraceae	<i>Ocotea rotundata</i> van der Werff	0,3		
Lauraceae	<i>Ocotea</i> sp.		0,4	
Lauraceae	<i>Persea brevipes</i> Meisn.	1		0,8
Lauraceae	<i>Persea caerulea</i> (Ruiz et Pav.) Mez	0,3		
Lauraceae	<i>Persea mutisii</i> Kunth	0,3		
Lauraceae	<i>Persea</i> sp.	0,6		
Loranthaceae	<i>Gaiadendron punctatum</i> (Ruiz et Pav.) G. Don	0,3	1,9*	3,2*
Melastomataceae	<i>Axinaea macrophylla</i> (Naudin) Triana	0,5	0,4	3,2
Melastomataceae	<i>Miconia cladonia</i> Gleason			0,6
Melastomataceae	<i>Miconia crocea</i> (Desr.) Naudin	0,8		0,3
Melastomataceae	<i>Miconia lutescens</i> (Bonpl.) DC.			0,5
Melastomataceae	<i>Miconia poortmannii</i> (Cogn.) Wurdack.	5	6,3	4,5
Melastomataceae	<i>Miconia punctata</i> (Desr.) D. Don ex DC.			0,6
Melastomataceae	<i>Miconia salicifolia</i> Naudin	0,3		
Melastomataceae	<i>Miconia theaezans</i> (Bonpl.) Cogn.	0,4	0,4	0,6
Melastomataceae	<i>Tibouchina lepidota</i> (Bonpl.) Baill.		0,4	
Monimiaceae	<i>Siparuna tomentosa</i> (Ruiz et Pav.) A. DC.			0,3
Myricaceae	<i>Morella parvifolia</i> (Benth.) Parra-Os.	5,7*		
Myrsinaceae	<i>Cybianthus marginatus</i> (Benth.) Pipoly	0,6	0,4	0,2
Myrsinaceae	<i>Geissanthus andinus</i> Mez			0,8
Myrsinaceae	<i>Geissanthus</i> sp.			0,2
Myrsinaceae	<i>Myrsine andina</i> (Mez) Pipoly	2,6	0,7	0,7
Myrsinaceae	<i>Myrsine dependens</i> (Ruiz et Pav.) Spreng.	9,9*	8,7*	0,6

Continúa

Myrsinaceae	<i>Stylogyne</i> sp.			0,2
Myrtaceae	<i>Myrcianthes discolor</i> (Kunth) McVaugh	1,3	3,2	0,3
Myrtaceae	<i>Myrcianthes rhopaloides</i> (Kunth) McVaugh	0,4	1	
Myrtaceae	<i>Myrcianthes</i> sp.			0,2
Piperaceae	<i>Piper bogotense</i> C. DC.	0,3		
Piperaceae	<i>Piper andreanum</i> C. DC.			2,9*
Polygalaceae	<i>Monninia arbuscula</i> Chodat			0,2
Proteaceae	<i>Lomatia hirsuta</i> (Lam.) Diels	1,8*	1,8*	
Proteaceae	<i>Lomatia obliqua</i> R.Br.		0,4	
Proteaceae	<i>Oreocallis grandiflora</i> (Lam.) R. Br.	10,9*	2,6*	
Rhamnaceae	<i>Rhamnus granulosa</i> (Ruiz et Pav.) Weberb. ex M.C. Johnst.	1,5	0,8	
Rosaceae	<i>Hesperomeles ferruginea</i> (Pers.) Benth.	8,1*	6,4*	0,5
Rosaceae	<i>Hesperomeles obtusifolia</i> (Pers.) Lindl.			0,2
Rosaceae	<i>Prunus opaca</i> (Benth.) Walp.	0,3		
Rosaceae	<i>Prunus ovalis</i> var. <i>nummularia</i> Koehne		0,4	
Rubiaceae	<i>Guettarda aromatica</i> Poepp. et Endl.			0,4
Rubiaceae	<i>Palicourea amethystina</i> (Ruiz et Pav.) DC.	1,2*		
Rubiaceae	<i>Palicourea</i> sp.			0,7
Solanaceae	<i>Cestrum</i> sp.		0,4	
Solanaceae	<i>Cestrum tomentosum</i> L. f.			0,4
Solanaceae	<i>Iochroma cornifolium</i> (Kunth) Miers			0,3
Solanaceae	<i>Iochroma</i> sp.			0,2
Solanaceae	<i>Solanum asperolanatum</i> Ruiz et Pav.	0,3		0,9
Solanaceae	<i>Solanum cutervanum</i> Zahlbr.			0,5
Solanaceae	<i>Solanum hypacrarthrum</i> Bitter	0,3	0,4	
Styracaceae	<i>Styrax foveolaria</i> Perkins			0,2
Styracaceae	<i>Styrax loxensis</i> Perkins	1,2		
Symplocaceae	<i>Symplocos canescens</i> B. Stahl	1,6	0,4	0,2
Symplocaceae	<i>Symplocos quitensis</i> Brand	2,4	2,1	4,6
Verbenaceae	<i>Aegiphila monticola</i> Moldenke			0,3
Verbenaceae	<i>Duranta mutisii</i> L. f.			0,2
Verbenaceae	<i>Duranta obtusifolia</i> Kunth	0,3		

\* Especies indicadoras en las comunidades forestales.