



UNIVERSIDAD DE CUENCA

Facultad de Ciencias Agropecuarias
Carrera de Ingeniería Agronómica

Diversidad funcional y su relación con la dinámica en la biomasa de bosques nativos montanos, provincia del Azuay

Trabajo de titulación previo a
la obtención del título de
Ingeniera Agrónoma

Autoras:

Jessica Ximena Loja Mocha

CI: 0106829195

Correo electrónico: ximenaloja78@gmail.com

Eva Janneth Simbaña Marca

CI: 0106662604

Correo electrónico: evisjanneth@gmail.com

Director:

Ing. Ángel Oswaldo Jadán Maza M. Sc

CI: 1103298061

Cuenca. Ecuador

05-abril-2022

**Resumen:**

Los bosques nativos montanos poseen alta diversidad y proveen de bienes y servicios ecosistémicos. Para ello las características funcionales juegan un rol muy importante. Sin embargo, en la actualidad es necesario realizar investigación direccionada a generar conocimiento y evaluar la funcionalidad de las especies a través de rasgos funcionales. En esta investigación se generó información sobre los rasgos funcionales como predictores o indicadores de la biomasa aérea de la vegetación. El área de estudio fue en la provincia del Azuay, cantón Cuenca en bosques nativos montanos, secundarios y maduros, ubicados en altitudes entre 2900-3500 m s.n.m. Se evaluaron 28 parcelas permanentes de monitoreo en donde se midieron los rasgos funcionales de cada especie (RF) en individuos con ≥ 5 cm. Se midieron los siguientes rasgos funcionales: área foliar (AF), área foliar específica (AFE), contenido de materia seca (MS), densidad de madera (DM), diámetro a la altura del pecho (DAP), altura máxima (HT) y grosor foliar (Gr); estos rasgos fueron descritos mediante estadígrafos de medias y desviación estándar. Adicionalmente, se realizaron análisis de relación entre los RF con la altitud y edad de sucesión. Además, se midió la biomasa inicial de los años 2016-2017, la biomasa final en el año 2020 y el incremento medio anual de este periodo de tiempo. Finalmente se realizaron correlaciones simples de Pearson y Spearman entre los rasgos funcionales (predictores) y biomاسas (variables de respuesta). Como resultados, se obtuvo relaciones significativas en cuatro de los siete rasgos funcionales (RF) con la altitud. La edad de sucesión se correlacionó significativamente con todos los rasgos funcionales a excepción del grosor foliar ($P=1$). La biomasa inicial (BI) registró 65,5 Mg/ha, la biomasa final (BF) 76,3 Mg/ha y el incremento medio anual fue de 2,69 Mg/ha/año. El diámetro a la altura del pecho y altura máxima se correlacionaron fuerte y significativamente con la biomasa inicial y biomasa final, por lo tanto, son los rasgos funcionales que mayormente explican el almacenamiento de carbono en los bosques nativos montanos.

Palabras clave: Biomasa aérea. Rasgos funcionales. Incremento medio anual de biomasa. Bosques nativos montanos.



Abstract

Andean montane native forests have high diversity and provide ecosystem goods and services. For this, the functional characteristics play a very important role. However, it is necessary to carry out research to generate knowledge and evaluate the functionality of species through functional traits. In this research, information on functional traits was generated as predictors or indicators of aboveground biomass. The study area was in the Azuay province, Cuenca canton in Andean montane, secondary and mature forests, located at altitudes between 2900-3500 m. Twenty-eight permanent monitoring plots were monitored, where the functional traits of each species (RF) were measured in individuals with ≥ 5 cm DBH. The following functional traits were measured: leaf area (AF), specific leaf area (SFA), dry matter content (DM), wood density (DM), diameter at breast height (DBH), maximum height (HT) and leaf thickness (Gr). These traits were described by mean and standard deviation statisticians. Additionally, analyzes of the relationship between RF with altitude and age of succession were performed. The initial biomass was measured in the years 2016-2017, the final biomass in the year 2020 and the mean annual increase of this period of time. Finally, simple Pearson and Spearman correlations were performed between functional traits (predictors) and biomass (response variables). As results, significant relationships were obtained in four of the seven functional traits (RF) with altitude. Successional age was significantly correlated with all functional traits, except leaf thickness ($P=1$). The initial biomass (BI) registered 65.5 Mg/ha, the final biomass (BF) was 76.3 Mg/ha and the average annual increase was 2.69 Mg/ha/year. Diameter at breast height and height were strongly and significantly correlated with initial biomass and final biomass, therefore, they are the functional traits that mostly explain carbon storage in Andean montane forests.

Keywords: Biomass. Aboveground biomass. Functional traits. Mean annual biomass increment. Andean montane forests.



Índice

Resumen:	2
Abstract	3
AGRADECIMIENTOS	14
DEDICATORIA	15
1. INTRODUCCIÓN	16
2. OBJETIVOS	18
2.1. Objetivo General:	18
2.2. Objetivos específicos:	18
3. HIPÓTESIS	18
4. REVISIÓN DE LITERATURA	19
4.1. Bosques nativos	19
4.2. Diversidad funcional en bosques nativos montanos	19
4.3. Rasgos funcionales en la vegetación	20
4.4. Relación entre rasgos funcionales y biomasa aérea	21
5. MATERIALES Y MÉTODOS	23
5.1. Materiales y Equipos	23
5.2. Zona de estudio	23
5.3. Establecimiento de parcelas y toma de datos	24
5.4. Metodología	25
5.4.1. Metodología para el objetivo específico 1. “Caracterizar rasgos funcionales de la vegetación leñosa en bosques nativos montanos de la provincia del Azuay”	25
5.4.2. Metodología para el objetivo específico 2. “Describir los cambios en la biomasa aérea en dos periodos de tiempo en bosques nativos montanos de la provincia del Azuay”	26
5.4.3. Metodología para el objetivo específico 3. “Determinar qué rasgos funcionales explican los cambios de la biomasa aérea en bosques nativos montanos de la provincia del Azuay”	27
6. RESULTADOS	28
6.1. Rasgos funcionales de la vegetación leñosa (objetivo uno)	28
6.1.1. Relación entre rasgos funcionales con la altitud	28
6.1.2. Relación entre rasgos funcionales con la edad de sucesión	32
6.2. Cambios en la biomasa aérea en dos periodos de tiempo (objetivo dos)	32
6.3. Relación entre rasgos funcionales y la biomasa aérea (tercer objetivo)	34



7.	DISCUSIÓN	40
8.	CONCLUSIONES	44
9.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	45
	ANEXOS	52



LISTA DE TABLAS

Tabla 1 Ecuaciones para el cálculo de diferentes rasgos funcionales.	26
Tabla 2 Rasgos funcionales y sus valores medios, desviación estándar (D.E), valores máximos, mínimos y su diferencia.	28
Tabla 3 Prueba de Normalidad (Shapiro-Wilks) realizada a los rasgos funcionales.	29
Tabla 4. Correlaciones de Pearson y Spearman ($P < 0.05$) entre rasgos funcionales con la altitud registrada en parcelas de 500 m ² en bosques nativos montanos.....	30
Tabla 5 Correlaciones de Pearson y Spearman ($P < 0,05$) entre rasgos funcionales con la edad de sucesión registradas en parcelas de 500 m ² en bosques nativos montanos.	32
Tabla 6 <i>Correlaciones de Spearman ($P < 0.05$) entre variables de respuesta (biomasas), altitud (m s.n.m) y la edad registrada registradas en parcelas de 500 m² en bosques nativos montanos.</i>	33
Tabla 7. Correlaciones entre la biomasa inicial, biomasa final, incremento medio anual de biomasa y los rasgos funcionales, registradas en parcelas de 500 m ² en bosques nativos montanos.	35



LISTA DE FIGURAS

Figura 1 Mapa de ubicación de las parcelas a estudiar en la provincia del Azuay.	24
Figura 2 Gráfico de dispersión entre las correlaciones de: A) altitud y área foliar; B) Altitud con área foliar específica; C) Altitud con grosor foliar; D) Altitud con materia seca, en bosques nativos montanos.	31
Figura 3 Promedio de biomasa inicial (BI) y biomasa final (BF) registrados en parcelas de 500 m ² en bosques nativos montanos.	33
Figura 4. Gráficos de dispersión entre las correlaciones de A) área foliar específica con biomasa inicial, B) diámetro a la altura del pecho con biomasa inicial, C) densidad de la madera con biomasa inicial, D) área foliar con biomasa inicial, E) altura máxima con biomasa inicial, F) materia seca con biomasa inicial, G) materia seca con biomasa final, H) área foliar con biomasa final, I) densidad de la madera con biomasa final, J) área foliar específica con biomasa final, K) diámetro a la altura del pecho con biomasa final, L) altura máxima con biomasa final, M) altura máxima con incremento medio anual. Cada círculo representa una parcela de 500 m ²	39



LISTA DE ANEXOS

Anexo 1 Coordenadas de ubicación de las parcelas muestreadas.....	52
Anexo 2 Parcelas con su edad correspondiente.	53
Anexo 3 Gráfico de dispersión entre las correlaciones de: A) edad y área foliar; B) edad con área foliar específica; C) edad con diámetro a la altura del pecho-DAP; D) edad con altura máxima, en bosques nativos montanos.....	54
Anexo 4. Medición de DAP en campo.	55
Anexo 5 Medición de grosor foliar (GF) de las muestras adquiridas en campo.....	55
Anexo 6 Medición de diámetro (derecha) y longitud (izquierda) para la determinación de la densidad de la madera.	56
Anexo 7 Determinación de área foliar y área foliar específica.	56
Anexo 8 Determinación de la materia seca.....	56
Anexo 9 Hoja de campo, datos de altura y diámetro a la altura del pecho.	56



ABREVIATURAS Y SIMBOLOGÍA

MAE	Ministerio del Ambiente del Ecuador
AF	Área foliar
AFE	Área foliar específica
BI	Biomasa inicial
BF	Biomasa final
DAP	Diámetro a la altura del pecho.
DF	Diversidad funcional
IMAB	Incremento medio anual de biomasa
IBA	Incremento de biomasa aérea
RF	Rasgos funcionales
DM	Densidad de la madera
GF	Grosor foliar
HT	Altura máxima
MS	Materia seca foliar
Mg	Mega gramos
ha	Hectáreas
m s.n.m.	metros sobre el nivel del mar



Cláusula de licencia y autorización para publicación en el Repositorio Institucional

Jessica Ximena Loja Mocha en calidad de autora y titular de los derechos morales y patrimoniales del trabajo de titulación "Diversidad funcional y su relación con la dinámica en la biomasa de bosques nativos montanos, provincia del Azuay", de conformidad con el Art. 114 del CÓDIGO ORGÁNICO DE LA ECONOMÍA SOCIAL DE LOS CONOCIMIENTOS, CREATIVIDAD E INNOVACIÓN reconozco a favor de la Universidad de Cuenca una licencia gratuita, intransferible y no exclusiva para el uso no comercial de la obra, con fines estrictamente académicos.

Asimismo, autorizo a la Universidad de Cuenca para que realice la publicación de este trabajo de titulación en el repositorio institucional, de conformidad a lo dispuesto en el Art. 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior.

Cuenca, 05 de abril de 2022

Jessica Ximena Loja Mocha

C.I: 0106829195

Cláusula de Propiedad Intelectual

Jessica Ximena Loja Mocha, autora del trabajo de titulación "Diversidad funcional y su relación con la dinámica en la biomasa de bosques nativos montanos, provincia del Azuay", certifico que todas las ideas, opiniones y contenidos expuestos en la presente investigación son de exclusiva responsabilidad de su autor/a.

Cuenca, 05 de abril de 2022



Jessica Ximena Loja Mocha

C.I: 0106829195



Cláusula de licencia y autorización para publicación en el Repositorio Institucional

Eva Janneth Simbaña Marca, en calidad de autora y titular de los derechos morales y patrimoniales del trabajo de titulación “Diversidad funcional y su relación con la dinámica en la biomasa de boques nativos montanos, provincia del Azuay”, de conformidad con el Art. 114 del CÓDIGO ORGÁNICO DE LA ECONOMÍA SOCIAL DE LOS CONOCIMIENTOS, CREATIVIDAD E INNOVACIÓN reconozco a favor de la Universidad de Cuenca una licencia gratuita, intransferible y no exclusiva para el uso no comercial de la obra, con fines estrictamente académicos.

Asimismo, autorizo a la Universidad de Cuenca para que realice la publicación de este trabajo de titulación en el repositorio institucional, de conformidad a lo dispuesto en el Art. 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior.

Cuenca, 05 de abril de 2022

Eva Janneth Simbaña Marca

C.I: 0106662604



Cláusula de Propiedad Intelectual

Eva Janneth Simbaña Marca, autora del trabajo de titulación “Diversidad funcional y su relación con la dinámica en la biomasa de boques nativos montanos, provincia del Azuay”, certifico que todas las ideas, opiniones y contenidos expuestos en la presente investigación son de exclusiva responsabilidad de su autora.

Cuenca, 05 de abril de 2022

Eva Janneth Simbaña Marca

C.I: 0106662604



AGRADECIMIENTOS

Agradecemos infinitamente a la universidad de Cuenca por abrirnos las puertas y permitir formarnos como profesionales, a los diferentes docentes por los conocimientos impartidos durante la carrera y de manera especial a nuestro tutor de tesis Ing. Oswaldo Jadán por brindarnos su conocimiento, paciencia, sabiduría y tiempo durante este proceso.

Ximena Loja, Janneth Simbaña



DEDICATORIA

De manera especial, a Dios, por haberme dado salud y permitirme llegar a uno de los momentos donde la felicidad, no tiene precio. A mis abuelitos María y Manuel, por el sacrificio que hicieron para permitirme alcanzar, cada uno de mis sueños. A mis padres Juana y Marcelo por inculcarme el valor de la perseverancia y sobre todo por su apoyo incondicional. A mis tíos Bertha y Fabian por cada palabra de aliento y ser mi ejemplo a seguir. A mi hermana Gina por demostrarme que no debo rendirme, aun en los peores momentos. A mis amigos Nicolas y Paul quienes me acompañaron en este proceso, por su amor infinito y paciencia.

Ximena

Con el más sincero amor dedico este trabajo a Dios por ser la luz de mi camino y darme la sabiduría para alcanzar mis objetivos, mismos que no serían posibles sin el amor, educación y apoyo que me brindan mis padres Luz y Segundo, de manera especial a mis hermanas Angélica, Laura, Gabriela; quienes con sus palabras de aliento no me dejaron decaer para que siguiera adelante cumpliendo mis metas.

Janneth



1. INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales son ecosistemas altamente diversos por sus diferentes grupos taxonómicos que poseen. Algunos grupos están relacionados con las plantas vasculares, especialmente angiospermas que son las más importantes dentro de estos ecosistemas (Rafiqpoor et al., 2005; Wagner et al., 2018). Dentro de estos bosques tropicales se destacan los bosques nativos, que son considerados mundialmente uno de los centros con mayor riqueza de plantas vasculares (Jadán et al., 2017; Rafiqpoor et al., 2005). Dentro de los bosques existen grandes y pequeños remanentes de vegetación madura o primaria en donde se encuentran los atributos de la vegetación tanto cualitativos como cuantitativos (Grau et al., 1997; Hurtado-M et al., 2021; Xiang et al., 2013). También se destacan los bosques secundarios que son el resultado de la dinámica la regeneración natural, conocida como restauración ecológica pasiva (Aguirre Mendoza et al., 2017; Ríos, 2011).

Los parámetros cualitativos y cuantitativos de la vegetación arbórea de los bosques secundarios son el resultado de variables circundantes presentes en contextos particulares. Sobre estos parámetros se destaca la composición y diversidad florística, las cuales están condicionadas por variables ambientales o biológicas basadas en relaciones ecológicas intra e interespecíficas (Cabrera, 1976; Cayuela et al., 2006; Gentry, 1993). La edad de sucesión también favorece a la composición, diversidad y estructura de la vegetación secundaria (Jadán et al., 2021), siendo estos atributos fundamentales para caracterizar una comunidad vegetal. (DeWalt et al., 2003; Loza et al., 2010).

La vegetación de los bosques nativos montanos poseen atributos únicos, sin embargo estos sitios afrontan amenazas constantes por la deforestación, cambio del uso de la tierra, incendios, etc. (Foster, 2001) De acuerdo con el Ministerio del Ambiente y Agua (MAAE) y con los datos correspondientes al 2018, en Ecuador cada año se pierde alrededor de 94.353 ha de bosque, esto guarda una estrecha relación con el incremento de las actividades humanas y como consecuencia la reducción de la diversidad biológica y los servicios ecosistémicos (Jadán et al., 2016; López-Jiménez et al., 2019; Sanchez, 2015; Tapia-Armijos et al., 2015).

En la actualidad, algunas zonas andinas del Ecuador se presentan en forma de fragmentos o parches de bosques primarios y secundarios (Cartuche Toledo, 2016). La fragmentación de los



bosques afecta de forma parcial la diversidad taxonómica y funcional entre los gradientes de elevación (Santillán et al., 2019). Los grandes cambios suscitados en los bosques desarrollan una alta variación en la diversidad florística y la composición de especies (Cabido et al., 1991; Fischlin et al., 2007; Gurvich et al., 2005), generando un desequilibrio en las funciones de los ecosistemas forestales andinos (Córdova-Tapia & Zambrano, 2015). En los bosques nativos montanos la parte taxonómica es un elemento fundamental para entender el funcionamiento del ecosistema (Finegan et al., 2015).

Dentro de las funciones más sobresalientes de los bosques esta la fijación de carbono, llegando a capturar entre 20 y 40 toneladas por hectárea, de esta manera los bosques se consideran como uno de los sumideros más importantes en la Tierra (Cuesta et al., 2009; Guariguata & Ostertag, 2001). La fijación y almacenamiento de carbono ha sido indagado mediante rasgos funcionales que se definen como las características morfológicas, fisiológicas y fenológicas que influyen en el desarrollo biológico y ecológico a nivel de especie (Violle et al., 2007). Una variable importante dentro de los bosques nativos es la biomasa que permite relacionar la productividad de ciclaje de nutrientes y la captura y almacenamiento de carbono (Pompa-García & Yereña-Yamalliel, 2014). Aunque en los bosques secundarios el área basal y biomasa tienden a disminuir, estas variables son eficientes para la mitigación del cambio climático a través de las tasas de fijación de carbono (Asner et al., 2010; Guariguata & Ostertag, 2001).

En base a la existencia de una limitada información sobre la diversidad funcional y su relación con la dinámica en la biomasa, la presente investigación tiene como objetivo establecer relaciones entre los rasgos funcionales y la biomasa aérea de la vegetación existente en los bosques nativos montanos de la provincia del Azuay. La información generada servirá para demostrar la importancia de la conservación de estos pequeños o grandes fragmentos de bosque.



2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo General:

Evaluar la diversidad funcional y su relación con la dinámica en la biomasa leñosa de bosques nativos montanos de la provincia del Azuay.

2.2. Objetivos específicos:

- Caracterizar rasgos funcionales de la vegetación leñosa en bosques nativos montanos de la provincia del Azuay.
- Establecer cambios en la biomasa aérea en dos periodos de tiempo en bosques nativos montanos de la provincia del Azuay.
- Determinar qué rasgos funcionales explican los cambios de la biomasa aérea en bosques nativos montanos de la provincia del Azuay.

3. HIPÓTESIS

¿La biomasa aérea leñosa se incrementa positivamente en un periodo de tiempo o cambia positivamente cuando se incrementan los valores de los rasgos funcionales de la vegetación leñosa?

4. REVISIÓN DE LITERATURA

4.1. Bosques nativos

Los bosques nativos montanos son los centros de mayor riqueza florística a nivel mundial por presentar una alta biodiversidad y endemismo (Barthlott et al., 2007). También cumplen un rol importante en la provisión de servicios ecosistémicos como la captura de carbono y regulación de la provisión hídrica (Garavito et al., 2012; Girardin et al., 2014; Ricardo Grau et al., 2004; Silver et al., 2000). Los bosques son grandes sumideros de carbono al almacenar en su biomasa mediante la fotosíntesis. En 2012, los bosques ecuatorianos absorbieron cerca del 98,48 % del total de absorciones del país (Le Quéré et al., 2012; MAE, 2017). Pese a la diversidad y servicios que brinda es uno de los ecosistemas más amenazados como consecuencia de las altas tasas de deforestación y degradación, debido a la expansión agrícola-ganadera y la extracción de madera (Jadán et al., 2017).

La diversidad de los bosques nativos tiene componentes correlacionados como la diversidad de especies (número de especies) y la diversidad funcional (rango de atributos) (Tilman et al., 1997). La diversidad funcional desempeña un papel importante en la predicción de biomasa aérea dentro de los bosques nativos (Roscher et al., 2012), esto puede ser determinado a través de rasgos funcionales (Cardinale et al., 2012; Díaz et al., 2007).

Determinar la cantidad de biomasa aérea que almacenan los bosques es importante para calcular los contenidos de carbono (D'Amato et al., 2011). Sin embargo, los patrones de diversidad de los bosques nativos varían con la elevación y esto puede tener un impacto negativo en la biomasa aérea (Girardin et al., 2013; Girardin et al., 2010; Larjavaara & Muller-Landau, 2013). Bruijnzeel et al. (2011) menciona que a mayor altitud la diversidad y la altura del dosel disminuye, esto como respuesta a las posibles limitaciones en el crecimiento por la poca intervención de los factores ambientales.

4.2. Diversidad funcional en bosques nativos montanos

En los últimos años, varios estudios se han centrado en la importancia de la diversidad de caracteres o rasgos funcionales conocidos como diversidad funcional (DF), la cual interviene en la estabilidad y la productividad de los ecosistemas forestales (Diaz et al., 2004). La DF se define



como el valor, rango, distribución y abundancia relativa de los caracteres funcionales de los organismos que conforman un ecosistema (Díaz et al., 2007). Las definiciones de DF pueden agruparse en dos categorías: la primera, trata al organismo como unidad y enfatiza en la calidad y propiedades del organismo como los grupos funcionales y la segunda considera el rasgo como una unidad y destaca el rango y la distribución de los rasgos como la diversidad de rasgos funcionales (Hillebrand & Matthiessen, 2009; Schleuter et al., 2010).

Un elemento clave para cuantificar las perturbaciones registradas en los escenarios naturales es la diversidad funcional (Hillebrand & Matthiessen, 2009; Maire et al., 2015), también sirve para entender los procesos y funcionamiento de los ecosistemas (Chapin III et al., 2000; Díaz & Cabido, 2001; Loreau & Hector, 2001). Para determinar la DF se realiza un análisis de rasgos funcionales que son fundamentales para entender la adaptación de los distintos organismos que influyen en la diversidad taxonómica y la distribución de especies en un determinado ecosistema (Défaz Carrera, 2016; Sandquist & Cordell, 2007). Dentro de bosques tropicales los rasgos de hoja y tallo son influyentes en procesos de ciclaje de nutrientes, captura y almacenamiento de carbono (Cornelissen et al., 2003).

4.3. Rasgos funcionales en la vegetación

Los rasgos funcionales (RF) son características morfológicas, fisiológicas y fenológicas medibles a nivel individual (Díaz et al., 2011; Nieto et al., 2017; Perez-Harguindeguy et al., 2013; Violle et al., 2007). La medición de estos rasgos permite determinar las respuestas de la planta con respecto al crecimiento, reproducción y la supervivencia (Díaz & Cabido, 2001; McGill et al., 2006), por lo que es considerada una herramienta útil para explicar el rol de las especies en el ecosistema y sobre todo reconocer similitudes en las respuestas funcionales entre grupos de especies contrastantes (Bonilla, 2018). La selección de los rasgos funcionales depende del tipo de estudio (Petchey & Gaston, 2006) los cuales deben ser relevantes ecológicamente para comprender y explicar la relación existente de una planta con su entorno abiótico y biótico (Cornelissen et al., 2003).

Los rasgos funcionales propuestos por Casanoves et al. (2011); Cornelissen et al. (2003); Martín-López et al. (2007) Son de gran importancia para la biomasa aérea y los más empleados son: la cobertura de la copa del árbol, el diámetro a la altura del pecho (DAP), el área foliar de la

hoja (LA), contenido de materia seca de la hoja (LDMC), altura máxima de la planta (H max) (m), área foliar específica (AFE) y contenido foliar de materia seca (CFMS). Además de la densidad de la madera (DM) que está asociado con la supervivencia y el crecimiento de las plantas (Chave et al., 2009). Los rasgos foliares intervienen en los procesos de almacenamiento de carbono y ciclaje de nutrientes (Cornelissen et al., 2003). También, las plantas grandes invierten más biomasa en forma de hojas por lo que los rasgos foliares están asociados con el ingreso de carbono a través de la fotosíntesis (Herms & Mattson, 1992; Ruiz-Benito et al., 2014).

Algunos rasgos funcionales como la altura máxima y densidad de madera son rasgos vinculados a altas inversiones en estructura por unidad de biomasa, por lo que tienen alta influencia en el almacenamiento de carbono (Baker et al., 2004; Conti & Díaz, 2013; Finegan et al., 2015; Pulido, 2014; Wright et al., 2010). En un estudio realizado por Finegan et al. (2015) reportan que las medias ponderadas de la comunidad vegetal muestran que existe un alto porcentaje de biomasa en especies altas (H max), debido a la relación de la estatura de las especies adultas para el crecimiento y supervivencia en los sistemas de dosel alto y cerrado (Kitajima & Poorter, 2010; Poorter et al., 2006). Tomando en consideración lo antes mencionado es indispensable realizar estudios sobre rasgos funcionales que ayudarían a entender varios aspectos, como la diversidad funcional y también el incremento de la biomasa.

4.4. Relación entre rasgos funcionales y biomasa aérea

La biomasa aérea hace referencia a la cantidad de materia viva que contienen los bosques y que está por encima del suelo, tales como las hojas, tallos o ramas (Duque et al., 2021). Determinar la biomasa aérea a través de los rasgos funcionales como el diámetro a la altura del pecho (DAP), altura y densidad de la madera son menos destructivos que usar otros métodos (Acosta-Mireles et al., 2002), y también al hacer uso de ecuaciones alométricas para cuantificar el almacenamiento de biomasa (Litton & Boone Kauffman, 2008). Estos rasgos estudian la respuesta de las especies a variaciones ambientales y su efecto en los procesos del ecosistema (Díaz & Cabido, 2001).

Finegan et al. (2015) indica que los rasgos funcionales son importantes indicadores de biomasa, haciendo énfasis en el rasgo de área foliar específica (AFE). Los valores máximos de AFE se relacionan con la concentración foliar de nitrógeno (NF) (Powers & Tiffin, 2010). Montes-



Pulido et al. (2017) aseveran que los árboles para su crecimiento requieren grandes superficies foliares y altas concentraciones de nitrógeno (Sterck & Schieving, 2011). Mientras que Honorio Coronado and Baker (2010) afirman que los valores de biomasa varían de acuerdo a las condiciones ambientales y físicas de cada lugar. Así también la altura (H) de la especie es un rasgo funcional importante porque se relaciona con los valores altos de biomasa (Baker et al., 2004; Finegan et al., 2015; Wright et al., 2010). Falster et al. (2011) confirma también que mayor altura de los árboles, la biomasa sea aérea o subterránea se incrementa. Por lo tanto, hacer uso de los rasgos funcionales como predictores de biomasa es una opción de fácil medición, además contribuyen al monitoreo y posteriormente realizar estudios que podrán servir para evaluar el estado de conservación de bosques.

Existen dos formas para estimar la biomasa los cuales son a través de métodos de medición directa e indirecta (Klinge et al., 1975). El método destructivo o directo implica tumbiar los árboles y este generalmente ofrece mayor precisión puesto que los cálculos implican una sola etapa (DAP a biomasa). Por lo contrario, el método indirecto o no destructivo requiere varias etapas donde la estimación depende de la veracidad de los datos (Brown, 1997; Lara & Timoté, 2010; Penman et al., 2003; Schlegel, 2001). Las mediciones dasométricas son una alternativa apropiada para predecir la producción de biomasa (Ares et al., 2002; Lara & Timoté, 2010). En un estudio realizado por Cuenca et al. (2014) en bosques de tierras bajas en la Amazonía del Ecuador, determinó la biomasa aérea a partir del uso de rasgos funcionales (método no destructivo) como diámetro a la altura del pecho (DAP), altura comercial (HC), altura máxima (HT), dando como resultado una biomasa aérea de 124,85 Mg/ha y carbono total de 62,43 Mg C/ha.



5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Materiales y Equipos

Para el levantamiento de la información y la identificación de las muestras botánicas se utilizaron los siguientes materiales: balanza, tijeras de podar, machetes, martillo, clavos, placas, GPS, calibrador, cámara fotográfica, fichas de campo, fundas plásticas, bolsas de papel, cinta métrica, cinta diamétrica, brújula, balanza y navaja. También se utilizaron los siguientes equipos: equipo de medición del Índice de Área Foliar - IAF, estufa secadora, hipsómetro.

5.2. Zona de estudio

El área de estudio está ubicada en el Sur del Ecuador, provincia del Azuay, dentro de bosques nativos, secundarios y maduros. De acuerdo a las formaciones de los remanentes vegetales, estos pertenecen al bosque montano alto (MAE, 2013). Estos bosques forman parte de áreas de interés hídrico ya que están por encima de las captaciones de agua para centros poblados de parroquias del Cantón Cuenca. Los mismos se encuentran ubicados en las localidades de Pillachiquir, Gañadel, Irquis, Santa Ana, Nero y Llaviuco (Jadán et al., 2021; Jadán et al., 2017), cuyas altitudes van desde los 2800 m s.n.m. hasta los 3500 m s.n.m. Las temperaturas con sus promedios anuales oscilan entre 6° C y 12° C (MAE, 2013). (Figura 1).

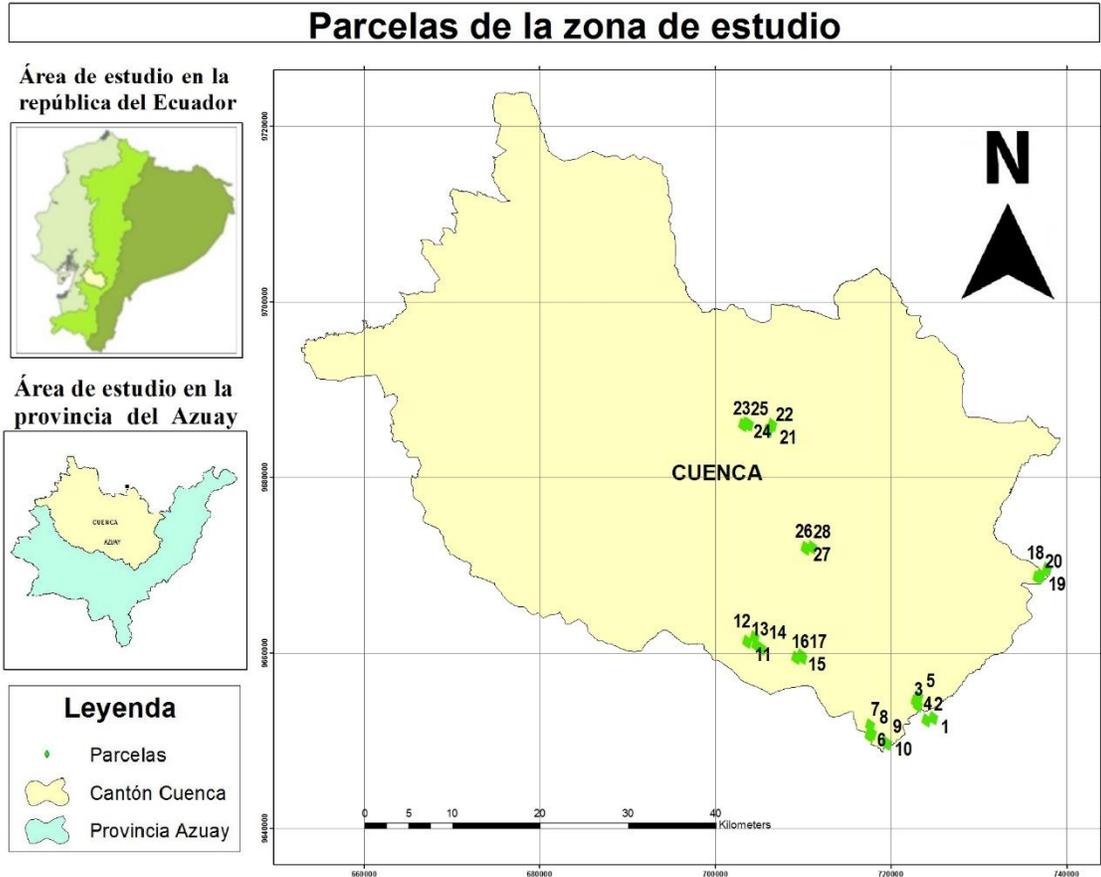


Figura 1 Mapa de ubicación de las parcelas a estudiar en la provincia del Azuay.

5.3. Establecimiento de parcelas y toma de datos

Dentro del área de investigación se monitorearon 28 parcelas permanentes de muestreo las cuales tienen un área de 500 m² (25 m × 20 m) cada una. Estas parcelas fueron instaladas en parches de bosques, en paisaje fragmentado del Cantón Cuenca, provincia del Azuay durante los años 2016-2017 cuyos datos iniciales fueron publicados por Jadán et al. (2017) y Jadán et al. (2021). La distancia horizontal mínima entre cada parcela fue de al menos de 500 m, para lograr independencia de los datos (Benalcázar & Toledo, 2020). Los análisis estadísticos se describen en la metodología de cada objetivo.



Una vez ubicadas las parcelas, se procedió a tomar datos de DAP y altura. También se tomaron muestras botánicas de cada especie para medir los rasgos funcionales (Ver 5.4.1).

5.4. Metodología

5.4.1. Metodología para el objetivo específico 1. “Caracterizar rasgos funcionales de la vegetación leñosa en bosques nativos montanos de la provincia del Azuay”

Para la medición de los rasgos funcionales de cada especie se recolectaron muestras botánicas de madera y hojas de al menos seis individuos en diferentes parcelas, con un diámetro a la altura del pecho (DAP; 1.3 m sobre el nivel del suelo) ≥ 5 cm. Para la identificación taxonómica se consideró las bases de datos levantadas en los años 2016 y 2017 y los códigos presentes en cada árbol. A nivel de laboratorio se midieron los siguientes rasgos funcionales: a) área foliar – AF (mm^2), b) área foliar específica – AFE (mm^2/g), c) contenido de materia seca foliar- MS (g), d) densidad de la madera - DM (g/cm^3), e) diámetro a la altura del pecho - DAP (cm), f) altura máxima - HT (m) y g) grosor foliar - GF (mm).

El AF se midió de al menos cinco hojas de cada individuo (6 individuos al azar por especie) utilizando un scanner digital LI-COR modelo LI-3100C Área meter. De estas muestras se obtuvieron los pesos de masa fresca, posterior a esto se las colocó en una estufa a 90°C por 48 horas para determinar la materia seca foliar. El AFE se calculó como la proporción entre el AF y la masa seca. (Ecuación 1, Tabla 1). La MS se determinó dividiendo la masa seca foliar para la masa fresca (Ecuación 2, Tabla 1). La DM se calculó como la relación de la masa seca de la madera y su volumen fresco (Ecuación 4, Tabla 1); para ello, se recolectó muestras de ramas sin nudos (≥ 2 cm de diámetro) de cinco individuos por cada especie, tal como lo recomiendan Swenson and Enquist (2008). El volumen se calculó mediante la medición de sus áreas en dos secciones además de su longitud (Ecuación 3, Tabla 1), mientras que para la obtención del peso seco de la rama se utilizó una estufa a 90°C por 48 horas. La H se midió con la ayuda de un hipsómetro para comprobar con los datos iniciales, en caso de que existieran diferencias en las estimaciones de las alturas. El DAP ≥ 5 cm fue medidos con una cinta diamétrica para cada individuo de las especies. Los datos tomados de estas dos últimas variables fueron promediados a nivel de parcela.

Las variables de respuesta en este objetivo fueron descritas mediante los siguientes estadígrafos: media de todos los rasgos funcionales, desviación estándar, rangos entre los menores

y mayores valores y diferencia entre mayores y menores valores de todos los rasgos funcionales. Adicionalmente se realizó un análisis de relaciones entre las variables de respuesta con la altitud y edad de sucesión. Esto permitió conocer los patrones de distribución de los rasgos funcionales en nuestro gradiente de estudio en bosques que tienen diferentes edades de sucesión. La edad de sucesión fue tomada del estudio realizado por (Jadán et al., 2021) que contiene las mismas parcelas de investigación. Para ello se utilizaron correlaciones lineales de Pearson (con datos de las variables de respuesta normales) y Spearman (datos no normales) con un $P < 0,05$.

Tabla 1 Ecuaciones para el cálculo de diferentes rasgos funcionales.

Ecuaciones

$$1. \text{ AFE (mm}^2\text{)} = \frac{\text{Area foliar}}{\text{Materia seca}}$$

$$2. \text{ MS (g)} = \frac{\text{Masa seca}}{\text{Masa fresca}}$$

$$3. \text{ Vol. (cm}^3\text{)} = \frac{(\text{Área 1} \times \text{Área 2})}{2} \times \text{longitud de la rama}$$

$$4. \text{ DM (g/cm}^3\text{)} = \frac{\text{Peso seco}}{\text{Volúmen}}$$

$$5. \text{ BA (Mg/ha)} = 0.0673 \times (\text{DM} \times \text{DAP}^2 \times \text{Altura del árbol})^{0.976}$$

$$6. \text{ IBA (Mg/ha)} = \text{BF} - \text{BI}$$

$$7. \text{ IMAB (Mg/ha/año)} = \frac{\text{IBA}}{\text{Año de medición final} - \text{Año de medición inicial}}$$

5.4.2. Metodología para el objetivo específico 2. “*Describir los cambios en la biomasa aérea en dos periodos de tiempo en bosques nativos montanos de la provincia del Azuay*”

La biomasa aérea en estrato arbustivo y arbóreo del Bosque montano andino fue estimada en dos periodos de tiempo: la biomasa aérea inicial (BI) correspondiente a la de los años 2016-2017 y; la biomasa aérea final (BF) que corresponde para el año 2020. Para determinar la biomasa aérea de los individuos leñosos ≥ 5 cm DAP se utilizó las variables medidas en el primer objetivo



(DAP, DM y H) obtenidos en el primer objetivo. Estas variables fueron utilizadas dentro de un modelo alométrico para bosques nativos montanos, generada por Chave et al. (2014). (Ecuación 5; Tabla 1).

Con los datos de biomasa aérea inicial (BI) y biomasa aérea final (BF), se procedió a determinar el incremento de biomasa aérea (IBA) suscitado en los dos periodos, mediante la ecuación 6 (Tabla 1). Para la determinación de diferencias significativas entre biomosas se realizó una prueba de “t de Student” usando sus respectivas medias. Posteriormente se calculó el incremento medio anual de biomasa (IMAB), mediante una relación entre el incremento de biomasa aérea para la diferencia entre los años de medición (Ecuación 7; Tabla 1).

5.4.3. Metodología para el objetivo específico 3. *“Determinar qué rasgos funcionales explican los cambios de la biomasa aérea en bosques nativos montanos de la provincia del Azuay”*

Con los datos obtenidos de los rasgos funcionales, considerando a estas como variables independientes o explicativas se realizó correlaciones simples con los datos de biomosas (BI, BF y IMAB) siendo estas últimas variables de respuesta. Se realizaron correlaciones de Pearson ($P < 0.05$) con datos normales de las variables de respuesta y Spearman con datos no normales.

Para visualizar con mayor detalle las correlaciones positivas o negativas, se realizó gráficos de dispersión entre las variables de respuesta (BI, BF e IMAB) y las variables explicativas (rasgos funcionales), de las correlaciones que resultaron significativas ($P < 0.05$).

6. RESULTADOS

6.1. Rasgos funcionales de la vegetación leñosa (objetivo uno)

Los diferentes rasgos funcionales evaluados dentro del área de estudio mostraron alta variación. El AF varió seis veces, el AFE varió veinte veces, MS varió tres veces, GF varió cuatro veces, DM varió dos veces, DAP varió cuatro veces y HT varió 3,8 veces. Estas variaciones se basaron en los valores máximos y mínimos registrados en las 28 parcelas (Tabla 2). Estas variaciones también se pueden evidenciar a través del coeficiente de variación.

Tabla 2 Rasgos funcionales y sus valores medios, desviación estándar (D.E), valores máximos, mínimos y su diferencia.

Variables	Número de parcelas	Media	D.E.	CV %	Mínimo	Máximo
AF (mm²)	28	2635,9	1313,2	49,8	1034,2	6467,6
AFE (mm²/g)	28	9,3	7,1	76,7	1,7	35,1
MS (g)	28	0,4	0,1	30,1	0,2	0,6
GF (mm)	28	0,2	0,1	44,6	0,1	0,4
DM (g/cm³)	28	0,5	0,1	18,8	0,3	0,6
DAP (cm)	28	12,1	5,5	45,7	6,7	28,7
HT (m)	28	7,2	2,8	38,8	3,8	14,4

AF=área foliar (mm²); AFE= área foliar específica (mm²/g); MS=materia seca foliar (g); GF=grosor foliar (mm); DM=densidad de la madera (g/cm³); DAP=diámetro a la altura del pecho (cm); HT=altura máxima (m).

6.1.1. Relación entre rasgos funcionales con la altitud

De acuerdo a la prueba de normalidad de Shapiro Wilks, los datos que no presentaron normalidad ($p > 0.05$) fueron: Biomasa inicial; Biomasa final; Incremento medio anual de biomasa y área foliar específica. Para estos datos se tuvo que recurrir a las correlaciones de Spearman (*).

Tabla 3 Prueba de Normalidad (Shapiro-Wilks) realizada a los rasgos funcionales.

Variable	n	Media	D.E.	W*	p (Unilateral D)
RDUO BI (Mg/ha)	28	0	32.12	0.87	0.006
RDUO BF (Mg/ha)	28	0	31.11	0.9	0.040
RDUO IMAB (Mg/ha/año)	28	0	3.59	0.81	<0.0001
RDUO AF (mm ²)	28	-1.40E-12	971.2	0.94	0.295
RDUO AFE (mm ² /g)	28	0	5.09	0.81	<0.0001
RDUO GF (mm)	28	0	0.07	0.93	0.179
RDUO MS (g)	28	0	0.09	0.98	0.961
RDUO DM (g/cm ³)	28	0	0.07	0.93	0.227
RDUO HT (m)	28	0	1.36	0.95	0.460
RDUO DAP (cm)	28	0	2.19	0.94	0.339

Según las correlaciones de Pearson y Spearman (*), cuatro relaciones fueron significativas entre los rasgos funcionales con la altitud ($P < 0,05$) (Tabla 4). El AF, AFE y GF se correlacionaron positivamente con la altitud (Figura 2: A, B, C; respectivamente). Opuestamente, la MS se correlaciono negativamente (Figura 2 D). La DM, DAP y HT no se correlacionaron significativamente.

Tabla 4. Correlaciones de Pearson y Spearman ($P < 0.05$) entre rasgos funcionales con la altitud registrada en parcelas de 500 m² en bosques nativos montanos.

Variable (1)	Variable (2)	N	r	P-valor
AF (mm²)	Altitud (m s.n.m.)	28	0,52	0,0049
*AFE (mm²/g)	Altitud (m s.n.m.)	28	0,46	0,01
GF (mm)	Altitud (m s.n.m.)	28	0,50	0,01
MS (g)	Altitud (m s.n.m.)	28	-0,40	0,03
DM (g/cm³)	Altitud (m s.n.m.)	28	-0,29	0,14
DAP (cm)	Altitud (m s.n.m.)	28	0,30	0,12
HT (m)	Altitud (m s.n.m.)	28	0,22	0,25

*AF=área foliar (mm²); AFE= área foliar específica (mm²/g); MS=materia seca (gr); GF=grosor foliar (mm); DM=densidad de la madera (g/cm³); DAP=diámetro a la altura del pecho (cm); HT=altura máxima (m); r: coeficiente de correlación; * Correlaciones de Spearman.*

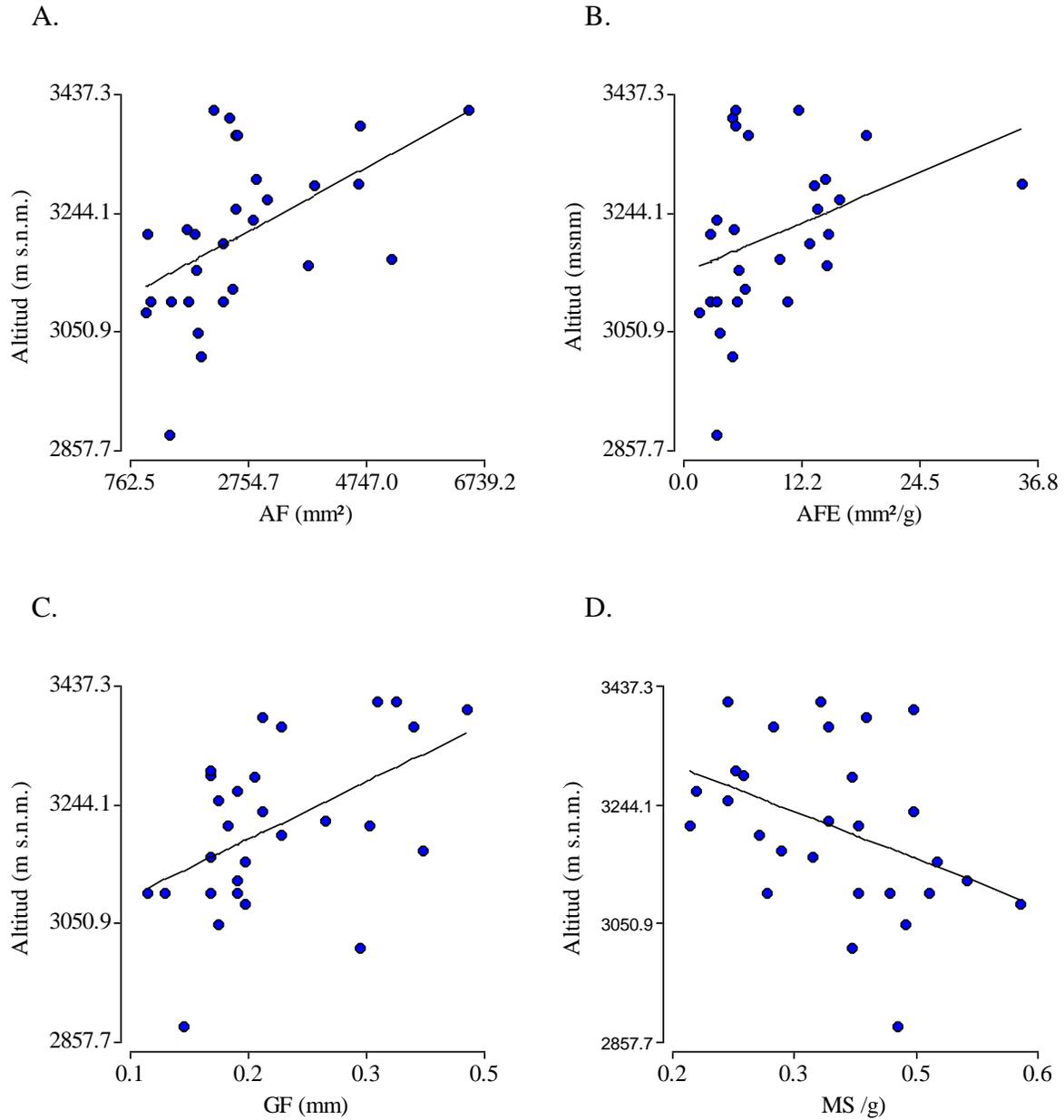


Figura 2 Gráfico de dispersión entre las correlaciones de: A) altitud y área foliar; B) Altitud con área foliar específica; C) Altitud con grosor foliar; D) Altitud con materia seca, en bosques nativos montanos.

6.1.2. Relación entre rasgos funcionales con la edad de sucesión

De acuerdo a las correlaciones de Pearson y Spearman (*), todos los rasgos funcionales fueron estadísticamente significativos ($P < 0,05$) con la edad de sucesión a excepción del GF ($P = 1$; Tabla 4). Los rasgos de MS, GF y DM se correlacionaron negativamente con la edad de sucesión.

Tabla 5 Correlaciones de Pearson y Spearman ($P < 0,05$) entre rasgos funcionales con la edad de sucesión registradas en parcelas de 500 m² en bosques nativos montanos.

Variable (1)	Variable (2)	N	r	P-valor
AF (mm ²)	Edad (años)	28	0,57	0,0014
*AFE (mm ² /g)	Edad (años)	28	0,69	0,00049
GF (mm)	Edad (años)	28	-0,00058	1
MS (g)	Edad (años)	28	-0,55	0,0024
DM (g/cm ³)	Edad (años)	28	-0,60	0,00072
DAP (cm)	Edad (años)	28	0,86	<0,0001
HT (m)	Edad (años)	28	0,81	<0,0001

AF=área foliar (mm²); AFE= área foliar específica (mm²/g); MS=materia seca (gr); GF=grosor foliar (mm); DM=densidad de la madera (g/cm³); DAP=diámetro a la altura del pecho (cm); HT=altura máxima (m); r: coeficiente de correlación; * Correlaciones de Spearman

6.2. Cambios en la biomasa aérea en dos periodos de tiempo (objetivo dos)

La biomasa inicial (BI) registró un promedio de 65,5 Mg/ha, mientras que la biomasa final (BF) registró 76,3 Mg/ha (Figura 3). La prueba T de Student identificó que el incremento medio anual de la biomasa en los dos periodos de tiempo presentó diferencias significativas ($P < 0,0001$). Tras la determinación de significancia entre biomasa, se determinó que el incremento medio anual de la biomasa fue de 2,69 Mg/ha/año.

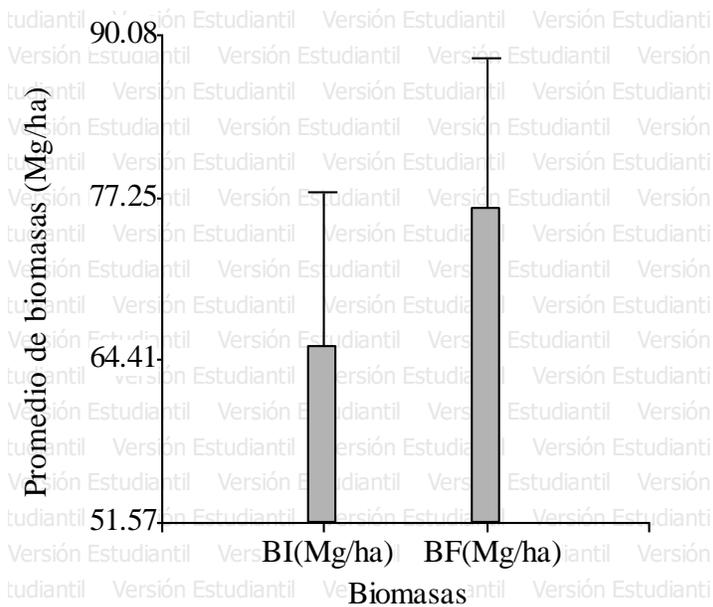


Figura 3 Promedio de biomasa inicial (BI) y biomasa final (BF) registrados en parcelas de 500 m² en bosques nativos montanos.

Las correlaciones de Spearman presentaron correlaciones positivas y significativas entre la biomasa inicial (BI) y biomasa final (BF) con la altitud y edad de sucesión. Sobre estos resultados las biomosas mostraron fuertes correlaciones con la edad de sucesión ($r > 0,9$) con respecto a la biomasa inicial y la edad de sucesión.

Tabla 6 Correlaciones de Spearman ($P < 0.05$) entre variables de respuesta (biomasas), altitud (m s.n.m) y la edad registrada registradas en parcelas de 500 m² en bosques nativos montanos.

Biomasa	Altitud y edad	N	R	p-valor
BI (Mg/ha)	Altitud (m s.n.m.)	28	0,48	0,01
BI (Mg/ha)	Edad (años)	28	0,91	<0,0001
BF (Mg/ha)	Altitud (m s.n.m.)	28	0,52	0,0043
BF (Mg/ha)	Edad (años)	28	0,92	<0,0001
IMAB (Mg/ha/año)	Altitud (m s.n.m.)	28	0,23	0,24
IMAB (Mg/ha/año)	Edad (años)	28	0,34	0,08

BI=Biomasa inicial (Mg/ha); BF=Biomasa final (Mg/ha); IMAB=Incremento medio anual de biomasa (Mg/ha/año); r: coeficiente de correlación.

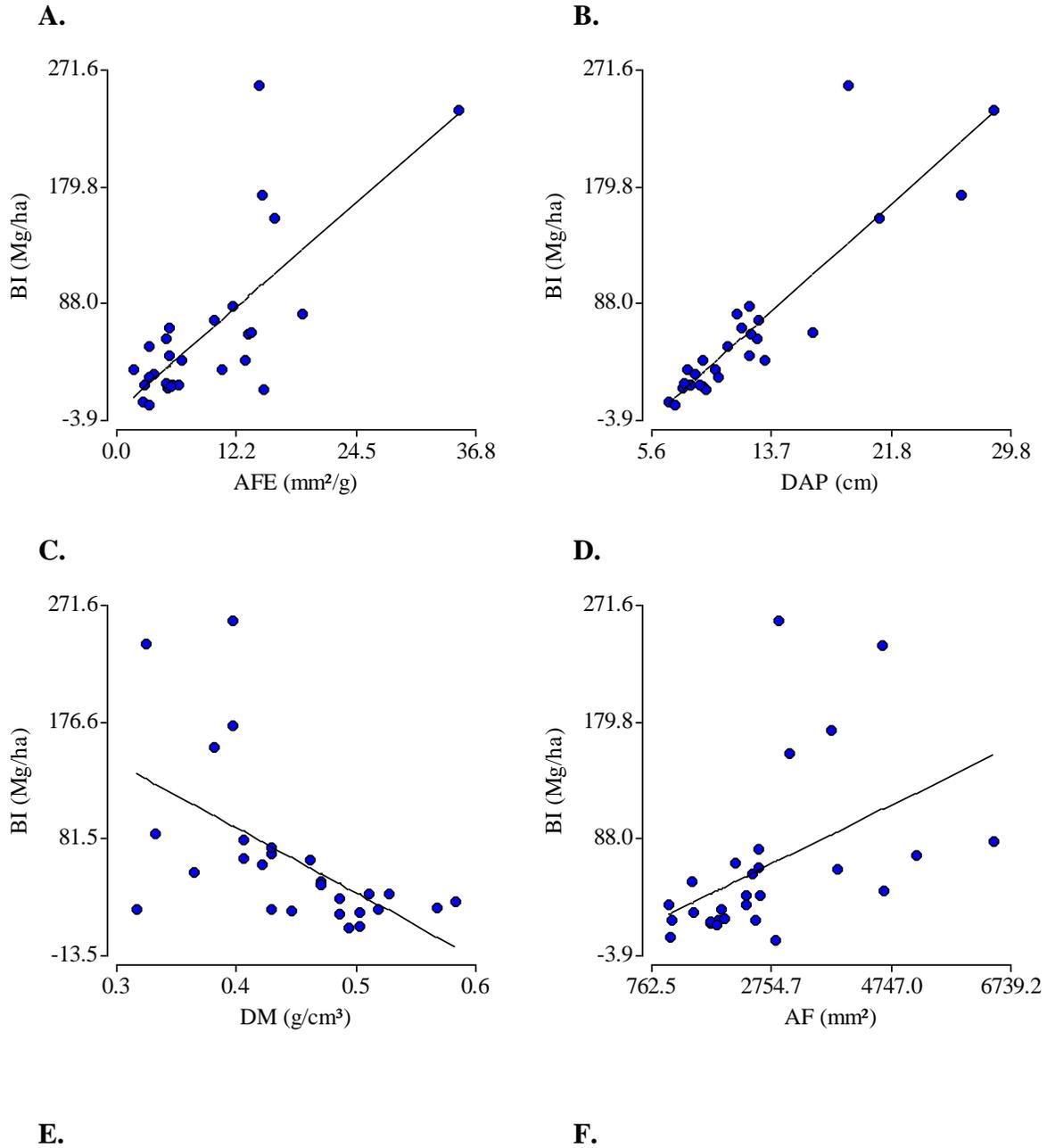
6.3. Relación entre rasgos funcionales y la biomasa aérea (tercer objetivo)

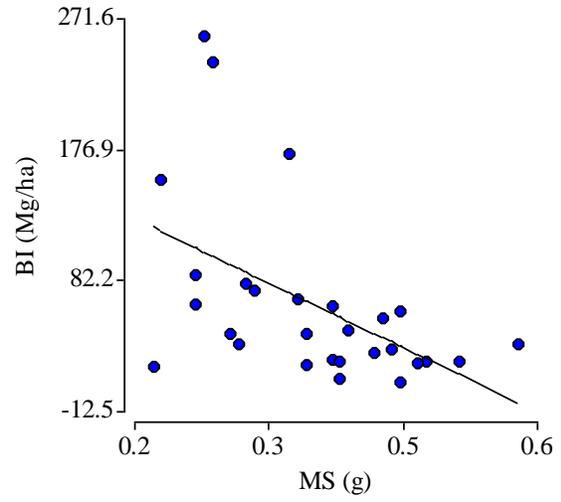
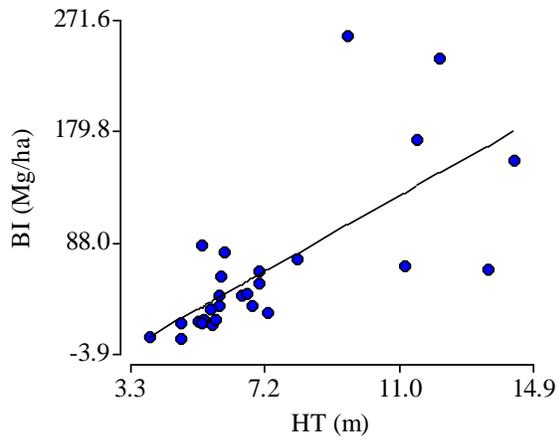
La biomasa inicial se correlacionó positiva y significativamente con cuatro rasgos funcionales: AFE ($r = 0,61$; Figura 4-A), DAP ($r = 0,9$; Figura 4-B), AF ($r = 0,66$; Figura 4-D) y HT ($r = 0,8$; Figura 4-E) (Tabla 6). También se correlacionó negativa y significativamente con la DM ($r = -0,67$; Figura 4-C) y MS ($r = -0,54$; Figura 4-F). En cuanto a la biomasa final, se correlacionó positiva y significativamente con cuatro rasgos funcionales: AF ($r = 0,67$; Figura 4-H), AFE ($r = 0,63$; Figura 4-J), DAP ($r = 0,89$; Figurar 4-K) y HT ($r = 0,82$; Figura 4-L). También se correlacionó negativa y significativamente con la MS ($r = -0,52$; Figura 4-G) y DM ($r = -0,63$; Figura 4-I). El incremento medio anual de biomasa no se correlacionó significativamente con ningún rasgo funcional, sin embargo, la mayor correlación fue con la HT ($r = 0,38$; Figura 4-M).

Tabla 7. Correlaciones entre la biomasa inicial, biomasa final, incremento medio anual de biomasa y los rasgos funcionales, registradas en parcelas de 500 m² en bosques nativos montanos.

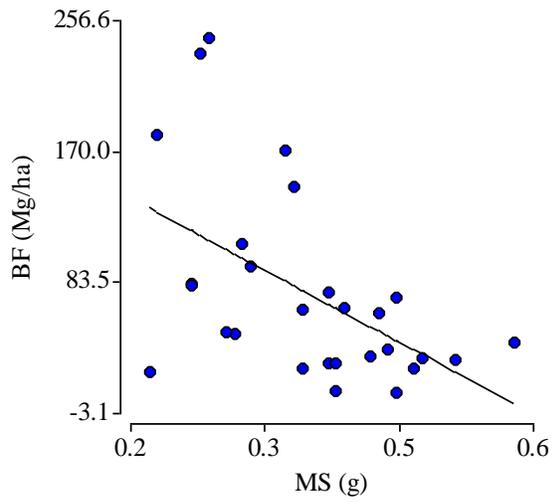
	Biomasa inicial (n=28)		Biomasa final (n=28)		Incremento medio de biomasa (n=28)	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
AF (mm²)	0,66	0,0006	0,67	0,0005	0,16	0,42
AFE (mm²/g)	0,61	0,0005	0,63	0,0003	0,13	0,51
MS (gr)	-0,54	0,0028	-0,52	0,0043	-0,01	0,96
GF (mm)	0,03	0,89	0,06	0,75	0,35	0,06
DM (cm³/g)	-0,67	0,0001	-0,63	0,0004	-0,07	0,73
DAP (cm)	0,9	<0,0001	0,89	<0,0001	0,26	0,18
HT (m)	0,8	<0,0001	0,82	<0,0001	0,38	0,05

AF=área foliar (mm²); *AFE*= área foliar específica (mm²/g); *MS*=materia seca (gr); *GF*=grosor foliar (mm); *DM*=densidad de la madera (g/cm³); *DAP*=diámetro a la altura del pecho (cm); *HT*=altura máxima (m); *r*: coeficiente de correlación.

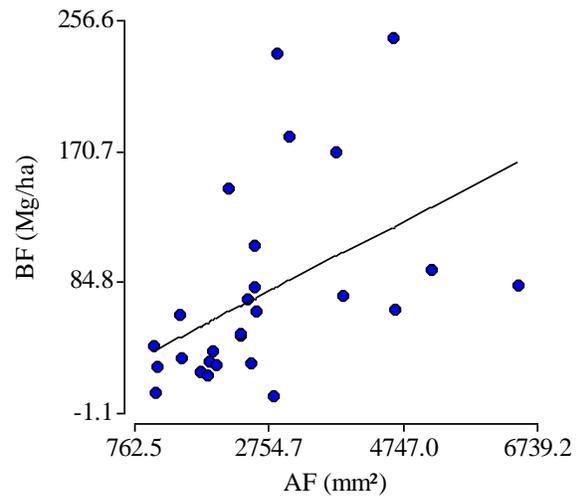




G.

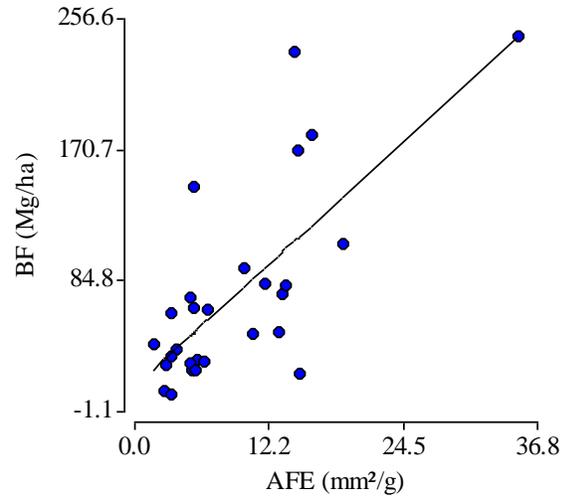
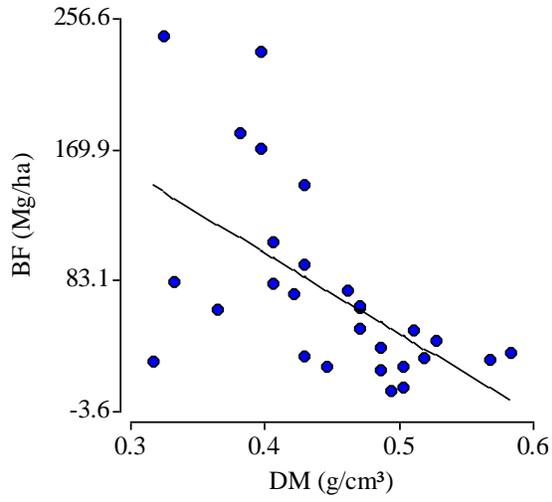


H.

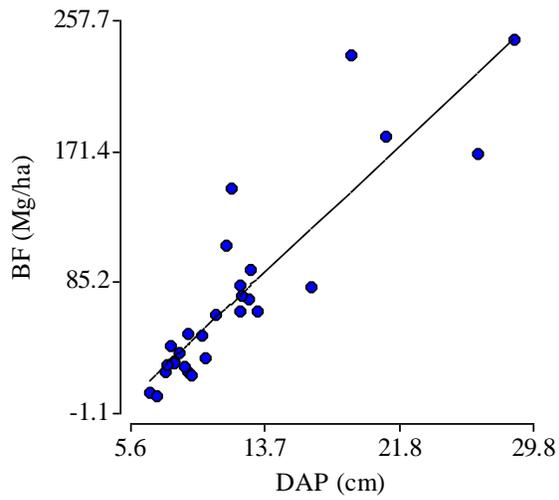


I.

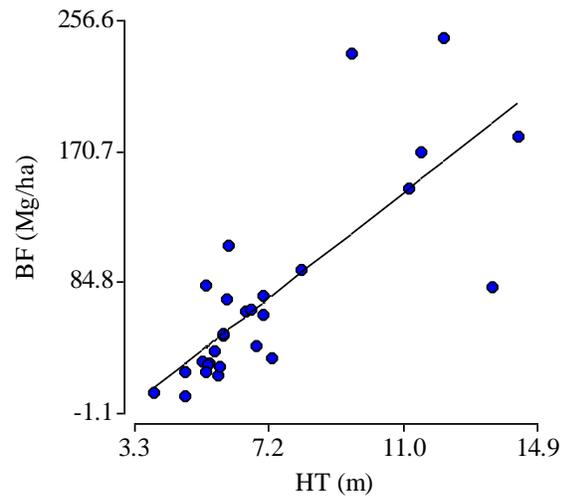
J.



K.



L.



M.

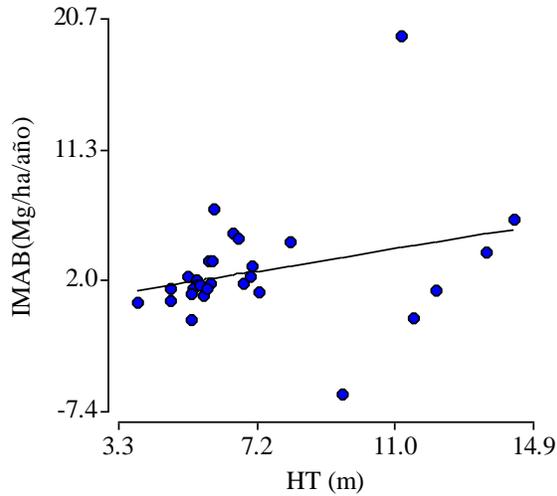


Figura 4. Gráficos de dispersión entre las correlaciones de A) área foliar específica con biomasa inicial, B) diámetro a la altura del pecho con biomasa inicial, C) densidad de la madera con biomasa inicial, D) área foliar con biomasa inicial, E) altura máxima con biomasa inicial, F) materia seca con biomasa inicial, G) materia seca con biomasa final, H) área foliar con biomasa final, I) densidad de la madera con biomasa final, J) área foliar específica con biomasa final, K) diámetro a la altura del pecho con biomasa final, L) altura máxima con biomasa final, M) altura máxima con incremento medio anual. Cada círculo representa una parcela de 500 m².

7. DISCUSIÓN

Relación entre rasgos funcionales y altitud

En las correlaciones de Pearson y Spearman realizadas entre los rasgos funcionales (7) y la altitud, cuatro relaciones presentaron significancia $P < 0,05$ siendo estos AF, AFE, GF y MS. Esto es corroborado por Garnica Díaz and Saldarriaga Rivera (2017) y Ruiz Osorio (2013) quienes afirman que, la variación del área foliar se relaciona con la altitud, es decir, a medida que incrementa la altitud los valores de AFE y AF aumentan. También el AFE será mayor según la cantidad de recursos disponga así como agua y nutrientes (Cornelissen et al., 2003).

Chave et al. (2006) estableció que la relación entre MS disminuye a medida que va ganando altitud, lo cual es similar a nuestros resultados. Varios estudios han demostrado que las plantas modifican su morfología a lo largo de gradientes altitudinales como estrategia para mitigar las condiciones climáticas limitantes (Filella & Peñuelas, 1999; Körner, 2003). Por otra parte, la DM (densidad de madera) presentó valores negativos en relación a la altitud. Esto concuerda con lo establecido por Chave et al. (2006); Giraldo-Pamplona et al. (2012), quienes indican que los valores bajos de DM se asocian con el incremento de la altitud. También se afirma que este rasgo puede variar según los niveles de adaptación de las especies a las variaciones climáticas (Garnica Díaz & Saldarriaga Rivera, 2017).

Baraloto et al. (2010) menciona que existe relación entre las características de la madera y el rendimiento de la planta, pues se encuentran fuerte y significativamente correlacionadas entre los rasgos de la hoja y los de la madera. Es así que la AF (área foliar) tiende a disminuir significativamente con el aumento de la DM. Por lo tanto, las especies que tiene baja densidad de madera poseen valores mayores de AF (Ishida et al., 2008). Este patrón presentó nuestros resultados teniendo $AF = 0,52$ y $DM = -0,29$.

Relación entre rasgos funcionales con la edad de sucesión

De las relaciones entre rasgos funcionales y edad, se registró 6 correlaciones significativas. Estas relaciones posiblemente se deban a la plasticidad que tiene la vegetación como respuesta a un proceso evolutivo, permitiendo a los individuos adaptarse y sobrevivir a las diferentes condiciones ambientales. (Fattorini & Halle, 2004). En nuestro estudio los rasgos funcionales



presentan una correlación positiva entre DAP y HT con la edad de sucesión. Aguirre, (2019) menciona que la altura aumenta según el proceso de sucesión ecológica en maduración y con la edad de sucesión, confirmando los resultados obtenidos.

Otro de los rasgos funcionales que presentan relaciones positivas son el AF y AFE. Se menciona que los rasgos de AF y AFE tienden a incrementar con la edad del abandono, es decir, los valores bajos en sitios jóvenes, los cuales se incrementan en los bosques maduros (Becknell & Powers, 2014; Fernandez-Alvarez et al., 2004). Por otra parte, Buzzard et al. (2016) menciona que en los bosques maduros los valores de AFE son mayores y tienen una mayor eficiencia para el aprovechamiento de recursos aéreos, donde se maximiza la captura de luz para el incremento de biomasa. Estos resultados son similares a los valores observados en la presente investigación. Por ejemplo, el AFE en bosques cuya edad es de 40 años es de 2,73 mm²/g, mientras que en bosques de 155 años el AFE es de 35,1 mm²/g. Bajo esta descripción se manifiesta que el incremento dado en los sitios estudiados es representativo. (Anexo 2-B)

Describir los cambios en la biomasa aérea en dos periodos de tiempo en bosques nativos montanos

Con el establecimiento de parcelas permanentes se monitorea la dinámica y patrones de distribución de especies en los bosques para contribuir al entendimiento de la productividad del bosque y su relación con factores ambientales (Joyas et al., 2005). También se puede estudiar la dinámica de la biomasa aérea y el carbono para comprender el papel que estos bosques desempeñan en el ciclo global de este elemento y su dinámica con el tiempo (Clark et al., 2001). En un estudio se menciona que la altitud no es la variable más importante en la variación de la biomasa lo que se debe más a las características fisicoquímicas del suelo y precipitación (Slik et al., 2010). También, se pueden atribuir a diversos factores como temperatura, humedad y topográficas (Homeier et al., 2010). La composición de especies también podría determinar el patrón de distribución de la biomasa aérea en los bosques tropicales (Malhi et al., 2006).

La relación entre biomasa y la altitud, según Cueva et al. (2019) evidencian mayor cantidad de biomasa en zonas altas, lo que difiere con el estudio realizado por Girardin et al. (2014) quienes sugieren que la biomasa disminuye a medida que aumenta la altitud. Los resultados del presente estudio no muestran fuertes correlaciones (BI=0,48; BF=0,52; IMA=0,23) pero son significativas



por lo que no es similar a esta afirmación. El estudio realizado por Leuschner et al. (2007) reportan valores de biomasa aérea en la provincia de Loja un valor de 738 Mg/ ha a una altitud de 3060 m s.n.m, mientras que Girardin et al. (2013) reportó al sur de Perú 94.08 Mg/ha a 3020 m s.n.m. y, a 3025 m s.n.m un valor de 129.3 Mg/ha. Nuestros resultados muestran valores de BI de 65,53 Mg/ha y 79,28 Mg/ha en BF en una altitud de 2800 a 3500 m s.n.m por lo que se afirma que la cantidad de biomasa aérea en gradientes altitudinales en bosques nativos es variable y está sujeto o condicionado a diversos factores.

En cuanto al IMA de biomasa estudios realizados por Mosquera and Hurtado (2011) en un bosque pluvial tropical se muestra el incremento en tres periodos de tiempo con valores de 4,42 Mg/ha/año; 1,69 Mg/ha/año y 3,18 Mg/ha/año. Otro estudio realizado en Perú por Pallqui et al. (2014) reporta valores promedio de incremento de biomasa de 1,96 Mg/ha/año, 1,69 Mg/ha/año y -1,23 Mg/ha/año. En el presente estudio los resultados de IMAB reporta un valor de 2,69 Mg/ha/año, demostrando un incremento positivo. De acuerdo a los valores obtenidos por diversos autores del IMAB, estas se ubican dentro de un rango de 0,6 a 7,6 Mg/ha/año, siendo este considerado adecuado para bosques tropicales (Clark et al., 2001; Clark et al., 2015). En ello se permite visualizar la importancia de los bosques con respecto a la deforestación evitada, así también se muestra la conveniencia y relevancia de la conservación sostenible de este tipo de ecosistemas.

Rasgos funcionales y su relación con los cambios de la biomasa aérea en bosques nativos montanos de la provincia del Azuay

Los resultados encontrados en la presente investigación, indican que los rasgos de área foliar (AF), área foliar específica (AFE), diámetro a la altura del pecho (DAP) y altura (HT) presentaron correlaciones positivas significativas con la biomasa aérea. Conti and Díaz (2013) mencionan que el incremento o disminución de los valores de biomasa están influenciados por la dominancia de algunos rasgos funcionales. Varios estudios manifiestan que los rasgos utilizados con mayor frecuencia son Hmáx, DM, AFE y el contenido de MS (Ackerly & Cornwell, 2007; Chave et al., 2009). Los dos primeros, son rasgos vinculados a alta inversión en estructura por unidad de biomasa, por lo tanto, funcionan como predictores en el almacenamiento de carbono y conlleva al incremento de la biomasa aérea (Baker et al., 2004; Conti & Díaz, 2013; Finegan et al.,



2015; Ruiz-Benito et al., 2014; Wright et al., 2010). De esta manera se considera a la biomasa como un importante indicador de la productividad de los bosques, al estar relacionada con el servicio ecosistémico de fijación y almacenamiento de carbono (Houghton, 2005; Houghton et al., 2009).

En cuanto a la relación positiva de HT y BA (Figura 4-E), se manifiesta que a mayor valor de altura la biomasa aérea tiende a incrementarse significativamente. Por ejemplo, en los bosques de Llaviuco, las especies analizadas tienen una altura promedio de 11 m y 14 m, presentan una biomasa promedio de 170,36 y 259,11 Mg/ha. (Figura 4-L). Estos resultados son consistentes con lo mencionado por Falster et al. (2011) quienes manifiestan que los valores elevados de altura incrementan la biomasa de las especies tanto en la parte aérea como en la parte subterránea (raíces). Asociado a esta afirmación, los árboles más grandes tienen la capacidad de almacenar el 25,1 % de la biomasa aérea en Suramérica (Keith et al., 2009; Slik et al., 2013). De esta manera, se puede esperar que, al disminuir la altura de los árboles, disminuya el diámetro y a su vez su biomasa área.

8. CONCLUSIONES

En los bosques nativos montanos los rasgos funcionales identificados pueden variar con la altitud y edad de sucesión. De las relaciones entre rasgos funcionales y altitud, se registraron cuatro correlaciones significativas, siendo estas; área foliar específica (AFE), área foliar (AF) y grosor foliar (GF) y materia seca (Ms). Mientras que de las relaciones entre rasgos funcionales y edad de sucesión se presentaron 6 correlaciones significativas, correspondiente a los rasgos de área foliar (AF), área foliar específica (AFE), materia seca (Ms), densidad de la madera (DM), diámetro a la altura del pecho (DAP) y altura máxima (HT); estas dos últimas presentaron correlaciones fuertes $r \geq 0,8$, $P < 0,05$.

La biomasa aérea analizada en los dos periodos de tiempo, presentó diferencias bastante notorias. La biomasa inicial - BI medida en el año 2016 y 2017 presentó un valor por sobre los 60 Mg/ha y la biomasa final-BF medida en el año 2020 registró un promedio sobre los 70 Mg/ha, es decir, que el incremento de la biomasa medio anual de biomasa fue de un 2.5%. De las relaciones entre biomasa con altitud y edad de sucesión se registró 4 correlaciones significativas, de estas dos mostraron estar fuertemente correlacionadas entre biomasa inicial y biomasa final con la edad de sucesión.

De las relaciones entre rasgos funcionales con biomasa inicial, biomasa final e incremento medio anual de biomasa, se encontraron 13 correlaciones significativas. De estas, se registraron 4 correlaciones las cuales fueron bastante fuertes $r \geq 0,8$; $P < 0,05$. Entre ellas, sobresalieron el diámetro a la altura del pecho, altura con la biomasa inicial y biomasa final. Los rasgos funcionales que ayudan a explicar el almacenamiento de carbono en los bosques a través de la estimación de la biomasa aérea son el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura máxima (HT).

De acuerdo a los resultados obtenidos, se evidencia la importancia que representa los estudios en estos campos de investigación, ya que su incidencia en el conocimiento de este tipo de bosques que se encuentran amenazados, permite generar herramientas que brinden un adecuado manejo y sobre todo orienten a la conservación de estos ecosistemas.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ackerly, D. D., & Cornwell, W. K. (2007). A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within-and among-community components. *Ecology letters*, *10*(2), 135-145.
- Acosta-Mireles, M., Vargas-Hernández, J., Velázquez-Martínez, A., & Etchevers-Barra, J. D. (2002). Estimación de la biomasa aérea mediante el uso de relaciones alométricas en seis especies arbóreas en Oaxaca, México. *Agrociencia*, *36*(6), 725-736.
- Aguirre Mendoza, Z., Reyes Jiménez, B., Quizhpe Coronel, W., & Cabrera, A. (2017). Composición florística, estructura y endemismo del componente leñoso de un bosque montano en el sur del Ecuador. *Arnaldoa*, *24*(2), 543-556.
- Ares, A., Boniche, J., Quesada, J. P., Yost, R., Molina, E., & Smyth, T. J. (2002). Estimación de biomasa por métodos alométricos, nutrientes y carbono en plantaciones de palmito en Costa Rica. *Agrociencia*, *26*(2), 19-30.
- Asner, G. P., Powell, G. V., Mascaró, J., Knapp, D. E., Clark, J. K., Jacobson, J., Kennedy-Bowdoin, T., Balaji, A., Paez-Acosta, G., & Victoria, E. (2010). High-resolution forest carbon stocks and emissions in the Amazon. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(38), 16738-16742.
- Baker, T. R., Phillips, O. L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore, A., Erwin, T., Killeen, T. J., Laurance, S. G., & Laurance, W. F. (2004). Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global change biology*, *10*(5), 545-562.
- Baraloto, C., Timothy Paine, C., Poorter, L., Beauchene, J., Bonal, D., Domenach, A. M., Hérault, B., Patiño, S., Roggy, J. C., & Chave, J. (2010). Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology letters*, *13*(11), 1338-1347.
- Barrantes, G., Chaves, H., & Vinuesa, M. (2001). El Bosque en el Ecuador-Una visión transformada para el desarrollo y la conservación, Comafors. *Quito, Ecuador*.
- Barthlott, W., Hostert, A., Kier, G., Küper, W., Kreft, H., Mutke, J., Rafiqpoor, M. D., & Sommer, J. H. (2007). Geographic patterns of vascular plant diversity at continental to global scales (Geographische Muster der Gefäßpflanzenvielfalt im kontinentalen und globalen Maßstab). *Erdkunde*, 305-315.
- Becknell, J. M., & Powers, J. S. (2014). Stand age and soils as drivers of plant functional traits and aboveground biomass in secondary tropical dry forest. *Canadian Journal of Forest Research*, *44*(6), 604-613.
- Bonilla, N. S. (2018). Rasgos funcionales de la vegetación en el cerro Tacarcuna-Chocó, en el marco del proyecto Colombia BIO.
- Brown, S. (1997). Los bosques y el cambio climático: el papel de los terrenos forestales como sumideros de carbono. Actas del XI Congreso Mundial Forestal: Recursos Forestales y Arboles,
- Bruijnzeel, L. A., Scatena, F. N., & Hamilton, L. S. (2011). *Tropical montane cloud forests: science for conservation and management*. Cambridge University Press.
- Buzzard, V., Hulshof, C. M., Birt, T., Violle, C., & Enquist, B. J. (2016). Re-growing a tropical dry forest: functional plant trait composition and community assembly during succession. *Functional Ecology*, *30*(6), 1006-1013.
- Cabido, M., Carranza, M., Acosta, A., & Páez, S. (1991). Contribución al conocimiento fitosociológico del Bosque Chaqueño Serrano en la provincia de Córdoba, Argentina. *Phytocoenologia*, *19*(4), 547-566.
- Cabrera, A. L. (1976). Regiones fitogeográficas argentinas.
- Cabrera, O., Benítez, Á., Cumbicus, N., Naranjo, C., Ramón, P., Tinitana, F., & Escudero, A. (2019). Geomorphology and altitude effects on the diversity and structure of the vanishing montane forest of southern Ecuador. *Diversity*, *11*(3), 32.

- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., & Wardle, D. A. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, *486*(7401), 59-67.
- Cartuche Toledo, N. N. (2016). Identificación de tipos de bosques y análisis de riqueza, diversidad y productividad en la provincia de Zamora Chinchipe.
- Casanoves, F., Pla, L., & Di Rienzo, J. A. (2011). Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos.
- Cayuela, L., Benayas, J. M. R., & Echeverría, C. (2006). Clearance and fragmentation of tropical montane forests in the Highlands of Chiapas, Mexico (1975–2000). *Forest Ecology and Management*, *226*(1-3), 208-218.
- Chapin Iii, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., & Hobbie, S. E. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, *405*(6783), 234-242.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters*, *12*(4), 351-366.
- Chave, J., Muller-Landau, H. C., Baker, T. R., Easdale, T. A., Steege, H. t., & Webb, C. O. (2006). Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological applications*, *16*(6), 2356-2367.
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P. M., & Goodman, R. C. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, *20*(10), 3177-3190.
- Clark, D. A., Brown, S., Kicklighter, D. W., Chambers, J. Q., Thomlinson, J. R., Ni, J., & Holland, E. A. (2001). Net primary production in tropical forests: an evaluation and synthesis of existing field data. *Ecological applications*, *11*(2), 371-384.
- Clark, D. B., Hurtado, J., & Saatchi, S. S. (2015). Tropical rain forest structure, tree growth and dynamics along a 2700-m elevational transect in Costa Rica. *PloS one*, *10*(4), e0122905.
- Conti, G., & Díaz, S. (2013). Plant functional diversity and carbon storage—an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology*, *101*(1), 18-28.
- Córdova-Tapia, F., & Zambrano, L. (2015). La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas*, *24*(3), 78-87.
- Cornelissen, J., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D., Reich, P., Ter Steege, H., Morgan, H., & Van Der Heijden, M. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany*, *51*(4), 335-380.
- Cuenca, M. E., Jadán, O., Cueva, K., & Aguirre, C. (2014). Carbono y ecuaciones alométricas para grupos de especies y bosque de tierras bajas, Amazonía Ecuatoriana. *Cedamaz*, *4*(1).
- Cuesta, F., Peralvo, M., Valarezo, N., & ECOBONA-Intercooperation, P. R. (2009). *Los bosques montanos de los Andes Tropicales*. Programa Regional ECOBONA-Intercooperation.
- Cueva, E., Lozano, D., & Yaguana, C. (2019). Efecto de la gradiente altitudinal sobre la composición florística, estructura y biomasa arbórea del bosque seco andino, Loja, Ecuador. *Bosque (Valdivia)*, *40*(3), 365-378.
- D'Amato, A. W., Bradford, J. B., Fraver, S., & Palik, B. J. (2011). Forest management for mitigation and adaptation to climate change: Insights from long-term silviculture experiments. *Forest Ecology and Management*, *262*(5), 803-816.
- Défaz Carrera, A. I. (2016). *Historia de la vegetación del Volcán Chimborazo durante el holoceno tardío* [PUCE].
- DeWalt, S. J., Maliakal, S. K., & Denslow, J. S. (2003). Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management*, *182*(1-3), 139-151.



- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in ecology & evolution*, 16(11), 646-655.
- Díaz, S., Hodgson, J., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J., Zarrinkamar, F., & Asri, Y. (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of vegetation science*, 15(3), 295-304.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., & Robson, T. M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(52), 20684-20689.
- Díaz, S., Quétier, F., Cáceres, D. M., Trainor, S. F., Pérez-Harguindeguy, N., Bret-Harte, M. S., Finegan, B., Peña-Claros, M., & Poorter, L. (2011). Linking functional diversity and social actor strategies in a framework for interdisciplinary analysis of nature's benefits to society. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(3), 895-902.
- Duque, A., Peña, M. A., Cuesta, F., González-Caro, S., Kennedy, P., Phillips, O. L., Calderón-Loor, M., Blundo, C., Carilla, J., & Cayola, L. (2021). Mature Andean forests as globally important carbon sinks and future carbon refuges. *Nature communications*, 12(1), 1-10.
- Falster, D. S., Brännström, Å., Dieckmann, U., & Westoby, M. (2011). Influence of four major plant traits on average height, leaf-area cover, net primary productivity, and biomass density in single-species forests: a theoretical investigation. *Journal of Ecology*, 99(1), 148-164.
- Fattorini, M., & Halle, S. (2004). The dynamic environmental filter model: how do filtering effects change in assembling communities after disturbance. *Assembly rules and restoration ecology: Bridging the gap between theory and practice*, 96-114.
- Fernandez-Alvarez, J., Barbera, A., Nadal, B., Barcelo-Batllo, S., Piquer, S., Claret, M., Guinovart, J., & Gomis, R. (2004). Stable and functional regeneration of pancreatic beta-cell population in nSTZ-rats treated with tungstate. *Diabetologia*, 47(3), 470-477.
- Filella, I., & Peñuelas, J. (1999). Altitudinal differences in UV absorbance, UV reflectance and related morphological traits of *Quercus ilex* and *Rhododendron ferrugineum* in the Mediterranean region. *Plant Ecology*, 145(1), 157-165.
- Finegan, B., Peña-Claros, M., de Oliveira, A., Ascarrunz, N., Bret-Harte, M. S., Carreño-Rocabado, G., Casanoves, F., Díaz, S., Eguiguren Velepucha, P., & Fernandez, F. (2015). Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology*, 103(1), 191-201.
- Fischlin, A., Midgley, G. F., Price, J., Leemans, R., Gopal, B., Turley, C., Rounsevell, M., Dube, O., Tarazona, J., & Velichko, A. (2007). Ecosystems, their properties, goods and services.
- Foster, P. (2001). The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews*, 55(1-2), 73-106.
- Garavito, N. T., Álvarez, E., Caro, S. A., Murakami, A. A., Blundo, C., Espinoza, T. B., Cuadros, M. L. T., Gaviria, J., Gutiérrez, N., & Jørgensen, P. (2012). Evaluación del estado de conservación de los bosques montanos en los Andes tropicales. *Ecosistemas*, 21(1-2).
- Garnica Díaz, C. J., & Saldarriaga Rivera, S. (2017). Diversidad funcional en un gradiente altitudinal del complejo de páramos Sumapaz-Cruz verde.
- Gentry, A. (1993). Riqueza de especies y composición florística de las comunidades de plantas de la región del Chocó: una actualización. *Colombia Pacífico*, 1, 201-219.
- Giraldo-Pamplona, W., Corrales-Osorio, A., Yepes-Quintero, A., & Duque-Montoya, Á. J. (2012). Caracterización estructural de bosques tropicales a lo largo de un gradiente altitudinal en el departamento de Antioquia, Colombia. *Actualidades Biológicas*, 34(97), 187-197.
- Girardin, C. A., Aragão, L., Malhi, Y., Huaraca Huasco, W., Metcalfe, D., Durand, L., Mamani, M., Silva-Espejo, J., & Whittaker, R. (2013). Fine root dynamics along an elevational



- gradient in tropical Amazonian and Andean forests. *Global Biogeochemical Cycles*, 27(1), 252-264.
- Girardin, C. A., Farfan-Rios, W., Garcia, K., Feeley, K. J., Jørgensen, P. M., Murakami, A. A., Cayola Pérez, L., Seidel, R., Paniagua, N., & Fuentes Claros, A. F. (2014). Spatial patterns of above-ground structure, biomass and composition in a network of six Andean elevation transects. *Plant Ecology & Diversity*, 7(1-2), 161-171.
- Girardin, C. A. J., Malhi, Y., Aragao, L., Mamani, M., Huaraca Huasco, W., Durand, L., Feeley, K., Rapp, J., Silva-Espejo, J., & Silman, M. (2010). Net primary productivity allocation and cycling of carbon along a tropical forest elevational transect in the Peruvian Andes. *Global Change Biology*, 16(12), 3176-3192.
- Grau, H., Arturi, M., Brown, A., & Aceñolaza, P. (1997). Floristic and structural patterns along a chronosequence of secondary forest succession in Argentinean subtropical montane forests. *Forest Ecology and Management*, 95(2), 161-171.
- Guariguata, M. R., & Ostertag, R. (2001). Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148(1-3), 185-206.
- Gurvich, D. E., Enrico, L., & Cingolani, A. M. (2005). Linking plant functional traits with post-fire sprouting vigour in woody species in central Argentina. *Austral Ecology*, 30(8), 868-875.
- Hermes, D. A., & Mattson, W. J. (1992). The dilemma of plants: to grow or defend. *The quarterly review of biology*, 67(3), 283-335.
- Hillebrand, H., & Matthiessen, B. (2009). Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology letters*, 12(12), 1405-1419.
- Homeier, J., Breckle, S. W., Günter, S., Rollenbeck, R. T., & Leuschner, C. (2010). Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species-rich Ecuadorian montane rain forest. *Biotropica*, 42(2), 140-148.
- Honorio Coronado, E., & Baker, T. R. (2010). Manual para el monitoreo del ciclo del carbono en bosques amazónicos.
- Houghton, R. (2005). Aboveground forest biomass and the global carbon balance. *Global change biology*, 11(6), 945-958.
- Houghton, R., Hall, F., & Goetz, S. J. (2009). Importance of biomass in the global carbon cycle. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 114(G2).
- Hurtado-M, A. B., Echeverry-Galvis, M. Á., Salgado-Negret, B., Muñoz, J. C., Posada, J. M., & Norden, N. (2021). Little trace of floristic homogenization in peri-urban Andean secondary forests despite high anthropogenic transformation. *Journal of Ecology*, 109(3), 1468-1478.
- Ishida, A., Nakano, T., Yazaki, K., Matsuki, S., Koike, N., Lauenstein, D. L., Shimizu, M., & Yamashita, N. (2008). Coordination between leaf and stem traits related to leaf carbon gain and hydraulics across 32 drought-tolerant angiosperms. *Oecologia*, 156(1), 193-202.
- Jadán, O., Cedillo, H., Zea, P., Quichimbo, P., Peralta, Á., & Vaca, C. (2016). Relación entre deforestación y variables topográficas en un contexto agrícola ganadero, cantón Cuenca. *Bosques Latitud Cero*, 6(1).
- Jadán, O., Donoso, D. A., Cedillo, H., Bermúdez, F., & Cabrera, O. (2021). Floristic Groups, and Changes in Diversity and Structure of Trees, in Tropical Montane Forests in the Southern Andes of Ecuador. *Diversity*, 13(9), 400.
- Jadán, O., Toledo, C., Tepán, B., Cedillo, H., Peralta, Á., Zea, P., Castro, P., & Vaca, C. (2017). Comunidades forestales en bosques secundarios alto-andinos (Azuay, Ecuador). *Bosque (Valdivia)*, 38(1), 141-154.
- Joyas, M. I. V., Vega, A. C. L., Camacho, R. L., Galeano, G., Dávila, E. Á., & Álvarez, W. D. (2005). ESTABLECIMIENTO DE PARCELAS PERMANENTES EN BOSQUES DE COLOMBIA VOLUMEN I.



- Keith, H., Mackey, B. G., & Lindenmayer, D. B. (2009). Re-evaluation of forest biomass carbon stocks and lessons from the world's most carbon-dense forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(28), 11635-11640.
- Kitajima, K., & Poorter, L. (2010). Tissue-level leaf toughness, but not lamina thickness, predicts sapling leaf lifespan and shade tolerance of tropical tree species. *New phytologist*, 186(3), 708-721.
- Klinge, H., Rodrigues, W., Brunig, E., & Fittkau, E. (1975). Biomass and structure in a central Amazonian rain forest. In *Tropical ecological systems* (pp. 115-122). Springer.
- [Record #27 is using a reference type undefined in this output style.]
- Lara, M. C. P., & Timoté, J. J. D. (2010). Estimación del carbono contenido en la biomasa forestal aérea de dos bosques andinos en los departamentos de Santander y Cundinamarca.
- Larjavaara, M., & Muller-Landau, H. C. (2013). Measuring tree height: a quantitative comparison of two common field methods in a moist tropical forest. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(9), 793-801.
- Le Quéré, C., Andres, R. J., Boden, T., Conway, T., Houghton, R. A., House, J. I., Marland, G., Peters, G. P., Van der Werf, G., & Ahlström, A. (2012). The global carbon budget 1959–2011. *Earth System Science Data Discussions*, 5(2), 1107-1157.
- Leuschner, C., Moser, G., Bertsch, C., Röderstein, M., & Hertel, D. (2007). Large altitudinal increase in tree root/shoot ratio in tropical mountain forests of Ecuador. *Basic and Applied Ecology*, 8(3), 219-230.
- Litton, C. M., & Boone Kauffman, J. (2008). Allometric models for predicting aboveground biomass in two widespread woody plants in Hawaii. *Biotropica*, 40(3), 313-320.
- López-Jiménez, L. N., Durán-García, R., & Dupuy-Rada, J. M. (2019). Recuperación de la estructura, diversidad y composición de una selva mediana subperennifolia en Yucatán, México. *Madera y bosques*, 25(1).
- Loreau, M., & Hector, A. (2001). Erratum: partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 413(6855), 548-548.
- Loza, I., Moraes, M., & Jørgensen, P. M. (2010). Variación de la diversidad y composición florística en relación a la elevación en un bosque montano boliviano (PNANMI Madidi). *Ecología en Bolivia*, 45(2), 87-100.
- MAE. (2017). *ercera Comunicación Nacional del Ecuador a la convención marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático*.
- MAE, M. d. (2013). *Sistema de clasificación de los ecosistemas del Ecuador continental. Subsecretaría de Patrimonio Natural*.
- Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S., & Villéger, S. (2015). How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography*, 24(6), 728-740.
- Malhi, Y., Wood, D., Baker, T. R., Wright, J., Phillips, O. L., Cochrane, T., Meir, P., Chave, J., Almeida, S., & Arroyo, L. (2006). The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Global Change Biology*, 12(7), 1107-1138.
- Martín-López, B., González, J. A., Díaz, S., Castro, I., & García-Llorente, M. (2007). Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. *Ecosistemas*, 16(3).
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution*, 21(4), 178-185.
- Montes-Pulido, C. R., Parrado-Rosselli, Á., & Álvarez-Dávila, E. (2017). Plant functional types as estimator of carbon in dry forest of the Colombian Caribbean. *Revista mexicana de biodiversidad*, 88(1), 241-249.



- Mosquera, H. Q., & Hurtado, F. M. (2011). Dinámica de la Biomasa Aérea en un Bosque Pluvial Tropical del Chocó Biogeográfico. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 64(1), 5917-5936.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858.
- Nieto, J., González-M, R., Aldana, A., Álvarez, E., Avella, A., Lee Berdugo, M., & Salgado-Negret, B. (2017). Diversidad funcional en los bosques de Colombia. *Biodiversidad 2016. Estado y tendencias de la biodiversidad continental de Colombia*, 106.
- Pallqui, N. C., Monteagudo, A., Phillips, O. L., Lopez-Gonzalez, G., Cruz, L., Galiano, W., Chavez, W., & Vasquez, R. (2014). Dinámica, biomasa aérea y composición florística en parcelas permanentes Reserva Nacional Tambopata, Madre de Dios, Perú. *Revista peruana de biología*, 21(3), 235-242.
- Penman, G., Gytarsky, M., Hiraishi, T., Krug, T., Kruger, D., Pipatti, R., & Tanabe, K. (2003). Orientación sobre las buenas prácticas para uso de la tierra, cambio de uso de la tierra y silvicultura. *Grupo intergubernamental de expertos sobre el cambio climático*, 628.
- [Record #94 is using a reference type undefined in this output style.]
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, 9(6), 741-758.
- Pompa-García, M., & Yereña-Yamalliel, J. I. (2014). Concentration of carbon in *Pinus cembroides* Zucc: Mitigation potential source of global warming. *Revista Chapingo serie ciencias forestales y del ambiente*, 20(3), 169-175.
- Poorter, L., Bongers, L., & Bongers, F. (2006). Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology*, 87(5), 1289-1301.
- Powers, J. S., & Tiffin, P. (2010). Plant functional type classifications in tropical dry forests in Costa Rica: leaf habit versus taxonomic approaches. *Functional Ecology*, 24(4), 927-936.
- Pulido, C. R. M. (2014). Uso de rasgos funcionales de plantas como estimadores de carbono almacenado en biomasa aérea. *RIAA*, 5(2), 237-243.
- Rafiqpoor, D., Kier, G., & Kreft, H. (2005). Global centers of vascular plant diversity. *Nova Acta Leopoldina NF*, 92(342), 61-83.
- Ricardo Grau, H., Mitchell Aide, T., Zimmerman, J. K., & Thomlinson, J. R. (2004). Trends and scenarios of the carbon budget in postagricultural Puerto Rico (1936–2060). *Global Change Biology*, 10(7), 1163-1179.
- Ríos, O. V. (2011). Restauración ecológica: biodiversidad y conservación. *Acta biológica colombiana*, 16(2), 221-246.
- Roscher, C., Schumacher, J., Gubsch, M., Lipowsky, A., Weigelt, A., Buchmann, N., Schmid, B., & Schulze, E.-D. (2012). Using plant functional traits to explain diversity–productivity relationships. *PloS one*, 7(5), e36760.
- Ruiz-Benito, P., Gómez-Aparicio, L., Paquette, A., Messier, C., Kattge, J., & Zavala, M. A. (2014). Diversity increases carbon storage and tree productivity in Spanish forests. *Global Ecology and Biogeography*, 23(3), 311-322.
- Ruiz Osorio, E. C. (2013). *Caracterización de tipos funcionales de plantas en bosques de un gradiente altitudinal en América Central y su relación con la altitud*.
- Sanchez, M. (2015). Ecuador: Revisión a las principales características del recurso forestal y de la deforestación. *Revista Científica y Tecnológica UPSE*, 3(1), 41-54.
- Sandquist, D. R., & Cordell, S. (2007). Functional diversity of carbon-gain, water-use, and leaf-allocation traits in trees of a threatened lowland dry forest in Hawaii. *American Journal of Botany*, 94(9), 1459-1469.
- Santillán, V., Quitián, M., Tinoco, B. A., Zárate, E., Schleuning, M., Böhning-Gaese, K., & Neuschulz, E. L. (2019). Different responses of taxonomic and functional bird diversity to forest fragmentation across an elevational gradient. *Oecologia*, 189(4), 863-873.



[Record #66 is using a reference type undefined in this output style.]

- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., & Argillier, C. (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological monographs*, *80*(3), 469-484.
- Silver, W. L., Ostertag, R., & Lugo, A. E. (2000). The potential for carbon sequestration through reforestation of abandoned tropical agricultural and pasture lands. *Restoration ecology*, *8*(4), 394-407.
- Slik, J., Aiba, S. I., Brearley, F. Q., Cannon, C. H., Forshed, O., Kitayama, K., Nagamasu, H., Nilus, R., Payne, J., & Paoli, G. (2010). Environmental correlates of tree biomass, basal area, wood specific gravity and stem density gradients in Borneo's tropical forests. *Global ecology and biogeography*, *19*(1), 50-60.
- Slik, J. F., Paoli, G., McGuire, K., Amaral, I., Barroso, J., Bastian, M., Blanc, L., Bongers, F., Boundja, P., & Clark, C. (2013). Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. *Global Ecology and Biogeography*, *22*(12), 1261-1271.
- Sterck, F., & Schieving, F. (2011). Modelling functional trait acclimation for trees of different height in a forest light gradient: emergent patterns driven by carbon gain maximization. *Tree physiology*, *31*(9), 1024-1037.
- Swenson, N. G., & Enquist, B. J. (2008). The relationship between stem and branch wood specific gravity and the ability of each measure to predict leaf area. *American Journal of Botany*, *95*(4), 516-519.
- Tapia-Armijos, M. F., Homeier, J., Espinosa, C. I., Leuschner, C., & de la Cruz, M. (2015). Deforestation and forest fragmentation in South Ecuador since the 1970s—losing a hotspot of biodiversity. *PloS one*, *10*(9), e0133701.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, *277*(5330), 1300-1302.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, *116*(5), 882-892.
- Wagner, F. H., Ferreira, M. P., Sanchez, A., Hirye, M. C., Zortea, M., Gloor, E., Phillips, O. L., de Souza Filho, C. R., Shimabukuro, Y. E., & Aragão, L. E. (2018). Individual tree crown delineation in a highly diverse tropical forest using very high resolution satellite images. *ISPRS journal of photogrammetry and remote sensing*, *145*, 362-377.
- Wright, S. J., Kitajima, K., Kraft, N. J., Reich, P. B., Wright, I. J., Bunker, D. E., Condit, R., Dalling, J. W., Davies, S. J., & Díaz, S. (2010). Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, *91*(12), 3664-3674.
- Xiang, W., Liu, S., Lei, X., Frank, S. C., Tian, D., Wang, G., & Deng, X. (2013). Secondary forest floristic composition, structure, and spatial pattern in subtropical China. *Journal of forest research*, *18*(1), 111-120.

**ANEXOS***Anexo 1 Coordenadas de ubicación de las parcelas muestreadas.*

Parcelas	Sitios	Altitud	Coordenadas	
		(m s.n.m.)	X	Y
1	Pillachiquir	3210	724810	9652593
2		3100	724059	9652337
3		3151	723102	9654016
4		3120	722832	9654470
5		3083	723177	9654996
6	Gañadel	3400	717546	9650640
7		3411	717652	9651755
8		3168	717860	9650851
9		3411	719394	9649808
10		3372	719596	9649677
11	Irquis	3372	703654	9661310
12		3385	704475	9661840
13		3290	704661	9660914
14		3218	705285	9660553
15		3011	709767	9659745
16		3100	709208	9659469
17		3050	709895	9659515
18	Santa Ana	3232	737787	9669575



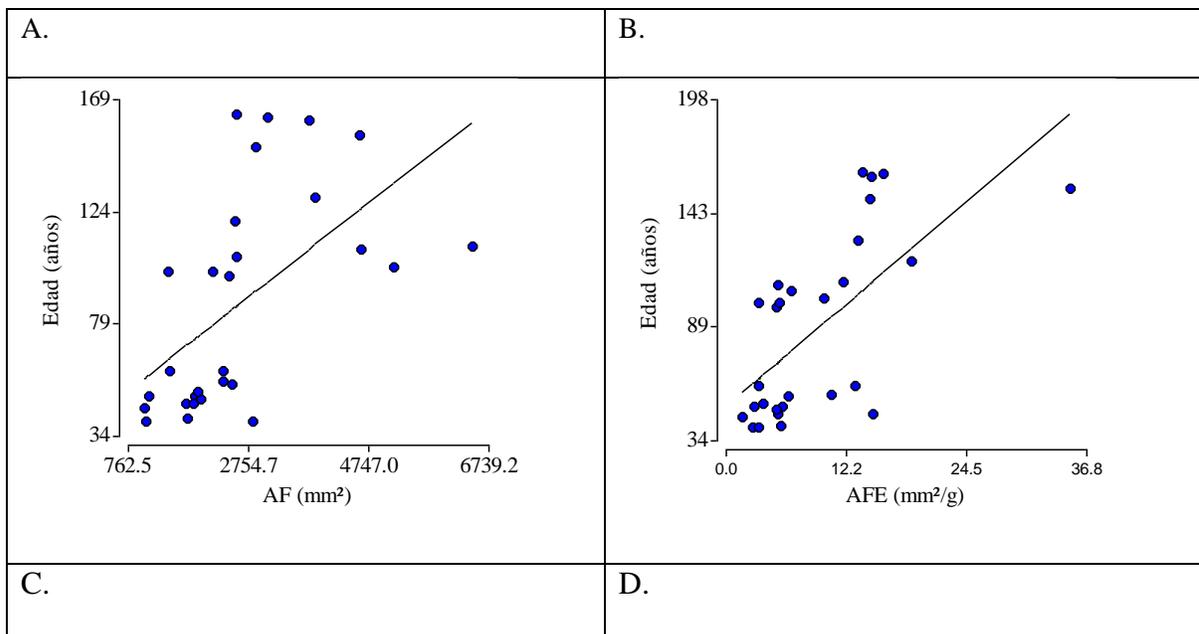
19		3196	737089	9668889
20		3210	736710	9668607
21	Llaviuco	3291	706516	9686016
22		3160	706021	9685364
23		3250	703799	9686046
24		3267	703541	9686167
25		3299	703206	9685981
26	Nero	3100	710992	9672089
27		3100	710318	9671910
28		2884	710321	9671972

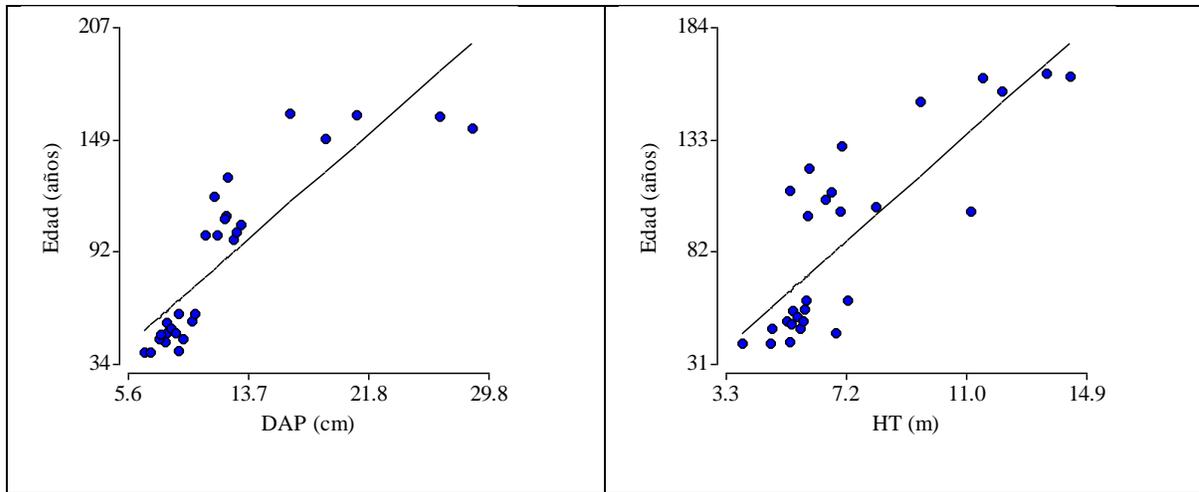
Anexo 2 Parcelas con su edad correspondiente.

Parcelas	Años
1	40
2	56
3	50
4	55
5	45
6	98
7	100
8	102
9	110
10	120
11	106
12	109
13	130
14	47
15	49
16	41
17	52
18	40
19	60

20	47
21	155
22	161
23	163
24	162
25	150
26	50
27	60
28	100

Anexo 3 Gráfico de dispersión entre las correlaciones de: A) edad y área foliar; B) edad con área foliar específica; C) edad con diámetro a la altura del pecho-DAP; D) edad con altura máxima, en bosques nativos montanos





Anexo 4. Medición de DAP en campo.



Anexo 5 Medición de grosor foliar (GF) de las muestras adquiridas en campo.



Anexo 6 Medición de diámetro (derecha) y longitud (izquierda) para la determinación de la densidad de la madera.



Anexo 7 Determinación de área foliar y área foliar específica.



Anexo 8 Determinación de la materia seca.



Anexo 9 Hoja de campo, datos de altura y diámetro a la altura del pecho.

PARCELA DE MUESTREO – PLANILLA DEL MEDIDOR

Nombre del sitio..... N^o, de parcela.....

Fecha..... Responsable.....



Nº. Ind.	Nombre científico	PMP	DAP_1 (cm)	Altura total (m)	DAP-2 (cm)	Altura total_2 (cm)	Observaciones
1	Hedyosmum_goudotianum	1.3 m	32.1	13			
2	Critoniopsis_pycnantha	1.3 m	7.8	6			
2	Monninia_arbuscula	1.3 m	7.8	6			
3	Weinmannia_fagaroides	1.3 m	63.4	20			
4	Solanum_sp.	1.3 m	17.0	9			
5	Piper_andreanum	1.3 m	12.2	7			
6	Verbesina_lloensis	1.3 m	35.0	16			
7	Piper_sp.	1.3 m	11.0	7			
8	Piper_andreanum	1.3 m	24.0	11			
9	Hedyosmum_racemosum	1.3 m	26.5	19			
10	Piper_sp.	1.3 m	26.5	15			
11	<u>Gynoxys dielsiana</u>	1.3 m	11.0	11			
12	<u>Hedyosmum goudotianum</u>	1.3 m	64.0	22			
13	<u>Nectandra membranacea</u>	1.3 m	38.5	18			
14	<u>Ageratina dendroides</u>	1.3 m	62.0	14			
15	<u>Symplocos sp.</u>	1.3 m	44.0	15			
16	<u>Gynoxys dielsiana</u>	1.3 m	95.0	18			
17	<u>Hedyosmum racemosum</u> _	1.3 m	30.7	18			
18	<u>Hedyosmum luteynii</u>	1.3 m	37.0	17			
19	<u>Piper andreanum</u>	1.3 m	16.0	8			
20	Hedyosmum_racemosum	1.3 m	35.8	18			
21	Piper_andreanum	1.3 m	10.0	6			
22	Symplocos_quitensis	1.3 m	39.5	16			
23	Piper_andreanum	1.3 m	12.2	8			
24	Critoniopsis_suaveolens	1.3 m	8.0	5			
25	Hedyosmum_racemosum	1.3 m	39.0	13			
26	Hedyosmum_racemosum	1.3 m	41.0	15			



27	Hedyosmum_racemosum	1.3 m	7.8	6			
28	Piper_andreanum	1.3 m	6.2	5			
29	Hedyosmum_racemosum	1.3 m	7.7	8			
30	Myrcianthes_discolor	1.3 m	11.0	8			
31	Piper_andreanum	1.3 m	9.0	7			
32	Weinmannia_fagaroides	1.3 m	30.0	20			
33	Meriania_tomentosa	1.3 m	6.0	8			
34	Myrcianthes_discolor	1.3 m	36.0	20			
35	Hedyosmum_luteynii	1.3 m	53.5	21			
36	Guettarda_crispiflora	1.3 m	6.1	10			
37	Guettarda_crispiflora	1.3 m	10.6	9			